

УДК 581.526.426.2+502.7(571.52)

doi: 10.17223/19988591/54/3

Н.Н. Лашинский, О.Ю. Писаренко

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Еловые леса долины р. Копту (Республика Тыва) – реликт растительности позднего плейстоцена

Работа выполнена в рамках государственного задания

№ АААА - А21-АААА-А21-121011290026-9

при частичной поддержке гранта РФФИ № 18-04-00822.

Обследованы темнохвойные долинные леса в нижнем и среднем течении р. Копту (южный макросклон хр. Академика Обручева). Приведена сводная таблица флористического состава 11 пробных площадей. Выявлено, что при физиономическом сходстве леса, произрастающие в долине реки в ее нижнем течении в пределах лесостепного пояса (700–900 м над ур. м.), существенно отличаются от аналогичных сообществ лесного пояса (1400–1500 м над ур. м.). В сложении древостоя везде высока доля лиственницы, но в лесном поясе в долинных сообществах доминирует сосна сибирская, а в лесостепном поясе – ель. Кроме того, различия включают четыре группы видов: три группы отражают разницу в высотной приуроченности и экологических условиях произрастания, а также влияние зонального окружения; для четвертой группы присутствие в составе сообществ обусловлено историческими причинами. Проведенный анализ позволяет заключить, что массив долинных еловых лесов в нижнем течении р. Копту представляет собой реликтовое сообщество, сформировавшееся в условиях позднелейстоценового перигляциального климата на мерзлотных почвах. Массив характеризуется высоким видовым разнообразием, является местом обитания редких видов, четыре из которых включены в Красную книгу Республики Тыва. Массив долинных лесов нижнего течения р. Копту может быть отнесен к категории лесов высокой природоохранной ценности и рекомендован к включению в список ключевых ботанических территорий Алтае-Саянского экорегиона. Сообщество испытывает сильный антропогенный пресс и находится в состоянии неустойчивого равновесия.

Ключевые слова: ценофлора; биоразнообразие; ключевые ботанические территории; редкие виды; экстраординарная растительность

Для цитирования: Лашинский Н.Н., Писаренко О.Ю. Еловые леса долины р. Копту (Республика Тыва) – реликт растительности позднего плейстоцена // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 54. С. 45–63. doi: 10.17223/19988591/54/3

Введение

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) входит в число основных лесобразующих пород Сибири [1, 2]. Ареал вида огромен и простирается – без

учета дизъюнктивных островков в Европе – от Урала на западе до побережья Японского и Охотского морей на востоке, на юг до северной Монголии и Китая [3, 4]. При этом в Сибири крупные массивы еловых лесов практически не встречаются [5]; ель «на большей части территории растет в виде незначительной примеси в лесах», выступает как «эдификатор или субэдификатор темнохвойных лесов лишь по ключам, руслам рек и речек» [2. С. 57]. В Тыве еловые леса приурочены к долинам рек лесного пояса, преимущественно в пределах 900–2100 м над ур. м. и занимают лишь около 2% от площади облесенных территорий или около 1% от общей площади республики [6, 7]. При незначительных площадях еловые леса отличаются высоким флористическим богатством – в них отмечено около 37% от общего числа зарегистрированных в лесах республики видов сосудистых растений [8]. Таким образом, еловые леса Тывы представляют интерес для выделения лесов высокой природоохранной ценности в концепции, предложенной Лесным попечительским советом WWF [9, 10].

В литературных источниках еловые леса Тывы описаны недостаточно. Исследования лесной растительности республики до настоящего времени были, в основном, сосредоточены на ландшафтообразующих сообществах, занимающих большие территории и определяющих облик различных районов, и высотных поясов республики – лиственных, кедровых, мелколиственных лесах [6, 8, 11–18]. Редкие типы лесных сообществ оставались вне поля зрения исследователей.

Среди еловых лесов Тывы особый интерес представляют анклавы за пределами лесного пояса, когда лесные массивы находятся в неблагоприятной природно-климатической обстановке для произрастания. Данная ситуация имеет место для заболоченных еловых лесов, растущих в виде полос по долинам малых рек в лесостепном или даже в степном окружении. По физиономическим признакам (сомкнутый древесный ярус, доминирование бореальных хвойных деревьев, хорошо развитый напочвенный моховой покров) эти леса сходны с типичными бореальными сообществами, образующими лесной пояс на более высоких гипсометрических отметках. В этом отношении долинные еловые леса могли бы рассматриваться как экстразональная растительность, выходящая за пределы лесного пояса по местообитаниям с благоприятным мезоклиматом, но сохраняющая все основные характеристики зональных лесов. Аналогичное явление наблюдается в широтной зональности на границе лесной и лесостепной зон на равнинах Западной Сибири по долинам рек [19, 20]. С другой стороны, внедрение видов лесостепного окружения может определять своеобразие и отличительные особенности этих массивов по сравнению с таковыми в лесном поясе.

Цель работы – провести сравнительное исследование долинных еловых лесов в нижнем течении р. Копту с темнохвойными лесами лесного пояса, расположенными выше по течению той же реки, для оценки их своеобразия.

Материалы и методики исследования

Исследования выполнены в западной части южного макросклона хр. Академика Обручева, в долине р. Копту, правого притока р. Каа-Хем (рис. 1). Высота над уровнем моря в устье р. Копту составляет 690 м. Климат территории резко континентальный. Ближайшая к району исследований метеостанция расположена в 14 км к юго-востоку – в п. Сарыг-Сеп (706 м над ур. м.), расположенном на террасе р. Каа-Хем. По данным метеостанции [21] среднегодовая температура составляет $-4,5^{\circ}\text{C}$; среднемесячная температура самого теплого месяца июля $17,6^{\circ}\text{C}$, самого холодного месяца января $-32,2^{\circ}\text{C}$; годовое количество осадков 356 мм, из них 75% выпадает в виде дождя.

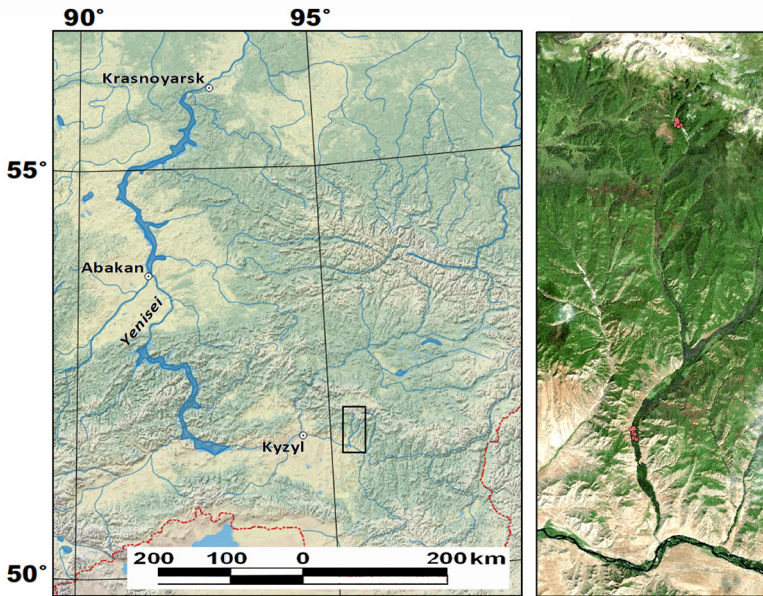


Рис. 1. Район исследований: расположение (слева) и фрагмент космического снимка Quick Bird (справа). На картосхеме прямоугольником указан район работ; красная линия – граница России. На снимке долинные темнохвойные леса выделяются темно-зеленым цветом.

