

На правах рукописи

Крапивкина Эмилия Дмитриевна

НЕМОРАЛЬНЫЕ РЕЛИКТЫ ВО ФЛОРЕ ЧЕРНЕВОЙ ТАЙГИ
ГОРНОЙ ШОРИИ

03.00.05 – Ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Томск – 2007

Работа выполнена на кафедре ботаники ГОУ ВПО «Кузбасская государственная педагогическая академия» и в Гербарии им. П.Н. Крылова ГОУ ВПО «Томский государственный университет».

Научный консультант: доктор биологических наук,
профессор Ревушкин Александр Сергеевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Куприянов Андрей Николаевич

доктор биологических наук, профессор
Ревякина Надежда Васильевна

доктор биологических наук, профессор
Олонова Марина Владимировна

Ведущая организация: Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Защита состоится 31 мая 2007 г. в ____ час. на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» (634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ГОУ ВПО «Томский государственный университет».

Автореферат разослан « ____ » _____ 2007 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
доктор биологических наук

В.П. Середина

Актуальность темы. В комплексе проблем охраны растительного мира до недавнего времени ключевое положение занимали вопросы охраны генофонда. Большую роль в решении этой проблемы сыграли Красные книги. В настоящее время стало очевидным, что для полноценного сохранения генофонда, особенно реликтовых, редких и эндемичных видов, необходимо оберегать, прежде всего, те сообщества, в которых они произрастают.

Большинство ныне существующих охранных объектов часто не являются полночленными экосистемами. Площади большинства их малы для того, чтобы обеспечить разнообразие местообитаний охраняемых видов, жизнеспособность их популяций, нормальный ход природных и эволюционных процессов в течение длительного времени. При изучении вопросов охраны растительного покрова Сибири обнаруживается незаслуженно малое количество функционирующих заповедников на такой огромной территории. Буферные зоны их часто малы или исчезают вовсе, в связи с чем средообразующие функции их как экосистем ослабевают.

Едва ли на территории Сибири есть еще более интересное с ботанико-исторической точки зрения явление, чем липовый лес Горной Шории в составе не менее уникальной и древней формации черневой тайги. Массивы липового леса, а наиболее крупный из них Кузедеевский липовый остров, являются своеобразными обедненными остатками третичных тургайских лесов, некогда занимавших большую часть Сибири. Научная ценность и уникальность этого массива леса подтверждается тем, что он внесен в первую монографическую сводку нуждающихся в охране редких и исчезающих растительных сообществ Сибири – «Зеленую Книгу Сибири» (1996); на протяжении почти всего XX столетия он привлекал и привлекает внимание многих учёных. Липовый лес Горной Шории обладает большой информативностью, так как позволяет проследить историю развития растительного покрова в четвертичное время, негативное воздействие антропогенных факторов, в результате которых реликтовые элементы становятся наиболее уязвимым звеном.

Кемеровская область, на территории которой сохранились уникальные природные комплексы, является крупным индустриальным и промышленным центром Сибири. Только в 1989 году созданы ландшафтный заповедник «Кузнецкий Алатау» и Шорский национальный парк. Существует необходимость в создании еще ряда заповедников, в том числе «Кузедеевского липового острова» (имеющего статус федерального памятника природы «Липовая роща») – единственной в Сибири формации широколиственного леса из липы сибирской *Tilia sibirica* Fisch. с комплексом травянистых неморальных реликтов.

Для выяснения сущности давно прошедших природных явлений и процессов в настоящее время применяется метод актуализма (Завадский, Колчинский, 1977). По мнению И.Ф. Удра (1986, 1987), важно знать современные процессы, связанные с состоянием и динамикой природных экосистем и, в частности, с растительным покровом. При этом необходимо

обязательно учитывать биоэкологические закономерности расселения многолетних семенных растений, их миграционные возможности, характер видообразования и формирование сообществ, эндемизм, реликтовые элементы флоры, а также палеографические сведения по эволюции природных условий.

Одним из методов, который в определенной степени способен доказать наличие древних элементов в современной флоре того или иного региона, является всесторонний анализ этой флоры. Ценные материалы для познания происхождения и истории изучаемой флоры дает ее анализ с точек зрения систематического состава, выявления флористических комплексов и ценоэлементов, жизненных форм, соотношения экологических групп и географических элементов. Особое значение имеет выявление в составе флоры реликтовых и эндемичных элементов.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы является изучение состава, экологии, географии и биологических особенностей третичных неморальных реликтов во флоре Кузедеевского липового острова и черневой тайги Горной Шории, а также разработка направлений их охраны.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав флоры Кузедеевского липового острова и черневой тайги Горной Шории.

2. Выполнить анализ флоры Кузедеевского липового острова и черневой тайги Горной Шории, в том числе таксономический, хорологический, эколого-фитоценотический и биоморфологический.

3. Изучить биологические свойства третичных неморальных реликтов Горной Шории.

4. Исследовать сезонные явления в развитии липового леса Горной Шории.

5. Провести флористическое сравнение общих видов Кузедеевских липняков с другими широколиственными лесами Евразии.

6. Выявить географические связи неморальных реликтов черневой тайги Горной Шории и других сибирских рефугиумов.

7. Дать оценку антропогенного влияния на современное состояние липового острова и черневой тайги Горной Шории и наметить возможные пути их сохранения.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Реликтовый характер флоры Кузедеевского липового острова и черневой тайги Горной Шории доказывается специфичностью видового состава и эколого-биологическими особенностями третичных неморальных реликтов.

2. Горно-Шорский рефугиум является дериватом тургайской флоры, широко распространенной в миоцене на территории умеренной зоны Евразии.

3. Географические связи третичных неморальных реликтов Горной Шории и других сибирских рефугиумов дают основание допустить, что на обширной территории Сибири, начиная с миоцена, происходила дифференциация флоры на Уральскую, Западносибирскую и

Восточносибирскую провинции, между двумя последними флористические связи осуществлялись наиболее активно.

Научная новизна работы. Впервые проведен многолетний мониторинг по изучению современного состояния флоры Кузедеевского липового острова и черневой тайги Горной Шории, выявлен наиболее полный видовой состав и проведен анализ флоры. Изучены биологические особенности третичных неморальных реликтов. Проведено флористическое сравнение общих видов Кузедеевских липняков с другими широколиственными лесами Евразии. Обосновано происхождение формации липового леса Сибири как реликта третичных широколиственных лесов. Установлено флористическое сходство ценофлор Кузедеевского липового острова и черневой тайги Горной Шории. Дополнительным признаком черневой тайги Горной Шории, помимо указанных П.Н. Крыловым и А.В. Куминовой, следует считать наличие в составе древостоя липы сибирской. Количество травянистых неморальных реликтов в составе черневого подпояса Горной Шории в настоящее время составляет 37 видов, в Кузедеевском липовом острове – 26. Установлено, что при нарушении ценофлорного строя липового леса происходит резкое сокращение ценопопуляций неморальных реликтовых элементов. Автором впервые на территории Кузедеевского липового острова обнаружены реликтовые виды: *Glyceria plicata* (Fries) Fries и *Astragalus glycyphyllos* (L.), а в черневой тайге *Oreopteris limbosperma* (All) Holub.

Теоретическая и практическая значимость работы. Вопросы, посвященные изучению неморальных реликтов во флоре Сибири, имеют важное значение для познания истории растительного покрова, его географической дифференциации и эволюции природной среды в четвертичное время. Особенность настоящего исследования заключается в применении флористических подходов к оценке происхождения и современного состояния липового леса в Горной Шории в качестве реликтовой формации. Инвентаризация исследуемой флоры позволит более эффективно осуществлять мероприятия по разработке научных подходов по сохранению и восстановлению биологического разнообразия, а также планировать хозяйственную деятельность на основе устойчивого использования природных ресурсов в Горной Шории, которая является территорией традиционного природопользования шорского коренного малочисленного народа Кемеровской области. Основные принципы сохранения и восстановления биоразнообразия в условиях высокой антропогенной нагрузки и развивающегося туризма в настоящее время изложены в «Концепции экологической политики Кемеровской области» (2002), в разработке которой принимала участие автор.

Материалы исследуемой флоры могут явиться основой для подготовки научно-методических указаний, пособий по изучению флоры и использования их в учебном процессе вузов и школ. На основе этих материалов может проводиться не только оценка флористического богатства и его уникальность, но и определение стоимости земель.

Материалы и методы исследования. Основой для выполнения настоящей работы послужили материалы, собранные автором в течение последних 40 лет. Маршрутными исследованиями были охвачены не только территория Горной Шории, но и Северо-Восточный Алтай (бассейны рек Лебедя, Кыги, Чуйки, Бийки), западные склоны Кузнецкого Алатау, Западный Саян (бассейн реки Кебеж), бассейн реки Снежной (хребет Хамар-Дабан). В течение этого периода исследований в целом изучалась формация черневой тайги, в составе которой находятся островные участки липовых лесов, в том числе Кузедеевский липовый остров. На территории последнего регулярно проводилось изучение неморальных реликтов и круглогодичные наблюдения сезонного развития леса. Материалами для проведения анализа флоры послужили около 1200 геоботанических описаний, выполненных автором по стандартным методикам (Полевая геоботаника, 1959-1976).

Видовой состав исследуемой флоры установлен на основе обработки собственных коллекций автора в количестве более 3000 гербарных листов. В целях уточнения систематического состава флоры использованы коллекции из фондов Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета, Гербария Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург) и кафедры ботаники Иркутского государственного университета. При этом в работе использовались общепринятые методы ботанико-географического анализа (Положий, 1965; Малышев, 1965; Красноборов, 1976; Шмидт, 1980; Ревушкин, 1988 и др.).

Систематический состав флоры критически пересмотрен в соответствии с «Флорой Сибири» (1987-2003), «Определителем растений Кемеровской области» (2001), «Красной книгой Кемеровской области» (2002) и монографическими работами И.И. Гуревой (2001), А.И. Шмакова (2005). Для анализа флоры с разделением ее на географические, генетические и ценоотические элементы использованы принципы, разработанные Ю.Д. Клеоповым, А.И. Толмачевым, Р.В. Камелиным, А.В. Куминовой, А.Г. Крыловым.

С целью проведения хорологического анализа флоры были составлены карты ареалов большинства видов контурным методом, а реликтовых – контурно-точечным (по территории Сибири) на основе литературных данных, опубликованных в многочисленных сводках по флоре Сибири, России, бывшего СССР. Объем таксонов, а также их номенклатура, приняты по «Флоре Сибири» (I-XIV тт., 1987-2003).

Для проведения хорологического анализа флоры все виды сгруппированы по типам ареала, при выделении которых руководствовались классификацией ареалов, разработанной А.В. Положий (1965). Подтипы ареалов выделены для евразийского и азиатского типов. Результаты этого анализа позволили выделить реликтовые и эндемичные виды.

Методологической основой работы по изучению третичных неморальных реликтов во флоре Сибири явились положения отечественной

флористической школы, заложенные в трудах П.Н. Крылова, Е.М. Вульфа, Ю.Д. Клеопова, А.И. Толмачева, Р.В. Камелина, А.В. Положий, А.В. Куминовой и др.

В целях определения возраста ценогенетических групп, явления реликтовости принимались во внимание данные палеоботаников (Архипов, 1971; Абузьярова и др., 1979), а также общие представления палеогеографов об эволюции природных условий на территории Сибири (Ушаков, Ясаманов, 1984; Гросвальд и др., 1985; Ясаманов, 1985; Гросвальд, 1988).

