



- свойств // Журн. микробиол. эпидемиол. и иммунобиол. 2003. № 1. С. 51–55.
- Щербаков А. А., Кондрашин Ю. И., Анисимов П. И. Антигенная активность белков внешней мембраны *Yersinia pestis* EV // Журн. микробиол. эпидемиол. и иммунобиол. 1983. № 3. С. 21–24.
 - Кутырев В. В., Коннов Н. П., Волков Ю. П. Возбудитель чумы : ультраструктура и локализация в переносчике. М., 2007. 224 с.
 - Antonova O. A., Dyatlov I. A., Konnov N. P., Anisimov A. P. Isolation and characterization of the novel surface glycoprotein from *Yersinia pestis* // *Medische Microbiologie : 7th Intern. Congr. on Yersinia, Nijmegen*. 1998. Vol. 6. Suppl. II. S. 30.
 - Хлебников В. С., Головлев И. Р., Кулевацкий Д. П., Аверин С. Ф., Пишиков С. Ю., Тохтамышева Н. В., Жемчугов В. Е., Сафонова Л. А., Герасимов В. Н., Чугунов А. М., Ветчинин С. С., Галактионов В. Г., Афанасьев С. С. Изучение биохимических, антигенных и протективных свойств внешней мембраны возбудителя туляремии // Молекулярная генетика, микробиол. и вирусол. 1991. № 7. С. 15–20.
 - Kilmury S. L., Twine S. M. The *Francisella tularensis* proteome and its recognition by antibodies // *Frontiers in Microbiology*. 2011. Vol. 1, art. 143. P. 1–22.
 - Splettstoesser W. D., Tomaso H., Dahouk S. Al., Neubaue H., Schuff-Werner P. Diagnostic procedures in tularemia with special focus on molecular and immunological techniques // *J. Vet. Med.* 2005. Vol. 52. P. 249–261.
 - Кузнецова Е. М., Волох О. А., Смолькова Е. А., Щуковская Т. Н., Шепелёв И. А., Авдеева Н. Г., Кравцов А. Л., Никифоров А. К. Иммунобиологические свойства антигенных комплексов туляремийного микроба // Проблемы особо опасных инфекций. 2011. Вып. 3(109). С. 46–49.
 - Храмкова (Кузнецова) Е. М., Волох О. А., Шепелёв И. А., Еремин С. А., Дятлов И. А. Использование «С»-комплекса туляремийного микроба для создания диагностических тест-систем // Биотехнология. 2007. № 2. С. 72–77.
 - Дятлов И. А., Волох О. А. Получение S-слоя чумного микроба и возможности его применения // Биотехнология. 2004. № 1. С. 20–25.
 - Анисимов П. И., Щербаков А. А., Веренков М. С., Кокушкин А. М., Коннов Н. П., Девдариани З. Л. Люминесцирующие иммуноглобулины к мембранным белкам чумного микроба // Вопросы генетики, молекулярной биологии и микробиологии чумы и холеры. Саратов, 1985. С. 49–53.
 - Щербаков А. А., Анисимов П. И., Кондрашин Ю. И., Солодовникова Т. Н. Диагностический эритроцитарный антигенный на основе мембранных белков чумного микроба // Генетика и микробиология природноочаговых инфекций. Саратов, 1984. С. 22–27.
 - Щербаков А. А., Анисимов П. И., Солодовников Н. С., Топорков В. П., Заднова С. П. О возможности использования иммуноглобулинов к мембранным белкам для обнаружения чумного микроба // Вопросы природной очаговости и эпидемиологии особо опасных инфекций. Саратов, 1985. С. 9–16.
 - Marshall J. D., Eveland W. C., Smith C. W. Superiority of fluorescein isothiocyanate (Riggs) for fluorescent-antibody technic with a modification of its application // *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.* 1958. Vol. 98, № 4. P. 898–900.
 - Павлович Н. В., Мишанькин Б. Н., Данилевская Г. И., Ходова В. А., Рыжкова В. В., Цимбалистова М. И., Сухарь В. В. Получение бескапсульных вариантов *Francisella tularensis* // Журн. микробиол. эпидемиол. и иммунобиол. 1993. № 2. С. 7–11.