Красными точками нанесены локалитеты геоботанических описаний
[Fig. 1. Study area: location on the map (left) and a fragment of a Quick Bird space image (right).

On the map, a rectangle borders the area of work; the red line is the border of Russia.
 On the space image, spruce forests along the river and its tributaries are well-distinguished by dark-green color. Relevé locations are marked with red dots]

Высотно-поясная колонка территории представляет восточно-тувинский тип высотной поясности, относящийся к семигумидной континентальной группе типов [14, 17]: подножие хребта занято степной растительностью, на высотах 800–1000 м господствуют лесостепные ландшафты; выше располо-

жен лесной пояс, подразделяющийся на подтаежный и таежный подпояса; верхняя граница леса проходит на высоте около 1900 м над ур. м. (рис. 2). В подтаежном подпоясе (1000–1300 м) господствуют лиственничные и березово-лиственничные разнотравно-вейниковые леса. Таежный подпояс (1300–1900 м) образован кедрово-лиственничными кустарничково-зеленомошными лесами.



Рис. 2. Долинные лиственнично-еловые леса в нижнем течении р. Копту в лесостепном поясе (фото О.Ю. Писаренко)
[Fig. 2. Larch-spruce forests in the lower part of the Koptu River valley; forest-steppe belt. Photo by Olga Pisarenko]

Массив долинных еловых лесов в нижнем течении р. Копту расположен между 51,55 и 51,70 градусами с.ш. и 95,34 и 95,45 градусами в.д. на высотах от 720 до 900 м над ур. м. в степном и лесостепном окружении. Общая протяженность массива вдоль русла реки составляет 19 км при ширине в среднем 0,5 км до 1,5 км в наиболее широкой части. Нами были заложены шесть пробных площадей квадратной формы по 400 м² в долинных лесах пояса лесостепи. На каждой пробной площади выполнены полные геоботанические описания с геопривязкой с использованием 12-канального GPS в системе координат WGS-84. Для сравнения взяты пять пробных площадей аналогичной формы и размера в лиственнично-кедровых с елью лесах по долине реки в средней части лесного пояса, в интервале высот 1400–1500 м над ур. м. Работы проведены в августе 2020 г.

Все геоботанические описания выполнены по стандартной методике и внесены в базу данных в среде IBIS 7.3 [22]. Проективное покрытие видов в таблице приведено по шкале Браун-Бланке [23]: + – менее 1%; 1 – 1–5%; 2 – 5–25%; 3 – 25–50%; 4 – 50–75%; 5 – 75–100%. Номенклатура сосудистых

растений дана по сводке С.К. Черепанова [24], мхов – чек-листу М.С. Игнатова с соавт. [25].

Результаты исследования

В среднем течении, совпадающем по высотному интервалу с лесным поясом, река Копту имеет характер горной реки с глубоко врезанной долиной, меандрирующим руслом и быстрым течением. Описания выполнены на плоских прирусловых участках, испытывающих кратковременное затопление в отдельные годы. Основными лесообразующими деревьями выступают *Larix sibirica* и *Pinus sibirica*, как правило, при доминировании последнего вида. *Picea obovata* присутствует с высоким постоянством, но с единичным участием в составе древостоев. По внешнему облику и видовому составу это типичные горные бореальные леса с сомкнутым древесным ярусом, образованным бореальными видами хвойных деревьев, с доминированием ерикоидных кустарничков в травяно-кустарничковом ярусе и сплошным хорошо развитым напочвенным мохово-лишайниковым покровом, образованным типичными бореальными видами. В видовом составе травяно-кустарничкового яруса богато представлена группа диагностических видов класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939, объединяющего в рамках эколого-флористической классификации сообщества бореальных хвойных лесов Голарктики (таблица).

Видовой состав и фитоценотическая характеристика долинных темнохвойных лесов лесного (оп 1–5) и лесостепного (оп 6–11) поясов
[Species composition of the valley dark coniferous communities of forest (№№ 1-5) and forest-steppe (№№ 6-11) belts]

№ описания табличный [Relevé table No.]	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Средняя высота древесного яруса, м [Average height of the tree layer, m]	26	24	18	26	20	26	30	18	20	14	26
Сомкнутость крон древесного яруса [Crown density of the tree layer]	0.7	0.6	0.6	0.6	0.7	0.6	0.7	0.6	0.6	0.6	0.7
Кустарниковый ярус, ОПП [Cover of the shrub layer], %	20	20	30	20	5	20	–	25	20	–	–
Травяно-кустарничковый ярус, ОПП [Cover of the herb layer], %	45	45	40	60	40	70	40	6	30	50	25
Мохово-лишайниковый ярус, ОПП [Cover of the moss-lichen layer], %	50	90	95	60	100	60	1	100	100	30	95
Число видов сосудистых растений [Number of vascular plant species]	23	26	32	29	33	29	20	42	39	27	55
Номер описания полевой [Relevé field No.]	L20-120	L20-124	L20-123	L20-125	x20-7d	L20-166	x20-10r	x20-6c	x20-6d	x20-10s	L20-119
Деревья и кустарники [Tree and shrub species]											
<i>Pinus sibirica</i>	a1	3	4	4	2	4	.	.	.	.	.

Окончание таблицы [Table (end)]

№ описания табличный [Relevé table No.]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Linnaea borealis</i>	c	+	+	+	+	2	.	.	+	+	+	+
<i>Goodyera repens</i>	c	.	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+
<i>Equisetum arvense</i>	c	.	.	+	.	1	+	.	1	+	2	+
<i>Cardamine macrophylla</i>	c	+	.	+	.	.	+	.	+	.	.	+
<i>Poa sibirica</i>	c	+	.	+	+	.	+	.	.	.	+	.
<i>Maianthemum bifolium</i>	c	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	+
Мхи [Moss species]												
<i>Polytrichum commune</i>	d	1	3	+	+	1	.	.	.	.	.	.
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	d	.	+	1	+	2	.	.	.	.	.	.
<i>Helodium blandowii</i>	d	.	.	.	.	.	.	.	+	.	2	+
<i>Rhytidium rugosum</i>	d	.	.	.	.	.	.	.	3	3	.	2
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	d	.	.	.	.	.	1	.	+	.	1	.
<i>Hylocomium splendens</i>	d	3	3	4	3	5	+	+	4	3	.	4
<i>Pleurozium schreberi</i>	d	1	2	3	2	2	2	.	2	+	.	.
<i>Ptilidium ciliare</i>	d	.	.	.	.	+	.	.	1	2	.	.
<i>Dicranum polysetum</i>	d	.	.	.	.	1	.	+	.	2	.	.