Апробация работы и публикации. По материалам диссертации опубликовано 27 работ, в том числе 1 монография и 5 статей в ведущих научных изданиях, рекомендованных ВАК для опубликования результатов диссертаций. Основные положения работы доложены и обсуждены на всесоюзных конференциях: VI Делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества (Кишинев, 1978); совещании Научного координационного совета АН СССР «Охрана растительного мира Сибири» (Новосибирск, 1981); Всесоюзном совещании ботаников педагогических вузов «Отражение достижений ботанической науки в учебном процессе естественных факультетов педагогических институтов» (Пермь, 1993); II Российской научной конференции, посвященной 150-летию П.Н. Крылова (Томск, 2000); XI съезде Русского ботанического общества (Новосибирск, 2003); региональных научных конференциях «Рациональное использование и охрана живой природы Сибири» (Томск, 1971), «Охрана окружающей среды и человека» (Кызыл, 1985); областном совещании работников лесного хозяйства (Кемерово, 1991); первой межвузовской научно-практической конференции «Научные и педагогические проблемы – День земли» (Бийск, 1995); научных конференциях преподавателей Кузбасской государственной педагогической академии (Новокузнецк).

Структура диссертации: Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы (319 источников, из них 5 на иностранных языках) и приложения. Работа иллюстрирована 45 рисунками и фотографиями, содержит 17 таблиц. В приложении дан полный список видов, встречающихся в черневой тайге Горной Шории, указаны их местообитания, типы и подтипы ареалов.

1. История изучения неморальных реликтов во флоре Сибири

1.1. Проблема неморальных реликтов в ботанической географии

Рассматривая флору любой территории как явление историческое, выделяют реликтовые элементы, которые отражают историю развития этой флоры и условия минувших времён. Географические реликты, о которых пойдет речь, в систематическом отношении не представляют собой ничего необычного; они необычны в своем географическом распространении. Одни из них являются реликтовыми для части изолированного, оторванного от

основного, ареала и морфологически они не отличаются от соответствующих видов, находящихся в условиях основного ареала. К числу таких видов во флоре Сибири относится большинство третичных неморальных реликтов: *Asarum europaeum*, *Sanicula europaea* и др. Другую группу географических реликтов составляют виды, которые в результате дизъюнкции ареала и дальнейшей изоляции преобразовались в новые виды. С момента разрыва ареала вида, обособившиеся популяции оказываются в генетической изоляции от популяции основного ареала. Позднее они встают на путь преобразования, что может завершиться формированием нового вида. Примерами таких видов во флоре Сибири являются *Brunnera sibirica*, *Dentaria sibirica* и др.

Наиболее глубоко проблема географических реликтов была впервые разработана еще в трудах Е.В. Вульфа (1937–1941), который дал достаточно полное определение понятию реликтового вида. Позднее в ботанической географии реликтовый вид стал выступать как элемент флоры. Поэтому реликтовыми видами во флоре того или иного региона стали считать те ее элементы, относительная древность которых определяется не абсолютным временем возникновения вида, а временем вхождения его в состав исследуемой флоры (Казакова, Тихомиров, 1984).

А.И. Толмачев (1974), развивая взгляды Е.В. Вульфа, отмечал, что при определенных внешних условиях реликтовый вид может стать активным видом и как бы «уйти с исторически намечавшегося пути к вымиранию». Эту же точку зрения на изменчивость реликтов поддерживал С.Ю. Липшиц (1977), замечая, что на реликты нельзя смотреть как на «застывшие», сугубо консервативные, вымирающие виды. По его мнению, это можно объяснить способностью реликтов к изменчивости, благодаря которой, многие из них могут быть интродуцированы, а также способны изменить современный ареал путем миграции. Именно вариабельность реликтов, по его мнению, могла послужить одной из главных причин их сохранения или приспособления к изменившимся условиям.

Понимание реликтов как древних, малоподвижных, консервативных элементов (Васильев, 1963; Клоков, 1963 и др.) было нарушено появлением новых подходов к изучению реликтов, в том числе изучением динамики популяций. Исследования последних десятилетий показывают, что популяции реликтовых видов могут быть динамичными системами и могут обладать различной активностью (Юрцев, 1987; Дидух, 1982, 1998 и др.).

Учитывая точку зрения о том, что реликтовые виды обладают различной биологической активностью, важное дополнение к определению понятия реликтовости видов и рассмотрения степени их биологической активности внесла А.В. Положий (1964), особое внимание обратив на крайнюю изменчивость некоторых видов. Эти изменения обеспечивают сохранность видов в определенных местообитаниях, в большей мере сохранивших прежние условия существования. Нормальное и хорошее развитие без признаков угнетения и при большом обилии особей наблюдается в условиях, наиболее полно отвечающих экологической природе вида. Чаще всего это наблюдается

у реликтовых видов, находящихся в составе реликтовых сообществ. По мнению А.В. Положий, потенциальные возможности изменения активности видов определяются степенью их пластичности: чем выше специализация вида, тем меньше его экологическая пластичность. Прогрессирующая специализация вида снижает его эволюционную пластичность. Следовательно, реликтовые виды нельзя рассматривать как виды, обреченные на вымирание.

В работе проведен анализ третичных неморальных реликтов. Под понятием «неморальный элемент флоры» понимают виды, распространение которых связано с областью распространения широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. По своему происхождению неморальные реликты представляют остатки (дериваты) третичной тургайской флоры. Те области, в которых обнаружены реликты, по мнению большинства ученых и на наш взгляд, следует исключить из числа территорий, переживших катастрофические перемены географической среды. И чем больше в этих областях сохранилось реликтовых элементов, тем с большей долей вероятности можно считать, что физико-географические условия в них изменялись в меньшей степени.

Большинство ботаников считает, что на территории Евразии существовали центры «консервации» – рефугиумы третичной неморальной флоры, на территории которых эта флора развивалась автохтонно. В связи с изменением условий в сторону похолодания и сухости происходило ее постепенное обеднение. На территории Сибири к числу таких рефугиумов относят: Восточное Приуралье, Юго-Западный Алтай, Северо-Восточный Алтай, Горную Шорию, Западный Саян, Восточный Саян, юго-западные склоны хребта Хамар-Дабан (Крылов, 1891; Епова, 1956; Черепнин, 1957; Назимова, 1967; Положий, Крапивкина, 1971, 1985; Гуреева, 2001). В последние годы описано два рефугиума доплейстоценовой флоры в Западном Приуралье (Камелин, Овеснов, Шилова, 1999). Миграционная точка зрения высказывалась Г.Э. Гроссетом (1962, 1965), который считал, что на Урал и в Сибирь виды третичной неморальной флоры проникли из Европы после оледенения.

Как показывают исследования указанных выше авторов, концентрация третичных неморальных реликтов на территории Евразии между 50° и 52° с.ш. неслучайна. Ее нельзя объяснить ни возобновлением погребенных семенных банков (Бутвиловский, 1993), ни миграциями после оледенения. Кроме того, как отмечает И.И. Гуреева (2002), на территории Сибири у древней флоры, по-видимому, было больше шансов сохраниться, чем в Европе. Даже если принять точку зрения о покровном позднеплейстоценовом оледенении, высказанную сторонниками новой гляциальной теории (Гросвальд, 1988, Гросвальд, Глазовский, 1988), в Сибири южная граница максимального оледенения доходила до 62° с.ш., в то время как в Западной Европе – почти до 50° с.ш. Кроме того, мощным фактором, влияющим на характер физико-географической среды, было образование огромных приледниковых водоемов, которые способствовали снижению континентальности климата (Кожевников,

Украинцева, 1992). Анализ реконструкции максимального оледенения Северной Евразии (Гросвальд, 1988), показывает, что среди горных систем Южной Сибири сплошным оледенением не были затронуты Салаирский кряж, Кузнецкий Алатау, Западный Саян и Хамар-Дабан. Таким образом, оледенение непосредственно не коснулось основных территорий, которые считаются рефугиумами третичной растительности.

Все это позволяет говорить о существовании на территории Южной Сибири ряда рефугиумов, в которых сохранились остатки третичной растительности. Горная Шория является классическим рефугиумом, где сохранился не только комплекс травянистых неморальных реликтов, но и целая формация широколиственного леса, где доминирующей породой является липа сибирская (*Tilia sibirica*).

Подходя к изучению третичных неморальных реликтов во флоре Южной Сибири в качестве основных критериев их реликтовой природы автором были приняты следующие:

- дизъюнктивный ареал, основная часть которого охватывает широколиственную лесную (неморальную) область Европы или Восточной Азии, а отдельные фрагменты ареала, находятся на территории Сибири;
- фитоценотические связи в пределах основного участка ареала с широколиственными и хвойно-широколиственными лесами;
- фитоценотические связи с формациями черневой тайги и липовым лесом Алтае-Саянской горной страны;
- активность и поведение вида на территории реликтовой части ареала;
- данные исторической географии, палеогеографии и палеоботаники, позволяющей судить о вероятном возрасте реликта.

1.2. История изучения Кузедеевского липового острова в Горной Шории

Знаменитый Кузедеевский липовый остров в Горной Шории – единственный крупный массив широколиственного леса в Сибири был открыт и впервые описан в 1891 году профессором Томского государственного университета П.Н. Крыловым. С того времени на этой территории работало не одно поколение исследователей: ботаников (Ревердатто, 1924, 1925; Грубов, 1940; Колокольников, 1941; Куминова, 1949, 1950; Клеопов, 1941; Положий, Крапивкина, 1971, 1978, 1985; Лацинский и др., 1979; Крапивкина, 1964-2006), лесоводов и дендрологов (Крылов, 1955, 1961; Хлонов, 1965, 2001), бриологов (Гудошников, 1986; Васильев, 1974, 1975), лишенологов (Седельникова, 1970, 1990; Баумгертнер, 1999), микологов (Ноздренко, 1972), почвоведов и микробиологов (Трофимов, Таранов, 1968; Трофимов, 1975; Клевенская, Наплекова, Гантимурова, 1970). До настоящего времени не угасает интерес к этой уникальной формации леса.

1.3. История выделения неморальных реликтов в Горной Шории

Липу сибирскую и комплекс сопутствующих ей травянистых растений (17 видов) П.Н. Крылов отнес к числу третичных реликтов в современной флоре Южной Сибири. Он отмечал, что эти виды характерны не только для флоры Кузедеевского липового острова, но и для черневой тайги Горной Шории. Позднее ряд ученых (Ильин, 1941; Клеопов, 1941; Куминова, 1957; Горчаковский, 1969; Сергиевская, 1964; Крапивкина, 1967; Положий, Крапивкина, 1971, 1985; Польшникова, 2001; Гуреева, 2001; Камелин, Чубаров, Шмаков, 2002) дополнили список этих видов на территории Горной Шории. Таким образом, общий список видов, включённых в число третичных неморальных реликтов и произрастающих в составе черневой тайги Горной Шории, на настоящий момент составляет 37 видов. Из этого числа на территории липового острова не обнаружено 11 видов.

2. Природные условия Горной Шории

По совокупности геоморфологических особенностей и геологическому строению Горная Шория относится к Алатауско-Шорскому нагорью (Вдовин, 1988), которое входит в состав Кузнецко-Салаирской геоморфологической провинции, занимающей северо-западную часть Алтае-Саянской горной области. В состав этого нагорья включены горные территории Кузнецкого Алатау, Горной Шории, Бийской гривы и северной половины Абаканского хребта (Лаврентьев, 1967, Вдовин, 1988). В настоящее время происходит медленное тектоническое поднятие всего нагорья, что отражается на развитии речных пойм и активизации склоновых процессов.

Алатауско-Шорское нагорье в целом представляет собой сложную систему разнонаправленных хребтов и горных массивов общей северо-западной ориентировки, которая отражает его геологическую структуру и состав пород. Для территории Горной Шории, также, как и Кузнецкого Алатау, характерна асимметрия рельефа (Ильиных, 1970; Сляднев, 1965), которая обусловлена не только неравномерными неотектоническими движениями, но и неодинаковым погружением территории сопредельных Кузнецкой и Минусинской котловин в процессе их формирования. По возрасту это каледонские структуры.

Горная Шория – это сложно расчлененная гидросетью среднегорная страна с более высокой центральной частью, где протягивается с юго-запада на северо-восток Шорский хребет, в срединной, наиболее высокой части которого высятся гольцовые вершины горной группы Мустаг. Характерными типами рельефа являются: рельеф древней поверхности выравнивания, среднегорный эрозионный рельеф, низкогорный рельеф (Воскресенский, 1962).

