

УДК 581.9 (1 – 924.85)

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФЛОРЫ СЕВЕРНЫХ ЛЕСОСТЕПЕЙ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Е.М. Антипова

Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева

По поясно-зональным спектрам охарактеризована флора северных лесостепей Средней Сибири – Канской, Красноярской, Ачинской. По эколого-географической структуре флора северных лесостепей соответствует суббореальному типу (45,1%), характерному для зоны лесостепей, с максимальным набором поясно-зональных элементов, среди которых преобладают лесостепной (18,4%) и собственно степной (12,4%). Региональные черты флоры связаны с северным положением лесостепей, где высока активность видов бореальной и плуризональной групп (20,9% и 19,6%) с доминированием светлохвойно-лесного (13,6%) и лугового (7,7%) элементов, при влиянии горной (5,8%) и антропофильной (8,7%) эколого-географических групп.

Flora of north forest-steppes in Middle Siberia (Kansk forest-steppes, Krasnoyarsk forest-steppes and Achinsk forest-steppes) is described according to zone specters. Under its eco-geographical structure, flora of north forest-steppes belongs to sub boreal type (45,1%), which is specific for the forest-steppes zone, with a maximum number of zone elements. Forest-steppes (18,4%) and steppes (12,4%) elements dominate among them. Regional characteristics of the flora are connected with north position of forest-steppes where the activity of boreal and multizonal groups (20,9% and 19,6%) is high. Light conifer (13,6%) and meadow (7,7%) elements dominate there with influence of mountain (5,8%) and human-conformed (8,7%) eco-geographical groups.

Приемы эколого-географического анализа нашли широкое применение у ботаников при изучении региональных флор (Крылов, 1931; Ревердатто, 1960, 1965; Малышев, 1965, 1972, 1976; Положий, 1965; Юрцев, 1968; Пешкова, 1972; Красноборов, 1976; Малышев, Пешкова, 1984; Ревушкин, 1988; Шлотгауэр и др., 2001; Стрельникова, 2002 и др.), поскольку позволяют оценить флору с позиций соответствия ее состава современным климатическим и орографическим условиям и вместе с тем выделить черты, свидетельствующие об этапах ее формирования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выделение поясно-зональных групп на территории северных среднесибирских лесостепей является сложным из-за необычного положения зональных границ, усложненного ярко выраженной высотной поясностью в южных районах лесостепей, обусловленной близостью гор Восточного Саяна. Распределение видов флоры проводилось на основании их роли в растительном покрове разных поясов и зон при обобщении многочисленных глазомерных полевых наблюдений и литературных данных (Малышев, Пешкова, 1984; Степанов, 1994; Пешкова, 2001; Шлотгауэр и др., 2001; и др.). В первую очередь учитывались поясно-зональные позиции каждого вида в Сибири. В отличие от ценоотического анализа, где изучается состав ценоэлементов той или иной флоры, анализ поясно-зональной структуры флоры базируется на приуроченности видов не к определенному геоботаническому выделу (формация, тип растительности), а к поясно-зональному ряду, т. е. включает растения, свойственные определенному поясу-зоне. В связи с современной системой зонально-секторного распределения растительности на Евразийском континенте (Федорова, Волкова, 1991; Волкова, 1997) на первом уровне нами выделяются

поясно-зональные группы по их отношению к наиболее крупным зональным подразделениям – биоклиматическим поясам, проявляющимся на всех материках и включающим в себя системы широтных зон, обусловленных определенными типами климата. Помимо климатических факторов, границы находятся в большой зависимости от орографии материков. Рельеф сильно трансформирует распределение влаги, изменяя в значительной степени характер как секторных, так и зональных границ. Поэтому в связи с близостью гор для целей анализа флоры северных лесостепей выделены монтанные общепоясные растения, распространенные преимущественно в пределах горных систем, как в высокогорьях, так и в нижних поясах гор. Некоторые из них спускаются в прилегающие равнинные районы, но наибольшую активность эти виды проявляют в горах и большая часть их ареала охватывает горные системы (Ревушкин, 1988). Азональные виды водных местообитаний и пойменных лугов объединены в долинно-речную фракцию, которая в любом локальном районе занимает низший гипсометрический уровень и в то же время хорошо характеризуется экологически – своеобразным пойменным режимом. Таким образом, на втором уровне в зависимости от поясно-зональной приуроченности выделено 17 типов поясно-зональных элементов (табл.1), объединенных в 5 групп.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экологический режим на равнинах менее чувствителен к общеклиматическим изменениям, благодаря чему в сообществах равнин совместно произрастают альпийские, гипарктомонтанные, монтанностепные виды. Многие из них встречаются здесь спорадически, что вызвано прерывистым распространением необходимых для существования условий обитания.

Близость гор, распространение каменистых субстратов и в целом увалистый рельеф исследуемой территории обусловили участие в составе флоры и горных видов в различных ее комплексах, но преобладают явно равнинные виды. Общий вклад горно-равнинных флор составляет 84,7%, тогда как

собственно горных 15,3%.

По эколого-географической структуре флора соответствует суббореальному типу, характерному для зоны лесостепей, что соответствует географическому положению нашей флоры и вполне естественно.