Примечание [Note]. Виды, встреченные в 1–2 раза [Species recorded 1-2 times only]: *Achillea asiatica* [c] (8 +), *Aconitum baicalense* [c] (5 +), *A. septentrionale* [c] (1 +), *A. volubile* [c] (3 +, 5 +), *Adonis sibirica* [c] (7 +), *Artemisia laciniata* [c] (9 +), *A. tanacetifolia* [c] (11 +), *Aulacomnium palustre* [d] (5 +, 10 2), *Bergenia crassifolia* [c] (4 +), *Betula microphylla* [a1] (8 +, 10 +), *B. pubescens* [a1] (8 1, 9 1), *B. pubescens* [a3] (11 +), *Calamagrostis epigeios* [c] (11 +), *C. lapponica* [c] (2 +, 3 +), *Calliergonella cuspidata* [d] (8 +, 10 +), *Caltha palustris* [c] (11 +), *Carex cespitosa* [c] (8 +, 10 3), *C. macroura* [c] (6 +, 7 +), *C. sedakowii* [c] (6 +), *Cetraria islandica* [d] (11 +), *Chrysosplenium alternifolium* [c] (1 +), *Cladonia mitis* [d] (3 +, 11 +), *Cl. rangiferina* [d] (3 +, 11 +), *Corallorrhiza trifida* [c] (8 +, 11 +), *Cypripedium calceolus* [c] (8 +, 11 +), *C. guttatum* [c] (11 +), *Deschampsia cespitosa* [c] (11 +), *Duschekia fruticosa* [b] (1 +), *Elymus caninus* [c] (9 +, 11 +), *Entodon concinnus* [d] (8 +), *Epipogium aphyllum* [c] (8 +, 11 +), *Festuca rubra* [c] (11 +), *Filipendula ulmaria* [c] (10 +), *Geranium pseudosibiricum* [c] (7 +), *Hedysarum neglectum* [c] (5 +, 8 +), *Heracleum dissectum* [c] (7 +), *Iris ruthenica* [c] (11 +), *Lamium album* [c] (6 +, 9 +), *Lathyrus palustris* [c] (11 +), *Ligularia sibirica* [c] (10 +, 11 +), *Lonicera pallasii* [b] (2 2, 11 +), *Lupinaster pentaphyllus* [c] (11 +), *Malaxis monophyllos* [c] (8 +, 11 +), *Melilotoides platycarpus* [c] (11 +), *Neottianthe cucullata* [c] (9 +, 11 +), *Orthilia secunda* [c] (8 +, 9 +), *Paeonia anomala* [c] (9 +), *Parnassia palustris* [c] (11 +), *Pedicularis sceptrum-carolinum* [c] (8 +), *Peltigera aphthosa* [d] (11 +), *Peltigera malacea* [d] (11 +), *Pentaphylloides fruticosa* [b] (3 +), *Plagiomnium confertidens* [d] (5 +), *P. ellipticum* [d] (10 +), *Polemonium caeruleum* [c] (10 +), *Polypodium sibiricum* [c] (9 +), *Ptarmica impatiens* [c] (10 +), *Pyrola chlorantha* [c] (6 +), *Ranunculus grandifolius* [c] (5 +, 8 +), *Ribes procumbens* [b] (10 +, 11 +), *Rubus idaeus* [b] (9 +), *R. matsumuranus* [b] (1 +), *Salix bebbiana* [b] (8 +), *S. caprea* [b] (5 +), *S. cinerea* [b] (11 +), *S. pentandra* [b] (10 +), *S. pyrolifolia* [b] (11 +), *Sanguisorba officinalis* [c] (10 +, 11 +), *Saussurea alpina* [c] (6 +, 10 +), *Saxifraga aestivalis* [c] (1 +, 2 +), *Schizachne callosa* [c] (6 +, 7 +), *Spiraea chamaedryfolia* [b] (5 +), *Taraxacum officinale* [c] (7 +), *Thalictrum minus* [c] (7 +, 9 +), *Thyselium palustre* [c] (5 +, 8 +), *Timmia megapolitana* [d] (10 +), *Tomentypnum nitens* [d] (8 +, 10 2), *Urtica dioica* [c] (9 +), *Valeriana transjensis* [c] (6 +, 9 +), *Veronica longifolia* [c] (10 +), *Viola arenaria* [c] (7 +, 11 +).

Ярус: а – древесный (a1, a2, a3 – подъярусы), b – кустарниковый, c – травяно-кустарничковый, d – мохово-лишайниковый. Точкой в ячейках таблицы обозначено отсутствие вида. [Layers: a - Tree layer with sub-layers a1, a2, a3; b - Shrub layer; c - Herb layer; d - Moss-lichen layer. A dot in the table cells means the absence of the species. For the cover, the Braun-Blanquet scale was used: + (< 1%); 1 (1-5%); 2 (5-25%); 3 (25-50%); 4 (50-75%); 5 (75-100%).]

Локализация описаний (координаты указаны в десятичных градусах) [Relevé locations by the table numbers - Geographic point, date and coordinates in decimal degrees by GPS]. Республика Тыва. Каа-Хемский кожуун. Окр. п. Бояровка [The Republic of Tuva. Kaa-Khem kozhuun. Boyarovka Settlement vicinity]. 06.VIII.2020: 7 – 51,63761°N, 95,34865°E; 10 – 51,64206°N, 95,34777°E; 11 – 51,64590°N, 95,34554°E; 10.VIII.2020: 8 – 51,64625°N, 95,34506°E; 9 – 51,64686°N, 95,34836°E. 11.09.2020: 6 – 51,63814°N, 95,34791°E. Долина р. Копту около устья ручья Кедровый [The valley of the Koptu River near the Kedrovii creek mouth]. 06.VIII.2020: 1 – 51,90426°N, 95,45641°E; 07.VIII.2020: 2 – 51,90707°N, 95,45913°E; 3 – 51,90682°N, 95,45824°E; 4 – 51,90821°N, 95,45756°E; 08.VIII.2020: 5 – 51,90313°N, 95,46247°E.

Авторы описаний [The Authors of the relevés are]: 1–4, 6, 11 – Н.Н. Лащинский [Nikolay Lashchinsky]; 5, 7–10 – О.Ю. Писаренко [Olga Pisarenko].

В нижнем течении, в лесостепном поясе, характер реки меняется. Долина становится более открытой, течение реки замедляется. Русло многорукавное с многочисленными меандрами и старицами. Лес сосредоточен исключительно в пойме реки, резко сменяясь на открытые луговые и степные сообщества по бортам долины. Несмотря на то, что по общему облику лесной массив напоминает типичные бореальные леса, аналогичные описанным выше, сравнение флористического состава показало значительные различия во всех ярусах сообществ (см. таблицу). В древостое полностью исчезает *Pinus sibirica*. При сохранении заметной доли участия *Larix sibirica* доминирование чаще переходит к *Picea obovata*.

