

УДК 581.9 (470.53)

К ФЛОРЕ КРАСНОВИШЕРСКОГО РАЙОНА ПЕРМСКОЙ ОБЛАСТИ. 2. АНАЛИЗ ФЛОРЫ

С. А. Овеснов

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Продолжено (первая часть опубликована в Вестнике Пермского университета. 2001. Вып. 4. Биология) изложение результатов, полученных в ходе флористических исследований, проведенных в районе в 1995–1997 гг.

В 1995–1997 гг. нами были проведены детально-маршрутные флористические исследования на территории района, сосредоточенные по преимуществу в южной и юго-западной части, поскольку именно эта часть района ботаниками ранее не посещалась. Кроме того, было проведено обследование флоры ряда скальных обнажений («камней») по р. Вишере. Всего было собрано более 2,5 тыс. гербарных образцов. В сборе и обработке материала кроме автора принимали участие студенты О. Чупина и Е. Усачев. Эти сборы, дополненные материалами, хранящимися в Гербарии Пермского университета (PERM), а также литературными данными (список работ – в первой части статьи), не вызывающими сомнения в их достоверности, послужили основой для конспекта флоры Красновишерского района.

Таксономическая структура флоры

Флора Красновишерского района насчитывает 767 дикорастущих рас (видов и подвидов) сосудистых растений, относящихся к 88 семействам и 309 родам. Объем и трактовка видов приняты по «Конспекту флоры Пермской области» (Овеснов, 1997). На территории района, площадь которого менее 1/10 площади области, нами выявлена почти половина всех видов, известных на территории Пермской области. Такой высокий уровень флористического богатства объясняется очень большим разнообразием место-

обитаний, имеющихся в районе и включающих как равнинные, так и горные экотопы. При этом следует ожидать, что при дальнейших исследованиях список может пополниться не менее чем на 25-30 видов, которые известны на смежных территориях, но пока не найдены в пределах района. Однако некоторая неполнота данных, по нашему мнению, не препятствует проведению анализа изученной флоры.

Прежде всего остановимся на соотношении таксонов высшего ранга (табл. 1). Основу флоры составляют покрытосеменные, довольно многочисленны папоротники. В небольшом числе видов представлены плауновидные, хвощевидные и голосеменные, но роль последних в формировании растительного покрова несравненно существенней. Основная пропорция флоры 1:3.5:8.7. Доля голосеменных и однодольных в анализируемой флоре заметно выше по сравнению с соотношениями в общеземной флоре. Подобное отклонение от «нормального» спектра (Sprague, 1928, цит. по: Гроссгейм, 1936) указывает на её северный характер. Полиморфизм в пределах классов покрытосеменных достигается неодинаково: в классе однодольных – за счет полиморфизма внутри крупных родов, тогда как двудольных – за счет полиморфизма внутри семейств, о чём свидетельствует родовый коэффициент (табл. 1).

Таблица 1

Основные пропорции флоры Красновишерского района

Таксон	Число видов	Процент от общего числа видов	Число родов	Число семейств	Родовой коэффициент
Lycopodiophyta	8	1,04	4	3	50
Equisetophyta	8	1,04	1	1	12,5
Polypodiophyta	28	3,65	14	9	50
Pinophyta	7	0,91	5	2	71
Magnoliophyta	716	93,36	285	73	39,8
В том числе:					
Magnoliopsida	516	67,28	224	59	43,4
Liliopsida	200	26,08	61	14	30,5
Всего	767	—	309	88	40,3

Семейственный спектр представлен в табл. 2. Число семейств, в которых количество видов пре-

вышает среднее значение, довольно значительно – 22. Они включают почти 79% всех видов флоры, а

10 ведущих семейств – 58,3% (447 видов). Головная часть спектра в целом типична для бореальных (таежных) флор востока Европейской России. Однако более высокое положение в нём таких семейств, как *Caryophyllaceae*, *Salicaceae*, *Juncaceae*,

свидетельствует, с одной стороны, о северном, а с другой – горном характере флоры. По 8 видов содержат 2 семейства, по 7 видов – 3 семейства, по 6 – 4, по 5 – 2, по 4 – 2, по 3 – 8; 14 семейств содержат по 2 вида, 31 семейство – по 1.

