

**РЕЛИКТЫ ТРЕТИЧНЫХ
ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ
ЛЕСОВ ВО ФЛОРЕ СИБИРИ**



ТОМСКИЙ ОРДЕНА ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ И ОРДЕНА
ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ В. В. КУЙБЫШЕВА

А. В. ПОЛОЖИЙ, Э. Д. КРАПИВКИНА

РЕЛИКТЫ ТРЕТИЧНЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ВО ФЛОРЕ СИБИРИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО ТОМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

Томск — 1985

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. **Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири.** — Томск: Изд-во Том. ун-та, 1985. — 158 с. — 1 р. 60 к. 1000 экз. 2004000000.

В работе обобщены материалы собственных исследований и литературные данные о рефугиумах третичной неморальной флоры и видовом составе реликтов третичных широколиственных лесов в Сибири, их распространении и ценоотических связях. Приводятся результаты исследования географических связей реликтовых видов и биологических особенностей типичных представителей этой группы.

Для ботанико-географов, флористов, специалистов по охране растений, интродукторов и студентов биологических факультетов.

Рецензент — доктор биологических наук,
профессор П. Л. Горчаковский.

П $\frac{2004000000}{177(012)-85}$ 75—85

ПРЕДИСЛОВИЕ

Со времени открытия и описания П. Н. Крыловым (1891) «липового острова» в предгорьях Кузнецкого Алатау как третичного ценоцитического реликта внимание ботаников привлекают реликты третичных широколиственных лесов, выявление и изучение которых дает ценнейшие материалы для познания генезиса флоры и растительности Сибири [Лавренко Е. М., 1930; Ильин М. М., 1938; Баранов В. И., 1950; Ревердатто Л. Ф., 1924, 1925; Семенов В. Ф., 1926; Ревердатто В. В., 1931, 1940; Куминова А. В., 1950, 1957, 1973; Епова Н. А., 1956; Назимова Д. И., 1963, 1967, 1975; Крашенинников И. М., 1937; Горчаковский П. Л., 1957, 1960, 1962, 1968, 1969, 1972]. Однако до настоящего времени в литературе отсутствовали сводные данные о видовом составе реликтов третичных широколиственных лесов в Сибири, их распространении, родственных связях, биологических особенностях.

Занимаясь в течение ряда лет изучением реликтов этой группы в современной флоре Сибири и собрав достаточный материал, авторы решили сделать попытку составления такой сводки, ограничившись в своей работе рассмотрением неморальных реликтов среди сосудистых растений, поскольку сведений о реликтовых видах лишайников и мхов еще мало и сами авторы изучением этих групп не занимались.

Очень трудным и до сих пор дискуссионным является вопрос о критериях реликтов и особенно их возрасте. В отношении неморальных реликтов иногда нелегко доказать, являются ли они на данной территории действительно третичными, т. е. пережили здесь плейстоценовые оледенения, или появились вторично в одну из наиболее благоприятных по климатическим условиям фаз голоцена. Решение таких вопросов невозможно без использования данных исторической геологии, геоморфологии и палеоботаники.

В качестве основных критериев неморальных реликтов были приняты следующие:

1) дизъюнктивный ареал, основная часть которого охватывает широколиственно-лесную (неморальную) область Европы или Восточной Азии, а отдельные фрагменты ареала или местонахождения имеются на территории Сибири;

2) фитоценотические связи в пределах основного участка ареала — приуроченность к широколиственным и хвойно-широколиственным лесам;

3) фитоценотические связи и условия местообитаний в Сибири;

4) морфологические признаки;

5) родство;

6) данные исторической геологии, палеогеографии и палеоботаники, позволяющие судить о вероятном возрасте реликта.

В этой работе авторы хотели уточнить видовой состав и местонахождения в Сибири реликтов третичных широколиственных лесов, проследить фитоценотические и географические связи этой группы видов, обобщить сведения по характеристике рефугиумов третичной неморальной флоры в Сибири, показать на примере отдельных представителей биологические особенности реликтов неморальной флоры. Числа хромосом приведены по справочнику [Хромосомные числа цветковых растений, 1969], [Бобров А. Е. Polypodiophyta во флоре европейской части СССР.— Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974, т. 1].

Составленная нами первая сводка о реликтах широколиственных лесов в Сибири отнюдь не претендует на полноту списка реликтов и освещения затронутых вопросов этой сложной проблемы. Вопросы эти нуждаются в дальнейшем разностороннем исследовании. Но мы надеемся, что настоящая работа будет полезна при изучении генезиса послетретичной флоры, а также при разработке путей охраны и интродукции редких видов во флоре Сибири, к которым в первую очередь относятся реликты.

Все критические замечания по работе авторы примут с благодарностью.

1. РЕЛИКТЫ ТРЕТИЧНЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ВО ФЛОРЕ СИБИРИ

ОТДЕЛ POLYPODIOPHYTA — ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ

СЕМЕЙСТВО ORHNOGLOSSACEAE — УЖОВНИКОВЫЕ

1. *Ophioglossum vulgatum* L. — ужовник обыкновенный (рис. 1)

Корневище короткое, с тонкими корнями, образует 1 (редко 2) лист 5—20 см дл., разделенный на вегетативную и спороносную части. Вегетативная часть представляет собой эллиптическую светло-зеленую мясистую пластинку, а спороносная — колосок 1,5—4 см дл. и до 4 мм шир., состоящий из спорангиев, расположенный на длинной ножке. Споры с бугорчатым экзоспорием. $2n = 480$.

Основной участок ареала охватывает Западную Европу и европейскую часть СССР, Кавказ, заходит в северо-западную часть Средиземноморья. Другой фрагмент ареала находится на Дальнем Востоке (Приморье, юг Камчатки). Местами встречается в Сибири.

В районах основного распространения обитает в широколиственных и смешанных лесах, на сырых лесных полянах, в поймах рек.

Отдельные местонахождения у. обыкновенного отмечены в Запад-

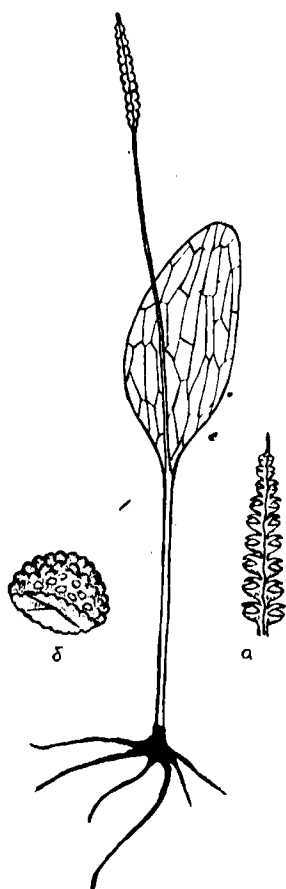


Рис. 1. Ужовник обыкновенный:
а — спороносная часть листа; б — спора

ной Сибири: в Приуралье (окр. г. Тобольска), в Томской области (окр. г. Томска), в Горной Шории (с. Кузедесво). Два местонахождения зарегистрированы на юге Красноярского края, в предгорьях Восточного Саяна (окр. дд. Черняевка и Сутяга). В Восточной Сибири он отмечен на Баргузинском хребте, в долине рч. Большой у горячих ключей [Бардунов Л. В., 1954].

В Сибири встречается на сырых лугах среди темнохвойных лесов единичными экземплярами или небольшими группами.

СЕМЕЙСТВО ASPIDIACEAE — ЩИТОВНИКОВЫЕ, АСПИДИЕВЫЕ

2. *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott — щитовник мужской (рис. 2)

Корневище толстое, восходящее, короткое. Листья в значительном числе собраны пучком. Пластинки листьев удлинено-эллиптические, дважды перисто-рассеченные, нежелезистые, до 1 м дл., доли первого порядка ланцетные, заостренные, доли второго порядка продолговатые, тупые, мелкозубчатые. Черешки короткие, густо покрытые вместе с центральной жилкой листа бурыми пленками. Сорусы образуются в верхней половине споролистиков, не отличающихся от питающих листьев, располагаются в два ряда. Покрывальце почковидное, неоппадающее. Споры почковидно-овальные, экзоспорий с притупленными бугорками. $2n = 164$.

Основной участок ареала охватывает обширную территорию Западной Европы, европейскую часть СССР, Кавказ. Кроме того, имеются изолированные участки ареала в лесном поясе гор Центральной и Средней Азии (Прибалхашский, Джунгаро-Тарбагатайский, Памиро-Алайский, Тянь-Шаньский районы), в Северной Америке и Сибири.

Щ. мужской — типичное растение широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. У восточной границы основного европейского участка ареала (на Урале) он встречается в темнохвойных лесах, в расщелинах скал, у основания останцев [Горчаковский П. Л., 1968]. На территории Сибири отмечен в Приуралье по притокам р. Тобол в вязовых уремах с липой, распространен в пределах Алтае-Саянской горной системы. На Алтае щ. мужской входит в состав травостоя черневой тайги с обилием *sol.*, *sp.* [Куминова А. В., 1960]. В горной Шории связан главным образом с липовыми лесами, где на небольших участках достигает обилия сор., встречается в черневой тайге (*sol.*).

В Западном Саяне щ. мужской встречается в разных типах леса крупнотравно-папоротниковой группы; редок в зеленомош-

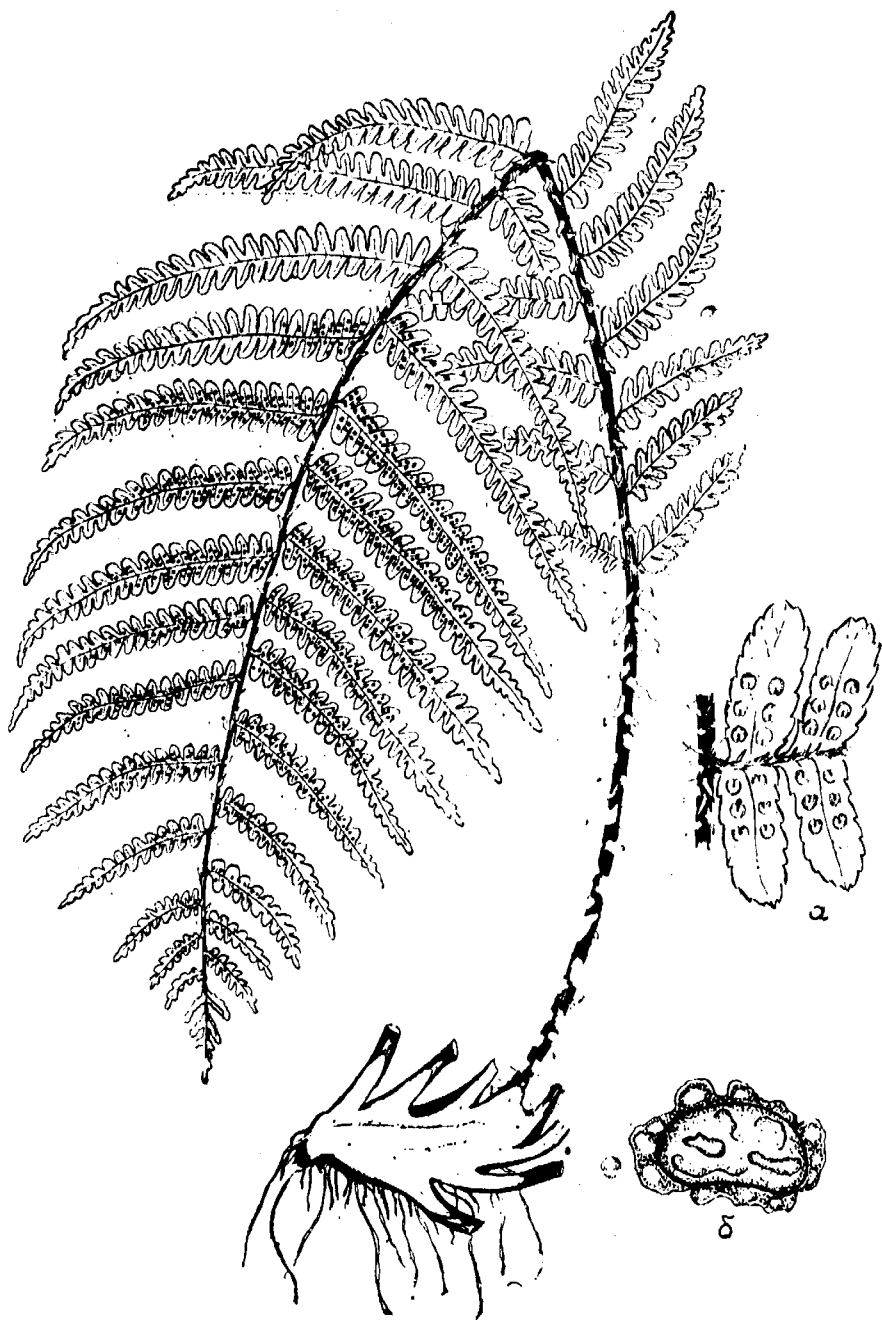


Рис. 2. Щитовник мужской: а — часть спороносного листа с сорусами; б — спора

пиковых и осочковых кедровниках, где в отличие от основных местообитаний спор не образует [Назимова Д. И., 1963].

Самое северное в Сибири местонахождение отмечено в окр. г. Томск, крайние восточные (рис. 3) — на Хамар-Дабане в долине р. Снежной, где он обитает в топольниках и пихтовых парковых лесах [Епова Н. А., 1956].

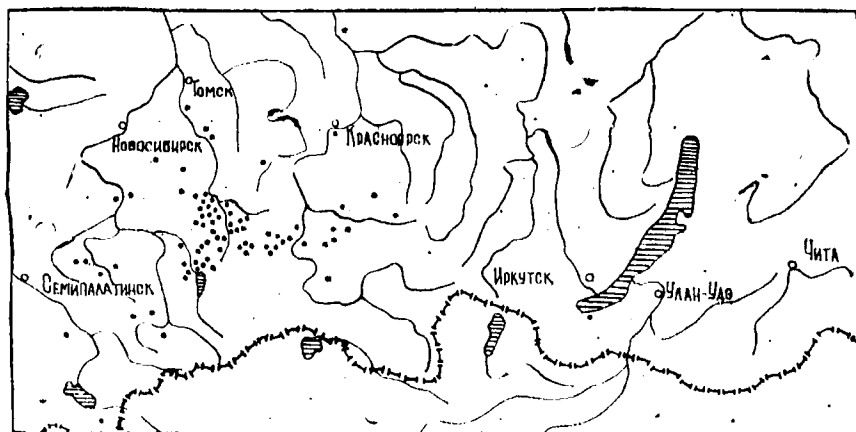


Рис. 3. Распространение щитовника мужского в Сибири

3. *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee — Многорядник Брауна (рис. 4)

Корневище короткое, толстое, листья собраны пучком. Черешки листьев короткие (2—5 см), одеты бурыми яйцевидными, заостренными, отчасти узкими до волосовидных, пленками. Пластинки широколанцетовидные, длиннозаостренные, дважды перистые, жестковатые, слегка блестящие, 25—45 см дл. и 4,5—6 (20) см шир., с обеих сторон усажены такими же, как и черешок, пленками. Первичные доли пластинки сидячие, верхние сближенные, нижние расставленные, продолговатые или ланцетовидные. Вторичные доли неравнобокие, яйцевидно-ромбические, просто или удвоенно остисто-зубчатые. Сорусы округлые, расположены на вторичных долях в 2 или 1 ряд, с маленькими быстро исчезающими покрывальцами. $2n = 164$.

Основной участок ареала вида охватывает Атлантическую и Среднюю Европу, юг Скандинавии, Верхневолжский и Среднеднепровский районы СССР, имеет восточную границу на Среднем Урале. Изолированный участок ареала имеется на Кавказе.

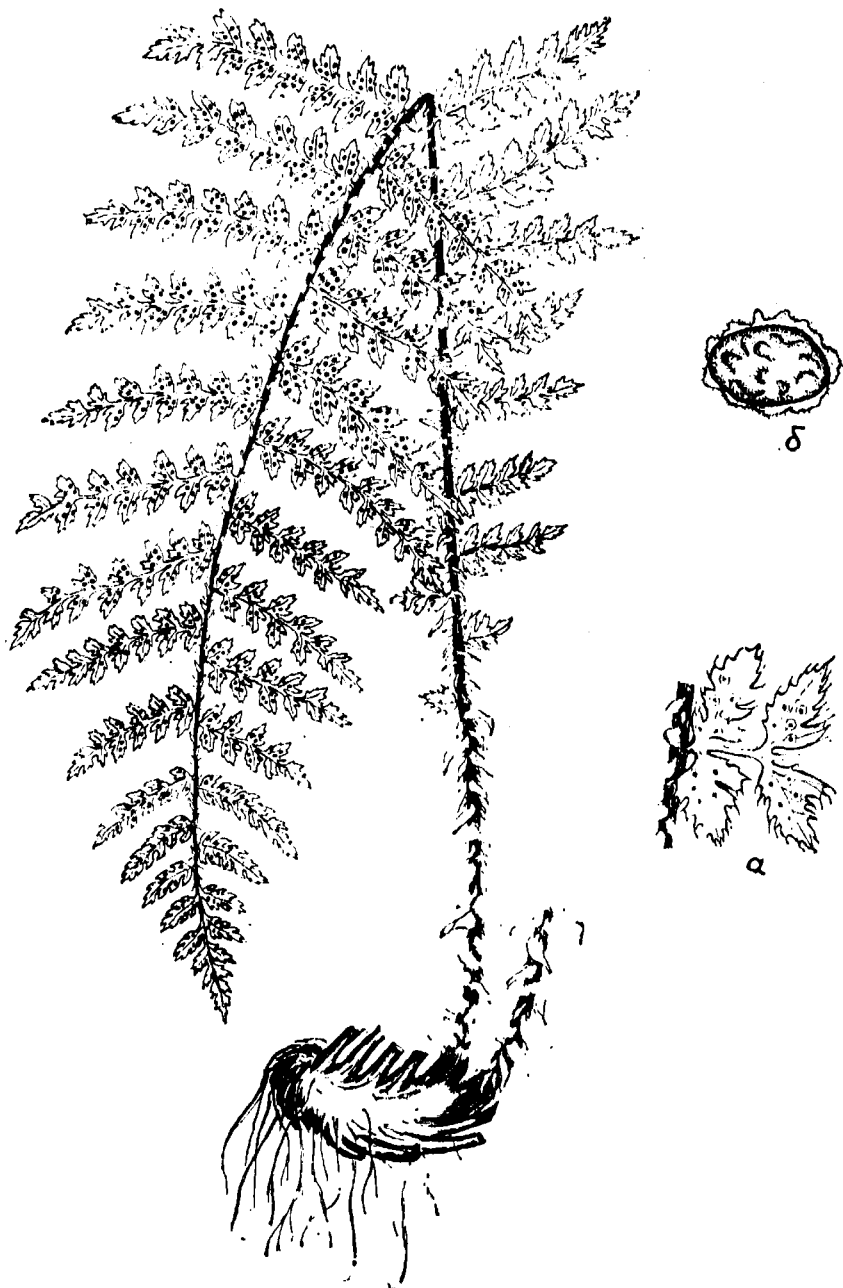


Рис. 4. Многогрядник Брауна: *а* — часть спороносного листа с сорусами; *б* — спора

Другой крупный участок ареала находится в Восточной Азии, охватывая территорию Китая, Японии, южной части Курильских островов и Сахалина, Приморье.

Обитает в хвойно-широколиственных лесах. Кроме того, известны изолированные местонахождения этого вида в Северной Америке и Южной Сибири (Северо-Восточный Алтай, Горная Шория и Западный Саян). На Алтае он обитает в пихтово-кедровых и кедровых (бассейн р. Кыги) лесах с обилием *sol.* [Куминова А. В., 1960]. В Горной Шории распространение этого вида тесно связано с липовыми лесами, где он является постоянным компонентом всех ассоциаций с обилием *sol.*, *sp.*, редко сор. Очень редко встречается в черневой тайге среднегорного пояса, но лишь в самых труднодоступных, не охваченных хозяйственной деятельностью участках. Растет отдельными экземплярами, реже небольшими группами. В липовых лесах ежегодно образует споры. В Западном Саяне встречается в крупнотравно-щитовниковых кедровниках средней части лесного пояса. В Восточном Саяне известно единственное местонахождение по р. Табатке, притоку Кизира, в тайге (Андреев; Гербарий им. П. Н. Крылова).

4. *Polystichum lonchitis* (L.) Roth.—Многорядник копьевидный (рис. 5)

Корневище короткое. Листья собраны пучком. Черешки короткие (2—5 см), покрытые бурыми яйцевидными пленками. Пластинка листа ланцетовидная, 25—45 см дл., простоперистая, толстая, кожистая, сверху гладкая, снизу покрытая линейными буроватыми пленками. Сегменты листовой пластинки сближенные, острые, немного серповидно изогнутые вверх, удвоенно зубчатые, зубцы заканчиваются остью. Сорусы располагаются на сегментах в два сближенных ряда или в один ряд. Покрывальца округлые, прикрепленные в центре, по краям зазубренные. Споры почковидно-овальные с острыми двузубчатыми шипами. $2n = 82$.

Имеет широкий дизъюнктивный ареал. Основной участок его охватывает лесной пояс гор Средней и Южной Европы, Крым, Кавказ. Другой участок находится на Дальнем Востоке (Камчатка, Сахалин). Встречается в горах Центральной Азии (Джунгарский Алатау, Тянь-Шань). Отдельные местонахождения отмечены в Северной Америке. Обитает в лесах по затененным местам, поднимается до альпийского пояса. Как очень редкое растение встречается в Приполярном и Северном Урале и в Сибири (в Западном и Центральном Алтае, единичные местонахождения известны в Западном и Восточном Саянах, где обитает на затененных скалах, по берегам ручьев среди темнохвойных лесов). Чаше

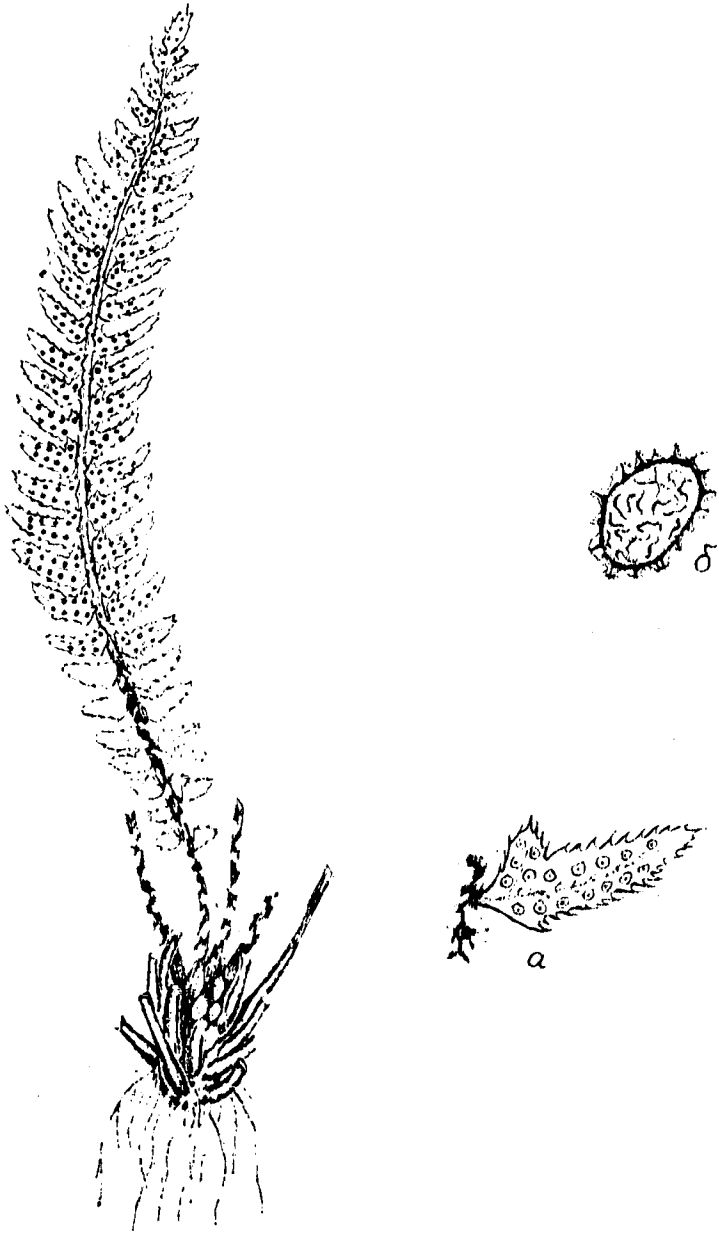


Рис. 5. Многорядник копьевидный; а — сегмент спороносного листа с сорусами; б — спора

встречается на южном побережье Байкала, преимущественно на границе лесного и подгольцового поясов, в папоротниковых пихтовых лесах и пихтовых редилах [Киселева А. А., 1978].

СЕМЕЙСТВО THELYPTERIDACEAE

5. *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub.— ореоптерис горный (рис. 6 а)

Корневище короткое, толстое. Черешки листьев короткие, покрытые бурыми пленками. Листовые пластинки продолговатые, 20—75 см дл. и 10—20 см шир., дважды перисто-рассеченные, с нижней стороны покрыты сидячими желтоватыми железками. Нижние первичные доли короткие, с середины пластинки более длинные (до 10 см), ланцетные, острые. Вторичные доли треугольно-продолговатые, тупые, цельнокрайние, асимметричные, иногда с завернутыми книзу краями. Сорусы расположены по краям долей $2n = 68, 70$.

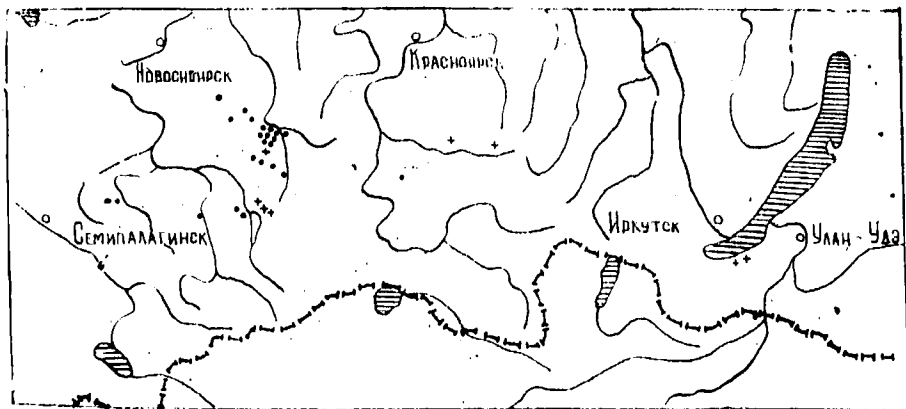


Рис. 6. Распространение в Сибири многорядника Брауна (+) и ореоптериса горного (·)

Основной участок ареала этого вида охватывает горы Западной Европы и Кавказ. Распространение его связано здесь с лесным поясом, обитает в основном в буковых и пихтовых (из пихты нормандской) лесах. Встречается в северной части Средиземноморья и Северной Америке.

Изолированные местонахождения о. горный имеет в Сибири (рис. 6). Впервые был обнаружен в 1935 г. на Алтае [Мартынен-

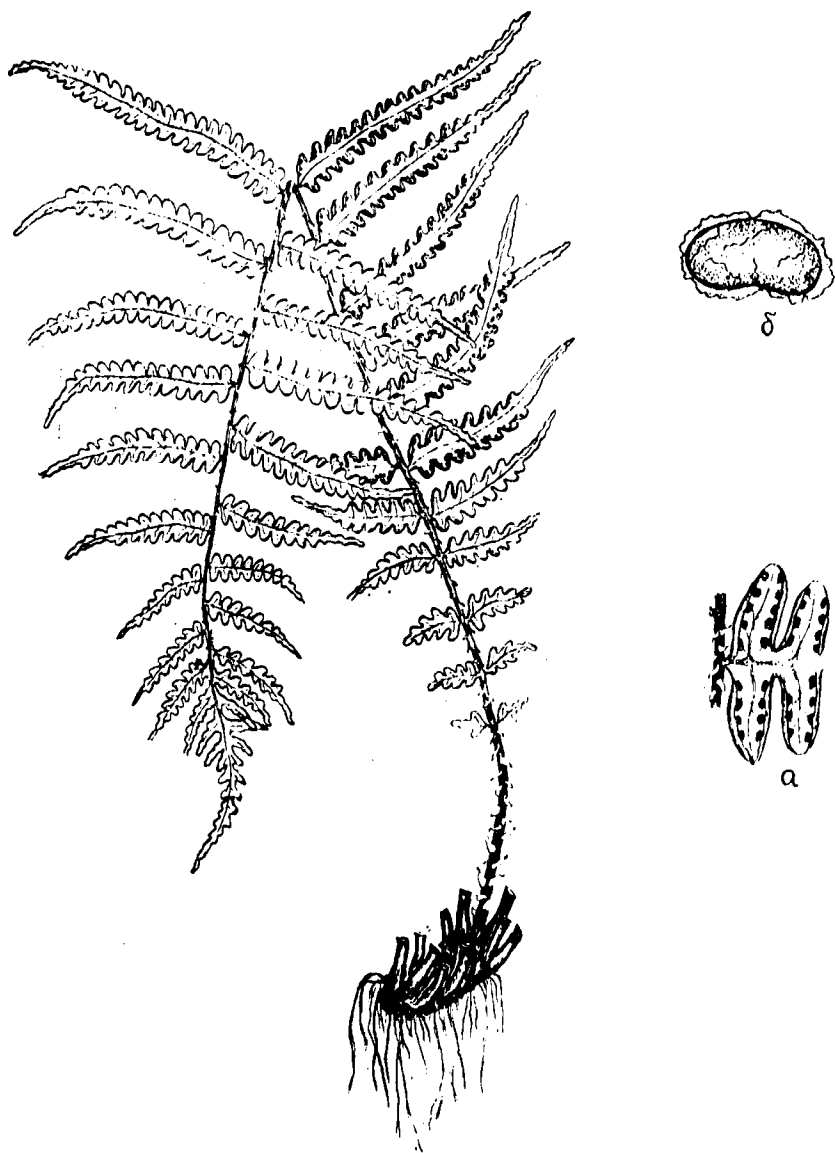


Рис. 6а. Ореоптерис горный: а — нижние сегменты споросного листа; б — спора

ко М. А., 1939] в районе Телецкого озера в пихтарниках бадановых и черничных. Значительно позднее местонахождения этого вида стали известны в других районах южной Сибири. В 1966 г. был встречен в Горной Шории [Крапивкина Э. Д., 1967] на горе Черная, в водоразделе верховий рр. Таз—Тельбес, в верховьях р. Мрассу, в бассейне р. Камзас, в средней части лесного пояса, в пихтарниках черничном и папоротниковом. О. горный встречается здесь вместе с группой неморальных реликтов: ясенником душистым, коротконожкой лесной, щитовником мужским, овсяницей лесной. Растет он отдельными экземплярами или группами, иногда довольно крупными. Ежегодно наблюдается хорошее спорообразование.

На Восточном Саяне о. горный сначала был обнаружен только у подножья Фигуристовского белка [Черепнин Л. М., 1957], позднее было выяснено, что он нередко встречается по всему поясу темнохвойной тайги на высоте 500—600 м до субальпийского пояса [Красноборов И. М., 1965]. Крайние восточные местонахождения этого вида отмечены в Прибайкалье (голец «Пики» по р. Снежной в субальпийском поясе Муринского гольца [Сергиевская Л. П., 1966]; окр. с. Выдрино, кедровые и пихтовые леса [Епова Н. А., 1960]).

СЕМЕЙСТВО ASPLENIACEAE — КОСТЕНЦОВЫЕ

6. *Asplenium trichomanes* L.— костенец волосовидный (рис. 7)

Корневище недлинное, ветвистое, восходящее, покрытое черноватыми пленками. Листья многочисленные, 6—30 см дл., зимующие; черешки короткие, черно-коричневые и блестящие, как и стержень листа. Пластинка листа линейная, простоперистая, голая, темно-зеленая. Доли ее расставленные, широкоовальные, у основания клиновидные, по краю городчатые или иногда неглубоко надрезанные. Сорусы продолговатые, расположенные в 2 сливающиеся между собой ряда; покрывальце продолговатое, почти цельнокрайнее. Споры бурые, экзоспорий неправильно сетчатый с перекладинками. $2n = 72$.

Основной участок ареала вида охватывает Западную Европу и западные районы европейской части СССР. Обитает на кислых горных породах, в трещинах скал под пологом тенистых лесов. Второй участок ареала находится в горах Центральной Азии (Прибалхашский, Тянь-Шаньский, Памир-Алтайский районы), третий известен в Северной Америке. Кроме того, отдельные местонахождения к. волосовидного имеются в горах юго-западной Сибири. В Кузнецком Алатау он отмечен в верховьях р. Томи, в Горной Шории встречается в дол. р. Мрассу в чернезной тайге.

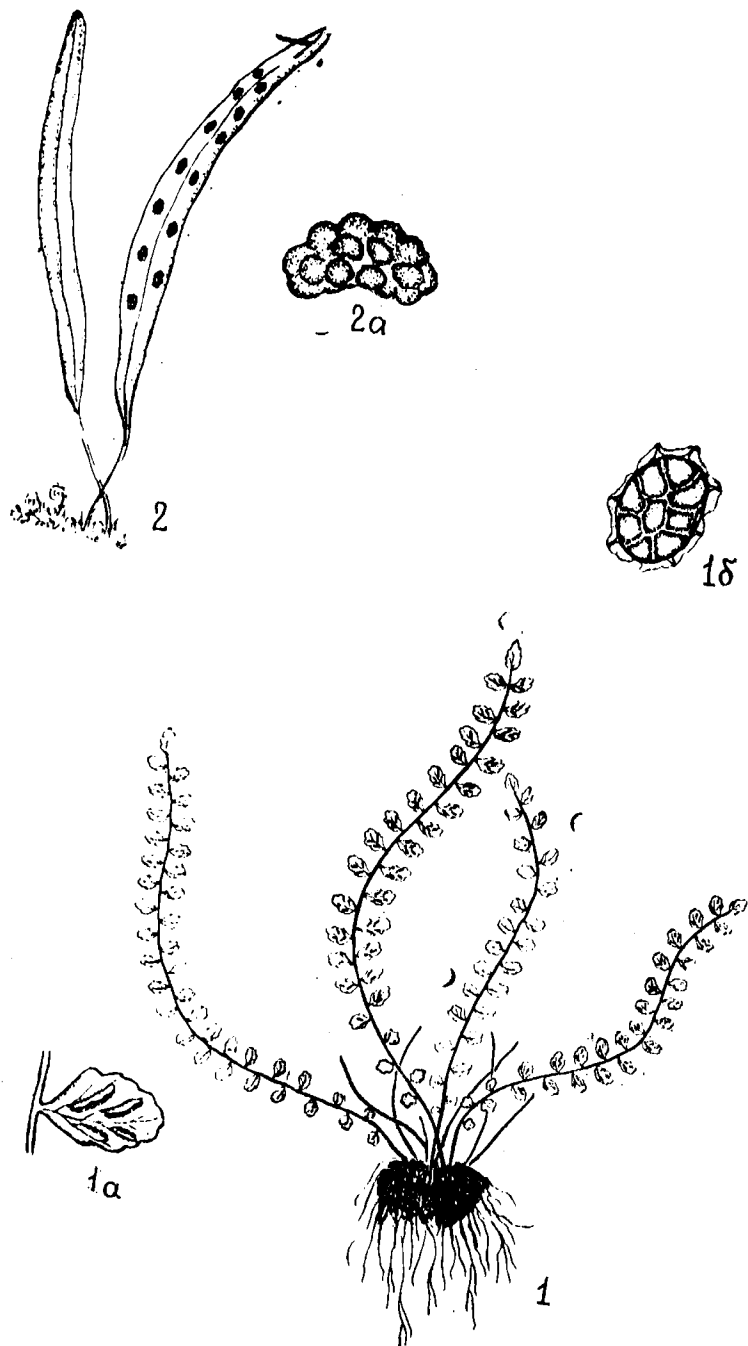


Рис. 7. Костенец волосовидный (1) и многоножка линейная (2): 1а — сегмент спороносного листа; 1б — спора к. волосовидного; 2а — спора м. линейной

На Алтае встречается в окр. Телецкого озера: в устье рр. Корбу и Кокша; в долинах рр. Чулышмана, Катуня, Чуи. Обитает на затененных, покрытых лесом скалах.

7. *Camptosorus sibiricus* Rupr.— кривокучник сибирский (рис. 8)



Рис. 8. Кривокучник сибирский:
а — часть спороносного листа
с сорусами; б — спора

с. Тайна; окр. Нерчинского Завода [Сергиевская Л. П., 1966], где встречается на известковых склонах.

Одно местонахождение к. сибирского известно на юге Красноярского края на территории заповедника «Столбы», где он обитает на сиенитовых скалах [Нащокин, 1939; Гербарий Красноярского пединститута]. Самое западное местонахождение этого вида недавно обнаружено в северо-восточном Алтае в районе Телецкого озера по р. Кыга в кедрово-пихтовом лесу [Золотухин, 1979; Гербарий им. П. Н. Крылова].

Корневище короткое, восходящее, в верхней части покрыто черными пленками. Листья от широколанцетных с коротким черешком до ланцетнолинейных с более длинным черешком. Листовая пластинка на верхушке длиннозаостренная, переходящая в жгут, заканчивающийся почкой. Сорусы разбросанные, овальные или продолговатые, с цельными (по краю волнистыми) покрывальцами. Споры с морщинистым, зубчато-складчатым экзоспорием.

Восточно-азиатский вид. Распространен в Японии, Китае, Приморье и Приамурье. Обитает на затененных покрытых мхом скалах. Изолированные от общего ареала местонахождения этого вида имеются в Южной Сибири. Отмечен в Бурятской АССР по р. Армак, притоку Джиды; в Читинской области на водоразделе рр. Газимура и Урюмка; в бассейне Газимура,

СЕМЕЙСТВО POLYPODIACEAE — МНОГОНОЖКОВЫЕ

8. *Polypodium lineare* Thunb.— многоножка линейная (рис. 7)

Корневище тонкое, ползучее, разветвленное (6—13 см, длиной и около 2 мм толщиной) с сетчатыми буровато-черными пленками. Листья короткочерешковые, расположены на корневище в 2 ряда. Пластинка их линейно-ланцетная, цельная, цельнокраяняя, около 10 см дл. и 8—10 мм шир., плотная, голая, лишь на нижней стороне с редкими буро-черными пленками вокруг сорусов. Сорусы расположены в 2 ряда, округлые или овальные. Споры почковидные с сетчато-морщинистым экзоспорием.

Распространен в лесной зоне юго-восточной Азии на территории Китая, Манджурии, Кореи, южных островах Японии, Индии (до Цейлона), отмечен в Южной Африке. Западную границу сплошного ареала имеет на Дальнем Востоке (Уссурийский район). Обитает как эпифит на ветвях деревьев и в расщелинах скал. Изолированные местонахождения этого вида известны в лесном поясе Тарбагатая, Джунгарского Алатау и Южной Сибири. В Горной Шории встречается изредка в черневой тайге. На Алтае обнаружены два самых северо-западных местонахождения м. линейной: берег Телецкого озера, окр. пос. Яйлю и ущелье рч. Ачелмана, прит. Чулышмана (Северо-Восточный Алтай). Обитает он здесь на тенистых сырых скалах, покрытых темнохвойным лесом. Собранные экземпляры имеют хорошо сформированные споры (Гербарий им. П. Н. Крылова).

ОТДЕЛ MAGNOLIOPHYTA — ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

СЕМЕЙСТВО POACEAE — ЗЛАКОВЫЕ

9. *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv.— коротконожка лесная

Многолетний злак, образующий дернины. Стебли прямые, высотой 50—125 см, в узлах густоволосистые. Листья темно-зеленые, тонкие, широкие (до 12 мм), с обеих сторон шероховатые. Язычок 2—3 мм дл., тупой, зазубренный. Соцветие—поникающий колос 8—15 см выс. Колоски 2—2,5 см дл., 7—11-цветковые. Колосковые чешуи острые, коротковолосистые, верхняя 7—10 мм дл., голая, с остью, превышающей у верхних цветков чешую или почти равной ей. Верхняя цветковая чешуя выемчатая. Зерновка 6—8 мм дл. $2n = 18$.

Основной участок ареала охватывает лесную область Западной Европы и европейской части СССР, Кавказ, заходит в Сре-

диземноморье. Северо-западную границу имеет на Урале. Кроме того, встречается в горах Центральной, Средней и в Восточной Азии (Япония, Китай). Обитает в тенистых широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, на известняковых и меловых обнажениях (рис. 9).

Изолированный участок ареала этот вид имеет также в Южной Сибири. Встречается в Северном и Западном Алтае, где обитает в черневых (березово-пихтовых и пихтовых) и кедровых лесах с обилием *sol.*, *sp.* В Горной Шории этот вид обычен в липовых лесах (*sol.*, *sp.*). Растет чаще отдельными экземплярами, на вырубках иногда куртинами.

Отдельные местонахождения известны в Восточном Саяне в междуречье Кизира в Кызыра в окр. сс. Кышны, Восточного и др. [Черепнин Л. М., 1959]; в окр. Можарских озер, где обитает в пихтово-осиновых лесах [Куминова, Ершова, 1962; Гербарий им. П. Н. Крылова]. Крайние восточные местонахождения этого вида отмечены в Прибайкалье и Забайкалье: Хамар-Дабан, юго-восточный берег оз. Байкал, ст. Выдрино [Бардунов, 1952; Гербарий им. П. Н. Крылова] и окр. г. Нерчинска [Сергисевская Л. П., 1969].

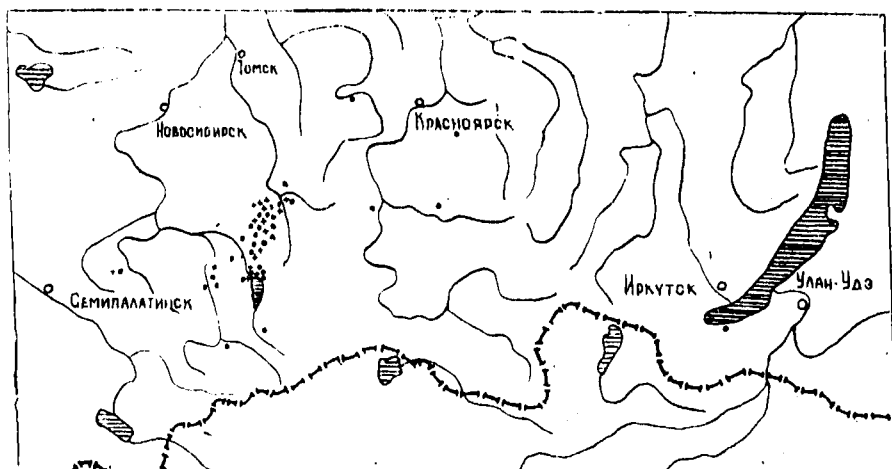


Рис. 9. Распространение в Сибири коротконожки лесной (·) и ковра Бенекена (+)

10. *Bromus benekenii* (Lange) Trimen — ковер Бенекена (см. рис. 13)

Многолетний злак с ползучим разветвленным недлинным корневищем. Стебли прямые, 60—120 см выс. Листья плоские, 5—

10 (12) мм шир., зеленые, с тупым язычком 1—2 мм дл. Метелка 16—25 см дл. с поикающими верхушкой и длинными веточками. Колоски 2,5—3,5 мм дл., 7—9-цветковые, зеленые, редко серовато-фиолетовые. Колосковые чешуи длиннозаостренные, верхняя 10—12 мм дл., нижняя на 1/4 короче сс. Нижняя прицветная чешуя 12—15 мм дл., на конце надрезана на 2 зубчика, от основания которых отходит ость 5—10 мм дл. Края чешуи покрыты тонкими длинными прижатыми волосками. Зерновка буроватая, 8—9 мм дл. $2n = 28$.

Основная часть ареала вида охватывает лесную область Западной Европы, европейской части СССР и Кавказ. Обитает в широколиственных лесах. Восточную границу ареала имеет на Урале, где растет в темнохвойных лесах с примесью липы и вяза и заходит в лесостепи (бассейн р. Ая, окр. с. Музы). Изолированные участки ареала имеет в Средней Азии (предгорные лиственные леса Тянь-Шаня, Джунгарского Алатау) и в горах Южной Сибири. Как редкое растение встречается в Северном и Центральном Алтае [Куминова А. В., 1960], где обитает в лихново-осиновых лесах с обилием сол.

В Горной Шории этот вид обычен (sol., sp.) в липовых лесах, но встречается и в разных ассоциациях черной тайги (sol.). Растет в средней части склонов (см. рис. 9).

11. *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvel. subsp. *brachypodioides* (Nevski) Tzvel.

