

Палеогеографический очерк истории формирования ареала вереска обыкновенного в Притоболье*

*С.Н. Санников, д.б.н., профессор, И.В. Петрова, д.б.н.,
О.Е. Черепанова, м.н.с., Ботанический сад УрО РАН*

Группа постгляциальных реликтовых дизъюнктивных популяций вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.) в регионе Притоболья, западной части Западной Сибири, охватывающем меридиональную полосу территории шириной 150–200 км, протяжённостью около 500 км, представляет собой уникальное биогеографическое явление [1–3]. Дистанционным разрывом шириной 500–800 км и хребтами Урала эти популяции вереска, по крайней мере в течение плейстоцена,

были изолированы от его ближайших восточно-европейских поселений.

Современный ареал *C. vulgaris* занимает большую часть Европы, за исключением засушливых регионов Средиземноморья и юго-востока Русской равнины (рис. 1). Вероятно, он представляет собой лишь небольшую часть его обширного третичного ареала.

В настоящее время в Западной Европе ареал, морфология, экофизиологические и генетические черты этого вида, считающегося таксономически монотипическим, разносторонне исследованы [4–8]. В то же время история формирования

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант РФФИ № НК-12-04-01482/13)

его ареала и особенности биологии в восточно-европейской и тем более в маргинальной островной западносибирской частях ареала почти не изучены.

Объекты, методы и результаты исследования.

Цель настоящей работы — краткий палеоэко-географический очерк вероятных путей, барьеров миграции и формирования островного ареала маргинальных притобольских изолятов *C. vulgaris* в Западной Сибири на основе литературных данных и собственных экологических исследований.

В настоящее время анцестральные центры и время происхождения вида *Calluna vulgaris* (L.) Hull. не выявлены. Его экогеографические особенности — ареал и экоареал, гелио-, психро-, ксеро- и олигофитность [1, 2, 5, 6] — позволяют предположить, что местом его возникновения могли быть побережья (литорали) и острова субтропической и умеренной зоны Восточной Атлантики. Это подтверждается местонахождениями вереска на Канарских, Азорских, Британских и Шетландских островах, в Исландии и на северо-западе Марокко, а также доминированием и высокой жизненностью его сообществ в приатлантических регионах Европы — от Иберии до Кольского полуострова.

По мнению многих геологов и биогеографов, острова Восточной Атлантики (Макаронезии) представляют собой остатки материковой суши, в палеогене связанной с Западной Африкой и Европой, а во второй половине третичного периода погружившейся на дно океана [4]. Гипотезу «Макаронезии—Атлантиды» подтверждает существование в восточной части Атлантического океана обширных донных хребтов и мелководий между островами Мадейры, Канарскими и Северо-Западной Африкой, а также между Исландией, Шетландскими островами и Шотландией, где глубина вод не превышает 150–250 м. Таким образом, можно предположить, что монотипичный вид *Calluna vulgaris* (L.) Hull. появился на западе Европы или Африки не позднее конца эоцена (40–37 млн лет BP), возможно ещё в палеоцене, когда Гренландия, Исландия и Британские острова были соединены сушей.

Судя по маргинальным эндемичным местонахождениям вереска (Марокко, Анатолия, Центральный Казахстан, Хакасия), ранее, возможно ещё в конце палеогена, когда тёплый и влажный субтропический климат был оптимальным для этого вида, его ареал охватывал всю западную и центральную части Северной Евразии. Анализ динамики бассейнов Западно-Сибирского моря, Тургайского пролива и Паратетиса показывает, что с олигоцена (около 37 млн л.н.) вплоть до плейстоцена (1,8 млн л.н.) не было существенных водных и горных барьеров для миграции и вереска с берегов Атлантики в Сибирь. Лишь в плиоцене миграции вереска на восток через Южный и Средний Урал мог в течение 2,5 млн лет препятствовать акчагыльский выступ Паратетиса, достигавший низовьев р. Камы

(рис.). При этом вереск, тесно ассоциированный с лесами *P. sylvestris* L., мог успешно расселяться на восток по песчаным надпойменным террасам рек, где жёсткая конкуренция широколиственных видов и трав была минимальной.