Таблица 2

Ведущие семейства флоры Красновишерского района

№ п/п	Семейство	Число видов		Число родов	
		абсол.	% от общего числа	абсол.	% от общего числа
1	<i>Asteraceae</i>	88	11,5	37	11,9
2	<i>Poaceae</i>	73	9,5	25	8,1
3	<i>Cyperaceae</i>	68	8,9	6	1,9
4	<i>Rosaceae</i>	53	6,9	15	4,9
5	<i>Caryophyllaceae</i>	43	5,6	16	5,2
6	<i>Ranunculaceae</i>	30	3,9	12	3,9
7	<i>Scrophulariaceae</i>	28	3,7	10	3,2
8	<i>Salicaceae</i>	23	3,0	2	0,6
9	<i>Juncaceae</i>	21	2,7	2	0,6
10	<i>Fabaceae</i>	20	2,6	7	2,3
11-12	<i>Polygonaceae</i>	19	2,5	3	0,9
11-12	<i>Apiaceae</i>	19	2,5	15	4,9
13	<i>Brassicaceae</i>	17	2,2	14	4,5
14-15	<i>Lamiaceae</i>	14	1,8	10	3,2
14-15	<i>Ericaceae</i>	14	1,8	11	3,6
16-17	<i>Orchidaceae</i>	13	1,7	11	3,6
16-17	<i>Violaceae</i>	13	1,7	1	0,3
18	<i>Boraginaceae</i>	12	1,6	5	1,6
19	<i>Rubiaceae</i>	10	1,3	1	0,3
20-22	<i>Athyriaceae</i>	9	1,2	4	1,3
20-22	<i>Primulaceae</i>	9	1,2	6	1,9
20-22	<i>Aspidiaceae</i>	9	1,2	3	0,9

Анализ видового богатства родов флоры района показал следующее. Численно значительно преобладают одновидовые роды (во флоре их 180, почти 59% общего числа родов), но содержат они всего 23% всех видов флоры. Напротив, роды, содержащие 11 и более видов (т.н. полиморфные роды), составляют всего 2,6% всех родов, а включают 22% всех видов флоры. Родов, содержащих по 2-4 вида, 95 (31% всех родов). Спектр ведущих родов флоры представлен в табл. 3.

По мнению А.И. Толмачева (1974), соотношение числа видов и родов во флоре может служить показателем автохтонных и аллохтонных тенденций в развитии флоры. Им высказано предположение, что чем больше среднее число видов в роде, тем сильнее во флоре выражены автохтонные процессы. И, напротив, чем ниже этот показатель, тем большую роль играли миграции видов в ходе флорогенеза.

Л.И. Малышевым (1969, 1976) был предложен показатель, позволяющий оценить соотношение автохтонных и аллохтонных тенденций в процессе флорогенеза. Показатель автономности флоры (A) представляет собой относительную разницу между фактическим (S) и расчетным (s) числом видов

$$A = \frac{S - s}{S}$$

При этом расчетное число видов определяется по эмпирическому квадратичному уравнению

$$s = 314,1 + 0,0045383 G^2,$$

где G – число родов в данной флоре.

Таблица 3

Ведущие роды флоры Красновишерского района

№ п/п	Род	Число видов	
		абсол.	% от общего числа
1	<i>Carex</i>	55	7,2
2	<i>Salix</i>	24	3,1
3	<i>Alchemilla</i>	20	2,6
4-5	<i>Poa</i>	17	2,2
4-5	<i>Hieracium</i>	17	2,2
6	<i>Viola</i>	13	1,7
7-8	<i>Juncus</i>	11	1,4
7-8	<i>Ranunculus</i>	11	1,4
9-12	<i>Calamagrostis</i>	10	1,3
9-12	<i>Luzula</i>	10	1,3
9-12	<i>Polygonum</i>	10	1,3
9-12	<i>Galium</i>	10	1,3

Положительные значения показателя автономности свидетельствуют о преобладании автохтонной тенденции развития флоры, отрицательные – о преобладании аллохтонной тенденции, а нулевое значение – о сбалансированности этих тенденций (Малышев, 1976).