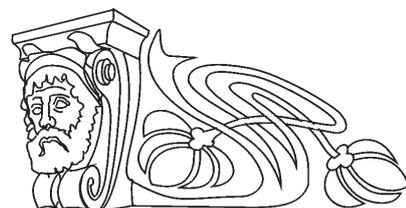
УДК 581.93

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ БАСЕЙНА РЕКИ ТОМИ

С. А. Шереметова

Институт экологии человека Сибирского отделения РАН, Кемерово
E-mail: ssheremetova@rambler.ru

На основе анализа ареалов видов сосудистых растений приводится схема географической структуры флоры бассейна реки Томи. Показано, что флора бассейна реки Томи гетерогенна и образована элементами различного географического происхождения. В составе флоры преобладают виды, ареалы которых не выходят за пределы Евразии, а эндемичные и субэндемичные виды представлены незначительным количеством (51 вид из 1322). Проведён сравнительный анализ флор 22 модельных бассейнов, притоков реки Томи. Отмечены особенности географических связей флоры исследуемой территории.



Ключевые слова: флора, географический анализ, ареалы, хорология, элементы, эндемичные виды, река Томь.

Geographical Structure of the Flora of Vascular Plants of River Tom Basin

S. A. Sheremetova

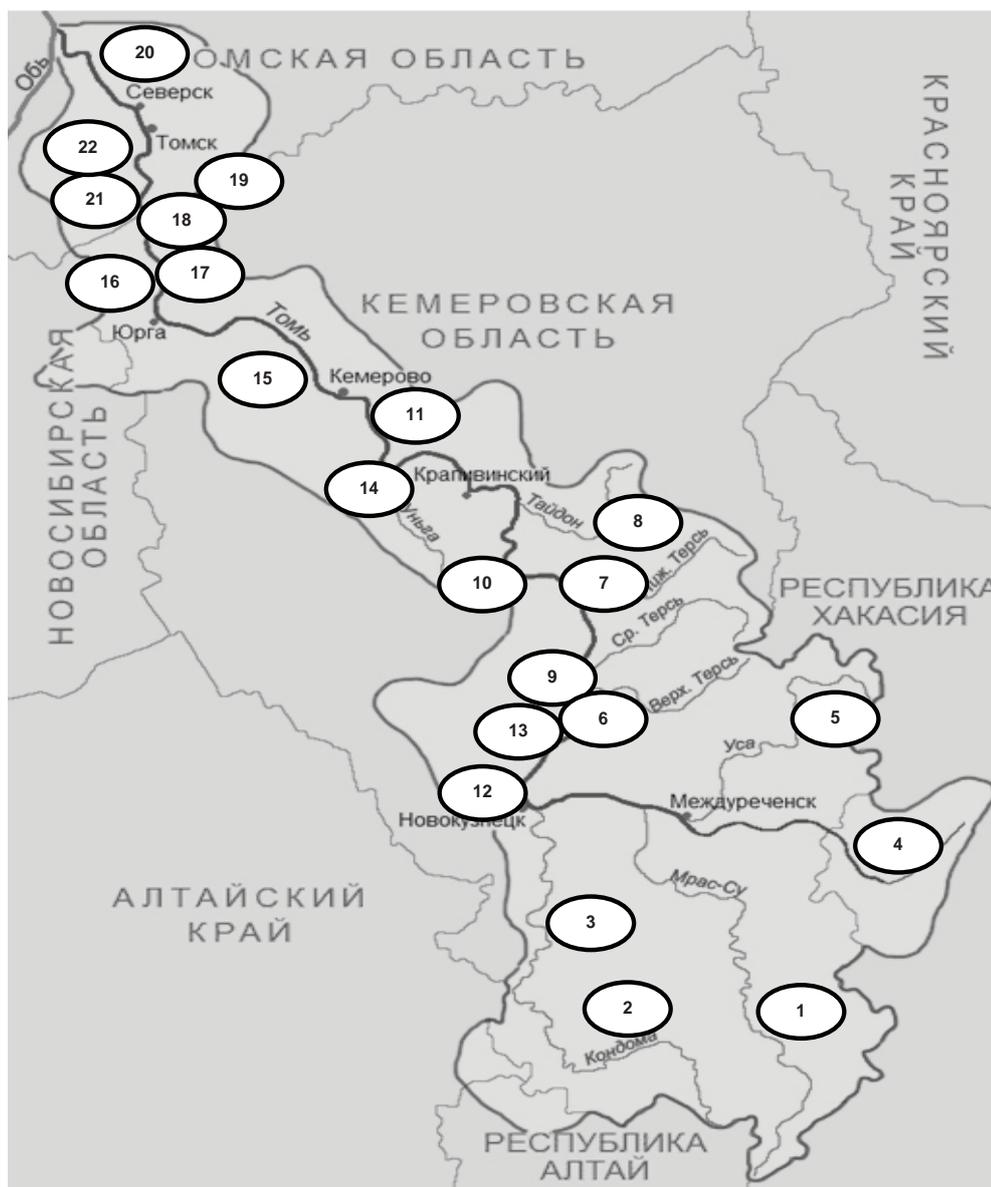
On the basis of the analysis of areas of species of vascular plants the scheme of geographical structure of flora of a river basin of



