

Папоротники в современной перигляциальной зоне Центрального Алтая

И. И. ГУРЕЕВА¹, Е. Е. ТИМОШОК²

¹ Томский государственный университет
634050, Томск, просп. Ленина, 36
E-mail: gureyeva@yandex.ru

² Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, просп. Академический, 10/3
E-mail: timoshokee@mail.ru

Статья поступила 26.06.2015

Принята к печати 15.08.2015

АННОТАЦИЯ

В статье представлены данные о видовом составе и распределении папоротников в современной перигляциальной зоне ледников Актру, Карагемского, Аккемского, Софийского, Геблера и Талдуринского (Центральный Алтай). Обнаружены и подтверждены гербарными образцами 16 видов папоротников. Наиболее толерантными к суровым условиям высокогорий являются *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Cystopteris dickieana* R. Sim, *C. fragilis* (L.) Bernh. и *Polystichum lonchitis* (L.) Roth. В своем распределении в центрах современного оледенения папоротники большей частью связаны с залеганием горных пород. Заселение папоротников в перигляциальную зону происходит только с помощью спор, первично – путем их заноса из местообитаний, далеких от перигляциальной зоны. Дальнейшее заселение и продвижение видов вслед за отступающими ледниками возможно из спор, образованных спорофитами, растущими в перигляциальной зоне. Прорастание спор, развитие гаметофитов и спорофитов в суровых условиях этой зоны происходит в основном в локальных микроустьях, обеспечивающих защиту в холодное и влагообеспеченность в теплое время года.

Ключевые слова: папоротники, распространение, заселение, перигляциальная зона, Центральный Алтай.

Папоротники традиционно считаются термофильными влаголюбивыми видами, населяющими теплые, влажные, тенистые леса. На самом деле папоротники встречаются в зонах, характеризующихся в целом суровым холодным климатом. Так, Б. А. Тихомиров [1959] назвал 15 видов папоротников, заходящих в Арктику, в том числе четыре – в высокие широты; А. И. Толмачев [1960] привел

для флоры советской Арктики 22 вида папоротников, А. М. Аскеров [1986, 2001] – 8 видов, которые заходят в субнивальный и нивальный пояса гор Кавказа; А. С. Ревушкиным [1988] обнаружено 22 вида папоротников в высокогорьях Алтая, в том числе 11 – в высокогорьях Центрального Алтая; Н. В. Ревякина [1996] привела 17 видов для приледниковой флоры Алтае-Саянской горной страны.

Папоротники быстро заселяют естественные и антропогенно нарушенные участки. Они способны поселяться на лавовых полях, дюнах, каменистых осыпях, на территориях, освободившихся в результате пожара, наводнения и т. д. [Walker, Sharpe, 2010]. Основными факторами, способствующими колонизации нарушенных или вновь появившихся незаселенных участков папоротниками, являются огромное число образуемых ими спор, их дальний разнос, длительное сохранение жизнеспособности, в том числе и при погребении в более глубокие слои почвы [Dyer, Lindsay, 1992, 1996; Sheffield, 1996]. Основными факторами, лимитирующими возникновение популяций папоротников из спор, являются конкуренция со стороны других растений, прежде всего мхов, недостаточная обеспеченность подходящих субстратов влагой и теплом, особенно в начале вегетационного сезона, кратковременное сохранение жизнеспособности спор у большинства видов [Стеценко, 1987; Науялис, 1989; Гуреева, 2001; Gureyeva, 2002; Арнаутова, 2008; Ballesteros, 2011], особенно с хлорофиллсодержащими спорами [Pence, 2000, 2008; Крещенок и др., 2014]. Поскольку гаметофиты большинства видов папоротников потенциально обоеполюе, заселение новых местообитаний и основание новой популяции при благоприятном сочетании условий возможно из единственной споры [Schneller, Holderegger, 1996].

Большее участие папоротники принимают в заселении нарушений в тропическом и влажном субтропическом климате [Page, 1979; Walker, Sharpe, 2010]. В условиях умеренной зоны, особенно в континентальных районах и высокогорьях, заселение происходит не столь активно. Так, W. S. Cooper [1939] в своих исследованиях освободившихся ото льда территорий вблизи ледника Бей на Аляске назвал только два вида папоротников; W. Ludi [1945] – для Большого Алечского ледника в Швейцарских Альпах – семь видов; С. С. Jones и R. Moral [2005] – три вида папоротников на моренах ледника Колеман в США; в списках, приведенных С. А. Вурга с соавт. [2010] для приледниковой зоны ледника Мортерач в Швейцарии, значатся пять видов папоротников. В результате специального исследования видового состава на мо-

ренных комплексах малой ледниковой эпохи Центрального Алтая, проведенного нами ранее, отмечено 13 видов папоротников [Гуреева, Тимошок Е. Е., 2004].

Папоротники имеют сложный цикл воспроизведения, в котором присутствуют две фазы, гаметофит и спорофит, представляющие собой свободноживущие самостоятельные индивиды. Совмещение фаз, когда спорофит развивается на гаметофите, относительно кратковременно. Распространение папоротников в новые местообитания происходит с помощью спор. Попадая в благоприятные условия, споры прорастают и образуют гаметофиты, на которых формируются гаметангии, и после оплодотворения возникает спорофит. Для этого процесса необходимо совпадение нескольких важных экологических и биологических факторов, которые бы способствовали прорастанию спор, образованию гаметофитов, оплодотворению, образованию и приживанию проростков спорофитов.

Споры папоротников в зависимости от вида прорастают при температуре +18...+30 °С, но предпочтительной для прорастания спор и развития гаметофитов абсолютного большинства видов, является температура 20–25 °С [Гуреева, 2001; Арнаутова, 2008]. В лабораторных условиях при такой температуре споры прорастают через 5–15 дней, гаметангии появляются через 20–40 дней после прорастания спор, зародыши спорофита и проростки появляются в среднем через 2–2,5 мес. При температуре ниже 20 °С периоды прорастания, формирования гаметангиев и проростков удлиняются. Необходимым фактором для прорастания спор папоротников является свет. Споры большинства видов настоящих папоротников (класс Polypodiopsida) прорастают на свету, споры уховниковых папоротников (класс Ophioglossopsida) – в темноте [Арнаутова, 2008].

Спорофиты и гаметофиты папоротников в зависимости от вида имеют разную толерантность к условиям низких температур и дефициту влаги. Несмотря на кажущуюся большую уязвимость гаметофита, который у большинства настоящих папоротников представляет собой очень маленькую сердцевидную пластинку, состоящую из одного слоя клеток, гаметофиты многих видов более устой-

чивы к низким температурам и недостатку влаги, чем спорофиты. Так, устойчивость гаметофитов к замораживанию колеблется в пределах $-7...-30$ °С, устойчивость ювенильных спорофитов – в пределах $-5...-20$ °С; более устойчивы к отрицательным температурам гаметофиты и спорофиты видов холодного климата. В целом гаметофиты одного и того же вида более устойчивы к отрицательным температурам, чем ювенильные спорофиты, а вайи спорофитов более устойчивы, чем корни [Sato, 1983]. Таким образом, папоротники вполне могут заселять холодные местообитания в высокогорьях.