Среди окружающих пространств Горная Шория выделяется как остров повышенных температур и повышенного количества осадков. Горные

поднятия нагорья, располагаясь почти в меридиональном направлении, служат мощными конденсаторами влаги на пути преобладающих здесь влажных западных ветров. В соответствии со схемой биоклиматических подразделений территории гор Южной Сибири (Поликарпов и др., 1986), Горная Шория относится к избыточно влажной климатической фации. Особое место по показателями климатических элементов занимает северо-западная часть Горной Шории – территория наиболее крупного массива липовых лесов. Основные черты современной речной сети Алатаусско-Шорского нагорья наметились еще на границе третичного и четвертичного периода и окончательно оформились в послеледниковое время. Гидрографическая сеть здесь хорошо развита. Большинство рек, главными из которых являются Кондома и Мрассу, принадлежат бассейну реки Томи.

Оригинальное сочетание факторов почвообразования в различных частях Кузнецко-Шорского нагорья особенно на территории Горной Шории, отличает почвенный покров этого горного поднятия от остальных горных территорий Сибири. Еще И.П. Герасимов и др. (1963) отмечали, что характер экологических связей почв черневой тайги Кузнецкого нагорья с окружающей средой имеет признаки явной азональности или региональной самобытности. Впервые они были описаны Б.Ф. Петровым (1946) под названием «глубоко оподзоленных почв Алтае-Саянской черни», а позднее К.П. Горшенин (1955) отнес их к подтипу дерново-подзолистых. Более поздние исследования С.С. Трофимова и С.А. Таранова (1968), С.С. Трофимова (1975) позволили несколько изменить имеющиеся представления об этом подтипе почв. В связи с хорошим дренажом и постоянным обогащением почвы первичными минералами, наряду с процессом оподзоливания, идет и обратный процесс – восстановление. Поэтому все элементы, связанные с подзолистым процессом, не накапливаются, а постоянно нейтрализуются, и поэтому в данных горных условиях формируются почвы, не имеющие явных признаков подзолистых почв. Учитывая условия их генезиса, отсутствие дернового горизонта, резкую дифференциацию химического состава по профилю, высокую биологическую активность, непромерзаемость, эти авторы выделили их в самостоятельный фациальный подтип – горно-таежных глубоко-оподзоленных (псевдоподзолистых) непромерзающих почв Алтае-Саянской области.

В центральной части горных массивов Кузнецкого Алатау и восточных районов Горной Шории горно-таежные глубоко-оподзоленные почвы смыкаются с бурыми горно-таежными почвами. На высотах более 800–850 м в подгольцовой зоне развиваются горно-таежные гумусово-иллювиальные оподзоленные почвы. Выше 1300-1400 м под пологом альпийского лугового разнотравья и среди криволесья, выраженных фрагментарно, встречаются горно-луговые и горно-лесные почвы. Еще выше в зоне каменистых тундр формируются горно-тундровые почвы.

Горные поднятия Кузнецко-Шорского нагорья нарушают широтную зональность растительного покрова, в результате чего на географической

широте, соответствующей степной области Западной Сибири, развиваются таежные формации.

Согласно ботанико-географическому районированию В.В. Ревердатто (1931), территория Горной Шории входит в Кузнецко-Алатаусско-Салаирский округ Алтае-Саянской провинции, южный подрайон Кузнецко-Алатаусского черногого района. Указанный подрайон А.В. Кумина (1950) выделила как Кондомо-Мрасский таежный район, ведущей формацией растительности которого является черневая тайга. Привлекать внимание ученых эта формация начала лишь после исследований профессора П.Н. Крылова (1891), в работах которого она была освещена с формационной и исторической точки зрения.

Изучению липовых лесов и черневой тайги Горной Шории посвящено значительное количество работ (Крылов, 1891; Ревердатто, 1924, 1925, 1927, 1931; Баранов, Смирнов, 1931; Грубов, 1940; Колокольников, 1941; Кумина, 1950, 1951, 1973; Крылов, 1961; Крапивкина, 1967, 1970, 1971, 1973, 1979; Положий, Крапивкина, 1971, 1978, 1985; Гудошников, 1970, 1976, 1978, 1979, 1981, 1986; Лацинский, Ронгинская, Лубягина, 1979; Лацинский, 1983 и др.). Согласно данным этих исследований, черневая тайга Горной Шории характеризуется следующими признаками:

- преобладанием в древостое пихты и осины, присутствие в качестве примеси кедра и березы;

- развитием подлеска из крупных кустарников, в состав которого входит рябина сибирская, калина обыкновенная, карагана древовидная, смородина красная, черемуха обыкновенная, бузина сибирская и др.;

- развитием высокотравного покрова, под пологом которого произрастают таежные тенелюбы;

- присутствием в составе травостоя травянистых неморальных реликтов, а в древостое, единственной широколиственной древесной породы – липы сибирской;

- слабым развитием или отсутствием мохового покрова.

Отмечая реликтовый характер черневой тайги Горной Шории, следует отметить, что наибольшая концентрация неморальных реликтов характерна для ассоциаций липовых лесов и ненарушенных участков черневой тайги.

Черневая тайга обычно поднимается до высоты 500-680 м над уровнем моря. На более высоких горных массивах распространены различные варианты нагорных пихтовых лесов, отличительными признаками которых являются почти полное отсутствие лиственных деревьев, слабое развитие подлеска, травостоя и отсутствие реликтовых видов, за исключением *Oreopteris limbosperma*.

Таким образом, в лесном поясе Горной Шории выделяют два подпояса: черневой тайги и нагорных пихтовых лесов.

В верховьях горных рек на юге Горной Шории встречаются кедровники. Здесь на территории Кабырзинского лесничества сосредоточено более половины всей площади кедровых лесов Кемеровской области. Подлесок в

них или отсутствует или очень редкий, представлен *Rhododendron aureum*, *Lonicera altaica*, *Ribes spicatum*. В состав травяно-кустарничкового яруса входят *Bergenia crassifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* и др. (Шипулин и др., 1976).

Выше 1300 м, на верхней границе леса, развиты заросли пихтово-кедровых стлаников, которые сменяются фрагментами субальпийских и альпийских лугов. В долинах рр. Кондомы и Мрассу развиты поемные луга, в травостое которых преобладают злаки и бобовые. Болота распространены слабо.

3. Анализ флоры Кузедеевского липового острова и черногого подпояса Горной Шории

3.1. Таксономический анализ

В состав флоры черногого подпояса Горной Шории входят 789 видов высших сосудистых растений из 379 родов и 98 семейств. Выявленные виды дифференцированы по характеру экотопов на: обитателей берегов водоёмов, пойм – 182 вида; сухих каменистых склонов и остепненных лугов – 196; черневой тайги (включая тенистые скалы, небольшие участки сфагновых болот и кедровые леса в верховьях горных рек) – 292, лесная ценофлора которой составляет 204 вида; адвентивных (сорных) видов – 119. Флора Кузедеевского липового острова включает 280 видов высших сосудистых растений из 195 родов и 64 семейств. Таксономический состав лесной ценофлоры липового острова насчитывает 192 вида высших сосудистых растений из 122 родов и 47 семейств.

Как показали результаты исследований, проведенных нами, видовая насыщенность семейств флоры черногого подпояса и липового острова Горной Шории характеризуется низким показателем и составляет соответственно 6,7 и 4,4 (табл. 1).

Таблица 1 – Видовая насыщенность родов и семейств в составе флоры черногого подпояса и липового острова Горной Шории

Название таксономических категорий	Горная Шория, черневой подпояс	Кузедеевский липовый остров
Количество видов	670	280
Количество родов	379	195
Видовая насыщенность родов	1,76	1,43
Количество семейств	98	64
Видовая насыщенность семейств	6,7	4,4

Из анализа полученных показателей прослеживается некоторая обедненность флоры липового леса по сравнению с флорой черногого

подпояса, что объясняется гораздо большей площадью и разнообразием экотопов на территории Горной Шории.

Автохтонные тенденции в развитии флоры черневой тайги и липового острова выражены крайне слабо, о чём свидетельствуют почти полное отсутствие полиморфных родов и незначительное количество эндемичных видов (3,9 %), а также невысокое значение показателя автохтонности (соответственно, 2,98 и 2,90).

Соотношение основных систематических групп и семейств в изученных флорах характеризует их как типичные горно-лесные флоры Голарктики.

Взятые для сравнения ценофлоры черневой тайги Алтая, Горной Шории и липовых лесов характеризуются почти одинаковым количеством видов, сходны по структуре, что указывает на общность их развития (табл. 2).

Таблица 2 – Видовая насыщенность родов и семейств в ценофлорах черневой тайги Алтая, Горной Шории и липовых лесов

Название таксономических категорий	Алтай, черневая тайга	Горная Шория, черневая тайга	Липовые леса
Количество видов	220	204	192
Количество родов	150	128	122
Количество семейств	49	54	47
Видовая насыщенность родов	1,46	1,5	1,57
Видовая насыщенность семейств	4,5	3,6	4,08

Анализ видового состава ведущих семейств ценофлоры липовых лесов показывает более равномерное распределение видов между семействами, что, по мнению А.И. Толмачева (1974), указывает на консервативность исследуемой флоры.

3.2. Хорологический анализ флор

Для того, чтобы получить наиболее полное представление о географических элементах изученных флор, проследить географические связи реликтов неморального комплекса, нами проведен анализ ареалов видов. При проведении анализа учитывались данные географического анализа флоры черневого подпояса Горной Шории, полученные нами ранее (Положий, Крапивкина, 1971), с учетом данных последних лет.

Как показывает процентное соотношение видов по типам ареалов наибольший удельный вес в составе обеих флор принадлежит евразийским видам; почти одинакова роль видов голарктического распространения, занимающих второе место. Что касается видов азиатского распространения, то количество их во флоре Кузедеевского липового острова почти в два раза меньше (табл. 3).

Таблица 3 – Соотношение типов ареала флоры Кузедеевского липового острова и черногового подпояса Горной Шории

Тип ареала	Флора Кузедеевского липового острова		Флора черногового подпояса Горной Шории	
	кол-во видов	% соотношение	кол-во видов	% соотношение
Космополитный	2	0,71	3	0,45
Голарктический	62	22,14	179	26,71
Евразийский	182	65,00	329	49,10
Азиатский	34	12,15	159	23,74
Всего:	280	100	670	100

Подразделение евразийского типа ареала на подтипы показывает следующее. В составе обеих флор наиболее значительна роль видов широко распространенных в пределах Евразии – собственно евразийских. Высокий удельный вес составляют сибирско-европейские и среднеазиатско-южно-сибирско-европейские виды, при меньшем участии видов среднеазиатско-монголо-сибирско-европейских.

В группе видов азиатского типа ареала в составе обеих рассматриваемых флор основную роль играют монголо-сибирские, среднеазиатско-монголо-сибирские и южно-сибирские эндемики при участии среднеазиатско-южно-сибирских и видов широкого азиатского распространения.

К числу южно-сибирских эндемиков относятся следующие виды: *Anemonoides coerulea*, *Delphinium retropilosum*, *Ranunculus propinquus*, *Viola uniflora* subsp. *laschinskyi*, *Tilia sibirica*, *Brunnera sibirica*, *Myosotis krylovii*, *Pedicularis incarnata*, *Veronica krylovii*, *Cruciata glabra* subsp. *krylovii*, *Saussurea latifolia*. От общего числа видов липового острова эндемичные виды составляют 3,9 %.

Хорологический анализ исследуемой флоры позволяет рассматривать её как видоизменённый восточный вариант европейской неморальной флоры, которая сформировалась на базе видов европейского распространения при участии среднеазиатского, центральноазиатского и алтае-саянского центров.

Особый интерес при проведении географического анализа исследуемой флоры представляет группа видов, выделенных в качестве третичных неморальных реликтов, обнаруженных на территории Горной Шории и Кузедеевского липового острова. Ещё М.М. Ильин (1941) впервые указал, что неморальные реликты в современной флоре Сибири неоднородны. Учитывая возраст, происхождение и современный ареал, в их составе он выделил 4 группы: древнесредиземноморские, атлантические, палеоазиатские и евразийские.