Tom is provided. It is shown that the flora of a river basin of Tom is heterogeneous and formed by elements of various geographical origin. In our flora the species which areas do not go out of Eurasia are prevail, endemic and subendemic species are presented not by the significant amount of types (51 from 1322). The comparative analysis of floras of 22 model pools, Tom River inflows is carried out. Features of geographical communications of flora of the studied territory are noted.
Key words: flora, geographical analysis, areas, chorology, elements, endemic species, river Tom.

и на западных склонах Абаканского хребта, площадь ее водосбора 62 000 км², длина 827 км. Водосборный бассейн р. Томи практически весь расположен в пределах Кузнецко-Салаирской геоморфологической провинции Алтае-Саянской горной области, и лишь небольшая часть находится в пределах Западно-Сибирской равнины. Административно территория бассейна почти полностью относится к Кемеровской области, за исключением небольших участков верховья и устья (рисунок).

Река Томь, принадлежащая к бассейну р. Оби, берет начало в горах Кузнецкого Алатау



Бассейн реки Томи, схема расположения модельных бассейнов: **Горная Шория:** 1 – Кабырза, 2 – Мундыбаш, 3 – Теш; **Кузнецкий Алатау:** 4 – Казыр, 5 – Уса, 6 – Верхняя Терсь, 7 – Нижняя Терсь; **Среднее течение (таёжные районы):** 8 – Тайдон, 9 – Нарык, 10 – Бунгарап, 11 – Промышленная; **Среднее течение – котловинная часть (степные районы):** 12 – Аба, 13 – Ускап, 14 – Уньяга, 15 – Стрелина, 16 – Лебяжья; **Нижнее течение:** 17 – Сосновка, 18 – Тугояковка, 19 – Басандайка, 20 – Самуська, 21 – Кисловка, 22 – Порос



Бассейн р. Томи ранее никогда не был непосредственным объектом длительного и детального флористического изучения как естественный контур, объединяющий специфический набор экотопов и ландшафтных выделов. Тематические и территориальные исследования касались лишь отдельных типов растительности и элементов флоры либо рассматривали бассейн реки в составе административных единиц. Тем не менее, благодаря ботаническим исследованиям в Томской и Кемеровской областях, которые насчитывают уже более 300 лет, накоплены обширные фактические материалы по отдельным участкам территории. В бассейне Томи проводятся планомерные исследования сотрудниками ИЭЧ СО РАН на протяжении последних 12 лет. За это время обнаружено около 170 новых для Кемеровской области видов растений.

Материал и методы

Флористические исследования флоры высших сосудистых растений бассейна Томи проводились на базе 22 «модельных» бассейнов (притоков Томи) V и IV порядков, в Горной Шории: Кабырза, Мундыбаш; в Кузнецком Алатау: Теш, Верхняя и Нижняя Терси, Казыр, Уса; в Кузнецкой котловине: Ускат, Уньга, Аба, Стрелина; в правобережной части среднего течения: Промышленная, Тайдон; в левобережной части среднего течения: Бунгарап, Черновой Нарык, Лебяжья; в нижнем течении: Сосновка, Тугояковка, Порос, Самуська, Басандайка, Кисловка (см. рис. 1). Дополнительные маршрутные обследования районов, не входящих в границы модельных бассейнов, позволили дополнить список 120 довольно редкими для бассейна видами растений.

Результаты и их обсуждение

В результате исследований установлено, что флора сосудистых растений бассейна р. Томи насчитывает 1560 видов. Без учета 238 видов адвентивных (заносных) растений в состав флоры входит 1322 вида, которые относятся к 471 роду и 115 семействам.