(*Agropyron brachypodioides* (Nevski) Serg.) — Пырейник повислый

Многолетний рыхлодернистый злак. Стебли 50—100 см выс. тонкие. Листья плоские 3—7 мм шир., зеленые, с обеих сторон голые, с коротким (в виде буроватой каймы) язычком. Колосья тонкие, редкие, 8—18 см дл., повислые. Колоски 1,0—1,7 см дл., зеленые, сидячие, 4—5-цветковые, ость волосистая. Колосковые чешуи короче нижнего цветка. Нижняя прицветная чешуя голая, по краю короткоресничатая, с прямой тонкой шероховатой остью.

Agropyron brachypodioides (Nevski) Serg. *Roegneria brachypodioides* (Nevski) рассматривался ранее как самостоятельный вид, эндемичный для юга Сибири. Н. И. Цвелев (1976) пришел к выводу, что это растение следует относить к роду *Elymus* в качестве подвида восточно-азиатского вида *E. pendulinus* (Nevski) Tzvel.

E. pendulinus subsp. *pendulinus* распространен в северных районах Японии, Китая, встречается на Дальнем Востоке (Уссурийский район). Обитает в широколиственных лесах, зарослях кустарников, по берегам рек.

Subsp. *brachypodioides* — сибирская раса этого вида. Встречается как редкое растение в Бурятской АССР, в Читинской области [Сергиевская Л. П., 1969] в зарослях ильма, в травяных сосновых лесах, на скалах; в Минусинском районе Красноярского края (окр. дер. Петрошиловой, гора Веселенькая и др.) [Черепнин Л. М., 1959]. Обитает по логам, на сырых лесных полянах, по берегам рек. Единственное самое западное местонахождение этого подвида обнаружено в Северном Алтае в окр. с. Чемал, в смешанном лесу [Куминова А. В., 1960].

12. *Festuca extremorientalis* Ohwi — овсяница дальневосточная
(рис. 10)

Многолетний злак (50) 100—150 см выс. Листья линейно-ланцетные, 7—12 мм шир., слабошероховатые. Язычок очень короткий (до 1 мм дл.), плоскообрезанный. Метелка 20—30 см дл., с извилистыми шероховатыми веточками, раскидистая, поникающая. Колоски 5—8 мм дл., 4—5-цветковые. Верхняя колосковая чешуя ланцетная, острая, 4—5 мм дл., нижняя более узкая и короткая. Нижняя цветковая чешуя 4—5 мм дл., с 5 жилками, с прямой шероховатой остью 4—7 мм дл. Зерновка 3 мм дл. $2n = 28$.

Восточно-азиатский вид. Распространен в Маньчжурии, Корее, Японии и районах Дальнего Востока (Приморье, Приамурье); как редкое растение встречается на Сахалине и в южной части Курильских островов. Обитает в тенистых широколиственных лесах, в зарослях кустарников. Изолированные участки ареала имеет этот вид в Южной Сибири. В Бурятской АССР отмечен в дол. р. Б. Амалат по рч. Каменной, прит. р. Джида (Гербарий им. П. Н. Крылова). В Читинской области встречается по р. Унгурге (Гербарий Ботанич. ин-та АН СССР), в окр. г. Сретенска по р. Куренге [Сергиевская Л. П., 1969]. Обитает в тенистых лесах и кустарниках. На юге Красноярского края отмечен в Минусинском районе (в окр. д. Петрошиловой), в предгорьях Западного и Восточного Саян. Растет на таежных лугах, в темнохвойных лесах [Черепнин Л. М., 1960]. Самое западное местонахождение этого вида известно на северном Алтае в окр. с. Чемал в травяном сосновом лесу [Куминова А. В., 1960] (рис. 10, а).

13. *Festuca gigantea* (L.) Vill. — овсяница гигантская
(см. рис. 10)

Многолетний недернистый злак. Стебли одиночные или немногочисленные, 80—170 см выс. Листья зеленые, 8—15 мм шир., плоские, нежесткие, с плоско обрезанным язычком до 1 мм дл. Метелка 15—30 см дл., раскидистая, поникающая. Колоски лан-

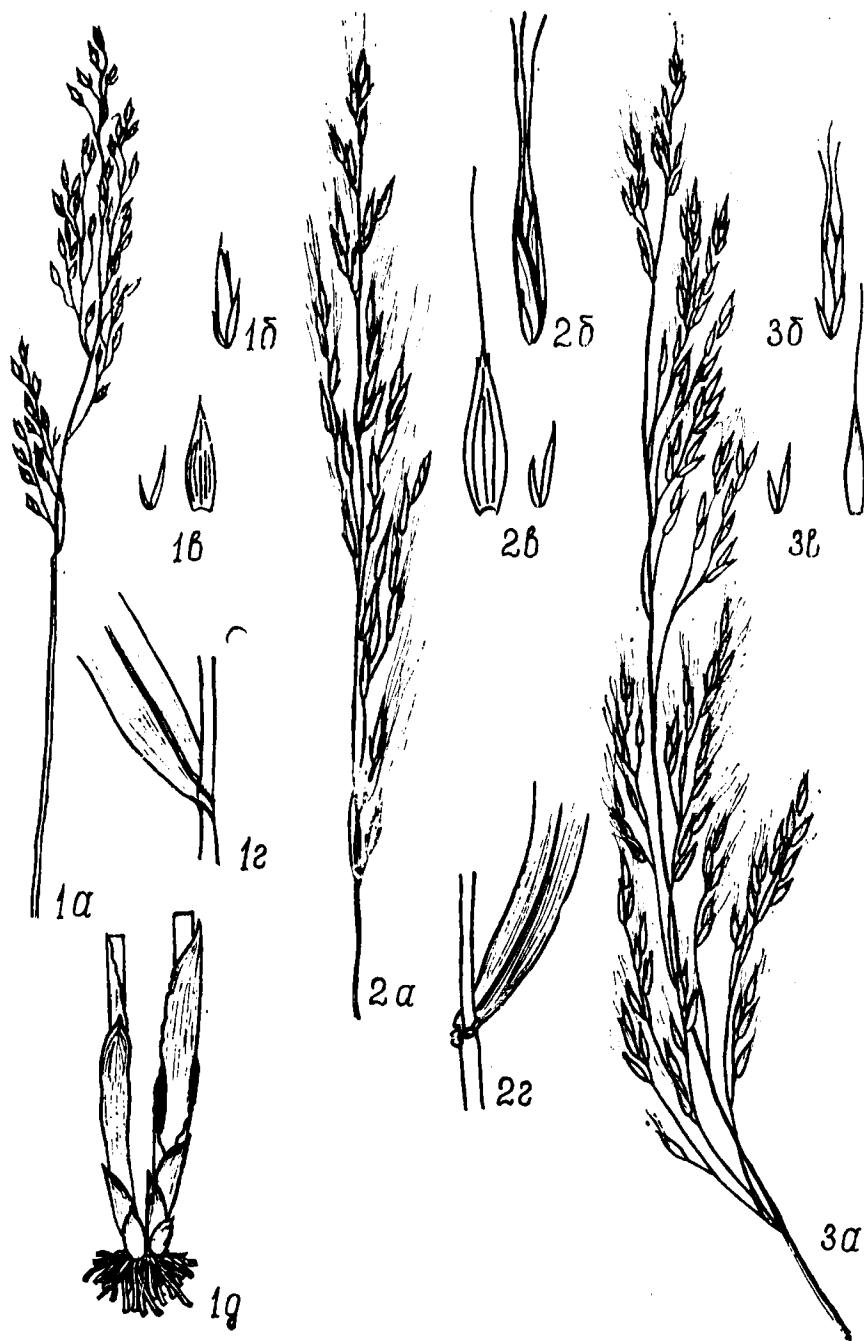


Рис. 10. Реликты из рода *Festuca*: 1 — овсяница высокая; 2 — о. гигантская; 3 — о. дальневосточная: а — соцветие, б — колосок, в — колосковые и нижние цветковые чешуи для каждого вида; г — основание листа о. высокой и о. гигантской; д — нижняя часть стеблей о. высокой

цветные, 10—15 мм дл., 3—7-цветковые. Колосковые чешуи ланцетные. Нижняя цветковая чешуя 6,5—8 мм дл., с тонкой длинной (10—17 мм) слегка извилистой остью, с 5 перезкими жилками. Зерновка плосковатая, желтовато-бурая, около 5 мм дл. $2n = 42$.

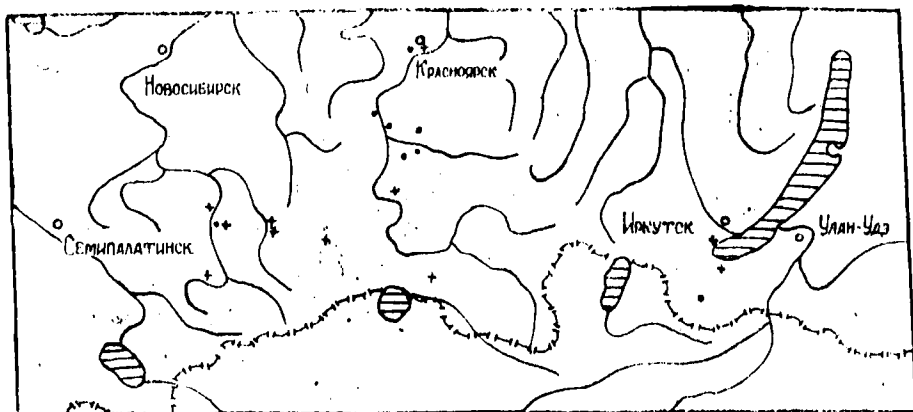


Рис. 10а. Распространение в Сибири овсяницы дальневосточной (•) и осоки Хэнкокка (+)

Ареал охватывает почти всю территорию Западной Европы и европейской части СССР (кроме крайних северных и южных районов), Кавказ, северную часть Малой Азии. Восточная граница сплошного распространения проходит на Урале. Это характерное растение европейских и кавказских широколиственных и смешанных лесов, встречается на высокотравных горных лугах, в зарослях кустарников. У границы основного ареала на Урале растет только в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Изолированные участки ареала имеет о. гигантская в горном лесном поясе Центральной и Средней Азии и в Южной Сибири. На Тянь-Шане, Джунгарском Алатау, Тарбагатае она встречается в тенистых лесах, на высокотравных лугах.

В Сибири отмечено одно местонахождение на территории Западно-Сибирской равнины — в окр. г. Тары в лесу из липы сердцелистной (Гербарий им. П. Н. Крылова). В основном же распространение этого вида связано с лесным поясом Алтае-Саянской горной системы. В Северном и Западном Алтае о. гигантская встречается в пихтовых, осиново-пихтовых и других темнохвойных лесах, в травостое лесных лугов с обильным сол., местами ср., в Горной Шории в липовых лесах — сол., ср. В Западном и

Восточном Саянах о. гигантская относится к редким видам в черневых лесах. Самое восточное изолированное местонахождение этого вида отмечено М. Г. Поповым (1957) на побережье Байкала (рис. 11).

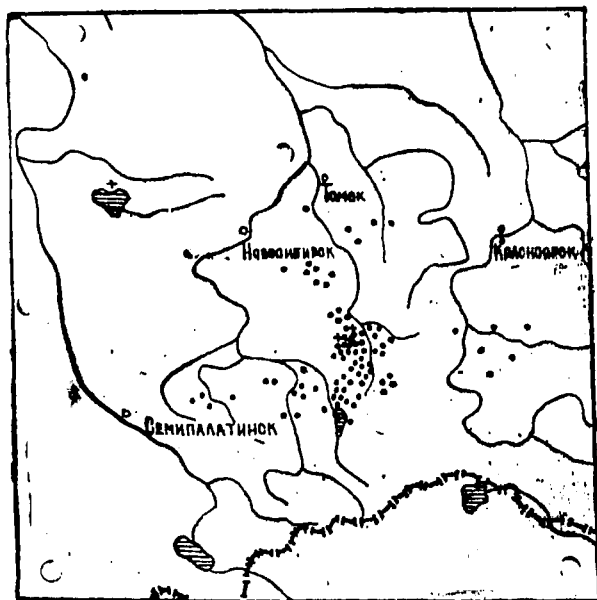


Рис. 11. Распространение в Сибири овсяницы гигантской (•) и манника складчатого (+)

14. *Festuca altissima* All.— овсяница высокая (см. рис. 10) (*F. sylvatica* (Poll.) Vill.)

Многолетний злак с укороченным, довольно толстым корневищем. Стебли немногочисленные, иногда одиночные, 90—150 см выс. Листья плоские, зеленые, 10—16 см шир. с язычком 3—5 мм дл. Метелка прямостоячая до 20 см дл. Колоски эллиптические, 7—8 мм дл., 2—5-цветковые. Колосковые чешуи ланцетные, верхняя 3,5—4,5 мм дл., немного длиннее нижней. Нижняя прицветная чешуя голая, 3—6 мм дл., без ости, с 3 довольно резкими жилками. Зерновка буро-желтоватая, плоская, около 4 мм дл. $2n = 42$.

Широко распространен в Западной Европе и европейской части СССР (кроме самых северных и южных районов), на Кавказе, заходит в северную часть Малой Азии. Восточная граница

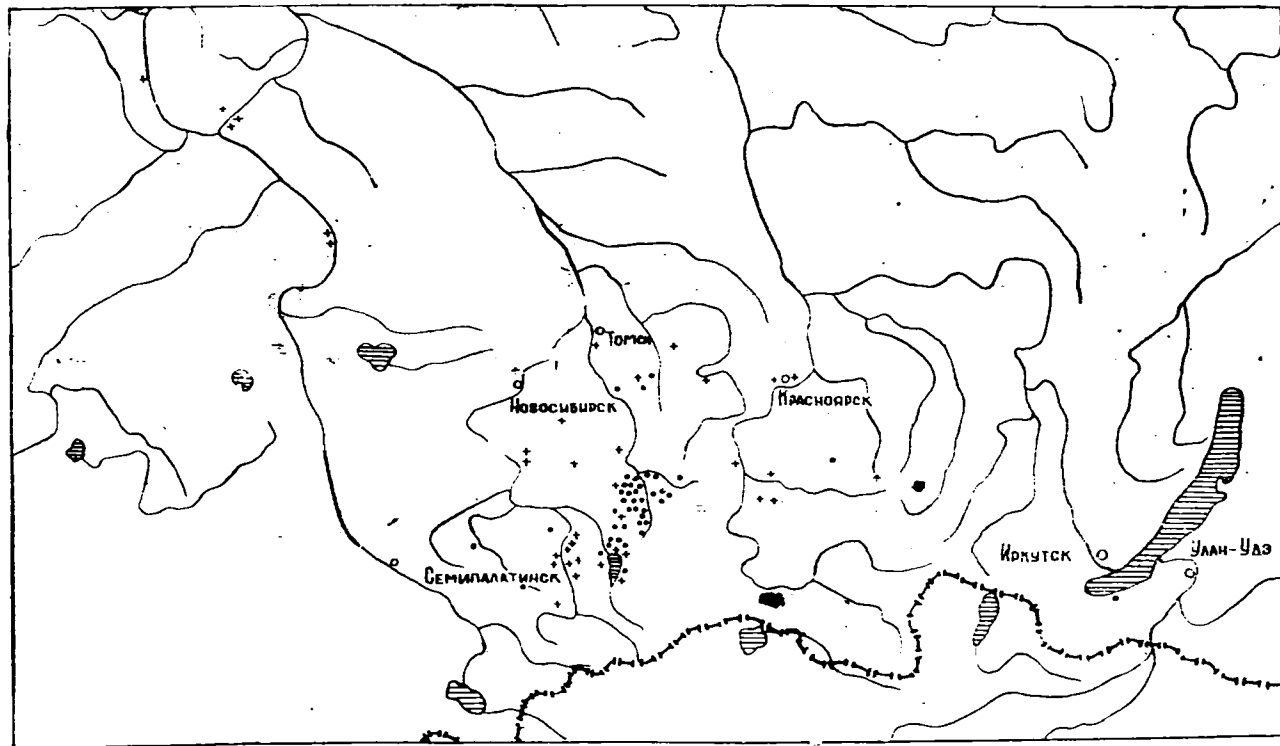


Рис. 12. Распространение в Сибири овсяницы высокой (·) и мятлика расставленного (+)

ареала проходит по Уралу. В европейской части СССР этот вид наиболее обычен в дубравах. На русской равнине приурочен к возвышенностям, в низменностях редок. На Урале обитает в хвойно-широколиственных и елово-пихтовых лесах.

Изолированный участок ареала о. высокой отмечен в горах Южной Сибири. На Алтае встречается в пихтовых, кедровых, пихтово-кедровых лесах с обилием ср., редко на небольших участках до сор₁. В Горной Шории относится к постоянным спутникам липы и достигает в липовых лесах иногда обилия сор₁. Редко входит в состав различных ассоциаций черневой тайги с обилием сол., изредка ср. Как редкое растение отмечена в березово-осиновых лесах. Встречается в основном в средней части лесного пояса. Растет отдельными экземплярами, реже небольшими группами (рис. 12).

Изолированные местонахождения этого вида известны в Западном Саяне (Кулумысский хребет, черневые леса), в Восточном Саяне (водораздел рр. Казыра и Кизира, Гербарий им. П. Н. Крылова), в юго-восточном Прибайкалье (дол. р. Слежной, горные пихтовые леса, Гербарий Иркутского университета).

15. *Glyceria plicata* Fries — манник складчатый (рис. 13)

Многолетний злак с ползучим корневищем, несущим подземные побеги. Стебли 30—70 см. выс., коленчато-приподнимающиеся, вместе с листовыми влагалищами сжатые с боков. Листья плоские, зеленые, 2—7 мм шир. с длинным (5—7 мм) тупым язычком, расщепленным на конце. Метелка раскидистая, 10—35 см дл., с ветвями, обращенными в разные стороны, нижние собраны по 3—5 вместе и несут по несколько колосков. Колоски линейно-цилиндрические, 7—11-цветковые. Колосковые чешуи белые, перепончатые, острые. Нижняя цветковая чешуя с 7 выдающимися жилками, на верхушке тупая. Зерновка бурая, около 3 мм дл. $2n = 40$.

Распространена на значительной части территории Атлантической и Средней Европы, европейской части СССР (кроме северных районов), Кавказа, северной части Малой Азии, на Урале.

Обитает в основном в зоне широколиственных и хвойно-широколиственных лесов по берегам водоемов, на заливных лугах. В горах Кавказа поднимается до средней части лесного пояса.

Изолированный участок ареала этого вида имеется в горах Центральной и Средней Азии (Прибалхашский район, Джунгарский Алатау, Тарбагатай, Тянь-Шань, Сыр-Дарьинский район, Памир, Горная Туркмения).

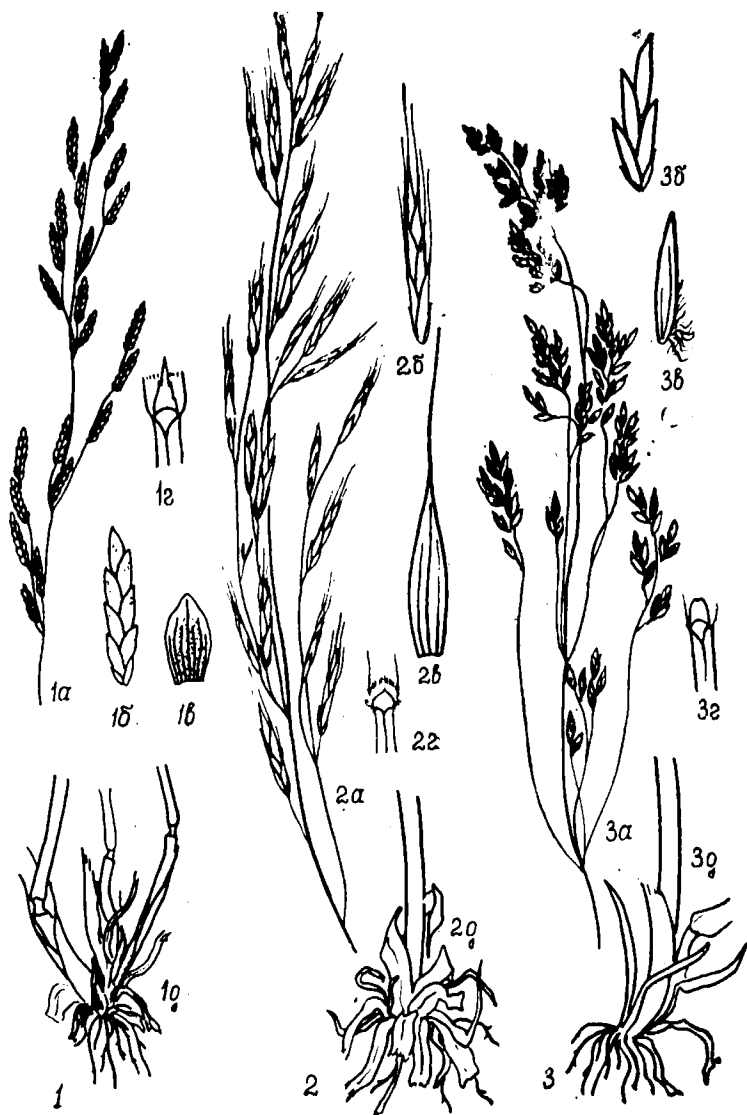


Рис. 13. Реликтовые виды злаков: 1 — манник складчатый; 2 — костер Бенекена; 3 — мятлик расставленный: а — соцветие; б — колосок; в — нижняя цветковая чешуя; г — язычок; д — нижняя часть растения (для каждого вида)

Растет в лесном поясе, по берегам водосмоов.

Очень редкие, изолированные местонахождения м. складчатого известны в Южной Сибири. Впервые (в 1909 г.) он был обнаружен на Западно-Сибирской равнине в окр. с. Таганского по северо-западному берегу оз. Чаны (материалы студенческой экспедиции, образцы в коллекции Гербария им. П. Н. Крылова). Вторично в Сибири этот вид был найден Э. Д. Крапивкиной в 1963 г. в липовом лесу Горной Шории в пойме р. Малая Тамала, а позднее и в других районах Горной Шории. Обитает он здесь в поймах рек, преимущественно по западинам (см. рис. 11).

16. *Poa remota* Forsell.— мятлик расставленный (см. рис. 13)

Многолетний злак с коротким корневищем. Стебли 60—150 см выс., прямые, вместе с листовыми влагалищами сплюснутые. Листья нежные, светло-зеленые, плоские, 5—10 мм шир., с тупым (1—3 мм дл.) язычком. Метелка раскидистая, до 30 см дл., с длинными, тонкими веточками. Колоски около 6 мм дл., 3—5-цветковые, зеленые, реже слегка фиолетовые. Колосковые чешуи узколанцетные, острые, верхняя 2,5—4 мм дл., нижняя немного короче. Нижняя цветковая чешуя 3—5 мм дл., с резко выдающимися жилками, голая, при основании с густым пучком тонких волосков. $2n = 14$.

Основная часть ареала охватывает Среднюю Европу, Скандинавию (южную часть), европейскую часть СССР (кроме северных районов), Кавказ и Урал, где имеет восточную границу сплошного распространения. М. расставленный обитает в сырых широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, на сырых и заболоченных лугах. Изолированный участок ареала этого вида находится в горах Средней Азии: в сырых еловых и лиственных лесах, на сырых лугах Тарбагатая, Джунгарского и Заилийского Алатау.

В Сибири значительный фрагмент ареала охватывает Северо-Восточный Алтай, Горную Шорию и северные предгорья Кузнецкого Алатау. М. расставленный изредка встречается здесь в темнохвойных и смешанных сырых лесах, на заболоченных лугах, тенистых скалах. На Алтае, в бассейне р. Кыги, отмечен в кедровом лесу с обилием ср. [Куминова А. В., 1957]. Как редкое растение встречается в предгорьях Западного и Восточного Саяна в еловых лесах и на пойменных лугах, а также в приуральской части Сибири в районе распространения липы сердцелистной (окр. г. Тары, г. Тобольска, по р. Тавде) и в окрестностях Томска и Красноярска (см. рис. 12). Самое северо-восточное местонахождение м. расставленного было обнаружено в Приангарье на территории Иркутской области (окр. д. Подвоынной и верховья

р. Ирсека) в сырых пойменных ельниках. Самое восточное местонахождение отмечено на Хамар-Дабане в бассейне р. Мишихи (окр. с. Брянск).

СЕМЕЙСТВО СУPERACEAE — ОСОКОВЫЕ

17. *Carex hancoskiana* Maxim.—осока Хэнкокка (рис. 14)

Корневище короткое. Стебли тонкие, 40—80 см выс., высоко олиственные у основания, с пурпуровыми сетчато расщепляющимися влагалищами. Листья светло-зеленые, мягкие, плоские, 2—5 мм шир. Колоски в числе 3—5 на нитевидных цветоносах, верхний обоеполюй, с женскими цветками в верхней части, остальные женские. Мешочки продолговато-эллиптические, трехгранные, 3—3,5 мм дл., бледно-зеленые, с 5—6 тонкими жилками, довольно резко переходящие в глубоковыемчатый носик. Рылец 3.

Восточно-азиатский вид. Распространен в Северном Китае и Корее. Обитает в лесном поясе гор в лесах, в зарослях кустарников. Единичные местонахождения отмечены в лесном поясе Северо-Западной Монголии (Хангайский район на горе Болган) и Тянь-Шаня [Грубов В. И., 1955, 1967].

Фрагментарно встречается в Южной Сибири, на Хамар-Дабане и в Западном Саяне [Киселева А. А., 1978]. Самые западные местонахождения известны в Северном и Центральном Алтае: окр. пос. Анос, Чемал, по рр. Катунь и Б. Еломану, в устьях рр. Ян и Ямал-Чили [Гербарий им. П. Н. Крылова]. Обитает в сырых пихтовых, смешанных и лиственных лесах, по берегам рек с обильем *sol.* (см. рис. 10а).

18. *Carex turgicata* L —осока комочковатая (см. рис. 14)

Корневище укороченное. Стебли тонкие, 35—75 см выс. Листья светло-зеленые, плоские, 3—5 мм шир. Колоски шаровидные обоеполюе, в верхней части с мужскими, в нижней с женскими цветками, верхние сближенные, нижние расставленные. Прицветные чешуи широкояйцевидные, светло-ржавые, с зеленым килем, короче мешочков. Мешочки ромбически-яйцевидные, 3—4,5 мм дл., без жилок, зеленые, с очень узкой каймой по краю, постепенно сужены в клиновидный короткий (1—2 мм) шероховатый носик. Рылец 2. $2n = 56, 58$.

Ареал этого вида охватывает Западную Европу, европейскую часть СССР, северную часть Средиземноморья. Очень редко встречается на Кавказе.

Обитает в лиственных лесах, в зарослях кустарников. Кроме того, известны отдельные местонахождения в Южной Сибири: в



Рис. 14. Реликтовые виды осок: 1 — о. кочковатая; 2 — о. Хэнкокка; 3 — о. лесная: а — верхушка цветущего побега, б — чешуйка тычиночного цветка, в — чешуйка пестичного цветка, з — мешочек для каждого вида

Горной Шории по рр. Мрассу, Казу, Кондоме; на Алтае в окр. пос. Артыбаша, Камги, по берегам Телецкого озера; в Восточном Саяне по р. Амыл (Гербарий им. П. Н. Крылова). Встречается изредка в пределах черногового поднояса на сырых местах по луговым и облесенным склонам, в разреженных лесах, в кустарниках по берегам рек (рис. 15).

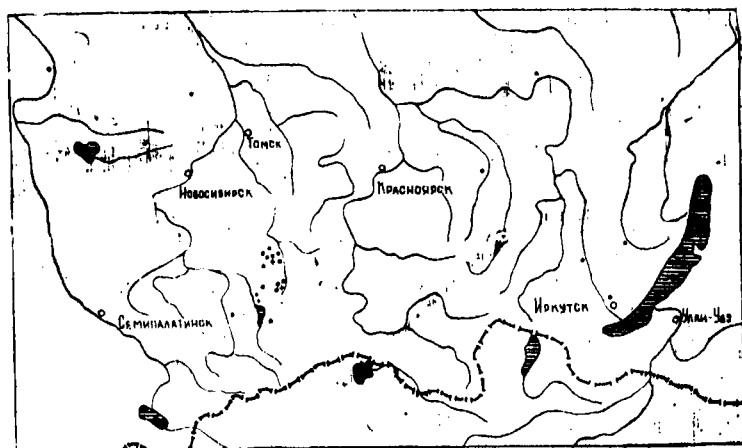


Рис. 15. Распространение в Сибири осоки лесной (·) и о. комочковатой (+)

19. *Carex sylvatica* Huds.—осока лесная (см. рис. 14)

Корневище ползучее, укороченное. Стебли 30—75 см выс., тонкие, поникающие, у основания со светло-бурыми влагалищами. Листья ярко-зеленые, мягкие, плоские, 4—8 мм шир. Колоски в числе 4—6 на цветоносах, верхний мужской, остальные женские. Мешочки длиннее тонкозаостренных прицветных чешуек, эллиптические, 5—6 мм дл., без жилок, с длинным носиком, оканчивающимся 2 короткими зубчиками. Рылец 3. $2n = 58$.

Основной участок ареала занимает лесную область Западной Европы и европейской части СССР, Кавказ. Растет в тенистых широколиственных и смешанных лесах. Восточную границу сплошного распространения имеет на Урале, где обитает в елово-пихтовых лесах с липой, иногда с ильмом.

Небольшой изолированный участок ареала этого вида находится в горах Южной Сибири. На Северо-Восточном Алтае о. лесная встречается в пихтово-осиновых, березово-осиновых и кедровых лесах с обильем sol., реже sp. В Горной Шории этот вид оби-

тает в липовых лесах, а также нередко в пихтовых и березово-пихтовых лесах с обилием *sol*. Растет отдельными экземплярами, реже группами (см. рис. 15).

СЕМЕЙСТВО ORCHIDACEAE — ОРХИДНЫЕ

20. *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. — гнездовка настоящая (см. рис. 18)

Корневище короткое, горизонтальное, усаженное толстыми, гладкими, изогнутыми, образующими гнездовидный комочек корнями. Стебли 20—45 см выс. и около 5 мм толщиной, желтовато-бурые, с бесхлорофильными чешуевидными листьями. Цветки буроватые, собраны в кисть 6—18 см дл., прицветники линейно-ланцетные. Губа 10—12 мм дл., глубоко раздельная, лопасти ее продолговатые, расходящиеся. Остальные 5 листочков околоцветника почти вдвое короче губы, обратнойцевидные или эллиптически-ромбические. Завязь голая. $2n = 36$.

Распространен в лесной области Западной Европы, европейской части СССР, на Кавказе, заходит в Средиземноморье. Отдельные местонахождения известны в Южной Сибири. На Западно-Сибирской равнине г. настоящая встречается в окр. г. Тобольска, с. Ивановского Тарского района Курганской области (близ оз. Медвежьего) совместно с липой сердцевидной (по материалам П. Л. Горчаковского). Как очень редкое растение отмечена в окр. г. Томска в тенистых лесах с участием темнохвойных пород и с моховым покровом. В Горной Шории встречается очень редко и только в липовых лесах.

СЕМЕЙСТВО ULMACEAE — ВЯЗОВЫЕ

21. *Ulmus laevis* Pall. — вяз(ильм) гладкий

Дерево 7—15 (25) м выс., с серо-бурой коркой на стволе, красновато-бурыми блестящими, кроме самых молодых, голыми ветвями. Листья округло-обратнояйцевидные, с неравнобоким основанием и заостренной вершиной, по краю удвоенно-пильчатые, 5—9 см дл. Цветки на длинных цветоножках, поникающие. Околоцветник ширококолокольчатый, надрезанный на 5—7 лопастей. Тычинок 6—8 с темно-красными пыльниками. Плод — крылатый орех. $2n = 28$.

Основной ареал в. гладкого охватывает территорию Западной Европы, за исключением Британских островов, Пиренейского полуострова, юга Италии и Греции [Hegi, 1958], европейскую часть СССР, Кавказ и Урал, где проходит его восточная граница. Фрагментарно встречается в Приуральской части Сибири [Горчаковский П. Л., 1962].

В пределах основного ареала вяз является характерным компонентом широколиственных лесов вместе с *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides* и др. Этот вид отличается от других широколиственных пород повышенной требовательностью к увлажнению почвы, в связи с чем на суходолах он составляет только примесь в древостое, а в долинах рек часто господствует. По исследованиям П. Л. Горчаковского (1962), близ восточной границы ареала более резко проявляется приуроченность в. гладкого к речным долинам. Все его местонахождения сосредоточены в долинах притоков Тобола, где нередко встречаются вязовые уремы, в составе которых отмечены *Tilia cordata* и *Dryopteris filix-mas*. Расселению вяза в поймах, вероятно, способствует раннее осыпание его плодов (крылаток) и распространение их водой во время разлива рек.

СЕМЕЙСТВО ARISTOLOCHIACEAE — КИРКАЗОНОВЫЕ

22. *Asarum europaeum* L. — копытень европейский (рис. 16)

Бесстебельное растение с ползучим ветвистым располагающимся в самом поверхностном слое почвы (отчасти на поверхности) корневищем. Надземные веточки несут при основании 2—3-пленчатых чешуйки, а на концах по 2 длинночерешковых листа. Листовые пластинки 4—6 см дл., темно-зеленые, округло-почковидные, кожистые, покрытые короткими прижатыми волосками. Цветки одиночные, пазушные, на коротких цветоножках. Околоцветник колокольчатый, трехнадрезанный, буровато-пурпуровый, покрытый волосками. Тычинок 12, с короткими нитями, пыльники с шиловидными отростками. Завязь нижняя. Плод — многосемянная коробочка. $2n=24, 26$.

Основной ареал вида охватывает почти всю Западную Европу, за исключением северных и южных ее окраин, Кавказ, европейскую часть СССР. Восточную границу имеет на Урале. Своим распространением к. европейский тесно связан с широколиственными лесами, реже встречается в смешанных хвойно-широколиственных лесах, в хвойных лесах с примесью липы или вяза (восточная граница ареала).

Изолированный участок ареала этого вида находится в горах Южной Сибири. Он охватывает северо-восточную часть Алтая, Горную Шорию и Салаирский кряж. На Алтае копытень встречается в различных типах лесов черневого пояса: пихтово-осиновых, березово-пихтовых, кедрово-пихтовых с обильем *sol.*, реже *sp.* В Горной Шории распространение к. европейского связано главным образом с липовыми лесами, где он имеет обилие *sp.*, *cor.* и нередко относится к доминантам травяного яруса, реже встречается



Рис. 16. Копытень европейский:
а — разрез цветка; б — семя

в пихтовых лесах с примесью березы или осины, как редкое растение отмечен в осиновых и березовых лесах. На Салаире к. европейский встречается редко, в основном только в пихтовых лесах (рис. 17).

Изолированное местонахождение этого вида известно в окрестностях г. Тобольска в районе распространения лисы сердцелистной (сборы Е. Жуковского, 1910; Гербарий Главного ботанического сада).

СЕМЕЙСТВО RANUNCULACEAE — ЛЮТИКОВЫЕ

23. *Aconitum susaczewii* Steinb.— борец Сукачева

Многолетнее растение, 40—45 см выс. Прикорневые листья в числе 1—2, черешки их длинные (до 20 см), как и стебли, покрыты отстоящими волосками. Пластинка листа пятиугольная, ширина ее превышает длину, глубокораздельная на ширококлиновидные доли, надрезанные на дольки, несущие железки; с верхней стороны пластинка коротко прижатопушенная, снизу имеет длин-

ные волоски только по жилкам и реснички по краю. Стеблевые листья (если они имеются) с более узкими дольками. Цветки зеленовато-желтоватые, почти сидячие, собраны в верхушечную кисть. Шлем конический, 1—1,5 см выс. Нектарники с почти прямым шпорцем и небольшой двухлопастной губой. Тычинок 10—14, с голыми нитями. Листовки голые.

Очень редкое эндемичное растение, известно только на северном склоне Хамар-Дабана. Обитает в шихтовых и смешанных лесах [Киселева Л. А., 1978]. По морфологическим признакам близок с *A. ganunculoides* Turcz. и *A. ajanense* Steinb., которые, как и большинство видов секции *Lycostopium* DC., относятся к флоре широколиственных лесов Дальнего Востока.

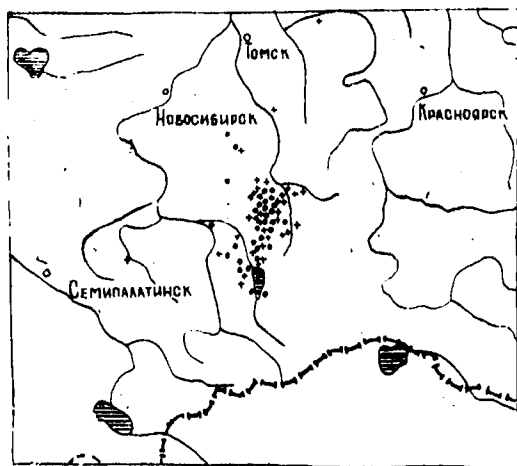


Рис. 17. Распространение в Сибири копытня европейского (·) и воронца колосистого (+)

24. *Actaea spicata* (L.) — воронец колосистый

Корневище толстое, многоглавое. Стебли до 70 см выс. Листья в числе 2 на стебле, крупные, темно-зеленые, дваждытройчато-сложные, черешковые. Листочки 1-го порядка тройчато-сложные, на длинных (до 1 см) черешках, широкоовальные, туповато- или короткозаостренные, по краям пильовидно-зубчатые. Цветки мелкие, в коротких кистях. Чашечка 4-листная, зеленоватая, лепестков нет, стаминодии и тычинки белые. Плод черный, ягодообразный. $2n = 16, 32$.

Ареал вида занимает Западную Европу (кроме северных и южных окраин), европейскую часть СССР, Урал. Обитает в колосистый в тенных, широколиственных и смешанных лесах. Встречается в Северо-Восточном и Юго-Западном Алтае, Горной Шории, на Салаире. Обитает в черневом подножье, в пихтовых, пихтово-осиновых, березово-пихтовых лесах с обилием сол., реже ср. (см. рис. 17). Отдельные местонахождения этого вида известны также в приуральской части Западно-Сибирской равнины — в Тюменской области близ г. Тюмени, по лев. берегу Туры, по р. Тавде [Горчаковский П. Л., 1968].

25. *Anemone baicalensis* Turcz.— ветреница байкальская (рис. 18)

Корневище тонкошнуровидное. Прикорневые листья длинночерешковые, пластинка их почковидная, до основания 3-рассеченная на яйцевидно-ромбические сегменты, из них крайние двураздельные, рассеянно опушенные. Стебли тонкие, 18—35 см выс., с одним сидячим 3-раздельным острозубчатым листом (покрывало). Цветоносы по 1—2, тонкие, длинные (до 9 см). Цветки 2—2,5 см в диаметре, околоцветник белый из 5(7) листочков, тычинок много. Плодики в числе 4—6, широкоэллиптические, сплюснутые, волосистые.

Эндемик Восточной Сибири. Имеет 2 изолированных участка ареала — на Хамар-Дабане и в Западном Саяне. Обитает в черневых темнохвойных лесах, на лесных лугах по затененным местам. Этот вид является, видимо, обособившейся сибирской расой *A. glabrata* (Maxim.) Juz.

26. *Shibateranthis sibirica* (Dc.) Nakai — весенник сибирский (см. рис. 18)

Многолетнее совершенно гладкое растение с шаровидным клубнем 0,8—1 см в диаметре и цветущим безлистным стеблем 10—20 см дл. (по отцветании удлиняющимся до 35 см). Прикорневой лист один, длинночерешковый с пластинкой пальчато 5-раздельной на ромбически-клиновидные надрезанные на верхушке лопасти. В верхней части стебля под цветком имеется обертка глубококораздельная на цельные или трехнадрезанные листовидные сегменты. Цветок одиночный, на короткой, позднее удлиняющейся цветоножке, выходящей из вершины стебля. Чашелистики эллиптические, в числе 5—6, желтые. Лепестки-нектарники двулопастные, в 3—4 раза короче чашелистиков. Листовки на коротких ножках, косо отклоненные, удлиненно-эллиптические с коротким согнутым носиком.

Довольно редкое растение, южно-сибирский эндемик, встречается на Хамар-Дабане, в Восточном и Западном Саянах. Самое западное местонахождение имеет в Северном Алтае. Обитает в чер-

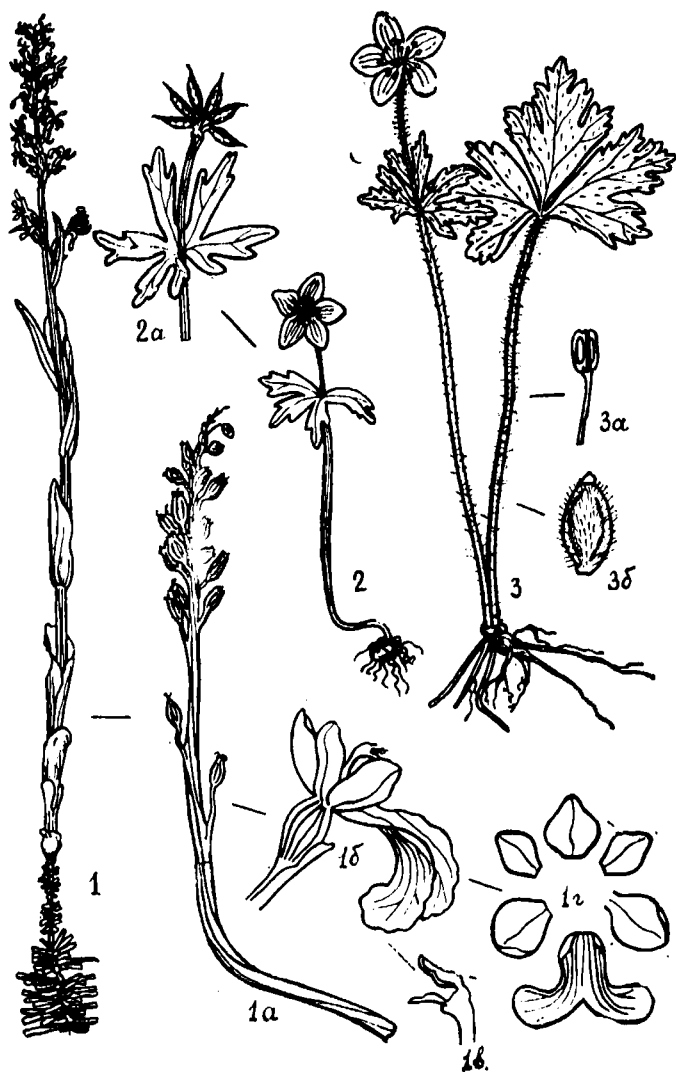


Рис. 18. Гнездовка настоящая (1); весенник сибирский (2) и ветреница байкальская (3): 1а — верхняя часть стебля с плодами; 1б — цветок; 1в — колонка; 1г — части околоцветника гнездовки настоящей; 2а — верхняя часть стебля с плодами весенника сибирского; 3а — тычинка, 3б — орешек ветреницы байкальской

невых темнохвойных лесах, реже на лугах, каменистых склонах в лесном поясе.

В СССР род *Shibateranthis* представлен только тремя видами. Один из них *Sh. stellata* Maxim.—япопо-китайский вид, обитающий в сырых тенистых лесах, имеющий западную границу ареала в Уссурийском крае. По морфологическим признакам очень близок *Sh. sibirica*.

27. *Thalictrum baicalense* Turcz.— василистник байкальский

Стебли 40—70 (100) см выс., голые. Листья широкотреугольные, дважды-триждыперистосложные, нежные, тонкие, голые. Конечные доли широкояйцевидные или округлые, на верхушке надрезанные на 3 лопасти, неровно округло-зубчатые по краю. Цветки немногочисленные, в небольших щитковидных метелках. Листочков околоцветника 4, тычинки многочисленные с белыми расширенными нитями. Плодики шаровидно-яйцевидные, ребристые. Восточноазиатский вид распространен в лесах Маньчжурии и Дальнего Востока (Приморье, Приамурье). Обитает в дубовых и смешанных лесах.

В Сибири встречается изредка. В Забайкалье, Прибайкалье, Восточном Саяне обитает в долинных лесах, в зарослях кустарников обычно на богатых почвах. Самые северо-западные местонахождения этого вида известны на правобережье р. Енисея (Западный Саян, Предсаянский район, Минусинская лесостепь), а самое северное — на р. Бирюсе (остров, 57° с. ш.). Обитает в елово-пихтовых и лиственничных лесах, в кустарниках по берегам рек.