Древнесредиземноморские – наиболее древние элементы (миоценовые или нижнеплиоценовые), не имеющие в современной флоре Сибири, Средней и Восточной Азии каких-либо филогенетических связей и в то же

время обнаруживающие родство с таксонами (секциями), свойственными Древнему Средиземью. К этой группе он отнес 3 вида: *Dentaria sibirica*, *Brunnera sibirica* и *Cruciata krylovii*. Из них только 2 последних вида встречаются в Горной Шории и Кузедеевском липовом острове. Являясь на территории Южной Сибири эндемичными видами, они обнаруживают явное родство с европейскими и кавказскими видами. К этой же группе реликтов следует отнести *Alfredia cernua* (L.) Cass.

Вторая группа реликтов неморальной флоры Сибири – *атлантическая* (по Ильину, 1941) или европейская (по Лавренко, 1938). К ней отнесены более молодые (верхнеплиоценовые) элементы, связанные с европейским центром и имеющие близкие виды в современной флоре Сибири или Дальнего Востока. К этой группе, имеющей азиатско-европейский тип ареала, относится наибольшее число видов (24), принадлежащих, в основном, к цветковым растениям. Эта группа подразделена нами (Положий, Крапивкина, 1988) на две подгруппы: западноазиатско-европейскую и южносибирско-европейскую.

К первой отнесены виды, широко распространенные в широколиственных лесах Европы, Кавказа, достигающие Урала. Изолированные участки их ареала обнаружены в лесном поясе гор в Средней, нередко и в Центральной Азии, а также в Гималаях и Северо-Западном Китае. Небольшие фрагменты ареала встречаются в Южной Сибири. Из 11 видов этой подгруппы четыре достигают Прибайкалья (*Epilobium montanum*, *Festuca gigantea*, *F. altissima*, *Poa remota*); три вида достигают Восточного Саяна (*Circaea lutetiana*, *Cardamine impatiens*, *Stachys sylvatica*). У остальных трех видов (*Viola mirabilis*, *Geranium robertianum* и *Glyceria plicata*) восточная граница ареала находится в Горной Шории и на Алтае. Из папоротников к этой подгруппе следует отнести *Polypodium vulgare*.

Основной ареал подгруппы южносибирско-европейских видов (13) почти полностью находится на территории широколиственных лесов Европы, Кавказа, доходит до Урала. Небольшие фрагменты ареала этих видов имеются в горах Южной Сибири. У большинства из них самые восточные местонахождения находятся на Алтае и Горной Шории. К их числу относятся: *Asarum europaeum*, *Actaea spicata*, *Campanula trachelium*, *Neottia nidus-avis*, *Sanicula europaea*, *S. uralensis*, *Astragalus glycyphyllos*, *Carex muricata*, *C. sylvatica*, *Tilia sibirica* и *Myosotis krylovii*, *Scrophularia nodosa* (отмечен в Канаде) и *S. umbrosa*. Последний вид отмечен в Восточном Саяне. Два вида этой подгруппы (*Tilia sibirica* и *Myosotis krylovii*) являются на территории Южной Сибири эндемиками, но обнаруживают тесную связь с лесной флорой Европы.

Пацифическая группа реликтов – по возрасту более или менее соответствует атлантической, но своим происхождением связана с Восточной Азией, нередко с Северной Америкой. К их числу на территории Горной Шории и Кузедеевского липового острова относится *Osmorhiza aristata*. Основной ареал этого вида охватывает широколиственные и смешанные леса Японии, Манчжурии и Дальнего Востока. Далее на западе, вдали от

основного ареала, этот вид встречается в черневых лесах Алтая и Саян. Затем, снова после огромной дизъюнкции, осмориза остистая произрастает в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Кавказа. Вероятно, к этой группе следует отнести папоротник *Lepisorus albertii*.

Евразийская – группа реликтов (8 видов), объединяющая виды с широким азиатско-европейским ареалом, который распадается на два крупных участка. Первый участок ареала связан с широколиственными лесами Европы, Кавказа и достигает Урала. Другой крупный участок ареала этих видов находится в Восточной Азии. Небольшие фрагменты ареала встречаются в Южной Сибири, Средней и Центральной Азии, Северной Америки. Часть видов этой группы (4 вида) имеют, вероятно, европейское происхождение, так как именно на территории Европы сосредоточено большое число близких им видов. К этой группе относятся: *Galium odoratum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Cardamine impatiens*, *Ophyoglossum vulgatum*.

К числу видов этой группы, охватывающих своим распространением лесную область Европы, Восточной Азии, встречающихся в горах Южной Сибири и на территории Северной Америки, но имеющих родственные связи с флорой Восточной Азии, относятся 4 голарктических вида: *Asplenium trichomanes*, *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum braunii*, *Oreopteris limbosperma*.

Проведенный нами географический анализ группы неморальных реликтов черневого подпояса показывает, что на территории Южной Сибири произрастают реликты, имеющие как европейские, евразийские, так и восточно-азиатские генетические связи при незначительном участии видов древнесредиземноморского происхождения. Большинство видов, относящихся к атлантической группе, достигают Прибайкалья, с другой стороны, виды восточно-азиатского происхождения встречаются на Алтае, а осмориза остистая достигает Кавказа.

Разделяя взгляды М.М. Ильина (1941) и Е.М. Лавренко (1938) о вероятном возрасте и происхождении неморальных реликтов во флоре Сибири, мы попытались детальнее проанализировать их современные ареалы с учётом распространения близких видов.

Проведенный анализ ареалов реликтов третичных широколиственных лесов во флоре Сибири (62 вида) с учётом изменений позволяет объединить их в 4 крупные географические группы (типы ареала): голарктические (8 видов), азиатско-европейские (30), восточно-азиатские (12) и южно-сибирские эндемики (12) (Положий, Крапивкина, 1985) (табл. 4).

Таблица 4 – Ареалы и распространение в Сибири
видов неморального комплекса

Вид	Распространение в Сибири						
	При-уралье	Алтай	Горная Шория	Зап. Саян	Вост. Саян	Хамар-Дабан	Забайкалье
Голарктический тип ареала							
<i>Asplenium trichomanes</i> L.		+	+				
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	+	+	+	+		+	
<i>Galium triflorum</i> Mishaux					+	+	
<i>Oreopteris limbosperma</i> (All.) Holub		+	+			+	+
<i>Polystichum braunii</i> (Spenn.) Fee		+	+	+			
<i>Polystichum lonchitis</i> (L.) Roth		+			+	+	+
<i>Scrophularia nodosa</i> L.		+	+				
<i>Polypodium vulgare</i> L.	+	+	+		+		
Азиатско-европейский тип ареала							
<i>Actaea spicata</i> L.	+	+	+				
<i>Ajuga reptans</i> L.						+	
<i>Asarum europaeum</i> L.	+	+	+				
<i>Astragalus gycyphyllos</i> L.	+	+	+				
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Hudson) Beauv.		+	+		+	+	+
<i>Bromopsis benekenii</i> (Lange) Holub		+	+				
<i>Campanula latifolia</i> L.		+					
<i>Campanula trachelium</i> L.		+	+				
<i>Cardamine impatiens</i> L.	+	+	+	+			
<i>Carex muricata</i> L.		+	+		+		
<i>Carex sylvatica</i> Hudson		+	+				
<i>Circaea luteniana</i> L.		+	+	+	+		
<i>Digitalis grandiflora</i> Miller	+	+		+			
<i>Epilobium montanum</i> L.	+	+	+	+	+	+	
<i>Festuca altissima</i> All.		+	+	+	+	+	
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Villar	+	+	+	+	+	+	
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.		+	+	+	+		
<i>Geranium robertianum</i> L.		+	+				
<i>Glyceria plicata</i> (Fries) Fries	+		+				
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) L. C.M.Rich.	+		+				+
<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.	+		+		+		
<i>Poa remota</i> Forsel.	+	+	+	+	+	+	
<i>Sanicula europaea</i> L.		+	+				
<i>Sanicula uralensis</i> L.		+	+				

Вид	Распространение в Сибири							
	При-уралье	Алтай	Горная Шория	Зап. Саян	Вост. Саян	Хамар-Дабан	Забайкалье	
<i>Scrophularia umbrosa</i> Kleop. ex Kam., Czubarov et Schmakov		+	+					
<i>Stachys sylvatica</i> L.	+	+	+	+	+	+		
<i>Tilia cordata</i> Miller	+							
<i>Ulmus laevis</i> Pallas	+							
<i>Veronica officinalis</i> L.						+		
<i>Viola mirabilis</i> L.	+	+	+					
Восточно-азиатский тип ареала								
<i>Camptosorus sibiricus</i> Rupr.		+			+			
<i>Carex hancockiana</i> Maxim.		+		+	+	+		
<i>Carpesium triste</i> Maxim.		+						
<i>Circaea caulescens</i> (Kom.) Hara		+			+	+		
<i>Chrysosplenium sedakovii</i> Turcz.		+		+		+	+	
<i>Festuca extramiorientalis</i> Ohwi		+			+	+	+	
<i>Galium paradoxum</i> Maxim.		+				+		
<i>Osmorhiza aristata</i> (Thunb.) Rydb.		+	+		+			
<i>Lepisorus albertii</i> (Ching) Regel		+	+					
<i>Thalictrum baicalense</i> Turcz. ex Ledeb.				+	+	+	+	
<i>Waldsteinia ternate</i> (Stephan) Fritsch						+		
<i>Viola dactyloides</i> Schultes					+	+	+	
Южно-сибирский тип ареала								
<i>Aconitum sucaczevii</i> Steinb.						+		
<i>Alfredia cernua</i> (L.) Cass.		+	+					
<i>Anemonoides baicalensis</i> (Turch. ex Ledeb.) Holub				+		+		
<i>Brunnera sibirica</i> Steven		+	+	+	+			
<i>Chrysosplenium filipes</i> Kom.		+		+				
<i>Chrysosplenium ovalifolium</i> Bieb. ex Bunge		+		+				
<i>Cruciata glabra</i> subsp. <i>krylovii</i> (Iljin) Naumova		+	+	+				
<i>Dentaria sibirica</i> (O.E.Schulz) N.Busch		+		+				
<i>Elymus pendulinus</i> (Nevski) Tzvelev		+		+	+		+	
<i>Myosotis krylovii</i> Serg.		+	+	+	+			
<i>Eranthis sibirica</i> DC.				+	+	+		
<i>Tilia sibirica</i> Fischer ex Bayer		+	+					

Анализ распространения неморальных реликтов в Сибири показывает, что наиболее богато они представлены на территории Алтая и Горной Шории.

Как показывают исследования, на территории Южной Сибири от Алтая до Прибайкалья встречаются реликты, имеющие как европейские, так и восточно-азиатские генетические связи. Ряд видов явно европейского происхождения (*Festuca altissima*, *F. gigantea*, *Brachypodium sylvaticum*, *Epilobium montanum*, *Ajuga reptans*, *Veronica officinalis*, *Poa remota*) достигает Прибайкалья. С другой стороны, виды восточно-азиатского происхождения (*Lepisorus albertii*, *Festuca extremiorientalis*, *Camptosorus sibiricus*, *Chrysosplenium sedakovii*, *Carpesium triste*, *Carex hancockiana*, *Circaea caulescens*, *Galium paradoxum*) встречаются на Алтае, а *Osmorhiza aristata*, кроме того, достигает после значительной дизъюнкции Кавказа.

Существование в составе современной лесной флоры Сибири реликтов с очень широким голарктическим и евразийским ареалами, а также значительное число видов восточноазиатского распространения, вполне согласуется с выводами палеоботаников об относительном однообразии флоры всей Северной Евразии в палеогене и ее тесной связи с флорой Северной Америки.

Географический анализ группы реликтов третичных широколиственных лесов дает больше оснований допустить, что, начиная с миоцена, на обширной территории от Урала до Дальнего Востока происходила дифференциация флоры на Уральскую, Западно-Сибирскую и Восточно-Сибирскую провинции. Между этими провинциями продолжали существовать флористические связи, особенно активными они были между Западно-Сибирской и Восточно-Сибирской провинциями.