При разработке схемы географических элементов для бассейна р. Томи мы опирались на основополагающие работы классиков фитогеографии [1–3], поддерживая идею Ю. Д. Клеопова о том, что названия геоэлементов должны быть географическими. Также были проанализированы труды ученых, разработавших схемы географических элементов для различных районов Сибири [4–16].

Выделение географических групп (типов ареала), объединяющих виды более или менее

сходные (однотипные) по современному географическому распространению, позволило разработать схему хорологической структуры флоры бассейна р. Томи, состоящую из 11 географических (хорологических) групп (типов ареала). Каждая из выделенных групп объединяет виды одного или несколько элементов (табл. 1).

Соотношение хорологических групп показывает, что во флоре бассейна р. Томи преобладают виды, ареалы которых не выходят за пределы Евразии. Совокупность палеарктических, европейско-азиатских, сибирско-азиатских и сибирских видов составляет около 69% от общего состава флоры (911 видов), причём почти половина из этих видов (47%) относится к палеарктической хорологической группе. Палеарктическая группа является самой крупной в составе флоры. Это обусловлено в том числе довольно высоким участием в её сложении видов, входящих в состав плюризональных сообществ.

Второе место по количеству видов совместно с североазиатско-североамериканской, занимает голарктическая группа. В совокупности они составляют около 26% флоры, что подтверждает северопацифические связи Старого и Нового Света через Североатлантический мост суши и свидетельствует о флористическом обмене между Азией и Америкой, а также о близком сходстве физико-географических условий данных территорий в меловой период.

На третьем месте по количеству видов находится европейско-азиатская группа, причем в её составе преобладают виды с европейско-сибирским ареалом, что отражает в определённой степени влияние Атлантики, в том числе Древнесредиземноморской и Восточноазиатской флористических областей на сложение флоры бассейна Томи. Довольно представительна сибирско-центральноазиатская группа (более 11%), что связано с влиянием центральноазиатских флор на формирование флоры исследуемой территории, это сказывается в особенности на составе ксерофитных и высокогорных сообществ. Вклад других хорологических групп в состав флоры невелик и составляет у плюрегиональной – 5,2, сибирско-восточноазиатской 3,9, североазиатско-североамериканской – 2,2%.

Эндемичные и субэндемичные элементы составляют 3,9% от общего состава флоры (51 вид), что подтверждает преобладание аллохтонных тенденций в процессе формирования флоры бассейна р. Томи. Подавляющее большинство среди эндемиков составляют виды, ареалы которых связаны с горными системами Южной Сибири и Монголии. В составе горных видов преобладают



Таблица 1

Хорологическая структура флоры бассейна реки Томи

Хорологические группы, элементы	Число видов	%
1. Плурирегиональная группа	69	5,2
1.1. семикосмополитный	62	4,7
1.2. биполярный	7	0,5
2. Голарктическая группа	313	23,7
2.1. собственно голарктический	290	21,9
2.2. голарктический дизъюнктивный	23	1,8
3. Североазиатско-североамериканская группа	29	2,2
4. Палеарктическая группа	429	32,5
4.1. собственно палеарктический	146	11,0
4.2. восточно-палеарктический	110	8,4
4.3. западно-палеарктический	147	11,1
4.4. южно-палеарктический	26	2,0
5. Европейско-азиатская группа	192	14,5
5.1. европейско-западноазиатский	26	1,9
5.2. европейско-сибирско-центральноазиатский	22	1,7
5.3. восточноевропейско-южносибирско-центральноазиатский	16	1,2
5.4. европейско-сибирский	128	9,7
6. Сибирско-восточноазиатская группа	52	3,9
6.1. южносибирско-восточноазиатский	40	2,9
6.2. южносибирско-монгольско-восточноазиатский	12	1,0
7. Сибирско-центальноазиатская группа	147	11,1
7.1. южносибирско-центральноазиатская	50	3,8
7.2. южносибирско-среднеазиатский	36	2,7
7.3. южносибирско-монгольский	34	2,5
7.4. южносибирско-казахстанский	18	1,4
7.5. алтае-саянско – центральноазиатский	9	0,7
8. Южносибирская группа	40	3,0
8.1. эндемичный и субэндемичный элемент	51	3,9
9. Южно-западносибирская группа	5	0,4
10. Алтае-саяно-монгольская группа	7	0,5
11. Алтае-саянская группа	39	3,0
11.1. алтае-саянский	14	1,1
11.2. алтае-западносаянский	8	0,6
11.3. алтае-тувинский	1	< 0,1
11.4. алтае-тувино-приенисейский	3	0,2
11.5. тувино-томский	1	< 0,1
11.6. алтайско-кузнецко-алатаусский	5	0,4
11.7. алтайско-горношорский	2	0,1
11.8. томский	1	< 0,1
11.9. кузнецко-алатаусский	3	0,2
11.10. горно-шорский	1	< 0,1