СЕМ. BRASSICACEAE (CRUCIFERAE) — КРЕСТОЦВЕТНЫЕ

28. *Cardamine impatiens* (L.) — сердечник недотрога (рис. 19)

Двулетнее растение с тонким корнем и прямым, простым или в верхней части разветвленным стеблем выс. 20—50 см. Листья непарноперистые, короткочерешковые, с ушками при основании черешков 4,5—9 см дл., голые, листочки 3—5-надрезанные. Цветки очень мелкие. Чашелистики 1,5 мм дл., лепестки белые, около 2,5 мм дл. (нередко лепестки отсутствуют). Стручки на отстоящих цветоножках, почти прямостоячие, узколинейные, 1,5—3 см дл., с коротким столбиком. Семена продолговато-эллиптические, мелкие, с узким крылом. $2n = 16$.

Основной участок ареала вида охватывает почти всю Западную Европу и европейскую часть СССР, кроме северной окраины, Переднюю Азию, Кавказ, Урал. Обитает во влажных, широколиственных лесах. Изолированные участки ареала имеет в горах Средней Азии (Тянь-Шань, Тарбагатай, Сырдарьинский р-н) и Южной Сибири (Алтай, Горная Шория, Салаир, Западный Саян). Обитает в



Рис. 19. Зубянка сибирская (1); сердечник недотрога (2); дву-
 лепестник парижский (3); 2а — верхняя часть растения; 2б —
 нижняя часть растения; 2в — цветок; 2г — стручок; 2д — семя
 сердечника недотроги; 3а — цветок; 3б — плод двулепестника
 парижского

лесом поясе по берегам рек, в зарослях кустарников, в темнохвойных и сырых смешанных лесах, изредка в сосновых борах и липняках. Отдельные местонахождения этого вида известны также на Западно-Сибирской равнине: в Тюменской области (окр. д. Марионовки) и в долине р. Томи (южнее г. Томска). Обитает он здесь в смешанных лесах, на сырых местах. Встречается редко, с малым обилием. Несколько местонахождений с. недотроги отмечено в южной части Красноярского края (островные лесостепи в пред-

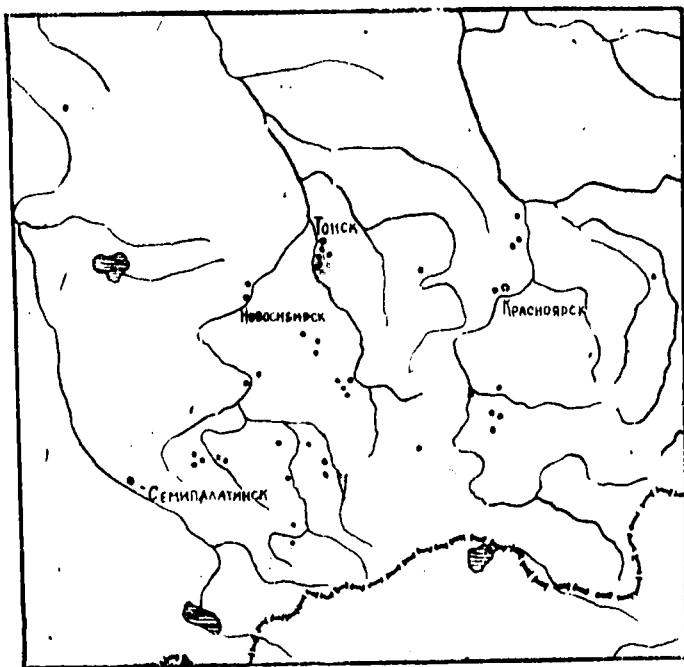


Рис. 19 а. Распространение в Сибири сердечника недотроги

горьях Саян). Самые восточные местонахождения были отмечены П. Н. Крыловым по правому берегу р. Кебежа в пихтовом лесу и Н. М. Мартыановым в густых зарослях кустарников на берегу Енисея, близ Минусинска, вместе с *Cirsaea lutetiana* (Гербарий им. П. Н. Крылова). В настоящее время в этих пунктах обнаружить с. недотрогу не удастся, возможно, он исчез здесь полностью (рис. 19 а).

29. *Dentaria sibirica* (O. E. Schulz) N. Busch — зубянка сибирская
(см. рис. 19)

Корневище нитевидное. Стебли прямостоячие, простые, около 20 см выс. Прикорневые листья с длинными черешками и пластинкой из трех овальных острых листочков, стеблевые в числе 3, собраны в мутовку, листочки их узколанцетные, по краю очень мелкие с отогнутыми наружу зубцами. Цветки крупные (лепестки около 22 мм дл.), пурпурные, в немногочетковых кистях. Стручки 25—50 мм дл. и около 2 мм шир.

Алтай-саянский эндемик. Очень редкое растение, встречающееся в лесном поясе Северо-Восточного Алтая и Западного Саяна [Куминова, 1960, Гербарий им. П. Н. Крылова]. Обитает в лесах по наиболее затененным местам, на скалах.

Вид, близкий европейскому лесному *D. glandulosa* W. et K. Резкая морфологическая обособленность з.-сибирской указывает на то, что она относительно недавно (вероятно, в плиоцене) приобрела видовую самостоятельность. Возможно, правильнее рассматривать ее в качестве подвида *D. glandulosa*, как это принималось ранее *Cardamine glandulosa* W. et K. subsp. *sibirica* [Schulz O. E., 1903].

СЕМЕЙСТВО SAXIFRAGACEAE — КАМНЕЛОМКОВЫЕ

30. *Chrysosplenium filipes* Som. — селезеночник тонкий (рис. 20)

Корневище длинное, тонкое. Стебли тонкие, нежные, голые, неветвящиеся, 2—9 см выс. Прикорневые листья черешковые, пластинка их округло-почковидная, 4—8 мм дл., тонкие, по краю с 4—5 округлыми зубцами, оканчивающимися железками. Соцветия 3—5-цветковые, цветки мелкие с четырехлистной зеленоватой чашечкой, без венчика, с 8 тычинками. Коробочка одногнездная с широкояйцевидными (около 0,5 мм дл.), покрытыми мелкими ворсинками семенами.

Алтай-саянский эндемик. Очень редкое растение, встречающееся на Северо-Восточном Алтае (в окр. Телецкого озера, в черневых темнохвойных лесах). В Западном Саяне известно несколько местонахождений: по р. М. Кебезь, притоку Б. Он (Мартыанов; Гербарий им. П. Н. Крылова), на Кулумысском хребте, на хребте Итем, в верховьях р. Соболевой (Гербарий им. П. Н. Крылова). Обитает в черневых темнохвойных лесах, пихтовых, реже кедровых, на обильно увлажненных местах среди высокотравья. *Ch. filipes* близок с восточно-азиатским *Ch. flagelliferum* F. Schmidt, ареал которого охватывает районы Китая, Японии и Дальнего Востока (Приморье, Приамурье). Обитает в сырых широколиственных и смешанных лесах.

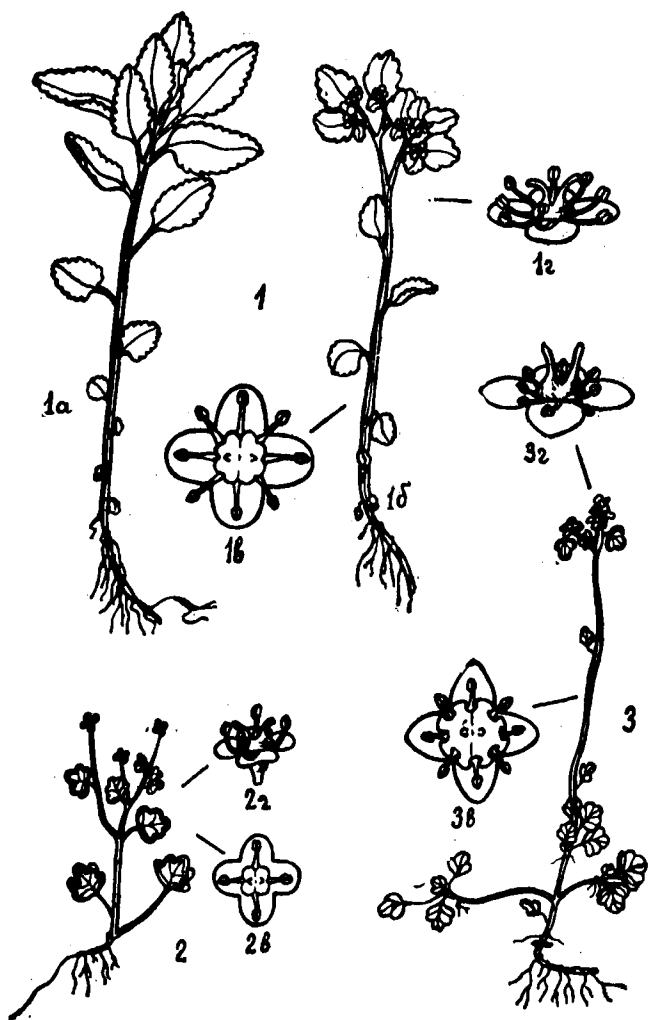


Рис. 20. Селезеночник овальнолистный (1); с. Седакова (2); с. тонкий (3): 1а — бесплодный побег; 1б — плодущий побег; с. овальнолистного; в — цветок (вид сверху), з — цветок (вид сбоку) каждого вида

31. *Chrysosplenium ovalifolium* M. B. — селезеночник овальнолистный (см. рис. 20)

Корневище шнуровидное, ползучее. Цветоносные стебли изогнутые или прямые, олиственные, 10—16 см выс., бесплодные более густо олиственные, 20—25 см выс. Прикорневых листьев нет. Стеблевые листья короткочерешковые, пластинка их эллиптическая или округло-обратнояйцевидная, по краю пильчато-зубчатая, голая. Цветки в разветвленных щитках на коротких цветоножках. Чашелистики зеленые, 1,5 мм дл., тычинок 8. Семена шаровидные, 0,5 мм в диам., тусклые от мельчайшего опушения.

Алтае-саянский эндемик. Имеет два небольших изолированных участка ареала. Один из них занимает северо-восточную часть Алтая и ограничивается следующими пунктами: с. Кибезень на р. Бис (самое северное местонахождение), южный конец Телецкого озера, устье р. Кыги (самое юго-восточное местонахождение) окр. с. Чемал на р. Катунь (крайнее западное местонахождение). Обитает в предгорных пихтовых, елово-кедрово-пихтовых лесах на сырых местах. Второй участок ареала находится в предгорьях Западного Саяна: Ойский хребет, по долинам речек Уй, Изербел и др. На этом участке вид является еще более редким. Обитает в темнохвойных лесах.

32. *Ch. sedakowii* Turcz. — селезеночник Седакова (см. рис. 20)

Небольшое растение (7—17 см выс.) с ползучим корневищем и ползучими, укореняющимися, красноватыми, покрытыми широкояйцевидными чешуями (прилистниками) подземными побегими. Цветоносы прямостоячие, тонкие, извилистые, безлистные, почти голые. Прикорневые листья длинночерешковые, тройчатые, с обеих сторон рассеянно-волосистые.

Листочки на коротких черешочках, по краю городчатые. Соцветия 3—7-цветковые, на длинных коротко- и длинноволосистых цветоножках, 1,5 см в диаметре, чашелистики желтые в числе 5, тычинок много. Орешки шелковисто-волосистые.

Восточно-азиатский вид. Распространен в центральных и северных районах Японии и на Дальнем Востоке (Приморье, Приамурье, Сахалин), отмечен также на Курильских островах (Кунашир). Обитает в сырых широколиственных и смешанных лесах, по берегам лесных ручьев.

Изолированные местонахождения имеет в Южной Сибири. Встречается на Северо-Восточном Алтае, в районе Телецкого озера, где обитает на скалах и каменистых склонах, покрытых кедрово-пихтовым лесом; в предгорьях Западного Саяна на каменистых склонах и под пологом темнохвойного леса (Гербарий им. П. Н. Крылова), на Хамар-Дабане в сырых долинных хвойных

и смешанных лесах, в зарослях кустарников, по берегам ручьев. Местами доминирует в травостое пихтовых лесов [Епова Н. А., 1956]. В Забайкалье отмечен в окр. г. Нерчинска [Сергиевская Л. П., 1969].

СЕМЕЙСТВО ROSACEAE — РОЗОЦВЕТНЫЕ

38. *Waldsteinia ternata* (Steph.) Eritsch. — вальдштейния тройчатая (рис. 21).

Корневище горизонтальное, шнуровидное, черно-бурое, переходит в короткий надземный побег, несущий несколько чешуевидных коричневых продолговато-яйцевидных прилистников. Все листья прикорневые, длинночерешковые, пластинка их тройчатая, с обеих сторон рассеянно волосистая. Листочки на коротких черешочках, округлые, 2—3,5 см дл. и почти такой же ширины, городчато-лопастные, лопасти городчато-зубчатые. Цветки около 1,5 см в диаметре, одиночные или собраны по 3—7 на тонких по отцветанию поникающих цветоносах. Чашелистики 5—6 мм дл., голые. Лепестки вдвое длиннее их, ярко-желтые. Плоды — продолговатые орешки, 2,5 мм дл., тупые, длинноволосистые.

Восточно-азиатский вид. Встречается в Японии, Китае, на Дальнем Востоке (Уссурийский, Удской районы, Сахалин). Обитает в сырых широколиственных, смешанных и хвойных лесах. Изолированные местонахождения имеет в Восточной Сибири, на Хамар-Дабане (Гербарий ЦСБС). Обитает в сырых лесах и зарослях кустарников.

СЕМЕЙСТВО FABACEAE (RAPHANACEAE) — БОБОВЫЕ

34. *Astragalus glycyphyllos* L. — астагал сладколистный (см. рис. 21)

Многолетнее растение с мощным корнем. Стебли восходящие, простые или в нижней части разветвленные, гладкие, 40—100 см выс. Прилистники свободные. Листья сидячие, перистоперистые, с 5—6 парами эллиптических, сверху голых, снизу рассеянно коротковолосистых листочков (18) 40—60 мм дл. Цветоносы слабоопушенные, кисти яйцевидные; многоцветковые. Прицветники шиловидно-ланцетные. Чашечка 5—6 мм дл. с шиловидными неравными зубцами. Венчик зеленовато-желтый, флаг 11—15 мм дл., крылья на верхушке тупые, лодочка в 1,5 раза шире крыльев. Бобы линейно-продолговатые, 3—4 см дл., почти гладкие, торчащие вверх. $2n = 16$.

Широко распространен в лесной зоне Западной Европы и европейской части СССР, на Кавказе, заходит в северную часть



Рис. 21. Вальдштейния тройчатая (1); астрагал сладколистный (2); герань Роберта (3): 2а — часть стебля с соцветием; 2б — часть стебля с плодами; 2в — лепестки; 2г — чашечка; 2д — боб; 2е — поперечный срез боба астрагала сладколистного; 3а — часть стебля с цветками, 3б — нижний лист; 3в — часть стебля с плодами герани Роберта

Средиземноморья. Связан распространением с широколиственными лесами, на Кавказе поднимается до среднегорного пояса. Изолированный участок ареала имеет на юге Западной Сибири. Встречается на Северо-Восточном Алтае, в Горной Шории. Обитает здесь в темнохвойных и смешанных лесах, в кустарниках, на лесных лугах по берегам рек. Встречается также на Западно-Сибирской равнине в темнохвойных, реже в березовых лесах (Гербарий им. П. Н. Крылова).

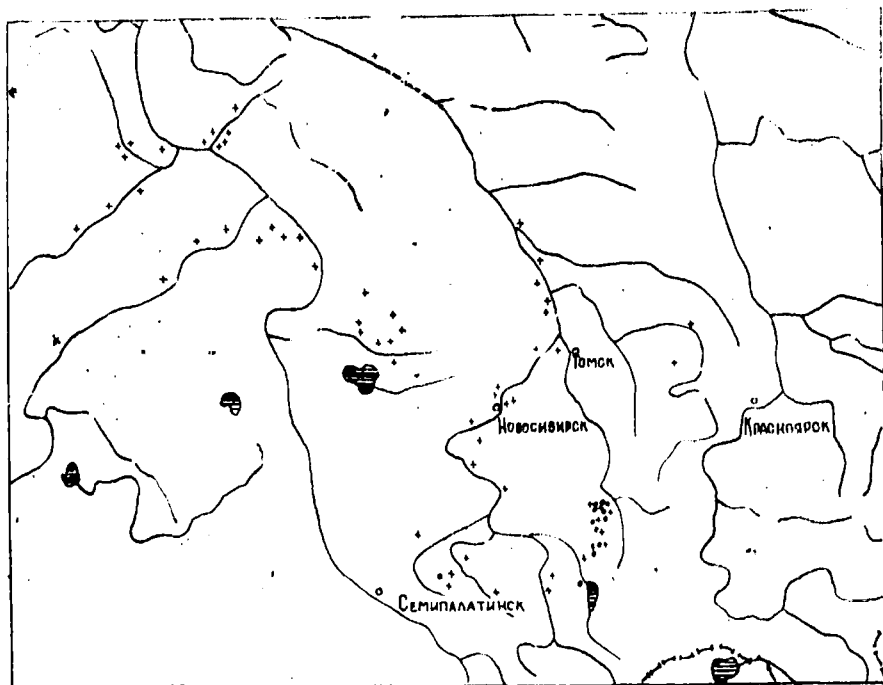


Рис. 22. Распространение в Сибири герани Роберта (·) и фиалки удивительной (+)

СЕМЕЙСТВО GERANIACEAE — ГЕРАНИЕВЫЕ

35. *Geranium robertianum* L.— герань Роберта, липовая трава (см. рис. 21)

Однолетнее или двулетнее растение с прямостоячими, 20—50 см выс., в верхней части ветвистыми стеблями, покрытыми простыми, отстоящими (с примесью железистых) волосками. Нижние стеблевые листья в очертании пятиугольные, пятилопастные,

верхние тройчатые. Лопастн пластинки глубоко перисто разделенные на цельные или зубчатые дольки. Цветоножки железистые, по 2 на цветоносах. Цветки 24—26 мм в диам., правильные пятичленные. Лепестки бледно-розовые, вдвое длиннее чашелистиков. Плоднки односеменные, сетчато-морщинистые. $2n = 32; 64; 56$.

Основной участок ареала вида охватывает большую часть Западной Европы, европейскую часть СССР, северную часть Средиземноморья, Кавказ; восточная граница проходит на Урале. Обитает в тенистых широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, на Кавказе поднимается до 2000 м абс. высоты. На Урале в южных районах растет в дубовых, ильмово-кленово-липовых лесах, в северных районах — только на выходах известняков под пологом хвойных лесов с примесью липы, иногда ильма.

Изолированный участок ареала этого вида находится в горах Средней Азии. Он охватывает восточную часть Прибалхашья. Джунгаро-Тарбагатайский район. Обитает в тенистых смешанных лесах. Второй изолированный участок ареала находится в горах Южной Сибири. На Алтае встречается как редкий вид в северо-восточных и юго-западных районах. Обитает в пихтовых и осиново-пихтовых лесах, на затененных скалах. В Горной Шории г. Роберта связана распространением в основном с липовыми лесами, в которых встречается постоянно с обилием сол., изредка до сор. В черецвых лесах это редкий вид, приуроченный в основном к выходам горных пород и наиболее тенистым, ненарушенным участкам (рис. 22).

СЕМЕЙСТВО TILIACEAE — ЛИПОВЫЕ

36. *Tilia cordata* Mill. — липа сердцелистная

Дерево до 25 м выс., у северной границы распространения — высокий кустарник. Молодые побеги красноватые или оливковые. Черешки листьев 2,5—4,5 см дл. Листовые пластинки округло сердцевидные, 2—8 см дл. и почти такой же ширины с выемчатым основанием, на верхушке оттянутозаостренные, по краю мелко однажды, отчасти дваждызубчатые, сверху темно-зеленые, почти гладкие, снизу сизоватые, с пучочками рыжеватых волосков в углах между жилками. На нижних (особенно порослевых) побегах листья более крупные, пластинки их до 10—12 см в дл. и шир. Соцветия из 3—15 цветков, прицветные листья желтовато-зеленые, не блестящие. Цветки правильные, с пятичленной чашечкой (рано опадает) и зеленовато-белым венчиком. Тычинки многочисленные. Завязь бело-войлочная, столбик голый. Плоды почти округлые, 4—8 мм в диаметре, густоопушенные $2n = 82$.

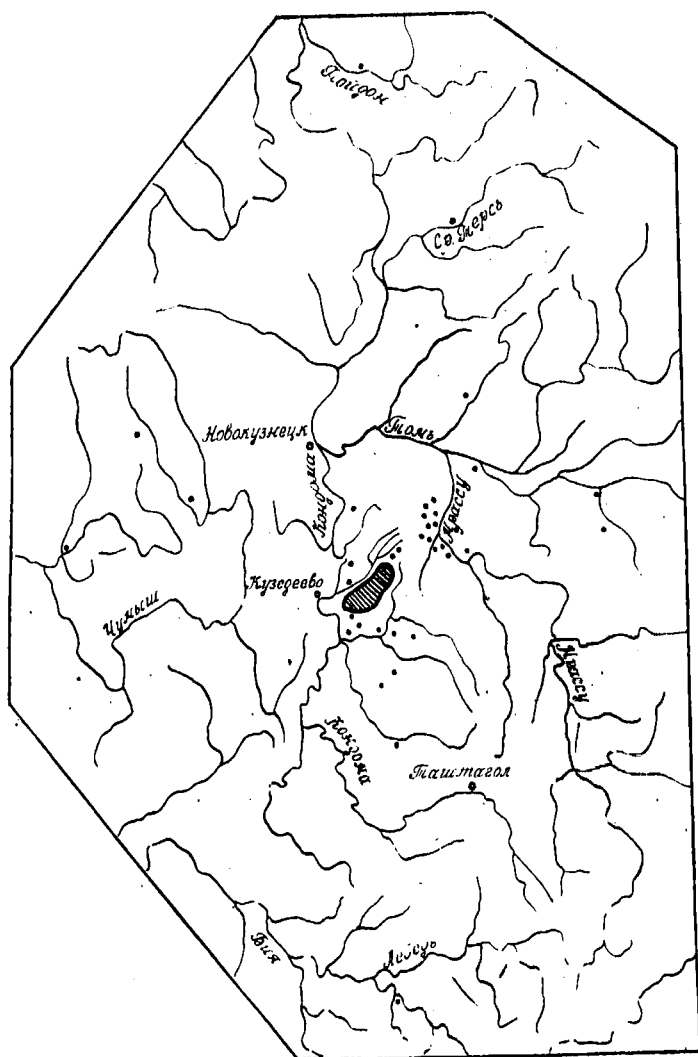
Ареал вида охватывает Западную Европу, европейскую часть СССР, Кавказ, Урал. Небольшой фрагмент ареала находится в северо-западной части Средиземноморья. В основной части ареала липа сердцевидная входит в состав древостоя широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. На Урале она растет в пихтово-еловых (часто с примесью вяза) лесах. В горно-хребтовой части Урала (Кушва) липа встречается до выс. 400 м над у. м. В горных еловых лесах имеет вид небольшого дерева или кустарника до 6—8 м выс. [Игошина К. Н., 1943]. В приуральской части Западно-Сибирской равнины л. сердцевидная имеет восточную границу сплошного распространения (район г. Тары). Изолированное местонахождение л. сердцевидной известно в юго-восточной части Курганской области, в районе оз. Медвежьего, где она обитает в составе древостоя сосновых, березовых и осиновых лесов или образует вторичные липняки [Горчаковский П. Л., 1964], а также в Томской области (Чанский район, между пос. Чанск и Рождественский). П. М. Юрковым и В. Е. Добычиным здесь обнаружена группа взрослых лип высотой 7,5—9 м и диаметром 10—16 см. Два дерева из этой группы имеют диаметр стволов около 29 см и поросль от пней (Гербарий им. П. Н. Крылова).

37. *Tilia sibirica* Fisch.— липа сибирская

Дерево до 27 м выс., иногда кустарник. Близка европейской *T. cordata*, от которой отличается следующими признаками: пластинка листьев на цветущих побегах округло-овальная, с косым плоским (редко слегка выемчатым) основанием, прицветные листья блестящие, прикреплены на расстоянии 1—2 см от основания цветоноса. Соцветие 5—8-цветковое.

Алтае-саянский эндемик, распространенный в горной черной тайге. Ареал л. сибирской состоит из отдельных участков — «островов». Самый крупный «липовый остров» впервые был описан П. Н. Крыловым (1891) в Горной Шории на водоразделе рр. Большой Тешь—Тамала—Кундель. Занимаемая им площадь в то время составляла около 40000 га. Исследования, проведенные А. В. Куминовой (1950) почти 60 лет спустя, показали, что площадь этого основного (Кузедеевского) липового острова сократилась до 15000 га. Позднее Г. В. Крылов (1956) и Ю. П. Хлонов (1965) отметили, что в последние десятилетия вновь происходит некоторое увеличение площади, занятой липовыми лесами в Горной Шории, за счет естественного расселения липы на вырубках и гарях, видимо, в пределах своего прежнего ареала.

По данным Львовской лесоустроительной экспедиции, производившей таксацию лесов в Горной Шории в 1964 г., площадь Кузедеевского липового острова составляет около 10000 га, по эди-



● Кuzнецовский „остров“

** Мелкие островки
места обитания

Рис. 23. Ареал липы сибирской

фикатором липа является только на площади 4340 га. По последним данным управления лесного хозяйства Кемеровской области, площадь Кузедеевского липового острова составляет 11000 га, по эдификатором она является на площади немного более 4000 га. Приведенные данные свидетельствуют о том, что, несмотря на довольно активное возобновление липы на отдельных участках, общая площадь лесов с участием липы в Горной Шории сокращается, особенно резко уменьшается площадь лесов с преобладанием липы в древостое.

Кроме основного Кузедеевского липового острова в более южных и северных районах Горной Шории встречаются мелкие островки липового леса или темнохвойных лесов с участием л. сибирской. Мелкие островки л. сибирской находятся в верхнем течении р. Томи (пос. Чульжан) и ее притоков (Тутуяс, Баранзас). Много мелких островков находится в нижнем течении р. Мрассу и по ее притокам. Небольшие островки липы встречаются и в более южных районах Горной Шории: окр. станции Тенеш, в 2,5 км к югу от пос. Калары. Небольшие фрагменты лесов с участием липы обнаружены значительно севернее в Кузнецком Алатау: бассейн р. Тойдон, верховья р. Средняя Терсь. На западных склонах Салаирского кряжа липа встречается в бассейнах рр. Тогул, Кара-Чумыш. Отдельные островки темнохвойных лесов с участием липы сибирской встречаются в Северо-Восточном Алтае в верховьях р. Бии, на р. Катуши, в окр. Белокурихи, в бассейне р. Клык-Чуйка. Крайнее северо-восточное местонахождение этого вида известно в окр. г. Красноярска [Прейн Я., 1895; Васильев И. В., 1953].

В районе своего основного распространения (в Горной Шории) л. сибирская растет в поясе черневой тайги на абс. высоте 300—550 м на склонах, защищенных от ветра. В долинах горных рек, где скапливаются в зимний период холодные массы воздуха, она обычно отсутствует.

Роль лесообразующей породы л. сибирская играет только в Горной Шории. У самого северо-восточного предела распространения (окр. г. Красноярска) л. сибирская отмечена в виде небольших деревьев и кустарников, растет отдельными экземплярами или небольшими группами в смешанных и травяных сосновых лесах (рис. 23).

СЕМЕЙСТВО VIOLACEAE — ФИАЛКОВЫЕ

38. *Viola dactyloides* Roem et Schult.— фиалка пальчатая (рис. 24)

Бесстебельное растение 5—20 см выс., с коротким корневищем. Листья длинночерешковые, пластинка их пальчато рассеченная на



Рис. 24. Фиалка удивительная (1); ф. пальчатая (2); чистец болотный (3): 1а — цветок, 1б — столбик, 1в — верхушка стебля с плодами, 1г — семя, 1д — прилистник фиалки удивительной; 3а — венчик, 3б — чашечка; 3в — орешек чистеца болотного

пять продолговато-яйцевидных или широколанцетных надрезанных или зубчатых заостренных долей, сверху слабо, снизу более значительно опушенная или голая. Цветки крупные (1,5—2,5 см дл.), на цветоножках, почти равных черешкам листьев. Лепестки синие, боковые бородачатые, нижний с длинным (5—7 мм) толстоватым и слегка изогнутым кверху шпорцем. Завязи и коробочки голые.

Распространен в Маньчжурии, в широколиственных горных лесах, где обитает по затененным местам — в зарослях кустарников, около скал. В Приморье и Приамурье распространен в дубовых, смешанных и хвойных лесах. Заходит в северную Монголию, где редок и отмечен только в Монголо-Даурском и Хентейском районах, в лиственничных, сосновых и березовых лесах.

На территории Южной Сибири как редкое растение *V. dactyloides* встречается в Забайкалье и Прибайкалье, в предгорьях Восточного Саяна. Обитает здесь в горных лиственничных и смешанных лесах, на затененных склонах гор. Самое западное местонахождение этого вида известно в окр. г. Красноярска, в районе произрастания липы [Назимова Д. И., 1967]. Изолированные местонахождения ф. пальчатой отмечены в Якутии (Алданский, Яно-Индигирский районы, окр. г. Олекминска и пос. Сангары). Здесь этот вид очень редок и встречается на выходах известняков, среди сухих смешанных и сосновых лесов [Каравасев М. Н., 1958].

39. *Viola mirabilis* L.— фиалка удивительная (см. рис. 24)

Корневище многоглавое, длинное, косо или горизонтально располагающееся. На первых стадиях развития стебель отсутствует, образуется розетка длинночерешковых прикорневых листьев с тонкой яйцевидной светло-зеленой по краю зубчатой пластинкой и длинные цветоножки с крупными (1,3—2 см дл.) цветками, венчик светло-фиолетовый с зеленовато-белым шпорцем. Позднее развиваются стебли, несущие по 2—3 листа, из пазух которых на коротких цветоножках выходят клеистогамные мелкие зеленоватые цветки. Коробочки продолговато-яйцевидные, голые.

Основной участок ареала занимает обширную территорию европейской части СССР (кроме крайних юго-западных районов). Встречается на Кавказе, заходит в северную часть Средиземноморья, восточную границу основного ареала имеет на Урале. Распространена в широколиственных и смешанных лесах, на Кавказе поднимается до среднегорного пояса. Небольшой участок ареала этого вида находится в горах Средней Азии (Джунгарский Ала-тау, Тарбагатай), где он обитает по лесистым склонам, оврагам.

В Сибири ф. удивительная встречается как редкое растение. Она отмечена в северных и западных районах Алтая, в Горной

Шорин. Обитает в разных типах черневых лесов (пихтовых, пихтово-осиновых, кедровых), в лигновых лесах Горной Шории.

Встречается ф. удивительная и на территории Приуралья, в районе распространения липы сердцелистной. Отмечены отдельные местонахождения этого вида и в более северных районах Западной Сибири (самое северное — окр. пос. Сургут). У северного предела распространения ф. удивительная обитает в разреженных смешанных и хвойных лесах, по их опушкам (см. рис. 22).

СЕМЕЙСТВО ONAGRACEAE — КИПРЕЙНЫЕ

40. *Circaea caulescens* (Kom.) Nakai — двулепестник стеблевой

Вид, близкий с таежным *C. alpina* L., от которого отличается опушенностью листьев и стеблей короткими волосками, более плотной консистенцией листьев, красноватой окраской цветков [Ворошилов В. Н., 1966].

Основная часть арсала охватывает северную часть Кореи, Северо-Восточный Китай, Приморье, южную часть Амурской области, южную часть Курильских островов [Ворошилов В. Н., 1966; Скворцов А. К., 1970].

Отдельные местонахождения этого вида имеются в Сибири (южное побережье Байкала и Восточный Саян — Тункинская долина), где он приурочен в основном к пихтово-кедровым лесам [Киселева А. А., 1978].

41. *Circaea lutetiana* L. — двулепестник парижский (см. рис. 19)

Корневище ползучее, шнуровидное. Стебли одиночные, реже по несколько, неветвистые, до 55 см выс. Листья супротивные, короткочерешковые, простые, пластинка их яйцевидная или эллиптическая, 4—10 см дл., 1,5—5 см шир., длиннозаостренная, при основании неглубоко сердцевидно выемчатая, темно-зеленая, почти голая, по краю неравнопильчатая. Цветки мелкие, в кистях. Венчик двулепестный, розовый. Лепестки широкообратносердцевидные, 2,5—3 мм дл. Тычинок две. Плоды грушевидные, двусеменные, 3—3,5 мм дл., густо покрытые крючковидными щетинками.

Распространен в европейской части СССР, на Кавказе, на Урале. Обитает во влажных широколиственных и смешанных лесах. На Кавказе поднимается до верхней части лесного пояса. Маленький изолированный участок ареала имеет в горах Средней Азии (Тянь-Шань). Растет здесь в тенистых хвойных и смешанных лесах.

В Южной Сибири д. парижский встречается в Горной Шории, в северо-восточных районах Алтая. Обитает в сырых кустарниковых зарослях по берегам рек, в черневых, темнохвойных и смешан-

ных лесах, на сырых участках. На Алтае иногда встречается в травяных сосновых борах [Куминова А. В., 1961]. Редкое и малообильное растение. При значительном обилии (sp.) отмечена только в Горной Шории в пойме р. Мрассу, в еловом лесу. На территории Кузедеевского липового острова была отмечена П. Н. Крыловым, более поздними исследователями здесь не обнаружена. Отдельные местонахождения этого вида известны в Западном и Восточном Саянах в тенистых лесах и ивовых зарослях в поймах рек. Единственное местонахождение обнаружено в Томской области: Кожевниковский район, окр. д. Новопокровки (Гербарий им. П. Н. Крылова).

42. *Epilobium montanum* L.— кипрей горный (рис. 25)

Многолетнее растение с одиночными (реже непогочисленными) цилиндрическими, опушенными тонкими волосками, 20—50 (100) см выс. стеблями. От основания стебля развиваются короткие ветви с розетками листьев. Листья нижние супротивные, верхние очередные, короткочерешковые, пластинка их яйцевидная или яйцевидно-ланцетная, заостренная, 3—10 см дл., почти голая, темно-зеленая. Цветки четырехчленные, образуются в пазухах верхних листьев. Лепестки розовые, двулопастные, 7—10 мм дл. Плоды многосеменные, стручковидные, четырехстворчатые коробочки.

Основной участок ареала охватывает Западную Европу, за исключением Крайнего Севера и юго-запада Пиренейского полуострова, европейскую часть СССР, северную часть Средиземноморья, Кавказ, Урал. Обитает во влажных темнохвойных и хвойно-широколиственных лесах. На Кавказе поднимается до верхней части лесного пояса.

На территории Сибири имеется несколько изолированных участков ареала этого вида. Один из них находится на Западно-Сибирской равнине в окр. г. Тюмени и в Тарском районе, на территории распространения липы сердцелистной; другой (более крупный) охватывает черневой пояс Алтайско-Саянской горной системы. В Северо-Восточном и Западном Алтае обитает в пихтовых, кедровых, смешанных лесах, в зарослях кустарников по долинам рек, но всегда с малым обилием. В Горной Шории растет в липовых и черневых лесах, в Западном Саяне встречается в крупнотравных кедровниках [Назимова Д. Н., 1963], реже в сосновых лесах, на вырубках и в поймах рек. На западных склонах Восточного Саяна к. горный распространен более широко [Красноборов И. М., 1965], на северных склонах редок. Обитает в пихтовых лесах. Самый восточный участок ареала этого вида занимает северные склоны Хамар-Дабана, где он отмечен в пихтовых лесах

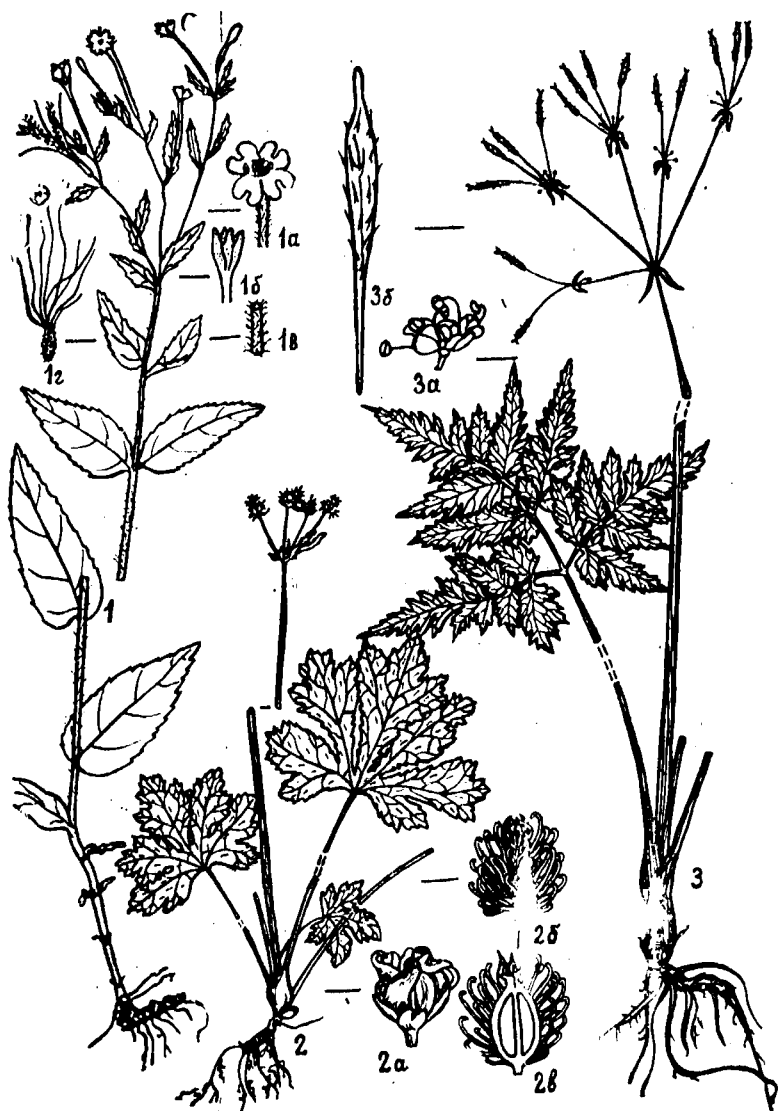


Рис 25. Кипрей горный (1); подлесник европейский (2); осмориза остистая (3): 1а — цветок, 1б — чашечка, 1в — опушение стебля, 1г — семя кипрея горного; 2а — тычиночный цветок, 2б — плодик, 2в — продольный срез плодика подлесника европейского; 3а — цветок, 3б — плод о. остистой

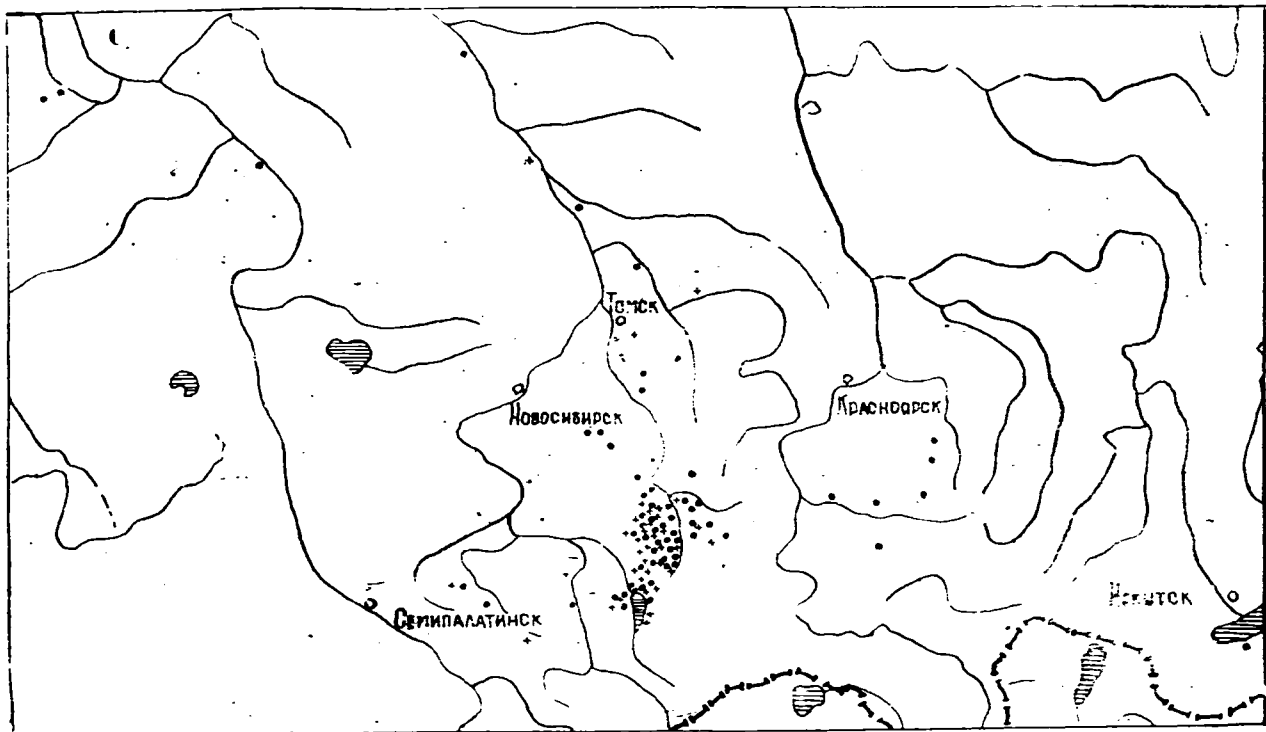


Рис. 26. Распространение в Сибири кипрея горного (-) и незабудки Крылова (+)

[Бардунов Л. В., 1963]. Отдельные изолированные местонахождения к горного были отмечены П. Н. Крыловым в Томской области, в окр. г. Томска близ д. Заварзино. В настоящее время этот вид довольно часто встречается в южных районах Томской области в припоселковых кедровниках: окр. д. Протопопово, Кудрино, с. Нагорный Иштан, пос. Базой, пос. Кирек (Гербарий им. П. Н. Крылова). На небольших участках достигает значительного обилия (рис. 26).

СЕМЕЙСТВО АРИАСЕАЕ (UMBELLIFERAE) — ЗОНТИЧНЫЕ

43. *Osmarhiza aristata* (Thunb.) Mokino et Yabe—осмориза остистая (см. рис. 25)

Растение с толстым корнем и простым или слабоветвистым тонкобороздчатым почти голым стеблем 30—80 см выс. Черешки нижних листьев длинные, верхних короткие, волосистые. Листовые пластинки широкотреугольные, тонкие, ярко-зеленые, с редкими прижатыми волосками, 10—25 см дл. и шир., тройчато-перистые. Первичные доли на длинных черешочках, вторичные довольно глубоко перисто-рассеченные на яйцевидно-продолговатые заостренные доли 1—2 см дл. и 0,5—1 см шир. Зонтики одиночные или в числе 2—3 на длинных цветоносах с 3—8 широко раскинутыми неравными по длине лучами. Обертка отсутствует или рано опадает. Зонтики из 3—10 цветков с оберточкой из 3—6 ланцетовидно-линейных острых листочков. Зубцы чашечки незаметны. Венчик белый. Плоды 18—25 мм дл. и около 2 мм шир., по ребрам покрыты прижатыми щетинками,

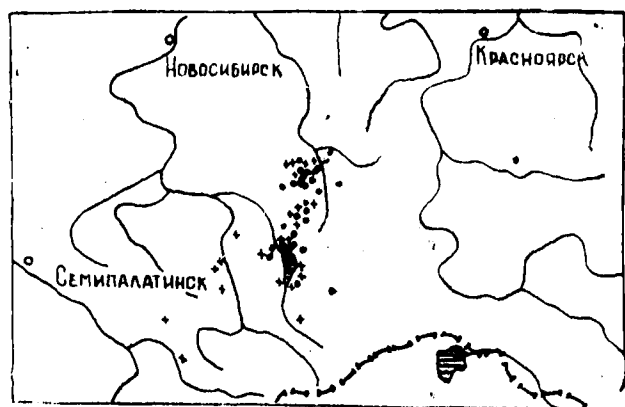


Рис. 27. Распространение в Сибири осморизы остистой (·) и подлесника европейского (+)

Восточно-азиатский вид. Основной участок ареала охватывает Японию, Маньчжурью, Дальний Восток. *O.* остистая распространена в широколиственных и смешанных лесах. Встречается на Кавказе (северная предгорная часть), где растет в широколиственных и буково-пихтовых лесах. В Сибири распространена в пределах лесного пояса Алтае-Саянской горной системы. В Горной Шории постоянно присутствует в липовых лесах, встречается в пихтовых, пихтово-осиновых и березово-пихтовых лесах.