В межледниковые фазы плейстоцена *C. vulgaris*, сохранившийся в гипотетичных рефугиумах крайнего юго-запада Европы (Иберия, побережье Бискайского залива), расселялся вслед за отступающим ледником. В голоцене, около 6000 л.н., он достиг Скандинавии, а примерно 2000 л.н. Восточной Европы [7]. Можно предположить, что при этом в засушливых и холодных внутриконтинентальных регионах востока Русской равнины, и особенно Сибири, вереск постепенно утратил свои позиции в фитоценозах. В гляциальные фазы он большей частью исчез из состава нижнего яруса сосновых лесов, сменившись видами антагонистически конкурентного борового мелкотравья.

В длительные (до 200–300 тыс. лет) гляциальные фазы реколонизации популяций вереска на восток из его вероятных рефугиумов на юго-западе Европы (Иберия) препятствовали мощные ледники Альп, Скандинавии и Русской возвышенности, а в межледниковья — засушливость континентального климата и почв. В качестве непреодолимого барьера, распространявшегося в днепровскую (самаровскую) фазу на юг до 58° с.ш., выступал североуральский ледник, перигляциальная зона которого с мерзлотными почвами, исключающими выживание вереска, достигала широты 55–56°. Под влиянием его края с перигляциальной зоной шириной около 200–250 км северо-восточная граница современного ареала вереска была отеснена до линии Архангельск—Сыктывкар. В то же время в Скандинавии с её тёплым атлантическим климатом вереск в межледниковья успешно расселялся на всей её территории. С другой стороны, засушливость климата гляциальных фаз и конкуренция растительности поlynно-маревых степей ограничили ареал вереска на крайнем юго-востоке Русской равнины линией Саратов—Пенза—Воронеж (рис.).

Вероятно, в гляциальные фазы плейстоцена вереск на приречных террасах юга Притоболья, как и *P. sylvestris*, сохранялся лишь на самых благоприятных — инсолированных, тёплых и глубоко оттаивающих летом песчаных почвах вершин дюн в сосняках вересково-бруснично-лишайниковых. В межгляциальные фазы среднего плейстоцена его географический ареал распространялся на север Притоболья. При этом обильные флювиогляциальные воды, периодически затопляя Арало-Тургайский пролив и низкие террасы (0–30 м над уровнем рек) в долинах Тобола и Иртыша (Атлас Тюменской области, 1971), отесняли экоареал вереска на более высокие террасы (50–100 м). На этих дизъюнктивных местообитаниях с тёплыми суховатыми песчаными почвами (с доступной капиллярной каймой верховодок) сосняков