Выполненный расчет показывает, что показатель автономности флоры Красновишерского района имеет небольшое положительное значение, приближающееся к нулю ($A = 0,036$). Следовательно, автохтонные и аллохтонные тенденции во флоре района практически сбалансированы.

Оценивая вышеизложенные данные о расположении ведущих семейств и родов, их процентном содержании во флоре Красновишерского района Пермской области и сравнивая их с приведенными в литературных источниках (Малышев, 1972; Толмачев, 1974, 1986 и др.), можно заключить, что по долготному положению анализируемая флора является переходной между восточноевропейскими и сибирскими, но более тяготеющей к первым, а по широтному – таежной и отчасти горной, что, в общем-то, тривиально.

Географический анализ

Географический анализ является важнейшей обязательной частью анализа флоры; он позволяет выяснить географическую специфику флоры и возможные пути её формирования (генезиса).

Географический анализ включает рассмотрение флоры по характеру распространения слагающих её видов: анализ всей флоры по типам ареалов, выявление зональных позиций видов, их долготного простирания. Используемые для анализа классификационные схемы определяются, с одной стороны, характером флористического материала, а с другой – задачами, сформулированными исследователем, в связи с чем они не могут быть универсальными.

В анализе арктических и таежных флор весьма продуктивным является метод биогеографических координат, наиболее четко сформулированный Б.А. Юрцевым (1968), при использовании которого каждый вид получает свою широтную (зональную), долготную, а в горных районах и высотную (поясно-зональную) характеристику. Поскольку основными задачами анализа флоры Красновишерского района были выявление зонального строения флоры и соотношения между преимущественно европейскими и преимущественно сибирскими (азиатскими) видами, а также отграничение видов, связанных в своем распространении с горными территориями, от видов равнинных, мы сочли необходимым провести раздельный анализ широтных и долготных элементов. Соотношения групп широтного и долготного распространения во флоре района приведены соответственно в табл. 4 и 5.

Таблица 4
Соотношение групп широтного распространения во флоре Красновишерского района

Группа	Содержание видов, %
Гипоарктическая	10,0
Бореальная	51,4
Неморальная	4,2
Лесостепная	5,5
Плуризональная	10,1
Монтанная	18,8

Основу зональной структуры флоры образуют бореальные и гипоарктические виды, в совокупности включающие почти 2/3 всех видов флоры, что соответствует зональному положению Красновишерского района (табл. 4). Виды, не обнаруживающие ясной принадлежности к какой-либо зоне (плуризональная группа), достаточно малочисленны; в основном это прибрежно-водные и водные виды, а также антропофиты (главным образом, сорные растения), особенно малочисленные в предгорной и горной частях района. Виды, приуроченные к лесостепной зоне, встречаются на выходах основных скальных пород южной экспозиции.

Наиболее интересной особенностью зональной структуры флоры района является весьма малая доля видов, характерных для полосы широколиственных лесов (неморальная группа). При этом здесь встречаются как древесные (*Tilia cordata*, *Ulmus glabra*) и кустарниковые (*Viburnum opulus*, *Lonicera xylosteum*), так и травянистые (*Aegopodium podagraria*, *Campanula latifolia*, *Corydalis bulbosa*, *Pulmonaria obscura* и др.) виды растений. Доля неморальных видов во флоре Красновишерского района выглядит особенно низкой по сравнению с их долей во флоре Гайнского района Коми-Пермяцкого автономного округа, расположенного в той же подзоне средней тайги, где они по нашим данным составляют 13,9% всех видов. Ничем иным, как разным генезисом флор вышеуказанных территорий, эту разницу объяснить невозможно.

Наличие на территории района достаточно высоких горных хребтов Северного Урала обуславливает присутствие достаточно большого количества видов, составляющих почти 1/5 часть всей флоры (монтанная группа, условно отнесенная к широтным) и приуроченных к гольцовому, подгольцовому, горно-лесному поясам, скальным обнажениям и горным осыпям.

