

УДК 581.93: 630*181(235.222)

Флора высокогорных лесов верховий р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай)

Е.Е. Тимошок,
С.Н. Скороходов, Е.Н. Тимошок*

*Институт мониторинга климатических
и экологических систем СО РАН,
Россия 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3¹*

Received 3.12.2010, received in revised form 10.12.2010, accepted 17.12.2010

В высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта выявлено высокое видовое разнообразие сосудистых растений, наибольшее – в старовозрастных кедровниках. Приведены сведения по таксономической, хорологической, экологической структурам флоры высокогорных лесов и ценофлор старовозрастных кедровников и лиственничников, восстановившихся на месте гарей и сформировавшихся на флювиогляциальных отложениях. В ценофлорах преобладают азиатские виды. Все ценофлоры значительно обособлены и обогащены психрофитами.

Ключевые слова: леса, ценофлора, сосудистые растения, Северо-Чуйский хребет.

Введение

Алтае-Саянский экорегион, расположенный в центре Евразии, является одним из наиболее ценных экорегионов глобального масштаба. Международными экспертами Всемирного фонда дикой природы этот регион отнесен к Global 200 – списку девственных или мало измененных экорегионов Земли, в которых сосредоточено более 90 % мирового разнообразия.

В Горном Алтае леса занимают ведущее положение в составе растительного покрова, занимая более 50 % его территории (Куминова, 1960). В целом, для флоры лесов этой территории автором приведено 655 видов сосудистых растений, для кедровых лесов – 233, лиственничных – 341. В геогра-

фическом спектре кедровых лесов ведущее положение занимают евразийские (35,6 %) и азиатские (32,6 %) виды; в лиственничных преобладают евразийские виды (42,2 %), участие азиатских видов ниже (31,0 %). Экологический анализ флоры показал, что в кедровых и лиственничных лесах, исследованных на территории Алтая, преобладают мезофиты (59,2 и 55,7 % соответственно). В то же время А.В. Куминова (1960) подчеркивала, что для горных лесов Алтая характерна значительная примесь психрофитов, ксерофитов и гигрофитов. В обследованных ею кедровых лесах второе место занимают мезопсихрофиты (12,5 %), в лиственничных – мезоксерофиты (17,3 %). Участие собственно психрофитов значительно ниже

* Corresponding author E-mail address: timoshokee@mail.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

(8,6 % в кедровниках и 4,4 % в лиственничниках).

Согласно геоботаническому районированию А.В. Куминовой (1960) Северо-Чуйский хребет относится к Чуйскому высокогорному району Центрально-Алтайского высокогорного округа.

По лесорастительному районированию (Крылов, Речан, 1965) система Чуйских белков и Курайский хребет отнесены к Чуйско-Курайскому округу подпровинции Юго-Восточный Алтай, где лесной пояс занимает полосу 1200-2400 м над ур. моря. Выделенный в округе лесной лиственничный район охарактеризован авторами достаточно кратко по данным, полученным на сглаженных неоднократными оледенениями склонах Южно-Чуйских белков в бассейне р. Джасатер. По мнению этих авторов, господствующие здесь молодые лиственничники возникли после оледенения, с чем авторы связывают флористическую бедность травяного покрова.

В дальнейшем В.Н. Смагиным с соавторами (1980) Чуйские хребты отнесены к Алтае-Тувинско-Хангайской котловинно-горной провинции, характеристика высотнопоясных комплексов которой дана на основе монографий А.Г. Крылова и С.П. Речан (1965, 1967).

Горные леса этой провинции на высотах более 2000 м над ур. моря, расположенные в непосредственной близости от современных ледников на Северо-Чуйском хребте, до настоящего времени остаются наименее исследованными.

Целью наших исследований было изучение современного состояния флоры высокогорных лесов верховий р. Актру, не подвергавшихся антропогенным воздействиям (и особенно пастьбе скота), имеющих особую ценность для проведения мониторинговых

исследований в приледниковой зоне. В задачи входило охарактеризовать отдельные ценофлоры: старовозрастных кедровников; лиственничников, восстановившихся после пожаров и сформировавшихся на флювиогляциальных отложениях, а также выявить эндемичные, редкие и исчезающие виды растений в их составе.

Район работ, материалы и методы

Характеристика района работ и объектов исследования

Северо-Чуйский хребет вытянут в широтном направлении на 70 км. На западе он ограничен глубокой долиной р. Аргут, отделяющей его от Катунского хребта, на востоке – долиной р. Чеган-Узун (Тронов, 1949).

Район исследований расположен в наиболее высокой части хребта – горном узле Биш-Иирду, где средняя высота достигает 3600 м над ур. моря, а ряд вершин превышает 4000 м (Маашей-баш – 4173 м, Актру-баш – 4075 м). В этой части хребта сосредоточено современное оледенение.

Бассейн Актру представляет типичный результат крупномасштабной ледниковой разработки рельефа с характерной тенденцией к общей циркулярной форме, крутыми склонами и выположенным дном (Тронов, 1949). Долина Актру троговая, имеет северо-северо-восточное направление, закрыта с трех сторон. Ее правые и левые склоны очень крутые, а в истоках Актру, вблизи ледников, скальные. В долину спускаются ледники Малый Актру, Левый и Правый Актру. В периоды похолодания климата в среднем и позднем плейстоцене эти ледники неоднократно увеличивались в размерах и сливались вместе в один, который, спускаясь по долине р. Актру на многие километры, достигал Курайской степи (Окишев, 1982).

Для Северо-Чуйского хребта характерна типичная для Алтая высотная поясность растительности. Горно-лесной пояс занимает здесь полосу 1800 – 2200 (2300) м над ур. моря; лесотундровый экотон – 2300-2500 м; горно-тундровый пояс – 2500-3050 м над ур. моря. Его растительность не испытала значительных антропогенных изменений (Тимошок, 2004).

Н.В. Ревякина (1996), исследовавшая конкретную приледниковую флору «Актру», зафиксировала в ней 265 видов сосудистых растений. О лесах долины Актру она лишь вкратце заметила, что «климаксовыми» сообществами в долине р. Актру являются лес из сосны кедровой и лиственницы сибирской, кустарниковый ярус представлен *Lonicera altaica*, *Betula nana* subsp. *rotundifolia*, *Cotoneaster uniflora*, *Spiraea media*, можжевельники и брусника. Среди травянистых растений чаще встречаются *Hedysarum austrosibiricum*, *Festuca altaica*, *Aconogonon alpinum*» (Ревякина, 1996).

Нами в ходе многолетних исследований в верховьях р. Актру зафиксированы более 400 видов сосудистых растений (Timoshok, Scorohodov, 2005).

Важные сведения о прошлом лесов долины р. Актру приведены профессором В.В. Сапожниковым, посетившим ее в 1898 г.: «... насаждения в долине почти чисто лиственничные и притом, испытавшие действие огня, местами полузаваленные обуглившимися стволами, между которыми засела весьма однообразная травяная растительность – один злак и одно желтое бобовое, и больше – на значительных пространствах ничего иного. Густо стоящие лиственницы обгорели внизу до половины и даже на $\frac{3}{4}$ ствола ...» (Сапожников, 1901, 142).

В настоящее время на месте гарей, упомянутых В.В. Сапожниковым (1901), преоб-

ладают вторичные послепожарные лиственничные леса с небольшой примесью кедра. На сухих склонах долины р. Актру распространены закустаренные разнотравно-осоковые и разнотравно-злаковые лиственничные леса с высокой задернованностью почвы. В кустарниковом ярусе встречаются *Spiraea chamaedrifolia*, *Cotoneaster uniflora*, *Juniperus sibirica*, реже – *J. pseudosabina*. В травяном покрове разнотравно-осоковых лесов преобладает *Carex macroura*, разнотравно-злаковых – *Calamagrostis pavlovii*. С низким проективным покрытием и в тех и в других участвуют *Aegopodium alpestre*, *Aquilegia glandulosa*, *Crepis sibirica*, *Dianthus superbus*, *Geranium pseudo-sibiricum*, *Lilium pilosiusculum*, *Poa altaica*, *Polemonium caeruleum*, *Saussurea controversa*, *Solidago dahurica*, *Trifolium lupinaster* и др. На более влажных склонах долины сосредоточены ерничково-кустарничково-зеленомошные послепожарные лиственничные леса, где значительное обилие имеют *Betula rotundifolia* и *Vaccinium vitis-idaea*, из трав присутствуют *Aegopodium alpestre*, *Cerastium pauciflorum*, *Galium boreale* и др.