Высокий процент эндемичных южно-сибирских видов в группе третичных лесных реликтов современной флоры Сибири (20,6 %) позволяет считать, что в неогене на территории Южной Сибири весьма значительную роль играло автохтонное развитие флоры. Позднее в условиях прогрессирующего похолодания происходило обеднение флоры и формирование более приспособленных к изменяющимся климатическим условиям сибирских рас. Исходным материалом для развития новых видов служили, видимо, в основном, европейские, в меньшей степени – восточно-азиатские, а отчасти и более древние виды, связанные своим происхождением с флорой древнего Средиземноморья.

Обращает на себя внимание концентрация неморальных реликтов – южно-сибирских эндемиков – на Алтае. В лесном поясе Алтая из 12 таких видов встречается 9. Распределение неморальных реликтов-эндемиков на территории Южной Сибири позволяет предполагать, что центром автохтонного развития лесной флоры на юге Сибири в неогене был низкогорный пояс Алтая. Алтай и Горная Шория являются, видимо, не только крупными рефугиумами третичной лесной флоры, но и основными центрами ее автохтонного развития в третичное время.

3.3. Эколого-флороценотический анализ

Одним из наиболее сложных и интересных методов анализа флоры является изучение флорогенеза – процесса соединения в единый комплекс элементов флоры, различных по возрасту, экологическим и ценотическим связям, происхождению, географическому распространению. Еще в работах А.Н. Краснова (1888), а затем и А.И. Толмачева (1974) показано, что флора каждой области состоит из разновозрастных элементов: корни современной флоры; ядро флоры, сформированное в период ее начального образования; миграционные элементы моложе основного ядра флоры; автохтонные новообразования.

Объединение этих элементов образует флористические комплексы, которые складывались на протяжении всей истории развития флоры данной территории. Впервые система флористических комплексов (ценоэлементов, исторических свит) была предложена Ю.Д. Клеоповым (1941, 1990). На основе многостороннего анализа во флоре широколиственных лесов он выделил следующие ценоэлементы: неморальные (фагетальные и тилиетальные), кверцетальные (дубравные), бетулетальные (лесные), а также более поздние, повлиявшие на состав лесов европейской лесостепи. В его работе также рассматривалась неморальная флора Горной Шории, территорию которой он посетил. Наиболее древние виды – **корни флоры**, были им отнесены к комплексу наиболее древней полтавской субтропической флоры, который сохранился в современном распространении только в Эвксинской, Гирканской и Маньчжурской провинциях. Во флоре Сибири элементы этого комплекса отсутствуют.

В качестве **ядра флоры** рассматриваем **неморальный** флористический комплекс как совокупность элементов, флорогенетически связанных с формациями широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Евразии.

В состав неморального комплекса, кроме тилиетальных, включены и кверцетальные элементы. Хотя они имеют, вероятно, разный возраст, тем не менее, связаны с широколиственными и хвойно-широколиственными лесами. Тилиетальные элементы являются остатками плиоценовой тургайской флоры и имеют на территории Сибири автохтонное происхождение. Кверцетальные элементы являются более древними, миоцен-плиоценовыми, и имеют на территории Сибири миграционное происхождение, войдя в состав неморальной флоры в конце плиоцена – середине плейстоцена (Камелин, 1999). Оба типа ценоэлементов связаны с широколиственными липовыми и хвойно-широколиственными черневыми лесами Горной Шории. По-видимому, виды этого комплекса справедливо называть неморальными черневоотаежными, как это было указано Р.В. Камелиным (1999).

На территории Горной Шории представители неморального комплекса имеют реликтовый характер ареала. Характерными особенностями неморальных тилиетальных ценоэлементов являются: отсутствие вечнозеленых форм среди травянистых растений, приспособленность к

глубокому зимнему покою, относительно крупные листовые пластинки, мезофильность, умеренная теневыносливость, мезомегатрофность.

В экологическом отношении группа травянистых неморальных реликтов неоднородна. На первый план выступают широкоотравные мезофиты, отличающиеся умеренной теневыносливостью, мезомегатрофностью (10 видов) и наиболее полно отражающие неморальную природу теневого широколиственного леса. Большинство видов этой группы связаны с умеренно-влажными местообитаниями по вершинам грив и склонов разных экспозиций: *Sanicula europaea*, *S. uralensis*, *Actaea spicata*, *Geranium robertianum*, *Osmoriza aristata*, *Polystichum braunii*, *Dryopteris filix-mas*. Ряд видов: *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Myosotis krylovii* связаны как с умеренно-влажными, так и влажными местообитаниями, спускаясь в поймы рек и ручьев. Эти виды часто выступают в роли субдоминантов в составе травостоя различных сообществ с участием липы.

Вторая группа (11 видов) объединяет виды, которые характеризуются меньшей теневыносливостью и, являясь мезофильными по своей природе, предпочитают наиболее открытые местообитания: разреженные черневые и липовые леса, лесные опушки. Эти виды менее требовательны к влаге: *Campanula trachelium*, *Stachys sylvatica*, *Viola mirabilis*, *Brachypodium sylvaticum*, *Bromopsis benekenii*, *Festuca altissima*, *F. gigantea*, *Alfredia cernua*, *Carex sylvatica*, *Astragalus glycyphyllos*, *Cruciata glabra* subsp. *krylovii*.

Особое место по характеру местообитания среди реликтов занимает группа гигромезофитов (4 вида), связанных в своём распространении, в основном, с поймами, влажными участками лесов: *Brunnera sibirica*, *Cardamine impatiens*, *Scrophularia nodosa* и *S. umbrosa*. А такой вид, как *Glyceria plicata*, обитающий в избыточно увлажненных понижениях, вдоль дорог или возле ручьев в липовом острове, следует отнести к группе гигрофитов.

Миграционные элементы, вошедшие в состав обедненной тургайской флоры в конце неогена – начале плейстоцена, в связи с изменением климата, представлены во флоре Кузедеевского липового острова видами трех комплексов: кверцетальным, таежным и бетулярным.

Наиболее богат во флористическом отношении **бетулярный комплекс** (56 %), представленный видами березовых и березово-осиновых лесов, виды которых получили широкое распространение в послеледниковую эпоху – плейстоценовая лесостепь. Позднее элементы этого комплекса входили в состав неморальных и таежных сообществ. Виды этого комплекса являются наиболее экологически пластичными, благодаря светолюбию, мезофильности при достаточной холодостойкости.

В экологическом отношении основу бетулярного комплекса в липовом острове составляют мезофиты (117 видов), значительная часть которых входит в группу характерных видов липовых лесов, черневой тайги и высокотравных лугов. Особое место среди этой группы мезофитов занимают представители высокотравья.

Второе место по числу видов в этом комплексе занимают гигромезофиты (17 видов), обитатели наиболее сырых местообитаний в лесах, поймах рек: *Alnus fruticosa* – довольно редкий вид, *Humulus lupulus*, *Cerastium davuricum*, *Matteuccia struthiopteris*, *Rumex acetosella* и др.

Небольшая группа гигрофитов, распространенных по руслам ручьев и речек, включает ряд таких видов, как *Scirpus lacustris*, *Petasites radiatus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Veronica anagilis*, *Galium triflorum*, *Carex caespitosa* и другие. Во влажные годы вдоль дорог, по отрицательным элементам рельефа, заполненным водой, в массовом количестве развиваются популяции *Zannichelia pedunculata*.

Незначительным числом видов в бетулярном комплексе представлена группа мезофитов, входящих в состав высокогорных лугов: *Bistorta major*, *Viola biflora*, *Euphorbia lutescens*, *Pedicularis incarnata*, *Adoxa moschatellina*, *Saussurea latifolia*, *Veratrum lobelianum*, *Lathyrus gmelinii* и др.

Особое место в составе бетулярного комплекса занимает группа эфемероидов, цветущих рано весной: *Anemonoides altaica*, *Anemonoides coerulea*, *Corydalis bracteata*, *Gagea granulosa*, *Viola uniflora*, *Ranunculus monophyllus*, *Erythronium sibiricum*, *Pulmonaria mollis*.

К **кверцетальному** (дубравному) комплексу относятся роды, большинство видов которых в настоящее время произрастает в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях, входящих, согласно А.Л. Тахтаджяну (1974), в состав Древне-Средиземноморского подцарства Голарктического царства. Следует отметить, что выделение этого комплекса требует специальных исследований.

Древние мезофильные реликтовые элементы кверцетального комплекса: *Brunnera sibirica*, *Cruciata glabra* subsp. *krylovii* в современных условиях Горной Шории ценотически связаны с неморальным комплексом черневой тайги и липовых лесов, которые М.М. Ильин (1938, 1941) считал неморальными древне-средиземноморскими реликтами в таежной флоре Сибири. Флора Средиземья отличалась древностью своих элементов, возникших на берегах моря Тетис. Позднейшие ее трансформации привели не только к обширным миграциям на север и восток, но и возникновению там в более поздние периоды своих автохтонно развившихся форм.

Наиболее молодые лесные элементы кверцетального комплекса в составе липовых лесов и черневой тайги обитают в разреженных лесах, зарослях кустарников, по склонам южной экспозиции. Эти лесные мезофиты (*Alfredia cernua*, *Astragalus glycyphyllos*) характеризуются более низким показателем экологического оптимума по характеру увлажнения.

Таежный флористический комплекс во флоре липовых лесов беден (5,6%), фитоценотическая роль видов этого комплекса не велика. Лесообразующими породами в нем являются темнохвойные виды: *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*, редко *Picea obovata*, которым сопутствуют таежные травы. Характерными признаками последних, как отмечает А.Г. Крылов (1994), являются: приспособленность к затенению, низкорослость,

отсутствие вечнозеленых и вегетативно подвижных форм. Единственным представителем зимне-зеленых кустарничков в липняках Горной Шории является *Ryola minor*. В экологическом отношении травянистые растения представлены типичными мезофитами: *Majanthemum bifolium*, *Phegopteris connectilis* и др. Вторую группу составляют гигромезофиты: *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Cinna latifolia*, *Allium microdiction*.

Боровой комплекс включает растения интразональных сосновых лесов, развивающихся в крайне олиготрофных и сухих местообитаниях Горной Шории: по высоким террасам рек Большой Теш, Кондома, Мрассу. Сосна обыкновенная здесь представлена единичными особями. Как известно, формирование большинства боровых видов в горах юга Сибири связано с фазами развития сосновых, отчасти лиственничных формаций. Ценогенез внутри этих формаций шел рядом с развитием степной растительности (Крылов, 1994). На территории Горной Шории этот процесс связан, на наш взгляд, с развитием степных комплексов по южным каменистым склонам. К этому комплексу на территории липового острова относятся всего три вида: *Pinus sylvestris*, *Hieracium umbellatum*, *Dianthus superbus*.

Уремная группировка. Серийные группировки уремного комплекса – 54 вида (18 %), объединяют растения пойменных лесных (с участием *Picea sibirica*, *Betula alba*, иногда *Pinus sibirica*) и кустарниковых группировок с различными видами ив (*Salix caprea*, *S. cinerea*, *S. dasyclados*, *S. viminalis*), а также *Padus avium*, *Rhamnus alnus*, *Ribes nigrum*, *Swida alba*.

Помимо вышеуказанных видов деревьев и кустарников, для уремной группировки характерны, в основном, из трав многолетние корневищные мезогигрофиты: *Veronica longifolia*, *Cardamine macrophylla*, *Saxifraga nelsoniana*, *Lycopus europaeus*, *Phalaroides arundinacea*, *Parnassia palustris*, *Cerastium davuricum*. Из гигрофитов наиболее типичны: *Ranunculus repens*, *Roripa palustris*, *Lychymachia vulgaris*, *Persicaria hydropiper*, *Coccydante flos-cuculi*, *Hesperis sibirica* и др.