Во флоре Красновишерского района преобладают виды с широким (голарктическим и палеоарктическим) распространением, в совокупности объединяющим более 55% всех видов флоры (табл. 5). Подобная особенность свойственна всем евразийским таежным флорам, поскольку именно таежная зона обладает сплошным циркумполярным ареалом.

Напротив, доля видов, распространение которых ограничено приуральско-уральским сектором (в основном субэндемичные виды), на первый взгляд невелика; приурочены они в основном к горной и предгорной частям района. Однако во многих равнинных секторах таежной зоны эндемичные (и субэндемичные) виды вообще отсутствуют, поэтому применительно к флоре Красновишерского района виды приуральско-уральской группы являются дифференциальными, обеспечивая специфику данной флоры.

Таблица 5

Соотношение групп долготного распространения во флоре Красновишерского района

Группа	Содержание видов, %
Плюрирегиональная	7,2
Голарктическая	23,0
Палеарктическая	32,5
Европейско-сибирская	9,2
Преимущественно азиатская	9,3
Европейская	13,1
Преимущественно европейская	0,8
Приуральско-уральская	3,9
Заносные и с невыясненным ареалом	1,0

Переходный характер флоры подтверждает наличие видов с преимущественно азиатским и евро-

пейским, а также преимущественно европейским типами распространения. Но довольно заметное преобладание видов с европейским и преимущественно европейским типами ареала (13,9 против 9,3%) над видами с преимущественно азиатским типом ареала свидетельствует о восточноевропейском типе флоры.

Экологический анализ

Предшествующий анализ хорошо дополняют данные о распределении растений по типам местообитаний с определенным водным режимом (табл. 6). Наиболее обильной группой являются мезофилы (к которым отнесены и эвригидрические виды) – они составляют почти 2/3 видов флоры. Также довольно высок процент гигрофилов и психрофилов (16,2 и 13,7 соответственно). Последние сосредоточены в горных тундрах. Меньшую долю во флоре имеют гидрофилы, оксилофилы и ксеромезофилы (3,0, 4,6 и 5,0% соответственно). Небольшое число мезоксерофилов (а также ксеромезофилов) при достаточно большом количестве открытых (скальных) экотопов свидетельствует о значительном количестве выпадающих на территории района осадков. Имеющиеся данные позволяют характеризовать флору района как мезофильную, но достаточно холодную, что приводит к уменьшению доли гидрофилов.

Таблица 6

Распределение видов флоры Красновишерского района по приуроченности к типам местообитаний с определенным водным режимом

Экологическая группа	Тип местообитания	Число видов	Процент от общего числа видов
Гидрофилы	Водный	23	3,0
Оксилофилы	Переувлажненный с недостаточной аэрацией	35	4,6
Психрофилы	Холодный с достаточным увлажнением	103	13,5
Криофилы	Холодный с недостаточным увлажнением	1	0,1
Гигрофилы	Переувлажненный	123	16,2
Мезофилы (и безразличные виды)	С достаточным увлажнением	433	57,0
Ксеромезофилы	С периодически недостаточным увлажнением	38	5,0
Мезоксерофилы	С постоянно недостаточным увлажнением	5	0,6

Биоморфологический анализ

Приступая к рассмотрению особенностей биоморфологического сложения флоры Красновишерского района, остановимся на анализе распределения видов по группам биологического спектра Раункиера (табл. 7), являющегося показателем приспособленности видов флоры к перенесению неблагоприятного (в нашем случае холодного) времени года. В таблицу помещены биологический спектр флоры Пермской области (Овеснов, 1998), а также нормальный спектр.