В Северо-Восточном Алтае *o.* остистая встречается в пихтово-кедровых, кедровых, и осиново-пихтовых лесах (*sol.*, редко *sp.*). Только в бассейне р. Лебедь нами описаны осиново-пихтовые леса с зарослями этого вида по склонам гор. В Юго-Западном Алтае изредка встречается в кедровых лесах (рис. 27).

Сведений о местонахождениях *o.* остистой в Западном Саяне нет. В Восточном Саяне отмечено одно местонахождение в междуречье рр. Кизира и Казыра в районе Можарского озера в пихтово-осиновом лесу [Куминова, 1962; Гербарий им. П. Н. Крылова].

44. *Sanicula europaea* L.—подлесник европейский (см. рис. 25)

Многолетнее гладкое растение с прямым, ребристым, обычно простым стеблем 40—80 см выс. Прикорневые листья длинночерешковые, пластинка их сердцевидно-округлая, 4—8 см дл., 5—13 см шир., трех—пяти раздельная на трехлопастные городчато-зубчатые доли. Стеблевые листья немногочисленные, менее надрезанные, верхние сидячие. Зонтики трех- (четырёх) лучевые, общая обертка отсутствует. Зонтики шаровидные с оберточками из 4—5 очень мелких линейных листочков, центральные цветки в них обоеполые в числе 1—3, краевые пыльниковые, на коротких ножках. Зубцы чашечки хорошо выражены, ланцетовидные, лепестки зеленоватые, загнутые внутрь. Плоды 3—5 мм дл., покрыты крючковидными шипиками. $2n = 16$.

Распространен почти по всей Европе (кроме Скандинавии и севера европейской части СССР), на Кавказе. Изолированный участок ареала имеется на Урале. Обитает в тенистых широколиственных и хвойно-широколиственных лесах.

Другой изолированный участок ареала находится в черневом подпоясе Алтая (Северо-Восточный и единично Юго-Западный Алтай) и Горной Шории. На Алтае *p.* европейский встречается в кедрово-пихтовых, пихтовых и кедровых лесах (*sp.*). [Куминова А. В., 1960]. В Горной Шории местонахождения подлесника связаны главным образом с липовыми лесами, где он встречается постоянно с обилием от *sp.* до *сор.* Как редкое растение отмечен в пихтовых, пихтово-осиновых, березово-пихтовых лесах. Растет обычно группами.

Д. Ю. Клеповым (1941) подлесник из Кузнецкого Алатау и Урала был описан в качестве особого вида *S. uralensis* Kleop., который, по мнению автора, очень близок с *S. europaeanus*, но отличается по некоторым морфологическим признакам (более бледной окраской и более узкими долями прикорневых листьев, более короткими столбиками). Е. Г. Бобров при обработке этого рода для «Флоры СССР» не подтвердил правомерность выделения этого вида. П. Л. Горчаковский (1968) также отмечал, что, по его наблюдениям, уральские экземпляры п. европейского неотличимы как от европейских, так и от горно-шорских экземпляров. Наши исследования подтверждают отсутствие морфологических отличий подлесника, произрастающего в липняках Горной Шории, на Урале и в европейской части СССР. Однако экземпляры из Северо-Восточного Алтая отличаются от типичной формы признаками, отмеченными Д. Ю. Клеповым. Изредка такие особи встречаются и в липовых лесах Горной Шории. Это дает основание предполагать, что в Южной Сибири существует две разновидности (*varietes*) п. европейского, которые нуждаются в дальнейшем изучении (см. рис. 27).

СЕМЕЙСТВО BORAGINACEAE — БУРАЧНИКОВЫЕ

45. *Brunnera sibirica* Stev.— бруннера сибирская

Корневище косогоризонтальное, толстое, черное. Стебли одиночные, прямостоячие 25—80 см выс. Прикорневые листья длинночерешковые, пластинка их широкосердцевидная, 6—22 см дл. и шир., на верхушке острая. Стеблевые листья во много раз мельче прикорневых, нижние на коротких черешках, верхние сидячие, продолговатые до ланцетных. Цветки в малоцветковых завитках, собранных в небольшую метелку, цветоножки длинные, тонкие; венчик голубой с плоским отгибом, рассеченным на округлые лопасти. Орешки 2,5—3 мм дл., полусогнутые, с толстыми жилками. $2n = 12, 16$.

Ареал вида охватывает в основном черневой подпояс Алтая и Западного Саяна. Как редкое растение он встречается также в Томской области, в Горной Шории и Восточном Саяне. Обитает в черневом подпоясе в пихтовых, кедровых, кедрово-пихтовых, березово-пихтовых, березовых и осиновых лесах, реже на сырых лесных лугах. В Северо-Восточном Алтае и Западном Саяне этот вид встречается с наиболее высоким обилием. По данным Д. И. Назимовой (1963), в черневых лесах преимущество крупнотравно-папоротниковой группы б. сибирская образует четко выраженную синузию с обилием *sp.*, *corp.*

На территории СССР род *Brunnera* представлен 2 видами. Второй вид (*B. macrophylla* Johnst.) распространен в дубовых лесах Кавказа.

46. *Myosotis krylovii* Serg.—незабудка Крылова

Корневище тонкое, ветвистое, образует цветоносные побеги 20—40 см выс. и вегетативные до 15 см выс. Прикорневые листья немногочисленные, с овальной пластинкой и длинным черешком, стеблевые продолговато-ланцетные. Цветки в сжатых, позднее рыхлых кистях, венчик большей частью темно-голубой, 5—10 мм в диам., чашечка с линейно-ланцетными долями. Орешки продолговато-треугольные, острые, черные.

Основная часть ареала вида охватывает черневой пояс Горной Шории и Северо-Восточного Алтая. Распространение *Н. Крылова* тесно связано с липовыми лесами, где она относится к числу доминантов в травостое наряду с *Asarum europaeum*, *Galium odoratum* и другими спутниками лины. Постоянно (но с меньшим обилием) присутствует этот вид в разных типах черневых лесов пихтовых, пихтово-осиновых, кедровых и др.—и на высокогорных лесных лугах на территории Горной Шории и Северо-Восточного Алтая. Отдельные местонахождения *н. Крылова* известны в Западной и Восточной Саянах, в Томской области, где она обитает в пихтовых и кедровых лесах, в прибрежных зарослях кустарников (см. рис. 26). Кроме Южной Сибири *н. Крылова* известна только в Тарбагатае, где встречается в горных хвойных и смешанных лесах, в долинах горных рек.

СЕМЕЙСТВО LAMIACEAE — ГУБЦВЕТНЫЕ

47. *Ajuga reptans* L.—живучка ползучая

Многолетнее растение со стелющимися и укореняющимися побегами. Стебли простые, 15—35 см выс., по двум сторонам мелкоприжатоопушенные. Прикорневые листья длинночерешковые, пластинки их лопатчатые, выемчато-зубчатые. Стеблевые листья продолговатые или яйцевидные, сидячие, прицветные: нижние длиннее, верхние короче цветков. Цветки голубые, синие, редко белые или розовые, собраны в густое соцветие. Чашечка и венчик волосистожелезистые. Верхняя губа венчика глубокодвуплодная. Тычиночные нити опушены длинными членистыми и короткими булавовидными волосками. Плод из 4 округлых сетчатоморщинистых орешков. $2n = 32$.

Ареал вида охватывает обширную территорию Западной Европы, западную часть Средиземноморья, европейскую часть СССР, Кавказ, Урал. Восточную границу имеет на восточных склонах

Среднего Урала. Обитает во влажных широколиственных и широколиственно-хвойных лесах, на лесных полянах, в зарослях кустарников. На территории Сибири известен только на Хамар-Дабане (окр. ст. Выдрино), где образует небольшие куртины по опушке березняка, сформировавшегося на месте вырубленного пихтово-кедрового леса (сборы Н. А. Еловой и др., 1955; Гербарий Иркутского университета).

48. *Stachys sylvatica* L. — чистец лесной (см. рис. 24).

Корневище ползучее. Стебель 30—120 см выс., прямой, железисто-волосистый. Листья простые, черешковые, пластинки их сердцевидно-яйцевидные, городчато-зубчатые, 5—13 см дл. и 3—8 см шир. рассеянно-волосистые, тонкие. Цветки в мутовках, расставленных у основания, выше сближенных. Чашечка трубчатоголокольчатая, железисто-волосистая, с остисто заостренными зубцами. Венчик темно-красный, 13—17 мм дл., верхняя губа его цельная, нижняя трехлопастная. Тычиночные нити от основания до половины опушены. Плод из 4 темно-бурых яйцевидных голых орешков. $2n = 48$, 66.

Основной участок ареала занимает лесную область и лесной пояс Средней Европы, европейской части СССР, Кавказа, Среднего Урала. Самые северные местонахождения отмечены на Урале по рекам Вишера, Колва на известковых утесах. Обитает в широколиственных, тенистых лесах, на высокотравных лесных лугах, в зарослях кустарников. Изолированные от общего ареала местонахождения известны в горах Средней Азии (горные леса и высокотравные луга Тарбагатая и Тянь-Шаня) и в Сибири. В Западно-Сибирской низменности отмечены местонахождения ч. лесного в окр. Тобольска (Мостовой лог, С. Мамеев), Томской области (изредка встречается от Томска до Колпашево в долинных темнохвойных и смешанных лесах).

Отмечен в Горном Алтае в пихтовых (sol.), кедровых (sp.), реже сосновых травяных (sol.) лесах. Более значительно распространен ч. лесной в Горной Шории, где обитает в липовых лесах, в черневой тайге, а также встречается в травостое высокотравных лугов, на вырубках и гарях с обилием sol., sp.

В Западном Саяне редок, отмечен в пихтово-кедровых лесах, в зарослях черемухи. Самое восточное местонахождение ч. лесного известно под Красноярском в районе местонахождения липы сибирской (рис. 28).

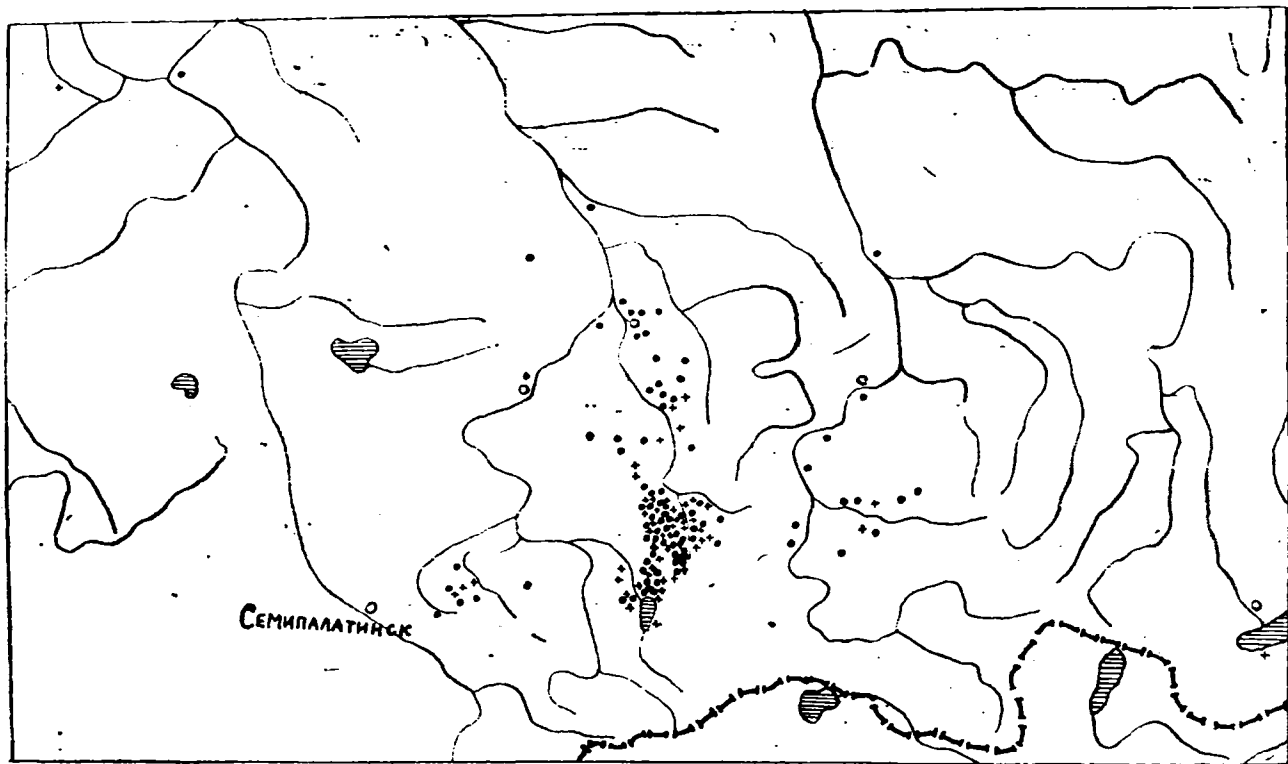


Рис. 28. Распространение в Сибири чистеца лесного (-) и подмаренника душистого (+)

49. *Digitalis grandiflora* Mill.— наперстянка крупноцветковая

Корневище короткое. Стебель прямой, 40—120 см выс., простой, реже при основании разветвленный, в верхней части покрыт железистыми волосками, в нижней — простыми волосками, в средней части почти голый. Листья продолговато-ланцетные, мелкопильчатые или цельнокрайние, светло-зеленые, снизу (особенно по жилкам и по краю) с железистыми и простыми волосками. Розеточные и нижние стеблевые листья короткочерешковые, 7—25 см дл., средние и верхние — сидячие, более мелкие. Цветки собраны в редкую кисть. Цветоножки и чашечки железисто-волосистые. Венчик желтый, 3—4 см дл. и 1,5—2 см шир., неправильно-колокольчатый, снаружи рассеянно железистоопушенный. Плод — яйцевидная коробочка. $2n = 48, 56$.

Распространен в Западной Европе, северной части Средиземноморья, европейской части СССР, на Урале. В основной части ареала вид связан с широколиственными и гнистыми смешанными лесами, растет также на лесных лугах, в зарослях кустарников. На Урале, по наблюдениям П. Л. Горчаковского (1968), и крупноцветковая проявляет себя как светолюбивое растение и встречается в сосновых, березовых и светлых смешанных лесах, по лесным опушкам.

Отмечена в приуральской части Западно-Сибирской равнины. Изолированное от основного ареала местонахождение имеет этот вид в Северо-Восточном (окр. пос. Белокуриха и Ново-Белокуриха) и Западном Алтае (Гербарий им. П. И. Крылова). Обитает так же, как и на Урале, в светлых березовых и сосновых лесах, по их опушкам.

50. *Veronica officinalis* L.— вероника лекарственная

Многолетнее растение с ползучими и укореняющимися, в верхней части восходящими (10—35 см выс.), побегами. Листья обратнояйцевидные или продолговатые, 1,5—4 см дл., сужены в короткий черешок, по краю зубчато-пильчатые или городчатые, с обеих сторон опушенные простыми волосками. Цветки в боковых кистях, в пазухах верхних листьев. Чашечка четырехраздельная, железисто-опушенная. Венчик 6—7 мм в диаметре, бледно-лиловый или голубоватый с темными жилками; отгиб венчика с 3 широкояйцевидными и одной узкой продолговатой долями. Коробочка сплюснутая, обратнотреугольная, почти вдвое длиннее чашечки, железисто-опушенная. $2n = 32; 34; 36$.

Распространен почти по всей Европе, заходит в северную часть Средиземноморья, встречается на Кавказе. Обитает в рав-

нинных и горных широколиственных лесах. На территории Урала и Западной Сибири не обнаружен. Известно несколько местонахождений на южном побережье Байкала: окр. ст. Мысовая [Епова Н. А., 1956]; дол. рр. Осиповка, Мысовка, Тельная. Встречается здесь редко, но местами образует небольшие заросли [Киселева А. А., 1978].

СЕМЕЙСТВО RUBIACEAE — МАРЕНОВЫЕ

51. *Galium odoratum* (L.) Scop.— подмаренник душистый (*Asperul odorata* L.)

Корневище тонкое, ползучее, разветвленное. Стебли простые, гладкие, четырехгранные 20—35 (60) см выс. Листья в мутовках, широкообратноланцетовидные, острые, 3—6 см дл., 0,5—1 см шир., по краю с короткими щетинками или с рассеянными прижатыми щетинками с обеих сторон. Цветки немногочисленные, четырехчленные, собраны на верхушке стебля в три вильчато- и тройчато-разветвленные полузонтика. Венчик белый, воронковидный, четырехраздельный, 3—7 мм в диаметре, с короткой трубкой. Плоды двойчатые, из 2 шаровидных частей, 3—4 мм в диаметре, покрыты крючковидными волосками. $2n = 44$.

Наиболее обширный участок ареала вида охватывает почти всю Европу (кроме Скандинавии, севера европейской части СССР, юга Пиренейского полуострова), северо-западную часть Средиземноморья, Кавказ, Урал. Другой участок ареала находится в Восточной Азии (Япония, Китай, южная часть Курильских островов, Сахалин, Приморье). Обитает в широколиственных и хвойных лесах, в глубокой тени на влажных почвах.

Фрагментарно распространен п. душистый в горах Южной Сибири. Отмечены местонахождения его на Западно-Сибирской равнине в районе произрастания липы сердцелистной (между г. Тюменью и д. Кулаково). В Северо-Восточном и Юго-Западном Алтае этот вид встречается в кедровых (sp.), пихтовых и пихтово-осиновых лесах (sol.). На территории Горной Шории растет в липовых лесах, где нередко относится к числу доминантов; в черневой тайге встречается почти повсюду с обилием sol., sp. Растет во вторичных осиновых лесах, отмечен среди высокотравья на вырубках. В Западном Саяне этот вид является довольно постоянным компонентом травяного покрова кедровых и пихтовых лесов, где достигает обилия сор₁. В кедровниках осочковых и зеленомошниковых и на вырубках встречается гораздо реже [Назимова Д. И., 1963].

В Восточном Саяне п. душистый часто встречается на западных склонах от предгорий до субальпийского пояса (см. рис. 28); растет в пихтовых, пихтово-осиновых и березовых лесах, на лес-

ных лужайках [Красноборов И. М., 1965]. Нахождение этого вида на Хамар-Дабане не подтвердилось [Киселева А. А., 1978].

**52. *Galium paradoxum* Maxim.— подмаренник удивительный
(рис. 29)**

Корневище ползучее. Стебли приподнимающиеся, тонкие, гладкие, 10—22 см дл. Листья коротко прижатоопушенные, в трех нижних узлах супротивные, округлые, на верхушке выемчатые, с двумя маленькими ланцетными прилистниками, расположенными накрест с листьями; выше на стебле листья по четыре в мутовке, яйцевидные, два из них значительно крупнее двух других. Трехцветковые полузонттики расположены по три на верхушках стеблей и ветвей. Цветки белые, трехраздельные. Плоды из двух половинок, густо покрыты длинными крючковидными щетинками.

Восточно-азиатский вид. Встречается в Китае, Корее, Японии, на Дальнем Востоке (Приморье, Хабаровский край). Обитает в широколиственных и хвойных тенистых лесах на сырой, богатой перегноем почве. Кроме того, изолированные фрагменты ареала его известны в Гималаях, на южном Урале, и в Сибири. В Сибири п. удивительный был впервые обнаружен в Северо-Западном Алтае в окр. Телецкого озера [М. А. Мартыненко, 1941; Гербарий им. П. Н. Крылова]. Нахождение этого вида в Северо-Западном Алтае было подтверждено А. В. Куминовой (1957), позднее он был встречен в Прителецком Алтае в окр. пос. Яйлю на горе Известковой, горе Туолок и по р. Муза [Золотухин Н. И., 1975, 1976; Гербарий им. П. Н. Крылова] и в бассейне р. Баяс [Крапивкина Э. Д., 1978]. Это редкое растение обитает в кедровых и смешанных темнохвойных лесах.

Второй изолированный фрагмент ареала п. удивительного известен в Прибайкалье. Обнаружено несколько местонахождений его на юго-восточном побережье оз. Байкал, в сырых, тенистых, пихтовых и смешанных лесах [Киселева А. А., 1978].

**53. *Galium triflorum* Michx.— подмаренник трехцветный
(см. рис. 29)**

Корневище тонкое, ползучее. Стебли слабые, простертые, четырехгранные, 25—60 см дл., с тонкими, направленными вниз волосками по ребрам. Листья нижние и верхние по четыре в мутовке, средние по шесть, ланцетовидные, 1—3,5 см дл., 0,5—0,9 см шир. Полузонттики пазушные, трехцветковые. Венчик четырехраздельный, белый или зеленоватый, при высушивании темнеющий, 2,5—3 мм в диаметре. Плоды из двух половинок (одна из них часто не развивается), шаровидные, 1,5—2 мм в диаметре, покрытые

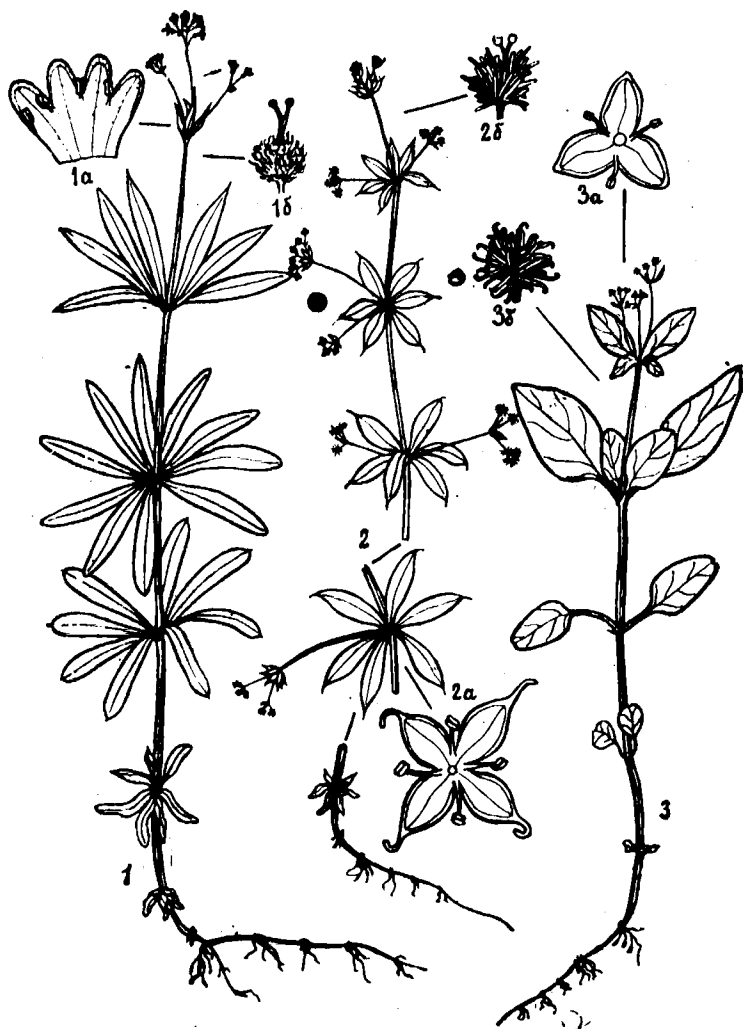


Рис. 29. Подмаренник душистый (1), п. трехцветный (2), п. удивительный (3): а — венчик, б — завязь со столбиками (для каждого вида)

длинными белыми горизонтально отстоящими и крючковидно загнутыми щетинками. $2n=44$.

Имеет обширный дизъюнктивный ареал. Один участок ареала охватывает южную часть Скандинавии и европейскую часть СССР (кроме Арктики и южной окраины), второй находится в Японии, Китае, на Дальнем Востоке (Камчатка, Сахалин, Приморье, Приморурье), а третий занимает часть Северной Америки. Типичный вид тенистых широколиственных и хвойно-широколиственных лесов.

Небольшие фрагменты ареала и отдельные местонахождения этого вида известны на Урале и в Сибири. На территории Западной Сибири он изредка встречается в Томской области от 59 до 55° с. ш. в темнохвойных и смешанных лесах тасжного типа. Известен в Восточном Саяне, где встречается очень редко в пихтовых и осиново-пихтовых лесах (сборы А. В. Куминовой, И. М. Красноборова и др.; Гербарий им. П. П. Крылова).

Как редкое растение обнаружен на южном побережье оз. Байкал (темнохвойные леса [Киселева А. А., 1978] и долинны топольники [Епова Н. А., 1956] Хамар-Дабана). На Алтае и в Западном Саяне этот вид пока не обнаружен, но присутствие его в этих районах вполне вероятно.

СЕМЕЙСТВО CAMPRANULACEAE — КОЛОКОЛЬЧИКОВЫЕ

54. *Campranula latifolia* L.— колокольчик широколистный

Многолетнее голое растение с волокнистым корнем, содержащим млечный сок. Стебель простой, прямой, до 1 м выс. Листья прикорневые, на длинных черешках, пластинка их продолговатояйцевидная, до 12 см дл., неравномерно двоякопильчатая. Нижние стеблевые листья на коротких черешках, верхние сидячие, более узкие, почти цельнокрайние. Цветки крупные, собраны на верхушке стебля в пазухах верхних листьев в узкую редкоцветную кисть. Чашечка черноватая, с длиннозостренными зубцами. Венчик в $3-4$ раза длиннее чашечки, до 6 см дл., синевато-лиловый или лиловый (редко белый), воронковидный, неглубоко надрезанный на островатые лопасти. Коробочка яйцевидная, поникающая. $2n=34$.

Распространен в основном в лесной области Европы, на Кавказе, заходит в северную часть Средиземноморья и западную часть Гималаев, восточную границу сплошного ареала имеет на Урале. Обитает в темнохвойных и смешанных лесах, по берегам рек, на высокотравных лугах. На территории Сибири этот вид достоверно известен только в Юго-Западном Алтае. Встречается здесь как ред-



Рис. 30. Колокольчик крапиволистный (1) и карпезиум печальный (2): 1а — верхняя часть растения, 1б — листья в средней части стебля колокольчика крапиволистного; 2а — верхняя часть растения, 2б — средний лист, 2г — внутренний цветок, 2д — наружный цветок корзинки карпезиума печального

кое растение в черневых лесах, по берегам горных рек, на высоко-
травных лугах.

Местонахождение к. широколистного в Тюменской области,
в бассейне р. Туры, приводимое в литературе, гербарными мате-
риалами не подтверждено и нуждается в проверке.

55. *Campanula trachelium* L.— колокольчик крапиволистный
(рис. 30)

Многолетнее растение с довольно мощным волокнистым кор-
нем. Стебель простой или разветвленный, красоватый, до 1 м выс.,
покрытый белыми щетинками. Листья нижние с волосистыми че-
решками, верхние сидячие, пластинки их сердцевидно-яйцевидные,
заостренные, 8—10 (12) см дл., 6—7 (10) см шир., по краю круп-
ногородчато-зубчатые, слабоопушенные. Цветки на коротких цве-
тоножках, по 1—3 в пазухах верхних листьев, образуют кистевид-
ное соцветие. Чашечка в нижней части жестко волосистая, с тре-
угольными заостренными зубцами. Венчик сине-фиолетовый, ши-
рококолокольчатый, неглубоко надрезанный на яйцевидные ло-
пасти. Коробочка повисающая, яйцевидная.

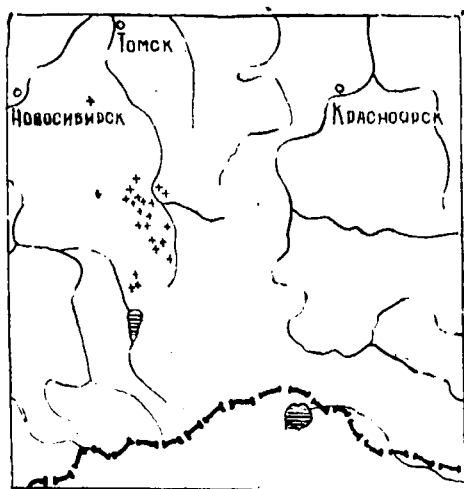


Рис. 31. Распространение колокольчика кра-
пиволистного в Сибири

Ареал вида охватывает почти всю лесную область Европы,
северную часть Средиземноморья и Урал, где имеет восточную
границу. Обитает в тенистых широколиственных и смешанных ле-
сах. Изолированные островные местонахождения имеет к. крапи-

волистый в Сибири: встречается в Северо-Восточном Алтае, на Салаире, в Горной Шории. Типичными местообитаниями его здесь являются пихтовые и пихтово-березовые леса, реже встречается в березовых и сосновых лесах Кузнецкой котловины, очень редок в липовых лесах Горной Шории (рис. 31).

СЕМЕЙСТВО ASTERACEAE (COMPOSITAE) — СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ

56. *Alfredia cernua* (L.) Cass. — альфредия проникающая (рис. 32)

Крупное (до 3 м выс.) растение с укороченным корневищем. Стебли одиночные, в верхней части ветвистые, толстые, бороздчатые, полые, грязно-пурпуровые, паутинистые. Листья (пижние) длинночерешковые, 25—50 см дл., 15—30 см шир., пластинка их яйцевидно-сердцевидная, по краю выемчато-зубчатая, сверху почти голая, снизу войлочная, черешок узкокрылатый, по краю с шипиками. Корзинки на верхушках ветвей, 4—5 см дл., обертка многорядная, листочки ее в нижней части узкие, черноволосистые, в верхней части расширенные в перепончатый желто-золотистый разорванный придаток. Венчик желтый, голый, около 18 мм дл. Семянки 6—7 мм дл., сжатые, голые, с многорядным хохолком из зазубренных сероватых щетинок.

Узкий эндемик горной черневой тайги юга Западной Сибири (до Енисея на восток) и Джунгаро-Тарбагатайского района Средней Азии. Изолированные местонахождения ее известны в окр. Томска и Красноярска.

Наиболее распространена а. поникающая в Горной Шории и на Алтае. В Горной Шории это характерное растение черневой тайги и высокотравных таежных лугов, постоянный компонент травяного покрова липовых лесов.

На Алтае а. поникающая обитает в черневых и смешанных лесах, на лесных высокотравных лугах. На Тарбагатае она также распространена в темнохвойных лесах, по долинам горных рек поднимается до 1200 м (рис. 33).

М. М. Ильин (1924) считает *A. cernua* наиболее древним видом этого рода в современной флоре, непосредственно связанным с лесными третичными элементами флоры Тянь-Шаня.

57. *Carpesium triste* Maxim. — карпезиум печальный (см. рис. 30)

Корневище короткое, покрытое тонкими корнями. Стебли 30—80 см выс., от середины ветвистые, волосистые и нередко в верхней части железистые. Нижние и средние стеблевые листья

длиночерешковые, пластинка их продолговато-яйцевидная, 6—10 см дл., на верхушке острая, у основания избегающая в черешок, по краям волнисто-зубчатая, верхние листья ланцетные, короткочерешковые. Все листья, особенно с нижней стороны и по



Рис. 32. Альфредия поникающая

главной жилке, рассеянно прижатоволосистые, иногда, кроме того, точечно-железистые. Корзинки на верхушке стебля и ветвей (иногда пазушные), 0,8—1,3 см в диаметре, поникающие, при основании с неравными между собой прицветными листьями. Листочки-обертки 5—7 мм дл., 1—2 мм шир; наружные — листовидные, линейно-ланцетные, опушенные, внутренние более узкие,

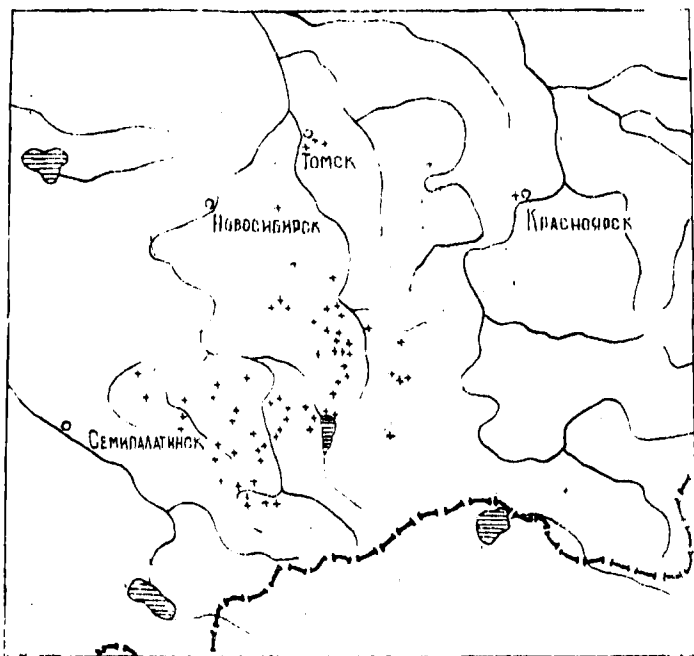


Рис. 33. Распространение альфредии поникающей в Сибири

пленчатые, голые. Цветки обоеполые, с желтым рассеянно-железистым венчиком. Венчик наружных цветков около 2,5 мм дл., внутренних — 3,5 мм дл. Семянки около 4 мм дл., 0,5—0,7 мм шир., тонкобороздчатые, с тонким, мелко железистым носиком.

Восточно-азиатский вид. Распространен в Северном Китае, Корее, Японии. В СССР встречается в Уссурийском районе и на южных Курильских островах. На территории Сибири отмечен впервые в 1977 г. на Северо-Восточном Алтае на лев. бер. р. Кыги в пойме сосново-березового леса [Блузманс И. Э., Золотухин А. И., Кузнецова Н. П., 1979].

II. АЛТАЕ-САЯНСКАЯ ГОРНАЯ СИСТЕМА КАК ЦЕНТР КОНЦЕНТРАЦИИ ТРЕТИЧНЫХ ЛЕСНЫХ РЕЛИКТОВ

1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ СИСТЕМЫ

Алтае-Саянская складчатая область — обширная горная страна, являющаяся частью орогенного пояса Южной Сибири. Она охватывает весьма разнородную в геологическом отношении территорию, включая как высокогорные страны (Алтай, Западный и Восточный Саяны), так и сложные системы впадин и нагорий (Тува, Минусинская впадина, Кузнецкое нагорье, Салаир, Кузнецкая котловина).

Геологической основой формирования современного рельефа Алтае-Саянской области явились складчатые структуры синийско-кембрийской геосинклинали. Основные фазы складчатости в разных частях геосинклинали имели различный возраст: от протерозойского (байкальского) в Восточном Саяне до пермотриасового (герцинского) в пределах Томь-Колыванской зоны и Калбы [Кашменская О. В., 1969].

После этих стадий горообразования сложные и разновременные структуры области перешли в фазу платформенного субэпирального развития. В течение мезозоя и палеогена денудационный режим срезал палеозойские складчатые образования, превратив их в пепелен [Кузнецов С. С., 1968].

В конце палеогена вновь происходили тектонические движения, которые достигли значительного масштаба в эоцено-эолейстоцене. Они захватывали всю территорию юга Сибири. На решающую роль эолейстоценовых движений в формировании рельефа Алтае-Саянской области указывают многие авторы [Лунгергаузен Г. Ф. и Раковец О. А., 1961, Нехорошев В. П., 1966; Воскресецкий С. С., 1962; Кузнецов С. С., 1968]. Эти новейшие тектонические движения были выделены В. А. Обручевым (1936) из альпийского тектогенеза в самостоятельные, которым он дал название неотектонических.

В результате новейшей тектоники Алтае-Саянская горная область превратилась в огромный свод или аркообразное поднятие, которое разбито на отдельные блоки и глыбы многочисленными

разломами разной величины [Шехоронев В. П., 1966]. Блоковые подвижки нарушали единую по возрасту полого изогнутую поверхность выравнивания, в результате чего возникли различные ярусы рельефа. Как полагает О. В. Кашименская (1969), амплитуда и интенсивность движений уменьшались от центра свода к периферии. В центральной части свода возникало высокогорье, в краевых — среднегорье, а у подножий — низкогорье. Алтай и Саяны включают все ярусы рельефа от высокогорья до межгорных равнин. В Кузнецком нагорье преобладает среднегорный рельеф, на Салаире — низкогорный и равнинный ярусы, а в пределах котловины преобладает слабо всхолмленный рельеф. Так возникали морфоскульптуры первого порядка.

В тех случаях, когда поднятие свода происходило прерывисто, с образованием разновозрастных поверхностей выравнивания педипленов, комплексе выровненных поверхностей мог быть нарушен последующими блоковыми движениями. При взаимодействии с денудацией это приводило к возникновению морфоскульптуры второго порядка. Поскольку процессы педиplanationи с каждым новым поднятием свода охватывают все большие территории, то наиболее древняя поверхность выравнивания располагается ближе к центральной части свода и является самым высоким ярусом рельефа. Поверхность же самого низкого яруса сохраняется обычно в наименее измененном виде [Кашименская О. В., 1969].

Таким образом, в Алтае-Саянской области поверхности выравнивания генетически различны: пенеппен, к которому большинство исследователей относит древнюю вершинную поверхность, и пединпен, являющийся более молодым и развивающийся от первично-эрозионной площадки или тектонического уступа.

Периодом формирования основных элементов современного рельефа гор Алтае-Саянской области считается в настоящее время средний—поздний олигоцен. Этот новейший период формирования современного рельефа области отделен от предшествующих эпох тектонической активности периодом относительного покоя. Поднятия среднего—позднего олигоцена вызвали расчленение мел-палеогеновой поверхности выравнивания, которая формировалась в условиях слабых движений. Отдельные элементы «древнего реликтового рельефа» — участки мел-палеогеновой поверхности выравнивания и широкие долины с остатками олигоцен-миоценовых отложений — фиксируются во многих районах Алтае-Саянской области.

В расчленении рельефа, создании гор и придании им современного облика большую роль сыграли экзогенные процессы, из которых основное значение имела деятельность текущей воды и оле-

денсий [Стрелков С. А., 1969]. Возникновение условий для развития оледенений, как показывают исследования геологов, связано с двумя причинами: ростом гор и встречным снижением хionoсферы под влиянием общих для земного шара колебаний климата. Сочетание этих причин с орографическими особенностями гор привело к появлению разнообразных по геологической активности типов оледенения.

Относительно количества и типов оледенения в горах Южной Сибири существуют разные точки зрения. Некоторые исследователи допускают возможность четырехкратного оледенения [Сперанский Б. Ф., 1937; Дубинкин С. Ф., 1940], другие предполагают трехкратное оледенение. Ю. П. Селиверстов (1953), И. П. Герасимов и К. К. Марков (1941) признают для гор Южной Сибири только однократное оледенение, которое протекало синхронно с покровным оледенением равнин. Однако большинство исследователей Алтая приводят достаточно убедительные данные о существовании на этой территории двух четвертичных оледенений, разделенных межледниковой эпохой, сопровождавшейся проявлением тектонических движений [Обручев В. А., 1915; Нехорошев В. П., 1930; Яковлев С. А., 1939; Ефимцев П. А., 1961; Девяткин Е. В., 1962 и др.].

Восходящие тектонические движения достигли максимального проявления в плиоцен-раннечетвертичный период, до наступления первого оледенения, достоверные следы которого в горах Южной Сибири установлены со второй половины среднего плейстоцена. Исследованиями последних лет было установлено, что первое оледенение было максимальным [Ефимцев А. А., 1961].

Те горные районы, которые достигли большой высоты к среднеплейстоценовому времени, подверглись значительному оледенению. Районы же средневысотных и низких гор не испытали существенных изменений в эпохи оледенений [Стрелков С. А., 1969]. Во время максимального развития ледниковых явлений на горных плато и высоких поверхностях выравнивания могли возникать ледники плоских вершин, перераставшие затем в покровы и купола, питавшие горно-долинные ледники, наибольшее разнообразие которых наблюдалось в долинах Алтая.

После максимального оледенения на Алтае отмечается оживление эрозии, обусловленное локальными поднятиями. Последующее похолодание на фоне продолжающегося поднятия хребтов привело к развитию нового оледенения — постмаксимального, которое многие геологи называют последним. Оно развивалось по тому же пути, что и предшествовавшие, но в связи с более высоким, чем в эпоху максимального оледенения, положением снеговой линии имело меньшие размеры и еще более ясно выраженный горно-долин-

ный характер. Последнее оледенение относится к верхнечетвертичному времени [Раковец О. А. и Шмидт Г. А., 1963; Адаменко О. М., Девяткин Е. В., Стрелков С. А., 1969].

На территории Кузнецкого нагорья (Кузнецкий Алатау, Горная Шория) вследствие малого количества влаги и сравнительно невысокого рельефа оледенение было незначительным [Толмачев И. П., 1899; Шульгин В. П., 1956; Буров В. П., 1960; Кашменская О. В., 1969 и др.]. В эпоху максимального развития оледенения в пределах нагорья, как считает С. А., Стрелков (1969), имелись небольшие (до нескольких десятков километров длиной) ледниковые языки, нигде, по-видимому, не выходящие за пределы наибольших высот гольцовой части.

Анализируя литературу по вопросам четвертичного оледенения на территории Алтае-Саянской области, можно сделать вывод, что в Кузнецком нагорье, Северо-Восточном и Юго-Западном Алтае значительного оледенения не было. Ледники здесь развивались в пределах верхнего пояса гор, спускаясь ниже лишь по отдельным долинам. Следовательно, в среднегорном поясе и в предгорьях элементы третичной флоры и растительности не подвергались непосредственному влиянию ледников и могли сохраниться в малозмененном виде до настоящего времени.

В настоящее время на территории Алтае-Саянской области отчетливо прослеживается изменение интенсивности оледенения в сторону убывания ее к востоку в пределах как отдельных хребтов, так и всей горной страны [Стрелков С. А., 1969]. Основное количество современных ледников сосредоточено в пределах окраинных горных цепей. На фоне общей деградации оледенения происходит увеличение числа ледников и уменьшение их площади [Ревякин В. С., 1977]. Современная площадь оледенения на Алтае составляет 600 км² (770 ледников) с наибольшим развитием в районе Катунского хребта. Снеговая линия здесь проходит на высоте 2300—3200 м над ур. м., опускаясь наиболее низко на хребтах Западного и Северо-Восточного Алтая [Тронов М. В., 1948].

В Кузнецком Алатау ранее отрицалось наличие современных ледников [Кашменская О. В. и др., 1969]. Более поздними исследованиями П. С. Шпиль (1980) здесь открыты ледники (91) и близкие к ним образования общей площадью 8,5 тысяч км². Отличительной чертой оледенения этого района является существование ледников на низких абсолютных уровнях — 1200—1300 м над ур. м. на склонах северо-восточной экспозиции. Существуют они при весьма высоких летних температурах — суточные максимумы температуры воздуха на высоте 2 м от ледниковой поверхности достигают 20° и более. Ледники здесь тают более интенсивно, чем на Урале, Алтае и других горах.

В Горной Шории ледники отсутствуют, лишь в центральной ее части на горе Мустаг (1570 м), по данным В. Н. Шульгина (1956), имеются вершины со снежниками. В Восточном Саяне есть ледники на хребте Мунку-Сардык и Фигурных белках, на высоте 3500 м, а также несколько десятков более мелких ледников [Щербакова Е. М., 1958; Томилов Г. М., 1962]. На территории Западного Саяна ледников нет [Красноборов И. М., 1976].

Современный рельеф определяет основные климатические различия отдельных участков Алтае-Саянской области. Общие зональные закономерности климата, наиболее отчетливо проявляющиеся на прилегающих равнинных пространствах, на территории горных стран подвергаются значительным изменениям. На климат влияет расположение и высота горных хребтов, экспозиция склонов. При широтном расположении хребтов (Алтай, Западный и Восточный Саяны) это в основном связано с различием в солнечной радиации. При меридиональном расположении их (Салаирский кряж, Горная Шория и Кузнецкий Алатау) различия наблюдаются в водообеспеченности: западные и юго-западные склоны получают влаги гораздо больше, нежели подветренные теневые [Куминова А. В., 1973].

Характерной чертой Алтае-Саянской области является наличие устойчивого снежного покрова. Как отмечает В. С. Ревякин (1977), в межгорных котловинах и нижней части лесного пояса 60—70% максимальных значений высоты снежного покрова достигается уже к концу декабря. Максимальные снегозапасы свойственны окраинным хребтам севера и северо-запада области (до 900—1500 мм и более), в случае орографических кулис (Кузнецкий Алатау) они могут достигать 2500—5000 мм. Убывают снегозапасы к югу и юго-востоку и достигают минимума в межгорных котловинах и глубоких долинах.

Современный рельеф представлен преимущественно ледниковыми, водно-эрозионными и водно-аккумулятивными формами. С. С. Воскресенский (1962) выделяет на территории области следующие основные ландшафты: 1) высокогорный альпийский с преобладанием форм ледникового рельефа; 2) древнего пенепплена или древних поверхностей выравнивания; 3) среднегорного эрозионного рельефа; 4) ландшафт низкогорного эрозионного рельефа; 5) межгорных впадин и предгорий с преобладанием аккумулятивных форм рельефа.