Цель настоящей работы – изучение видового разнообразия, распределения и экологических предпочтений папоротников в перигляциальной зоне ледников в центрах современного оледенения Центрального Алтая.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Центральный Алтай является наиболее приподнятой частью территории Алтайской горной страны. Здесь выделено три центра современного оледенения – Северо-Чуйский, Катунский и Южно-Чуйский, в которых сосредоточено более 80 % ледников Русского Алтая [Тронов, 1949, 1966].

В Северо-Чуйском центре оледенение достигает наибольшего развития в центральной части – горном узле Биш-Иирду [Тронов, 1949, 1966], где на северном макросклоне хребта расположен горно-ледниковый бассейн Актру (2150–4000 м над ур. м.). Там развит крутосклонный альпийский рельеф, многократно переработанный ледниками в плейстоцене и голоцене [Окишев, 1982, 2011]. В перигляциальной зоне, в верхней части склонов долины преобладают скалы и каменистые россыпи с несформировавшейся петрофитной растительностью и морены ледников Актру, ниже которых расположены старовозрастные лиственнично-кедровые кустарниково-мохово-лишайниковые и молодые лиственничные разнотравные леса. Молодые морены ледника Малый Актру занимают высотный диапазон 2200–2240 м над ур. м. и спускаются в верхнюю часть горно-лесного пояса. Расстояние от конечно-моренного вала середины XIX в. до языка ледника Малый Актру составляет около 800 м [Narozhniy, Zem-

tsov, 2011]. Молодые морены ледника Большой Актру, который в 1960–1964 гг. в результате сокращения распался на два отдельных ледника Левый и Правый Актру [Окишев, 1965], расположены на 200 м выше (2370–2500 м над ур. м.) морен Малого Актру. Расстояние от конечно-моренного вала середины XIX в. до языка ледника Левый Актру составляет около 900 м, Правый Актру – около 700 м [Narozhniy, Zemtsov, 2011]. Граница леса в бассейне проходит на высоте 2300 м над ур. м. [Тимошок Е. Е. и др., 2008].

По данным метеостанции Актру климат перигляциальной зоны суровый высокогорный: среднегодовая температура $-5,2$ °С; среднесуточная температура летнего периода $+8,7$ °С, относительная влажность воздуха 67 %, средняя многолетняя годовая сумма осадков 563 мм [Галахов и др., 1987; Севастьянов, 1998]. Вегетационный период короткий, число дней со среднесуточной температурой выше $+10$ °С – около 30. В течение всего лета отмечаются заморозки, особенно частые в июне и августе, и летние снегопады. Амплитуда суточных колебаний в июне – июле составляет 15–20 °С.

Горно-ледниковый бассейн Карагем (2200–3700 над ур. м.) расположен в центральной части южного макросклона Северо-Чуйского хребта. Как и в бассейне Актру, здесь развит крутосклонный альпийский рельеф, многократно переработанный ледниками в плейстоцене и голоцене. К области современного оледенения прилегают скалы, осыпи, каменистые россыпи с несформировавшейся петрофитной растительностью, фрагменты низкотравных альпийских лугов (П. Н. Крылов, полевой дневник 1903 г.). Молодые морены ледника Левый Карагемский спускаются почти до верхнего предела горно-лесного пояса. За 160 лет ледник отступил от конечно-моренного вала середины XIX в. (2300 м над ур. м.) более чем на 1000 м. Граница леса из лиственницы сибирской с небольшой примесью кедра сибирского проходит на высоте 2300 м над ур. м. Климатические особенности этого бассейна не изучены, но, по мнению М. В. Тронова [1966], количество осадков здесь несколько выше, чем в бассейне Актру.

Катунский хребет занимает на Алтае центральное место по характеру и размерам оледенения [Тронов, 1949]. Центр оледенения

находится в массиве высочайшей вершины Алтая – горы Белуха (4506 м). В центральной, наиболее высокой части хребта на северном макросклоне расположен горно-ледниковый бассейн Аккем (2100–4000 м над ур. м.), на юге он замкнут высоким центральным гребнем массива Белухи – Аккемской стеной [Ревякин и др., 1979]. В бассейне также развит крутосклонный альпийский рельеф, многократно переработанный ледниками. В верхней части перигляциальной зоны преобладают скалы и крутые склоны, в нижней – осыпи с редкими пятнами петрофитной растительности и травянистых тундр под защитой старых морен [Ревякина, 1996]. Молодые морены ледника Родзевича (Аккемского) расположены на высоте 2100–2300 м над ур. м. [Сапожников, 1901; Окишев, Ревякин, 1974]. За последние 160 лет ледник отступил от конечно-моренного вала середины XIX в. почти на 2400 м [Narozhniy, Zemtsov, 2011]. Растительный покров бассейна очень разрежен, что связано с холодным “дыханием” ледников массива Белухи, распространяющимся на десятки километров вниз по долине р. Аккем. Верхняя граница леса представлена кедром, лиственницей, елью. Редколесья занимают неширокую полосу на высоте 2200–2300 м в основном на южных склонах долины [Тимошок Е. Е. и др., 2008].

По данным метеостанции Аккем, среднегодовая температура воздуха составляет – 5,4 °С, средняя температура летнего периода – +7,4 °С, относительная влажность воздуха – 68–76 % [Севастьянов, 1998]. Максимальная амплитуда суточных колебаний температуры 10–15 °С отмечена в июне [Ревякин и др., 1973]. Вегетационный период короткий, число дней со среднесуточной температурой +10 °С и выше – 35–50. Летом отмечаются периоды холодной погоды со снегопадами и метелями. Годовая сумма осадков – 1200–2000 мм [Справочник..., 1969; Ревякин, 1981], почти в 2 раза больше, чем в бассейне Актру.

В Южно-Чуйском центре оледенения находятся самые крупные ледники гор Южной Сибири Талдуриинский и Софийский. Ледник Софийский находится в горно-ледниковом бассейне Аккол, который расположен в центральной, наиболее возвышенной части северного макросклона хребта. Здесь, как и

в других горно-ледниковых бассейнах, развит крутосклонный альпийский рельеф, многократно переработанный ледниками в периоды их наступания и отступания в плейстоцене и голоцене [Окишев, 1982, 2011]. В перигляциальной зоне на подвижных осыпях вблизи ледника Софийский встречаются только мхи и лишайники; на старых моренах в понижениях и по временным водотокам развиты кустарниковые сообщества с участием видов *Salix* L.; на крутых каменистых склонах бортов долины р. Аккол – пятна петрофитных степных сообществ и заросли высокогорных кустарников (в основном *Juniperus pseudosabina* Fisch. et C.A. Mey). Молодые морены ледника Софийский расположены на границе верхней части горно-степного и высокогорного поясов на высоте 2410–2500 м над ур. м., ограничены его языком и конечно-моренным валом середины XIX в., от которого ледник отступил почти на 2500 м [Narozhniy, Zemtsov, 2011].