Доминирующее положение в спектре флоры района занимают гемикриптофиты (Н), довольно высок и процент геофитов (G); это указывает на умеренно-холодный голарктический характер флоры; об этом же свидетельствует и отсутствие стеблевых суккулентов (S) и эпифитов (E). Повышенный процент содержания хамефитов (Ch) и пониженный терофитов (Th) указывают на более холодный и континентальный климат, а, напротив, пониженное содержание гело- и гигрофитов (НН) – на более сухой, но холодный климат. Лесной характер флоры подтверждается довольно большим числом мега- и мезофанерофитов (ММ), а также

микро- (М) и нанофанерофитов (N). В целом биологический спектр флоры Красновишерского района достаточно характерен для умеренно-холодных континентальных лесных флор Голарктики. Его достаточно заметные отличия от спектра Пермской области подчеркивают адаптированность растений к более холодному климату, что обусловлено размещением района на северо-

востоке области.

Подводя итог анализа жизненных форм можно констатировать их довольно большое разнообразие, что указывает на различия адаптивных приспособлений. Большое число видов древесно-кустарниковых растений свидетельствует о лесном характере флоры.

Таблица 7

Биологический спектр флоры Красновишерского района

Флора	Число видов	Содержание видов в группах жизненных форм, %									
		S	E	MM	M	N	Ch	H	G	NN	Th
Красновишерский район	767	-	-	1,7	2,1	4,6	9,9	56,1	12,2	4,1	9,3
Пермская область	1580	-	-	1,4	1,5	3,7	6,7	54,3	11,4	5,8	15,2
Нормальный спектр*	1000	2	3	8	18	15	9	26	4	2	13

*Приведен по С. Raunkiaer (1934); обозначения групп жизненных форм приведены в тексте.

Анализ таксономической структуры и географический анализ флоры Красновишерского района позволили установить, что она является достаточно типичной восточноевропейской (с заметной долей сибирско-азиатских видов) таежной аллохтонно-автохтонной или миграционно-ортоселекционной (по терминологии Лавренко, 1938). Особенности её биоморфологического и экологического строения показывают, что исследованная флора в целом относится к умеренно-холодному мезофильному лесному типу. Важно также отметить, что она включает не менее 80 реликтовых видов разного возраста (от плейстоценового до голоценового).

Заключение

Полученные в результате анализа флоры Красновишерского района данные заставляют нас вернуться к рассмотрению палеогеографии плейстоцена, которая применительно к Уралу трактуется неоднозначно.

Короткий по продолжительности плейстоценовый период ознаменовался значительными изменениями физико-географических условий. Обзор основных событий, произошедших в это время, составлен по публикациям С.Г. Боча и И.И. Краснова (1946), К.К. Маркова, Г.И. Лазукова, В.А. Николаева (1965), Л.С. Троицкого (1966), Е.В. Шанцера (1970), Л.М. Ятайкина и В.Т. Шаландиной (1975), С.А. Ушакова и Н.А. Ясманова (1984), А.А. Величко, Л.Л. Исаевой и М.А. Фаусовой (Четвертичные оледенения..., 1987) и др.

Наиболее яркой чертой плейстоцена явилось общее похолодание климата Земли, на фоне которого периодически повторялись периоды резкого похолодания, особенно заметно сказывавшиеся в Северном полушарии, где формировались обширные ледниковые покровы. В европейской части России выявлены следы трёх оледенений – окско-го, днепровского (включая московскую стадию) и валдайского; в Западной Сибири – двух.

В отношении Урала единой точки зрения не существует.

Ряд авторов полагает, что на Урале, как и на всей европейской части, имели место покровные оледенения (днепровское и валдайское), но на территории области был только днепровский ледник. Его южную границу проводят по-разному. Так, по мнению С.Г. Боча и И.И. Краснова (1946), граница проходила несколько севернее Перми, смещалась к югу и пересекала р. Чусовую на широте Нижнего Тагила; затем, перевалив через хребет, шла на север по восточному склону через г. Серов и на широте Денежкина Камня резко поворачивала на восток. Другие авторы (Марков, Лазуков, Николаев, 1965; Шанцер, 1970) проводят южную границу по линии Кудымкар-Губаха, в районе последнего она резко поворачивает на север, идя по западному склону, и на широте Денежкина Камня переваливает через Уральский хребет, уходя на восток. А.А. Величко, Л.Л. Исаева и М.А. Фаусова (Четвертичные оледенения..., 1987) считают, что первое оледенение на Урале было в эоплейстоцене, но затронуло лишь Полярный Урал, где формировалась небольшая ледяная шапка. Наибольших же размеров покровное оледенение достигало в среднем плейстоцене (днепровская и московская стадии), однако на северо-востоке европейской части существовал Полярно-Уральско-Новоземельский ледниковый покров, доходивший на юге в моменты своего наибольшего развития до Вычегодско-Камского междуречья и Верхней Камы. Всего же эти авторы насчитывают на Урале четыре оледенения (преддонское; окское; днепровское, включая московскую стадию, и валдайское), из которых два (преддонское и валдайское) затрагивали только горы (Полярный и Приполярный Урал).