Адвентивная группировка. Значительное влияние на состав флоры липового острова за последние десятилетия оказала деятельность человека. Рудеральные виды, идущие вслед за человеком и занесенные из окружающих сообществ, стали источником формирования адвентивной группы растений (10 %). Большинство этих видов представлены однолетними и двулетними формами, местообитаниями которых явились территории бывших пастбищ, обочины дорог, частично уремы в долинах рек. Наибольшее число составляет группа видов, обитающих по обочинам дорог, частично в бывших агроценозах (территориях бывших пастбищ).

В экологическом отношении выделенные комплексы и группировки разнородны (табл. 5).

Таблица 5 – Эколого-ценотический состав флоры Кузедеевского липового острова

Экологическая группа	Флористический комплекс					Растительные группировки	
	Бету-лярный	Немо-ральный	Тажный	Боровой	Всего в лесном комплексе	Уремая	Адвен-тивная
Мезофиты	117	21	6	3	147	7	28
Гигромезофиты	17	4	4	-	26	15	3
Ксеромезофиты	11	-	-	-	11	-	3
Гигрофиты	8	1	-	-	8	30	1
Всего	153	26	10	3	192	54	34

Как показывают данные исследований, флора Кузедеевского липового острова носит мезофильный мезомегатрофный характер.

3.4. Биоморфологический анализ

Спектр жизненных форм во флоре липового острова достаточно сложен и разнообразен. Среди небольшого количества видов деревьев особое место занимает жизненная форма липы сибирской (близкой к европейской – сердцелистной), которая определяется как вегетативно-подвижное ксилоризомное дерево или факультативный кустарник (по Чистяковой, 1978). Листопадные кустарники достаточно разнообразны – 8 % (22 вида). Наибольший процент составляют травянистые многолетники (88 %), среди которых выделено 9 групп; преобладают вегетативно-малоподвижные и вегетативно-подвижные формы (табл. 6).

Таблица 6 – Жизненные формы флоры Кузедеевского липового острова

Жизненная форма	Количество видов
Древесные	30
<i>Деревья</i>	8
<i>Кустарники</i>	22
<i>Полукустарнички</i>	1
Многолетние травы	218
<i>Вегетативно-подвижные:</i>	94
Длиннокорневищные	67
Ползучие и столонообразующие	11
Корнеотпрысковые	5
Клубневые	6
Луковичные	5

Жизненная форма	Количество видов
<i>Вегетативно-малоподвижные:</i>	106
Короткокорневищные	74
Рыхлокустовые	17
Кистекорневые	15
<i>Вегетативно-неподвижные:</i>	18
Стержнекорневые	18
Паразиты	2
Малолетники	30

Особую группу жизненных форм Кузедеевского липового острова представляют мхи и лишайники. Согласно данным С.В. Гудошникова (1986), список листостебельных мхов здесь составляет 60 видов, входящих в состав эпиксильных – 32 вида, эпифитных – 27 видов, эпигейных – 23 вида синузий. Особенно разнообразна лишайнофлора. Исследованиями Н.В. Седельниковой (1990), М.В. Баумгертнер (1999) на этой территории обнаружены 341 вид лишайников, из которых выделены синузии эпифитов – 213, эпилитов – 132, эпигейных – 56 видов. Следует отметить, что в составе лишайнофлоры и бриофлоры обнаружен значительный процент неморальных реликтов.

Таким образом, спектр жизненных форм растений Кузедеевского липового острова достаточно богат и разнообразен, что является показателем древности и сложности этой формации. За счет экологической гетерогенности видов и их морфологического разнообразия достигнуто наиболее полное использование фитосреды.

4. Неморальные реликты во флоре Горной Шории

4.1. Аннотированный список неморальных реликтов Горной Шории

В работе приводится морфологическое описание, современный ареал и распространение этих видов на территории Сибири.

1. *Ophioglossum vulgatum* L.
2. *Polypodium vulgare* L.
3. *Lepisorus albertii* (Regel) Ching
4. *Asplenium trichomanes* L.
5. *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub
6. *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott
7. *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee
8. *Actaea spicata* L.
9. *Asarum europaeum* L.
10. *Viola mirabilis* L.
11. *Cardamine impatiens* L.
12. *Tilia sibirica* Fischer ex Bayer

13. *Astragalus glycyphyllos* L.
14. *Epilobium montanum* L.
15. *Circaea luteciana* L.
16. *Geranium robertianum* L.
17. *Sanicula europaea* L.
18. *Sanicula uralensis* Kleop. ex Kam., Czubarov et Schmakov
19. *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb.
20. *Cruciata glabra* subsp. *krylovii* (Iljin) Naumova
21. *Galium odoratum* (L.) Scop.
22. *Brunnera sibirica* Steven
23. *Myosotis krylovii* Serg.
24. *Scrophularia umbrosa* Dumort.
25. *Scrophularia nodosa* L.
26. *Stachys sylvatica* L.
27. *Campanula trachelium* L.
28. *Alfredia cernua* (L.) Cass.
29. *Neottia nidus-avis* (L.) C. M. Rich.
30. *Carex muricata* L.
31. *Carex sylvatica* Hudson
32. *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) Beauv.
33. *Bromopsis benekenii* (Lange) Holub
34. *Festuca altissima* All.
35. *Festuca gigantea* (L.) Villar
36. *Poa remota* Forsell.
37. *Glyceria plicata* (Fries) Fries

4.2. Особенности размножения неморальных реликтов в условиях Кузедеевского липового острова

Черневая тайга Горной Шории является уникальным рефугиумом третичной флоры и растительности на территории Сибири, сохранившим в своем составе массивы широколиственного леса из липы сибирской, с комплексом травянистых неморальных реликтов. Биологическая устойчивость этих видов в современных ценозах липовых лесов в значительной степени зависит от их способности к размножению и возобновлению.

Единственным представителем неморальных реликтов из древесных пород в Горной Шории является липа сибирская, которая цветёт ежегодно, но урожайные годы достаточно редки. В такие годы удается собрать с одного дерева до 2,5 кг плодов – орешков (Хлонов, 1965). Как показали наши исследования, средний урожай обычно составляет 200-600 г. Такая семенная продуктивность могла бы обеспечить ей хорошее семенное возобновление. Однако качество семян и количество всходов низкое. Исследования, проводимые нами в течение последних 40 лет, показали, что всходы липы

появляются ежегодно на всей территории ее обитания в Горной Шории. Обычно они очень редки – от 1 до 5 всходов на 1 м², но в отдельные годы бывают обильные (до 50-70 шт.). Всходы встречаются, в основном, на разрушенных стволах липы (колоднике), в западинах со скоплением листовой подстилки, реже на открытых участках почвы, вдоль троп и дорог. На втором-третьем году жизни большинство их погибает. По-видимому, основная причина гибели всходов липы – грибковые заболевания. Таким образом, семенное возобновление липы в Горной Шории практически отсутствует.

Вегетативное возобновление и разрастание липы происходит, в основном, за счёт ксилоризомов – одревесневших побегов, формирующих эпи- и гипогеогенные корневища.

Проведенные исследования показывают, что большинство неморальных реликтов, сохранившихся в условиях липового леса Горной Шории, размножаются семенным путем очень слабо. Исключение составляют отдельные виды, но лишь в условиях наиболее благоприятных местообитаний. По способности к вегетативному размножению травянистые неморальные реликты можно подразделить на две группы:

1. Виды, которые довольно эффективно размножаются с помощью корневищ.

2. Виды, не размножающиеся или почти не размножающиеся вегетативным путем. За счет корневищ у них восстанавливаются лишь отмершие в конце вегетационного периода надземные побеги.

К видам первой группы, у которых корневище развивается, в основном, в подстилке, не проникая глубоко в почву, относятся *Galium odoratum*, *Asarum europaeum*, *Stachys sylvatica*, *Myosotis krylovii*, *Viola mirabilis*. Эти виды имеют, в основном, длинные стелющиеся, эпи- и гипогеогенные корневища с многочисленными почками возобновления. Существование этих видов возможно только в районах с непромерзающими почвами и мощным снежным покровом. Все они достаточно эффективно размножаются вегетативным способом. Такие виды характеризуются значительной численностью популяций и высоким показателем встречаемости. Вегетативное размножение у них компенсирует слабое семенное возобновление.

Реликтовые виды второй группы имеют обычно укороченные и утолщенные корневища, углубленные в почву, с единичными почками возобновления. Вегетативное размножение у них отсутствует или почти отсутствует. Размножаются они только семенами. К этой группе относятся: *Actaea spicata*, *Sanicula europaea*, *S. uralensis*, *Osmorhiza aristata*, *Campanula trachelium*, *Epilobium montanum*, *Alfredia cernua*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Scrophularia nodosa*, *S. umbrosa*, из злаков – рыхлокустовые *Festuca gigantea*, *F. altissima*. Эти виды, у которых слабо или совсем не выражена способность к вегетативному размножению, имеют, как правило, низкий показатель встречаемости и низкую численность популяций.

Вегетативная неподвижность компенсируется у них достаточно высокой семенной продуктивностью.

Как показывает изучение особенностей размножения травянистых представителей флоры широколиственного липового леса в черневом подпоясе Горной Шории, популяции этих видов здесь носят регрессивный характер, что подтверждает их реликтовую природу.

4.3. Сезонные явления в развитии липового леса в Горной Шории

Сезонное развитие представителей неморального комплекса в условиях широколиственного липового леса в Горной Шории тесно связано с сезонным развитием этой формации в целом. С целью изучения сезонного развития липового леса в Горной Шории нами в течение ряда лет проводились всесезонные фенологические наблюдения за липой и её травянистыми спутниками.

Характерной биологической особенностью липы сибирской является более поздний период вегетации и короткий период роста побегов по сравнению с другими лиственными древесными породами (*Populus tremula*, *Betula pendula*). Это позволяет липе избегать поздних весенних и ранних осенних заморозков. Сроки прохождения фенологических фаз у этой породы зависят от метеорологических условий года. Начало распускания почек у липы происходит во второй декаде мая, иногда затягивается до первых чисел июня. В эти сроки начинается рост побегов и закладка новых почек. Рост листьев приходится на конец мая – начало июня. Цветение начинается в первой или во второй декаде июля, иногда задерживается до конца июля, что зависит от количества тепла и влаги в этот период и весной, и продолжается 7-18 дней.

Учитывая необходимость введения динамического аспекта в развитии липового леса Горной Шории, нами выделены в травяном покрове следующие синузии: эфемероидов, гемизфемероидов, широкоотравья и высокотравья. По результатам многолетних исследований составлен фенологический спектр липового леса с участием пихты в Горной Шории.

Наблюдения над сезонным развитием широколиственных липовых лесов в Горной Шории (Положий, Крапивкина, 1985) показали, что цветение травянистых растений происходит здесь в несколько стадий:

1. Ранневесенняя (первая половина мая) – синузия эфемероидов и гемизфемероидов. На липе и большинстве кустарников раскрываются почки. Основу травостоя и аспект создают синузии эфемероидов, которые развиваются сразу после стаивания снега. Большинство из них, закончив плодоношение, отмирают уже в начале июня (*Anemonoides altaica*, *A. coerulea*, *Corydalis bracteata*, *Gagea granulosa*, *Erythronium sibiricum*). Самое раннее начало фотосинтеза наблюдается у копытня европейского, так как начинают фотосинтезировать перезимовавшие листья, вышедшие из-под снега. Обычно они отмирают в середине лета, затем появляются новые

летние листья. Ряд ранневесенних растений (гемиэфемероиды) зацветают несколько позднее и после цветения и плодоношения имеют длительный период вегетации (*Carex macroua*, *Viola uniflora*, *Adoxa moschatellina*, *Myosotis krylovii* и *Allium microdiction*).

2. Весенне-летняя (середина мая – середина июня) – синузия широкоотравья. Развиваются листья липы и других лиственных пород (березы, осины) и кустарников. Древесно-кустарниковый полог смыкается. Ранневесенние растения отцветают. Одни находятся в стадии вторичной вегетации, у других происходит распространение плодов и семян. Эта стадия начинается с цветения *Trollius asiaticus*, который на открытых и разреженных участках леса создает яркий аспект. Под пологом древостоя общий аспект зеленый, с разноцветными вкраплениями цветущих *Stellaria bungeana*, *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Paeonia anomala*, *Lathyrus gmelinii*, *Viola biflora*, а также значительного количества цветущих реликтовых видов: *Actaea spicata*, *Osmorhiza aristata*, *Galium odoratum*, *Sanicula europaea*, *S. uralensis*, *Stachys sylvatica*, *Geranium robertianum*.