Наиболее интересны в верховьях р. Актру старовозрастные кедровые леса (Timoshok, Narozhnyi, 2004, Тимошок и др., 2005), существующие вблизи ледников более 500 лет на высотах 2100-2300 м над ур. моря. Небольшими массивами они сохранились после значительных похолоданий климата, отмечавшихся в бассейне Актру в XVII и XIX вв. (Адаменко, 1986, Окишев и др., 2000), между обширными «каменными реками», спускающимися с бортов долины, благодаря чему они не были затронуты пожарами начала-середины XIX в. Эти леса по возрастному составу и структуре значительно отличаются от молодых лиственничников, восстановившихся после пожаров на склонах долины (Бочаров, 2009). В их кустарниковом ярусе преобладает *Betula rotun-*

difolia, с меньшим обилием участвуют *Salix sajanensis*, *S. saposhnikovii* и *Lonicera altaica*. В травяно-кустарничковом ярусе представлено значительное число трав, среди которых *Aegopodium alpestre*, *Bergenia crassifolia*, *Bistorta vivipara*, *Cerastium pauciflorum*, *Festuca altaica*, *F. kryloviana*, *Stellaria peduncularis*, *Swertia marginata* и др.; из кустарничков присутствуют *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum*. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают лишайники рода *Cladonia* и типичные лесные мхи *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*.

На флювиогляциальных отложениях в долине р. Актру формируются молодые лиственничники с кустарничковым ярусом из ив (*Salix coesia*, *S. saposhnikovii*, *S. hastata* и др.) и пятнистым травяно-моховым покровом.

Наши исследования проводились в наиболее возвышенной части Северо-Чуйского хребта (50°05' с.ш., 87°45' в.д.), на северном макросклоне, в верховьях р. Актру. Высокогорные леса обследовались в 1988, 1999-2006 гг. на экологических профилях, заложенных по высотному градиенту от дна долины до границы сомкнутых лесов на восточно-юго-восточном и западно-северо-западном склонах долины р. Актру, на абсолютных высотах 2100-2300 м.

Методики исследований

Материалом для исследования флоры высокогорных лесов верховий р. Актру явились 307 листов гербария сосудистых растений, собранных нами в июне-августе в 1988, 1999-2006 гг. В обследованных лесах выполнены 104 геоботанических описания, в том числе в старовозрастных кедровниках – 38, в послепожарных лиственничниках – 35, в лиственничниках на флювиогляциальных отложениях – 31 описание. Геоботанические описания травяно-кустарничкового яруса выполнялись

по общепринятым методам (Корчагин, 1976) на площадках размером 10 x 10 м. Проективное покрытие каждого вида оценивалось в процентах. Общая площадь обследованных лесных сообществ в верховьях р. Актру составила около 3 км².

При выделении ценофлор был использован формационный подход (Толмачев, 1974), в основе которого лежит представление об объективном существовании флористических комплексов, охватывающих значительное количество близких ассоциаций, формаций, групп формаций. Дополнительно при их выделении использованы возраст эдификаторов сообществ (кедра сибирского и лиственницы сибирской) и история формирования обследованных лесов (старовозрастные приледниковые кедровники; лиственничники, восстановившиеся после пожаров середины-конца XIX в.; молодые лиственничники, формирующиеся на водно-ледниковых (флювиогляциальных отложениях).

Для парного сравнения ценофлор использован коэффициент сходства Жаккара (Шмидт, 1984):

$$Kq = c / (a + b - c),$$

где *a* – число видов в первой ценофлоре; *b* – число видов во второй ценофлоре; *c* – число видов, общих для двух ценофлор. Применение этого коэффициента обосновано тем, что при сопоставлении близких флор он обладает наибольшей математической корректностью и разрешающей способностью.

При проведении хорологического и эколого-географического анализов флоры и ценофлор обследованных лесов применены принципы и концепции, изложенные в работах А.И. Толмачева (1962, 1974), А.В. Положий (1965), Л.И. Малышева (1965). Для экологического анализа использованы собственные наблюдения приуроченности ви-

дов к условиям экотопов в горно-ледниковых бассейнах Северо-Чуйского хребта и литературные данные, прежде всего А.В. Куминовой (1960), для некоторых видов – данные Н.В. Ревакиной (1996) и А.И. Пяка (2003). Для детального выявления экологической структуры флоры высокогорных лесов и выделенных ценофлор этот анализ проведен нами в двух вариантах: а) по одному фактору среды, а именно увлажнению; б) по двум-трем факторам среды (увлажнение-температура, либо увлажнение-каменистость субстрата, либо увлажнение-температура-каменистость субстрата), согласно А.В. Куминовой (1960). При проведении биоморфологического анализа использованы представления И.Г. Серебрякова (1962). Латинские названия сосудистых растений приведены в основном по С.К. Черепанову (1995).

Результаты

Флора высокогорных лесов верховий р. Актру

Во флоре высокогорных лесов верховий р. Актру нами зарегистрированы 166 видов высших сосудистых растений из 100 родов, 42 семейств (рис. 1, табл. 1). Ведущее положение занимают семейства Asteraceae (11,3 %, 18 видов), Роасеае (10,1 %, 17 видов), Salicaceae (7,1 %, 12 видов), Ranunculaceae (6,5 %, 11 видов), Rosaceae (5,4 %, 9 видов), Сурегасеае (5,4 %, 9 видов), Caryophyllaceae и Ариасеае (по 4,8 %, 8 видов). Высокий ранг семейства Asteraceae достигается за счет высокого родового разнообразия (16 родов), семейства Роасеае – благодаря значительному родовому (7 родов) и видовому разнообразию рода *Poa* (7 видов), семейства Salicaceae – за счет высокого видового разнообразия рода *Salix*. На одно семейство в среднем приходится 4 вида. Уровень видового богатства выше среднего имеют только 12 (28,6 %), ниже среднего – 30

семейств (71,4 %). Среди наиболее крупных родов – *Salix* (12 видов), *Carex* (8), *Poa* (7), *Festuca* и *Pedicularis* (по 4 вида), включающих в совокупности 35 видов (21 %). Более половины родов (63 рода, 63 %) содержат только по одному виду. Величина родового коэффициента (отношение числа видов к числу родов) – 1,7. Наличие большого числа одно- и двувидовых семейств (в сумме 25 семейств, 60 %) и одновидовых родов свидетельствует о миграционном характере флоры высокогорных лесов верховий р. Актру.

В спектре географических ареалов преобладают азиатские виды (51,5 %), а среди них – североазиатские (28,1 %). В два раза ниже участие южно-сибирско-центральноазиатских (14,4 %), незначительно – алтае-саянских (4,2 %), южно-сибирских (3,6 %) и южно-сибирско-восточноазиатских (1,2 %) видов. Значительно представлена здесь группа видов с широкими ареалами (48,5 %), в основном евразийские (25,1 %) и голарктические (19,8 %) виды.

Анализ поясной-зональной структуры показал, что в эколого-географическом спектре почти половина – горно-равнинные виды (46,0 %) (рис. 2). Высокогорные виды составляют треть (33,0 %) данной флоры, причем участие альпийских и арктоальпийских видов (по 17,5 %) одинаково. Ниже участие горных (13,0 %) и горно-гипоарктических видов (6 %).