Таблица 1 - Соотношение эколого-географических групп элементов во флоре северных лесостепей Средней Сибири

Эколого-географические группы	Поясно-зональные подгруппы, элементы	Абсолютное число видов	% от состава всей флоры
I. Бореальная (Б)	1. Гипарктический (ГА)	19	1,4
	2. Темнохвойнолесной (ТХ)	82	5,9
	3. Светлохвойнолесной (СХ)	189	13,6
	Итого:	290	20,9
	4. Неморальный (Н)	78	5,6
II. Суббореальная (СБ)	5. Лесостепной (ЛС)	255	18,4
	6. Собственно степной (СС)	172	12,4
	7. Монтанно-степной (МС)	100	7,2
	8. Опустыненностепной (ПС)	19	1,4
	Итого:	624	45,1
III. Горная (Г)	9. Альпийский (А)	3	0,2
	10. Арктоальпийский (АА)	10	0,7
	11. Гипоарктомонтанный (ГМ)	39	2,8
	12. Монтанный (МО)	28	2,0
	Итого:	80	5,8
IV. Плуризонная (ПР)	13. Долинно-речная (ДР), в том числе:		
	13.1 Водный (В)	47	3,4
	13.2 Водно-болотный (ВБ)	71	5,1
	13.3 Прирусловый (ПР)	47	3,4
	13.4 Луговой (ЛГ)	106	7,7
V. Антропофиты (АФ)	Итого:	271	19,6
	14. Адвентивный (АД)	120	8,7
Всего:		1385	100

Этот тип включает почти половину поясно-зональных элементов – 45,1% от состава всей флоры, отличается максимальным набором групп элементов, выделенных соответственно зональности внутриматериковой части суббореального пояса Евразии, отличающейся быстрыми сменами зон и подзон по широте и в связи с этим небольшой их протяженностью. Это объясняется резким усилением аридизации в условиях континентального и резко континентального климата при одновременном возрастании запасов солнечного тепла. Наиболее богата видами суббореальной группы Красноярская лесостепь (табл. 2) – 567 видов, чуть меньше – в Канской лесостепи (491 видов), меньше всего – в Ачинской лесостепи (283 вида). Именно в Красноярской лесостепи окрестностях г. Красноярска обнаружены многочисленные реликты, не отмеченные в других лесостепях Средней Сибири. Этому в значительной степени способствует Енисей, уравнивающий контрасты климата, что способствует сохранению на его берегах до нашего времени многих пребореальных видов. Кроме того, многие западно-палеарктические и европейско-сибирские виды имеют восточную границу распространения именно в Красноярской лесостепи, обеспечивая богатство флоры.

Бореальная группа, включающая гипарктические и таежные виды, играет важную роль в составе нашей флоры. Благодаря самому северному

положению флоры в суббореальном поясе на границе с бореальной, по количеству видов она занимает второе место и составляет 1/5 часть состава флоры (20,9%). Выделяется Канская лесостепь – 268 видов бореальной группы. Богатство флоры здесь создается проникновением некоторых восточноазиатских видов, многие из которых не заходят западнее Канской лесостепи.

Незначительное участие во флоре горных видов (5,8%) связано с неразвитостью в районе исследования высокогорных форм и преобладанием, в целом, холмисто-увалистого рельефа. В Канской и Красноярской лесостепях примерно одинаковое число горных видов (61 и 57), тогда как в Ачинской лесостепи их почти в 3 раза меньше, что связано преимущественно равнинным характером территории.

Богатство видового состава плуризонной группы (271 вид) обусловлено массой мелководных рек, стариц и рукавов в поймах рек, мелких озер на территории лесостепей. Больше всего плуризонных видов отмечено в Красноярской лесостепи (235), наименьшее – в Ачинской (165 видов).

Довольно велико участие сорных растений, многие из которых попали на территорию исследования в результате хозяйственной деятельности человека (рекреационные нагрузки, перевоз грузов по Московскому тракту, Транссибирской магистрали и т.д.). Анализ антропофитов будет рассмотрен отдельно.

Таблица 2 - Соотношение поясно-зональных элементов в северных лесостепях Средней Сибири

Эколого-географические группы	Поясно-зональные элементы	Северные лесостепи Средней Сибири					
		Канская		Красноярская		Ачинская	
		А	В	А	В	А	В
I. Бореальная	1. ГА	18	1,6	15	1,2	9	1,2
	2. ТХ	75	6,7	68	5,6	64	8,7
	3. СХ	175	15,7	172	14,1	131	17,7
	Итого:	268	24,1	255	21,0	204	27,6
	4. Н	56	5,0	67	5,5	47	6,4
II. Суббореальная	5. ЛС	226	20,3	238	19,6	167	22,6
	6. СС	128	11,5	151	12,4	47	6,4
	7. МС	71	6,4	96	7,9	21	2,8
	8. ПС	10	0,9	15	1,2	1	0,1
	Итого:	491	44,1	567	46,7	283	38,3
III. Горная	9. А	2	0,2	1	0,1	—	—
	10. АА	6	0,5	6	0,5	1	0,1
	11. ГМ	29	2,6	27	2,2	13	1,8
	12. МО	24	2,2	23	1,9	9	1,1
	Итого:	61	5,5	57	4,7	23	3,1
IV. Плуризонная	13. В	32	2,9	37	3,0	27	3,7
	14. ВБ	65	5,8	65	5,3	53	7,2
	15. ПР	28	2,5	42	3,5	20	2,7
	16. ЛГ	84	7,5	91	7,5	65	8,8
	Итого:	209	18,8	235	19,3	165	22,3
V. Антропофиты	17. АД	85	7,6	102	8,4	64	8,7