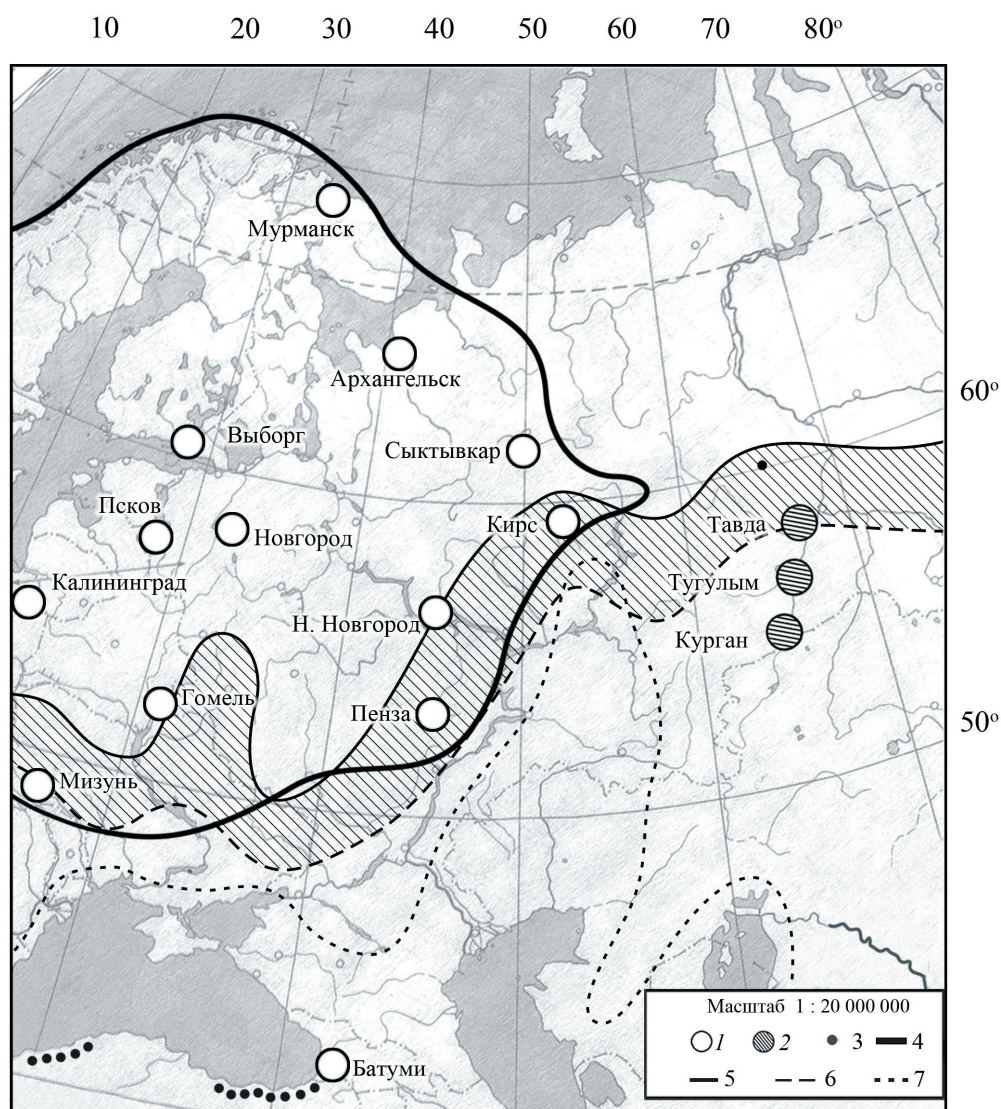


Рис. – Ареал и палеогеографические миграционные барьеры *Calluna vulgaris* в Восточной Европе и Притоболье Западной Сибири:

1 – местонахождения популяций *C. vulgaris* в Восточной Европе; 2 – островные маргинальные изоляты *C. vulgaris* в Притоболье; 3 – единичные местонахождения *C. vulgaris*; 4 – граница восточно-европейской части ареала (по Горчаковскому, 1962); 5 – граница максимального оледенения; 6 – ориентировочная граница перигляциальной зоны; 7 – северная граница Акчагыльского бассейна (3,3×1,9 млн л.н.)

бруснично-вересково-зеленомошных он и сохранился поныне.

Таким образом, в течение некоторой (возможно, большей) части плейстоцена притобольская группа популяций *C. vulgaris* развивалась при полной миграционной и репродуктивной изоляции от восточноевропейских в условиях специфичного засушливого солёного климата Зауралья. Длительная дистанционная изоляция, а также значительные различия в экоареале и эколого-ценотических реакциях притобольской группы популяций вереска обыкновенного от восточноевропейской позволяют выдвинуть гипотезу о генетической дивергенции этих групп [2]. Наша гипотеза подтверждается результатами сравнительного анализа соотношения гаплотипов хлоропластной ДНК [3], состав которых у вереска в Притоболье резко отличается от спектра гаплотипов в Восточной Европе.

Литература

1. Горчаковский П.Л. География, экология и история формирования ареала вереска // Ботанический журнал. 1962. Т. 47. № 9. С. 1244–1257.
2. Петрова И.В., Санников С.Н., Санникова Н.С. и др. Экогеографические особенности ценопопуляций вереска обыкновенного на Русской равнине и в Западной Сибири // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2009. № 1(21). С. 257–261.
3. Санников С.Н., Петрова И.В., Полежаева М.А. и др. Генетическая дивергенция восточноевропейских и притобольских популяций *Calluna vulgaris* (L.) Hull. // Экология. 2013. № 4. С. 1–5.
4. Вульф Е.В. Историческая география растений. История флор земного шара. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.
5. Beijerinck W. Calluna: a monograph on the Scottish heather. Verhandelingen der koninklijke nederlandse akademie van de wetenschappen, Amsterdam: 1940. 38. P. 1–180.
6. Gimingham C.H. Biological flora of the British Isles: *Calluna Salisb.* A monotypic genus. J. Ecology, 1960. Vol. 48. N. 2. P. 455–483.
7. Mahy G., Ennos R.A., Jacquemart A.I. Allozyme variation and genetic structure of *Calluna vulgaris* (heather) populations in Scotland, the effect of postglacial recolonization // Heredity. 1999. Vol. 82. P. 654–660.
8. Rendell S., Ennos R.A. Chloroplast DNA diversity in *Calluna vulgaris* (heather) populations in Europe // Mol. Ecology, 2002. Vol. 11. № 1. P. 69–78.