По мнению других (обзор см.: Троицкий, 1966), северо-восток европейской части оледенению не подвергался, а эта территория синхронно с покровным оледенением затапливалась наступающим на сушу вследствие эпейрогенического опус-

кания Северным Ледовитым океаном (т.н. борельская трансгрессия)¹. На протяжении большей части плейстоцена здесь существовали обширные эпиконтинентальные урало-тиманское и западно-сибирское моря, разделенные узким “уральским полуостровом”, протягивающимся к северу более чем на 1000 км. Южную границу трансгрессии также проводят по-разному. Большинство авторов считают, что в Предуралье она проходила по Вычегодско-Камскому междуречью, доходя до Верхней Камы, а Л.С. Троицкий (1966) полагает, что трансгрессия моря совпадала с предполагаемыми границами максимального оледенения. Синхронно с морской трансгрессией происходило и оледенение гор Урала. Согласно этим представлениям, покровные ледники распространялись с Урала на предгорные низменности и спускались в море, формируя айсберги.

По мнению А.И. Попова (1961, цит. по: Троицкий, 1966), вследствие мощного климатического влияния длительной морской трансгрессии, охватившей огромные низменные пространства, на северо-востоке европейской части и севере Западной Сибири не было четко выраженных климатических ритмов, имевших место в Европе.

Если исходить из представлений первой группы специалистов-палеогеографов, то при любом сценарии вся (или большая часть) территория Красновишерского района во время наибольшего (днепровского) оледенения была покрыта ледниковым щитом. Но самый суровый климат был в позднем плейстоцене – во время валдайского оледенения (Лавренко, 1981), когда практически вся территория пермского Приуралья была занята арктической пустыней. Представить себе возможность выживания каких-либо видов из эндемично-реликтового комплекса флоры Красновишерского района в этих условиях невозможно. Также совершенно невозможным представляется как проникновение в верхнем плейстоцене, так и сохранение в последующем весьма интересного вида астрагала (*Astragalus igoschinae*) с ближайшим родством в Казахском мелкосопочнике, недавно описанного с Полярного Урала (Камелин, Юрцев, 1982). И поэтому нет возможности вести речь о каком бы то ни было автохтонном характере флоры Красновишерского района – в этом случае она может быть только миграционной (аллохтонной).

Современное распространение сосудистых растений как в Красновишерском районе, так и на Среднем Урале в целом, свидетельствует скорее в пользу второй точки зрения, отвергающей покровное оледенение на Урале. Именно влияние морской трансгрессии, смягчающее климат, могло

способствовать сохранению на Среднем и Южном Урале реликтовой системы, представленной двумя подзонами обедненных послетретичных лесов (Камелин, Овеснов, Шилова, 1999).

Во второй половине древнего голоцена в связи с некоторым потеплением климата на территории области произошла смена лесотундровых ландшафтов лесными. По-видимому, в это время на современной территории Красновишерского района и сформировались темнохвойные пихтово-еловые леса.

В раннем голоцене климат стал несколько теплее и широколиственные породы начали постепенно расселяться из южной части Урала. По речным долинам они проникли на Средний Урал.