Таким образом, несмотря на значительную пестроту тепловлагообеспеченности, на территории Алтае-Саянской области довольно четко выделяется высотная ландшафтная поясность. Последнее явление находит свое выражение прежде всего в различиях почвенно-растительного покрова.

В почвенном покрове Алтае-Саянской области представлено все основное разнообразие типов почв, характерных для умеренной зоны северного полушария. Наиболее полная характеристика основных закономерностей почвенного покрова дана Б. Ф. Петровым (1952). Громадные пространства горных склонов, в основном теневых экспозиций, занимают различные типы серых лесных, бурых лесных и подзолистых почв, что соответствует распространению различных лесных формаций.

Поясность растительного покрова по-разному выражена в разных горных хребтах. По исследованиям А. В. Куминовой (1973), в ряде районов (Северо-Восточный Алтай, Кузнецкий Алатау) представлены только два пояса — лесной и высокогорный.

В лесном поясе главенствующее положение занимают темнохвойные леса. В силу проявления высотной поясности эти леса находятся на широте, соответствующей степной области Сибири, образуя обширный пояс от 500 до 1800 м над ур. м. [Шумилова Л. В., 1962].

Особое место среди темнохвойных лесов занимают леса с преобладанием пихты сибирской, названные В. Б. Сочава (1956) сибирскими горно-таежными лесами (рис. 34).

Пихта сибирская в горах Южной Сибири является эдификатором двух различных по структуре и происхождению групп формаций: темнохвойной моховой и черневой травянистой тайги, которые образуют два подпояса таежного лесного пояса Алтае-Саянской геоботанической области [Куминова А. В., 1973]. Подпояс черневой тайги занимает предгорья и нижние части склонов. Темнохвойная тайга развивается при более низких температурах и часто идет в горы значительно выше, чем черневая.

Формация черневой тайги была названа Л. В. Шумиловой (1962) *Subnemorosa*. Этим названием подчеркивалось ее сходство с европейской группой темнохвойных лесов (*Nemorosa*), обогащенных неморальными элементами, и своеобразие, заключающееся в обедненном составе неморальных элементов.

Ареал черневой тайги разорван. Западный изолированный участок его находится в Юго-Западном Алтае на отрогах хребтов Холзун и Тигирецкий. Далее она распространена в Северо-Восточном Алтае, соединяясь через бас. р. Лебедь с черневой тайгой Горной Шории, Салаира и западных склонов Кузнецкого Алатау. Восточнее черневая тайга находится на северных склонах Западного Саяна. Самым восточным участком ее ареала является северный склон Хамар-Дабана на юго-восточном побережье оз. Байкал. В каждом из этих районов черневая тайга отличается рядом специфических черт, но наиболее типично она выражена в

Горной Шории и Кузнецком Алатау. В древесном ярусе черневой тайги наряду с пихтой может доминировать кедр — *Pinus sibirica*, в древостое участвуют осина, береза. Подлесок обычно развит и представлен черемухой, рябиной, калиной и другими видами кустарников. Видовой состав травянистого яруса изменяется, но везде значительное развитие получают представители высокотравья и крупные папоротники. Отличительной чертой черневой тайги является наличие в ее составе ряда растений, не свойственных сибирской флоре. Они обычны для флоры широколиственных лесов Европы или Восточной Азии, а некоторые являются эндемичными южносибирскими расами, генетически близкими с неморальными европейскими (иногда древнесредиземноморскими) видами. Эти виды рассматриваются в современной флоре Сибири как третичные неморальные реликты, концентрация и фитоценотическая роль которых различна в разных районах распространения черневой тайги в Южной Сибири.

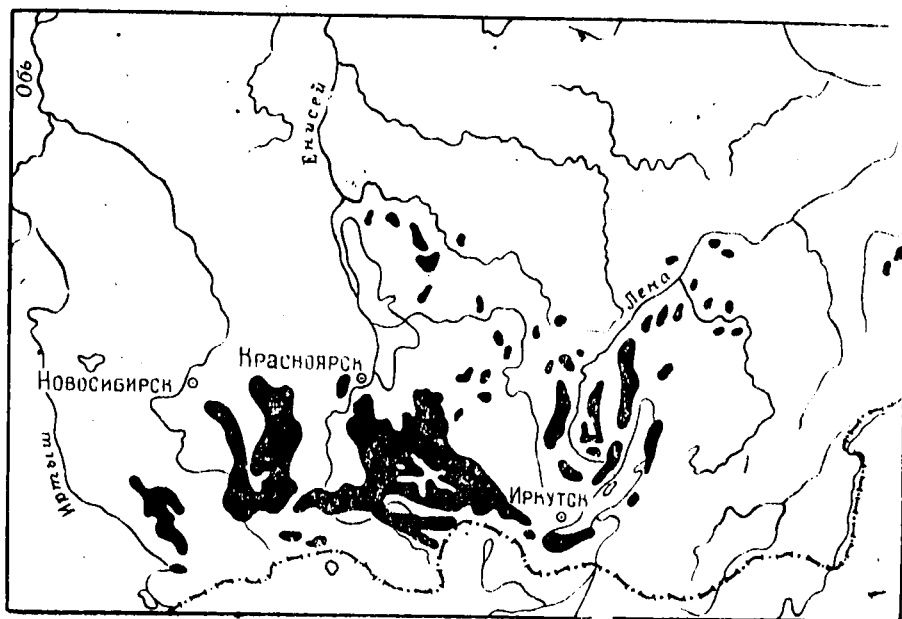


Рис. 34. Распространение горно-таежных темнохвойных лесов в Сибири

На древность формации черневой тайги указывал еще П. П. Крылов (1891, 1902), отмечая ее близость к формациям конца третичного периода. Это представление подтверждается и более поздними исследованиями ботаников.

Основным условием, определяющим существование черневой тайги в горах Южной Сибири, является сочетание следующих почвенно-климатических факторов: повышенная влажность воздуха, которую обеспечивают значительное количество осадков (800—1500 мм в год) и многочисленные тающие ледники и снежники, достаточно высокая среднегодовая температура, мощный снеговой покров и своеобразие почв [Трофимов С. С. и Тарапов С. А., 1968], которые отнесены к подтипу горно-таежных глубокооподзоленных псевдоподзолстых непромерзающих.

Черневая тайга больше, чем какой-то другой ценоз, сохраняет условия, необходимые для существования элементов третичной лесной флоры в Сибири в современную эпоху.

2. РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ОБЛАСТИ И ЕГО ИЗМЕНЕНИЯ, НАЧИНАЯ С НЕОГЕНА (ПО ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИМ ДАННЫМ)

Исследования палеоботаников [Никитин П. А., 1935; Криштофович А. Н., 1957; Баранов В. И., 1959; Дорофеев П. И., 1963, 1964; Волкова В. С., 1966] показывают, что в палеогене в Южной Сибири существовал принципиально единый тип ландшафта и климата. Установлены хорошо выраженные связи сибирской флоры с таковыми Европы, Восточной Азии, Северной Америки [Волкова В. С., Панова Л. А., 1975].

Большое значение в формировании флоры Южной Сибири, начиная с раннетретичного времени, имело ее автохтонное развитие на основе существовавшей здесь верхнемеловой флоры. По мнению П. И. Дорофеева (1963), третичная флора Западной Сибири развивалась в основном автохтонно, дифференциация ее происходила в соответствии с разнообразием экологических условий местообитаний. Преобладающую роль играли листопадно-широколиственные и темнохвойные леса, которые занимали водоразделы, склоны речных долин, причем хвойные, вероятно, занимали наиболее возвышенные элементы рельефа. По долинам рек, а также по пониженным местам, вышедшим из-под моря, были распространены заросли ольхи, орешника, тополей, ив, грецкого ореха, метасеквойи и других родов, а также представители болотных и водных травянистых растений.

Эти данные согласуются с представлением А. И. Толмачева (1951, 1954) об одновременном существовании темнохвойной тайги и смешанных (тургайских) лесов арктотретичного типа в пределах единой области. Последние, как полагает А. И. Толмачев, занимали равнины и нижние части горных склонов. Темнохвойная тайга

была распространена на более значительных высотах. Горная тайга в Южной Сибири рассматривается А. И. Толмачевым как автохтонное образование. В миоцене происходило обеднение тургайской флоры. По палеоботаническим данным [Волкова В. С., 1971], широкое распространение получили виды семейства Ulmaceae, роды *Alnus*, *Tilia*, возросла роль сосен, близких к современным. В это время отчетливо проявлялась дифференциация растительности. На территории Тургайской равнины с севера на юг были распространены в основном хвойные леса с примесью широколиственных пород. К югу роль хвойных постепенно уменьшалась. Южнее 58° с. ш. произрастали хвойномелколиственные леса с примесью вяза, дуба, липы.

В позднем миоцене произошел полный распад тургайской флоры [Волкова В. С., Панова Л. А., 1975]. Палинологические материалы дают основание уже не называть эту флору тургайской, хотя в литературе она описывается обычно как резко обедненная тургайская. В то время умеренно теплолюбивые доминанты были замещены представителями мелколиственных пород семейства Betulaceae. Лишь отдельные виды вязов и дубов сохранились в укрытиях, но уже не играли доминирующей роли. Резко возросло количество травянисто-кустарничковых и водных растений. Во флорах присутствовало до 35% местных западно-сибирских видов [Никитин П. А., 1968].

Неогеновые отложения широко распространены на территории Западно-Сибирской равнины. Они вскрываются по берегам Оби, Иртыша и их притоков. В составе их преобладают озерно-болотные и аллювиальные отложения. Палеоботаниками эти отложения объединяются в четыре горизонта. Из них большой интерес представляет бещеульский горизонт (нижний миоцен), описанный В. С. Волковой и Л. А. Пановой (1975) у с. Бещеул в Омско-Тарском Прииртышье. В споропыльцевых спектрах этого горизонта основной удельный вес составляет пыльца *Alnus* (до 25%); менее значительна роль *Ulmus*, *Quercus*, в небольших количествах присутствует пыльца *Juglans*, *Pterocarya*, *Corylus*, *Carpinus*, *Betula*, *Tilia*. Из голосеменных в этих комплексах значительна роль *Pinus* (12—21%), встречается пыльца *Taxodium*, *Picea*, *Tsuga*, *Abies*. Отмечено также большое разнообразие пыльцы трав, особенно водных и прибрежно-водных растений. Увеличивается содержание пыльцы лугово-болотных и степных элементов и спор *Polypodiaceae*.

Таким образом, бещеульский горизонт характеризует развитие в нижнем миоцене в центральной и южной части Западно-Сибирской равнины мелколиственных лесов, в составе которых существовали умеренно теплолюбивые хвойные и широколиственные

породы. Как отмечает В. С. Волкова и Л. А. Панова (1975), флора бещеульского времени характеризует собой самостоятельный этап, отражающий резкое изменение климата в сторону повышения аридизации. На смену мезофильным лесам тургайского типа пришла более ксерофильная растительность. Широкое развитие получают бореальные формы, и почти полностью исчезают представители субтропической флоры.

Нижний и средний миоцен Западной Сибири и прилегающих районов Казахстана характеризует споропыльцевой комплекс аральской свиты, которая занимает территорию от р. Тобола до Енисея, включая предгорья Алтая [Корнилова В. С., 1966]. Л. Н. Ржанникова (1968) приводит характеристику споропыльцевого комплекса этой свиты с территории Зайсанской впадины. Главным фоном этого комплекса является пыльца представителей травянистых растений. Из древесных покрытосеменных субдоминантами комплекса являются виды *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Carya*, *Fagus*, *Ulmus*, *Juglans*, *Pterocarya*, отчасти *Quercus*. Среди голосеменных основная роль принадлежит пыльце семейства *Pinaceae*, из споровых — *Polypodiaceae*.

На юге Западно-Сибирской равнины широкое распространение имели в это время пихтово-елово-кедровые леса с примесью широколиственных элементов. По долинам рек росли леса из птерокарий, а на поймах ольшаники [Атлас миоценовых споропыльцевых комплексов, 1956]. Как предполагает А. В. Куминова (1963), сходная растительность покрывала и песчаникованную поверхность той территории, на которой впоследствии поднялись Алтайские горы.

На основании палеоботанических данных Ю. П. Хлонов (1965) считает, что в составе лесных насаждений на юге Западно-Сибирской равнины в миоцене большое участие принимала липа. В это время, по его мнению, на территории Западной Сибири существовало несколько видов лип. М. Г. Горбуновым (1947, 1951) в отложениях этого возраста описаны два вида липы — *Tilia distans* и *T. sergievskiana*.

В южной части Приенисейской Сибири (Миусинская и Сыдо-Ербинская впадины) в озерных глинах у сел Моторское и Лугавка был установлен споропыльцевой комплекс, датируемый олигоцен-миоценом [Пуминов А. П., Сафарова С. А., 1968]. В составе этого комплекса отмечена пыльца следующих древесных пород: *Pinus sibirica*, *P. sylvestris*, *Tilia sibirica*, *Abies*, *Alnus*, *Betula*, *Quercus*. Кроме того, значительно представлены травянистые растения. Данный комплекс близок по составу к спектру бельской свиты юго-восточной части Западно-Сибирской равнины. Установлено,

что в этот период в районе Красноярска и в Минусинской впадине произрастали широколиственные леса с элементами таежной растительности, которая в горах могла создавать чисто таежные группировки [Пуминов А. П., Сафарова С. А., 1968].

В Прибайкалье третичные отложения встречаются в отдельных небольших впадинах (Мондинская, Тункинская, Торская, Баргузинская) и на побережье Байкала, где С. Г. Саркисяном (1958) выделены три участка этих отложений:

1) на юго-восточном побережье (район станции Танхой) в танхойской толще, возраст которой определяется как миоценовый, обнаружен комплекс пыльцы родов *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, представителей семейств *Taxodiaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Ulmaceae*;

2) в береговых обрывах р. Мишихи (Хамар-Дабан) в миоценовых отложениях была обнаружена пыльца родов *Tsuga*, *Abies*, *Pinus*; представителей семейств *Juglandaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Tiliaceae*;

3) в дельте р. Селенги в миоценовых отложениях наиболее часто встречается пыльца родов *Picea*, *Tsuga*, *Pinus*, редко *Taxodium*. Обильно также представлена пыльца *Juglans*, *Carya*, *Pterocarya*, *Corylus*. Из теплолюбивых растений, требовательных к водному режиму, отмечена пыльца *Magnolia*.

Конец миоцена характеризовался сокращением площади лесов в Западной Сибири [Зальцман И. Г., 1965]. В распределении ландшафтов более четко наметилась географическая зональность, в южных (наиболее приподнятых) районах (Алтай, Саяны) заметно сократилась роль широколиственных пород, господствующее положение заняли темнохвойные. Споропыльцевые комплексы туерьской свиты (верхний миоцен) Юго-Восточного Алтая (поселок Кош-Агач), по данным Э. А. Бессоненко (1962), рисуют картину темнохвойного леса с незначительной примесью широколиственных пород. Преобладающее значение в спектрах этой свиты имеет пыльца родов *Picea*, *Pinus*, *Abies*, *Tsuga*. Участие широколиственных пород невелико, беден их видовой состав (*Corylus*, *Carpinus*, *Juglans*, *Carya*, *Quercus*). Пыльца субтропических растений исчезает почти полностью, в незначительных количествах встречается пыльца *Betula*, *Alnus*.

На юге Приенисейской Сибири роль широколиственных пород уменьшилась, и на рубеже миоцена и плиоцена здесь формируется темнохвойная тайга с участием широколиственных пород. В плиоцене климат начинает приближаться к современному. В это время происходило постепенное обеднение состава флоры (исчезновение *Tsuga*, *Pterocarya*, *Taxodium*), в результате чего в конце миоцена — начале плиоцена на равнинах рассматриваемой территории сформировалась темнохвойная тайга, вклю-

чающая элементы широколиственной флоры [Пуминов А. П., Сафарова С. А., 1968].

В плиоцене в связи с нарастанием похолодания и сухости климата происходит дальнейшее изменение флоры и развитие фитоценозов, близких к современным. На большей части территории юга Западно-Сибирской равнины в середине плиоцена происходит смена лесных формаций лесостепными [Волкова В. С., 1966]. Роль древесных пород уменьшается, фиксируются в основном мелколиственные формы — береза и ольха, из хвойных отмечены пихта, сосна обыкновенная и сосна сибирская, из широколиственных — пыльца *Juglans*, *Carya*, *Ulmus*, *Tilia* [Букреева Г. Ф., 1965]. Распространение на территории Сибири *Tilia sibirica* во второй половине неогена подтверждается палинологическими материалами [Саркисян С. Г., 1958]. Верхнеплиоценовые отложения хорошо представлены в пределах Ишимской степи, Омско-Павлодарского Прииртышья, Барабы, Новосибирско-Барнаульского Приобья и Томь-Енисейского междуречья. В последние годы эти отложения найдены и севернее (до района Тарского Прииртышья и Томского Приобья).

Изучение растительных остатков показало, что развитие растительного покрова в позднем плиоцене и эоплейстоцене протекало в условиях изменчивой климатической обстановки. Происходило последовательное вытеснение третичных элементов флоры новыми видами, характерными для плейстоцена.

В южной части Западной Сибири и во многих смежных с ней регионах представлены верхнеплиоценовые отложения, которые, по мнению В. С. Волковой (1977), являются аналогами так называемых бетекейских слоев. Слон, названные бетекейскими, широко распространены на Ишим-Тобольском и Ишим-Иртышском междуречьях и в Омско-Павлодарском Прииртышье (впервые описаны на р. Бетеке — правом притоке Ишима в Северном Казахстане). По данным споро-пыльцевого анализа, проведенного В. С. Волковой, в составе бетекейских флор господствующее положение занимают современные виды. Хвойные были представлены елью, пихтой, сосной обыкновенной и сосной сибирской; мелколиственные — преимущественно березой и ольхой; пыльца широколиственных пород встречается в этих отложениях постоянно, но в небольшом количестве, в поверхностных пробах она не обнаружена. Вероятно, отмечает В. С. Волкова (1977), широколиственные породы (вяз, липа, дуб, граб) в составе флоры занимали подчиненную роль, образуя свои ценозы по понижениям рельефа и в долинах рек.

На территории Прибайкалья в споропыльцевом комплексе плиоценового возраста преобладает пыльца хвойных и березы. Из широколиственных пород определены *Juglans*, *Carya*, *Quercus*, *Alnus*, *Corylus*, *Fagus*, количество пыльцы которых в верхнем горизонте незначительно [Саркисян С. Г., 1958]. Таким образом, к концу плиоцена роль широколиственных пород в растительности юга Сибири резко уменьшается, доминируют хвойные и мелколиственные породы. Часть же широколиственных пород, как отмечает В. С. Волкова (1968), вполне могла сохраниться в качестве реликтов по долинам рек и в горах, окружавших Западно-Сибирскую равнину вплоть до эпохи максимального оледенения.

По мнению ряда палеоботаников [Дорофеев П. И., 1964; Покровская И. М., 1954 и др.], четвертичная флора Западной Сибири представляет собой обедненную третичную флору и была уже сформирована в позднем плиоцене. Однако исследования ботаников [Положий А. В., 1972] доказывают, что на протяжении четвертичного времени происходили существенные преобразования в составе флоры и характере растительности Южной Сибири под влиянием новых факторов. В этот период происходило не только обеднение флоры за счет выпадения третичных широколиственных элементов, но и обогащение ее путем видообразования в новых условиях.

В начале раннечетвертичного (демянновского) времени произошло значительное понижение среднегодовых температур и повышение количества осадков [Волкова В. С., 1966]. Горообразовательные процессы создали предпосылки для развития явлений вертикальной поясности [Толмачев А. И., 1954; Куминова А. В., 1963].

Как предполагает А. В. Куминова (1963), в северных частях Алтая условия развития растительности в это время мало отличались от тех, которые были на равнинных участках третичного пеплени. В нижних частях склонов сохранились формации хвойно-широколиственных лесов. Выше по склонам наибольшее развитие получили хвойные леса, в частности кедровые (*Pinus sibirica*), с травянистым напочвенным покровом, сходным по составу с травостоем широколиственных формаций. Возможно, как считает А. В. Куминова, в верхних частях склонов появилась темнохвойная тайга, продвинувшаяся из районов, расположенных далее к востоку и раньше испытывавших процессы горообразования. Являясь весьма древним типом растительности, темнохвойная тайга, однако, не могла возникнуть на Алтае раньше, чем черневые формации, так как комплекс условий третичной равнины не благоприятствовал ее возникновению. На соседних равнинных территориях Западной Сибири на месте степей и частично лесостепей широкое развитие

получили березово-сосновые леса, а по долинам рек — ель и кедр. В качестве подлеска были распространены липа, вяз, орешник, бук [Волкова В. С., 1966]. На присутствие в начале четвертичного периода на Западно-Сибирской равнине и в предгорьях Алтая широколиственных лесов с участием липы указывает Ю. П. Хлопов (1965). Растительность, близкая к южной тайге, в это время была смещена к северу на 200—250 км [Волкова В. С., 1968].

Во второй половине раннечетвертичного времени произошло дальнейшее похолодание и сокращение среднегодового количества осадков. На большей части территории из состава лесов были вытеснены широколиственные породы. Возможно, это было обусловлено начавшимся оледенением.

В конце раннечетвертичного времени климат вновь стал теплым и достаточно влажным (тобольское время). Как отмечают Р. Е. Гитерман и др. (1968), переход к тобольскому времени ознаменовался постепенным заселением лесами открытых пространств. Вначале заселение идет за счет березы с участием ели, затем темнохвойной тайги (еловой), участие широколиственных пород спорно. Однако, по данным В. С. Волковой (1966), во второй половине тобольского времени, наиболее теплой и влажной, наблюдается доминирование еловых и березово-сосновых лесов с примесью широколиственных пород (вяз, липа, лещина). Участие широколиственных пород в составе флоры в это время указывается также для среднего и верхнего течения Оби [Гричук М. П., 1957] и бас. Енисея [Зауер В. В., Зубаков В. А., 1958].

В конце тобольского времени вновь началось похолодание, леса постепенно деградировали, в их составе стала преобладать береза. Флористический состав лесов в это время был аналогичен современному. В горах господствовали темнохвойные породы с примесью сосны и березы. Участие ели было значительно большим, чем теперь [Гитерман Р. Е. и др., 1968]. Лесной тип растительности сохранялся до широт Тобольска. В связи с прогрессирующей сухостью климата происходило вытеснение ели и широколиственных пород [Волкова В. С., 1966].

Данные споропыльцевое и карпологического анализов указывают на то, что эоплейстоценовая флора (кочковское время) в пеледниковых областях Западной Сибири была близка к современной. Так, В. С. Волкова (1977) отмечает, что в составе «барнаульской» флоры почти 70% составляли современные виды. В барнаульских песках и их аналогах присутствует пыльца таких хвойных, как *Tsuga*, *Picea*, *Abies*, *Pinus sibirica*, *P. sylvestris* в небольших количествах пыльца *Tilia*:

Нижнеплейстоценовые (миндель) отложения довольно широко распространены во внеледниковой и приледниковой областях

Западной Сибири. Наиболее полно события этого времени отражены в приледниковой зоне, в низовьях Иртыша (семекинская свита) [Волкова В. С., 1977]. Споропыльцевые спектры позволяют утверждать, что в это время растительность как в приледниковой, так и во внеледниковой областях была близка к современной. Климат был близок к современному (возможно, даже теплее).

Коренные изменения в составе флоры и распределении типов растительности связаны с эпохой максимального оледенения, относимого большинством исследователей к среднему плейстоцену. К миндель-риссу (средний плейстоцен) в Западной Сибири отнесен тобольский горизонт (низовье Иртыша). Споропыльцевые спектры в целом отражают состав современной флоры Западно-Сибирской равнины, за исключением пыльцы умеренно-широколиственных пород, которые представлены липой, дубом и вязом.

Некоторые палеоботаники [Гитерман Р. Е. и др., 1968], предполагают, что пыльца широколиственных пород в этом горизонте может быть переотложенной. Однако многие палеоботаники [Зауэр В. В., Зубаков В. А., 1958; Гричука М. П., 1961; Волкова В. С., 1966] допускают, что умеренно широколиственные породы (липа, вяз) произрастали в среднем плейстоцене на территории Западной Сибири.

По мнению В. П. Гричука (1957), в миндель-рисское время липа в Западной Сибири занимала большее, чем в настоящее время, пространство.

В. С. Волкова (1977) считает, что ареал липы и вяза в среднем плейстоцене на территории Сибири был действительно шире, чем сейчас, но эти породы уже не образовывали лесов, а встречались, видимо, лишь по долинам рек под прикрытием мелколиственных и хвойных пород.

Ю. Д. Клепов (1941), анализируя современный состав флоры широколиственных лесов Русской равнины, отметил высокую приспособляемость отдельных ее элементов к климатическим особенностям четвертичного периода. По мнению Е. М. Лавренко (1938), элементы листопадной флоры (липа, вяз) могли пережить даже эпоху максимального оледенения в ряде мест на материке Евразии, в том числе на Южном Урале, который находится в 1000 км от Северного Ледовитого океана. С возобновлением благоприятных условий широколиственные породы могли расселяться более широко.

Палинологические материалы по голоцену в Сибири [Волкова В. С., 1966; Нейштадт М. И., 1957] дают наиболее полное представление о растительности климатического оптимума голоцена. В это время климат был значительно теплее современного и границы ландшафтных зон были смещены на 300—400 км к северу. На

территории Западно-Сибирской равнины значительные площади занимали березово-сосновые леса с примесью липы, вяза, дуба (липа расселилась до широты г. Салехарда). Граница южно-таежных лесов доходила до 62 с. ш. [Волкова В. С., 1977].

К концу голоцена (сначала в результате уменьшения влажности, затем — похолодания климата) произошло резкое сокращение ареалов липы и вяза. В отложениях этого периода на территории Западно-Сибирской равнины, равнинной части Приенисейской Сибири и Прибайкалья пыльца широколиственных древесных пород и широколиственных трав не обнаруживается.

Таким образом, палинологические данные убедительно показывают, что растительный покров всей Южной Сибири в раннетретьичное время характеризовался господством листопадно-широколиственных и темнохвойных лесов на водоразделах и зарослями ольхи, орешника, тополей и других влаголюбивых пород по долинам рек.

В неогене, особенно в плиоцене, роль широколиственных пород резко сократилась, в растительном покрове стали преобладать хвойные леса с примесью мелколиственных пород.

В плейстоцене, несмотря на прогрессирующее уменьшение осадков и похолодания, некоторые широколиственные породы (липа, вяз, дуб) произрастали на территории Сибири, но не играли лесообразующей роли. Даже в эпоху максимального оледенения (средний плейстоцен) отдельные широколиственные породы (липа, вяз) сохранялись, видимо, в горно-лесном поясе Сибири, откуда во время климатического оптимума голоцена могли расселяться. Однако палинологические данные показывают, что даже в самое теплое время голоцена (климатический оптимум в конце атлантического периода) элементы широколиственной флоры на территории Сибири лесов не образовывали [Волкова В. С., Белова В. А., 1980]. Ухудшение климатических условий после оптимума голоцена привело к почти полному исчезновению широколиственных пород и их травянистых спутников на территории Сибири, некоторые из них сохранились только в качестве реликтов.

III. РЕФУГИУМЫ ТРЕТИЧНЫХ НЕМОРАЛЬНЫХ РЕЛИКТОВ В ЮЖНОЙ СИБИРИ

Трудами П. Н. Крылова (1891), Е. М. Лавренко (1927), М. М. Ильина (1938, 1941), В. И. Баранова (1959) убедительно доказано, что элементы третичной неморальной растительности и флоры в горном поясе Южной Сибири существовали в течение всего ледникового времени и сохранились в отдельных реликтовых центрах до настоящего времени. Основным хранителем неморальных элементов, как считали М. М. Ильин и В. И. Баранов, является черневая тайга Алтае-Саянской горной системы. Анализ литературных данных и исследования, проведенные авторами, позволяют несколько подробнее охарактеризовать рефугиумы третичных неморальных реликтов в Южной Сибири.

ПРИУРАЛЬЕ

Обедненный очаг неморальной флоры описан П. Л. Горчаковским (1962) на территории Западно-Сибирской равнины (Приуралье). Здесь, в районе Тобол-Ишимского междуречья, произрастает ряд неморальных видов, имеющих изолированные местонахождения. Одним из таких районов является оз. Медвежье близ с. Петухово — самый богатый солеными озерами район. На двух полуостровах его (остатки древней террасы) произрастает липа сердцелистная, которая на южном полуострове выступает в качестве доминанта, а также входит в состав березовых и сосновых лесов. Общая площадь липовых лесов составляет 90,4 га, из них чистых — 19,9 га. Липа растет здесь в виде кустарника (5—6, местами 10—12 м высотой). Травянистые спутники неморальной флоры отсутствуют, вероятно, из-за засоления почвы.

По притокам Тобола—Тавде и Туре — известны в виде отдельных деревьев и урем) местонахождения вяза гладкого, удаленные на 200—300 км от основного ареала. Вяз сопровождают неморальные виды (*Tilia cordata* и *Dryopteris filix-mas*). По данным различных исследователей, в районе Тобол-Ишимского меж-

дуречья отмечено местонахождение 16 неморальных реликтов: *Actaea spicata*, *Asarum europaeum*, *Astragalus glycyphyllos*, *Cardamine impatiens*, *Digitalis grandiflora*, *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium montanum*, *Festuca gigantea*, *Galium odoratum*, *Glyceria plicata*, *Neottia nidus-avis*, *Ophioglossum vulgatum*, *Poa remota*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis* *Stachys sylvatica* (Гербарий им. П. Н. Крылова).

ГОРНАЯ ШОРИЯ

Уникальным рефугиумом неморальных реликтов является черневая тайга Горной Шории, в составе которой сохранились фрагменты единственной в Сибири формации широколиственного леса из *Tilia sibirica*.

Горная Шория согласно геоморфологическому районированию рассматривается как южная часть Кузнецкого Алатау [Геология СССР, т. 14, 1967]. Расположена она на междуречье Кондома—Мрассу, представляя неправильный четырехугольник, вытянутый с севера на юг на 150—170 км, а с запада на восток — на 90—100 км (рис. 35). В основе современного рельефа Горной Шории лежит мезозойско-третичный и нижнечетвертичный пенеплен. В связи с меньшей интенсивностью проявления здесь эпейрогенетических поднятий область высокогорного рельефа почти полностью отсутствует [Трофимов С. С., 1957].

Горная Шория — это сложно расчлененная гидросетью среднегорная страна с наиболее высокой центральной частью, где протягивается с северо-запада на северо-восток Шорский хребет. Поверхность северо-западной части Горной Шории имеет тенденцию к понижению. Водоразделы здесь широкие и невысокие, абсолютные высоты (400—450 м) имеют вид плоских грив и увалов с мягкими очертаниями склонов, которые постепенно переходят в волнистые пространства Кузнецкой котловины. На юго-восток от Шорского хребта на фоне сложного среднегорья со средними абсолютными высотами 800—900 м выступают мощные горные массивы (Кубез—1554 м; Куйтаг—1295 м и др.), значительно возвышающиеся над окружающей местностью. Восточнее р. Мрассу простираются вытянутые в широтном направлении водораздельные хребты — предгорья Абаканского хребта и Кузнецкого Алатау. На Западе Горная Шория начинается с пологого меридионального водораздела между системами рек Неия—Чумыш и Антропом. На восток от этого водораздела расстилаются вначале узкогривистые, а затем низкогорные пространства, на водоразделе между Антропом и Кондомой имеются отдельные возвышенности, напоминающие сопки высотой 450—620 м [Шульгин В. Н., 1956].

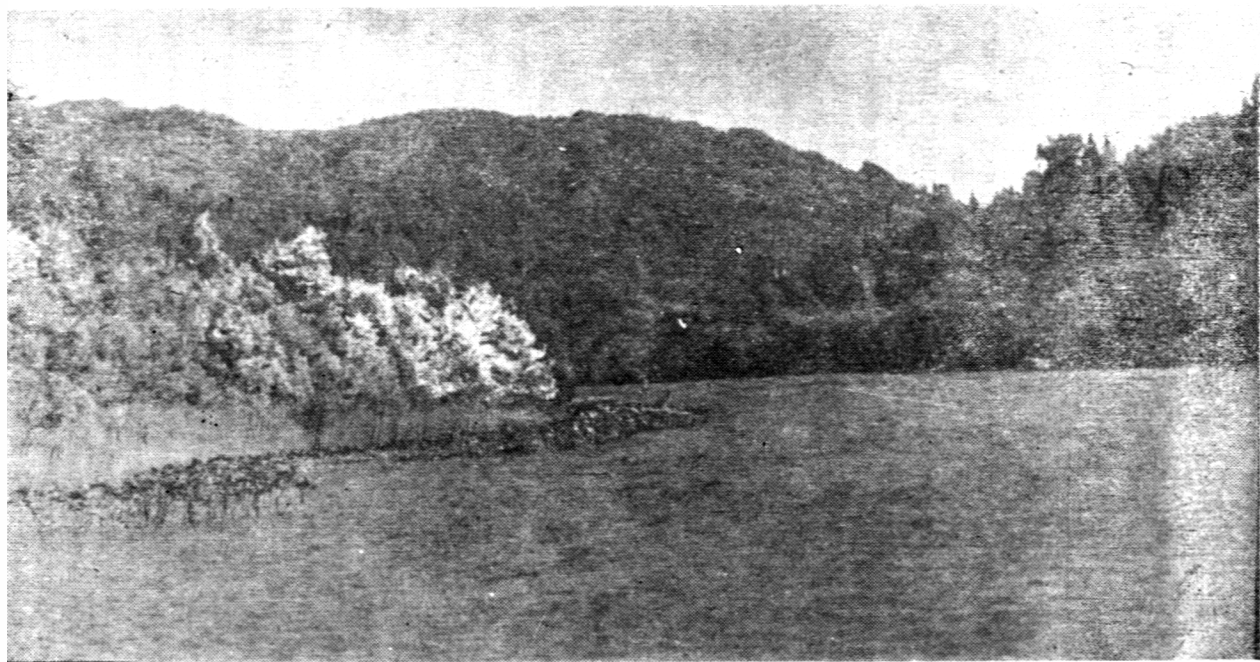


Рис. 35. Горная Шория. Долина р. Мрассу

Реки Горной Шории, принадлежащие бассейнам Кондомы и Мрассу, в верхних и средних течениях имеют горный характер, полноводны в условиях большого количества осадков, быстро меняют свой уровень в период таяния снегов.

Климат Горной Шории, как и Кузнецкого Алатау в целом, определяется не столько низкими широтами, сколько удаленностью от морей, рельефом, атмосферной циркуляцией. Континентальность климата выражена здесь в больших суточных и годовых амплитудах климатических элементов, в преобладании летних осадков [Борисов А. А., 1967]. Горные поднятия Кузнецкого Алатау, располагаясь почти в меридиональном направлении, служат мощными конденсаторами влаги. Горную Шорию выделяют в особый климатический район черневых лесов [Шостакович В. Б., 1931], который характеризуется повышенными температурами и повышенным количеством осадков (табл. 1) по сравнению с окружающими территориями [Справочник по климату СССР, 1969], табл. 6].

Особое место по показателям климатических элементов занимает северо-западный район Горной Шории, где расположен наиболее крупный массив липовых лесов — Кузедесвский «липовый остров». Отличаясь среднегорным рельефом, эта территория находится как бы под прикрытием наиболее возвышенных по отношению к ней горных массивов: с юго-востока ее защищает Шорский хребет, с востока — Абаканский, с север — отроги Кузнецкого Алатау. Этот район максимального сосредоточения третичных неморальных реликтов характеризуется наиболее высокой среднегодовой температурой ($+1,2^{\circ}$), довольно высокой средней температурой января ($-14,4^{\circ}$), наибольшей продолжительностью безморозного периода (128 дней), более поздним наступлением заморозков. Среднегодовое количество осадков составляет 785 мм, половина их выпадает летом. Наиболее дождливые месяцы — июль, август. Мощный снежный покров (85 см, в отдельные годы 1—2 м) хорошо предохраняет почву от промерзания. Основное накопление снега происходит в ноябре—декабре (60%). От количества снега, выпавшего за этот период, в значительной мере зависит температурный режим почвы в зимнее время и степень увлажнения ее весной [Справочник по климату СССР, 1969, вып. 20]. Наибольшей суровостью климата отличается самый возвышенный юго-восточный район Горной Шории. Здесь самая низкая среднегодовая температура ($-1,4^{\circ}$) и температура января (средняя $-22,1^{\circ}$, минимальная -53°), меньшая высота снежного покрова, меньшее количество осадков, самое позднее прекращение заморозков.

Центральный район Горной Шории занимает промежуточное положение между северо-западным и юго-восточным по ряду важ-

нейших климатических показателей, отличаясь, однако, самым значительным среднегодовым количеством осадков (1068 мм) и более мощным снеговым покровом.

Таким образом, по климатическим условиям на фоне района черневой тайги Горной Шории выделяется своеобразный климатический подрайон липовых лесов.

Характер экологических связей почв черневой тайги Горной Шории с окружающей средой имеет признаки аazonальности [Герасимов И. П., 1963]. Территория, занятая черневой тайгой в пределах Кузнецкого Алатау и Горной Шории, характеризуется господством подзолистых и дерново-подзолистых почв с резким преобладанием первых [Трофимов С. С., Таранов С. А., 1968]. Среди подзолистых почв господствующее положение занимают глубокооподзоленные. Учитывая условия их генезиса — формирование под пологом широколиственной черневой тайги при постоянном пере-

Таблица 1

Показатели важнейших элементов климата Горной Шории*

Элементы климата	Метеорологические станции		
	Подкатунь-Грива	Шемзес.	Усть-Кабырза
Среднегодовая температура воздуха, °С	+ 1,2	— 0,6	— 1,4
Средняя температура июля, °С	+17,6	+16,2	+16,9
Средняя температура января, °С	—14,4	—17,3	—22,1
Абсолютная температура января, °С	—45	—51	—53
Абсолютная температура июля, °С	+35	+36	+38
Средняя дата последнего заморозка	19.V	29.V	27.V
Средняя дата первого заморозка	25.IX	4.IX	13.IX
Среднегодовое количество осадков, мм	785	1068	775
Средняя высота снежного покрова, см	85	108 (Амзас)	79
Продолжительность безморозного периода, дни	128	97	108

* Составлена по данным «Справочника по климату СССР», 1969, вып. 20.

увлажнении и отсутствии зимнего промерзания, С. С. Трофимов и С. А. Таранов (1968) выделили их в самостоятельный фашиальный подтип псевдоподзолистых непромерзающих почв Алтае-Саянской провинции. Позднее С. С. Трофимов (1975), полагая, что такие

почвы являются промежуточным звеном между горно-таежными бурыми и подзолистыми, выделил их в самостоятельный тип — горно-таежные псевдоподзолистые (отбеленные).

Кроны деревьев и широколиственные крупнотравье нивелируют поступление тепла на склоны различной экспозиции, выполняя роль своеобразного светотермофильтра, препятствуют развитию сколько-нибудь сильных движений конвекционного порядка в приземном слое атмосферы, снижают расход тепла на физическое испарение с поверхности почвы. Большую часть года (6—7 месяцев) почвы находятся под воздействием мощных толщ снегового покрова, достигающих иногда 2—3 м. При отсутствии ветра и при низких температурах воздуха снег сохраняет очень рыхлую структуру до весны (плотность 0,15—0,17 г/см³), что предохраняет почвы тайги от потерь тепла и создает весьма благоприятные условия для активного протекания микробиологических и биохимических процессов и почти полной гумификации органических остатков [Клевенская и др., 1970].

Согласно ботанико-географическому районированию В. В. Ревдато (1931) территория Горной Шории входит в Кузнецко-Алатауско-Салаирский округ Алтае-Саянской провинции, в северный подрайон Кузнецко-Алатауского черногого района. Украинский подрайон А. В. Кумина (1950) выделяет как Кондомо-Мрасский таежный район, ведущей формацией растительности которого является черневая тайга.

Первая характеристика черневой тайги была дана лесоводом Д. А. Мануковым в 1851 г. Привлекать внимание ученых она начала лишь после исследований профессора П. Н. Крылова (1891), в работах которого была освещена с формационной и исторической точки зрения.

П. Н. Крылов дал следующую характеристику черневых лесов: «По общему габитусу черневые леса не имеют какого-либо резкого различия от лесов таежных. Правда, они располагаются в гористой (не высокой) местности и в районе их почти нет сколько-нибудь обширных болот, подобно развитым в северной половине губернии. Кроме того, на разреженных и изредка открытых пространствах травянистая растительность достигает здесь такого могучего развития, какое не наблюдается в тайге северной половины губернии... Но в этих черневых лесах есть действительно одна глубокая черта, резко отличающая их от остальной сибирской тайги и кроющаяся в составе, главным образом, травянистой растительности, обитающей в более нетронутых ее типичных участках. Это — присутствие здесь некоторых форм, совершенно несвойственных Сибири, за исключением Амурского и Уссурийского краев и отчасти Приуралья». (1902, с. 5).

Среди черневой тайги Кузнецкого Алатау П. Н. Крыловым впервые был обнаружен и описан в качестве реликтовой формации «липовый остров»; им же был выявлен целый комплекс (17 видов) спутников липы — травянистых неморальных реликтов. Изучению липовых лесов и черневой тайги Горной Шории было посвящено значительное количество работ [Ревердатто Л. Ф., 1924, 1925; Ревердатто В. В., 1927, 1931; Баранов В. И. и Смирнов М. М., 1931; Грубов В. И., 1940; Колокольников Л. Б., 1941; Куминова А. В., 1950, 1951, 1973; Крылов Г. В., 1961; Крапивкина Э. Д., 1967, 1970, 1971, 1973, 1979; Положий А. В., Крапивкина Э. Д., 1971, 1978 и другие]. По данным этих исследований, черневая тайга Горной Шории характеризуется следующими признаками:

1. В древостое преобладают пихта и осина. В качестве примеси присутствуют кедр (*Pinus sibirica*) и береза.

2. Развит подлесок из крупных кустарников, в состав которого входят рябина сибирская, калина обыкновенная, карагана древовидная, черемуха, смородина красная.

3. Хорошо развит покров из высокотравья, представленного цветковыми растениями и папоротниками. Выражен второй подъярус травяного покрова из таежных тенелюбов (*Oxalis acetosella*, *Adoxa moschatelliana*).

4. Присутствуют неморальные реликты.

По мнению С. В. Гудошникова (1978), одним из признаков черневой тайги является также слабое развитие синузий листостебельных мхов, основу которых составляют неморальные реликты.

Г. В. Крылов (1961) отмечает большое типологическое разнообразие черневой тайги Горной Шории. Он выделил несколько типов черневых лесов, из которых наибольшие площади занимают пихтачи папоротниковые, широколиственные и разнотравные. По долинам рек распространены травяно-болотные пихтачи с березой, елью, иногда кедром. В травостое их преобладают крупные осоки и часто *Calamagrostis langsdorfii*. В поймах ручьев, небольших речек развивается мощное высокотравье (рис. 36).

Значительные площади, являющиеся вырубками и гарями, заняты высокотравьем или березово-осиновыми лесами. На пологих склонах и плосковыпуклых водоразделах часто встречаются высокоствольные осинники.

Единственный представитель древесных неморальных реликтов — липа сибирская — образует местами чистые насаждения или леса с примесью пихты, кедра и осины, а также входит в состав пихтовых и осиновых лесов.