Примечание. А – абсолютное число видов, В – % от состава всей флоры

По количеству видов выделяются следующие подгруппы элементов: лесостепная – 255 видов (18,4% состава всей флоры), светлохвойнолесная – 189 (13,6%), собственно степная – 172 (12,4%) и луговая – 106 (7,7%). На 5-м месте монтанностепная – 100 (7,2%), далее темнохвойнолесная – 82 (5,9%), неморальная – 78 (5,6%), водно-болотная – 71 (5,1%), прирусловая и водная – по 47 (3,4%), гипаркомонтанная – 39 (2,8%), монтанная общепоясная – 28 (2,0%), пустынно-степная и гипарктическая – по 19 видов (1,4%), аркто-альпийская – 10 (0,7%) и альпийская – 3 (0,2%).

Две наиболее контрастные подсистемы лесостепи – лесная и степная (Банникова, 2003), представлены во флоре среднесибирских лесостепей неодинаково. Наблюдается значительный перевес степных видов – 546 таксонов (39,4% от состава всей флоры), тогда как лесных – 368 (26,6%).

Лесная подсистема разнородна по составу, образована элементами бореальной и суббореальной групп, включая растения мелколиственных, светлохвойных и темнохвойных групп формаций. По количеству видов наиболее представительна светлохвойнолесная фракция (189 видов), ей значительно уступает темнохвойнолесная (82 вид), самая малочисленная – неморальная фракция (78 видов). Светлохвойнолесная флора – более молодое производное Азиатского материка (Юрцев, 1968, 1974; Малышев, Пешкова, 1984), включающее виды, вполне отвечающие современному климату типичных континентальных и ультраконтинентальных лесостепей. В геологической перспективе при смене сухих и влажных, холодных и жарких периодов именно светлохвойные выработали особый комплекс приспособлений, в том числе биохимических, обеспечивающих им повышенную устойчивость к действию неблагоприятных факторов (Тахтаджян, 1964).

Светлохвойнолесная группа составлена видами различных хронологических групп (табл. 3). Преобладают

явно виды евросибирской группы (82 таксона), доля участия представителей палеарктической (27), сибирской (22 вида), голарктической (20) и циркумбореальной (15) групп мало различается. Этому способствует зональное положение светлохвойных лесов в Палеарктике. Видов с восточно-азиатским ареалом всего 11, еще меньше представителей древнесредиземноморской группы (8 видов). Следовательно, основу подгруппы составляют чрезвычайно широко распространенные виды и, как показали исследования Г.А. Пешковой и Л.И. Малышева (1984), имеющие различный возраст и различное происхождение.

Бедность видами темнохвойнолесной (5,9%) и неморальной (5,6%) фракций в нашей флоре указывает на отсутствие в настоящее время необходимых условий для их развития. Особенности распространения видов этих подгрупп элементов в пределах северных лесостепей Средней Сибири говорят о том, что для увеличения разнообразия их видового состава необходимы особые условия – менее континентальный климат, мощный снежный покров, обилие осадков как в зимнее, так и в летнее время, не свойственные лесостепям региона в настоящее время. Обе фракции находятся в крайних условиях существования и постепенно сокращают численность и ареал входящих в них видов. Об этом свидетельствует и реликтовый характер некоторых представителей, произрастающих в прошлом в иных климатических условиях: *Viburnum opulus*, *Daphne mezereum*, *Anemonoides jenssenensis*, *A. altaica*, *Circaea lutetiana*, *Ophioglossum vulgatum* и др.

Неморальные элементы в среднесибирских лесостепях, генетически связанные с древними широколиственными и хвойно-широколиственными формациями, широко распространенными в прошлом и на территории Сибири, соответствуют пребореальной поясно-зональной группе (Малышев, Пешкова, 1984). В северных лесостепях Средней Сибири эти элементы неоднородны и представлены растениями

первичных коренных березовых лесов по периферии островных лесостепей, лесопушечными ксеромезофитами, влаголюбивыми представителями долинных зарослей кустарников, тополельников, черемушников, приуроченных к песчано-галечниковым отложениям по долинам рек. Мелколиственные березовые, осиново-березовые и осиновые леса, занимающие в северных лесостепях более половины лесной площади, расположены небольшими массивами (колками) в различных экологических нишах. Видовой состав этой группы невелик, чуть ниже фракции темнохвойно-лесных элементов, но состав видов весьма разнообразен. Распределение видов растений этой фракции зависит от многих факторов и в первую очередь от климата. В Средней Сибири широколиственные леса не сохранились, но наличие отдельных реликтовых видов с особыми родственными связями и ареалами свидетельствуют в пользу широкого распространения в прошлом здесь полосы хвойно-широколиственных лесов.