Из состава подлеска выпадают *Betula rotundifolia*, *Sorbus sibirica* и *Spiraea alpina*. Появляются ксеромезофильные кустарники *Caragana arborescens* и *Cotoneaster melanocarpus*, причем первый часто создает до 20–25% покрытия. Снижаются встречаемость и проективное покрытие *Lonicera altaica*.

В напочвенном моховом покрове исчезают типичные бореальные виды *Polytrichum commune* и *Ptilium crista-castrensis*, но появляются *Helodium blandowii*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Rhytidium rugosum*, из которых последний часто выступает доминантом соответствующего яруса.

Наибольшие различия отмечаются в видовом составе травяно-кустарничкового яруса. Полностью выпадают ерикоидные кустарнички. Доминирование переходит к хвощам (*Equisetum scirpoides*) и осокам (*Carex alba*). Из 38 видов травяно-кустарничкового яруса, встреченных более чем в двух описаниях из всей сравниваемой совокупности, 14 видов встречаются исключительно или преимущественно в лесах лесного пояса и 17 – в лесостепном поясе (см. таблицу). Различия подчеркиваются также разнообразием единично встреченных видов. Из 60 видов, встреченных в 1–2 описаниях, 50 отмечены только в лесостепном поясе и лишь 8 – только в лесном.

Проведенное сравнение со всей очевидностью показывает, что несмотря на физиономическое сходство, долинны темныхвойные леса лесного и лесостепного поясов даже в долине одной и той же реки не могут рассматриваться как единое явление, а представляют собой обособленные совокупности, резко различные по флористическому составу.

Обсуждение результатов исследования

Анализ эколого-ценотической приуроченности видов, дифференцирующих долинные темнохвойные леса таежного и лесостепного поясов, показывает, что выявленная разница видового состава этих сообществ обусловлена комплексом факторов.

В долинных сообществах лесного пояса присутствуют типично лесной мезофильный вид *Sorbus sibirica*, а также характерные для горнолесных сообществ и высокогорных тундр кустарники *Betula rotundifolia* и *Spiraea alpina*. Виды, встречающиеся только в подлеске долинных лесов лесостепного пояса (*Caragana arborescens* и *Cotoneaster melanocarpus*), относятся к ксеромезофитам, широко распространенным в кустарниковых сообществах и в степях равнин и низкогорий. В данном случае флористические различия можно трактовать как отражение различной высотной приуроченности (700–900 м над ур. м. в лесостепи и 1400–1500 м над ур. м. в лесном поясе), а также как давление зонального лесостепного окружения из горных луговых степей. Таким же образом можно трактовать присутствие в травяно-кустарничковом ярусе долинных темнохвойных лесов лесостепного пояса таких луговых и лугово-опушечных видов, как *Galium boreale*, *Lathyrus pratensis*, *Rubus saxatilis* и *Vicia cracca*. Из состава единично встречающихся видов в лесах лесостепного пояса к этой группе можно отнести *Achillea asiatica*, *Adonis sibirica*, *Artemisia laciniata*, *A. tanacetifolia*, *Carex macroura*, *Iris ruthenica* и др. Проникновение в леса травянистых видов зональных луговых и лугово-степных сообществ облегчается практикуемым здесь умеренным выпасом скота.

Другая группа видов, характерных только для долинных темнохвойных лесов лесостепного пояса, может быть связана с более выраженным процессом заболачивания, обусловленным изменением характера течения реки на этом отрезке. К этой группе относятся *Carex dioica*, *Equisetum scirpoides*, *Delphinium crassifolium*, *Galium uliginosum* и *Angelica tenuifolia*. Также прогрессивным заболачиванием можно объяснить присутствие в этих лесах *Caltha palustris*, *Carex cespitosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Lathyrus palustris*, *Parnassia palustris*, *Ribes procumbens* и др., встречающихся в 1–2 описаниях. Развитие болотообразовательного процесса индицирует и целая группа мхов – *Calliergonella cuspidata*, *Helodium blandowii*, *Timmia megapolitana*, *Tomentypnum nitens*.

Неожиданным оказалось отсутствие в долинных ельниках лесостепного пояса многих травянистых растений, типичных для таежных лесов и встречающихся в сообществах лесного пояса с высоким постоянством: *Aegopodium alpestre*, *Carex iljinii*, *Cerastium pauciflorum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*; аналогично из мхов – *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*.

Особо следует отметить разнообразие представителей семейства Орхидные. С учетом гербарных сборов, не вошедших в описания видов, в долинных лесах лесостепного пояса встречается 10 представителей семейства

Orchidaceae – *Corallorrhiza trifida*, *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Dactylorhiza incarnata*, *D. sibirica*, *Epipogium aphyllum*, *Goodyera repens*, *Lysiella oligantha*, *Malaxis monophyllos*, *Neottianthe cucullata*. Из них в сообществах таежного подпоояса отмечен только один – *Goodyera repens*.

Присутствие ряда видов в лесостепном поясе невозможно объяснить современными эколого-ценотическими условиями. К ним относятся *Carex alba* – вид с обширным дизъюнктивным ареалом, встречающийся преимущественно в составе травяных сообществ на сухих освещенных склонах с выходами известняков [26], но также в Сибири изредка доминирующий в травяном ярусе заболоченных еловых лесов на кислых почвах [20]; *Bistorta vivipara* – гипарктомонтанный вид, преимущественно распространенный в полярно-арктических и высокогорных областях Голарктики, изредка встречающийся в лесной области; *Carex sedakowii* – таежно-болотный восточно-азиатский вид, чаще встречающийся в горных районах; *Orthilia obtusata* – американо-азиатский, преимущественно горно-таежный вид, заходящий в тундровую зону и в высокогорья, на мерзлотных почвах полностью замещающий близкий вид *O. secunda*; *Pedicularis sceptrum-carolinum* – тундрово-болотный евразийский вид, рассеянно встречающийся в лесной зоне; *Saussurea alpina* – евразийский аркто-альпийский вид; *Schizachne callosa* – евразийский таежный злак, распространенный в южной части таежной зоны. В мохово-лишайниковом ярусе аналогичным феноменом является обилие *Rhytidium rugosum* – основного доминанта псевдотаежных лесов [27].

Наличие перечисленных видов в составе еловых долинных лесов лесостепного пояса, очевидно, обусловлено историческими причинами, а именно – обстановкой формирования ландшафтов в предшествовавшие геологические эпохи. Мы считаем, что появление этих видов в составе долинных еловых лесов связано с условиями позднелейстоценового похолодания, когда вершины горных хребтов были покрыты ледниками, а в межгорных котловинах установились криоаридные условия перигляциальной зоны с широким развитием мерзлотных процессов [28, 29]. В такой климатической обстановке верхняя граница лесного пояса снижалась, а сам пояс редуцировался до полного выпадения, как это наблюдается в современную эпоху в наиболее аридных районах Тывы и Монголии [14, 30, 31]. Леса могли существовать только в виде обособленных массивов по речным долинам, где сохранялась минимально необходимая влажность для выживания древесных растений. Присутствие ели в горах юга Сибири во время позднелейстоценового оледенения подтверждается находками ископаемых макроостатков и пыльцы [32].