Чистые насаждения липы характерны в основном для территории Кузнецкого «липового острова» (рис. 37). Такие липняки чаще всего встречаются в центральных участках массива. Однако

часто даже там, где липа является доминирующей породой и высота ее достигает 25—30 м, а диаметр 50—60 см, в первый ярус древостоя выходит и пихта. В таких насаждениях деревья липы обычно стройные, с хорошо развитой кроной. Подлесок редкий, представлен черемухой, рябиной, калиной, местами встречается *Ribes hispidulum* и *Daphne mezereum*. Часто липа образует молодой порослевый подрост. Травостой обычно средней густоты, сред-



Рис. 36. Высокотравье в бассейне р. Таз (Горная Шория)

ная высота его 40—50 см. Наиболее характерными видами травяного яруса являются *Aegopodium podagraria*, *Milium effusum*, *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Oxalis acetosella*, *Cirsium alpinum*, из реликтов наиболее постоянны и типичны *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Actaea spicata*, *Myosotis krylovii*, *Geranium robertianum*, *Stachys sylvatica*, *Epilobium montanum*,

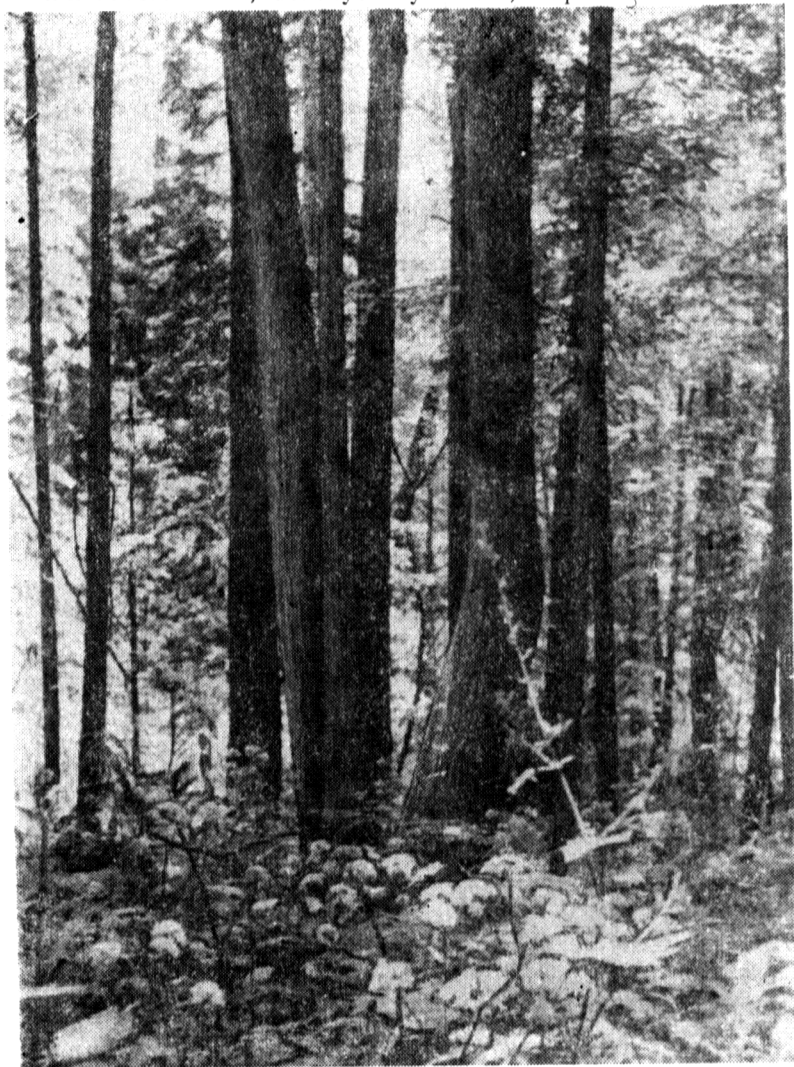


Рис. 37. Липовый лес в бассейне р. Малая Тамала (Кузедеевский липовый остров)

Festuca gigantea; *F. altissima*, *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum braunii*.

В смешанных посадках, где в древостое, кроме крупных лип, присутствуют мощно развитые пихты, осины, березы, редко кедр, хорошо развивается подлесок. Травостой обычно густой, доминирующими видами в первом ярусе являются представители высокотравья.

Необходимо отметить, что наблюдается довольно резкий переход от черневой тайги с господством пихты и осины, густыми зарослями кустарников и высокотравья к лесам с преобладанием липы и широколиственным покровом. В пределах Кузедесевского «липового острова» леса с присутствием липы занимают склоны различных экспозиций. На южных склонах в составе древостоя чаще преобладает липа, на северных увеличивается количество пихты и осины.

Г. В. Крылов (1958) выделяет 2 основных типа лишайков — кустарниково-широколиственный и кустарниково-папоротниковый. Первый тип представлен на территории «липового острова» тремя вариантами: кустарниково-копытнево-скердовый, черемухово-снытьево-широколиственный и кустарниково-пихтово-снытьево-широколиственный. Лишайки первого типа встречаются по северным и восточным склонам бассейнов рр. Б. и М. Тешь. Древостой их смешанного типа II—III классов бонитета, характеризуются следующим составом: 7Л1П1Б10, полнота 0,5 (северные склоны бассейнов Б. и М. Тешь) или 8Л1Б10, полнота 0,6 (восточные склоны бассейна Б. Тешь). Лишайки кустарниково-папоротниковый занимает южные склоны. Древостой характеризуется следующими показателями: 8Л1Б10, II класс бонитета, полнота 0,5

Проведенные исследования показали, что в составе травянистого яруса большинства ассоциаций липовых лесов (за исключением высокотравных) значительную фитоценологическую роль играют неморальные реликты. Некоторые из них относятся к доминантам ассоциаций: *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Festuca altissima*, *Sanicula europaea*, *Dryopteris filix-mas*, изредка *Osmorhiza amurensis*. Липовые леса по сравнению с другими типами лесов черневого подпооя отличаются максимальным количеством видов неморальных реликтов. Видовой состав растений травянистого яруса разновозрастных и молодых лишайков существенных отличий не обнаруживает.

В горношерском рефугиуме зарегистрировано 32 вида травянистых неморальных реликтов, из них в липовых лесах произрастает 23 (табл. 2). Рассмотрим некоторые особенности количественной насыщенности реликтовыми видами ассоциаций липовых лесов и черневой тайги, окружающей Кузедесевский «липовый остров».

Неморальные реликты во флоре Горной Шории

Вид	Липовые леса	Черневая тайга
<i>Actaea spicata</i>	+	+
<i>Alfredia cernua</i>	+	+
<i>Asarum europaeum</i>	+	+
<i>Asplenium trichomanes</i>		+
<i>Astragalus glycyphyllos</i>		+
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	+	+
<i>Bromus benekenii</i>	+	+
<i>Brunnera sibirica</i>		+
<i>Campanula trachelium</i>	+	+
<i>Cardamine impatiens</i>	+	+
<i>Carex muricata</i>		+
<i>Carex sylvatica</i>	+	+
<i>Chrysosplenium ovalifolium</i>		+
<i>Circaea luteciana</i>	+	+
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	+
<i>Epilobium montanum</i>	+	+
<i>Festuca altissima</i>	+	+
<i>Festuca gigantea</i>	+	+
<i>Galium odoratum</i>	+	+
<i>Geranium robertianum</i>	+	+
<i>Glyceria spicata</i>	+	+
<i>Myosotis krylovii</i>	+	+
<i>Neottia nidus-avis</i>	+	
<i>Ophioglossum vulgatum</i>		+
<i>Oreopteris limbosperma</i>		+
<i>Osmorhiza aristata</i>	+	+
<i>Poa remota</i>		+
<i>Polypodium lineare</i>		+
<i>Polystichum braunii</i>	+	+
<i>Sanicula europaea</i>	+	+
<i>Stachys sylvatica</i>	+	+
<i>Tilia sibirica</i>	+	+
<i>Viola mirabilis</i>	+	+

Как показали исследования, количество реликтов в липовом лесу составляет в среднем 12 видов на участке ассоциации (500 м²). По мере удаления на восток (бассейн р. Мзасс), на запад (бассейн р. Антрои), на юг (водораздел рр. Б. Таз—Тельбес, Б. Унзас—Мундыбаш, бассейн р. Мунжи) концентрация реликтов несколько снижается, хотя и остается довольно высокой (7—10 видов). Фитоценотическая роль этих видов (в отличие от ассоциаций Кузедеевского «липового ботрова») значительно уменьшается. В качестве доминантов здесь неморальные реликты выступают очень редко, в основном они встречаются при обилии *sol.*, *sp.* Однако по мере приближения к районам Северо-Восточного Алтая (бассейн р. Лебедь) количество реликтов в ассоциациях черневой тайги увеличивается, и фитоценотическая роль некоторых из них (*Osmorhiza amurensis*, *Asarum europaeum*) возрастает.

СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ АЛТАЙ

Значительные пространства, занятые черневой тайгой, находятся в Северо-Восточном Алтае, граничащем на северо-востоке с Горной Шорией. Согласно геоботаническому районированию А. В. Куминовой (1960) эта территория входит в состав подпровинции Северный Алтай Прителецкого горно-таежного округа.

На большей части территории Северо-Восточного Алтая рельеф низкогорный (высокогорный с плосковершинными хребтами представлен только на юге). В растительном покрове выражена вертикальная поясность, характеризующаяся наличием двух поясов — лесного и высокогорного.

В лесном поясе климат влажный и довольно теплый. Годовое количество осадков превышает 1000 мм. Для этого пояса характерно распространение темнохвойных лесов. Наибольшие площади заняты черневой тайгой (по структуре не отличающейся от черневой тайги Горной Шории), где и сосредоточены неморальные реликты. В верхних частях склонов она сменяется пихтово-кедровыми лесами, в которых неморальные реликты более редки или отсутствуют.

В черневой тайге Северо-Восточного Алтая в целом насчитывается 39 видов реликтов неморального комплекса. Из них 27 видов являются общими с черневой тайгой Горной Шории. Лица сибирская здесь встречается, но лесообразующей роли не играет. Концентрация неморальных реликтов такая же, как в Горной Шории (в среднем 10 видов на пробной площади 500 м²).

К постоянным видам в разных ассоциациях относятся: *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Stachys sylvatica*, *Epilobium montanum*, *Actaea spicata*, *Campanula trachelium*, *Dryopteris filix-mas*,

Alfredia cernua, *Osmorhiza aristata*. Особый интерес представляет значительное обилие восточно-азиатского вида *Osmorhiza aristata* (до сор₂) в ассоциациях пихтово-осиновых лесов бассейна р. Кубань. По мере приближения к Телецкому озеру в составе древостоя увеличивается количество кедра и в бассейнах рр. Бийки и Чуйки (притоки р. Лебедь), довольно большие пространства заняты кедровыми лесами высокого класса бонитета. Из реликтов неморального комплекса в составе травостоя велико обилие *Brunnera sibirica* и *Sanicula europaea*, представленного особой алтайской формой.

Большой интерес представляет участок кедрово-пихтового леса в Прителецком районе в бассейне р. Кыги (юго-восточный район побережья Телецкого озера). Впервые этот своеобразный участок рефугиума был описан А. В. Куминовой (1957). В 1978 г. этот район был обследован Э. Д. Крапивкиной (рис. 38).

Территория Прителецкого участка занимает северные и юго-западные склоны гор в низовьях р. Кыги и ее левого притока р. Баяс. Это горный район с сильно расчлененным рельефом и плосковершинными хребтами средней высоты (около 1900 м), выходящими за границу леса. Климат здесь очень мягкий, что связано с влиянием Телецкого озера. Среднегодовые температуры +4° (ст. Беля), годовое количество осадков более 1000 мм. Почвы горные бурые лесные. Вершины гор здесь заняты кедровыми лесами, в кустарничково-травяном ярусе которых доминирует черника. Неморальные реликты отсутствуют.

На склонах гор в верхнем ярусе широко распространены кедрово-пихтовые леса (2К 8П) с участием реликтовых видов. Древостой этих лесов разреженный (полнота 0,4—0,5). Подлесок составляют рябина, красная смородина, карагана древесная, спирея средняя. Травостой разрежен (проективное покрытие 50—60%), средняя высота 20—25 см, основу составляет *Carex macroura*, в верхнем подъярусе обычен *Aconitum septentrionale*, спорадически встречаются *Dryopteris lanceolatocristata*, *Lathyrus gmelinii*, *Milium effusum*. В нижнем подъярусе распространены *Oxalis acetosella*, *Lycopodium clavatum*, *Linnaea borealis*. Из неморальных реликтов здесь растут *Osmorhiza aristata* (sp., сор.), *Asarum europaeum* (sp.), *Festuca altissima* (sol.).

В среднем и нижнем горизонтах склонов преобладают кедровые леса с примесью березы и подростом из пихты, полнота 0,2—0,3. Подлесок состоит из тех же видов, что и в верхнем ярусе. Травостой густой (проективное покрытие 85—90%), высокий (85—100 см), основу составляют папоротники: *Dryopteris lanceolatocristata*; *Athyrium filix-femina* с участием *Aconitum septentrionale*. В нижнем подъярусе преобладают *Circaea alpina*, *Adoxa moschatelli*.

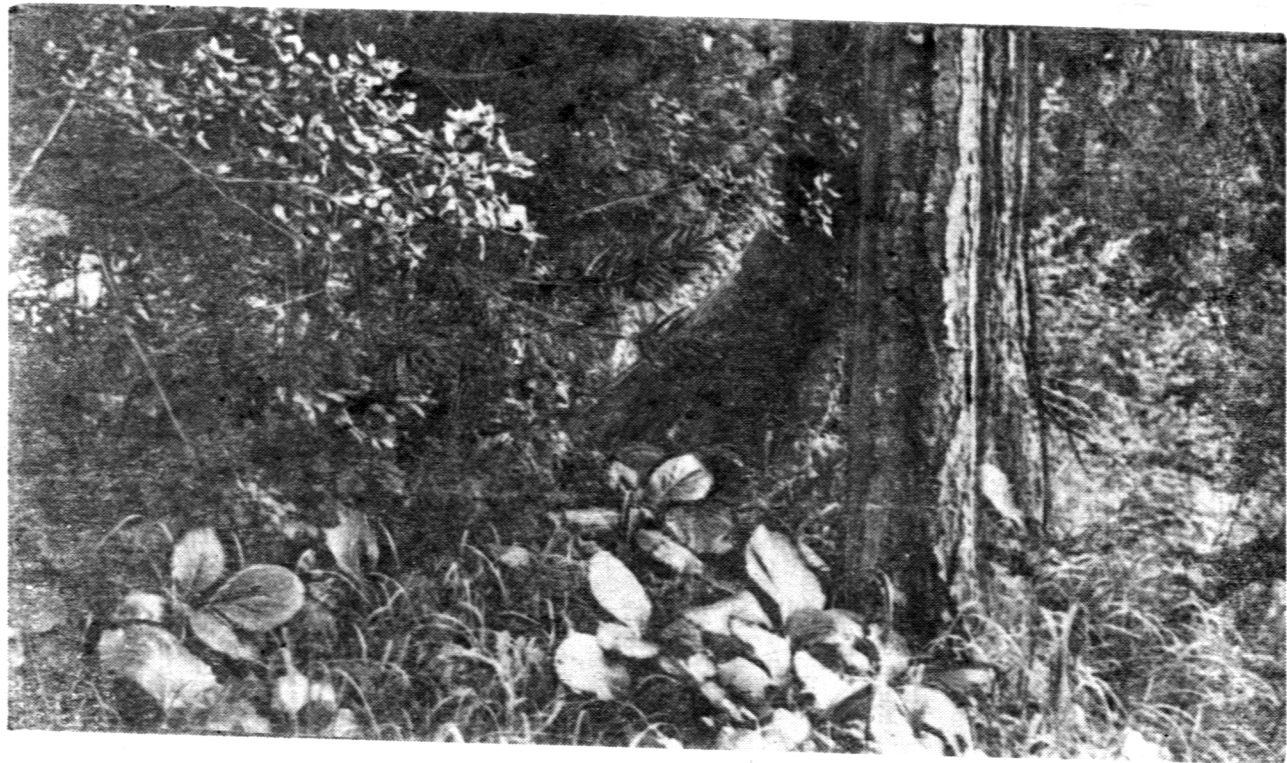


Рис. 38. Пихтово-кедровый лес в долине р. Баяс, притоке р. Кыги (Северо-Восточный Алтай)

Таблица 3

Неморальные реликты в черневых лесах Алтая

Вид	Северо-Восточный Алтай	Юго-Западный Алтай
1	2	3
<i>Actaea spicata</i>	+	+
<i>Alfredia cernua</i>	+	
<i>Asarum europaeum</i>	+	
<i>Asplenium trichomanes</i>	+	
<i>Astragalus glycyphyllos</i>	+	
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	+	+
<i>Bromus benekenii</i>	+	
<i>Brunnera sibirica</i>	+	
<i>Campanula latifolia</i>	+	+
<i>Campanula trachelium</i>	+	+
<i>Cardamine impatiens</i>	+	
<i>Camptosorus sibiricus</i>	+	
<i>Carpesium triste</i>	+	
<i>Carex hancockiana</i>	+	
<i>Carex muricata</i>	+	
<i>Carex sylvatica</i>	+	
<i>Chrysosplenium ovalifolium</i>	+	
<i>Chrysosplenium filipes</i>	+	
<i>Chrysosplenium sedakovii</i>	+	
<i>Circaea caulescens</i>	+	
<i>Circaea lutetiana</i>	+	
<i>Dentaria sibirica</i>	+	
<i>Digitalis grandiflora</i>	+	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	+
<i>Epilobium montanum</i>	+	
<i>Elymus pendulinus</i>	+	
<i>Festuca extremiorientalis</i>	+	
<i>Festuca gigantea</i>	+	+
<i>Festuca altissima</i>	+	
<i>Galium paradoxum</i>	+	

1	2	3
<i>Galium odoratum</i>	+	+
<i>Geranium robertianum</i>	+	+
<i>Myosotis krylovii</i>	+	
<i>Oreopteris limbosperma</i>	+	
<i>Osmorhiza aristata</i>	+	+
<i>Poa remota</i>	+	
<i>Polypodium lineare</i>	+	
<i>Polystichum braunii</i>	+	+
<i>Stachys sylvatica</i>	+	+
<i>Shibaterantis sibirica</i>	+	
<i>Sanicula europaea</i>	+	+
<i>Tilia sibirica</i>	+	
<i>Viola mirabilis</i>	+	+

на, *Oxalis acetosella*. Значительно богаче представлены неморальные реликты, обнаружен целый комплекс видов: *Festuca altissima* (sol., sp.), *Epilobium montanum* (sol.), *Osmorhiza aristata* (sol.), *Sanicula europaea* (sp.), *Dryopteris filix-mas* (sol.), *Myosotis krylovii* (sol.), *Polystichum braunii* (sol.), *Stachys sylvatica* (col.), *Asarum europaeum* (sol.), *Galium odoratum* (sol.).

В нижнем горизонте склонов видовой состав травостоя достигает наибольшего разнообразия (до 40 видов на пробной площади 500 м²), влажность почв здесь выше, чем в верхних горизонтах, что является одним из благоприятных факторов для существования неморальных реликтов, насыщенность которых здесь самая высокая (10 видов на пробной площади).

В связи с особенностями климата и рельефа Северо-Восточного Алтая кедрово-пихтовая тайга здесь носит переходный характер между темнохвойной и черневой [Куминова А. В., 1960]. Наряду с бореальными и монтанными видами мхов здесь встречаются неморальные виды (*Eurhynchium angustirete*, *Thamnium pekeroides* и др.). [Гудошников С. В., 1978].

На каменистых россыпях с близким подходом грунтовых вод у основания склонов в бас. р. Баяс встречаются заросли черной смородины, под пологом которых произрастает редкий для Сибири неморальный реликт *Galium paradoxum*. Всего в Северо-Восточном Алтае зарегистрировано 43 вида реликтов неморального комплекса (табл. 3).

ЮГО-ЗАПАДНЫЙ АЛТАЙ

Изолированный участок ареала черневой тайги расположен на территории Юго-Западного Алтая, на отрогах хребтов Холзун и Тигерецкого, в бассейне правобережья Бухтармы. Б. А. Келлер (1914), В. Ф. Семенов (1926) отметили в черневой тайге этого района целый комплекс неморальных реликтов.

Юго-Западный Алтай имеет широтное расположение хребтов, которые чередуются с широкими долинами крупных рек. Здесь наблюдаются большие амплитуды относительных высот. Долины рек у подножий гор имеют абсолютные отметки менее 300 м над ур. м., тогда как вершины Холзуна поднимаются выше 2500 м. Равнинные и всхолмленные участки тесно контактируют с высокими хребтами, создавая резкие переходы от степного к лесному и высокогорному ландшафтам. На всех хребтах Юго-Западного Алтая выражен ландшафт древнего пеплепена, остаточные возвышенности которого в виде небольших гребней и пирамид поднимаются над слабо всхолмленной поверхностью вершин хребтов.

Климат здесь более циклонический, чем на остальной территории Алтая. Распределение осадков равномерное, так как несущие влагу ветры проникают довольно далеко в глубь горной страны по широтно расположенным долинам рек.

В этом районе отчетливо выражена вертикальная поясность. Предгорья занимают степи, выше следует широкий лесной пояс, затем высокогорный, представленный преимущественно альпийскими и субальпийскими лугами. В лесном поясе преобладают серые лесные почвы и бурые неоподзоленные. В нижних горизонтах склонов хребтов, благодаря высокой влажности и оптимальным температурам, существуют наиболее благоприятные условия для развития лесной растительности.

В лесном поясе Юго-Западного Алтая преобладает черневая тайга, представленная как типичными черневыми лесами, так и производными березово-осиновыми. Значительное развитие имеют здесь лесные высокотравные луга.

Черневая тайга Юго-Западного Алтая, особенно по отрогам хребтов Холзуна и Тигерецкого, как отмечалось А. В. Кумицовой (1962), близка к черневой тайге Горной Шории (рис. 39).

В черневой тайге Юго-Западного Алтая произрастают многие виды третичной лесной флоры. Наиболее часто встречаются *Galium odoratum*, *Stachys sylvatica*, *Osmorhiza aristata*, *Actaea spicata*, *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum braunii*, *Brachypodium sylvaticum*.

В этом районе зарегистрировано из сосудистых растений 13 неморальных реликтов, из мхов [Гудошникова С. В., 1978] —



Рис. 39. Черневая тайга на хребте Холзун (Юго-Западный Алтай)

Eurhynchium angustirete (sp., cop₁), *Thamnum nekeroides* (sp.).

На крутых склонах в поймах рек встречаются кедровые леса с очень разреженным древостоем. Подлесок в них редкий из жимолости алтайской, ольхи, рододендрона даурского. Травяной покров беден по видовому составу. Местами сплошные заросли образует бадан. Из представителей высокогорья изредка встречаются *Lathyrus gmelini*, *Pleurospermum uralense* и некоторые другие в нижнем подъярусе — *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria hungarica* (с малым обилием). Из неморальных реликтов отмечены единичные экземпляры *Osmorhiza aristata* и *Sanicula europaea*.

ЗАПАДНЫЙ САЯН

В 1893 г. П. Н. Крылов во время экспедиции в Туве обратил внимание на распространение в черневой тайге Западного Саяна бруннеры сибирской. На основании этого факта он высказал предположение о том, что реликты неморальной флоры могли сохраниться не только в черневых лесах Кузнецкого Алатау, но также Алтай, Саян и Прибайкалья.

При флористических и ресурсных исследованиях в Западном Саяне, которые были начаты с 1921 г. ботаниками Томского университета во главе с В. В. Ревердатто, были обнаружены реликтовые местонахождения здесь целого ряда видов неморального комплекса. На распространение в Западном Саяне ряда видов, свойственных широколиственным лесам, обратил внимание и М. М. Ильин, совершивший совместно с Б. Овчинниковым экспедицию по Западному Саяну в 1931 г. В своей работе [Ильин М. М., 1941] он убедительно обосновал третичный возраст этой группы видов.

В. В. Ревердатто (1940) установил, что реликты широколиственных лесов в Западном Саяне сосредоточены главным образом в нижнем течении рр. Амыла и Казыра. Более детальные сведения о распространении и ценотической приуроченности реликтов неморального комплекса в Западном Саяне были даны Д. И. Назимовой (1963, 1967). Ее работы показали, что районом значительной концентрации видов широколиственных лесов является Кулумысский хребет. В 1978 г. авторами было проведено исследование флоры черневых лесов Кулумысского хребта с целью выявления реликтов.

Западный Саян располагается на стыке нескольких горных систем, соединяя их в единую Алтае-Саянскую горную область. На протяжении длительной истории существования гор Южной Сибири Западный Саян служил связующим звеном между Алтаем, Восточным Саяном, горными хребтами Тувы. Территория его имеет широтное простираие и подразделяется на 2 крупных кли-

матических региона: северная часть до осевого хребта отличается циклоническим климатом, южная часть — антициклоническим (аридным).

В условиях циклонического климата абсолютное преобладание принадлежит темнохвойным лесам. Нижняя граница леса опускается до 300—400 м над ур. м.; верхняя поднимается до 2200—2380 м. Для северных наиболее увлажненных склонов Западного Саяна характерна следующая поясная структура: лесостепь—сосново-лиственничные леса (подтайга) — черневые темнохвойные леса — горно-таежные темнохвойные леса — субальпийские темнохвойные леса и луга — горная тундра [Назимова Д. И., 1975].

На северных макросклонах Западного Саяна небольшие абсолютные высоты (350—900 м), высокая влажность (600—1500 мм в год), благоприятные температурные условия обеспечивают экологический оптимум для существования черневых лесов с господством пихты и участием кедра.

Можно назвать следующие особенности структуры черневых лесов Западного Саяна: разреженность, разновозрастность, высокая производительность и олиго- или монодоминантный состав древостоев, хорошее развитие подлеска, богатство флористического состава травяного покрова. Своеобразие черневых лесов этого района связано и с зональным типом почв, представляющим континентальную ветвь буроземообразования [Смирнов М. П., 1970].

В настоящее время в северной части Западного Саяна преобладают смешанные кедрово-пихтовые леса с зеленомошным, крупнотравным, широколистным, крупнопоротниковым и разнотравным покровом. Подлесок в них составляют *Padus avium*, *Ribes nigrum*, *Ribes hispidulum*, *Spiraea chamaedrifolia*; единично встречается *Daphne mezereum*. Травянистые реликты неморальной флоры сосредоточены в основном в крупнопоротниковых и широколиственных черневых лесах.

В крупнопоротниковых лесах основу травостоя составляют *Mateuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris cartusiana*, *Dr. connectilis*, *Diplazium sibiricum* с участием видов неморального комплекса *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum braunii*. В верхнем подъярусе принимают участие *Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum*, *Angelica sylvestris* и др.

Нижний подъярус составляет *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Cinna latifolia* и др. Из видов цветковых неморального комплекса в травяном ярусе встречаются *Chrysosplenium ovalifolium*, *Galium odoratum*, *Festuca altissima*, *Stachys sylvatica*, *Brunnera sibirica*.

Таблица 4

Неморальные реликты в черневых лесах Саян

Вид	Западный Саян	Восточный Саян
<i>Anemone baicalensis</i>		
<i>Brachypodium sylvaticum</i>		+
<i>Brunnera sibirica</i>	+	+
<i>Camptosorus sibiricus</i>		+
<i>Carex hancockiana</i>	+	
<i>Carex muricata</i>		+
<i>Cardamine impatiens</i>	+	+
<i>Chrysosplenium filipes</i>	+	
<i>Chrysosplenium ovalifolium</i>	+	
<i>Chrysosplenium sedakovii</i>	+	+
<i>Circaea caulescens</i>		+
<i>Circaea lutetiana</i>	+	+
<i>Dentaria sibirica</i>	+	
<i>Digitalis grandiflora</i>	+	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	+
<i>Epilobium montanum</i>	+	+
<i>Festuca extremiorientalis</i>	+	+
<i>Festuca gigantea</i>	+	+
<i>Festuca altissima</i>	+	+
<i>Galium odoratum</i>	+	+
<i>Galium triflorum</i>		+
<i>Myosotis krylovii</i>	+	+
<i>Oreopteris limbosperma</i>		+
<i>Osmorhiza aristata</i>		+
<i>Poa remota</i>	+	+
<i>Polystichum braunii</i>	+	
<i>Polystichum lonchitis</i>	+	+
<i>Shibateranthis sibirica</i>	+	+
<i>Stachys sylvatica</i>	+	+
<i>Thalictrum baicalense</i>	+	+
<i>Tilia sibirica</i>		+
<i>Viola dactyloides</i>		+

В широколиственных лесах к числу доминантов относятся *Euphorbia pilosa*, *Heracleum dissectum*, *Pleurospermum uralense* и др. Постоянно и значительно представлены также реликты неморальной флоры, как *Galium odoratum*, *Brunnera sibirica*, *Festuca altissima*, *Dryopteris filix-mas*, *Stachys sylvatica*, *Anemone baicalensis*, *Circaea lutetiana*, *Cardamine impatiens*.

Особенно богато группа неморальных реликтов представлена в черневых лесах предгорий и низкогорий Кулумысского хребта в бассейне р. М. Кебеж. Виды этой группы характеризуются здесь высокой жизненностью, значительным обилием, а некоторые виды (*Brunnera sibirica*, *Anemone baicalensis*) играют весьма существенную роль в травянистом покрове, образуя хорошо выраженную синузию, которая дает красочный аспект в поздневесеннюю фазу развития леса. *Anemone baicalensis* является доминантом в двух ассоциациях широколиственного леса. Одна из них — пихтовый лес с покровом из ветреницы байкальской — представляет интерес как аналог одноименной ассоциации, описанной Н. А. Еновой (1956) в качестве эндемичной в пихтовых лесах Хамар-Дабана. Всего в западно-саянском рефугиуме насчитывается 23 вида из группы неморальных реликтов (табл. 4).

ВОСТОЧНЫЙ САЯН

Первые сведения о неморальных реликтах во флоре Восточного Саяна были получены благодаря исследованиям Н. М. Мартынова. В 1888—1889 гг. им были собраны гербарные материалы в предгорьях Восточного Саяна и на юге Красноярского края, в числе которых оказалось несколько представителей флоры широколиственных лесов.

Специального изучения неморальных реликтов во флоре Восточного Саяна до настоящего времени не проводилось. Однако во флористических работах [Черепнин Л. М., 1957, 1959; Флора Красноярского края, 1960—1980; Флора Центральной Сибири, 1979] отмечены местонахождения ряда видов неморального комплекса, обитающих преимущественно в пихтовых лесах, на затененных известковых скалах. Анализ литературных данных и гербарных материалов по Восточному Саяну позволил установить, что в этом регионе встречается 25 видов неморальных реликтов (табл. 4).

ХАМАР-ДАБАН

Самым восточным районом концентрации видов неморальной флоры в Сибири является Прибайкалье — северные склоны хребта Хамар-Дабана. Этот район как рефугиум неморальных реликтов был впервые описан Н. А. Еновой (1956).

Южное побережье оз. Байкал представляет собой северные отроги хребта Хамар-Дабана с наибольшими высотами 2000—3000 м над ур. м. Высота гор повышается к юго-востоку. Средняя часть горной дуги, образованной хребтом, отличается обилием осадков (до 1000 мм в год в прибрежной полосе, а в высокогорной части до 1300 мм и более). Максимальная мощность снежного покрова в горах более 100 см. Относительно ровный и влажный климат способствует сохранению неморальных видов и обильному распространению некоторых из них на значительной площади. На расстоянии 10—15 км от берега, как отмечает А. А. Киселева (1978), суровость климата возрастает, поэтому встречаемость этих видов уменьшается, а некоторые из них исчезают полностью.

В растительном покрове северного склона Хамар-Дабана представлены три высотных пояса — лесной, подгольцовый и гольцовый [Епова Н. А., 1956]. В лесном поясе преобладает черневая темнохвойная тайга, которая распространена от берега оз. Байкал (445 м над ур. м.) до верхней границы леса, которую образует пихта (1 500, редко 1 700 м над ур. м.).

На байкальских террасах распространены елово-кедровые, пихтово-кедровые леса, реже смешанные, с участием березы, а также березовые леса на месте вырубок. В связи с условиями недостаточного стока и пониженного дренажа большое распространение получили здесь озера, болота.

В поймах рек широко распространены тополевые леса из *Populus suaveolens*; в травостое которых встречаются неморальные реликты: *Dryopteris filix-mas*, *Galium triflorum*, *Epilobium montanum*.

Пихтовая тайга занимает участки, расположенные по надпойменным террасам выше топольников и смешанных лесов, а также по более пологим и хорошо увлажняемым участкам склонов. Преобладают высокотравные типы леса, основу травостоя в которых составляют *Delphinium elatum*, *Heracleum dissectum*, *Crepis sibirica*, *Saussurea latifolia*, *Cacalia hastata*, *Cirsium heterophyllum*, *Athyrium filix-femina*. Местами на более сырых участках, в кустарниковых зарослях, но берегам ручьев в травяном ярусе доминирует неморальный реликт *Waldsteinia ternata*, изредка встречается *Epilobium montanum*.

С высоты 470—500 м над ур. м. распространены пихтовые и кедровые леса. Реликты неморального комплекса сосредоточены в основном в разреженных пихтовых лесах, представленных следующими типами: анемоновым (с доминированием в травостое *Anemone baicalensis*), разнотравными, высокотравными, папоротниковыми, вальдштейневыми (с доминированием *Waldsteinia ternata*). Подлесок в этих лесах состоит из черемухи, рябины, ив,

смородины, местами ольхи. Верхний подъярус травяного яруса составляют папоротники *Athirium filix-femina*, *Diplazium sibiricum*, *Dryopteris carthusiana*, местами *Matteuccia struthiopteris*. Из неморальных реликтов здесь обычны *Dryopteris filix-mas*, *Galium triflorum*, *Waldsteinia ternata*, *Anemone baicalensis*. Последние два вида образуют синузию поздневесенних эфемероидов. Изредка в этих лесах встречаются *Polystichum lonchitis*, *Oreopteris limbosperma*. В разреженных кедрово-пихтовых лесах обнаружены единичные местонахождения 2 видов неморального комплекса — *Veronica officinalis*, *Ajuga reptans*, не встречающихся более нигде на территории Сибири.

Для подгольцового пояса характерны пихтовые, реже пихтово-кедровые редины паркового типа, высокотравные луга, заросли кустарников (кедровый стланник, рододендрон золотистый). В составе высокотравья доминируют *Anthriscus acmula*, *Athyrium filix-femina*, *Aconitum checanovskyi*. Из неморальных реликтов встречаются *Polystichum lonchitis*, *Oreopteris limbosperma*. Последний выходит за пределы лесного пояса. Как отмечала Н. А. Епова (1956), в субальпийском поясе по рекам Большой Мамай, Снежная, на Мурынском гольце встречаются субальпийские луга с доминированием *Oreopteris limbosperma* (ассоциации: *Oreopteris limbosperma* + *Allium victorialis*, *Oreopteris limbosperma* + *Poa irutica* + *Shibaterantis sibirica*).

Западные отроги горной дуги Хамар-Дабана отличаются редкой встречаемостью неморальных реликтов по сравнению с центральной частью. Всего на Хамар-Дабане зарегистрирован 21 вид из группы неморальных реликтов.

Список неморальных реликтов в черневых лесах Хамар-Дабана

<i>Aconitum sucaczevii</i>	<i>Galium paradoxum</i>
<i>Ajuga reptans</i>	<i>Galium triflorum</i>
<i>Anemone baicalensis</i>	<i>Oreopteris limbosperma</i>
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	<i>Polystichum lonchitis</i>
<i>Carex hancockiana</i>	<i>Poa remota</i>
<i>Chrisosplenium sedakovii</i>	<i>Shibateranthis sibirica</i>
<i>Circaea caulescens</i>	<i>Thalictrum baicalense</i>
<i>Dryopteris filix-mas</i>	<i>Veronica officinalis</i>
<i>Epilobium montanum</i>	<i>Viola dactyloides</i>
<i>Festuca gigantea</i>	<i>Waldsteinia ternata</i>
<i>Festuca altissima</i>	

IV. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ТРЕТИЧНЫХ НЕМОРАЛЬНЫХ РЕЛИКТОВ ВО ФЛОРЕ ЮЖНОЙ СИБИРИ В СВЯЗИ С ИЗУЧЕНИЕМ ГЕНЕЗИСА ЭТОЙ ФЛОРЫ В МИОЦЕНПЛИОЦЕНЕ

М. М. Ильным (1938) реликты неморальной флоры Сибири подразделялись на 3 группы по следующим признакам: возраст, происхождение и современный ареал.

Древнесредиземноморские — наиболее древние, с большими разрывами в ареалах, не имеющие в современной флоре Сибири каких-либо филогенетических связей, обнаруживающие родство с таксонами (секциями), свойственными древнему Средиземью. По возрасту он относил их к верхнему миоцену или нижнему плиоцену.

Атлантические — более молодые (верхнеплиоценовые), связанные с европейским центром, имеющие близкие виды в современной флоре Сибири или Дальнего Востока и не имеющие широких разрывов ареалов.

Пацифические — по возрасту более или менее соответствующие атлантическим, связанные происхождением с Восточной Азией (тип ареала), нередко с Северной Америкой. Эти виды (за исключением *Osmorhiza aristata*) не выходят за пределы р. Енисей.

Е. М. Лавренко (1938) выделяет во флоре Сибири две группы неморальных реликтов: европейские (соответствуют атлантическим, по М. М. Ильину) и маньчжурские (соответствуют пацифическим, по М. М. Ильину). Разделяя эти взгляды о вероятном возрасте и происхождении неморальных реликтов во флоре Сибири, мы попытались детальнее проанализировать их современные ареалы с учетом распространения близких видов.

Проведенный анализ ареалов реликтов третичных широколиственных лесов во флоре Сибири (57 видов) позволяет объединить их в 4 крупные географические группы (типы ареала): голарктические, азиатско-европейские, восточно-азиатские и южно-сибирские эндемики.

Голарктический тип ареала имеет 6 видов (около 10% от общего количества) — 5 видов папоротников и 1 вид цветковых растений (*Galium triflorum*). Из 6 видов с голарктическим типом

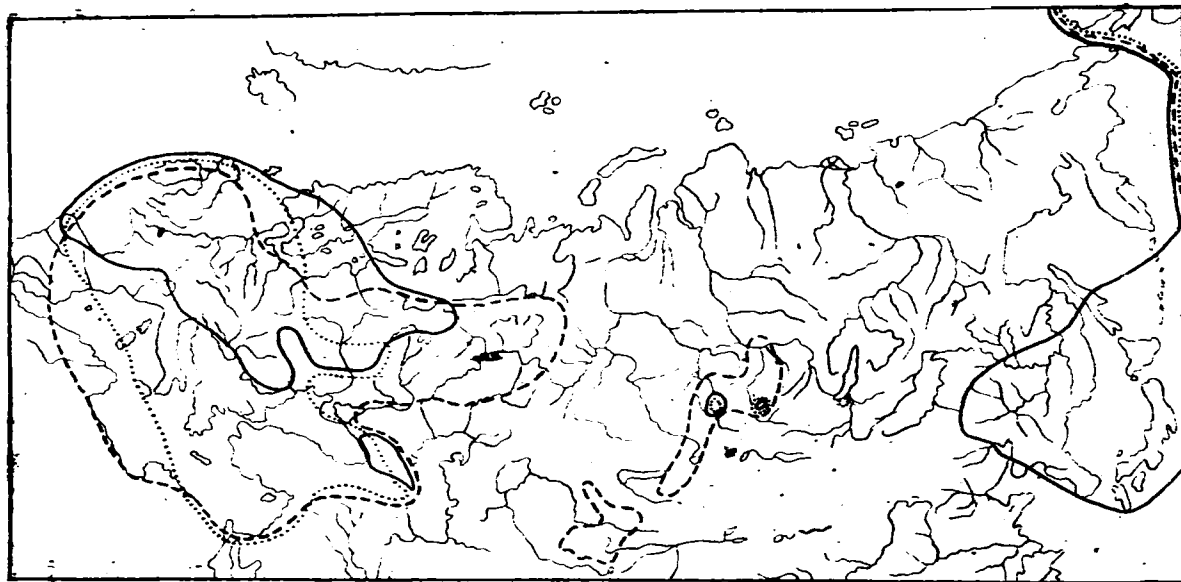


Рис. 40. Ареалы: *Polystichum braunii* (—); *Dryopteris filix-mas* (---);
Oreopteris limbosperma (···)

ареала 3 охватывают своим распространенным лесную область Европы, Восточной Азии (Япония, Маньчжурия, Дальний Восток). Кроме того встречаются в Южной Сибири и Северной Америке *Polystichum braunii* (рис. 40). *P. lonchitis*, *Galium triflorum*. Близкие виды с *Polystichum lonchitis* — *P. craspedosorum* (Maxim.) Diels., *P. triopterum* (Kunze) Presl. и с *P. braunii* (*P. microchlamys* (Christ) Matsum) — являются представителями флоры Восточной Азии. Близкий с *G. triflorum* вид *G. trifloriforme* имеет восточно-азиатский ареал (Япония, Китай, Корея, Дальний Восток). На основе географических связей, можно допустить, что эти виды, имеющие в современный период дизъюнктивный ареал в пределах всего северного полушария, являются «выходцами» из флоры Восточной Азии. Другие 3 вида с голарктическим ареалом (*Asplenium trichomanes*, *Dryopteris filix-mas*, *Oreopteris limbosperma* (см. рис. 40) широко распространены на территории Европы, заходят в западную часть Средиземноморья, горно-лесные районы Кавказа и Центральной Азии, но не встречаются в Восточной Азии. Отдельные фрагменты ареала, они имеют в Южной Сибири и Северной Америке. Эти виды более близкие связи обнаруживают с представителями лесной флоры Европы и Кавказа.

Наибольшее количество неморальных реликтов (28) имеет азиатско-европейский тип ареала, они составляют почти 50% от общего количества видов. К азиатско-европейским видам относится только один вид папоротника (*Ophioglossum vulgatum*), все остальные — цветковые растения. Азиатско-европейские виды можно разделить на 3 подгруппы: с широким азиатско-европейским ареалом, западноазиатско-европейские и сибирско-европейские.

Виды с широким азиатско-европейским ареалом встречаются от Западной Европы до Восточной Азии. Наиболее широко распространены они в зоне широколиственных лесов Европы, на Кавказе, достигают Урала. Другой крупный участок ареала этих видов находится в Восточной Азии, небольшие фрагменты ареала встречаются в Южной Сибири. К этой подгруппе относится только три вида. Из них *Ophioglossum vulgatum* — очень древний вид, судить о генетических связях которого слишком трудно. Два вида цветковых растений (*Brachypodium sylvaticum* и *Galium odoratum*) обнаруживают родственные связи с видами европейской флоры. Большинство видов *Brachypodium* и *Galium* сосредоточено в Европе и на Кавказе (рис. 41).

Виды западноазиатско-европейские (8) распространены в Западной Европе, европейской части СССР, на Кавказе, восточную границу большинство из них имеет на Урале. Кроме того, небольшие фрагменты ареала они имеют в лесном поясе гор Средней,

Ареалы и распространение в Сибири видов неморального комплекса

Тип ареала	Вид	Распространение в Сибири						
		При-уралье	Алтай	Горная Шория	Зап. Саян	Вост. Саян	Хамар-Дабан	Забайкалье
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Голарктический	1. <i>Asplenium trichomanes</i>		+	+				
	2. <i>Dryopteris filix-mas</i>	+	+	+	+		+	
	3. <i>Galium triflorum</i>					+	+	
	4. <i>Oreopteris limbosperma</i>		+	+		+	+	
	5. <i>Polystichum braunii</i>		+	+	+			
	6. <i>Polystichum lonchitis</i>			+	+	+	+	
Азиатско-европейский	7. <i>Actaea spicata</i>	+	+	+				
	8. <i>Ajuga reptans</i>						+	
	9. <i>Asarum europaeum</i>	+	+	+				
	10. <i>Astragalus gycyphyllos</i>	+	+					
	11. <i>Brachypodium sylvaticum</i>		+	+		+	+	+
	12. <i>Bromus benekenii</i>							
	13. <i>Campanula latifolia</i>		+					
	14. <i>Campanula trachelium</i>		+	+				
	15. <i>Cardamine impatiens</i>	+	+	+	+			

1	2	3	4	5	6	7	8	9
16.	<i>Carex muricata</i>		+	+		+		
17.	<i>Carex sylvatica</i>		+	+				
18.	<i>Circaea lutetiana</i> ,		+	+	+	+		
19.	<i>Digitalis grandiflora</i>	+	+		+			
20.	<i>Epilobium montanum</i>	+	+	+	+	+	+	
21.	<i>Festuca altissima</i>		+	+	+	+	+	
22.	<i>Festuca gigantea</i>	+	+	+	+	+	+	
23.	<i>Galium odoratum</i>	+	+	+	+	+		
24.	<i>Geranium robertianum</i>		+	+				
25.	<i>Glyceria plicata</i>	+		+				
26.	<i>Neottia nidus-avis</i>	+		+				+
27.	<i>Ophioglossum vulgatum</i>	+		+		+		+
28.	<i>Poa remota</i>	+	+	+	+	+	+	
29.	<i>Sanicula europaea</i>		+	+				
30.	<i>Stachys sylvatica</i>	+	+	+	+	+	+	
31.	<i>Tilia cordata</i>	+	+	+		+		
32.	<i>Ulmus laevis</i>	+						
33.	<i>Veronica officinalis</i>						+	
34.	<i>Viola mirabilis</i>	+	+	+				

1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Восточно-азнатский	35. <i>Camptosorus sibiricus</i>		+			+			
	36. <i>Carex hancockiana</i>		+		+	+	+		
	37. <i>Carpesium triste</i>		+						
	38. <i>Circaea caulescens</i>		+			+	+		
	39. <i>Chrysosplenium sedakovii</i>		+		+		+	+	
	40. <i>Festuca extremiorientalis</i>		+			+	+	+	
	41. <i>Galium paradoxum</i>		+				+		
	42. <i>Osmorhiza aristata</i>		+	+		+			
	43. <i>Polypodium lineare</i>		+	+					
	44. <i>Thalictrum baicalense</i>					+	+	+	+
	45. <i>Waldsteinia ternata</i>							+	
	46. <i>Viola dactyloides</i>						+	+	+
	Южно-сибирский	47. <i>Aconitum sucaczevii</i>						+	
		48. <i>Alfredia cernua</i>		+	+				
49. <i>Anemone baicalensis</i>						+	+		
50. <i>Brunnera sibirica</i>			+	+	+	+			
51. <i>Chrysosplenium filipes</i>			+			+			
52. <i>Chrysosplenium ovalifolium</i>				+		+			

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	53. <i>Dentaria sibirica</i>		+		+			
	54. <i>Elymus pendulinus</i> subsp. <i>brachypodioides</i>		+		?	?		
	55. <i>Myosotis krylovii</i>		+	+	+	+		
	56. <i>Shibateranthis sibirica</i>				+	+		
	57. <i>Tilia sibirica</i>		+	+		+		



Рис. 41. Ареалы: *Galium odoratum* (—); *Brachypodium sylvaticum* (...)