Экологический анализ по одному только фактору увлажнения показывает, что во флоре высокогорных лесов верховий р. Актру господствуют мезофиты (67,1 %); более чем в 4 раза меньше ксеромезофитов (16,2 %) и мезогигрофитов (15,4 %). Доля гигрофитов (1,2 %) и ксерофитов (1 %) крайне незначительна. Таким образом, данный вариант анализа показывает, что по экологической структуре флора этих высокогорных лесов почти не от-

личается от равнинной лесной флоры, что не отражает ни их высотной приуроченности, ни их своеобразия.

Экологический анализ флоры по двум-трем факторам среды показывает принципиально другое соотношение экологических групп. Выявлено преобладание группы психрофитов, объединяющей почти половину видов (45,6 %), среди которых на первом месте собственно психрофиты (20,4 %), на втором – мезопсихрофиты (14,4 %). Гигропсихрофитов и психропетрофитов гораздо меньше (по 5,4 %). Столь значительное участие психрофитов в экологической структуре этой флоры и отражает ее своеобразие, обусловленное близостью высокогорного пояса. Среди остальных экологических групп преобладают мезофиты (31,1 %). Виды других экологических групп менее представлены (мезоксерофиты 7,8 %; мезогигрофиты 6,0 %, гигрофиты 4,8 %, мезопетрофиты и ксеропетрофиты по 1,8 %, ксерофиты 1,2 %). 9 % видов относятся к группе петрофитов, что свидетельствует о наличии в этих лесах каменистых местообитаний. Таким образом, с нашей точки зрения, для экологического анализа флоры высокогорных лесов более пригоден двух-, трехфакторный анализ, при использовании которого адекватно отражается их высотная приуроченность, близость высокогорного пояса, что и подтверждается участием в исследованной лесной флоре значительного числа видов из группы психрофитов.

Во флоре обследованных лесов нами выявлено значительное разнообразие жизненных форм сосудистых растений – 16 (табл. 2). В биоморфологическом спектре преобладают многолетние травы – 78,0 % видов, а среди них корневищные (коротко- и длиннокорневищные) 31,5 %. Участие кустовых (рыхлокустовых и плотно-кустовых) трав почти в 2 раза ниже – 18,5 %. Из древесных растений

значительны лишь кустарники (16,0 %). Доля кустарничков (4,0 %) и полукустарничков (1,0 %) очень мала. Деревья представлены только двумя видами: кедром сибирским и лиственницей сибирской. Отмечены здесь и растения-подушки *Stellaria peduncularis* и *Minuartia biflora*.

В верховьях р. Актру мы выделили три типа лесных ценофлор: старовозрастных кедровых лесов, послепожарных лиственничных лесов и молодых лиственничников на флювиогляциальных отложениях.

Ценофлора старовозрастных кедровых лесов

Наибольшее число видов сосудистых растений выявлено в старовозрастных кедровых лесах: 104 вида из 67 родов, 35 семейств (табл. 1, рис. 1). В данной ценофлоре выделены семь ведущих семейств, которые располагаются в следующем порядке: Роасеае (12 видов), Caryophyllaceae (7), Ranunculaceae (7), Asteraceae (6), Cyperaceae (6), Ruyolaceae (5), Salicaceae (5 видов). На одно семейство в среднем приходится 3 вида. Уровень видового богатства выше среднего имеют только 11 (31 %), ниже среднего – 24 семейства. Наиболее крупные роды *Poa* (6 видов), *Salix* и *Carex* (по 5 видов), *Festuca*, *Pedicularis* (по 4 вида).

В спектре географических ареалов немногим более половины составляют азиатские виды (51,4 %), среди которых преобладают североазиатские (22,3 %); менее значительно участие южно-сибирско-центрально-азиатских (14,6 %), незначительно – алтае-саянских (6,8 %), южно-сибирских (5,8 %) и южно-сибирско-восточноазиатских (1,9 %) видов. В сумме около 48,6 % составляют виды с широкими ареалами: 23,3 % – голарктические, 21,4 % – евразийские и 3,9 % – северо-американо-азиатские, космополитов нет. В старовозрастных кедровых лесах нами

Таблица 1. Список видов сосудистых растений в ценофлорах высокогорных лесов верховий р. Актру

	Старовозрастные кедровники	Послепожарные лиственничники	Лиственничники на флювиогляци- альных отложениях
1	2	3	4
Alliaceae			
<i>Allium altaicum</i> Pallas	+	+	-
Apiaceae			
<i>Aegopodium alpestre</i> Ledeb.	+	+	+
<i>Bupleurum aureum</i> Fisch. ex Hoff.	-	+	-
<i>Bupleurum multinerve</i> DC.	-	+	-
<i>Heracleum dissectum</i> Ledeb.	+	+	-
<i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb.	+	-	+
<i>Pachypleurum schischkinii</i> Serg.	-	+	-
<i>Phlojodicarpus villosus</i> (Turz. ex Fisch. & C.A.Mey.) Ledeb.	-	-	+
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoff.	+	+	-
<i>Seseli condensatum</i> (L.) Reichenb.	-	-	+
Asteraceae			
<i>Achillea millefolium</i> L.	-	+	-
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	-	-	+
<i>Aster sibiricus</i> L.	-	-	+
<i>Cicerbita azurea</i> (Ledeb.) Beauverd	+	+	-
<i>Crepis multicaulis</i> Ledeb.	-	-	+
<i>Crepis sibirica</i> L.	-	+	-
<i>Erigeron elongatus</i> Ledeb.	+	-	-
<i>Erigeron uniflorus</i> L.	-	+	-
<i>Hieracium korshinskyi</i> Zahn.	-	+	+
<i>Hieracium czamyjashense</i> Tupitzina	-	+	-
<i>Ligularia altaica</i> DC.	-	+	+
<i>Leontopodium ochroleucum</i> Beauverd	-	-	+
<i>Petasites rubellus</i> (J.F. Gmel.) Toman	+	-	-
<i>Saussurea controversa</i> DC.	+	+	-
<i>Saussurea parviflora</i> (Poer.) DC.	+	+	-
<i>Scorzonera radiata</i>	-	-	+
<i>Solidago dahurica</i> Kitag.	-	+	+
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	-	-	+
<i>Tephrosieris integrifolia</i> (L.) Holub.	+	-	-
Berberidaceae			
<i>Berberis sibirica</i> Pallas	+	-	+
Betulaceae			
<i>Betula fruticosa</i> Pallas	-	+	+

Продолжение табл. 1

1	2	3	4
<i>Betula rotundifolia</i> Spach.	+	+	+
Brassicaceae			
<i>Draba hirta</i> L.	+	-	-
<i>Draba sibirica</i> (Pallas) Thel.	+	-	-
<i>Draba subamplexicaulis</i> C.A. Mey.	-	+	-
Campanulaceae			
<i>Campanula glomerata</i> L.	+	+	-
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	+	+	+
Caprifoliaceae			
<i>Linnaea borealis</i> L.	+	-	-
<i>Lonicera altaica</i> Pallas ex DC.	+	+	+
<i>Lonicera hispida</i> Pallas ex Schult.	+	+	+
Caryophyllaceae			
<i>Cerastium pauciflorum</i> Stev. ex Ser.	+	+	-
<i>Dianthus superbus</i> L.	+	+	-
<i>Gastrolchnis tristis</i> (Bunge) Czer.	+	-	-
<i>Gypsophila cephalotes</i> (Schrenk) Com.	-	+	+
<i>Gypsophila sericea</i> (Ser.) Kryl.	+	+	-
<i>Minuartia biflora</i> (L.) Schinz & Thell.	+	+	-
<i>Moehringia umbrosa</i> (Bunge) Fenzl	+	+	-
<i>Stellaria peduncularis</i> Bunge	+	-	-
Cupressaceae			
<i>Juniperus pseudosabina</i> Fisch. & C.A. Mey.	+	+	-
<i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.	+	+	+
Cyperaceae			
<i>Carex aterrima</i> Hoppe	+	-	-
<i>Carex capillaris</i> L.	-	-	+
<i>Carex coriophora</i> Fisch. & C.A. Mey.	-	-	+
<i>Carex macroura</i> Meinsh.	+	+	-
<i>Carex media</i> R. Br.	+	+	+
<i>Carex orbicularis</i> Boott	-	-	+
<i>Carex sabynensis</i> Less. ex Kunth.	+	-	-
<i>Carex sempervirens</i> Vill.	+	+	-
<i>Kobresia myosuroides</i> (Vill.) Fiori	+	+	-
Empetraceae			
<i>Empetrum nigrum</i> L.	+	+	-
Equisetaceae			
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	+	-	-
<i>Equisetum variegatum</i> Schleich. ex Web.	-	-	+
Ericaceae			
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	+	+	-