Для района характерно увеличение континентальности климата, что проявляется в суточных колебаниях температуры: 38–40 °С в течение дня в середине лета [Намзалов, 1987] – почти в 2 раза выше, чем на Северо-Чуйском и в 3 раза выше, чем на Катунском хребтах. Количество осадков на высотах 2000–2500 м над ур. м., обращенных к Чуйской котловине, составляет около 300 мм. Континентальность и сухость климата маркируются господствующими здесь высокогорными криофитными степями [Намзалов, 1987].

В целом климат в Северо-Чуйском и Катунском центрах оледенения можно охарактеризовать как холодный, влажный (криогемигумидный), в Южно-Чуйском центре – как холодный, сухой (криоаридный). Для современной перигляциальной зоны Центрального Алтая характерны низкие годовые и летние температуры и короткий вегетационный период. Важным экологическим фактором здесь являются постоянно дующие ветры, особенно зимние, приводящие к перераспределению снега и его концентрации на подветренных склонах, в понижениях рельефа, где образуются местообитания с повышенной мощностью снегового покрова и отсутствием зимнего промерзания почв [Севастьянов, 1998].

Материал собран в 2000–2013 гг. в перигляциальной зоне в трех центрах современ-

ного оледенения Центрального Алтая: Северо-Чуйском (горно-ледниковые бассейны Актру, Карагем), Катунском (горно-ледниковый бассейн Аккем) и Южно-Чуйском (горно-ледниковый бассейн Аккол), на высотах 2100–2500 м над ур. м. на высотных экологических профилях от днища долин до современных языков ледников и высокогорной тундры.

Сбор материала и последующий анализ распространения и эколого-ценотической приуроченности папоротников проводился на трех разных по возрасту участках перигляциальной зоны: на молодых моренах – территориях заново формирующегося ландшафта, ограниченных языками ледников и конечно-моренными валами (фронтальными моренами) середины XIX в., сложенных скоплениями переработанного ледниками несортированного обломочного материала; на моренах исторической стадии – территориях, освободившихся ото льда в начале нашей эры [Окишев, 1982], моренные отложения которых содержат в основном грубообломочный материал (валуны, щебень и небольшое количество мелкозема); в приледниковой зоне – на склонах долин, прилегающих к моренам (скалах, подвижных осыпях, каменистых россыпях), характерных для всех обследованных горно-ледниковых бассейнов; кроме того, во фрагментах лесов в ороклиматических условиях Северо-Чуйского хребта, травянистых тундр в условиях Катунского и криофитных степей в условиях Южно-Чуйского хребтов.

На Северо-Чуйском хребте морены сложены главным образом основными (карбонатными) породами, на Южно-Чуйском и Катунском – кислыми силикатными породами, что маркируется заселяющими их видами сосудистых растений и мхов, предпочитающих основные или кислые породы [Тимошок и др., 2008; Давыдов, Тимошок, 2010].

Видовой состав папоротников, встречающихся у ледников Геблера (Катунский центр) и Талдуринского (Южно-Чуйский центр), приведен по гербарным образцам, хранящимся в Гербарии им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (ТК).

Собранные гербарные материалы хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова и в лаборатории динамики и устойчивости экосистем

Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томск).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В перигляциальной зоне в центрах современного оледенения Центрального Алтая (Северо-Чуйский, Катунский, Южно-Чуйский) отмечено 16 видов папоротников, относящихся к двум классам – Ophioglossopsida (*Botrychium lunaria* (L.) Sw.) и Polypodiopsida (остальные 15 видов) (см. таблицу), что составляет 29,6 % всего видового разнообразия папоротников Алтая (54 вида [Шмаков, 2005]), причем в Северо-Чуйском и Катунском центрах встречается 9 и 10 видов соответственно, в Южно-Чуйском – 7 видов. Больше всего видов (по 8) обнаружено в перигляциальной зоне ледников Большой и Малый Актру, меньше всего (2) – у ледника Карагемский.

Обращают на себя внимание особенности распределения видов папоротников в центрах оледенения – некоторые виды приурочены только к одному из них: пять видов – к Северо-Чуйскому (*Cystopteris altaicensis* Gureyeva, *C. dickieana* R. Sim, *Rhizomatopteris montana* (Lam.) Khokhr., *Gymnocarpium continentale* (Petrov) Pojark. и *Woodsia heterophylla* (Turcz. ex Fomin) Schmakov), три вида – к Катунскому (*Woodsia calcarea* (Fomin) Schmakov, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Polystichum lonchitis* (L.) Roth). *Botrychium lunaria* встречается в Северо-Чуйском и Катунском центрах оледенения, четыре вида (*Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Woodsia acuminata* (Fomin) Sipliv., *W. asiatica* Schmakov et Kiselev) – в Катунском и Южно-Чуйском центрах, *Polypodium vulgare* L. – в Северо-Чуйском и Южно-Чуйском центрах. Только два вида – *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. и *Dryopteris fragrans* (L.) Schott – отмечены во всех трех центрах оледенения.

По поясno-зональному распределению в пределах ареала один вид является плюризональным (*Botrychium lunaria*), четыре – преимущественно аркто-высокогорными (*Athyrium distentifolium*, *Polystichum lonchitis*, *Cystopteris dickieana*, *Dryopteris fragrans*), два – горно-равнинными (*Dryopteris filix-mas*, *Gymnocarpium dryopteris*), остальные девять ви-

Присутствие папоротников в перигляциальной зоне ледников Центрального Алтая

Вид	Центры оледенения и ледники						
	Северо-Чуйский			Катунский		Южно-Чуйский	
	Левый- Большой Актру	Малый Актру	Левый Карагем- ский	Геблера	Аккемский (Родзевича)	Софий- ский	Талдури- нский
	Ophioglossopsida						
<i>Botrychium lunaria</i>	+	+	+	+			
	Polypodiopsida						
<i>Athyrium distentifolium</i>				+	+	+	
<i>Cystopteris altajensis</i>	+	+					
<i>C. fragilis</i>	+	+			+	+	
<i>C. dickieana</i>	+	+	+				
<i>Dryopteris filix-mas</i>				+			
<i>D. fragrans</i>	+	+		+		+	+
<i>Gymnocarpium continentale</i>	+	+					
<i>G. dryopteris</i>					+	+	+
<i>Polystichum lonchitis</i>				+			
<i>Polypodium vulgare</i>	+						+
<i>Rhizomatopteris montana</i>		+					
<i>Woodsia acuminata</i>				+	+	+	+
<i>W. asiatica</i>				+	+	+	
<i>W. calcarea</i>					+		
<i>W. heterophylla</i>	+	+					
Всего	8	8	2	7	6	6	4

дов – горные. По приуроченности к субстрату большинство встреченных в перигляциальной зоне видов папоротников (*Cystopteris altajensis*, *C. dickieana*, *C. fragilis*, *Gymnocarpium continentale*, *Woodsia acuminata*, *W. asiatica*, *W. calcarea*, *W. heterophylla*, *Dryopteris fragrans*, *Polystichum lonchitis*) являются обитателями каменистых субстратов (петрофиты); *Athyrium distentifolium* растет как на каменистых субстратах, так и на развитых почвах (факультативный петрофит); *Botrychium lunaria*, *Rhizomatopteris montana*, *Gymnocarpium dryopteris* и *Dryopteris filix-mas* являются эдафобитами (термин И. И. Гуреевой) и вне перигляциальной зоны растут преимущественно на развитых почвах [Гуреева, 2001].