Неморальная фракция резко выделяется преобладанием в своем составе евросибирских (36 таксонов) и восточноазиатских (15) видов растений. Собственно восточноазиатские растения широко распространены в странах Восточной Азии (Китай, Корея, Япония). Эти виды принадлежат к древней теплолюбивой восточноазиатской (Маньчжурской) флоре, состав и генезис которой детально освещен в работах В. Л. Комарова (1953), В. Н. Васильева (1958), Г. Э. Куренцовой (1968) и др.

Численность представителей темнохвойнолесной подгруппы определяется той формацией, в которой она развивается. На территории северных лесостепей это долинны ельнички и моховые болота. 80 % видов этой фракции принадлежат к циркумбореальным, евросибирским и голарктическим растениям, что подтверждает древность формирования темнохвойных лесов и свидетельствует о былом широком их распространении на континентах Северного полушария (Толмачев, 1954). Однако по мере возрастания похолодания в плейстоцене этот комплекс, как и формация темнохвойных лесов, был смещен к югу и вытеснен другими формациями. Узкие экологические параметры произрастания видов фракции ограничивают распространение темнохвойных лесов на территории и обедняют ее состав по мере движения от периферии к центру лесостепей и с севера на юг.

Гипоарктический элемент объединяет всего 19 видов растений (1,4%). В Средней Сибири этот комплекс проник далеко на юг, распространяясь по депрессиям и низкогорьям, в пределах мерзлотных ландшафтов. Эти условия обеспечивают широкое развитие открытых болотно-редколесных группировок и, следовательно, необходимых мест обитаний для представителей гипарктического элемента: *Eryophorum vaginatum*, *Carex vesicata*, *Primula nutans*, *Carex juncella* и др. Но судя по малой активности гипоарктических видов, их распространение в северных среднесибирских лесостепях угасает и может, по всей видимости, считаться реликтовым, свидетельствующим о массовом продвижении северных элементов к югу в холодные фазы плейстоцена. Б.А.

Юрцев (1968) считает местом становления этих видов северные равнинные и низкогорные зоны Восточной Сибири, включая и шельфовые территории Северного Ледовитого океана, испытывавшие медленные опускания на протяжении неогена и плейстоцена. Воздействие на климат равнин летних ветров со стороны океана, понижение в вегетационный период температур способствовали широкому распространению мохово-лишайниковых лиственничников и ерников.

Современная лесная флора в среднесибирских лесостепях обеднена (табл. 2). Наиболее богаты лесными видами Канская (268 видов) и Красноярская (255 видов) лесостепи. Но по доле участия во флоре отдельных лесостепей наибольшую роль лесные виды играют в Ачинской лесостепи (27,6% от состава всей флоры). В составе лесной подсистемы среднесибирских лесостепей 74,5% всей флоры составляют виды с широким ареалом: евросибирские – 41,6%, циркумбореальные – 12,0%, голарктические – 11,7%, палеарктические – 9,2%. Сибирских видов, определяющих автохтонные тенденции флоры, 10,9%. Процент участия маньчжурской и сино-японской групп составляет 8,7% лесной флоры региона. Если учесть, что регион находится под влиянием западных влагонесущих масс Атлантики, то нахождение их на нашей территории объясняется, видимо, историческими причинами. Очень немногочисленна в составе лесной подсистемы группа древнесредиземноморских видов (всего 13). Влияние пустынно-степной Ирано-Туранской флоры на лесную подсистему среднесибирских лесостепей ограничено.

Степная подсистема северных среднесибирских лесостепей включает виды 4 поясно-зональных элемента (табл. 1). Самая крупная лесостепная фракция включает виды, обычные в луговых степях, остепненных лугах, на лесных опушках и свойственна местообитаниям с довольно спокойным рельефом с развитыми черноземными и лугово-черноземными почвами. Фракция собственно степных растений состоит из видов, обычных в настоящих степях, расположенных на равнинных и равнинно-холмистых местоположениях. Монтанно-степные растения объединяют виды, свойственные горным степям (заходящие в высокогорья), встречающиеся по крутым каменистым склонам, местообитаниям с резко выраженным рельефом. Фракция пустынно-степных растений включает редкие в наших лесостепях виды, приуроченные к засоленным почвам или выходам известняков, основной ареал которых лежит в центрально- или среднеазиатских пустынях.

Степную флору региона слагают, в основном, три поясно-зональные подгруппы: лесостепная, монтанно-степная и собственно степная, доля участия которых в составе флоры изменяется от 100 до 255 видов. Пустынно-степная фракция принимает незначительное участие, включая лишь 19 видов: *Achnatherum splendens*, *Tulipa uniflora*, *Convolvulus ammanii*, *Panzerina lanata* и др.

Довольно высокий процент участия лесостепных видов (18,4%) вполне закономерен, диагностируя зональное положение флоры.