Для первой половины среднего голоцена был свойственен мягкий, довольно теплый и влажный климат. В это время широколиственные леса из липы, вяза, дуба с лещиной распространились далеко на север. Даже на Приполярном Урале в долине р. Маньи Р.В. Федорова (1951, цит. по: Горчаковский, 1969) обнаружила в одном из горизонтов до 3% пыльцы широколиственных пород (*Ulmus*, *Tilia*, *Quercus*, *Corylus*). В горных районах происходило оттеснение лиственницы черневой тайгой. Но в предгорной и горной частях Красновишерского района, как и на всем Северном Урале, замещения пихтово-еловой тайги широколиственными лесами не произошло.

В позднем голоцене при достаточно влажном климате наступило похолодание. Это изменение вызвало увеличение роли таежного элемента за счет оттеснения елью и пихтой широколиственных пород и в равнинной части района. Как наследие этой экспансии и в наши дни на значительном пространстве Среднего и южной части Северного Урала в древостое или подлеске пихтово-еловых лесов встречаются более или менее угнетенные особи *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, а в состав травяного покрова входят многочисленные виды неморального флористического комплекса (*Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Dryopteris filix-mas*, *Actaea spicata*, *Stellaria nemorum*, *Milium effusum*, *Stachys sylvatica* и др.). Произошло наступление леса и на степные участки, в результате чего они сохранились преимущественно на известняковых обнажениях по берегам рек.

Именно такое развитие событий в верхнем плейстоцене и голоцене объясняет аллохтонно-автохтонный характер флоры и пониженную роль неморального флористического комплекса, поскольку основу флоры составляют виды, “пережившие” события плейстоцена в уральском рефугиуме и обеспечившие автохтонную составляющую. А размещение части территории Красновишерского района в пределах Уральской горной системы обусловило более энергичное вытеснение неморальных элементов таежными.

¹ Замечу, что К.К. Марков, Г.И. Лазуков, В.А. Николаев (1965), Е.В. Шанцер (1970) и др. не отвергают наличие трансгрессии, но проводят ее южную границу много севернее.

Библиографический список

- Боч С.Г., Краснов И.И. К вопросу о границе максимального четвертичного оледенения в пределах Уральского хребта в связи с наблюдениями над нагорными террасами // Бюл. Комиссии по изучению четвертич. периода. 1946. № 8. С. 46–72.
- Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.
- Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа. Баку: Изд-во Азерб. филиала АН СССР, 1936. 260 с.
- Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1999. 83 с.
- Камелин Р.В., Юрцев Б.А. Новый вид *Astragalus igoschinae* (Fabaceae) с Полярного Урала // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1285–1289.
- Лавренко Е.М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 235–296.
- Лавренко Е.М. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 3. С. 313–327.
- Малышев Л.И. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Там же. 1969. Т. 54, № 8. С. 1137–1147.
- Малышев Л.И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17–40.
- Малышев Л.И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 163–186.
- Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.А. Четвертичный период: Ледниковый период–Антропогенный период. М.: Изд-во МГУ, 1965. Т. 1. 372 с.
- Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. 252 с.
- Овеснов С.А. Флора Пермской области и ее анализ: Автореф. дис... д-ра биол. наук. СПб., 1998. 28 с.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 196 с.
- Троицкий Л.С. История оледенения Урала // Оледенение Урала. М.: Наука, 1966. С. 257–282.
- Ушаков С.А., Ясманов Н.А. Дрейф материков и климаты Земли. М.: Мысль, 1984. 206 с.
- Четвертичные оледенения на территории СССР (К XII Конгрессу ИНКВА, Канада, 1987). М.: Наука, 1987. 128 с.
- Шанцер Е.В. Антропогенная система (период) // БСЭ. 3-е изд. 1970. Т. 2. С. 100–106.
- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с.
- Ятайкин Л.М., Шаландина В.Т. История растительного покрова в районе Нижней Камы с третичного времени до современности. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1975. 199 с.
- Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon press, 1934. 632 p.

To the flora of Krasnovishersk area of Perm region. 2. The analysis of the flora

S.A. Ovesnov

Is continued (Part I was published in Perm University Herald. 2001. Issue 4. Biology) the account of outcomes obtained in the course of floristic researches, carried out in region in 1995-1997.