Экологически папоротники в перигляциальной зоне приурочены к локальным местообитаниям на склонах морен и прилежащих к ним участкам приледниковой зоны, более влажным летом и аккумулирующим

больше снега зимой: крупнокаменистым территориям, где снег накапливается между крупными камнями, глыбами, валунами, и участкам скал с подветренной стороны. Снеговой покров здесь достигает одного метра и более, устанавливается раньше и тает позже, чем на выровненных зонах [Лукиянова, Тимошок Е.Н., 2013], что служит защитой от низких зимних температур, иссушающих зимних ветров, весенних заморозков и от абразивного действия переметаемых мелких частиц льда и камней (песка) в весенний и летний периоды. Летом, когда амплитуда суточных колебаний температур в перигляциальной зоне достигает 10–20 °С [Тимошок Е. Е. и др., 2008], а на Южно-Чуйском хребте – 38–40 °С [Намзалов, 1987], ниши между камнями служат своеобразными убежищами, в которых складываются благоприятные условия для заселения папоротниками: камни днем нагреваются, а ночью отдают тепло, поэтому даже в заморозки здесь сохраняются

положительные температуры. Кроме того, лучше задерживается влага. В результате, в таких нишах создается своеобразный микроклимат, позволяющий в суровых климатических условиях прорасти спорам, развиваться гаметофитам и спорофитам.

Все виды папоротников, отмеченные в перигляциальной зоне обследованных центров оледенения, заселились с помощью дальнего разноса спор путем полового воспроизведения через образование гаметофитов. Дальнейшее поддержание их существования в этих условиях связано с высокой продолжительностью жизни спорофитов, способностью к образованию спор и вегетативному размножению. Заселение всех видов можно определить как вероятностное: случайный занос спор, небольшая вероятность их прорастания и, тем более, образования, выживания гаметофитов, формирования гаметангиев и оплодотворения и, наконец, формирования и выживания проростков спорофитов при крайне низких летних температурах и отсутствии периода без заморозков летом (даже в июле). Гаметофит может отмереть на любой стадии формирования, уязвимым является спорофит на первых стадиях своего существования, которые длятся несколько лет. Возобновляться с помощью спор, образованных уже в перигляциальной зоне, способны виды, спорофиты которых достигли репродуктивного возраста и образуют нормальные вызревающие споры.

Из всех обнаруженных видов только спорофиты *Rhizomatopteris montana*, *Gymnocarpium continentale* и *G. dryopteris* способны к вегетативному разрастанию посредством длинных ползучих ризомов, *Dryopteris fragrans* и *D. filix-mas* – к вегетативному размножению омоложенными боковыми побегами, образующимися на филлоподиях ваий [Гуреева, 1990, 2001]. Все остальные виды, отмеченные в перигляциальной зоне, не обладают способностью к вегетативному размножению и могут воспроизводиться только с помощью спор. В любом случае, вегетативное размножение способствует только увеличению числа особей, находящихся неподалеку от материнской, освоение более или менее удаленных мест всеми рассматриваемыми видами возможно только с помощью спор [Гуреева, 2001].

По поводу вегетативного размножения представителей ужовниковых (Ophioglossopsida) имеются противоречивые мнения, В. Р. Филин [1978] и Р. Edwards [1982] отмечают у таких папоротников (на примере *Ophioglossum vulgatum* L.) способность к вегетативному размножению посредством корневых отпрысков, в результате чего спорофиты в скоплениях (колониях) оказываются соединенными между собой корневыми связками. Такой же способ размножения С. N. Page [1997] предполагает для *Botrychium lunaria*. В то же время И. Г. Криницын [2004], изучавший онтогенез и структуру популяций *B. lunaria* и *B. multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., отрицает их способность к вегетативному размножению, а произрастание скоплениями связывает с тем, что вокруг спороносящих особей образуются молодые спорофиты спорового происхождения.

Наиболее адаптированным к условиям перигляциальной зоны оказался *Botrychium lunaria* (класс Ophioglossopsida, семейство Botrychiaceae). Он встречается во всех трех частях перигляциальной зоны – на молодых моренах, на моренах исторической стадии и в приледниковой зоне в двух центрах оледенения – Северо-Чуйском (вблизи всех трех ледников) и Катунском (у ледника Геблера). Наиболее часто встречается на молодых моренах ледника Малый Актру, где обнаружен на высотах 2200–2220 м над ур. м. во всех фрагментах, освободившихся ото льда с 1850 по 1993 г., и в приледниковом кедраче. Кроме того, это единственный вид, растущий на участках так называемого “мертвого”, или “заморенного” льда – части ледника, утратившего связь с основным и покрытого слоем моренных отложений. На пионерной стадии сукцессии растительности на молодых моренах единичные особи *B. lunaria* найдены на участке, освободившемся ото льда 20 лет назад (100–190 м от языка ледника). Наиболее часто вид встречается на второй стадии сукцессии на боковых моренах во фрагментах, освободившихся ото льда 40–100 лет назад (190–340 м от края ледника), на мелкощебнисто-мелкоземистых среднеповышенных участках. Во фрагментах морены, освободившихся ото льда с 1946 по 1963 г., образуются скопления по нескольку особей. На третьей стадии сукцессии на участках,

освободившихся ото льда 100–160 лет назад (410–600 м от края ледника), встречается очень редко единичными экземплярами на щебнистых участках, не заросших березкой круглолистной (*Betula rotundifolia* Spach). В приледниковой части обнаружен в старовозрастном кедряке выше молодых морен Малого Актру (2300 м над ур. м.), где растет единичными особями на открытых каменисто-щебнистых участках. У ледника Большой Актру *Botrychium lunaria* отмечен на высотах 2320–2500 м над ур. м. (на 200–300 м выше лесного пояса и морен Малого Актру); здесь он встречается на склонах моренных холмов в 800–900 м от ледника на второй стадии первичной сукцессии, на конечно-моренном валу середины XIX в., а также на морене исторической стадии. На молодых моренах ледника Левый Карагемский вид растет единичными особями на высотах 2300–2400 м над ур. м. на пионерной (150–200 м от края ледника) и второй (250–550 м от края ледника) стадиях первичной сукцессии. У ледника Геблера найден в приледниковье в каменистой тундре. Вид отмечался на Алтае вблизи ледников еще П. Н. Крыловым [1914], который описал для этих условий особую форму – *B. lunaria* (L.) Sw. f. *alpina* Kryl. с замечанием, что форма “свойственна альпийской области, где найдена на мохово-лишайниковой и каменистой тундрах на Коргонском белке в верховьях р. Кытмы и Чуйских – в верховьях р. Джело у ледника” [Крылов, 1914, с. 1765].