Таблица 3 - Количество видов хорологических (ареальных) групп в поясно-зональных группах

Поясно-зональная группа	Хорологическая группа														Всего
	ПР	ГЛ	ПА	ЦБ	ЕС	ПЮ	С	МЧ	СЯ	ИТ	Т	ЦА	ДТ	М	
Горная	–	18	1	18	16	–	15	2	1	1	2	1	3	2	80
А	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	1	3
АА	–	6	–	2	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10
МО	–	4	–	4	5	–	9	2	1	–	1	1	1	–	28
ГМ	–	8	1	12	9	–	5	–	–	–	1	–	2	1	39
Бореальная	6	39	32	41	117	–	30	5	10	1	3	3	3	–	290
ГА	–	12	–	2	3	–	2	–	–	–	–	–	–	–	19
ТХ	2	7	5	24	32	–	6	2	2	–	1	–	1	–	82
СХ	4	20	27	15	82	–	22	3	8	1	2	3	2	–	189
Суббореальная	4	17	72	22	130	71	88	28	37	53	40	35	5	22	624
НЛ	3	4	2	3	36	–	10	5	12	1	1	–	1	–	78
ЛС	–	5	39	13	79	23	28	12	18	8	15	7	4	4	255
СС	1	6	27	4	9	39	22	8	3	21	10	15	–	7	172
МС	–	2	3	2	6	8	26	3	4	18	9	10	–	9	100
ПС	–	–	1	–	–	1	2	–	–	5	5	3	–	2	19
Плюризональная	20	46	40	47	83	5	18	–	8	2	1	1	–	–	271
В	8	9	8	12	8	–	1	–	1	–	–	–	–	–	47
ВБ	4	19	8	15	20	–	2	–	2	–	–	1	–	–	71
ПР	4	6	7	6	18	2	3	–	1	–	–	–	–	–	47
ЛГ	4	11	17	14	38	3	12	–	4	2	1	–	–	–	106
Апофиты– АД	15	8	42	8	35	5	–	1	2	–	1	2	–	–	120
Всего	45	127	187	136	382	81	151	36	58	57	47	42	11	24	1385

Примечание: ПР- плюрирегиональная, ГЛ – голарктическая, ПА – палеарктическая, ЦБ – циркумбореальная, ЕС – евро-сибирская, ПЮ – понтическо-южносибирская, С – сибирская, МЧ – маньчжурская, СЯ – сино-японская, ИТ – ирано-туранская, Т – туранская, ЦА – центрально-азиатская, ДТ – джунгаро-тяньшанская, М – монгольская.

Лесостепные виды обильны в Красноярской (238 видов) и Канской лесостепях (226), значительно меньше их в Ачинской (165), но по их участию в составе флоры лесостепей наблюдается противоположная картина (табл. 2). Самая высокая доля участия лесостепных видов наблюдается во флоре Ачинской – 22,6% от состава флоры лесостепи и примерно равные доли участия во флорах Канской и Красноярской лесостепей – 20,3% и 19,6% соответственно. Такое положение связано, видимо, с лучшей влагообеспеченностью Ачинской лесостепи по сравнению с другими лесостепями и большим развитием степненных лугов в ущерб степных видов, участие которых не достигает 7% (6,4%). Степные участки не занимают заметных площадей в Ачинской лесостепи и ограничены, главным образом, крутыми степненными южными склонами по левобережью р. Чулым. В связи с этим и пустынно-степные виды здесь также почти полностью отсутствуют (0,14%), крайне редко встречаются монтанностепные виды (2,8%).

В сложении лесостепной поясно-зональной подгруппы основную роль играют 5 ареальных групп: евросибирская – 79 видов, палеарктическая – 39 видов, сибирская – 28 видов, восточноазиатская – 30 видов (совместно маньчжурские и сино-японские элементы) и понтическо-южносибирская – 23 вида. Если посмотреть представительство поясно-зональных элементов в хорологических группах, то во всех, кроме сибирской, сино-японской и монгольской, преобладают степные виды, а горно-степные значительно уступают им. Это указывает на большую роль равнинных лесостепных ландшафтов, в обособлении евросибирской, палеаркти-

ческой, понтическо-южносибирской, маньчжурской групп, и горного характера рельефа в обособлении сибирских, сино-японских и монгольских видов в Средней Сибири.

Фракция собственно степных видов наиболее богато представлена в Красноярской лесостепи (151 вид – 12,4%), несколько меньше в Канской (128 – 11,5%). Гораздо меньше горно-степных представителей: в Красноярской – 96 таксонов (7,9% от состава флоры), в Канской – 71 (6,4%). Бедность видами этих фракций объясняется островным и лесостепным характером флоры, присутствие же горно-степных видов говорит о значительной роли горного рельефа в этих районах, указывая, однако, на ограниченное распространение его во времени и влиянии окружающих горных территорий.

В степной подгруппе участвуют различные гео-элементы (табл. 3), по типу ареала видов преобладают понтическо-южносибирские и палеарктические виды (вместе составляют 66 видов), по доле участия в сложении флоры выделяются сибирский (22) и ирано-туранский (21) геоэлементы. Высока доля в целом древнесредиземноморской группы (53 вида). Участие разных ареальных групп в составе степной подгруппы среднесибирских лесостепей подтверждает мнение Г.А. Пешковой (1972; 1984) о смешанном характере флоры степей в прошлом и их широком распространении в Палеарктике от южной Европы до побережья Тихого океана.