Продолжение табл. 1

1	2	3	4
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	+	+	-
Fabaceae			
<i>Astragalus austrosibiricus</i> Schischk.	-	-	+
<i>Astragalus frigidus</i> (L.) A. Gray	+	+	+
<i>Hedysarum austrosibiricum</i> B. Fedtsch.	+	+	-
<i>Hedysarum neglectum</i> Ledeb.	+	+	+
<i>Trifolium lupinaster</i> L.	+	+	+
Gentianaceae			
<i>Gentianopsis barbata</i> (Froel.) Ma	+		-
<i>Gentiana decumbens</i> L.fil.	-	+	-
<i>Gentiana uniflora</i> Georgi	-	+	-
<i>Gentiana grandiflora</i> Laxm.	+	-	-
<i>Swertia marginata</i> Schernk	+	-	+
Geraniaceae			
<i>Geranium albiflorum</i> Ledeb.	+	+	-
<i>Geranium pseudosibiricum</i> J. Mayer	+	+	-
Grossulariaceae			
<i>Ribes atropurpureum</i> C.A. Mey.	+	+	-
<i>Ribes nigrum</i> L.	+	+	-
Iridaceae			
<i>Iris ruthenica</i> Ker-Gawl.	-	+	-
Juncaceae			
<i>Luzula parviflora</i> (Ehrh.) Desv.	+	-	-
<i>Luzula sibirica</i> V. Kresz.	+	-	-
Lamiaceae			
<i>Dracocephalum imberbe</i> Bunge	+	-	+
<i>Dracocephalum nutans</i> L.	-	+	-
<i>Dracocephalum peregrinum</i> L.	-	+	-
Liliaceae			
<i>Lilium pilosiusculum</i> (Frey) Misch.	-	+	-
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	+	+	-
Onagraceae			
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	+	+	+
<i>Chamaenerion latifolium</i> (L.) Th. Fries & Lange	-	-	+
Paeoniaceae			
<i>Paeonia anomala</i> L.	-	+	-
Parnassiaceae			
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	-	+
Pinaceae			
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	+	+	+
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.	+	+	+

Продолжение табл. 1

	1	2	3	4
Poaceae				
<i>Anthoxanthum alpinum</i> A. et D. Love		+	-	-
<i>Bromopsis altaica</i> Peschkova		-	+	-
<i>Calamagrostis obtusata</i> Trin.		+	+	-
<i>Calamagrostis pavlovii</i> Roshev.		+	+	-
<i>Elymus transbaicalensis</i> (Nevski) Tzvel.		-	+	+
<i>Festuca altaica</i> Trin.		+	+	-
<i>Festuca kryloviana</i> Reverd.		+	-	-
<i>Festuca sphagnicola</i> B. Keller.		+	+	+
<i>Festuca rubra</i> L.		+	-	+
<i>Poa alpina</i> L.		-	+	+
<i>Poa altaica</i> Trin.		+	+	+
<i>Poa krylovii</i> Reverd.		+	+	-
<i>Poa palustris</i> L.		+	-	+
<i>Poa pratensis</i> L.		+	-	-
<i>Poa sibirica</i> Roshev.		+	+	+
<i>Poa urssulensis</i> Trin.		+	-	+
<i>Trisetum mongolicum</i> (Hult.) Peschkova		+	-	+
Polemoniaceae				
<i>Polemonium caeruleum</i> L.		-	+	-
Polygalaceae				
<i>Polygala comosa</i> Schkuhr		+	+	-
Polygonaceae				
<i>Aconogonon alpinum</i> (All.) Schur		-	+	+
<i>Bistorta major</i> S.F. Gray		+	+	-
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S.F. Gray		+	+	+
Primulaceae				
<i>Primula nivalis</i> Pall.		-	-	+
<i>Primula pallasii</i> Lehm.		-	+	-
Pyrolaceae				
<i>Orthilia obtusata</i> (Turcz.) Hara		+	-	-
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House		+	-	-
<i>Pyrola incarnata</i> (DC.) Freyn		+	-	+
<i>Pyrola minor</i> L.		+	-	+
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.		+	+	+
Ranunculaceae				
<i>Aconitum decipiens</i> Worosch. & Anfalov		+	-	-
<i>Aconitum glandulosum</i> A Khokhr.		+	-	-
<i>Aconitum leucostomum</i> Worosch.		+	-	-
<i>Aquilegia glandulosa</i> Fisch. ex Link		+	+	-
<i>Aquilegia sibirica</i> Lam.		-	+	+

Продолжение табл. 1

1	2	3	4
<i>Atragene sibirica</i> L.	+	+	-
<i>Callianthemum sajanense</i> (Regel) Witas.	+	-	-
<i>Delphinium elatum</i> L.	+	+	-
<i>Pulsatilla flavescens</i> (Zucc.) Juz.	-	+	-
<i>Thalictrum minus</i> L.	-	+	-
<i>Trollius asiaticus</i> L.	-	+	-
Rosaceae			
<i>Alchemilla vulgaris</i> L.	-	+	-
<i>Cotoneaster uniflorus</i> Bunge	+	+	+
<i>Dryas oxyodonta</i> Juz.	-	-	+
<i>Pentaphylloides fruticosa</i> O. Schwarz.	-	-	+
<i>Potentilla gelida</i> S.A. Mey	+	-	-
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	-	+	-
<i>Rosa oxyacantha</i> Bieb.	+	-	-
<i>Spiraea chamaedrifolia</i> L.	-	+	-
<i>Spiraea flexuosa</i> Fisch. ex Cambess.	-	+	-
Rubiaceae			
<i>Galium boreale</i> L.	-	+	-
Salicaceae			
<i>Salix arctica</i> Pall.	-	-	+
<i>Salix berberifolia</i> Pall.	+	-	+
<i>Salix coesia</i> Vill.	-	-	+
<i>Salix glauca</i> L.	-	-	+
<i>Salix hastata</i> L.	-	-	+
<i>Salix phylicifolia</i> L.	+	+	+
<i>Salix pyrolifolia</i> Ledeb.	-	-	+
<i>Salix rectijulis</i> Ledeb. ex Trautv.	-	-	+
<i>Salix reticulata</i> L.	-	-	+
<i>Salix sajanensis</i> Nas.	+	-	-
<i>Salix saposhnikovii</i> A. Skvorts.	+	+	+
<i>Salix vestita</i> Pursh.	+	+	+
Santalaceae			
<i>Thesium repens</i> Ledeb.	+	+	-
Saxifragaceae			
<i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch	+	+	-
<i>Saxifraga cernua</i> L.	+	-	-
<i>Saxifraga punctata</i> L.	+	-	-
Scrophulariaceae			
<i>Castilleja pallida</i> (L.) Spreng.	-	-	+
<i>Pedicularis brachystachys</i> Bunge	+	-	-
<i>Pedicularis compacta</i> Steph.	+	-	-

Окончание табл. 1

1	2	3	4
<i>Pedicularis elata</i> Willd.	+	+	-
<i>Pedicularis incarnata</i> L.	+	+	-
<i>Veronica krylovii</i> Schischk.	-	+	-
Tamaricaceae			
<i>Myricaria dahurica</i> (Willd.) Ehrenb.	-	-	+
Valerianaceae			
<i>Patrinia sibirica</i> (L.) Juss.	-	-	+
Violaceae			
<i>Viola altaica</i> Ker-Gawl.	+	+	-

Примечание: «+» – наличие вида, «-» – отсутствие вида.