В современном растительном покрове сходные условия имеют место в ультраконтинентальном климате северной Монголии на почвах с неглубоким залеганием многолетнемерзлых пород. Такие листовенничные ритидиевые леса были описаны И.А. Коротковым [27] под названием псевдотаежных. Затем Ю.М. Маскаев [8], характеризуя еловые леса Тывы, выделил псевдотаежные еловые долинные леса по признакам участия в травостое *Equisetum*

scirpoides, *Festuca rubra*, *Bistorta vivipara*, *Carex cespitosa*, *Delphinium crassifolium*, *Artemisia tanacetifolia* и др. при доминировании в напочвенном моховом покрове *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Rhytidium rugosum*. Согласно Ю.М. Маскаеву [8], такие леса «встречаются в Убсунурской котловине у южного подножия хребтов Западного и Восточного Танну-Ола и очень редко небольшими участками в Тувинской котловине, в нижней части гор» [8. С. 84]. Позднее Н.Б. Ермаковым [33] псевдотаежные лиственные леса были отнесены к гемибореальным лесам и выделены в составе отдельного порядка *Festuco ovinae* – *Laricetalia sibiricae* I. Korotkov et Ermakov ex Ermakov et al. 2000 класса *Rhytidio rugosi* – *Laricetea sibiricae* K. Korotkov et Ermakov 1999 в рамках эколого-флористической классификации.

В долинных еловых лесах обследованного нами участка нижнего течения р. Копту встречаются характерные виды класса *Rhytidio* – *Laricetea* (*Rhytidium rugosum*) и порядка *Festuco* – *Laricetalia* (*Bistorta vivipara*, *Geranium pseudosibiricum*). Однако обсуждаемые леса отличаются хорошо развитым напочвенным моховым покровом с участием бореальных таежных зеленых мхов, доминированием бореальных хвойных и присутствием с высоким постоянством ряда видов, характерных для класса *Vaccinio-Piceetea* (*Goodyera repens*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium* и *Pyrola incarnata*). Перечисленные особенности не позволяют отнести эти леса к гемибореальным. Описанный нами массив долинных еловых лесов в нижнем течении р. Копту мы рассматриваем как реликтовое сообщество, сформировавшееся в условиях позднелайстоценового перигляциального климата на мерзлотных почвах. В его флористическом составе сочетаются признаки типичных горнотаежных и псевдотаежных лесов. Кроме того, заметный вклад в видовое разнообразие вносят болотные и лугово-степные виды. Смешение различных флористических элементов определяет высокое видовое богатство этих сообществ. Здесь присутствуют многие редкие виды растений, в том числе виды, включенные в Красную книгу Республики Тыва [34]: *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza sibirica* (включен как *D. baltica*), *Epipogium aphyllum* и *Neottianthe cucullata*. Таким образом, долинные еловые леса нижнего течения р. Копту представляют высокую ценность в природоохранном аспекте.

В современных климатических условиях эти леса находятся в состоянии неустойчивого равновесия и поддерживаются за счет охлаждающего воздействия реки и стока холодного воздуха с гор по речной долине. Обследование массива показало, что он подвержен сильному и разнообразному негативно-антропогенному воздействию. Наибольший урон наносят пожары, уничтожающие как древесный, так и мохово-лишайниковый ярус сообществ. Часто видны следы стихийно-выборочных рубок и пастбы крупного рогатого скота по лесу. Вблизи устья реки есть старая система ирригационных каналов, в настоящее время полуразрушенная, которая за счет изменения гидрологического режима реки способна существенно трансформировать среду обитания долинных еловых лесов.

В результате интенсивного антропогенного пресса (рубки, пожары, выпас, ирригация) площадь лесного массива сокращается. Необходима разработка комплекса мероприятий по сохранению этих уникальных лесов в Тувинской котловине. Одним из современных подходов к сохранению уникальных ботанических объектов является практика выделения ключевых ботанических территорий (КБТ). Первоначальный список КБТ в Республике Тыва [36] впоследствии был существенно расширен [37]. В числе прочих предложена дополнительная ключевая территория в устье р. Копту в районе п. Бояровка [37]; основанием для ее выделения явился состав ценофлоры степей данного участка). Считаем, что ключевые ботанические территории в устье р. Копту необходимо расширить за счет включения полосы долинных еловых лесов на протяжении 20 км вверх по течению реки. Такая ключевая ботаническая территория обладает гораздо большим разнообразием как видов растений, так и растительных сообществ и является хорошей основой для организации здесь охраняемой природной территории.

Заключение

Исследованный массив долинных еловых лесов в нижнем течении р. Копту не является прямым продолжением лесного пояса в нижележащие пояса по речной долине. Это своеобразный ценогический реликт позднеплейстоценовой эпохи, сформировавшийся в условиях сурового климата последнего ледникового периода и сохранившийся в основных чертах до наших дней. В видовом составе долинных еловых лесов представлены элементы горнотаежных и псевдотаежных лесов, лесных болот и лесостепного окружения. Уникальная среда, формирующаяся под пологом этих сообществ, способствует сохранению здесь ряда редких и уязвимых видов растений, в том числе находящихся под охраной. Еловые леса долины р. Копту в нижнем течении близ п. Бояровка представляют высокую ценность как с точки зрения биоразнообразия, так и в историческом аспекте. Для их сохранения необходимо расширить границы предложенной ранее ключевой ботанической, включив в нее долину р. Копто.

Литература

1. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л. : Наука, 1978. 187 с.
2. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. 707 с.
3. Бобров Е.Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. 1970. № 7. С. 5–40.
4. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М. : Наука, 1975. 176 с.
5. Национальный атлас России. Т. 1: Общая характеристика территории / под ред. Г.В. Поздняк, Н.Н. Полункиной, Н.В. Смуровой. М. : Астрель, 2008. 496 с.
6. Коропачинский И.Ю., Федоровский В.Д. Леса Тувинской АССР // Леса СССР. М. : Наука, 1969. Т. 4. С. 321–349.