В монтанностепной подгруппе почти треть ее флоры составляют виды, имеющие сибирский ареал (26 видов из 100), что обусловлено больше древним, чем современным горным рельефом территории и характеризует автохтонные черты флоры,

поскольку обилие экологических ниш горно-степного пояса способствуют селекции видов и формированию новых рас. Значительна доля участия в составе монтанно-степной подгруппы ирано-туранских (18) и центрально-азиатских (10) видов и в целом древнесредиземноморской группы (46 видов), что свидетельствует о формировании ее преимущественно в условиях горного рельефа и широком распространении в прошлом.

Пустынно-степная фракция очень немногочисленна (1,4% состава флоры). Наибольший процент пустынно-степных видов отмечается в Красноярской лесостепи (1,2%), чуть меньший – в Канской (0,9%). Распространение их спорадично, иногда ограничено одним-двумя пунктами, что указывает на их реликтовый характер. Г.А. Пешкова (1972, 2001) считает пустынно-степные элементы в Южной Сибири остатками некогда широко распространенных здесь пустынных степей, когда ксерофильная растительность занимала обширные пространства, протягиваясь сплошной полосой до 65-70° с.ш. (Попов, 1953): из 19 пустынно-степных видов 15 принадлежат к различным геоэлементам древнесредиземноморской группы.

Горные растения, входящие во флору северных среднесибирских лесостепей, включают 2 группы видов: высокогорные, встречающиеся преимущественно выше верхней границы леса (0,9 %) и горные общепоясные (4,8%) виды растений. Преобладают гипаркто-монтанные растения (2,8%) – виды лесного и подгольцового поясов в горах и мохово-болотных и каменистых субстратов Гипарктики. Меньше доля собственно горных общепоясных растений (2,0%), тяготеющих к горным системам и распространенных по всему вертикальному профилю (*Hedysarum neglectum*, *Hieracium krylovii*, *Potentilla asiatica*, *Anemonastrum sibiricum* и др.). Особенно заметна низкая доля во флоре лесостепей арктоальпийских (0,70%) – видов арктической зоны и альпийского пояса и альпийских (0,2%) – видов верхних поясов гор (альпийского и горно-тундрового), которые играют подчиненную роль в становлении флоры. Среди альпийских и арктоальпийских растений отмечены *Claytonia joanneana*, *Trisetum altaicum*, *Primula algida*, *Lloidia serotina*, *Erigeron eriocalyx*, *Carex sabynensis* и др. Местонахождения этих видов свидетельствуют о подверженности территории лесостепей влиянию климата, обусловившего существование перигляциального ландшафта в конце ледникового периода, благоприятствовавшего распространению к югу гипарктических растений. Нахождение этих растений вне гор или вне гипарктического ботанико-географического пояса – свидетельство, видимо, реликтового их происхождения на основе растительного покрова ледникового периода. Выходцы из Арктики и высокогорий находят в условиях пересеченного рельефа свойственные их природе местообитания: каменистые россыпи и осыпи, сырые берега, болотистые луга, окраины наледей. Их проникновение в лесостепи необходимо связывать с теми изменениями природных условий в последние отрезки четвертичного периода, которые оказались

решающими для их распространения. В этих пределах данные растения следует рассматривать как реликты ледниковых эпох, когда происходило установление флористических связей между горными системами Азии и Арктикой в связи с широким распространением перигляциальных полос, установлением на огромных площадях безлесных и редколесных пространств, делавших принципиально возможными самые отдаленные миграции высокогорных и арктических видов (Гричук, 1964).

В группе гипарктомонтанных растений преобладают циркумбореальные и голарктические виды (51,3%). Представлены обильно также таксоны с евросибирским ареалом (23%) и сибирским (12,8%). Ее основу составляют экологически лабильные виды растений, которые смогли, трансформировавшись в связи с резким изменением климатических условий, адаптироваться к новым условиям. К ним присоединились специфические представители высоких широт, сформировавшиеся в Арктике. В среднесибирских лесостепях они встречаются фрагментарно, характеризуясь невысокой активностью (*Minuartia uralensis*, *Coeloglossum viride*, *Empetrum subholarcticum*, *Saxifraga hirculus*, *Viola biflora*, *Ranunculus lapponicus* и др.). Многие из них сохранились в соответствующих их экологии условиях обитания и встречаются в естественных сочетаниях с представителями лесной, степной и болотной флоры.