обнаружены 7 алтае-саянских эндемиков: *Aconitum decipiens*, *A. glandulosum*, *Gypsophila sericea*, *Poa Krylovii*, *Pedicularis brachystachys*, *Rosa oxyacantha*, *Salix sajanensis*. Здесь встречается один вид, занесенный в Красную Книгу РФ (2008), – *Aconitum decipiens* и два вида *Allium altaicum* и *Rosa oxyacantha* внесенные в Красную книгу Республики Алтай (1996).

В ценофлоре старовозрастных кедровников, как и во флоре высокогорных лесов верховий р. Актру, преобладают горноравнинные виды (рис. 2). Высокогорные альпийские и арктоальпийские виды составляют 37,0 % данной ценофлоры, причем преобладают среди них альпийские (20,5 %). Горных видов 16,5 %, горно-гипоарктические виды немногочисленны (5,0 %).

Экологический анализ ценофлоры только по фактору увлажнения показывает, что в ней господствуют мезофиты (72,8 %). Виды других групп представлены незначительно (ксеромезофиты – 13,6 %, мезогигрофиты – 12,6, ксерофиты – 1 %). Таким образом, и в этом случае выявленная экологическая структура не отражает высотную приуроченность старовозрастных кедровых лесов и не характеризует особенности их ценофлоры.

Второй вариант экологического анализа показывает, что в ценофлоре старовозрастных кедровых лесов, как и в целом во флоре обследованных высокогорных лесов верховий Актру, виды группы психрофитов преобладают (53,4 %). Из них собственно психрофитов – 21, 4 %, мезопсихрофитов – 18,4 %, гигропсихрофитов и психропетрофитов – по 6,8 %. На другие экологические группы приходится 46,6 %, среди которых преобладают мезофиты (25,2 %). Значительно ниже доля мезоксерофитов (8,7 %), мезогигрофитов (7,8 %), мезопетрофитов (2,9 %) и ксеропетрофитов (1,9 %).

В этой ценофлоре представлены 15 жизненных форм сосудистых растений. В биоморфологическом спектре преобладают многолетние травы (табл. 2). Среди них ведущее положение принадлежит корневищным (31,0 %). Значительно участие кустовых трав, в основном злаков, – 21 %. Доля других травянистых растений гораздо меньше. Среди древесных растений также преобладают кустарники (16 %). Кустарничков немного (5,0 %). Деревья представлены теми же двумя видами, что и во флоре в целом. В кедровниках отмечены два вида растений-подушек *Stellaria peduncularis* и *Minuartia biflora*.

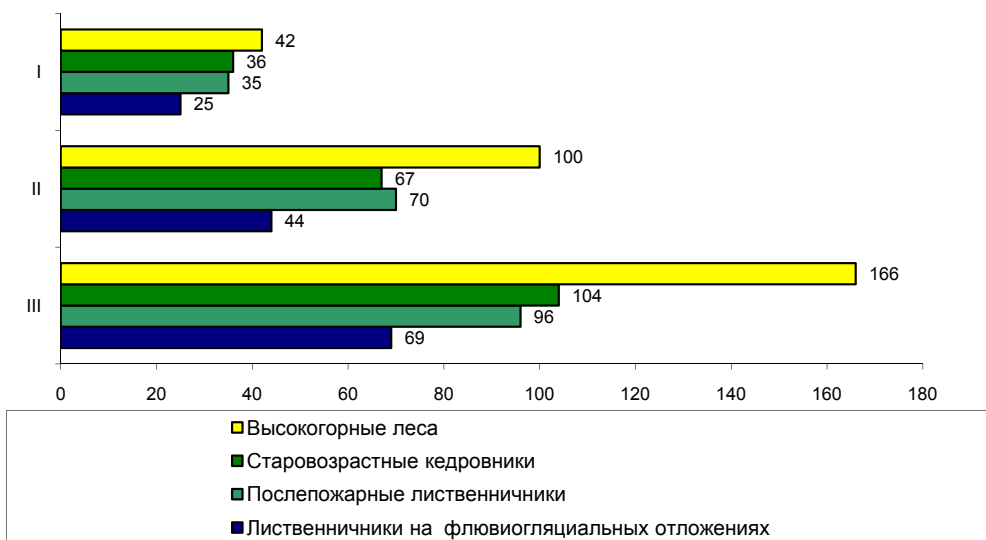


Рис. 1. Количество семейств (I), родов (II) и видов (III) сосудистых растений во флоре высокогорных лесов верховий р. Актру, ценофлорах старовозрастных кедровников, послепожарных лиственничников и лиственничников на флювиогляциальных отложениях

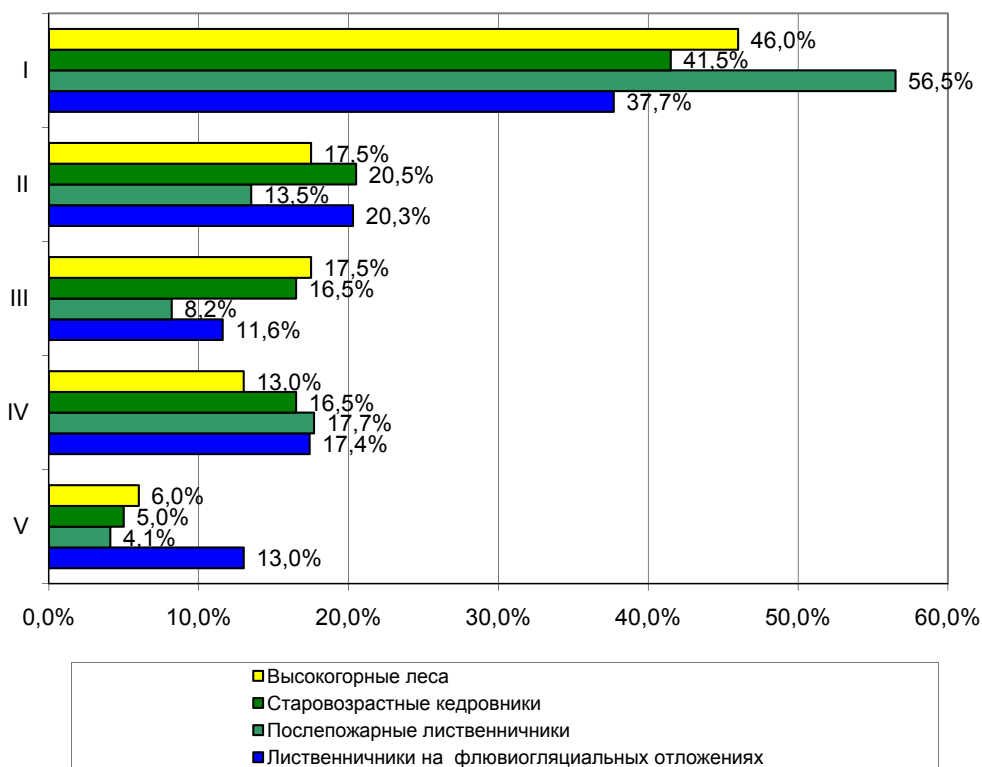


Рис. 2. Соотношение эколого-географических групп во флоре высокогорных лесов верховий р. Актру, ценофлорах старовозрастных кедровников, послепожарных лиственничников и лиственничников на флювиогляциальных отложениях: I – горно-равнинные виды; II – альпийские виды; III – арктоальпийские виды; IV – горные; V – горно-типоарктические виды

Таблица 2. Биоморфологическая структура флоры высокогорных лесов верховий р. Актру, ценофлор старовозрастных кедровников, послепожарных лиственничников и лиственничников на флювиогляциальных отложениях (% от общей суммы видов флоры или ценофлоры)