B. lunaria – единственный вид, растущий на молодых моренах, кроме отдельных спорофитов, также группами по 4–10 (максимально 43) особей. В таких группах преобладают особи одного возраста, что можно объяснить либо вегетативным размножением, либо инвазией сразу многих спор на небольшой участок. Последнее возможно только в том случае, когда споры производят растущие неподалеку спороносящие особи. В настоящее время этот вид почти во всех фрагментах морен, кроме самых молодых, представлен спороносящими особями, т. е. его популяции от инвазионных перешли к нормальным, способным к самоподдержанию спорным путем. Таким образом, даже если самые первые инвазии этого вида на молодые

морены произошли с помощью дальнего заноса спор, в дальнейшем гаметофиты образуются уже из спор, продуцируемых спорофитами, растущими здесь же. Гаметофиты видов *Botrychium* подземные, облигатно микотрофные, развиваются только с эндотрофной микоризой, долгоживущие – до 10–20 лет [Филин, 1978]. Именно через такой период появились первые спорофиты *B. lunaria* на освобожденных ото льда участках: в 2000 г. этот вид впервые отмечен во фрагменте, освобожденном от ледника в 1978–1983 гг., в 2011 г. – во фрагменте 1988–1993 гг. Обитание в таких суровых условиях, как “замороженный” лед, свидетельствует о толерантности гаметофитов к низким температурам: они развиваются под поверхностью субстрата в тонком (около 10–15 см) слое обломочного материала, находящегося на льду, в течение многих лет могут функционировать в этих условиях, образовывать гаметангии и оплодотворяться.

Самым представительным в перигляциальной флоре является семейство *Cystopteridaceae*, включающее шесть видов, относящихся к трем родам – *Cystopteris*, *Rhizomatopteris* и *Gymnocarpium*. Два вида *Cystopteris* (*C. altaicensis*, *C. dickieana*) и *Rhizomatopteris montana* встречаются только в Северо-Чуйском центре оледенения, а *C. fragilis* обнаружен во всех трех центрах.

Наиболее частая встречаемость характерна для аркто-высокогорного *C. dickieana*, он обнаружен в 13 точках на моренах ледников Левый-Большой и Малый Актру и Левый Карагемский. Растет отдельными особями на мелкоземме между крупными камнями и валунами. У ледников Большой и Малый Актру встречается во всех трех частях перигляциальной зоны: на молодых моренах (склоны боковой морены, конечно-моренный вал), на моренах исторической стадии (крупнокаменистые склоны) и в приледниковье (русло высохшего ручья). У ледника Левый Карагемский встречается ближе всего к краю ледника (100–350 м) на пионерной стадии первичной сукцессии между валунами. Все найденные особи взрослые, спороносящие.

C. altaicensis, обитающий преимущественно в нишах тенистых скал лесного пояса Алтая, найден в трех местообитаниях: на фраг-

менте молодой морены в 200 м от языка ледника Левый Актру и на склоне моренного вала (2360 м над ур. м.) ледника Большой Актру и вблизи от морен ледника Малый Актру, в истоках р. Актру. Встреченные особи молодые, неспороносящие.

Преимущественно горно-лесной петрофит *S. fragilis* найден во всех трех центрах оледенения. У ледников Левый и Малый Актру вид отмечен только на молодых моренах на пионерной стадии первичной сукцессии в 300–310 м от ледника. В горно-ледниковом бассейне Аккол растет на молодых моренах ледника Софийский на второй стадии первичной сукцессии в 400–750 м от края, в горно-ледниковом бассейне Аккем – на моренах ледника Родзевича в 500–1700 м. Все найденные особи взрослые, спороносящие, поэтому популяции способны к самоподдержанию посредством спор, образованных на месте. Н. В. Ревякина [1996] отмечала нахождение этого вида в 50–100 м от края льда на моренах и в межморенных понижениях перигляциальной зоны всего высокогорного Алтая. W. Ludi [1945] приводил этот вид для перигляциальной зоны Большого Алечского ледника (места выше морен, морены, котловины, ограниченные моренными валами на высотах 1875–1955 м над ур. м.).

Rhizomopteris montana отмечен только на молодых моренах ледника Малый Актру на второй стадии сукцессии на участках, освободившихся ото льда с 1952 по 1968 г., в 190–300 м от края ледника. Этот папоротник, имеющий длинные ползучие корневища и тонкие нежные вайи, растет на мелкозем в нишах между валунами. Особи взрослые, спороносящие.

Род *Gymnocarpium* представлен двумя видами, обитающими в разных центрах оледенения: петрофитный горный *G. continentale* – только в Северо-Чуйском, а равнинно-горный преимущественно лесной *G. dryopteris* – в Катунском и Южно-Чуйском. Спорофиты обоих видов уже достигли возраста спороношения, споры созревают в конце июля – начале августа. Оба вида обитают под защитой крупных камней и валунов в понижениях между ними. *G. continentale* найден на молодых моренах Большого и Малого Актру на разных стадиях первичной сукцессии в 300–

1000 м от края ледника и в приледниковой зоне в долине р. Актру. *G. dryopteris* обнаружен только на молодых моренах ледников Родзевича и Софийского в основном на второй и третьей стадиях первичной сукцессии в 500–700 (2400) м от края ледника и в приледниковой зоне на правобережье р. Аккем. Н. В. Ревякина [1996] также отмечала этот вид у ледников Родзевича и Геблера. W. Ludi [1945] приводил этот вид (под названием *Dryopteris linnaeana* C. Chr.) для кислотофильных лужаек у Большого Алечского и предполья Ронского ледников.

Следующее по числу видов семейство Woodsiaceae представлено в центрах оледенения четырьмя видами, относящимися к родству *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. (*W. asiatica*, *W. acuminata*, *W. calcarea*) и *W. glabella* R. Br. (*W. heterophylla*).

W. heterophylla найдена только в Северо-Чуйском центре оледенения, где встречается у ледников Большой и Малый Актру во всех трех частях перигляциальной зоны; на молодых моренах – во фрагментах, освободившихся ото льда с 1850 по 1952 г., находящихся на второй и третьей стадиях первичной сукцессии, в 240–600 м от ледника; в приледниковье встречается в долине р. Актру. *W. asiatica* и *W. acuminata* обнаружены в Катунском и Южно-Чуйском центрах в основном на молодых моренах на второй и третьей стадиях первичной сукцессии в 500–2400 м от ледника, чаще на фронтальной морене (конечно-моренный вал). *W. calcarea* найдена всего один раз на моренах ледника Родзевича (Катунский центр оледенения). Все виды растут единичными особями между камнями и в трещинах крупных каменных глыб и валунов, почти все найденные спорофиты находились в возрасте спороношения. В большинстве флористических работ по Сибири упоминаются два вида *Woodsia* – *W. glabella* и *W. ilvensis*, из которых выделены мелкие виды, перечисленные выше.