Особенно богаты высокогорными и горными общепоясными видами Канская (61 таксон) и Красноярская (57) лесостепи. В Ачинской лесостепи отмечено всего лишь 23 вида, что вызвано, видимо, большей отдаленностью ее от горных районов, причем строго высокогорных видов нет, но более показательны наличие горных общепоясных и гипарктомонтанных растений. Во всех среднесибирских лесостепях преобладают гипарктомонтанные растения над горными общепоясными, что характерно и для флоры Среднесибирского плоскогорья (Водопьянова, 1984). Это яркое свидетельство пертурбаций флоры, связанных с преобладанием или более развитым здесь перигляциальным ландшафтом в конце ледникового периода (Мальшев, Пешкова, 1984) и соседством высоких гор Восточного Саяна. Можно предполагать смыкание на этой территории перигляциальной зоны в конце плейстоцена со снизившимися поясами высокогорной растительности Восточного Саяна, что благоприятствовало расселению горных и высокогорных растений. При этом близость южных районов лесостепей к Восточному Саяну, благоприятствовала расселению растений с гор, тогда как более северные районы способствовали выживанию горных растений вне их типичных местообитаний в связи с современной климатической обстановкой. Среди альпийских, арктоальпийских и гипарктомонтанных элементов преобладают голарктические и циркумбореальные виды над евросибирскими, что говорит о преобладании более тесных американо-азиатских межконтинентальных связей над связями между субконтинентами Европы и Азии. В монтанной общепоясной подгруппе больше всего

видов с сибирским ареалом, представляющим автохтонный элемент флоры, содержатся также растения с горным центрально-азиатским ареалом. При расширении границ высокогорного растительного покрова во время плейстоценовых оледенений и связанного с этим освоением новых территорий аллохтонное развитие должно было уравниваться автохтонными тенденциями видообразования.

Плюризональная группа включает широко распространенные виды, встречающиеся в нескольких зонах растительности, не проявляющие приуроченности к какому-либо поясу или зоне. В ее составе выделена долинно-речная подгруппа, в которой по экологической приуроченности виды разделены на растения пойменных лугов, водно-болотные, водные и прибрежные. Они находят оптимум для существования в бассейнах рр. Енисей и Чулым. Свойство водной среды выравнивать контрастные воздействия климата позволяет преодолевать климатические барьеры и достигать северных среднесибирских лесостепей таким видам, как *Ligularia abacanica*, *Sparganium rothertii*, *Veratrum dahuricum*, *Ceratophyllum oryctetorum* (Степанов, 1992). Долинно-речной комплекс включает 271 вид (19,6%). По количеству видов преобладают фракции луговых (106 видов) и водно-болотных (71 вид) растений, значительно меньшее, но одинаковое количество видов содержат водная и прирусловая фракции (по 47). Узкоспецифические условия водной среды и паводковые воды в прирусловой части поймы ограничивают набор видов последних 2 фракций, в то время как луговые и водно-болотные растения в большей степени испытывают влияние зональных факторов, способствующих и большему видовому разнообразию в этих группах.

Количество плюризональных видов в отдельных лесостепях Средней Сибири варьирует незначительно, в среднем составляет около 203 видов. Только в Ачинской лесостепи количество видов ниже – 165 (табл. 2), несмотря на достаточно полную изученность района. Крупных рек здесь немного, мелкие речки жарким летом обмелевают и высыхают, таким образом влияние паводковых вод ничтожно. Заболоченное левобережье самой крупной р. Чулым к территории Ачинской лесостепи не относится. В 2 других лесостепях количество азональных видов превышает среднее и составляет в Канской лесостепи 209, а в Красноярской 235 видов. Богатство видового состава в этих районах обеспечивает обилие рек, рукавов, стариц, озер, прудов в устьевой части многочисленных речек. Однообразие условий обитания плюризональных видов (влажные, избыточно-влажные и водные) обуславливает незначительную вариативность различных элементов по лесостепям. Фракция водных растений представлена 27 – 37 видами, водно-болотных – 53 – 65, приручейные – 20 – 42, луговые – 65 – 91, при этом наименьшим числом представителей выделяется Ачинская лесостепь, наибольшим – Красноярская, что связано с большей ее изученностью.

Анализ плюризональных видов по составу ареальных групп (табл. 3) показывает преобладание евросибирских (83), циркумбореальных (47) и голарктических (46), далее следуют палеарктические (40) и плюрирегиональные (20). Таким образом, более 4/5 состава составляют широко распространенные виды, что находит объяснение в довольно однородных условиях обитания на протяжении Евразии и Голарктики. В каждой экологической фракции преобладают те же хорологические элементы, но порядок их расположения разный. В водной фракции наиболее многочисленными являются циркумбореальные (12) и голарктические (9) элементы, затем равное количество видов (8) имеют 3 группы: плюрирегиональная, палеарктическая и евросибирская. В водно-болотной фракции преобладают евросибирские (20), голарктические (19) и циркумбореальные (15) виды. Группы палеарктических и плюрирегиональных элементов малочисленны (8 и 4 вида соответственно). Фракция приручейных видов довольно пестра: чаще отмечаются евросибирские (18) и палеарктические (6), другие ареальные элементы малочисленны. Во фракции луговых растений выделяются, с одной стороны, евросибирские и палеарктические виды, составляющие 51,9% всей фракции, с другой, – циркумбореальные и голарктические (вместе 23,6%). Значительно богаче в луговой фракции по сравнению с другими представлены сибирские (12–11,3%) и сино-японские (4–3,8%) виды. По ареалогическому составу фракция луговых растений близка к приручейной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, плюрирегиональная группа содержит слабоспецифичную флору, мало изменяющуюся со временем в связи со слабо выраженной дифференциацией условий обитания. Но особенности ареалов плюризональных видов подтверждают древние связи Азиатского и Американского континентов. Влияние же Тихого океана в прошлые климатические условия доходило до северных среднесибирских лесостепей, по крайней мере, до Канской, о чем свидетельствуют здесь сино-японские виды.