3. Летняя (середина июня – конец июля) – апогей цветения растений липового леса. Липа и большинство кустарников находятся в цветущем состоянии. Количество травянистых цветущих видов достигает 40. Характерно массовое цветение представителей синузии высокотравья. Папоротники (за исключением *Matteuccia struthiopteris*) обильно спороносят. Из третичных реликтов в цветущем состоянии находятся *Epilobium montanum*, *Festuca gigantea*, *F. altissima*, *Bromopsis benekenii*, *Brachypodium sylvaticum*, *Alfredia cernua*. Продолжают цветение и одновременно плодоношение *Stachys sylvatica*, *Geranium robertianum*.

4. Летне-осенняя (начало августа – начало сентября). Количество цветущих видов падает до 11 (продолжают цвести, в основном, представители высокотравья), большинство из них, а также многие реликты обильно плодоносят. Одним из последних зацветает *Aconitum volubile*. Из реликтов в фазе цветения продолжает находиться *Geranium robertianum*.

5. Поздне-осенняя (сентябрь). Общий аспект зелено-желтый. Цветут лишь единичные виды высокотравья: *Senecio nemorensis*, *Solidago virgaurea*, из реликтов продолжает цветение *Geranium robertianum*. Зелеными остаются в основном реликтовые виды: *Galium odoratum*, *Asarum europaeum*, *Osmorhiza aristata*, *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum braunii*, *Myosotis krylovii*, а также *Aegopodium podagraria*, *Carex macroua*.

Как показывают наблюдения, травянистые реликтовые виды в зависимости от сроков цветения могут быть подразделены на следующие группы: ранневесенние (*Asarum europaeum*, *Myosotis krylovii*); весенне-летние (*Galium odoratum*, *Actaea spicata*, *Sanicula europaea*, *Osmorhiza aristata*, *Stachys sylvatica*); летние (*Epilobium montanum*, *Festuca altissima*, *F. gigantea*, *Bromopsis benekenii*, *Brachypodium sylvaticum*, *Alfredia cernua*). Особое место по продолжительности цветения занимает герань Роберта, которая зацветает в конце мая и цветет до заморозков. Из группы неморальных реликтов

только два вида (*Asarum europaeum* и *Polystichum braunii*) являются весенне-летне-осенне-зимнезелеными, остальные реликты имеют более или менее продолжительный зимний покой. Группа весенне-летних видов имеет короткий период первичной вегетации (до цветения) – 28-30 дней. Некоторые из них уходят под снег с хорошо развитыми почками. Наблюдения, проводимые нами в зимние месяцы (декабрь), показали, что развитие побегов у таких видов, как *Galium odoratum* и *Stachys sylvatica*, начинается в ноябре, а почки закладываются весной, то есть для них характерно подснежное развитие.

Раннее подснежное развитие и короткий период первичной вегетации весенне-летних реликтов дают основание предполагать, что они обладают вынужденным зимним покоем. Подснежное развитие растений в Горной Шории возможно благодаря особым климатическим и почвенным условиям: раннему установлению мощного снегового покрова и непромерзанию почв.

Развитие летних видов реликтов начинается уже при достаточно высоких температурах, отличается длительным периодом вегетации (50-60 дней) и, по-видимому, органическим зимним покоем. Растения с таким ритмом развития характерны для умеренной зоны Евразии и Северной Америки.

Сезонная ритмика липового леса Горной Шории является достаточно специфичной по сравнению с европейскими широколиственными лесами.

В отличие от ритма сезонного развития травянистых видов в европейских липняках, где максимум цветения наблюдается в мае и основными цветущими видами являются эфемероиды, гемиэфемероиды и ширококравье, в липняках Горной Шории максимум цветения приходится на середину июня – июля, когда основными цветущими видами являются лесные бореальные, составляющие синузидию высокотравья (рис. 1).

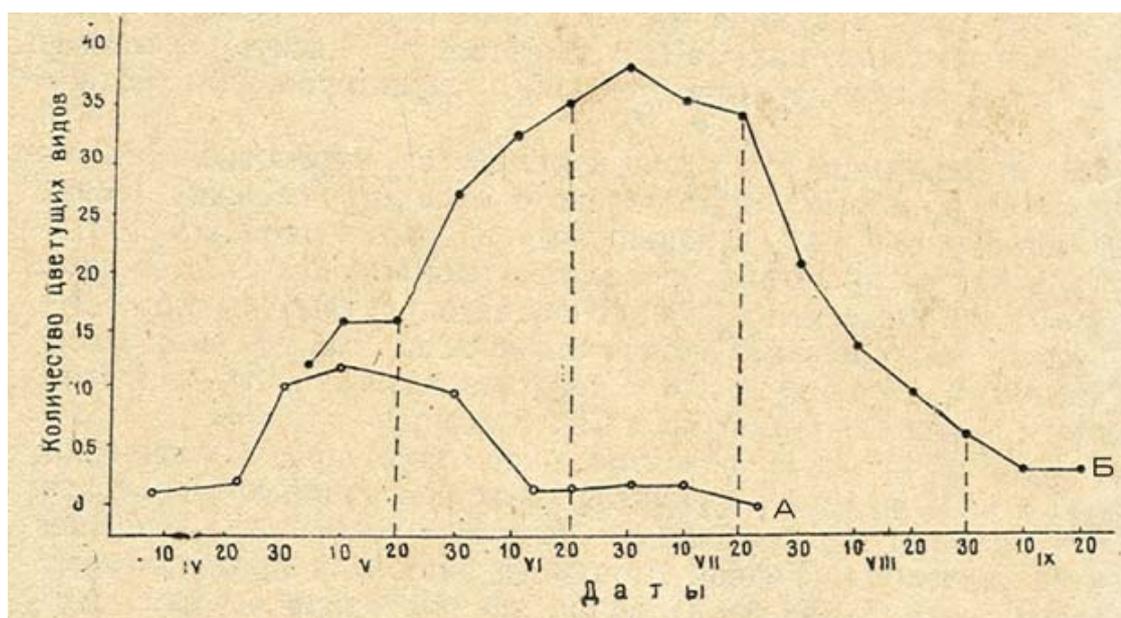


Рисунок 1 – Динамика цветения травянистых растений в липовых лесах: А – европейская часть бывшего СССР (по Шамардиной, 1964); Б – Горная Шория

Таким образом, особенности сезонного развития травянистых растений в липняках Горной Шории позволяют считать, что эти широколиственные леса носят черты типичной сибирской горной черневой тайги. Следовательно, под влиянием неблагоприятных условий в плейстоцене – голоцене происходила их определенная перестройка. Липняки, сохранившиеся в качестве реликтовой формации широколиственного леса в горах Южной Сибири, как по структуре, так и по ритму развития, хотя и имеют ряд общих черт, тем не менее, существенно отличаются от современных европейских липовых лесов, что подтверждает их реликтовую природу.

5. Сравнение видового состава флоры Кузедеевских липняков с широколиственными лесами Евразии

Сравнение видового состава флоры Кузедеевских липняков с широколиственными лесами Евразии (Кавказ, Восточная Европа, Урал, Средняя Азия и Дальний Восток) по числу общих видов показало наибольшее флористическое сходство видового состава липового острова с широколиственными лесами Урала и Восточной Европы. Этот факт подтверждает общность характера тургайских лесов Евразии, трансформированным остатком которых является Кузедеевский липовый остров.

6. Проблемы сохранения липового леса и неморальных реликтов в Горной Шории

6.1. Современное состояние и пути сохранения липняков

Кузедеевский липовый остров Горной Шории является хранителем большого количества неморальных реликтов не только среди высших сосудистых растений, но также и среди мхов и лишайников, т.е. целой формации широколиственного липового леса, и в целом представляет хотя и обедненный, но сохранившийся ценотический реликт третичного времени.

Описанный П.Н. Крыловым практически в начале прошлого столетия липовый остров характеризовался наличием сообществ паркового типа и сохранял свою ценотическую структуру до 70-х годов, хотя и подвергаясь за эти годы различным климатическим изменениям, грибным инвазиям и воздействию энтомовредителей. Поселения, которых было немного на данной территории, также оказали в определенной степени негативное воздействие.

В настоящее время структура липняков и генезис их ассоциаций познается с трудом, так как экологические и фитоценотические связи здесь осложнены комплексом антропогенных и биотических факторов. Площадь липового острова за последние 100 лет сократилась почти в три раза. К числу

важных причин, которые способствовали этому сокращению, на наш взгляд, явились не только глобальное изменение климата в сторону увеличения влажности, но и негативное воздействие ряда антропогенных факторов. Экологические условия, которые в течение столетий охраняли липовый остров и его окружение, как одну из самых древних экосистем Сибири, резко изменились.

Другой важной причиной явились грибные болезни, вспышки которых неоднократно повторялись, но особенно интенсивно проявились в конце прошлого столетия. Сильное повреждение, вызванное грибами отдела *Deuteromycota*, в течение нескольких (15) лет привело к усыханию деревьев и одновременно к увеличению светового режима и, как следствие – к бурному разрастанию высокотравья. Результатом нарушения ценоотического строя липового леса явилось резкое сокращение ценопопуляций многих неморальных реликтов.

Исследования, проведенные нами в период 2001-2003 гг., показали положительные изменения в структуре липняков: оживилась крона у большинства молодых и приспевающих ослабленных деревьев за счет спящих почек на стволах, возобновилось обильное цветение липы. Сокращение численности популяций многих реликтовых видов потребует достаточно времени и благоприятных условий для их восстановления. Сохранились реликты наиболее биологически активные, вегетативно-подвижные, размножающиеся вегетативным и семенным путем.

Следует отметить, что в образующихся окнах в результате распада древостоя происходило не только мощное развитие высокотравья, но и активное возобновление липы. Очаги усыхания интенсивно зарастают липой. Возможно, что в дальнейшем роль липы будет повышаться. На наш взгляд, использовать потенциальные ресурсы экотопов на территории липового острова липа может совместно с пихтой сибирской. Обе эти породы проявляют устойчивость к современным условиям существования. Таким образом, со стороны потомства липа сибирская, на наш взгляд, несмотря на произошедшие катаклизмы, достаточно прочно обеспечена за счет вегетативного воспроизведения.

Для предотвращения негативных последствий антропогенной трансформации липового острова необходимо восстановить буферную зону вдоль северной и северо-восточной его границы; ограничить добычу каменного угля на территории, прилегающей к липовому острову; придать липовому острову статус заповедника и включить его в качестве филиала Шорского национального парка.

6.2. Основные направления охраны неморальных реликтов Горной Шории

Современный растительный покров Горной Шории, в составе которого находится Кузедеевский липовый остров, в настоящее время имеет трансформированный характер вследствие интенсивной антропогенной

деятельности. Ненарушенные участки черневой тайги отличаются от горно-шорских липняков, в основном, эдификаторами. Замена липы пихтой на территории черневой тайги не изменила неморального облика этой лесной формации и сохранила его до настоящего времени. В связи с тем, что черневая тайга усиленно эксплуатируется (не только вырубка леса, но и добыча полезных ископаемых), существует реальная угроза ее деградации. Однако комплекс физико-географических условий Горной Шории пока способствует сохранению большого количества неморальных реликтов в коренных ценозах черневой тайги. В настоящее время ненарушенные участки ее встречаются на незначительных площадях. Согласно нашим исследованиям, к числу таких территорий следует отнести ряд массивов черневой тайги с высокой концентрацией травянистых неморальных реликтов (5 объектов). Во всех этих объектах отмечено большое сходство ценотического строя (кроме эдификаторов) и видового состава сообществ черневой тайги и липового острова.