В рассматриваемых центрах оледенения встречаются три вида семейства Dryopterida-ceae: *Dryopteris fragrans*, *D. filix-mas* и *Polystichum lonchitis*. Аркто-высокогорный вид *Dryopteris fragrans* обнаружен во всех центрах оледенения. Он отсутствует на молодых моренах, единичны находки на моренах

исторической стадии (старые морены), у ледников Большой и Малый Актру встречается только в приледниковой части между крупными камнями на каменистых склонах. Все спорофиты взрослые, спороносящие. Н. В. Ревякина [1996] приводит *D. fragrans* только для одного местонахождения у ледника Родзевича. Вид предпочитает кислые породы [Мальшев, 1965], но в наших наблюдениях он встречен как в центрах с преобладанием кислых (Катунский, Южно-Чуйский), так и в центре с преобладанием основных пород (Северо-Чуйский). Другой представитель рода *Dryopteris* – горно-равнинный, преимущественно лесной *D. filix-mas* – мы приводим по гербарным сборам В. Нащёкина, сделанным в 1933 г. на морене ледника Геблера (виргинильные и молодые спороносящие спорофиты). Как ни странно, но преимущественно высокогорный *Polystichum lonchitis* отмечен только у ледника Геблера на молодых моренах; одна из находок сделана в 100 м от края ледника (приводится по гербарным сборам К. Т. Тюменцева и В. П. Маркова, 1917 г., Н. В. Ревякиной и Н. В. Сысковой, 1972–1973 гг.). В сборах присутствуют молодые неспороносящие и взрослые спороносящие спорофиты. *Polystichum lonchitis* и *Dryopteris filix-mas* приводились Н. В. Ревякиной [1996] для перигляциальной зоны ледника Геблера, *D. fragrans* – для ледника Родзевича. W. Ludi [1945] упоминал *D. filix-mas* для приледниковой зоны Большого Алечского и предполья Ронского ледников, которые сложены преимущественно кислыми породами.

В перигляциальной зоне рассматриваемых центров оледенения найдены представители еще двух семейств – *Athyriaceae* и *Polypodiaceae*. Высокогорный *Athyrium distentifolium* (*Athyriaceae*) обнаружен у трех ледников – Геблера (по сборам Нащёкина, 1933 г.), Родзевича и Софийского. В перигляциальной зоне двух последних он встречается на молодых моренах на второй и третьей стадиях первичной сукцессии в 250–700 м от края ледника. Растет единичными разрозненными особями, все встреченные особи неспороносящие, находящиеся на разных стадиях пререпродуктивного периода онтогенеза: юве-

нильные, иматурные, виргинильные; в гербарных сборах В. Нащёкина с морен ледника Геблера имеются молодые спороносящие спорофиты. Н. В. Ревякина [1996] приводила этот вид для старых морен ледников Геблера и Родзевича.

Polypodium vulgare (*Polypodiaceae*) в перигляциальной зоне известен по двум находкам: в лиственнично-кедровом лесу в перигляциальной зоне ледника Малый Актру и на старой морене Талдуриноского ледника (гербарные сборы А. С. Ревушкина и др., 1986 г., А. Л. Эбеля и др., 1993 г.). Н. В. Ревякина [1996] приводила этот вид для приледниковья на Катунском хребте (без уточнения ледника).

Н. В. Ревякина [1996] приводит для алтайских центров оледенения еще несколько видов: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (старые морены ледников Геблера и Родзевича), *Woodsia alpina* (Bolton) Gray (старые морены крупных ледников), *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н. Р. Fuchs (найден один раз у ледника Геблера), *D. cristata* (L.) A. Gray (найден один раз у ледника Геблера), *Gymnocarpium jessoense* (Koisz.) Koidz. (700 м от ледника Родзевича), *Asplenium altaicense* (Kom.) Grubov (найден дважды в межморенном понижении у ледников Геблера и Малый Актру), *A. septentrionale* (L.) Hoffm. (найден один раз у ледника Геблера на древней морене). Из названных видов нельзя согласиться с нахождением *Woodsia alpina*, поскольку этот вид доходит только до Урала с европейской стороны и на территории Сибири не встречается, а находки, указанные под этим названием, относятся к видам родства *W. ilvensis*. Возможно, виды, приведенные под названием *Gymnocarpium jessoense*, относятся на самом деле к *G. continentale* – они не всегда верно определяются. Весьма случайным, на наш взгляд, является нахождение у ледников таких термофильных видов, как *Dryopteris carthusiana*, *D. cristata*, *Asplenium altaicense*, *A. septentrionale* и преимущественно низко- и среднегорного *Athyrium filix-femina*. Все они найдены у ледников один раз (*Asplenium altaicense* – дважды) [Ревякина, 1996]. В коллекциях Гербария Томского государственного университета образцы этих видов из перигляциальной зоны высокогорий Алтая отсутствуют.

В связи с особенностями биологии, прежде всего, со сложным циклом воспроизведения, папоротники достаточно требовательны к температуре, влажности и субстрату, на котором растут. Эти факторы влияют на распределение видов папоротников в разных центрах оледенения. Три изученных центра примерно одинаковы по теплообеспеченности, их климат характеризуется как холодный высокогорный, но они отличаются друг от друга количеством осадков и распределением горных пород.

Наибольшая влажность характерна для Катунского хребта (1200–2000 мм в год), наименьшая – для Южно-Чуйского (300 мм в год), высокогорья которого непосредственно контактируют со степями; Северо-Чуйский центр занимает промежуточное положение (560 мм в год). В соответствии с этим наибольшее число видов папоротников обитает в Катунском центре (10), на один меньше в Северо-Чуйском; в Южно-Чуйском центре отмечено 7 видов.

В перигляциальной зоне подавляющее большинство видов папоротников проявляют себя как петрофиты. Даже те, которые в пределах ареала растут на развитых почвах, здесь поселяются в щелях скал и валунов или на переработанных ледниками горных породах – на мелкозем и мелкообломочном материале, скапливаемом между камнями. При поселении папоротников в такие местообитания неизбежен близкий контакт сначала гаметофитов (ризоидов и всего тела гаметофита), а затем корней появившихся на их месте спорофитов с продуктами разрушения горных пород, на которые произошло заселение. В связи с этим для них большое значение приобретает реакция среды (основная, нейтральная, кислая) [Page, 1997].

Общеизвестно, что многие виды растений приурочены к определенному диапазону рН-условий субстрата: от основных, кальций-содержащих, до кислых. Среди папоротников также имеются виды-кальцефилы, предпочитающие основные породы, такие как известняк, риолиты, андезиты, долериты, слюда, и виды-кальцефобы, поселяющиеся на кислых породах, таких как граниты, гнейсы. Для некоторых видов характерно обитание в широком диапазоне условий, какие-то из

них предпочитают кислый субстрат, но при этом толерантны к кальцийсодержащему и наоборот [Page, 1997].