Полученные показатели в целом являются следствием географического расположения территории северных среднесибирских лесостепей на границе различных классов ландшафтов бореального и суббореального биоклиматических поясов, включающих большое разнообразие экологических условий.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Банникова, И.А. Лесостепь Внутренней Азии: структура и функции / И.А. Банникова. – М., 2003. – 287 с.
2. Васильев, В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири / В.Н. Васильев // Мат-лы по истории флоры и раст-ти СССР. – Вып. 3. – М.: АН СССР, 1958. – С. 361–457.
3. Водопьянова, Н.С. Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья / Н.С. Водопьянова. – Новоси-

- бирск: Наука, 1984. – 155 с.
4. Волкова, Е.А. Система зонально-секторного распределения растительности на Евразийском континенте / В.А. Волкова // Ботанический журнал. – 1997. – Т.82. – № 8. – С. 18 – 34.
 5. Гричук, М.П. Основные черты развития растительности в четвертичный период на территории Советского Союза / М.П. Гричук. – М.: Изд-во МГУ, 1964. – 104 с.
 6. Комаров, В.Л. Краткий очерк растительности Сибири / В.Л. Комаров // Избр. соч. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – Т. 9. – С. 207–513.
 7. Красноборов, И.М. Высокогорная флора Западного Саяна / И.М. Красноборов. – Новосибирск: Наука, 1976. – 378 с.
 8. Крылов, П.Н. Фито-статистический очерк альпийской области Алтая / П.Н. Крылов // Труды Том. Отд. Русского Ботан. Об-ва. – Томск, 1931. – Т.3. – Вып.1–2. – С. 1–58.
 9. Куренцова, Г.Э. Реликтовые растения Приморья / Г.Э. Куренцова. – Л.: Наука, 1968. – 72 с.
 10. Малышев, Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна / Л.И. Малышев. – М.; Л.: Наука, 1965. – 367 с.
 11. Малышев, Л.И. Флористические спектры Советского Союза / Л.И. Малышев // История флоры и растительности Евразии. – Л.: Наука, 1972. – С. 17–40.
 12. Малышев, Л.И. Количественная характеристика флоры Путорана / Л.И. Малышев // Флора Путорана. – Новосибирск: Наука, 1976. – С. 163–186.
 13. Пешкова, Г.А. Степная флора Байкальской Сибири / Г.А. Пешкова. – М.: Наука, 1972. – 207 с.
 14. Пешкова, Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор южной Сибири / Г.А. Пешкова. – Новосибирск: Наука, 2001. – 200 с.
 15. Положий, А.В. О значениях и методах изучения флоры / А.В. Положий // Изв. СО АН СССР. – Сер. биол.–мед. наук, 1965. – Вып.2. – №8. – С. 3 – 9.
 16. Ревердатто, В.В. Ледниковые и степные реликты во флоре степей Средней Сибири в связи с историей флоры / В.В. Ревердатто // Науч. чтения памяти М.Г. Попова. – Новосибирск: Наука, 1960. – Вып.1–2. – С.111–131.
 17. Ревердатто, В.В. Плейстоценовые и степные реликты во флоре Средней Сибири / В.В. Ревердатто // Изв. СО АН СССР. – Сер. биол. наук. – 1965. – Вып.1. – № 4. – С. 3–14.
 18. Ревушкин, А.С. Высокогорная флора Алтая / А.С. Ревушкин. – Томск: Изд-во ТГУ, 1988. – 318 с.
 19. Степанов, Н.В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна) / Н.В. Степанов. – Красноярск, 1994. – 108 с.
 20. Стрельникова, Т.О. Флора Башчелакского хребта: автореф. дисс. ...канд. биол. наук. / Т.О. Стрельникова. – Томск: ТГУ, 2002. – 22 с.
 21. Тахтаджян, А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных / А.Л. Тахтаджян. – М.: МОИП, 1948. – 300 с.
 22. Толмачев, А.И. О некоторых архаичных чертах растений тайги, их экологической и исторической обусловленности / А.И. Толмачев // Памяти Порфирия Никитича Крылова. – Томск: ТГУ, 1951. – Вып. 116.
 23. Федорова, И.Т. Новая карта растительности мира / И.Т. Федорова, Е.А. Волкова // Ботанический журнал. – 1991. – Т.76. – № 3. – С. 352 – 364.
 24. Шлотгауэр, С.Д. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана / С.Д. Шлотгауэр, М.В. Крюкова, Л.А. Антонова. – Владивосток-Хабаровск: ДВО РАН, 2001. – 195 с.

Поступила в редакцию 15 сентября 2007 г.
Принята к печати 26 ноября 2007 г.