а нередко и Центральной Азии и в Южной Сибири (рис. 42, 43, 44). Из 8 видов этой подгруппы только 2 достигают Прибайкалья (*Festuca gigantea* и *Poa remota*), один имеет самое восточное местонахождение в Восточном Саяне, у остальных пяти восточный

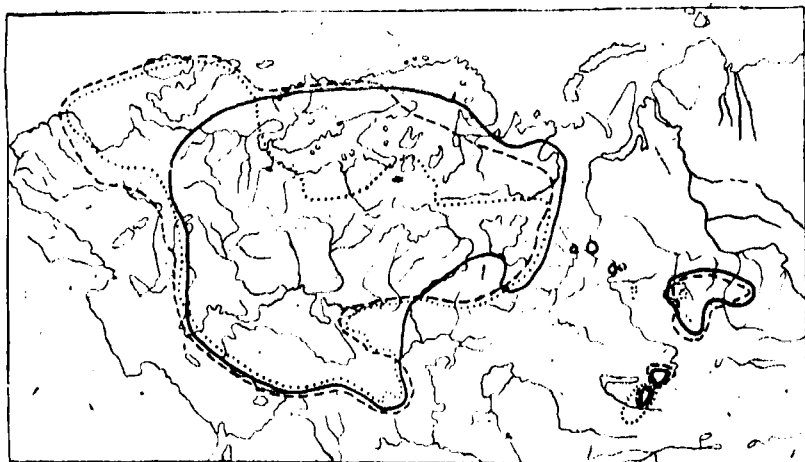


Рис. 42. Ареалы: *Poa remota* (—); *Glyceria plicata* (...); *Festuca gigantea* (---)

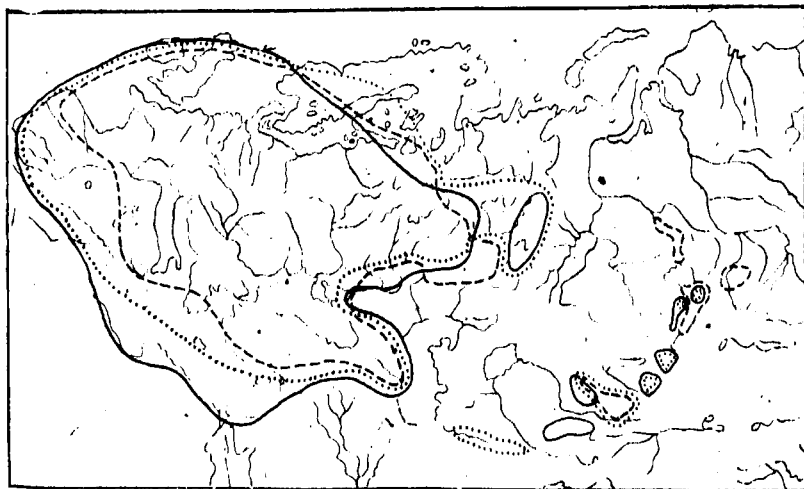


Рис. 43. Ареалы: *Bromus benekenii* (...); *Geranium robertianum* (—); *Circaea lutetiana* (---)

предел распространения на Алтае и в Горной Шории. Не вызывает сомнения, что виды этой подгруппы имеют европейское происхождение.

Наиболее многовидовой является подгруппа сибирско-европейских видов (17). Ареал их почти полностью находится на территории Европы, восточную границу большинство из них имеет

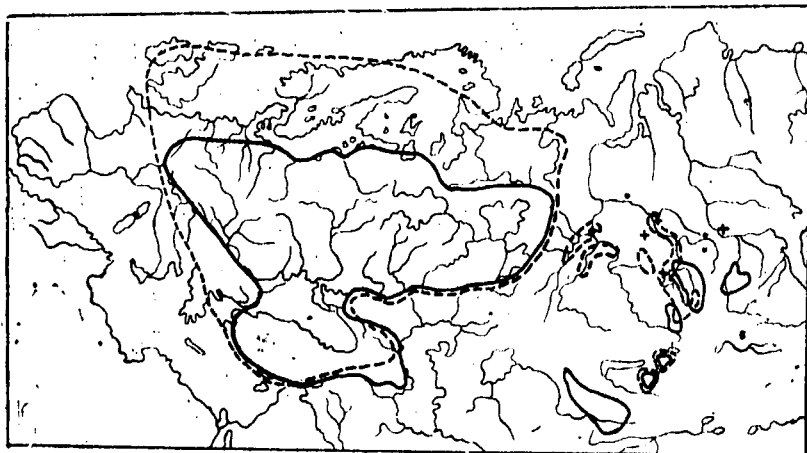


Рис. 44. Ареалы: *Stachys sylvatica* (—, +); *Viola mirabilis* (---)

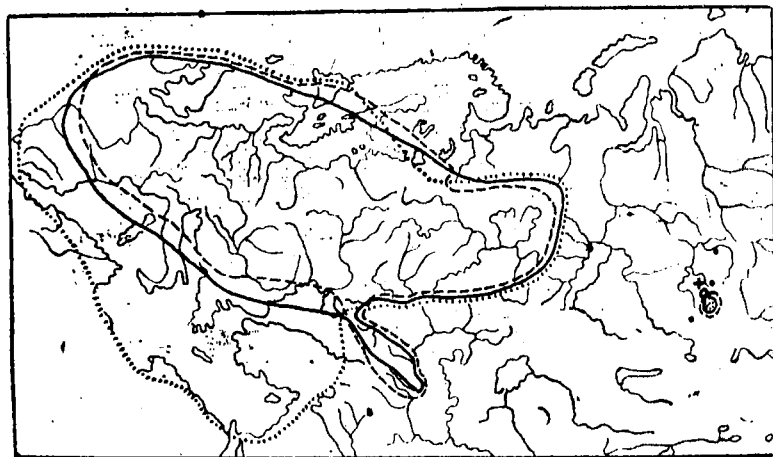


Рис. 45. Ареалы: *Asarum europaeum* (—); *Actaea spicata* (---); *Campanula trachelium* (... +)

на Урале. Кроме того, небольшие фрагменты ареалов или отдельные местонахождения эти виды имеют в Южной Сибири (рис. 45, 46, 47). Большинство из них имеют самые восточные местонахождения на Алтае и в Горной Шории, два вида достигают Прибайкалья (*Festuca altissima*, *Epilobium montanum*).

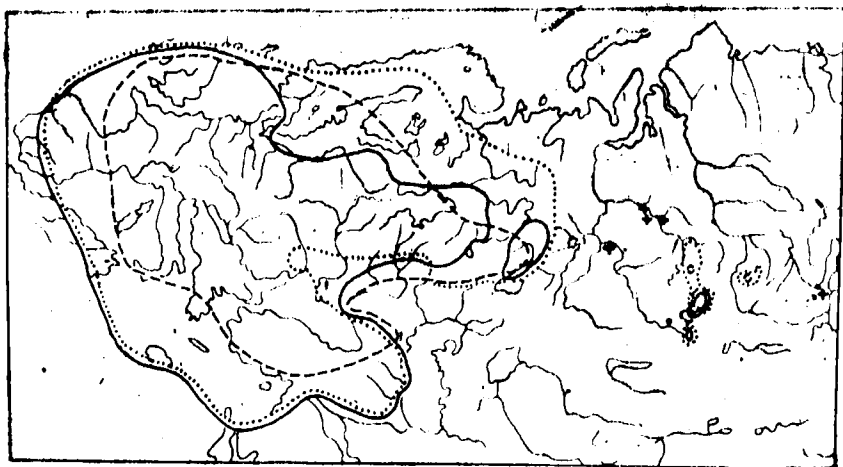


Рис. 46. Ареалы: *Sanicula europaea* (—); *Epilobium montanum* (..., +); *Festuca altissima* (---, ·)

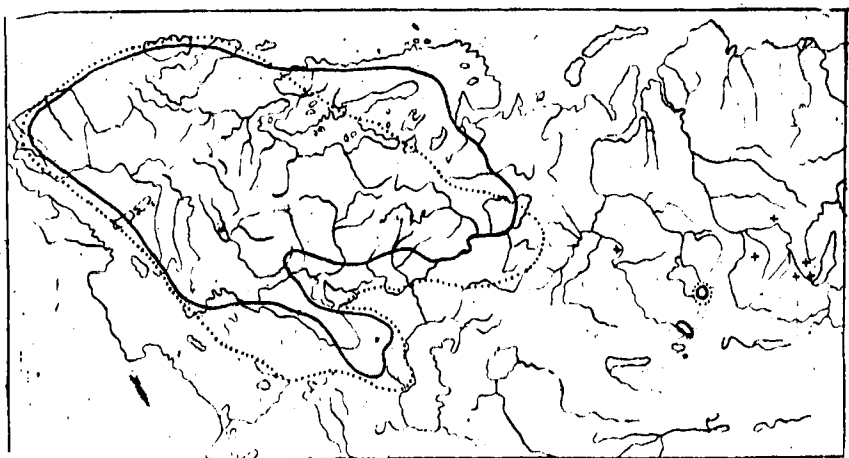


Рис. 47. Ареалы: *Carex muricata* (—, ·); *Carex sylvatica* (..., +)

Резко отличаются по распространению в Сибири два вида этой подгруппы: *Ajuga reptans*, имеющая восточную границу ареала на Урале, и *Veronica officinalis*, не достигающая Урала. В Сибири оба эти вида встречаются только в самом восточном рефугиуме — на Хамар-Дабане. Все виды этой подгруппы как по ареалу, так и по родственным связям являются европейскими.

Восточно-азиатский тип ареала имеет 12 видов (21% от общего количества), которые охватывают своим ареалом районы Восточной Азии (Китай, Маньчжурию, Японию, Корею, Дальний Восток), небольшие фрагменты ареала (чаще отдельные местонахождения) имеют в Южной Сибири. Большинство из них самые западные местонахождения имеют на Алтае, в Горной Шории встречаются только два вида — *Osmorhiza aristata* (рис. 48) и *Polypodium bipinnate*. Урала достигает единственный вид этой подгруппы (*Galium paradoxum*), и только один вид (*Waldsteinia ternata*) не известен западнее Прибайкалья. Все эти виды генетически связаны с флорой широколиственных лесов Восточной Азии.

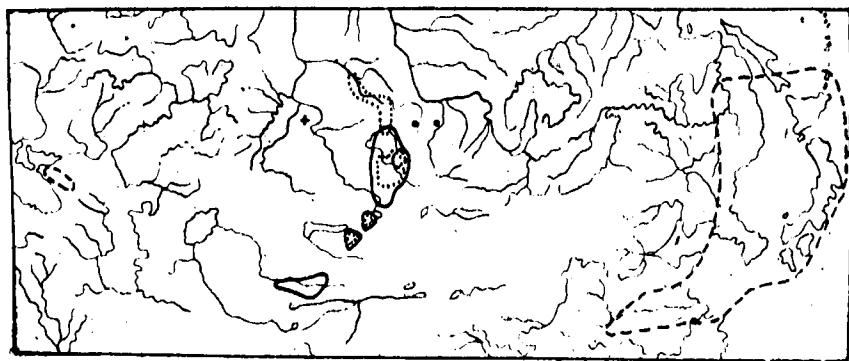


Рис. 48. Ареалы: *Osmorhiza aristata* (---); *Alfredia cernua* (—, ·); *Myosotis krylovii* (····, +)

Южно-сибирские эндемики в группе реликтов третичных широколиственных лесов представлены 11 видами (около 20% от общего количества), имеющими узкий ареал (в основном в пределах горно-лесного пояса Алтае-Саянской горной системы). Из них 6 видов обнаруживают генетические связи с флорой широколиственных лесов Восточной Азии (*Elymus pendulinus* subsp. *brachypodioides*, *Aconitum susaczevii*, *Anemone baicalensis*, *Shibateranthis sibirica* и виды *Chrysosplenium*). Из них 5 видов имеют самые западные местонахождения на Алтае, один (*Anemone baicalensis*) в Западном Саяне и только один не известен за пределами Прибайкалья (*Aconitum susaczevii*).

Три вида этой группы обнаруживают тесную связь с лесной флорой Европы. К ним относятся *Dentaria sibirica*, *Tilia sibirica* (см. рис. 23), *Myosotis krylovii*. *D. sibirica* очень близка с европейской *D. glandulosa*. Некоторые ботаники считали даже более правильным рассматривать зубянку сибирскую в качестве подвида европейской зубянки железистой (*Cardamine glandulosa* W. et K. subsp. *sibirica* Schulz) [Schulz O. E., 1903]. Не вызывает сомнения генетическая связь *Tilia sibirica* с европейской лесной флорой, ее близость с *T. cordata*. *Myosotis krylovii* очень близка с европейской *M. sylvatica*.

Генетические связи остальных двух южно-сибирских эндемиков — *Brunnera sibirica* и *Alfredia serpnua* — выявить значительно труднее.

Род *Brunnera* представлен двумя видами. Второй вид этого рода *B. macrophylla* (M. B.) Johnston. — эндемик горных широколиственных лесов Кавказа. М. Г. Попов (1953) предполагал, что род *Brunnera* возник в результате гибридизации древних представителей *Anchusa* и *Myosotis*. Исходные формы сохранившихся в качестве реликтов видов *Brunnera*, видимо, относились, как и полагал М. М. Ильин (1938), к флоре древнего Средиземья.

Alfredia serpnua (см. рис. 48) является субэндемиком Южной Сибири, встречается в основном в черномовом поясе Алтая и Горной Шории, имеет отдельные местонахождения в Западно-Сибирской равнине, Минусинской котловине, а также в лесном поясе Тарбагатая и Джунгарского Алатау. Два другие вида этого рода — эндемики Тянь-Шаня и Джунгарского Алатау. М. М. Ильин (1941) предполагал, что *A. serpnua* — древний вид, связанный своим происхождением с третичной лесной флорой Тянь-Шаня.

Анализ ареалов и генетических связей реликтов третичных широколиственных лесов в современной флоре Сибири позволяет внести некоторые дополнения и коррективы в сложившееся ранее на основе палеоботанических и некоторых ботанико-географических данных представление о развитии лесной флоры на юге Сибири в миоцен-плиоцене.

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

В миоцене, как свидетельствуют палеоботанические и ботанико-географические исследования, происходило провинциальное расчленение флоры Сибири на западно-сибирскую и восточно-сибирскую провинции [Ильин М. М., 1938] или урало-западно-сибирскую и восточно-сибирскую [Баранов В. И., 1950].

М. М. Ильин (1941) считал, что восточным пределом распространения неморальных видов европейского происхождения служила р. Енисей. Эта флористическая граница наметилась в начале третичного периода, а в плиоцене была уже ясно выражена. В связи с этим реликты атлантической группы восточнее р. Енисея не встречаются. Виды восточно-азиатского происхождения были распространены и сохранились в качестве палеоарктических реликтов только в Восточной Сибири.

Проведенный географический анализ показывает, что 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 (*Polypodium lineare*, *Festuca extremiorientalis*, *Carex hancockiana*, *Circaea caulescens*, *Osmorhiza aristata*, *Galium paradoxum*) встречаются на Алтае.

Эти факты дают основание предполагать, что в миоцене и даже в плиоцене хотя и происходило расчленение однородной флоры Сибири на Западно-Сибирскую и Восточно-Сибирскую провинции, но между ними существовали активные флористические связи.

В видовом составе третичных неморальных реликтов Западной Сибири и Урала [Горчаковский П. Л., 1968] обнаруживаются весьма существенные отличия. Это противоречит предположению В. И. Баранова (1950) о существовании в миоцен-плиоцене урало-западносибирской провинции.

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. 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 (около 20%) позволяет считать, что в плейстоцене на территории южной Сибири весьма значительную роль играло автохтонное развитие флоры.

В условиях прогрессирующего похолодания происходило формирование более приспособленных к изменяющимся климатическим условиям сибирских рас. Исходным материалом для развития новых видов служили, видимо, в основном восточно-азиатские, в

меньшей степени — европейские, а отчасти и более древние виды, связанные своим происхождением с флорой древнего Средиземья.

Обращает на себя внимание концентрация неморальных реликтов — южно-сибирских эндемиков — на Алтае. В лесном поясе Алтая из 11 реликтов—эндемиков встречается 9. В Западном Саяне реликтов этой группы 7, в Горной Шории—4, в Восточном Саяне и Прибайкалье — по 3.

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 является, видимо, не только крупным рефугиумом третичной лесной флоры, но и основным центром ее автохтонного развития в третичное время.

V. НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕМОРАЛЬНЫХ РЕЛИКТОВ В ЮЖНОЙ СИБИРИ

1. ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ЛИПОВЫХ ЛЕСОВ В ГОРНОЙ ШОРИИ

Сезонное развитие травянистых представителей неморального комплекса находится в тесной взаимосвязи с сезонным развитием формации липового леса в целом. Сложные внутренние взаимоотношения между всеми компонентами этой формации отражены в ритме развития древесно-кустарникового и травянистого ярусов. С целью изучения сезонного развития липовых лесов в Горной Шории в течение ряда лет проводились фенологические наблюдения за липой и ее травянистыми спутниками.

Характерной биологической особенностью липы сибирской является короткий период вегетации по сравнению с другими местными древесными породами. Сроки прохождения фенологических фаз у этой породы зависят от метеорологических условий года. Начало распускания почек у липы происходит во II декаде мая, иногда затягивается до первых чисел июня. 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. Плодоносить липа сибирская начинает на открытых местах в возрасте 7—15 лет, в лесах со значительной сокнутостью крон—с 25 лет [Хлонов Ю. П., 1965]. Приблизительно в таком же возрасте наступает плодоношение у *Tilia cordata* в европейской части СССР [Гроздов Б. В., 1960].

Наблюдения над сезонным развитием липовых лесов показали, что цветение травянистых растений происходит здесь в несколько стадий. Феноспектр (рис. 49) позволяет выделить следующие стадии в развитии липовых лесов:

1) Ранневесенняя (первая половина мая). На липе и большинстве кустарников раскрываются почки. Основу травостоя и аспект создают эфемероиды, которые развиваются сразу после таяния снега. Большинство из них, закончив плодоношение,

отмирают уже в начале июня (*Anemone altaica*, *A. coerulea*, *Corydalis bracteata*, *Gagea granulosa*, *Erythronium sibiricum*).

Другие раннецветущие растения после плодоношения имеют длительный период вегетации (*Carex macroura*, *Viola uniflora*, *Adoxa moschatellina*, *Asarum europaeum*, *Myosotis krylovii*).

2) Весенне-летняя (середина мая — середина июня). Развиваются листья липы и других лиственных пород (березы, осины) и кустарников. Древесно-кустарниковый полог смыкается. Ранневесенние растения отцветают. Одни находятся в стадии вторичной вегетации, другие обсеменяются. 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*, *Ranonia anomala*, *Lathyrus gmelinii*, *Viola biflora*, а также значительного количества цветущих реликтовых видов: *Actaea spicata*, *Osmorhiza amurensis*, *Galium odoratum*, *Sanicula europaea*, *Stachys sylvatica*, *Geranium robertianum*.

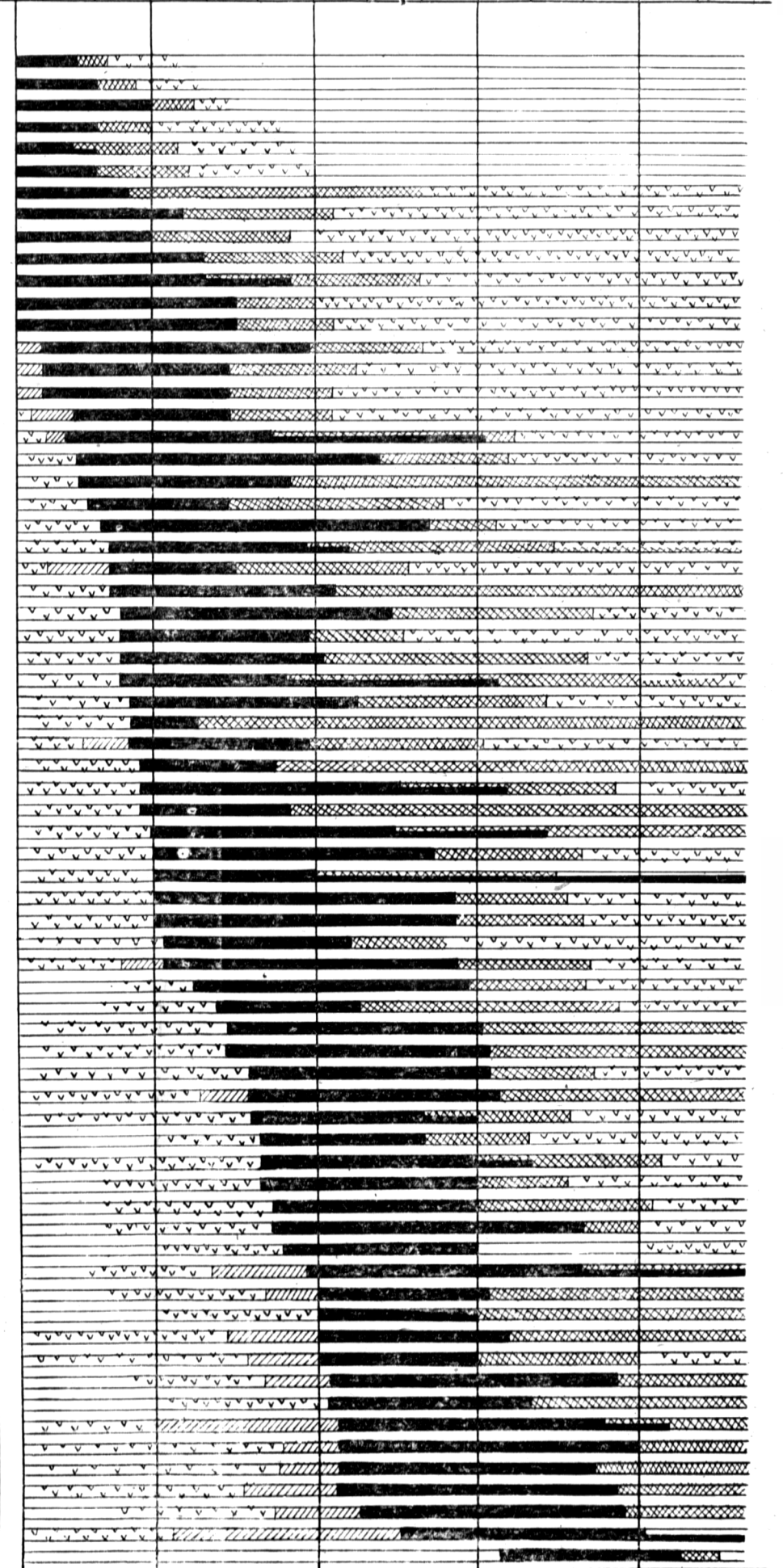
3) Летняя (середина июня — конец июня) — апогей цветения липового леса. Липа и большинство кустарников находятся в цветущем состоянии. Количество травянистых цветущих видов достигает почти 40. Характерно массовое цветение высокотравья. Папоротники (за исключением *Matteuccia struthiopteris*) обильно спороносят. Из третичных реликтов в цветущем состоянии находятся *Epilobium montanum*, *Festuca gigantea*, *F. altissima*, *Bromus benekenii*, *Brachypodium sylvaticum*, *Alfredia cernua*. Продолжают цветение, и одновременно плодоношение *Stachys sylvatica*, *Geranium robertianum*, плодоносят *Galium odoratum*, *Actaea spicata*, *Sanicula europaea*.

4) Летне-осенняя (начало августа — начало сентября). Количество цветущих видов падает до 11 (продолжают цвести 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) Позднеосенняя (сентябрь). Общий аспект зелено-желтый. Цветут лишь единичные виды разнотравья (*Senecio nemorensis*, *Solidago virgaurea*, *Geranium robertianum*). Зелеными остаются в основном реликтовые виды (*Galium odoratum*, *Asarum europaeum*, *Osmorhiza aristata*, *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum braunii*, *Myosotis krylovii*, *Aegopodium podagraria*, *Carex macroura*). У остальных видов надземные части желтеют и отмирают. У многих реликтов продолжается обсеменение.

5 10 V 20 30 10 20 30 10 VII 20 30 10 20 VIII 30 10 IX 20

- Anemone altaica*
- Gagea granulosa*
- Anemone coerulea*
- Cozidalis bracteata*
- Ranunculus monophyllus*
- Erythronium sibiricum*
- Daphne mezereum*
- Caltha palustris*
- Carex pediformis*
- Viola uniflora*
- Asarum europaeum*
- Adoxa moschatellina*
- Physoclaina physaloides*
- Myosotis keykoti*
- Euphorbia pilosa*
- Pulmonaria mollissima*
- Teucrium asiaticum*
- Stellaria burgeana*
- Majanthemum bifolium*
- Galium odoratum*
- Viola biflora*
- Chelidonium majus*
- Lathyrus omelini*
- Paeonia anomala*
- Yacis quadrifolia*
- Polemonium coeruleum*
- Oxalis acetosella*
- Milium effusum*
- Gezanium albiflorum*
- Antiscus aemula*
- Actaea spicata*
- Allium victorialis*
- Sanicula europaea*
- Lamium album*
- Osmorhiza aristata*
- Stachys sylvatica*
- Duplecium aureum*
- Gezanium robertianum*
- Gezanium lobelianum*
- Lilium mazlaon*
- Cisium heterophyllum*
- Chamaenerium angustifolium*
- Cicerea alpina*
- Thalictrum simplex*
- Heracleum dissectum*
- Pleurospermum ucalense*
- Urtica dioica*
- Epilobium montanum*
- Leopodium podagaria*
- Hypericum hirsutum*
- Mechanogelica decurrens*
- Gilipendula ulmaria*
- Calamagrostis lanqsdorfii*
- Crepis sibirica*
- Crepis lyzata*
- Senecio nemorensis*
- Dodeipodium sylvaticum*
- Beornus benekenii*
- Festuca gigantea*
- Festuca altissima*
- Actium tomentosum*
- Impatiens noli-tangere*
- Saussurea latifolia*
- Delphinium elatum*
- Aconitum excelsum*
- Alfedia cernua*
- Cacalia hastata*
- Solidago virgaurea*
- Aconitum volubile*



а ▽ б ■ в ■ з ■

Рис. 49. Фенологический спектр липового леса с участием пихты в Горной Шории: а — вегетация; б — бутонизация; в — цветение; з — плодоношение.

Как показывают наблюдения, травянистые реликтовые виды зависимости от сроков цветения могут быть подразделены на следующие группы:

1) ранневесенние (*Asarum europaeum*, *Myosotis krylovii*):

2) весенне-летние (*Galium odoratum*, *Actaea spicata*, *Sanicula nigropurpurea*, *Osmorhiza aristata*, *Stachys sylvatica*);

3) летние (*Epilobium montanum*, *Festuca altissima*, *F. gigantea*, *Bromus 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 два вида (*Asarum europaeum*, *Polystichum braunii*) являются зимне-зелеными, 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, показали, что развитие побегов у таких видов, как *Galium odoratum* и *Stachys sylvatica*, начинается в ноябре, то есть для них характерно подснежное развитие.

Galium odoratum относится к семейству мареновых (*Rubiaceae*), которое широко представлено в лесах тронической зоны. Виды этого семейства, сохранившиеся в современной флоре Сибири в качестве третичных реликтов, формировались, видимо, в условиях климата, не имеющего неблагоприятного периода для их развития. В условиях Сибири такие виды имеют вынужденный покой. К числу реликтов с вынужденным покоем, вероятно, относятся также *S. paradoxi* и *G. triflorum*.

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 (и видимо, в пределах всего черного пояса Алтае-Саян) возможно благодаря особым климатическим и почвенным условиям: раннему установлению мощного снегового покрова и непромерзанию почв в зимнее время.

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

Ритм и сезонное развитие растений лишайников Кузнецкого Алатау и средней полосы европейской части СССР, несмотря на значительные отличия, имеют ряд общих черт. Установлено [Ко-

жевников А. В., 1931], что в средней полосе европейской части СССР кривая цветения растений в этих лесах имеет два максимума: около 20 мая, когда освещенность составляет 90% от полной (листва деревьев и кустарников не распустилась), и в середине июня, когда цветут теневыносливые виды. Как отмечает Н. Н. Шамардина (1964), несмотря на общую близость экологических условий и даже постоянный флористический состав, широколиственные леса средней полосы СССР значительно отличаются друг от друга, образуя ряд хорошо выраженных ассоциаций, что отражается и на ритме их развития. Исследования Н. Н. Шамардиной показывают, что цветение растений под пологом сложившихся, ненарушенных ассоциаций начинается в апреле и имеет характер одновершинной кривой. Наибольшее количество цветущих видов там приходится на май (светлая фаза). Для этого периода характерными цветущими видами являются *Anemone ranunculoides*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Viola mirabilis*, *Corydalis halleri*, *Galium odoratum*, *Gagea lutea*.

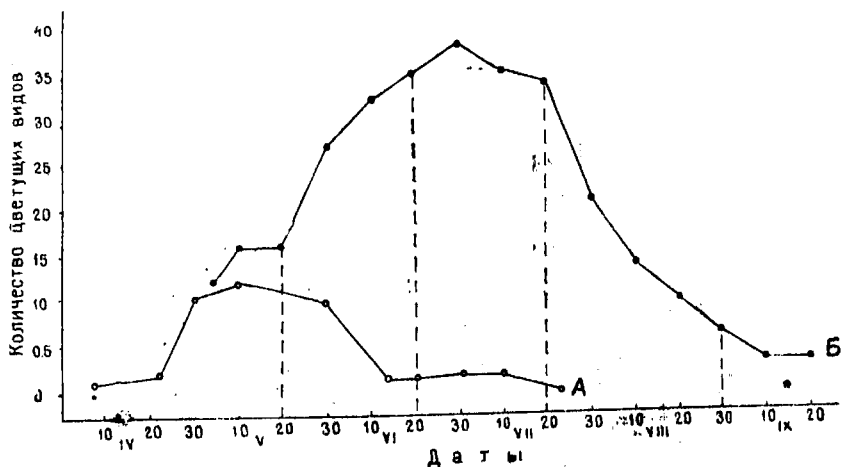


Рис. 50. Динамика цветения травянистых растений в липовых лесах: А — европейская часть СССР; Б — Горная Шория

Почти полное отсутствие бореальных видов в европейских широколиственных лесах приводит к тому, что в июне количество цветущих растений резко падает. Густой подлесок под ненарушенным пологом крон деревьев препятствует развитию неморальных видов, поэтому увеличения количества цветущих видов в июле не наблюдается. В июле цветут *Stachys sylvatica*, *Campanula latifolia*, *Campanula trachelium*.

Динамика цветения растений в липняках Горной Шории имеет также характер одновершинной кривой. Максимум цветущих видов приходится на июнь—июль. Падение кривой цветения в конце июля связано с окончанием срока вегетации большинства видов (рис. 50).

В отличие от ритма сезонного развития травянистых видов в европейских липняках, где максимум цветения наблюдается в мае и основными цветущими видами являются эфемероиды, максимум цветения травянистых видов в липняках Горной Шории приходится на середину июня—июль, основными цветущими видами являются лесные бореальные.

Особенности сезонного развития травянистых растений в липняках Горной Шории позволяют считать, что эти широколиственные леса несут черты типичной сибирской горной черневой тайги. Следовательно, под влиянием неблагоприятных условий в плейстоцене—голоцене происходила их определенная перестройка. Липняки, сохранившиеся в качестве реликтовой формации широколиственных лесов в Южной Сибири как по структуре, так и по ритму развития существенно отличаются от современных европейских липовых лесов.

2. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ НЕМОРАЛЬНЫХ РЕЛИКТОВ

В целях охраны реликтов неморальной флоры в естественных местообитаниях и для интродукции этих растений необходимо изучение способов возобновления их в современных условиях. Некоторые исследования по возобновлению неморальных реликтов проведены нами в липовом острове Горной Шории.

Единственным представителем неморальных реликтов из древесных пород в Горной Шории является липа сибирская—эдификатор островных липовых лесов.

По подсчетам исследователей, один экземпляр этого растения дает в среднем 200—500 г плодов, и только с отдельных деревьев в редкие урожайные годы собирают до 2,5 кг (рис. 51). Наши исследования по учету урожайности плодов липы сибирской в бассейне р. Малый Тешь в основном подтвердили эти данные и показали, что средний урожай плодов составляет от 200 до 600 г. Такая семенная продуктивность могла бы обеспечить ее довольно хорошее семенное возобновление, однако имеющиеся данные показывают, что семенным путем она размножается редко. Слабое семенное возобновление является результатом низкой всхожести семян.

В липовом лесу Горной Шории П. Н. Крылов (1891) на одном квадратном аршине (0,4 м²) насчитывал до 10 семян, но абсолютное большинство из них первого года жизни и лишь 2—3 двух- трехлетних. Некоторым исследователям [Ревердатто Л. Ф., 1925, Барнов В. И. и Смирнов М. Н., 1931; Грубов В. И., 1940] совсем не удалось обнаружить в Горной Шории подрост липы семенного происхождения. А. В. Кумина (1951), Г. В. Крылов (1957), Ю. П. Хлонов (1965) отмечали, что всходы липы в лесах Горной Шории встречаются, но в незначительном количест-

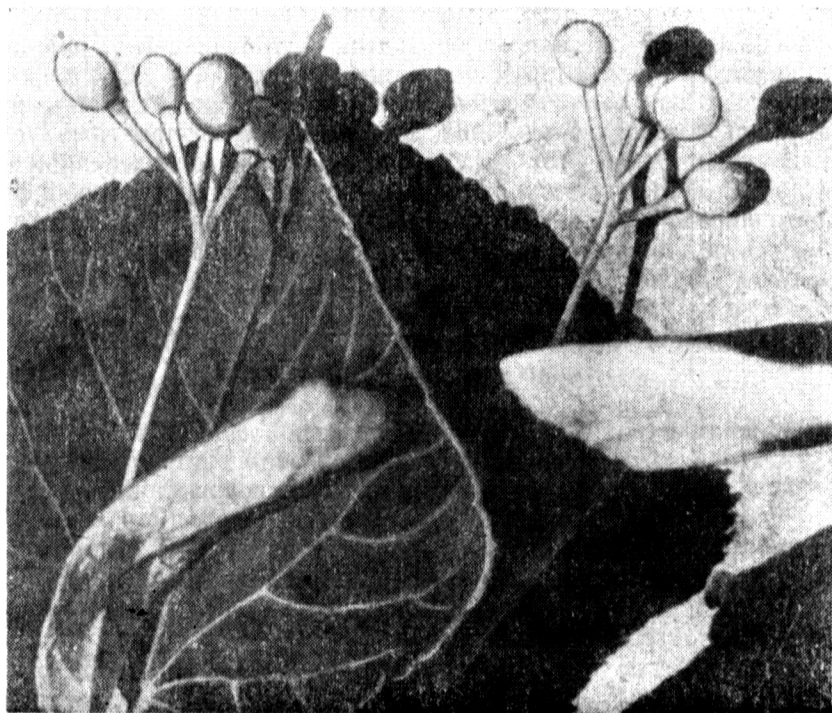


Рис. 51. Плоды липы сибирской (Кузедеевский липовый остров)

ве. А. В. Кумина малое количество всходов объясняла устройством плодов липы: из-за крыловидного придатка орешка при высоком травостое они почти не достигают поверхности почвы. Ю. П. Хлонов (1965) причинами слабого семенного возобновления липы считал недозревание орешков в условиях Сибири, недостаток света и грибковые поражения.

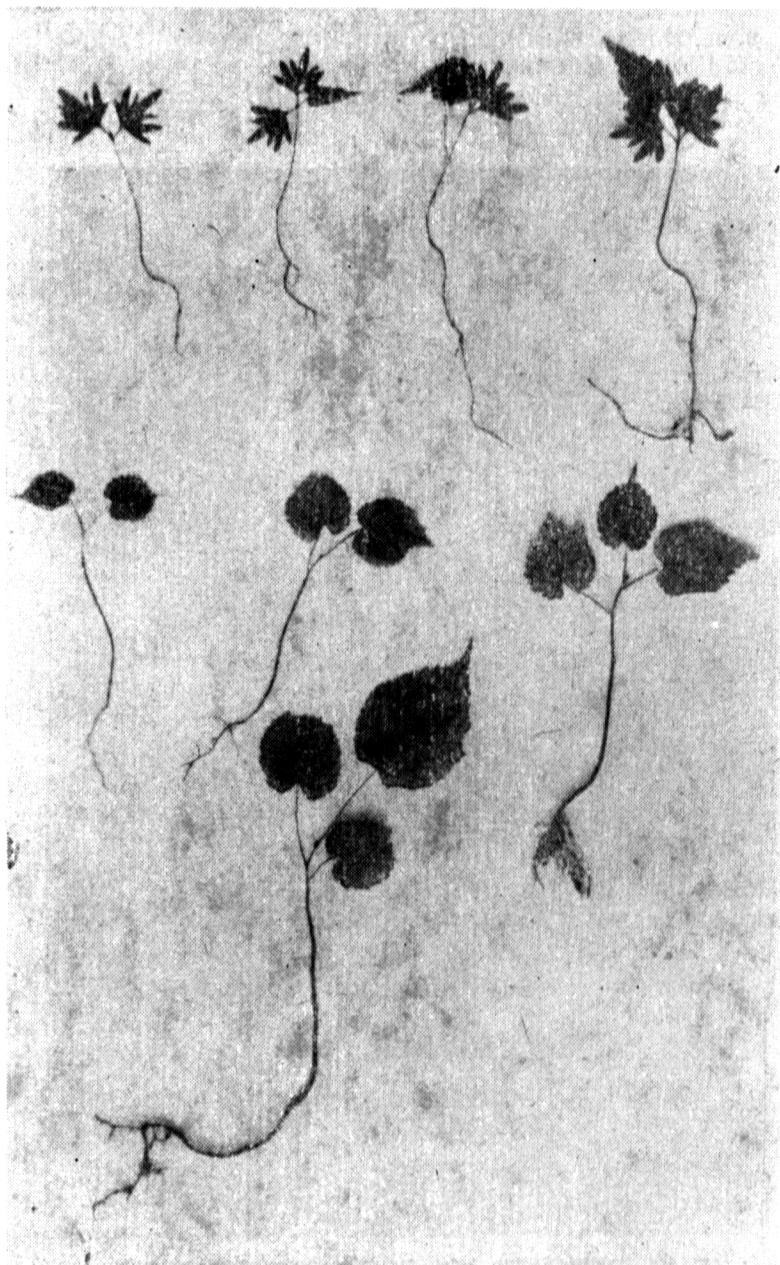


Рис. 52. Всходы и ювенильные особи липы сибирской в Горной Шории

Наши исследования в течение 10 лет показали, что всходы липы появляются ежегодно на всей территории ее обитания в Горной Шории. Обычно они очень редки — от одного до пяти всходов на 1 м², но в отдельные годы бывают обильными. В бассейне ручья Крестовного (правый приток р. Малый Тешь) в



Рис. 53. Размножение липы сибирской корневой порослью

1966 г. в липовом островке на 1 м² насчитывалось до 70 всходов, что объясняется высокой семенной продуктивностью липы в предшествующий год.

Всходы встречаются в основном на разрушенных стволах липы, в западинах со скоплением листовой подстилки, реже на открытых участках почвы (рис. 52).

Ювенильные экземпляры липы семенного происхождения почти полностью отсутствуют. На 2-м году жизни абсолютное большинство всходов погибает. По нашим данным, основная причина (в 95—100% случаев) гибели всходов липы—грибковые заболевания, возбудителями которых являются виды *Fusarium* и *Alternaria*, относящиеся к сапрофитам и полупаразитам. Можно было предположить, что они поселяются на погибающих или очень ослабленных по каким-то другим причинам всходах. Однако исследования показали, что орешки липы ко времени их созревания в основной массе уже поражены этими грибами. Видимо, большинство семян по этой причине не дает всходов, а развивающиеся всходы уже поражены болезнью, которая приводит к их массовой гибели. Таким образом, семенное возобновление липы в Горной Шории, и надо полагать в Сибири в целом, практически отсутствует. По данным Кузедеевского лесхоза за 1974 г., оно составляет лишь около 1%. Восстановление древостоя липы сибирской происходит эффективно за счет ее вегетативного размножения. В молодом возрасте липа размножается в основном отводками, в зрелом — корневой порослью (рис. 53).

Исследование размножения травянистых неморальных реликтов проводилось нами на примере 9 видов: *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Stachys sylvatica*, *Actaea spicata*, *Sanicula europaea*, *Osmorhiza aristata*, *Festuca altissima*, *Festuca gigantea*, *Geranium robertianum*. Наблюдения велись на учетных площадках (на 100 учетных площадках по 1 м²).

***Asarum europaeum* — копытень европейский**

Имеет длинные (до 1 м и более) ползучие корневища, интенсивно ветвящиеся во взрослом состоянии. Корневище образует 14—22 (реже менее) подземных побегов. Растет группами, редко отдельными особями. Вегетативное размножение копытня, как установила О. В. Смирнова (1968) и подтвердили наши исследования, начинается в генеративном периоде и представляет собой отделение кусков корневищ от материнского. Происходит вегетативное размножение довольно эффективно, образуются клоны (рис. 54).



Рис. 54. Группа особей копытня европейского вегетативного происхождения. Горная Шория

Истинную семенную продуктивность у копытня определить не удалось, поскольку большая часть семян его еще до созревания поедается муравьями. Исследованные нами коробочки большей частью оказывались пустыми или содержали недоразвитые семена.

Копытень относится к растениям, у которых при рассеивании семян зародыш остается недоразвитым и полностью развивается уже после отделения от материнского организма. Семена копытня дают всходы на вторую весну после их образования и в том случае, если зародыш достиг нормального развития. Большой частью, видимо, семена остаются нежизнеспособными, поскольку для полного развития зародыша необходимы условия, часто отсутствующие в Сибири.

Изучение популяции копытня европейского в различных ассоциациях липовых лесов и черневой тайги Горной Шории показало, что из 100 учетных площадок только на 21 были отмечены единичные всходы (см. табл. 6, рис. 55, 2).

Таким образом, копытень размножается в Сибири в основном вегетативным путем, семенное возобновление крайне незначительно. Следовательно, популяции его здесь [Работнов Т. А., 1950] следует считать регрессивными, а в липово-дубовых лесах европейской части СССР [Смирнова О. В., 1968] — нормальными (преобладают особи генеративного происхождения).

***Galium odoratum* — подмаренник душистый**

Имеет ползучее тонкошнуровидное сильно ветвящееся корневище, общая длина которого около 5 м, иногда более. От корневища развивается по 5—6 (реже до 20) надземных побегов. Вегетативное размножение происходит путем отделения частей корневища.

Семенное размножение у п. душистого практически отсутствует. Семена его имеют низкую всхожесть вследствие очень низкой энергии прорастания [Лубягина П. П., 1970]. Всходов и особой семенного происхождения нам не удалось обнаружить даже на тех участках, где обычно наблюдалось обильное плодоношение. Одна особь п. душистого образует в среднем 10—12 плодов с многочисленными семенами, которые до конца вегетационного периода остаются недоразвитыми.

Таким образом, популяция п. душистого в черневой тайге Горной Шории возобновляются только вегетативным способом. Интенсивное вегетативное размножение обеспечивает устойчивость и значительное обилие этого вида в современных ассоциациях липовых лесов и черневой тайги в Южной Сибири, следовательно, популяции его надо считать регрессивными; семенное размно-

жение этого вида подавлено и в европейской части СССР [Антонова Л. А., 1976].

Stachys sylvatica — чистец лесной

Корневище ползучее, шнуровидное, ветвящееся и укореняющееся в узлах, длина его достигает 2 м и более. Вегетативное размножение происходит путем отделения частей корневища, на которых развивается 1—3 генеративных побега, на каждом от 6 до 20 цветочных мутовок. Наибольшее количество цветков образуют растения, обитающие на открытых местах, значительно меньшее — растущие под пологом леса.