Жизненные формы	Высокогорные леса	Старовозрастные кедровники	Послепожарные лиственничники	Лиственничники на флювиогляциальных отложениях
Древесные растения				
Деревья	1	2	1	1
Кустарники	16	16	16	16
Кустарнички	4	5	4	4
Полукустарнички	1	2	0	0
Травянистые растения				
Короткокорневищные	18	15	19	26
Длиннокорневищные	13	16	16	13
Рыхлокустовые	13	15	11	12
Плотнокустовые	5	6	4	4
Стержнекорневые	10	5	9	9
Кистеконовые	6	3	7	4
Корнеотпрысковые	5	7	6	4
Клубневые	2	3	3	3
Луковичные	2	2	2	3
Живородящие	1	2	1	-
Подушки	1	1	-	-
Однолетники	1	-	-	-

Ценофлора послепожарных лиственничников

По количеству видов сосудистых растений ценофлора послепожарных лиственничников (рис. 1, табл. 1) незначительно отличается от ценофлоры старовозрастных кедровников. Здесь выделены шесть ведущих семейств. На первом-втором местах *Poaceae* и *Asteraceae* (по 10 видов), на третьем – *Ranunculaceae* (7 видов). Далее следуют *Ariaceae* и *Caryophyllaceae* (по 6 видов), *Rosaceae* (5 видов). Наиболее крупный род *Poa* (5 видов). На одно семейство в среднем приходится 2,7 вида. Уровень видового богатства выше среднего имеют 10 (27 %), ниже среднего – 26 семейств.

В географическом спектре этой ценофлоры 50,3 % азиатские виды, среди которых преобладают североазиатские (28,9 %).

Южно-сибирско-центрально-азиатские виды имеют меньшее участие (13,4 %). Роль южно-сибирских, алтае-саянских и южно-сибирско-восточноазиатских видов незначительна (4,1, 3,1, 1 % соответственно). Другая половина рассматриваемой ценофлоры (49,7 %) – виды с широкими ареалами, из них 34,0 % евразийские, 12,4 % голарктические и 3,1 % североамерикано-азиатские. Из эндемиков в послепожарных лесах нами обнаружены только 2 вида. Это отмеченные также и в старовозрастных кедровниках *Poa krylovii* и *Gypsophila sericea*. Здесь встречен только один редкий вид, занесенный в Красную книгу Республики Алтай (1996), – *Allium altaicum*.

В ценофлоре послепожарных лиственничников участие горно-равнинных видов

значительно выше (56,5 %) (рис. 2), чем в старовозрастных кедровниках, а участие высокогорных видов ниже (21,7 %), причем альпийских видов больше (13,5 %), чем арктоальпийских (8,2 %). Горных видов здесь 17,7 %, горно-гипоарктических видов немного (4,1 %).

Экологический анализ этой ценофлоры только по фактору увлажнения показал, что и здесь мезофиты абсолютно преобладают (73,3 %). Ксеромезофитов немного больше (17,5 %), а мезогигрофитов меньше (9,3 %), чем в старовозрастных кедровниках.

Второй вариант экологического анализа рассматриваемой ценофлоры свидетельствует о том, что здесь, в отличие от ценофлоры старовозрастных кедровников, первое место принадлежит мезофитам (40,2 %). Доля видов группы психрофитов (в сумме 36,0 %, собственно психрофитов и мезопсихрофитов по 14,4 %, гигропсихрофитов – 4,1 %, психропетрофитов – 3,1 %), обусловленных близостью высокогорного пояса, в 1,5 раза ниже, чем в старовозрастных лесах. Пониженное участие психрофитов в послепожарных лиственничниках связано, прежде всего, с тем, что для видов этой экологической группы условия здесь менее благоприятны, поскольку эти леса расположены на достаточно крутых склонах, где температуры из-за температурной инверсии выше, чем в нижней части склонов, где расположены старовозрастные кедровники (Ледники Актру, 1987). Кроме того, юго-западные склоны теплее за счет увеличенного потока солнечной радиации. Доля других экологических групп в составе этой ценофлоры значительно ниже: мезоксерофитов 10,3 %, мезогигрофитов 5,2 %, гигрофитов 2,1 %, ксеропетрофитов 1,9 %, ксерофитов 1 %.

В ценофлоре послепожарных лиственничников отмечены 13 жизненных форм

(табл. 2). Здесь также преобладают многолетние травы (в целом 75 %), среди которых наиболее значительно участие корневищных трав (35 %); причем участие короткокорневищных несколько выше, чем длиннокорневищных. Значительно участие кустовых (также в основном злаков) и стержнекорневых трав, ниже – кистекокорневых, корнеотпрысковых и др. Древесных растений в биоморфологическом спектре 21,9 %. Из них наиболее велико участие кустарников (16 %), кустарничков также немного (5 %). Деревьев тоже только 2 вида. В этих лесах отмечено одно подушковидное растение *Minuartia biflora*.

Ценофлора молодых лиственничников на флювиогляциальных отложениях

В ценофлоре молодых лиственничников на флювиогляциальных отложениях отмечены всего 69 видов сосудистых растений из 44 родов и 25 семейств (табл. 1, рис. 1). В этой обедненной ценофлоре ведущих семейств только три: Salicaceae (11 видов), Asteraceae (9) и Poaceae (9 видов). На одно семейство, как и в послепожарных лиственничниках, в среднем приходится 2,7 вида. Уровень видового богатства выше среднего имеют только 8 (32 %), ниже среднего – 17 семейств. Наиболее крупный род *Salix* (11 видов), за ним следуют *Poa* и *Carex* (по 4 вида).

В спектре географических ареалов почти половина – азиатские виды (49,2 %), среди них, как и в старовозрастных кедровниках и послепожарных лиственничниках, преобладают североазиатские виды (27,5 %). В этой ценофлоре ниже участие южно-сибирско-центрально-азиатских (17,4 %); незначительно – южно-сибирских видов (4,3 %). Видов с широкими ареалами 50,8 %, из них 26,2 % голарктические, 20,3 % евразийские и 2,9 % североамерикано-азиатские, 1,4 % космополиты. Однако, в отличие от старовозрастных

и послепожарных лесов, здесь отсутствуют южно-сибирско-восточноазиатские виды и алтае-саянские эндемики.

В этой ценофлоре участие горно-равнинных видов значительно ниже (37,7 %), чем в двух выше рассмотренных ценофлорах (рис. 2). Альпийские и арктоальпийские виды составляют треть ценофлоры молодых лиственничников (31,9 %, из них альпийских 20,3 %, арктоальпийских 11,6 %). Горных видов, как и в первых двух ценофлорах, почти пятая часть (17,4 %), в то время как доля горно-гипоарктических видов здесь в 2,5 раза выше (13 %).

Экологический анализ данной ценофлоры только по фактору увлажнения показал, что мезофиты (62,2 %) преобладают и здесь. Доля мезогигрофитов (20,3 %) выше, чем в двух вышеприведенных ценофлорах, а ксеро-мезофитов несколько ниже (14,5 %).

При втором варианте экологического анализа здесь, как и в ценофлоре старовозрастных кедровников, преобладают растения из группы психрофитов (55 %), среди которых наибольшее участие принимают собственно психрофиты (21,7 %) и мезопсихрофиты (18,8 %), а гигропсихрофитов и психропетрофитов значительно меньше (8,7 и 5,8 %). Доля мезофитов наиболее низка и составляет лишь пятую часть ценофлоры (20,3 %). Однако, в отличие от двух других ценофлор, здесь выявлено значительное участие гигрофитов (10,1 %), что обусловлено приуроченностью молодых лиственничников к днищу долины р. Актру. Виды других экологических групп не принимают сколько-нибудь значительного участия в экологической структуре этой ценофлоры (мезогигрофиты – 5,8 %, мезоксерофиты – 4,3 %, ксеропетрофиты и ксерофиты по 1,4 %).