Согласно литературным данным, из видов, которые обнаружены в перигляциальной зоне, кальцийсодержащие породы предпочитают *Cystopteris dickieana*, *C. fragilis*, *Polystichum lonchitis*, *Rhizomatopteris montana*, *Woodsia glabella*, *W. calcarea*; на кислых породах поселяются *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris filix-mas*, *D. fragrans* [Фомин, 1930; Тихомиров, 1959; Малышев, 1965; Красноборов, 1976; Page, 1997]; *Polypodium vulgare* характеризуется как нестрогий кальцефоб, *Woodsia ilvensis* – как растение субацидных (до нейтральных) пород с некоторой толерантностью к кальцийсодержащим, *Botrychium lunaria* – как обитатель грунтов в диапазоне от нейтральных до строго основных [Page, 1997]. В перигляциальной зоне рассматриваемых центров оледенения, которые сложены породами разного состава, обнаруженные виды папоротников распределились в целом в соответствии со своими эдафическими предпочтениями: специфичными для Северо-Чуйского центра с преобладанием основных (карбонатных) субстратов являются пять видов – *Cystopteris altajensis*, *C. dickieana*, *Rhizomatopteris montana*, *Gymnocarpium continentale*, *Woodsia heterophylla*; специфичными для центров с преобладанием кислых (силикатных) пород являются семь видов – *Athyrium distentifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Woodsia acuminata*, *W. asiatica*, *W. calcarea*, *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum lonchitis*. Еще четыре вида – *Botrychium lunaria*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris fragrans* и *Polypodium vulgare* – встречаются как в центре оледенения с карбонатными, так и в центрах с силикатными породами. Интересно, что виды, известные по литературным данным как кальцефилы – *Polystichum lonchitis* и *Woodsia calcarea* – в нашем случае обнаружены в перигляциальной зоне центров оледенения с преобладанием кислых (силикатных) субстратов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В перигляциальной зоне центров современного оледенения Центрального Алтая – Северо-Чуйском, Кутунском и Южно-Чуй-

ком – достоверно зафиксировано 16 видов папоротников, еще пять известны по литературным данным, но не подтверждены нашими исследованиями и гербарными материалами.

Заселение папоротников в перигляциальную зону происходит только с помощью спор, первично – путем их заноса из местообитаний, далеких от перигляциальной зоны. У большинства видов, встреченных здесь, обнаружены спорофиты, достигшие возраста спороношения, т. е. дальнейшее заселение и продвижение видов вслед за отступающими ледниками возможно из спор, образованных здесь же, в перигляциальной зоне. Прорастание спор, развитие гаметофитов и спорофитов в суровых условиях этой зоны происходит в основном в локальных микронизмах между крупными камнями и в подветренных частях скал, где скапливается много снега, обеспечивающего защиту зимой и весной во время заморозков и запас влаги в период таяния.

В своем распределении в центрах современного оледенения папоротники большей частью связаны с залеганием горных пород: субстраты кислого состава предпочитают *Athyrium distentifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Woodsia acuminata*, *W. asiatica*, *W. calcarea*, *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum lonchitis*; к карбонатным породам приурочены *Cystopteris altaicensis*, *C. dickieana*, *Rhizomatopteris montana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Woodsia heterophylla*; индифферентными к химическому составу субстрата являются *Botrychium lunaria*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris fragrans* и *Polypodium vulgare*.

Наиболее толерантными к суровым условиям высокогорий являются *Botrychium lunaria*, который подходит ближе всего к леднику и растет на участках “мертвого льда”, *Cystopteris dickieana*, *C. fragilis* и *Polystichum lonchitis*, которые отмечены в 100 м от края ледника; остальные виды папоротников растут не ближе 200–300 м.

Полученные данные позволяют расширить представления о диапазоне экологической толерантности папоротников, гаметофиты и спорофиты которых развиваются в условиях перигляциальной зоны в суровых климатических условиях высокогорий Центрального

Алтая. Тем не менее папоротники не являются органической частью флоры перигляциальной зоны, поскольку они приурочены к весьма локальным специфическим условиям в ее пределах и имеют ничтожное ценотическое значение.

Исследование выполнено при поддержке Программы “Научный фонд им. Д. И. Менделеева” Томского государственного университета, программы фундаментальных исследований СО РАН (проект 7.10.1.3) и гранта РФФИ № 13-05-00762.

ЛИТЕРАТУРА

- Аскеров А. М. Высокогорные папоротники Кавказа // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 6–9.
- Аскеров А. М. Папоротники Кавказа. Баку: Изд-во ЭЛМ, 2001. 244 с.
- Арнаутова Е. М. Гаметофиты равноспоровых папоротников. СПб.: Изд-во Санкт-Петерб. гос. ун-та, 2008. 456 с.
- Галахов В. П., Нарожный Ю. К., Никитин С. А. и др. Ледники Актру (Алтай). Л.: Гидрометеиздат, 1987. 120 с.
- Гуреева И. И. Онтогенез спорофита и возрастной состав ценопопуляций *Dryopteris filix-mas* в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 5. С. 643–652.
- Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 158 с.
- Гуреева И. И., Тимошок Е. Е. Папоротники на моренных комплексах ледников Центрального Алтая // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского гос. ун-та. 2004. № 94. С. 3–8.
- Давыдов В. В., Тимошок Е. Е. Формирование почв на молодых моренах в бассейне Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // Сиб. экол. журн. 2010. № 3. С. 505–514 [Davydov V. V., Timoshok E. E. Forming of Soils on Young Moraines in the Basin of the Aktru Glacier (Central Altai, North-Chuya Ridge) // Contemporary Problems of Ecology. 2010. Vol. 3, N 3. P. 356–362].
- Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 378 с.
- Крещенок И. А., Нестерова С. В., Гуреева И. И., Кузнецов А. А. Криоконсервация хлорофиллсодержащих спор папоротников Восточной Азии // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2014. № 2 (26). С. 42–52.
- Криницын И. Г. Онтогенез и структура популяций спорофитов некоторых видов рода *Botrychium* Sw. в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Барнаул, 2004. 19 с.
- Крылов П. Н. Флора Алтая и Томской губернии. Руководство к определению растений Западной Сибири. Томск: Сиб. тов-во печатного дела. 1914. Т. 7. С. 1535–1815.