К концу вегетативного периода плоды (орешки) образуются только в нижних мутовках, цветение которых начинается раньше, верхние мутовки остаются в фазе цветения. Но и в нижних мутовках достигает зрелости лишь небольшая часть плодов, остальные остаются недоразвитыми.

Зрелые семена ч. лесного имеют высокую всхожесть, по данным Н. П. Лубягиной (1970), она достигает 90—95%. Однако малое количество вызревающих семян и слабая жизнеспособность всходов приводят к тому, что семенное размножение у ч. лесного играет незначительную роль. Размножается он в основном вегетативно, значит, популяции его следует считать регрессивными. Наиболее эффективное размножение ч. лесного наблюдается на вырубках, вдоль троп и дорог, где он образует клоны.

Actaea spicata — воронец колосистый

Имсет укороченное (3—13 см дл.) и утолщенное (4—5 см в диаметре) корневище, усаженное толстыми мочками, в верхней части многоглавое, имеющее несколько почек. Корневище образует от одного до нескольких сближенных побегов, не расчленяется и не дает начало новым особям. Воронец колосистый образует многочисленные плоды — черные глянцево-зеленые шаровидно-овальные ягоды, 8—10 мм длиной и 6—8 мм шириной, с мелкими семенами. Плоды сохраняются на материнском растении до глубокой осени, некоторые из них остаются недозревшими, значительное количество повреждают насекомые, на почву опадает лишь небольшой процент плодов с жизнеспособными семенами. Зародыш у семян воронца недоразвит, энергия прорастания очень низкая — 4—5%. Всходы его встречаются редко (рис. 55, 1). Таким образом, в. колосистый почти не размножается вегетативно и очень слабо размножается семенным путем, поэтому встречается с малым обилием (sol.). Растет единичными экземплярами, редко небольшими группами.

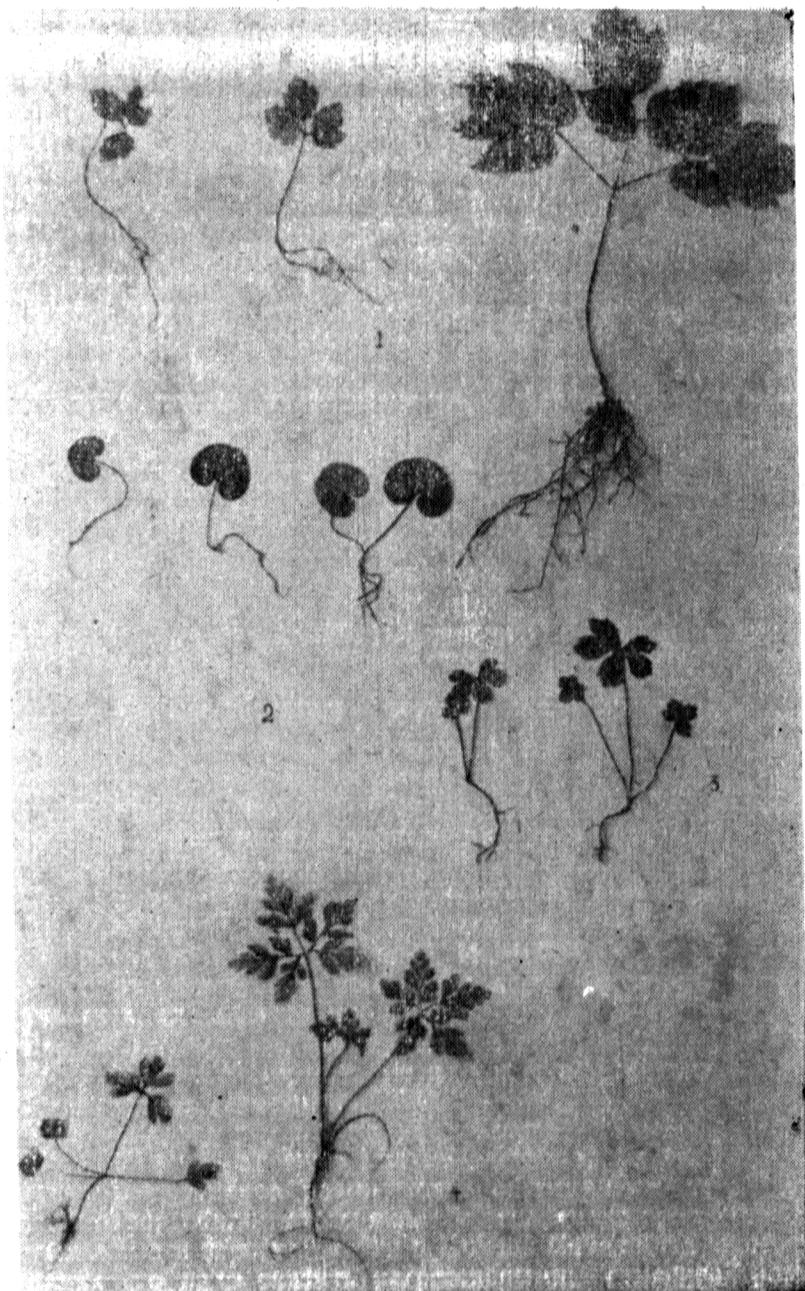


Рис. 55. Всходы и ювенильные растения воронца колосистого (1), копытня европейского (2), подлесника европейского (3), герани Роберта (4)

Sanicula europaea — подлесник европейский

Корневище этого вида несколько утолщенное, косо вниз наклоненное, до 1 см толщины и 3—3,5 см (редко до 14 см) длины. На корневище формируется обычно один побег, который образуется взамен отмершего в конце вегетационного периода. Образует плоды как в ассоциациях лиственного леса, так и черневой тайги. Вегетативное размножение его не наблюдается. Плоды подлесника (двусемянки) округлые, легкие, покрыты многочисленными шипиками, разносятся ветром, животными. К концу вегетационного периода значительная их часть остается недоразвитой, хотя цветение этого вида заканчивается в июне. Семена имеют низкую энергию прорастания — 4—4,5%. Как показывают наблюдения, всходы подлесника встречаются редко (рис. 55, 2), не выдерживают конкуренции со стороны других видов, так как встречаются только на наиболее разреженных и осветленных местах в непосредственной близости особей того же вида. Таким образом, подлесник европейский не размножается вегетативным путем, а лишь восстанавливается за счет корневища и очень слабо размножается семенами.

Osmorhiza aristata — осмориза остистая

Имеет утолщенное корневище длиной 7—8 см, которое несет 3—4 почки. От корневища образуется 1—2 надземных побега. Вегетативного размножения не наблюдается. Плодоносит как под пологом лиственных лесов, так и в черневой тайге (рис. 56). Количество плодов на одном растении в среднем 25—30, иногда до 70. Однако не все они к концу вегетационного периода нормально вызревают, часть из них остается недоразвитыми. Серповидные, покрытые крючковидными шипиками плоды осморизы могут легко разноситься животными. Всхожесть семян низкая — 4—5%, всходы встречаются редко и обычно лишь вблизи взрослых особей. Вид этот размножается только семенным путем, причем эффективность семенного размножения очень низкая.

Festuca altissima — овсяница высокая

Имеет укороченное корневище, образующее по 2—3 (редко больше) надземных побега. Вегетативное размножение почти отсутствует. Один генеративный побег овсяницы высокой образует 50—70 зерновок, прорастающих на следующий год после созревания. Всхожесть семян высокая — до 90—95%, однако всходы отличаются слабой жизнеспособностью, большинство из них погибает вскоре после появления. Несколько большую жизнеспособность обнаруживают всходы этого вида в лиственных лесах, где



Рис. 56. Осмориза остистая в фазе плодоношения (Кузедеевский липовый остров)

передко встречаются (сор_1). В черневой тайге всходы этого вида очень редки (sol.).

***Festuca gigantea* — овсяница гигантская**

Корневище укороченное. Вегетативного размножения не наблюдается. В липовых лесах и черневой тайге один генеративный побег образует в среднем 45—60 зерновок, но значительная часть их не вызревает. Всходы о. гигантской в лесах встречаются редко, обилие этого вида всегда незначительно. Только на открытых участках (на вырубках, по окраинам лесов) о. гигантская отличается высокой продуктивностью — один генеративный побег ее дает от 150 до 230 зерновок, основная масса которых вызревает к концу вегетационного периода. Зерновки этого вида имеют высокую энергию прорастания — 90—95%. На открытых участках встречаются довольно многочисленные всходы о. гигантской. В этих условиях она хорошо размножается и достигает (в отличие от большинства реликтов) значительного обилия (сор_1 , сор_2). Таким образом, о. гигантская имеет нормальные популяции, но только в определенных условиях — на освещенных участках среди липового леса или черневой тайги.

***Geranium robertianum* — герань Роберта**

Имеет тонкие горизонтально стелющиеся корневища до 35 см длиной, которые, однако, почти не образуют почек возобновления. Вегетативное размножение отсутствует.

Г. Роберта ежегодно образует плоды, большинство которых вызревает. Определить семенную продуктивность у этого растения очень трудно в связи с тем, что период цветения у него длительный (с конца мая до конца сентября), а семена по мере созревания рассеиваются. Семена мелкие, легкие, хорошо разносятся ветром. Всхожесть семян [Лубягина Н. П., 1970] высокая — 90—95%. Многочисленные всходы встречаются в липняках (sp. , иногда сор_1), но за их пределами всходы единичны и взрослые растения встречаются редко. Благоприятные условия для размножения герань Роберта находит только в липовых лесах.

Проведенные исследования показывают, что большинство реликтов третичных широколиственных лесов, сохранившихся в черевом подпоясе Алтае-Саянской области, размножаются семенным путем очень слабо. Исключения составляют отдельные виды, но лишь в условиях наиболее благоприятных местообитаний. По способности к вегетативному размножению травянистые неморальные реликты можно подразделить на 2 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.

Виды первой группы имеют в основном длинные стелющиеся корневища с многочисленными почками возобновления, располагающиеся поверхностно, в лесной подстилке. Поверхностное расположение корневищ свойственно многим травянистым растениям европейских широколиственных лесов [Горчаковский П. Л., 1968].

Существование этих видов возможно только в районах с непромерзающими почвами. К группе видов, у которых корневища развиваются в основном в подстилке, не проникая глубоко в почву, относятся *Galium odoratum*, *Asarum europaeum*, *Brunnera sibirica*, *Stachys sylvatica*, *Myosotis krylovii* и некоторые другие. Все они эффективно размножаются вегетативным способом.

Проведенные исследования показывают, что неморальные реликты, у которых хорошо выражена способность к вегетативному

Таблица 6

Коэффициент встречаемости и численность популяций неморальных реликтов в липовых лесах Горной Шории (среднее по 100 пробным делянкам площадью в 1 м²)

Вид	Коэффициент встречаемости взрослых особей	Кол-во взросл. особей	Коэфф. встреч. входов	Кол-во входов
<i>Asarum europaeum</i>	92	22	21	3
<i>Galium odoratum</i>	87	23	—	—
<i>Myosotis krylovii</i>	37	21	—	—
<i>Geranium robertianum</i>	20	3	16	12
<i>Sanicula europaea</i>	19	9	9	16
<i>Polystichum braunii</i>	12	1	—	—
<i>Festuca altissima</i>	11	2	—	—
<i>Dryopteris filix-mas</i>	6	1	—	—
<i>Festuca gigantea</i>	5	1	—	—
<i>Actaea spicata</i>	5	2	2	3
<i>Osmorhiza amurensis</i>	5	2	3	3
<i>Stachys sylvatica</i>	4	2	—	—
<i>Epilobium montanum</i>	3	1	—	—
<i>Alfredia cernua</i>	2	1	—	—

размножению, характеризуется значительной численностью популяций и высоким коэффициентом встречаемости (см. табл. 6). Вегетативное размножение у них компенсирует слабое семенное воспроизводство. Однако переход к вегетативному размножению характеризует популяции этих видов как регрессивные. Популяции таких видов, как копытень европейский, подмаренник душистый, в дубравах европейской части СССР [Смирнова О. В., 1968] являются процветающими, они восстанавливаются в основном семенным путем и образуют густые заросли, в которых нередко полностью отсутствуют сопутствующие виды. Только при старении этих популяций наблюдается появление в них большого количества сопутствующих видов. В липняках и черневой тайге Горной Шории не встречается ассоциаций с доминированием в травяном покрове одного какого-то реликтового вида. Отдельные неморальные реликты, достигающие за счет вегетативного размножения значительного обилия, относятся только к числу содоминантов. 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*, *Campanula trachelium*, *Epilobium montanum*, *Osmorhiza aristata*, *Alfredia cernea*, а также в качестве исключения герань Роберта, имеющая длинные, стелющиеся корневища, которые образуют отдельные почки возобновления, дающие начало нескольким надземным побегам взамен отмерших.

Виды неморальных реликтов, у которых слабо выражена или совсем не выражена способность к вегетативному размножению, имеют, как правило, низкий коэффициент встречаемости и низкую численность популяций. Как показывает изучение особенностей размножения травянистых представителей флоры широколиственных лесов в черневом подножье Сибири, популяции этих видов здесь носят регрессивный характер, что подтверждает их реликтовую природу.

Познание биологии реликтов проливает некоторый свет на их происхождение и дает полезную информацию для решения вопросов об источниках и путях формирования флор на территории Сибири в прошлые геологические эпохи, а также и в современный период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Палеоботанические данные убедительно доказывают, что в раннетретичное время на территории Урала и всей Южной Сибири были широко распространены листопадно-широколиственные леса. Однородная в палеогене растительность на обширных пространствах Урала и Южной Сибири в миоцене стала дифференцироваться на уральскую, западно-сибирскую и восточно-сибирскую провинции.

К концу неогена в связи с прогрессирующим ухудшением климатических условий листопадно-широколиственные леса вытесняются хвойными, которые включали элементы широколиственных лесов. Еще более неблагоприятные условия для существования видов неморальной флоры создавались во время плейстоценовых оледенений. Однако даже в эпоху максимального оледенения умеренно-широколиственные породы (липа, вяз) и их травянистые спутники сохранялись на территории Сибири в составе горной черневой тайги.

Исследованиями геоморфологов установлено, что плейстоценовые оледенения в Южной Сибири (даже максимальное) носили горно-долинный характер, охватывали верхние пояса гор, в то время как среднегорные и низкогорные районы Алтае-Саянской системы не испытывали существенных климатических изменений. В этих районах продолжала развиваться черневая тайга, близость которой к третичным широколиственным лесам отмечал П. Н. Крылов. Во время климатического оптимума голоцена (6—5,5 тысяч лет тому назад) [Волкова В. С. и Белова В. А., 1980] виды неморальной флоры (липа сибирская, виды дуба и вяза) получили значительное распространение на территории Южной Сибири, но лесообразующей роли не играли. Наступившее вслед за оптимумом ухудшение климатических условий в голоцене привело к сокращению распространения в Сибири видов третичной лесной флоры, а затем полному исчезновению большинства из них.

Ботанико-географические исследования показывают, что ряд видов третичной неморальной флоры и даже фрагменты растительности — липовый лес с его травянистыми спутниками — сохранились в Южной Сибири до настоящего времени в качестве реликтов.

Неморальные реликты распространены в пределах горно-лесного пояса преимущественно черногого подпояса Алтае-Саянской горной системы. Большинство из них сосредоточено в рефугиумах, которые находятся в Горной Шории, Северо-Восточном и Юго-Западном Алтае, Западном и Восточном Саянах и в Прибайкалье (Хамар-Дабан).

Черневая тайга существует в условиях повышенной влажности (значительное количество осадков, таяние ледников), довольно высокой среднегодовой температуры и мощного снегового покрова в зимнее время (почва здесь не промерзает). Все это обеспечивает довольно благоприятную обстановку для сохранения в своем составе элементов флоры широколиственных лесов.

Обедненный рефугиум неморальных реликтов имеется в Приуральской части Западно-Сибирской равнины. Эта территория, как предполагает П. Л. Горчаковский (1962), не была затронута плейстоценовыми оледенениями, климат здесь отличается повышенной влажностью.

Лишь единичные местонахождения реликтов третичной лесной флоры известны вне рефугиумов в таежных лесах южной части Томской области, предгорных лесах Минусинской котловины, в горных лесах Забайкалья.

Проведенные исследования позволяют считать, что в составе современной флоры Южной Сибири сохранилось не менее 57 видов реликтов третичных широколиственных лесов разного возраста и происхождения (мы не принимали во внимание виды, которые не обнаруживают ценогической связи с лесами — *Tara sibirica*, *Menispermum dahuricum* и некоторые другие).

Наиболее древний возраст и широкий голарктический ареал имеют папоротники, обнаруживающие как восточно-азиатские, так и европейские генетические связи. Большинство реликтов широколиственных лесов — виды цветковых растений восточно-азиатского и европейского происхождения, более молодые, чем папоротники, но различного возраста. Эндемичные южно-сибирские растения (наиболее молодые) происходят в основном от восточно-азиатских и частично европейских неморальных видов.

Изучение распространения неморальных реликтов на территории Южной Сибири не дает основания согласиться с мнением М. М. Ильина (1941) о том, что р. Енисей служила рубежом про-

движения неморальных европейских видов на восток, равно как и восточно-азиатских на запад. Современное распространение неморальных реликтов в Южной Сибири позволяет предполагать, что, начиная с миоцена, происходила дифференциация однообратной лесной флоры, занимающей пространство от Урала до Дальнего Востока на уральскую, западно-сибирскую и восточно-сибирскую провинции, между которыми, однако, продолжался довольно интенсивный флористический обмен.

Высокий процент эндемичных южно-сибирских видов в группе неморальных реликтов (20%) свидетельствует о том, что в формировании неогеновой флоры Сибири значительную роль играло ее автохтонное развитие.

Концентрация неморальных реликтов, имеющих эндемичный южно-сибирский ареал, на Алтае дает основание предполагать, что низкогорный пояс Алтая представлял собой в неогене основной центр автохтонного развития южно-сибирской лесной флоры. Виды третичных широколиственных лесов отличались по своим адаптивным возможностям. Деревянистые виды, кроме липы и отчасти вяза, полностью вымерли, травянистые же оказались значительно адаптивнее [Тахтаджян А. Л., 1966], хотя и не в равной степени. Большинство из них сохранилось только в рефугиумах, в горных черневых лесах. Некоторые расселились в кедровых лесах, в равнинной тайге и даже в березовых лесах и на выходах известняков. А отдельные виды, несомненно относящиеся к широколиственной лесной флоре (например, *Cruciata krylovii*, *Anemone altaica* и др.), оказались настолько высокопластичными, что вышли из реликтового состояния, хорошо адаптировались к современным условиям существования в Южной Сибири, расширяют свой ареал, осваивают разнообразные местообитания.

Комплекс третичных неморальных реликтов в Южной Сибири, наиболее полно сохранившийся в черневой тайге Горной Шории, представляет собой своеобразную эколого-генетическую группу, отличающуюся устойчивостью морфологических признаков в пределах всего ареала.

Реликтовые растения имеют большую научную ценность как достоверный источник информации о растительном покрове прошлых геологических эпох и представляют интерес для поисковых фитохимических исследований. Важнейшим условием сохранения реликтов является сохранение ценозов, в составе которых эти виды существуют в данное время, для чего в Южной Сибири необходима охрана эталонных участков черневой тайги в лесном поясе Алтае-Саянской горной системы, наиболее богатых реликтами.

Особую ценность как реликтовый ценоз представляет «липовый остров» в Горной Шории. Не только хозяйственная деятельность на территории липового острова, но и вырубка окружающей его черневой тайги может привести к обеднению и даже полному уничтожению этого уникального памятника природы, представляющего научный интерес. Целесообразна организация на его территории заповедника.

Одним из надежных путей сохранения реликтов является их интродукция в ботанических садах. Освоение в культуре всего комплекса реликтов и изучение их биологии позволит не только сохранить эти ценные для науки растения, но и глубже познать возможности их адаптации.

ЛИТЕРАТУРА

Адаменко О. М., Девяткин Е. В., Стрелков С. А. Алтай.— В кн.: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Алтае-Саянская горная область. М.: Наука, 1969, с. 54—119.

Антонова Л. А. Антэкология растений широколиственного леса.— В кн.: Экология опыления. Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1976, вып. 2, с. 30—63.

Атлас миоценовых споропыльцевых комплексов различных районов СССР.— М., 1956.— 461 с.

Баранов В. И. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде.— В кн.: Ученые записки Казанского ун-та, 1950, т. 110, кн. 6.— 233 с.

Баранов В. И. Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР.— М., 1959.— 230 с.

Баранов В. И. и Смирнов М. Н. Пихтовая тайга на предгорьях Алтая.— Пермь, 1931.— 96 с.

Бардунов Л. В. Третичные реликты во флоре мхов Прибайкалья.— В кн.: Научные чтения памяти М. Г. Попова. Иркутск, 1963, с. 48—81.

Бессоненко Э. Л. Материалы к палеоботанической характеристике кошагачской и турыкской свит Чуйской впадины Юго-Восточного Алтая.— В кн.: Западно-Сибирское Геол. Управление, отчет, 1962.

Блузманас И. Э., Золотухин Н. И., Кузнецов Н. П. О двух реликтовых растениях — *Galium paradoxum* Maxim. (Rubiaceae), *Carpesium triste* Maxim. (Asteraceae) на Алтае.— Ботанич. журн., 1979, т. 64, № 5, с. 756—757.

Борисов А. А. Климаты СССР.— М.: 1948.— 244 с.

Букреева Г. Ф. К вопросу об эволюции растительности северо-восточной Барабы и Новосибирского Приобья в неоген-четвертичное время (по данным споро-пыльцевого анализа).— В кн.: Основные проблемы изучения четверт. периода (к VII конференции ИИКВА в США). М., 1965, с. 355—364.

Буров В. П. Рельеф юго-запада Кузнецкого Алатау и этапы его формирования.— Уч. зап. Томского ун-та, 1960, вып. 36, с. 139—143.

Буторина Т. Н. и Нащокин В. Д. Лица сибирская в заповеднике «Столбы», 1958, вып. 11, с. 152—167.

Васильев И. В. Новые данные о липе в окрестностях г. Красноярск.— Бот. журн., 1953, т. 38, вып. 5, с. 737—742.

Водопьянова Н. В. Лишайники липового острова на Кузнецком Алатау.— Изв. Сиб. Отд. АН СССР, серия биол., 1970, вып. 1, № 5, с. 56—59.

Волкова В. С. Колебания климата в истории формирования растительности в плиоцен-четвертичное время в Западной Сибири по данным палинологии.— В кн.: Палинология Сибири. М., 1966, с. 15—29.

Волкова В. С. Верхнеплиоценовые и нижнечетвертичные отложения юга Западной Сибири. — Тр./ин-т геологии и геофизики СО АН СССР, 1971, вып. 135, с. 61—93.

Волкова В. С., Белова В. А. О роли широколиственных пород в растительности голоцена Сибири. — В кн.: Палеопалинология Сибири. М.: Наука, 1980, с. 112—117.

Волкова В. С., Панова Л. А. Палинологическая характеристика неогеновых отложений Западно-Сибирской равнины. — В кн.: Палинология кайнозой в Сибири. Новосибирск: Наука, 1975, вып. 245, с. 34—54.

Ворошилов В. П. Флора советского Дальнего Востока. — М.: Наука, 1966. — 478 с.

Воскресенский С. С. Геоморфология Сибири. — М.: Изд-во МГУ, 1962. — 347 с.

Вульф *Е. В. Понятие о реликте в ботанической географии. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М., 1941, вып. 1, с. 28—56. 56.

Геология СССР. Западная Сибирь. Геологическое описание. Т. 14, ч. 1. — М., 1967. — 664 с.

Герасимов И. П., Марков К. К. Совещание по истории флоры СССР при Ботаническом институте АН СССР. — В кн.: Проблемы физической географии, 1939, т. 7, с. 123—127.

Гитерман Р. Е., Голубева Л. В., Заклинская Е. Д., Коренева Е. В., Матвеева О. В., Скиба Л. А. Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене. — М.: Изд-во АН СССР, 1968. — 271 с.

Горбунов М. Г. О новом местонахождении третичной флоры на реке Тым. — Уч. зап. Томск. ун-та, 1947, № 7, с. 44—55.

Горчаковский П. Л. История растительности Урала в плейстоцене и голоцене в свете изучения реликтовых элементов флоры. — В кн.: Тезисы докладов съезду Всес. бот. об-ва. Л., 1957, с. 11—14.

Горчаковский П. Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1963, вып. 4, с. 285—374.

Горчаковский П. Л. Границы распространения вяза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.) на Урале и реликтовый фрагмент его ареала в Западной Сибири. — В кн.: Проблемы ботаники, 1962, т. 6, с. 27—38.

Горчаковский П. Л. Реликтовые местонахождения липы мелколистной в лесостепи Tobol-Ишимского междуречья и гезисе сибирского крыла ее ареала. — Ботанич. журн., 1964, т. 49, № 1, с. 7—20.

Горчаковский П. Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. — Свердловск, 1968. — 207 с.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. — Свердловск: Изд-во Уральск. филиала АН СССР, 1969. — 283 с.

Горчаковский П. Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. — М., 1972. — 146 с.

Гричук В. П. К стратиграфии четвертичных отложений южной части Западно-Сибирской низменности. — Тр. межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Сибири. Ленинград, 1957, с. 454—461.

Гричук М. П. Основные черты изменения растительного покрова Сибири в течение четверт. периода (К VI конгрессу ИЛКВА в Польше). М., 1967, с. 189—206.

Гроздов Б. В. Дендрология. — М. — Л., 1960. — 356 с.

Грубов В. И. О современном состоянии липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау. — Советская ботаника, 1940, № 1, с. 84—85.

- Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики — Тр. Монг. Комиссии. М.—Л., 1955, с. 307.
- Гудощников С. В. Познание природы черневой тайги на основе анализа ее биофлоры: — Бот. журн., 1978, т. 63, № 1, с. 11—19.
- Гудощников С. В. К вопросу о реликтах у мхов. — В кн.: Черневая тайга и проблема реликтов. Томск, 1979, с. 29—36.
- Девяткин Е. В. Основные вопросы новейшей тектоники Юго-Восточного Алтая. — В кн.: Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода, М., 1962, № 27, с. 72—85.
- Дорофеев П. И. Третичные флоры Западной Сибири. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 345 с.
- Дорофеев П. И. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований: Автореф. дис. докт. биол. наук. — Л., 1964. — 43 с.
- Дубинкин С. Ф. К вопросу о пещерах Алтая. — Вестник Зап.-Сиб. геологич. управления, 1940, вып. 2, с. 36—41.
- Епова Н. А. Реликты широколиственных лесов во флоре Хамар-Дабана. — Изв. биол.-геогр. НИИ. Иркутск, 1956, т. 16, вып. 1—4, с. 25—61.
- Епова Н. А. Материалы по характеристике пихтовой тайги Хамар-Дабана. — Бюл. кратких научных сообщений. Иркутск, 1957.
- Епова Н. А. К истории растительности Хамар-Дабана. — В кн.: Научные чтения памяти М. Г. Попова. Новосибирск, 1960, с. 45—66.
- Ефимцев Н. А. О характере и количестве оледенений Горного Алтая и Саян. — В кн.: Вопросы геологии антропогена (К VI конгрессу ИИКВА в Польше). М., 1961, с. 175—187.
- Зальцман И. Г. Стратиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Кулундинской степи: Автореф. дис. канд. геол.-мин. наук. — Новосибирск, 1965. — 22 с.
- Зауер В. В., Зубаков В. А. Палинологическое обоснование расчленения четвертичных отложений Осиновского района долины реки Енисей. — ДАН, 1958, 120, № 1, с. 162—165.
- Игошина К. П. Остатки широколиственных ценозов среди пихтовой еловой тайги Ср. Урала. — Бот. журн., 1943, т. 28, № 4, с. 144—154.
- Ильин М. М. Обзор родов *Alfredia* Cass., *Olgea* Pilg. — Л., 1924. — 35 с.
- Ильин М. М. О липе в окрестностях Красноярска. Бот. журн., 1934, т. 19, № 4, с. 385—392.
- Ильин М. М. Реликтовые элементы широколиственных лесов во флоре Сибири и их возможное происхождение. — Сов. ботаника, 1938, № 2, с. 54—55.
- Ильин М. М. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.—Л., 1941, т. 1, с. 257—292.
- Караваев М. П. Конспект флоры Якутии. — М.—Л., 1958. — 189 с.
- Кашменская О. В. О связях основных черт тектонического и морфо-структурного развития Алтае-Саянской горной области. — В кн.: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Алтае-Саянская горная обл. М.: Наука, 1969, с. 9—14.
- Кашменская О. В., Казакевич Ю. П., Шварева З. П. Кузнецкое нагорье. — В кн.: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Алтае-Саянская горная обл. М.: Наука, 1969, с. 204—235.
- Келлер Б. А. По долинам и горам Алтая. — Тр. почв.-ботанич. экспедиции 1910 г. — Петербург, 1914. — 25 с.
- Киселева А. А. Неморальные реликты во флоре южного побережья озера Байкал. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 11, с. 1647—1656.
- Клевенская И. Л., Наплекова Н. Н., Гантимурова П. И. Микрофлора почв Западной Сибири. — Новосибирск: Наука, 1970. — 220 с.

Клеопов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Л., 1941, т. 1, с. 183—256.

Кожевников А. В. О перезимовке и ритме развития весенних растений липового леса. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1931, т. 45, вып. 1—2, с. 79—101.

Колокольников Л. Б. О распространении липы и некоторых новых растениях Кузнецкого Алатау. — Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, Томск. ун-т, 1941, вып. 5, с. 8.

Корнилова В. С. Очерк истории флоры и растительности Казахстана. — В кн.: Растительный покров Казахстана, 1966, т. 1, с. 37—190.

Котухов Ю. А. Вегетативное размножение двух видов щитовника. — Бюл. Главн. Бот. сада, 1966, вып. 63, с. 95—100.

Крапивкина Э. Д. Новый представитель реликтовой флоры Кузнецкого Алатау. — Материалы к представлению VIII научной конференции. Новокузнецк, 1967, с. 40—44.

Крапивкина Э. Д. К вопросу о сезонном развитии липняков Горной Шории. — Материалы конференции «Проблемы комплексного изучения географич. р-на и методики красневдческой работы в школе», секция биол. Новокузнецк, 1970, с. 26—30.

Крапивкина Э. Д. Современное состояние и задачи охраны неморальных реликтов Кузнецкого Алатау. — В кн.: Национальное использование и охрана живой природы Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1971, с. 62—64.

Крапивкина Э. Д. Черневая тайга Кузнецкого Алатау и Горной Шории — уникальный рефугиум третичных неморальных реликтов в Сибири. — В кн.: Природа Кузбасса. Новокузнецк, 1973, с. 92—103.

Крапивкина Э. Д. К изучению третичных реликтов черневой тайги Кузнецкого Алатау. — Изв. Томск. отд. ВБО, 1973, т. 6, с. 80—84.

Крапивкина Э. Д. Некоторые особенности размножения неморальных реликтов черневой тайги Горной Шории. — В кн.: Черневая тайга и проблема реликтов. Томск, 1975, с. 68—75.

Красноборов И. М. Интересные флористические находки в южной части Красноярского края. — Красноярск, 1965, с. 2—13.

Красноборов И. М. Полиплоидия и генезис флоры высокогорий Западного Саяна. — В кн.: Растительные богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1976, с. 56—68.

Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеографии плейстоцена. — Советская ботаника, 1937, № 4, с. 16—45.

Криштофович А. Н. Палеоботаника. — М.: Наука, 1957. — 646 с.

Крылов Г. В. Фитоценогическая схема групп типов леса на экологической основе. — В кн.: Академику Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М. — Л., 1956, с. 330—339.

Крылов Г. В. Основные этапы истории формирования лесной растительности в Западной Сибири. — Тезисы докл. делегатского съезда Всесоюзного Ботанического общества, 1957, вып. 3, с. 27—30.

Крылов Г. В. Направление улучшения использования лесных ресурсов и ведения лесного хозяйства Западной Сибири в зонально-типологическом разрезе. — Тр. по лесному хозяйству Сибири, 1958, вып. 4, с. 35—51.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. — М., 1961. — 253 с.

Крылов П. Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. — Томск, 1891. — 40 с.

Крылов П. Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения. — Томск, 1898. — 15 с.

- Крылов П. П. Краткий очерк флоры Томской губернии и Алтая. — Томск, 1902. — 24 с.
- Кузнецов С. С. Геология СССР. — М.: Наука, 1968. — 439 с.
- Куминова А. В. Весенняя фаза развития липового острова Кузнецкого Алатау. — Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР, сер. биол., 1949, т. 3, вып. 1, с. 11—18.
- Куминова А. В. Растительность Кемеровской области. — Новосибирск, 1950. — 167 с.
- Куминова А. В. К современному состоянию липового острова в Кузнецком Алатау. — Тр./ Томск. ун-т, 1951, т. 116, с. 181—186.
- Куминова А. В. Телецкий рефугиум третичной растительности. — Изв. Вост.-Сиб. филиала АН СССР, 1957, т. 2.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. — Новосибирск: Изд-во Сиб. отд. АН СССР, 1960. — 450 с.
- Куминова А. В. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. — Л., 1963, вып. 4, с. 438—461.
- Куминова А. В. Характерные черты Алтае-Саянской геоботанической области. — Изв. Томск. отд. ВБО, 1973, т. 6, с. 23—34.
- Лавренко Е. М. Лесные реликтовые центры между Карпатами и Алтаем. — Журн. Русск. бот. об-ва, 1930, т. 15, № 4, с. 351—363.
- Лавренко Е. М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. — В кн.: Растительность СССР. М., 1938, с. 235—293.
- Лубягина Н. П. Некоторые вопросы прорастания семян травянистых растений черневой тайги Кузнецкого Алатау. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. Новосибирск, 1970, вып. 2, № 10, с. 134—135.
- Лунгерсгаузен Г. Ф. и Раковец О. А. О границе третичной и четвертичной системы на Горном Алтае. — Материалы Всесоюзн. совещания по изучению четвертичного периода. М., 1961, т. 3, с. 205—211.
- Мартыненко М. А. О новом для Алтая папоротнике *Dryopteris oreopteris* (Ehrh.) Maxon. — Тр. Ленинградского об-ва естествоиспытателей, 1939, т. 67, вып. 3, с. 96—105.
- Машуков Д. А. Описание лесов Кольвано-Воскресенских горных заводов. Лесной журн. Изд-во Вольноэкономического об-ва, 1851, т. 2, кн. 10. — 16 с.
- Назимова Д. И. Типы леса северной части Западного Саяна. — В кн.: Типы лесов Сибири. М., 1963, с. 108—132.
- Назимова Д. И. Реликты неморальной флоры в лесах Западного Саяна. — Лесоведение, 1967, № 3, с. 76—88.
- Назимова Д. И. Горные темнохвойные леса Западного Саяна. (Опыт экологофитоценологической классификации). Чтения памяти В. Н. Сукачева. — Л.: Наука, 1975. — 118 с.
- Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — М., 1957. — 403 с.
- Нехорошев В. П. Современное и древнее оледенение Алтая. — Тр. III Всесоюзного съезда геологов. Ташкент, 1930, с. 371—390.
- Нехорошев В. П. Тектоника Алтая. — М.: Недра, 1966. — 306 с.
- Никитин П. А. Аквитанская семенная флора Лагерного сада (Томск). — Томск, 1966. — 119 с.
- Никитин В. П. Семенные флоры неогена Западной Сибири. — В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Новосибирской области. Новосибирск, 1968, с. 59—63.
- Обручев В. А. Алтайские этюды. — М., 1915, кн. 3. — 71 с.
- Обручев В. А. Молодость рельефа Сибири. — Сб., посв. акад. В. И. Вернадскому, 1936, т. 11, с. 955—974.

- Петров Б. Ф. Почвы Алтайско-Саянской области — Тр./ Почв. ин-т. им. В. В. Докучаева. АН СССР, 1952, т. 35. — 245 с.
- Покровская И. М. Основные этапы в развитии растений на территории СССР в третичное время (по данным палинологического анализа). — Бот. журн., 1954, т. 39, № 2, с. 241—245.
- Положий А. В. К познанию истории развития современных флор в Приенисейской Сибири. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972, с. 136—144.
- Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Анализ флоры черневых лесов Кузнецкого Алатау. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., 1971, № 5, вып. 1, с. 21—30.
- Положий А. В. и Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. — В кн.: Тезисы докладов VI съезда ВБО. Л.: Наука, 1978, с. 290—291.
- Прейс Я. Предварительный отчет об исследовании липы в окр. г. Красноярска. — Изв. Вост.-Сиб. отд. Русск. Геогр. об-ва, 1895, т. 25, № 4—5, с. 1—33.
- Прейс Я. Дополнительные сведения о местонахождении липы в окр. г. Красноярска. — Изв. Красноярск. подотдела Русского Геогр. об-ва, 1904, т. 1, № 6, с. 1—6.
- Пуминова А. П., Сафарова С. А. Споро-пыльцевые спектры и кайнозойская история Минусинского межгорного прогиба. — Неогеновые и четвертичные отложения Западной Сибири. М.: Наука, 1968, с. 76—88.
- Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — В кн.: Проблемы ботаники. М.—Л., 1950, вып. 1, с. 465—482.
- Раковец О. А., Шмидт Г. А. О четвертичных оледенениях Горного Алтая. Стратиграфия четвертичных отложений и новейшая геологическая история Алтая. — Тр. комиссии по изучению четвертичного периода. М., 1963, т. 22, с. 5—31.
- Ржанникова Л. Н. Палинологическая характеристика палеогена и неогена Зайсанской впадины. — Алма-Ата, 1968. — 80 с.
- Ревердатто В. В. Растительность Сибири. — Новосибирск, 1931. — 174 с.
- Ревердатто В. В. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири. — Советская ботаника, 1940, № 2, с. 48—64.
- Ревердатто Л. Ф. К вопросу о судьбе липового острова в Кузнецком Алатау. — Томск, 1925. — 6 с.
- Ревердатто Л. Ф. Очерк растительности юго-восточной части Томской губернии. — Изв./ Томск. ун-т, 1924, т. 74, с. 133—143.
- Ревякин В. С. Внутриконтинентальный вариант гляциосферы Земли. — В кн.: Вопросы горной гляциологии. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1977, с. 12—35.
- Саркисян С. Г. Мезозойские и третичные отложения Прибайкалья, Забайкалья и Дальнего Востока. — М.: Изд-во АН СССР, 1958. — 338 с.
- Селиверстов Ю. П. Четвертичные оледенения южного Алтая. — Матер. ВСЕГЕИ, новая серия. Четверт. геол. и геоморф. 1959, вып. 2, с. 147—160.
- Семенов В. Ф. О растительности Бухтарминского края и хребта Холзунов. — Тр./Сиб. с/х акад., 1926, т. 6, вып. 9, с. 12—20.
- Сергиевская Л. П. Флора Забайкалья. — Томск, 1966, вып. 1. — 92 с.
- Сергиевская Л. П. Флора Забайкалья. — Томск, 1969, вып. 11. — 148 с.
- Скворцов А. К. О видовой самостоятельности, родственных связях и географическом распространении *Circaea caulescens* (Kom.) Nag. — В кн.: Ноности систематики высших растений. Л.: Наука, 1970, с. 247—252.

- Смирнов М. П. Почвы Западного Саяна. — М.: Наука, 1970. — 236 с.
- Смирнова О. В. Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав. — В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — М., 1968, с. 155—182.
- Сочава В. Б. Темнохвойные леса. — В кн.: Растительный покров СССР (пояснит. текст к «Геоботанич. карте СССР»). М. — Л., 1956, с. 139—216.
- Сперанский Б. Ф. Основные моменты кайнозойской истории юго-восточного Алтая. — Вестник Зап.-Сиб. филиала АН СССР, 1937, т. 5.
- Справочник по климату СССР. Температура воздуха и почвы. — Л.: Гидрометеоиздат, 1965, вып. 20, ч. 2. — 395 с.
- Справочник по климату СССР. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. — Л.: Гидрометеоиздат, 1969, вып. 20, ч. 4. — 332 с.
- Стрелков С. А. Историческое развитие рельефа Сибири и Дальнего Востока. Алтае-Саянская горная обл. — М., 1969, с. 7—8; 363—373.
- Таранов С. А. К характеристике почвенного покрова Горной Шории. — Тезисы докладов к конференции почвоведов Сибири и Дальнего Востока. — Новосибирск, 1962, с. 100—101.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. — М. — Л.: Наука, 1966. — 535 с.
- Толмачев А. И. О некоторых архаичных чертах растений тайги, их экологической и исторической обусловленности. — Памяти П. Н. Крылова. Томск, 1951, с. 163—172.
- Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — 152 с.
- Толмачев И. П. К вопросу о ледниковом периоде в Сибири. — Петербург, 1899, с. 313—318.
- Томилов Г. М. Современное оледенение пика Топографов (Восточный Саян). — В кн.: Краткие научные сообщения географического факультета Иркутского университета. Иркутск, 1962.
- Тронов М. В. Современное оледенение Алтая. — Тр. II съезда Всесоюзного Географич. общества. Л., 1948, т. I, с. 286—297.
- Трофимов С. С. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск: Наука, 1975. — 300 с.
- Трофимов С. С., Таранов С. А. Горно-таежные глубокоподзоленные непромерзающие почвы Горной Шории. — В кн.: Лес и почва. Красноярск, 1968, с. 107—120.
- Усов М. А. Кузнецкий каменноугольный бассейн. — Тр. I энергетического съезда Зап. Сиб., 1932, с. 60—75.
- Флора Красноярского края. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1960—1980, вып. 2—10.
- Флора Центральной Сибири/ Под ред. Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой. — Новосибирск: Наука, 1979, т. 1, 2.
- Хлонов Ю. П. Характеристика типов лесов с участием липы сердцевидной. — Тр. по лесному хозяйству Зап. Сибири., 1960, вып. 5, с. 33—47.
- Хлонов Ю. П. Липа и липняки Западной Сибири. — Новосибирск, 1965. — 154 с.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР. — Л.: Наука, 1976. — 788 с.
- Черепнин Л. М. Особенности флоры юга Красноярского края. — Учен. зап./ Красноярск. пед. ин-т, 1957, т. 10, с. 3—11.
- Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1957, 1959, 1961, вып. 1, 2, 3.
- Шамардина И. Н. О ритме развития растений под пологом широколиственного леса. — Бюл. МОИП, сер. биол., 1964, вып. 2, с. 111—120.
- Шостакович В. Б. Климатический очерк Сибири. — Новосибирск, 1931. — 62 с.

Шпинь П. С. Оледенение Кузнецкого Алатау. — М.: Наука, 1980. — 84 с.

Шульгин В. Н. Горная Шория (Физико-географическая характеристика горно-промышленного района). Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. — М., 1956. — 23 с.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. — 437 с.

Щербакова Е. М. Новые материалы по орографии и современному оледенению Восточного Саяна. — В кн.: География и сельское хозяйство. М., 1958, № 3—4.

Яковлев С. А. К вопросу о происхождении Телецкого озера. — Бюл. МОИП, нов. сер. отд. геол., 1939, т. 22, вып. 4—5.

Schulz O. E. Monographie Cardamine. — Труды Бот. сада импер. Юрьевского университета. Юрьев, 1903, т. 4, с. 246—251.

Hegi E. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bände I—III. — München, 1906. — 472 S.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
I. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири	5
II. Алтае-Саянская горная система как центр концентрации третичных лесных реликтов	72
III. Рефугиумы третичных неморальных реликтов в Южной Сибири	88
IV. Географические связи третичных неморальных реликтов во флоре Южной Сибири в связи с изучением генезиса этой флоры в миоцен-плиоцене	112
V. Некоторые биологические особенности неморальных реликтов в Южной Сибири	127
Заключение	145
Литература	149

Антонина Васильевна ПОЛОЖИЙ
Эмилия Дмитриевна КРАПИВКИНА

**РЕЛИКТЫ ТРЕТИЧНЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ
ВО ФЛОРЕ СИБИРИ**

ИБ 1514

Редактор К. Г. Шилько
Технический редактор Р. А. Прошенкина
Корректоры Н. Л. Егорова, Г. Г. Иванова

Сдано в набор 21.06.84. Подписано в печать 05.06.85. К306109
Формат 60×84^{1/16}. Бумага типографская № 3. Гарнитура Литературная.
Печать высокая. Печ. л. 10,0+1 вклейка. Усл. печ. л. 9,42. Уч.-изд. л. 10,3.
Тираж 1000 экз. Заказ 5779. Цена 1 р. 60 к.

Издательство ТГУ, 634029, Томск, ул. Никитина, 4.
Типография издательства «Красное знамя», 634050, Томск, ГСП, пр. Фрунзе, 103.