В ценофлоре молодых лиственничников жизненных форм только 12 (табл. 2). Как и в

первых двух ценофлорах, здесь преобладают многолетние травы, на которые приходится в целом 79,0 %, а среди них корневищные (39,0 %), с наибольшим участием коротко-корневищных трав. Значительно участие и кустовых трав (16,0 %), главным образом рыхло-кустовых, в меньшей степени плотно-кустовых. Участие трав других биоморф невелико (табл. 2). Среди древесных растений преобладают кустарники. Кустарнички, как и в двух вышеописанных ценофлорах, в биоморфологическом спектре представлены незначительно.

Обсуждение

Проведенные исследования позволяют сделать заключение о высоком видовом разнообразии сосудистых растений в высокогорных лесах верховий р. Актру, где на площади немногим более 3 км², занимаемой лесными сообществами, зарегистрированы 166 видов, что составляет более 25 % видов, отмечавшихся А.В. Куминовой (1960) во флоре лесов всего Алтая. Число видов в ценофлоре старовозрастных кедровников составляет почти половину от количества видов, приведенных ею для флоры кедровых лесов (236 видов), а число видов в ценофлоре послепожарных лиственничников – это около 30 % видов, отмеченных А.В. Куминовой для лиственничников (341 вид) на всей территории Алтая.

По числу ведущих семейств и количеству видов ценофлоры старовозрастных кедровников и послепожарных лиственничников мало отличаются. По числу же крупных родов эти ценофлоры отличаются значительно.

Интересно заметить, что, несмотря на территориальную близость расположения обследованных лесов, число ведущих семейств и количество видов растений уменьшается по мере снижения их возраста. Так, если в старовозрастных кедровниках отмечено семь

ведущих семейств, 104 вида сосудистых растений, то в молодых лиственничниках на флювиогляциальных отложениях – только три ведущих семейства, 69 видов сосудистых растений (рис. 1). Кроме того, изменяется порядок расположения семейств в головной части спектров. Первое место семейства *Roaceae* в семейственных спектрах старовозрастных кедровников и послепожарных лиственничников связано, вероятно, с более длительным периодом их существования. Поселившиеся здесь виды злаков хорошо удерживаются в составе травяного покрова. Ведущее же положение семейств *Salicaceae* и *Asteraceae* в лиственничниках, формирующихся на флювиогляциальных отложениях, связано, прежде всего, с тем, что представители этих семейств распространяются с помощью летучих семян и являются пионерами заселения этих достаточно молодых субстратов.

В то же время в обследованных лесах, расположенных в пределах одной долины, количество общих видов сосудистых растений для трех выделенных ценофлор очень незначительно (22 вида, 12 %). Среди них представители разных биоморф: деревья *Pinus sibirica* и *Larix sibirica*, кустарники *Betula rotundifolia*, *Cotoneaster uniflorus*, *Juniperus sibirica*, *Lonicera altaica*, *L. hispida*, *Salix saposchnikovii*, *S. phyllicipholia*, *S. vestita* травы *Aegopodium alpestre*, *Astragalus frigidus*, *Bistorta vivipara*, *Campanula rotundifolia*, *Chamaenerium angustifolium*, *Carex media*, *Festuca sphagnicola*, *Hedysarum neglectum*, *Poa altaica*, *P. sibirica*, *Pyrola rotundifolia*, *Trifolium lupinaster*.

В ценофлорах старовозрастных кедровников и послепожарных лиственничников отмечены 60 общих видов сосудистых растений (коэффициент сходства по Жаккару 0,42). Такой в целом невысокий уровень сходства отражает значительную обособленность ценофлор этих лесов несмотря на их близкое

пространственное расположение. В два раза меньше число общих видов для старовозрастных кедровников и молодых лиственничников на флювиогляциальных отложениях (33 вида); послепожарных лиственничников и молодых лиственничников на флювиогляциальных отложениях (30 видов). Коэффициенты сходства по Жаккару этих ценофлор довольно низки (0,23 и 0,21 соответственно). Это связано, по-видимому, с тем, что на молодых флювиогляциальных субстратах обедненная ценофлора лиственничников находится в стадии формирования, поскольку до настоящего времени здесь остается много незанятых растениями участков, что дает возможность для пополнения этой ценофлоры новыми видами.

О своеобразии сравниваемых ценофлор свидетельствует и значительное число видов, встречающихся только в одной из ценофлор (специфические виды). Так видов, обитающих только в старовозрастных кедровниках и не отмеченных в лиственничниках послепожарных и молодых лиственничниках на флювиогляциальных отложениях, 33 (30 % от числа видов этой ценофлоры). Среди них наиболее представлены виды из группы психрофитов, в числе которых собственно психрофиты *Luzula sibirica*, *Anthoxanthum alpinum*, *Callianthemum sajanense*, *Carex sabyensis*, *Draba hirta*, *Festuca kryloviana*, *Gastrolychnis tristis*, *Gentiana grandiflora*, *Pedicularis compacta*, *Potentilla gelida*, *Rosa oxyacantha*, *Stellaria peduncularis* и др.; мезопсихрофиты *Luzula parviflora*, *Aconitum decipiens*, *A. glandulosum*, *A. leucostomum*, *Draba sibirica*, *Pedicularis brachystachys*; психропетрофиты *Dracocephalum imberbe*, *Salix sajanensis*. Среди специфических видов этой ценофлоры отмечены также и мезофиты *Equisetum pratense*, *Erigeron elongatus*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Poa pratensis* и др.

Видов, отмеченных только в послепожарных лиственничниках, 27 (около 30 % от

числа видов ценофлоры). В отличие от старовозрастных кедровников, среди специфических видов этой ценофлоры преобладают мезофиты *Achillea millefolium*, *Bupleurum aureum*, *Crepis sibirica*, *Galium boreale*, *Dracocephalum nutans*, *Lilium pilosiusculum*, *Paeonia anomala*, *Polemonium caeruleum*, *Primula palasii*, *Pulsatilla flavescens*, *Scorzonera radiata*, *Spiraea chamaedrifolia*, *S. media*, *Thalictrum minus*, *Trollius asiaticus*, *Veronica krylovii*. Отмечены также и виды других экологических групп: мезоксерофиты *Iris ruthenica*, *Bupleurum multinerve*, *Rosa acicularis*, ксеропетрофит *Dracocephalum peregrinum*, психропетрофит *Draba subamplexicaulis*, психрофит *Gentiana uniflora* и др.

В молодых лиственничниках на флювиогляциальных отложениях встречаются 27 специфических видов (около 40 % видов этой ценофлоры), среди которых наиболее представлены виды из группы психрофитов, в том числе: собственно психрофиты *Crepis multicaulis*, *Dryas oxyodonta*, *Leontopodium ochroleucum*, *Patrinia sibirica*, *Salix arctica*, *S. rectijulis*, *S. reticulata*; гигропсихрофиты *Primula nivalis*, *Salix hastata*; мезопсихрофиты *Antennaria dioica*, *Carex orbicularis*, *Salix glauca*, *Seseli condensatum*, психропетрофит *Phlojodicarpus villosus*. Из других экологических групп отмечены гигрофиты *Carex capillaris*, *C. coriophora*, *Myricaria dahurica*, *Salix coesia*, мезогигрофиты *Aster sibiricus*, *Salix pyrolifolia*, мезофиты *Chamaenerion latifolium*, *Equisetum variegatum*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Taraxacum officinale*, *Scorzonera radiata*, мезоксерофит *Castilleja pallida*; ксерофит *As-tragalus austrosibiricus*.

В спектрах географических ареалов флоры высокогорных лесов верховий р. Актру, ценофлор старовозрастных кедровников, лиственничников послепожарных и лиственничников на флювиогляциальных отложениях

участие азиатских видов более значительно (51,5, 50,4, 50,34, 49,2 % соответственно), чем во флоре лесов Алтая в целом (41,1 %), а также – во флорах кедровников и лиственничников Алтая, где ведущее положение занимают евразийские виды (Куминова, 1960).