7. Природные ресурсы Республики Тыва. Т. 1 / А.Д. Самбуу, И.М. Красноборов, В.В. Севастьянов и др.; под ред. И.В. Котельникова. Новосибирск : Гарамонд, 2018. 488 с.
8. Маскаев Ю.М. Леса // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск : Наука, 1985. С. 68–106.
9. Леса высокой природоохранной ценности: Проект руководства / С. Дженнингс, Р. Нуссбаум, Н. Джадд, Т. Эванс ; пер. с англ. Т. Поповой ; под ред. Т. Яницкой. М. : WWF; 2005. 184 с.
10. Яницкая Т.О. Практическое руководство по выделению лесов высокой природоохранной ценности в России. М. : WWF, 2008. 136 с.
11. Соболевская К.А. Растительность Тувы. Новосибирск : Наука, 1950. 140 с.
12. Верховцев Е.П. Леса Тувинской автономной области и их народнохозяйственное значение // Леса Тувинской автономной области : Труды Сибирского технологического института. Сб. 22. Красноярск, 1959. С. 1–31.
13. Чередникова Ю.С., Ильинская С., Новосельцева И.Ф. Восточнотувинско-Южнобайкальская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1980. С. 149–235.
14. Куминова А.В. Основные черты и закономерности растительного покрова // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск : Наука, 1985. С. 16–48.
15. Makunina N.I. Altitudinal zonation of the southern flank of Western and Eastern Tannu-Ola ranges: principal types of plant communities // Contemporary Problems of Ecology. 2011. № 18. PP. 357–377.
16. Макунина Н.И. Леса Тувы: классификация и ботанико-географический обзор // Растительный мир Азиатской России. 2020. № 1(37). С. 40–78. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2020-1\(40-78\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1(40-78))
17. Макунина Н.И., Мальцева Т.В., Зибзеев Е.Г. Высотная поясность южного макросклона хребта Академика Обручева (Западный Саян) // География и природные ресурсы. 2007. № 2. С. 86–97.
18. Makunina N.I., Egorova A.V., Pisarenko O.Y. Drawing of potential areas of plant communities for geobotanical zoning purposes (on example of Tuva forests) // Contemporary Problems of Ecology. 2020. № 13. PP. 412–417. doi: [10.1134/S1995425520040095](https://doi.org/10.1134/S1995425520040095)
19. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. 250 с.
20. Лашинский Н.Н., Писаренко О.Ю. Темнохвойные леса Западно-Сибирской равнины на южном пределе распространения // Растительность России. 2016. № 28. С. 89–107. doi: [10.31111/vegrus/2016.28.89](https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.28.89)
21. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Вып. 21: Красноярский край, Тувинская АССР, ч. 1–6, кн. 1 / под ред. Н.С. Смирновой. Л. : Гидрометеиздат, 1990. 623 с.
22. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
23. Becking R. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // The Botanical Review. 1957. Vol. 23, № 7. P. 411–488.
24. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 991 с.
25. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A.A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya, Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G.,

- Kharzinov Z.Ch., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya, Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya, Zheleznova G.V., Zolotov V.I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. PP. 1–130. doi: [10.15298/arctoa.15.01](https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01)
26. Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Санкт-Петербург : Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия ; Сент-Луис : Миссурийский ботанический сад, 1999. 772 с.
 27. Коротков И.А. Типы леса Монгольской Народной Республики // Леса Монгольской Народной Республики (география и типология). М. : Наука, 1978. С. 47–121.
 28. Зяткова Л.К. Тува // История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Алтае-Саянская горная область. М. : Наука, 1969. С. 333–362.
 29. Рельеф Алтае-Саянской горной области / Г.А. Чернов, В.В. Вдовин, П.А. Окишев и др. Новосибирск : Наука, 1988. 207 с.
 30. Юнатов Л.Л. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. 223 с.
 31. Карамышева З.В. Широтные и долготные изменения растительности гор Монголии // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток : Изд-во ДВО АН СССР, 1988. С. 262–273.
 32. Tollefsrud M.M., Latalowa M., van der Knaap W.O., Brochmann Ch., Sperisen Ch. Late Quaternary history of North Eurasian Norway spruce (*Picea abies*) and Siberian spruce (*Picea obovata*) inferred from macrofossils, pollen and cytoplasmic DNA variation // *Journal of Biogeography*. 2015. № 42. PP. 1431–1442. doi: [10.1111/jbi.12484](https://doi.org/10.1111/jbi.12484)
 33. Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
 34. Красная книга Республики Тыва: животные, растения и грибы / под ред. С.О. Ондар, Д.Н. Шауло. Воронеж : МИР, 2019. 560 с.
 35. Андерсон Ш. Идентификация ключевых ботанических территорий: Руководство по выбору КБТ в Европе и основы развития этих правил для других регионов мира. М. : Изд-во Представительства Всемирного союза охраны природы (IUSN) для России и стран СНГ, 2003. 39 с.
 36. Ключевые ботанические территории Алтае-Саянского экорегиона: опыт выделения / И.А. Артемов, А.Ю. Королук, Н.Н. Лащинский и др. ; под ред. И.Э. Смелянского, Г.А. Пронькиной. Новосибирск : Гео, 2009. 260 с.
 37. Артемов И. А. Ключевые ботанические территории в Республике Тыва // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 1(9). С. 60–71.

Поступила в редакцию 01.04.2021 г.; повторно 12.05.2021 г.;
принята 27.05.2021 г.; опубликована 29.06.2021 г.

Авторский коллектив:

Лащинский Николай Николаевич, д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории географии и экологии биоразнообразия, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотогорная, 101).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-4196-7619>

E-mail: nnl630090@gmail.com

Писаренко Ольга Юрьевна, д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории географии и экологии биоразнообразия, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотогорная, 101).

E-mail: o_pisarenko@mail.ru

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4108-4821>

For citation: Lashchinskiy NN, Pisarenko OYu. Spruce forests of the Koptu River valley (the Republic of Tuva) as a relict of Late Pleistocene vegetation. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;54:45-63. doi: 10.17223/19988591/54/3 In Russian, English Summary

Nikolay N. Lashchinskiy, Olga Yu. Pisarenko

*Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, Russian Federation*

Spruce forests of the Koptu River valley (the Republic of Tuva) as a relict of Late Pleistocene vegetation

Spruce forests of the Tuva Republic are not sufficiently described in literature. Spruce forests occupy small areas, but they are characterized by high species diversity. Enclaves of forest communities outside the forest belt are particularly interesting. The actual problem concerns species composition which forms plant communities existing under environmental and climate conditions that are not favorable for it. The aim of the research is to describe the communities of the valley dark coniferous forests in the model river valley in Central Tuva, to assess their diversity, to analyze species composition and to identify the main factors determining it.

In the course of the fieldwork in 2020, we examined coniferous forests along the Koptu river, on the southern slope of the Academic Obruchev range (*See Figures*). In this part of the range, the foothills are occupied by steppe vegetation; forest-steppe landscapes prevail at altitudes of 800-1000 m; above there is the taiga belt, the upper border of the forest is about 1900 m above sea level. Two key areas were investigated; one of them is located in the middle course of the river within the taiga belt (51.90-51.92°N; 95.45-95.48°E, 1400-1500 m above sea level), the other is in the lower course of the river in the forest-steppe belt (51.55-51.70°N; 95.34-95.45°E, 700-900 m above sea level). In total, 11 relevés were made on plots of 20×20 m by the standard method.

We established that the forests are rich in species: 98 taxa were registered (*See Table*). It could be expected that coniferous forests in the river valley within the forest-steppe belt are a continuation of the above located communities, a continuation of communities from the taiga belt. However, our materials have demonstrated that it is not so. We revealed that, despite the physiognomic similarity, the dark coniferous communities growing in the river valley in its lower course differ significantly from those growing within the taiga belt (*See Table*). *Larix sibirica* is abundant everywhere; but in the taiga belt *Pinus sibirica* dominates in the valley communities, and *Picea obovata* prevails in the river valley in the forest-steppe belt. Apart from it, the communities of these two key sites differ significantly in their species composition. Analysis of the ecology of differentiating species shows that the difference is due to a complex of factors. Four groups of species can be distinguished in the investigated forests:

I. Taiga species which are only encountered in forests of the upper part and are absent below (*Aegopodium alpestre*, *Carex iljinii*, *Cerastium pauciflorum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*).