Научная ценность исследуемой флоры Горной Шории определяется не только тем, что эта территория является рефугиумом неморальных реликтов и единственного в Сибири широколиственного леса, но и участием в составе её флоры значительного количества редких видов (54 вида), занесенных в Красную книгу Кемеровской области (2000) и в Красную книгу РСФСР (1988).

Для сохранения биоразнообразия растительного мира Горной Шории, несмотря на его трансформированный характер, необходимо расширить сеть особо охраняемых природных территорий, включив в неё малонарушенные массивы черневой тайги с высокой концентрацией травянистых неморальных реликтов (5 объектов), создать 3 ботанических заказника со значительным количеством редких степных и петрофитных видов. Массивы черневых лесов могли бы служить зелеными коридорами, связывающими Кузедеевский липовый остров с Шорским национальным парком и далее на юго-запад – с черневой тайгой Северо-Восточного Алтая.

ВЫВОДЫ

1. Флора черневого подпояса Горной Шории включает 789 видов высших сосудистых растений из 379 родов и 98 семейств. Из них: 182 вида являются обитателями берегов водоёмов, пойм; сухих каменистых склонов и остепненных лугов – 196; черневой тайги (включая тенистые скалы, небольшие участки сфагновых болот и кедровых лесов) – 292, из них лесная ценофлора Горной Шории объединяет 204 вида; адвентивных (сорных) видов 119.

2. Флора Кузедеевского липового острова, являющаяся составной частью флоры черневого подпояса, включает 280 видов высших сосудистых растений из 195 родов и 64 семейств. Видовой состав ценофлоры

насчитывает 192 вида высших сосудистых растений из 122 родов и 47 семейств.

3. Автохтонные тенденции в развитии флоры черневой тайги и липового острова выражены крайне слабо, о чём свидетельствуют почти полное отсутствие полиморфных родов, незначительное количество эндемичных видов (3,9 %), а также низкий показатель автохтонности.

4. Ядром флоры Кузедеевского липового острова является неморальный флористический комплекс, включающий в составе черневой тайги 37 видов, липового острова – 26 видов. Миграционные элементы представлены видами трёх комплексов: кверцетального, таёжного и бетулярного, при ведущей роли последнего. В последние 50 лет почти в три раза увеличилось количество адвентивных видов. Преобладание мезофитов в составе всех флористических комплексов указывает в целом на мезофильный характер флоры липового острова.

5. Хорологический анализ исследуемой флоры позволяет рассматривать её как видоизменённый восточный вариант европейской неморальной флоры, которая сформировалась на базе видов евразийского распространения при участии среднеазиатского, центральноазиатского, восточноазиатского и алтае-саянского центров.

Существование в составе современной лесной флоры Сибири реликтов с очень широким гларктическим и евразийским ареалами вполне согласуется с выводами палеоботаников об относительном однообразии флоры всей Северной Евразии в палеогене и ее тесной связи с флорой Северной Америки.

Распределение неморальных реликтов-эндемиков на территории Южной Сибири позволяет предполагать, что центром автохтонного развития лесной флоры на юге Сибири в неогене был низкогорный пояс Алтая. Алтай и Горная Шория являются, видимо, не только крупными рефугиумами третичной лесной флоры, но и основными центрами ее автохтонного развития в третичное время.

6. Ценофлоры черневой тайги Алтая, Горной Шории и Кузедеевского липового острова характеризуются почти одинаковым количеством видов, сходны по структуре, что свидетельствует об общих путях их развития.

7. В спектре жизненных форм липового острова наибольшее участие составляют травянистые многолетники (88 %), среди которых преобладают вегетативно-малоподвижные и вегетативно-подвижные формы. Листопадные кустарники достаточно разнообразны – 8 % (22 вида). Среди небольшого количества видов деревьев особое место занимает жизненная форма липы сибирской, которая определяется как подвижное ксилоризомное дерево или факультативный кустарник (по Чистяковой, 1978).

8. Биологическая устойчивость неморальных реликтов обеспечивается, в основном, за счёт вегетативного размножения; семенное возобновление развито слабо. Размножение липы сибирской осуществляется исключительно

вегетативным путём, семенное возобновление неэффективно вследствие гибели молодых растений.

Виды травянистых неморальных реликтов, у которых хорошо выражена способность к вегетативному размножению, характеризуются высоким показателем встречаемости. Виды травянистых реликтов, у которых слабо или совсем не выражена способность к вегетативному размножению, имеют низкий показатель встречаемости. Вегетативная неподвижность компенсируется у них высокой семенной продуктивностью.

9. Сезонная ритмика липового леса Горной Шории является достаточно специфичной по сравнению с европейскими широколиственными лесами. Липа сибирская характеризуется более поздней вегетацией. В отличие от ритма сезонного развития травянистых видов в европейских липняках, где максимум цветения наблюдается в мае и основными цветущими видами являются эфемероиды, гемиэфемероиды и широкоотравьё, в липняках Горной Шории максимум цветения приходится на середину июня – июля, когда основными цветущими видами являются лесные бореальные, составляющие синузию высокотравья.

10. Сравнение состава флоры Кузедеевского липового острова и широколиственных лесов Евразии по числу общих видов показывает наибольшее флористическое сходство горношорских липняков с флорами широколиственных лесов Урала и Восточной Европы, что подтверждает общность характера тургайских лесов Евразии, трансформированным остатком которых является Кузедеевский липовый остров.

11. Негативное воздействие ряда биотических и абиотических факторов на территории липового острова привело к резкому преобразованию коренного биотопа внутри него в конце прошлого столетия, что привело к нарушению ценотического строя леса и резкому сокращению ценопопуляций многих травянистых неморальных реликтов.

Для предотвращения негативных последствий антропогенной трансформации липового острова необходимо восстановить буферную зону вдоль северной и северо-восточной его границы; ограничить добычу каменного угля на территории, прилегающей к липовому острову; включить Кузедеевский липовый остров в качестве филиала Шорского национального парка.

12. Для сохранения разнообразия растительного мира Горной Шории необходимо расширить сеть особо охраняемых природных территорий, включив в неё малонарушенные массивы черневой тайги с высокой концентрацией травянистых неморальных реликтов (5 объектов), создать 3 ботанических заказника со значительным количеством редких степных и петрофитных видов.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Табачкова (Крапивкина) Э.Д. К современному состоянию липовых лесов Кузнецкого Алатау // Сборник докладов VII научной конференции Новокузнецкого государственного педагогического института по биологическим наукам. – Новокузнецк, 1964. – С. 37-40.
2. Крапивкина Э.Д. Новый представитель реликтовой флоры Кузнецкого Алатау // Материалы VIII научной конференции Новокузнецкого педагогического института. Серия естественно-географические науки. – Новокузнецк, 1967. – С. 40-44.
3. Крапивкина Э.Д. К вопросу о сезонном развитии липняков Горной Шории // Материалы конференции «Проблемы комплексного изучения географического района и методика краеведческой работы в школе». Секция биол. наук. – Новокузнецк, 1970. – С. 26-30.
4. Крапивкина Э.Д. Современное состояние и задачи охраны неморальных реликтов Кузнецкого Алатау // Рациональное использование и охрана живой природы Сибири. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 1971. – С. 62-64.
5. Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Географический анализ флоры черневой тайги Кузнецкого Алатау // Известия Сибирского отделения АН СССР. Сер. биол. наук. – 1971. – Вып. 1. – № 5. – С. 21-30.
6. Крапивкина Э.Д. Черневая тайга Кузнецкого Алатау и Горной Шории – уникальный рефугиум третичных неморальных реликтов // Природа Кузбасса. – Новокузнецк, 1973а. – С. 92-103.
7. Крапивкина Э.Д. К изучению третичных реликтов черневой тайги Кузнецкого Алатау // Известия Томского отделения Всесоюзного Ботанического общества. – 1973б. – Т. 6. – С. 80-85.
8. Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири // Материалы VI съезда Всесоюзного Ботанического общества. – Л.: Наука, 1978. – С. 290-291.
9. Крапивкина Э.Д. Некоторые особенности размножения неморальных реликтов черневой тайги Горной Шории // Черневая тайга и проблема реликтов. – Томск: Изд-во Томского гос. пед. ин-та, 1979. – С. 68-76.
10. Крапивкина Э.Д. Рефугиумы третичных неморальных реликтов в Южной Сибири // Материалы научной конференции по итогам научно-исследовательской работы ин-та. Серия естеств.-геогр. наук. – Новокузнецк, 1980а. – С. 91-95.
11. Крапивкина Э.Д., Будникова Г.П., Борисова Г.В. Распространение высших споровых растений в Кемеровской области // Материалы научной конференции по итогам научно-исследовательской работы НГПИ. Серия естеств.-геогр. наук. – Новокузнецк, 1980б. – С. 95-99.
12. Крапивкина Э.Д. Исчезающие, реликтовые и редкие виды Кемеровской области и вопросы их охраны // Охрана растительного мира Сибири. – Новосибирск: Наука: Изд-во СО АН СССР, 1981. – С. 15-20.

13. Крапивкина Э.Д., Червонная И.И. Влияние экологических условий на анатомо-морфологическое строение подлесника европейского во флоре Южной Сибири // Материалы научной конференции Кузн. отделения Географического общества СССР. – Новокузнецк, 1982. – С. 57-62.

14. Крапивкина Э.Д., Будникова Г.П. Семейство Лютиковых во флоре Кемеровской области // Материалы научной конференции Кузнецкого отделения Географического общества СССР. – Новокузнецк, 1984. – С. 132-135.

15. Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 1985. – 157 с.

16. Крапивкина Э.Д. О современном состоянии флоры юга Кузбасса // Территориальная комплексная программа охраны окружающей среды Кемеровской области до 2005 года. – Кемерово, 1993. – Т. 7 – С. 95-98.

17. Крапивкина Э.Д. Некоторые вопросы охраны растительного покрова Кемеровской области // Материалы Научно-практической конференции (к 50-летию образования Новокузнецкого педагогического института). – Новокузнецк, 1994. – С. 163-165.

18. Крапивкина Э.Д. Кузедеевский липовый остров в опасности // Материалы I Межвузовской научно-практической конференции. – Бийск: Изд-во Бийский НИИ и БиГПИ, 1995. – Ч. 2. – С. 76-78.

19. Крапивкина Э.Д. Липовый лес кустарниковый папоротниково-широкотравный // Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. – Новосибирск: Наука, СО РАН, 1996а. – С. 104-107.

20. Крапивкина Э.Д. К охране реликтовых сообществ в Горной Шории // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л.М. Черепнина: сборник материалов второй Российской конференции. – Красноярск: Изд-во Красноярского педагогического института и Института леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, 1996б. – С. 128-130.

21. Крапивкина Э.Д. К флористической характеристике Кузедеевского липового острова // Материалы II Всероссийской научной конференции, посвященной 150-летию со дня рождения П.Н. Крылова (Томск, 24-26 апреля). Томское отделение Русского Ботанического общества. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 2000. – С. 68-69.

22. Определитель растений Кемеровской области / Сост. И.М. Красноборов, Э.Д. Крапивкина и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. – 477 с.

23. Крапивкина Э.Д. К современному состоянию липы сибирской в Горной Шории // Материалы XI съезда Русского Ботанического общества (18-22 августа 2003 г.). Новосибирск-Барнаул. – Барнаул, 2003. – Т. 3. – С. 318-319.

24. Крапивкина Э.Д. История изучения Кузедеевского липового острова // Вестник Томского государственного педагогического университета. – Томск, 2006. – № 9. – С. 68-73.

25. Крапивкина Э.Д. Особенности систематического состава флоры Кузедеевского липового острова в Горной Шории // Вестник Томского государственного университета. Бюллетень оперативной научной информации. – 2006. – № 87. – С. 18-26.

26. Крапивкина Э.Д. Особенности размножения неморальных реликтов Кузедеевского липового острова // Вестник Томского государственного университета. Бюллетень оперативной научной информации. – 2006. – № 87. – С. 27-39.

27. Крапивкина Э.Д. Сезонное развитие широколиственного леса Горной Шории // Вестник Томского государственного университета. – 2007. – № 115. – С. 23-30.