Наибольшее число алтае-сянских эндемиков (7) зарегистрировано в старовозрастных кедровых лесах, их число в послепожарных лиственничниках значительно меньше (2). В лиственничниках на флювиогляциальных отложениях эндемичные виды не обнаружены.

В старовозрастных кедровниках отмечены: один вид *Aconitum decipiens*, занесенный в Красные книги РФ (2008) и Республики Алтай (1996) и два вида *Allium altaicum* и *Rosa oxuacantha*, внесенные в Красную книгу Республики Алтай (1996). В послепожарных лиственничниках отмечен только один вид – *Allium altaicum*, внесенный в Красную книгу Республики Алтай. В молодых лиственничниках на флювиогляциальных отложениях виды, включенные в Красные книги РФ (2008) и Республики Алтай (1996) не обнаружены.

Экологический анализ флоры высокогорных лесов верховий р. Актру и трех исследованных нами ценофлор по одному только фактору увлажнения показывает абсолютное господство в них мезофитов. Выявленная при этом экологическая структура не отражает своеобразие и высотную приуроченность лесов, расположенных на высотах более 2100 м.

Экологический же анализ, проведенный согласно представлениям А.В. Куминовой (1960), позволил установить преобладание группы психрофитов, объединяющей почти половину видов в старовозрастных кедровниках, что более чем в два раза выше, чем для кедровников Алтая в целом. В лиственничниках послепожарных, где высока доля мезофитов (40 %) и психрофитов (36 %), участие послед-

них в три раза выше, чем в лиственничниках всего Алтая. Такая экологическая структура, с нашей точки зрения, наиболее адекватно отражает своеобразие обследованных лесов, расположенных в непосредственной близости от высокогорного пояса.

В целом, флора высокогорных лесов верховий р. Актру имеет миграционный характер и исторически молода. Она формировалась по мере освобождения долины от ледника Актру в постплейстоцене, позднее 13 тыс. л. н. (Окишев, 1982), за счет лесных и высокогорных видов.

Заключение

Высокогорные леса верховий р. Актру, не подвергавшиеся антропогенным воздействиям (и особенно выпасу домашних животных), до настоящего времени сохранили высокое видовое разнообразие сосудистых растений. Среди исследованных ценофлор наибольшим видовым разнообразием, большим числом алтае-саянских эндемиков

и видов, занесенных в Красные книги, отличаются старовозрастные кедровники. По мере снижения возраста лесов видовое разнообразие уменьшается. Незначительное количество общих видов в ценофлорах старовозрастных кедровников, послепожарных лиственничников и молодых лиственничников на флювиогляциальных отложениях, низкий уровень их сходства отражает значительную обособленность этих ценофлор, расположенных в непосредственной близости друг от друга. Благодаря приуроченности к высокогорьям как в составе флоры лесов верховий р. Актру в целом, так и в составе трех выделенных ценофлор значительное участие принимают психрофиты. Среди обследованных лесов верховий р. Актру старовозрастные кедровники представляют наибольшую ценность для сохранения ботанического разнообразия высокогорий Центрального Алтая и проведения долгосрочного мониторинга изменения биоразнообразия.

Работа выполнена при поддержке СО РАН (программа УП.63.1, Интеграционный проект № 56), проекта Президиума РАН № 4 и Российского фонда фундаментальных исследований.

Список литературы

- Адаменко М.Ф. (1986) Реконструкция динамики ледников на территории Горного Алтая в XVIII-XIX вв. методами дендрохронологии. В: Дендрохронология и дендроклиматология. Новосибирск: Наука, С. 106-107.
- Бочаров А.Ю. (2009) Структура кедровых древостоев в высокогорьях Центрального Алтая: Автореф. канд. биол. наук. Красноярск, 23 с.
- Корчагин А.А. (1976) Строение растительных сообществ. Полевая геоботаника. Т.5. Л.: Наука. С.7-130.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) (2008). М.: Товарищество научных изданий КМК, 855 с.
- Красная книга Республики Алтай (растения) (1996). Новосибирск, 130 с.
- Крылов А.Г., Речан С.П. (1965) Лесорастительное районирование и типы леса. В: Леса Горного Алтая. М.: Наука, С. 28-144.
- Крылов А.Г., Речан С.П. (1967) Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая. М.: Наука, 222 с.

Куминова А.В. (1960) Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 450 с.

Ледники Актру, Алтай (1987). Л.: Гидрометеиздат, 120 с.

Малышев Л.И. (1965) Высокогорная флора Восточного Саяна. М.-Л.: Наука, 367 с.

Окишев П.А. (1982) Динамика оледенения Алтая в позднем плейстоцене и голоцене. Томск: Изд-во Томского университета, 208 с.

Окишев, П.А. Адаменко М.Ф., Нарожный Ю.К. (2000) Динамика ледников и климата в горах южной Сибири. В: Региональный мониторинг атмосферы. Ч. 4. Природно-климатические изменения. Томск, С. 164-199.

Положий А.В. (1965) О значении и методах изучения флоры. Известия СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук, 8, вып. 2: 2-9.

Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая (2003). Томск: Изд-во Томского университета, 196 с.

Ревякина Н.В. (1996) Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области (происхождение, становление, адаптации). Барнаул, 287 с.

Сапожников В.В. (1901) Катунь и ея истоки. Путешествия 1897-1899 гг. Томск, 312 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений (1962). М.: Высшая школа, 377 с.

Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И. и др. (1980) Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 336 с.

Тимошок Е.Е. (2004). Оценка и сохранение биологического разнообразия растительного покрова высокогорного бассейна Актру. Томск: Красное знамя, 69 с.

Тимошок Е.Е., Бочаров А.Ю., Скороходов С.Н. (2005) Оценка состояния лесов Северо-Чуйского хребта для целей экосистемного мониторинга высокогорных лесов Алтая. В: Шестое Сибирское совещание по климатозэкологическому мониторингу. Материалы докладов. Томск, с.548-551.

Толмачев А.И. (1962) Основы учения об ареалах. Л.: Изд-во ЛГУ, 100 с.

Толмачев А.И. (1974) Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 244 с.

Тронов М.В. (1949) Очерки оледенения Алтая. М.: Географиз, 376 с.

Черепанов С.К. (1995) Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 990.

Шмидт В.М. (1984) Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 288 с.

Timoshok E., Narozhniy Yu. (2004) Ecosystems and glaciological studies in the Aktru glacier basin (associated Aktru cluster). In: Global Change Research in Mountain Biosphere Reserves. Proceedings of the International Launching Workshop Entlebuch Biosphere Reserve, Switzerland, 10-13 November, 2003. Paris: UNESCO, P. 174-182.

Timoshok E., Scorohodov S. (2005) Species, coenotic and ecosystem diversity in headwater basin Aktru (Severo-Chuisky Range, Centrai Altai) In: Global Changes in Mountain Regions (M.F. Price, ed.) Duncow: Sapiens Publ., P. 144-145.

Flora of High-Mountain Forests of Actru River Sources (Severo-Chuisky Range, Centralny Altay)

**Elena E. Timoshok,
Sergey N. Skorokhodov and Eugeny N. Timoshok**
*Institute for Monitoring of Climatic
and Ecological Systems SB RAS,
10/3 Akademichesky, Tomsk, 634055 Russia*

High-altitudinal forests of Severo-Chuisky range have high biodiversity of vessel plants. The highest biodiversity are registered in old age Siberian stone pine forests. The article includes information of taxonomical, chorological and ecological structure of flora of high-altitudinal forests; information on coenoflora of old Siberian stone pine and younger Siberian larch forests, which was formed at the place of cinder-places and fluvioglacial scurf. Asian species are dominating in coenoflores. All coenoflores are noticeably isolated and enriched with psychrophit species.

Keywords: forests, coenoflora, vessel plants, Severo-Chuisky range.