представители альпийских и субальпийских сообществ, а также петрофильной эколого-ценотической группы, в совокупности составляющие более 72% от числа всех эндемиков. Из строгих эндемиков для бассейна Томи мы можем указать только 3 вида: *Dracocephalum krylovii* Lipsky, 1905, *Festuca kemerovensis* Czusovlanov, 2003, *Alchemilla lidijae* Zamelis, 1931. Более 76% от общего количества эндемиков составляют виды алтае-сааянской хорологической группы (см. табл. 1), а в группе наиболее представительным является собственно алтае-сааянский хорологический элемент (около 36% от состава группы).

Географический спектр флоры модельных бассейнов соответствует таковому для бассейна Томи в целом (табл. 2). Основу флоры каждого модельного бассейна составляют виды, обладающие широкими ареалами: палеарктические и голарктические. Данные хорологические группы объединяют в своем составе от 60% видов во флорах горных (Кабырза, Казыр) и степных (Ускат) бассейнов рек и до 68% во флорах нижнего течения (Самуська, Кисловка, Порос).

Плюрегиональная группа во флорах бассейнов горных рек Кабырза, Казыр, Уса и Нижняя Терсь занимает 5-е место (как и в целом в бассейне Томи), в первую очередь благодаря более высокому содержанию видов петрофитных группировок с сибирско-центральноазиатскими ареалами, входящими в состав высокогорных сообществ. В остальных модельных бассейнах она поднимается на 4-е место за счет луговых, болотных или синантропных видов.

Прослеживаются различия во флорах модельных бассейнов и по составу видов с ареалами, большая часть которых расположена в передачах Азии. В бассейнах горных и степных рек доля азиатских видов заметно выше – от 15 (Ускат) до 20% (Кабырза). Количество центрально-азиатских видов возрастает в составах флор горных рек Кабырзы, Казыра, Усы, Верхней и Нижней Терсей от 46 до 50 видов, в котловинных степных бассейнах Уската, Абы, Уньги их насчитывается от 32 до 42 видов, во флорах остальных бассейнов – от 16 до 24.

Западно-азиатские виды с европейско-сибирским ареалом имеют также более высокую долю до 16% в бассейнах котловинной части бассейна Томи (Ускат, Уньга, Аба), что подчеркивает влияние умеренно голарктического (европейского) элемента на флору этих бассейнов, благодаря в основном бореальным лесным и луговым видам. В бассейнах горных рек, напротив, доля западно-азиатских уменьшается до 11%. Доля восточно-азиатских видов варьи-

рует в меньшей степени (от 2 до 4%), так как в основном включает лесные и луговые виды, широко распространенные в пределах бассейна.

Доля видов, выходящих за пределы Азии (голарктическая, палеарктическая, плюрегиональная, североазиатско-североамериканская и европейско-азиатская группы), составляет от 80 (Кабырза) до 92% (Самуська, Порос).

Максимальным количеством эндемичных и субэндемичных видов характеризуются бассейны таких горных рек, как Уса и Кабырза (более 3%), немного уступают по количеству флоры бассейнов Казыра, Верхней и Нижней Терсей (более 2%). Это обусловлено тем, что в составе эндемичных в большей степени представлены виды, характерные для альпийских и субальпийских сообществ. Незначительно участие эндемиков в сложении флор бассейнов среднего и нижнего течения р. Томи – менее 1%. Распределение «узкоареальных» хорологических элементов (южносибирских и эндемичных) также неравномерно, в высокогорных и степных районах представленность данных групп значительно выше.