- Лукьянова Н. А., Тимошок Е. Н. Возможности фитоиндикации сезонной гляциосферы в горно-ледниковом бассейне Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) // Вестн. Том. гос. ун-та. 2013. № 370. С. 156–160.
- Мальшев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 368 с.
- Намзалов Б. Б. Растительность восточной части Южно-Чуйского хребта // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1987. С. 30–37.
- Науялис И. И. Факторы возникновения гаметофитов папоротников в природе // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 844–852.
- Окишев П. А. Некоторые замечания о деградации ледника Большой Актру // Гляциология Алтай. 1965. Вып. 4. С. 117–145.
- Окишев П. А. Динамика оледенения Алтай в позднем плейстоцене и голоцене. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1982. 208 с.
- Окишев П. А. Рельеф и оледенение Русского Алтая. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2011. 380 с.
- Окишев П. А., Ревякин В. С. Морены наиболее крупных ледников Белухи // Вопросы географии Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1974. Вып. 8. С. 42–71.
- Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтай. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1988. 320 с.
- Ревякин В. С. Природные льды Алтае-Саянской горной области. Л.: Гидрометеиздат, 1981. 288 с.
- Ревякин В. С., Романова Л. В., Юрьева Н. И. Метеорологический режим лета на северном склоне Катунского хребта // Тр. ЗС НИГМИ. Климатология и агрометеорология. 1973. Вып. 12. С. 88–95.
- Ревякин В. С., Галахов В. П., Голецких В. Н. Горно-ледниковые бассейны Алтай. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. 288 с.
- Ревякина Н. В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области (происхождение, становление, адаптации). Барнаул: Редакционно-издат. отдел НИИ горного природопользования, 1996. 287 с.
- Сапожников В. В. Катунь и ее истоки. Томск, 1901. 271 с.
- Севастьянов В. В. Климат высокогорных районов Алтай и Саян. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1998. 201 с.
- Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1969. Вып. 20, ч. 4. 332 с.
- Стеценко Н. М. Жизнеспособность спор папоротников-интродуцентов в зависимости от сроков хранения // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1987. № 14. С. 18–21.
- Тимошок Е. Е., Нарожный Ю. К., Диркс М. Н., Скороходов С. Н., Березов А. А. Динамика ледников и формирование растительности на молодых моренах Центрального Алтая. Томск: Изд-во НТЛ, 2008. 208 с.
- Тихомиров Б. А. Распространение папоротников в Советской Арктике // Ботан. мат-лы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. 1959. Т. 19. С. 595–621.
- Толмачев А. И. Сем. I. Polypodiaceae R. Br. – Настоящие папоротники. Сем. II. Ophioglossaceae R. Br. – Ужовниковые // Арктическая флора СССР. I. Polypodiaceae – Butomaceae. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Вып. 1. С. 11–36.
- Тронов М. В. Очерки оледенения Алтай. М.: Географгиз, 1949. 276 с.
- Тронов М. В. Ледники и климат. Л.: Гидрометиздат, 1966. 408 с.
- Филин В. П. Класс ужовниковые, или офиоглоссопсиды (Ophioglossopsida) // Жизнь растений. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. М.: Просвещение. 1978. С. 171–175.
- Фомин А. В. Папоротникообразные // Флора Сибири и Дальнего Востока. Л., 1930. Вып. 5. С. 1–218.
- Шмаков А. И. Отдел 3. Папоротниковидные // Флора Алтай. Барнаул: АзБука, 2005. Т. 1. С. 158–255.
- Ballesteros D. Conservation of fern spores // Working with Ferns: Issues and Applications. N.Y.: Springer Science. 2011. P. 165–172.
- Burga C. A., Krüsi B., Egli M., Wernli M., Elsener S., Ziefle M., Fischer T., Mavris C. Plant succession and soil development on the foreland of the Morteratsch glacier (Pontresina, Switzerland): Straight forward or chaotic? // Flora. 2010. Vol. 205. P. 561–576.
- Cooper W. S. A fourth expedition to glacier Bay, Alaska // Ecology. 1939. Vol. 20, N 2. P. 130–155.
- Dyer A. F., Lindsay S. Soil spore banks of temperate ferns // Amer. Fern. Journ. 1992. Vol. 82, N 3. P. 89–112.
- Dyer A. F., Lindsay S. Soil spore banks – a new resource for conservation // Pteridology in Perspective. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. P. 153–160.
- Edwards P. Root connections in a colony of *Ophioglossum vulgatum* in southern England // Fern Gazette. 1982. Vol. 12, N 4. P. 241–242.
- Gureyeva I. I. Rare fern species of Russia and reasons for their rarity // Ibid. 2002. Vol. 16, N 6–8. P. 319–323.
- Jones C. C., Moral R. Patterns of primary succession on the foreland of Coleman Glacier, Washington, USA // Plant Ecology. 2005. Vol. 180. P. 105–116.
- Ludi W. Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den jungen Seitenmoränen des Grossen Aletschgletschers // Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rubel in Zurich. 1945. P. 32–59.
- Narozhny Y., Zemtsov V. Current state of the Altai Glaciers (Russia) and trends over the period of instrumental observations 1952–2008 // Ambio. 2011. Vol. 40. P. 575–588.
- Page C. N. Experimental aspects of fern ecology // The experimental biology of ferns. London: Academic Press, 1979. P. 551–589.
- Page C. N. The ferns of Britain and Ireland / 2-nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 540 p.
- Pence V. C. Survival of chlorophyllous and nonchlorophyllous fern spores through exposure to liquid nitrogen // Amer. Fern Journ. 2000. Vol. 90, N 4. P. 119–126.
- Pence V. C. Cryopreservation of bryophytes and ferns // Plant Cryopreservation: A Practical Guide / eds. B. M. Reed. N.Y.: Springer Science, 2008. P. 117–141.
- Sato T. Freezing resistance of warm temperate ferns as related to their alternation of generations // Jap. Journ. Ecol. 1983. Vol. 33, N 1. P. 27–35.
- Sheffield E. From pteridophyte spore to sporophyte in the natural environment // Pteridology in Perspective. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. P. 541–549.

Schneller J. J., Holderegger R. Colonisation events and genetic variability within populations of *Asplenium ruta-muraria* L. // Pteridology in Perspective. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. Pp. 571–580.

Walker L. R., Sharpe J. M. Ferns, disturbance and succession // Fern Ecology / eds. K. Mehltreter, L. R. Walker, J. M. Sharpe Cambridge: Cambridge University Press, 2010. P. 177–219.

Ferns in the Present-Day Periglacial Zone of the Central Altai

I. I. GUREYEVA¹, E. E. TIMOSHOK²

¹ Tomsk State University
634050, Tomsk, Lenina ave., 36
E-mail: gureyeva@yandex.ru

² Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS
634055, Tomsk, Akademicheskiiy ave., 10/3
E-mail: timoshokee@mail.ru

Data on the species composition and distribution of ferns in the present-day periglacial zone of the Aktru, Karagemsky, Akkem, Sophiysky, Gebler and Taldurinsky glaciers in the Central Altai were presented. Sixteen species of ferns were found and confirmed by herbarium specimens. *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Cystopteris dickieana* R. Sim, *C. fragilis* (L.) Bernh. and *Polystichum lonchitis* (L.) Roth were the most tolerant to the severe conditions of the high mountains. The distribution of ferns in the centers of present-day glaciation was related mostly to the occurrence of rocks. Colonization of the periglacial zone by ferns occurred only by means of spores, initially by their dispersion from the locations far from the periglacial zone. Further colonization and migration of species following the retreating glaciers were possible by means of spores produced by sporophytes growing in the periglacial zone. Germination of spores and development of gametophytes and sporophytes in severe conditions of the periglacial zone occurred mainly in local micro-niches providing protection in the cold season and sufficient amount of moisture in the warm season.

Key words: ferns, distribution, colonization, periglacial zone, the Central Altai.