II. Meadow species, symmetrically, only occur in the forests of the lower part and are absent in the taiga belt (*Galium boreale*, *Lathyrus pratensis*, *Rubus saxatilis* and *Vicia cracca*, *Achillea asiatica*, *Adonis sibirica*, *Artemisia laciniata*, *Iris ruthenica*).

The two groups mentioned above reflect the difference in altitude as well as the influence of the zonal environment.

III. A series of species in the downstream valley forests reflect a waterlogging process, which takes place there due to the altitudinal gradient declining and surface

flattening (*Angelica tenuifolia*, *Caltha palustris*, *Carex cespitosa*, *C. dioica*, *Equisetum scirpoides*, *Delphinium crassifolium*, *Galium uliginosum*, *Lathyrus palustris*, *Parnassia palustris*, *Ribes procumbens*; among mosses – *Calliergonella cuspidata*, *Helodium blandowii*, *Timmia megapolitana*, *Tomentypnum nitens*).

IV. A number of species with mainly taiga or Arctic-Alpine distribution were recorded only in larch-spruce forests in the river valley in the forest-steppe belt and they are absent in the forests of the upper key area (*Carex alba*, *Bistorta vivipara*, *Carex sedakowii*, *Orthilia obtusata*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Saussurea alpina*, *Schizachne callosa*). For these species, it is impossible to explain their presence in the forest-steppe belt by modern ecological conditions. Their presence in the valley spruce forests has historical reasons and could be caused by the conditions of the Late Pleistocene cooling. So, we can draw a conclusion that the massif of valley spruce forests in the lower part of the Koptu river is a relict community formed in the Late Pleistocene periglacial environment on permafrost soils. In present conditions, it is in unstable equilibrium.

The massif is the habitat of a number of rare species. In particular, the Orchidaceae taxa were found here, four of which are included in the Red Book of the Republic of Tuva (*Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza sibirica*, *Epipogium aphyllum*, *Neottianthe cucullata*). The valley forest of the lower part of the Koptu river can be nominated as a high conservation value forest and recommended to be included in the list of the Important Plant Areas of the Altai-Sayan region. The massif is under the strong anthropogenic pressure; in order to avoid extinction, it needs to be protected.

The paper contains 2 Figures, 1 Table and 37 References.

Key words: coenoflora; biodiversity; Important Plant Areas; rare species; extrazonal vegetation.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No. 18-04-00822).

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Bobrov EG. Lesoobrazuyushchie khvoynnye SSSR [Forest-forming coniferous trees of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 187 p. In Russian
2. Koropachinskiy IYu, Vslovskaya TN. Drevesnye rasteniya Aziatskoy Rossii [Woody plants of the Asian part of Russia]. Novosibirsk: Publishing House of SB RAS, Branch "Geo"; 2002. 707 p. In Russian
3. Bobrov EG. Generis Picea historia et systematica. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy = Novitates systematicae plantarum vascularium*. 1970;7:5-40.
4. Pravdin LF. El' evropeyskaya i el' sibirskaya v SSSR [European spruce and Siberian spruce in the USSR]. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 176 p. In Russian
5. *Natsional'nyy atlas Rossii*. Tom 1. Obshchaya kharakteristika territorii [National Atlas of Russia. Vol. 1. General characteristics of the territory]. Pozdnyak GV, Polunkina NN and Smurova NV, editors. Moscow: Astrel' Publ.; 2008. 496 p. In Russian
6. Koropachinskiy IYu., Fedorovskiy VD. Lesa Tuvinskoy ASSR [Forests of the Tuva]. In: *Lesa SSSR*. T. 4 Lesa Urala, Sibiri i Dal'nego Vostoka [Forests of the USSR. Vol. 4. Forests of the Urals, Siberia and Far East]. Moscow: Nauka Publ.; 1969. pp. 321-349. In Russian
7. *Prirodnye resursy Respubliki Tyva* [Natural resources of the Tyva Republic]. Vol. 1. Kotelnikov VV, editor. Novosibirsk: Garamond Publ.; 2018. 488 p. In Russian
8. Maskaeв YuM. Lesa [Forests]. In: *Rastitel'nyy pokrov i estestvennye kormovye ugod'ya Tuvinskoy ASSR* [Vegetation cover and natural forage lands of the Tuva ASSR]. Koropachinskiy IYu, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. pp. 68-106. In Russian

9. Jennings S, Nussbaum R, Judd N, Evans T, Iacobelli T, Jarvie J, Chunquan Z. The high conservation value forest toolkit. Edition I, ProForest, Oxford OX. 2003;12:1-62. Translated from English by Popova T. Yanitskaya T, editor. Moscow: World Wildlife Fund (WWF) Publ.; 2005. 184 p. In Russian
10. Yanitskaya TO. Prakticheskoe rukovodstvo po vydeleniyu lesov vysokoy prirodookhrannoy tsennosti v Rossii [Practical guide to the allocation of forests of high environmental value in Russia]. Moscow: World Wildlife Fund (WWF) Publ.; 2008. 136 p. In Russian
11. Sobolevskaya KA. Rastitel'nost' Tuvy [Vegetation of Tuva]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1950. 140 p. In Russian
12. Verkhovtsev EP. Lesa Tuvinskoy avtonomnoy oblasti i ikh narodnokhozyaystvennoe znachenie [Forests of the Tuva Autonomous Region and their national economic significance]. In: *Lesy Tuvinskoy avtonomnoy oblasti. Trudy Sibirskogo tekhnologicheskogo instituta. XXII* [Forests of the Tuva Autonomous Region. Proceedings of the Siberian Institute of Technology. XXII]. Larionov AI, editor. Krasnoyarsk: Ministerstvo vysshego obrazovaniya SSSR Publ.; 1959. pp. 1-31. In Russian
13. Cherednikova YuS, Il'inskaya S, Novosel'tseva IF. Vostochnotuvinsko-Yuzhnozabaykal'skaya gornaya lesorastitel'naya oblast' [East-Tuva-South-Baikal mountain forest area]. In: *Tipy lesov gor Yuzhnoy Sibiri* [Types of forests in the mountains of Southern Siberia]. Smagin VN, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1980. pp. 149-235.
14. Kuminova AV. Osnovnye cherty i zakonomernosti rastitel'nogo pokrova [The main features and patterns of vegetation cover]. In: *Rastitel'nyy pokrov i estestvennye kormovye ugod'ya Tuvinskoy ASSR* [Vegetation cover and natural forage lands of the Tuva ASSR]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. pp. 16-48.
15. Makunina NI. Altitudinal zonation of the southern flank of Western and Eastern Tannu-Ola ranges: principal types of plant communities. *Contemporary Problems of Ecology*. 2011;18:357-377. In Russian
16. Makunina NI. The forests of Tuva: classification and geobotanical review. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii*. 2020;1(37):40-78. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2020-1\(40-78\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1(40-78)) In Russian
17. Makunina NI, Mal'tseva TV, Zibzeev EG. Vysotnaya poynasnost' yuzhnogo makrosklona khrebtu akademika Obrucheva (Zapadnyy Sayan) [Altitudinal zonality of the southern macroslope of the Akademika Obruchev ridge (Western Sayan)]. *Geography and Natural Resources*. 2007;2:86-97. In Russian
18. Makunina NI, Egorova AV, Pisarenko OYu. Drawing of potential areas of plant communities for geobotanical zoning purposes (on example of Tuva Forests). *Contemporary Problems of Ecology*. 2020;13:412-417. doi: [10.1134/S1995425520040095](https://doi.org/10.1134/S1995425520040095) In Russian
19. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetation cover of the West Siberian Plain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. 250 p. In Russian
20. Lashchinsky NN, Pisarenko OYu. Dark coniferous forests of West Siberian Plain on their Southern limit. *Rastitel'nost Rossii = Vegetation of Russia*. 2016;28:89-107. doi: [10.31111/vegrus/2016.28.89](https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.28.89) In Russian
21. Nauchno-prikladnyy spravochnik po klimatu SSSR. Seriya 3. Mnogoletnie dannye. Vypusk 21, Krasnoyarskiy kray, Tuvinskaya ASSR [Scientific and applied reference book on the climate of the USSR. Series 3. Long-term data. Iss. 21, Krasnoyarsk Territory, Tuva ASSR]. Smirnova NS, editor. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1990. 623 p.
22. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Textbook]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
23. Becking R. The Zürich-Montpellier school of phytosociology. *The Botanical Review*. 1957;23(7):411-488.

24. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
25. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA, Abolina AA, Akatova TV, Baisheva EZ, Bardunov LV, Baryakina EA, Belkina OA, Bezgodov AG, Boychuk MA, Cherdantseva VYa, Czernyadjeva IV, Doroshina GY, Dyachenko AP, Fedosov VE, Goldberg IL, Ivanova EI, Jukoniene I, Kannukene L, Kazanovsky SG, Kharzinov ZK, Kurbatova LE, Maksimov AI, Mamatkulov UK, Manakyan VA, Maslovsky OM, Napreenko MG, Otnyukova TN, Partyka LY, Pisarenko OYu, Popova NN, Rykovsky GF, Tubanova DY, Zheleznova GV, Zolotov VI. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130. doi: [10.15298/arctoa.15.01](https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01)
26. Egorova TV. The sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former URSS). Takhtajan AL, editor. St.-Petersburg: St. Petersburg Chemical-Pharmaceutical Academy; Saint-Louis: Missouri Botanical Garden Press; 1999. 772 p.
27. Korotkov IA. Tipy lesa Mongol'skoy Narodnoy Respubliki [Types of forests of the Mongolian People's Republic]. In: *Lesa Mongol'skoy Narodnoy Respubliki (geografiya i tipologiya)* [Forests of the Mongolian People's Republic (geography and typology)]. Lavrenko EM, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1978. pp. 47-121. In Russian
28. Zyat'kova LK. Tuva [Tuva]. In: *Istoriya razvitiya rel'efa Sibiri i Dal'nego Vostoka. Altae-Sayanskaya gornaya oblast'* [History of the development of the relief of Siberia and the Far East. Altai-Sayan Mountain region]. Strelkov SA and Vdovin VV, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1969. pp. 333-362. In Russian
29. Chernov GA, Vdovin VV, Okishev PA, Petkevich MV, Mistryukov AA, Zyat'kova LK, Milyaeva LS. Rel'ef Altae-Sayanskoy gornoy oblasti [The relief of the Altai-Sayan mountain region]. Nikolaev VA and Chernov GA editors. Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 207 p. In Russian
30. Yunatov LL. Osnovnye cherty rastitel'nogo pokrova Mongol'skoy Narodnoy Respubliki [The main features of the vegetation cover of the Mongolian People's Republic]. Moscow-Leningrad: Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR Publ.; 1950. 223 p. In Russian
31. Karamysheva ZV. Shirotnye i dolgotnye izmeneniya rastitel'nosti gor Mongolii [Latitudinal and longitude changes in the vegetation of the mountains of Mongolia]. In: *Rastitel'nyy mir vysokogornykh ekosistem SSSR* [Plant world of high-mountain ecosystems of the USSR]. Kapustina OG, editor. Vladivostok: Izdatel'stvo Dal'nevostochnogo Otdeleniya Akademii Nauk SSSR; 1988. pp. 262-273. In Russian
32. Tollefsrud MM, Latalowa M, van der Knaap WO, Brochmann Ch, Sperisen Ch. Late Quaternary history of North Eurasian Norway spruce (*Picea abies*) and Siberian spruce (*Picea obovata*) inferred from macrofossils, pollen and cytoplasmic DNA variation. *J Biogeography*. 2015;42:1431-1442. doi: [10.1111/jbi.12484](https://doi.org/10.1111/jbi.12484)
33. Ermakov NB. Raznoobrazie boreal'noy rastitel'nosti Severnoy Azii. Gemiboreal'nye lesa. Klassifikatsiya i ordinatsiya [Diversity of boreal vegetation in Northern Asia. Hemiboreal forestp. Classification and ordination]. Novosibirsk: Izdatel'stvo Sibirskogo Otdeleniya RAS; 2003. 232 p. In Russian
34. *Krasnaya kniga Respubliki Tyva (zhivotnyye, rasteniya i griby)* [Red Data Book of the Republic of Tuva: animals, plants and mushrooms]. Odar SO, editor. Kyzyl: MIR Publ.; 2018. 563 p. In Russian
35. Anderson S. Identifying important plant areas - a site selection manual for Europe, and a basis for developing guidelines for other regions of the world. Translated from English Krasnova E and Pron'kina G. Shcherbakov A, editor. Moscow: IUCN-CIS; 2003. 39 p. In Russian
36. *Impotent plant areas of Altai-Sayan Ecoregion: attempt of identification*. Smelansky IE and Pronkina GA, editors. Novosibirsk: Academic Publishing House "GEO"; 2009. 260 p. In Russian

37. Artemov IA. Impotent plant areas in the Tuva Republic. *Rastitel'nyi Mir Aziatskoj Rossii*. 2012;1(9):60-71. In Russian

*Received 01 April 2021; Revised 12 May 2021;
Accepted 27 May 2021; Published 29 June 2021.*

Author info:

Lashchinsky Nikolay N, Dr. Sci. (Biol.), Main Researcher, Laboratory of Geography and Ecology of Biodiversity, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaia Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-4196-7619>

E-mail: nnl630090@gmail.com

Pisarenko Olga Yu, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Geography and Ecology of Biodiversity, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaia Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4108-4821>

E-mail: o_pisarenko@mail.ru