Заключение

В целом анализ хорологической структуры флоры бассейна р. Томи показывает, что в её составе преобладают «широкоареальные» виды (более 80%), имеющие ареалы, захватывающие часть площади нескольких флористических царств (Бореальное, Древнесредиземноморское, Восточноазиатское). Довольно представительное участие в сложении флоры европейско-азиатских видов (14,5%) и видов, ареалы которых ограничены территорией Южной Сибири и горными системами Центральной или Средней Азии (11,1%), невелико количество видов, распространённых в Южной Сибири и Восточной Азии (3,9%). Количество видов, не выходящих за пределы Сибири, составляет 6,4% (южносибирская, южно-западносибирская, алтае-сааянская группы). Совсем незначительным является представительство самых «узкоареальных» – алтае-сааянских видов (3%).

Состав хорологических элементов свидетельствует о формировании флоры исследуемой территории в различные геологические эпохи под влиянием флор различных флористических подцарств: Бореального (голарктический, североазиатско-североамериканский, европейско-сибирский геоэлементы), Древнесредиземноморского (южно-палеарктический, европейско-западноазиатский, европейско-сибирско-центральноазиатский и др. элементы),



Таблица 2

Соотношение географических групп во флорах модельных бассейнов

Хорологические группы	Кабрза	Мундываш	Теш	Казыр	Уса	В. Терсь	Н Терсь	Тайдон	Нарык	Бунгаран	Промышленная	Аба	Ускат	Унуга	Стрелина	Лебяжья	Сосновка	Тутюковка	Самуська	Басандайка	Кисловка	Порос
Плюрирегиональная	41	50	49	42	45	48	37	48	46	44	46	46	42	46	45	44	44	45	45	42	44	47
Голарктическая	163	178	132	148	180	191	170	124	120	119	121	113	114	140	121	131	123	138	159	155	171	171
Североазиатско-североамериканская	10	10	5	13	17	15	15	6	6	6	7	6	6	4	4	6	6	5	6	9	5	6
Палеарктическая	208	214	190	178	206	212	191	183	179	173	193	204	228	224	185	194	174	178	174	220	188	195
Европейско-азиатская	70	72	70	62	64	74	65	65	63	62	73	76	96	89	67	66	67	66	63	91	73	73
Сибирско-восточноазиатская	25	21	19	20	24	24	18	15	9	10	14	18	20	19	10	9	9	8	10	16	14	10
Сибирско-центральноазиатская	50	38	26	49	52	48	46	23	18	20	29	33	42	32	24	23	25	23	16	26	19	19
Южносибирская	29	23	16	19	23	21	21	12	12	13	14	15	21	16	14	12	15	16	11	14	12	12
Эндемичная и субэндемичная	19	10	7	15	20	15	13	3	2	4	2	4	5	4	2	1	1	3	3	6	3	2



Восточноазиатского (сибирско-восточноазиатский геоэлемент). Близость центров современного видообразования и экотонное положение бассейна Томи, на стыке Алтае-Саянского горного массива и Западно-Сибирской равнины, обогащает исследуемую флору эндемичными и субэндемичными видами (алтае-саянский, алтае-тувинский, кузнецко-алатаусский, саянско-горношорский, кузнецко-алатаусско-хакасский, горно-шорский геоэлементы).

Список литературы

1. Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
2. Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с.
3. Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 352 с.
4. Соболевская К. А. К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и Хакасских степей // Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР. 1946. Сер. Биол. Т. 1, вып. 2. С. 33–40.
5. Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири: учеб. пособие. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1962. 440 с.
6. Шумилова Л. В. Фитогеография. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1979. 238 с.
7. Положий А. В. Флорогенетический анализ средне-сибирских астрагалов // Изв. Томск. отд. ВБО. 1964. Вып. 5. С. 61–75.
8. Положий А. В. Флорогенетический анализ остролодочников Средней Сибири // Учен. зап. Томск. ун-та. 1965. С. 18–38.
9. Малышев Л. И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 1976. С. 163–186.
10. Пешкова Г. А. Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с.
11. Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 1976. 380 с.
12. Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1988. 320 с.
13. Лащинский Н. Н., Лащинская Н. В. Высшие сосудистые растения // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2007. С. 155–251.
14. Силантьева М. М. Хорологический анализ аборигенной фракции флоры Алтайского края // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы VII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2008. С. 312–322.
15. Науменко Н. И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган: Изд-во Курган. гос. ун-та, 2008. 512 с.
16. Эбель А. Л. Флора северо-западной части Алтае-Саянской провинции: состав, структура, происхождение, антропогенная трансформация: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2011. 39 с.