

РЕФУГИУМ ТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

© 2018 г. О. В. Смирнова¹, Н. Е. Шевченко^{1*}, Л. Г. Ханина², М. В. Бобровский³

¹Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 117997 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14

²Институт математических проблем биологии РАН,
142290 Московская обл., Пущино, ул. Профессора Виткевича, 1

³Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
142290 Московская обл., Пущино, ул. Институтская, 2

*E-mail: neshevchenko@gmail.com

Поступила в редакцию 23.06.2016 г.

Подведены итоги исследований растительного покрова и онтогенетического состава ценопопуляций *Picea obovata* Ledeb. и *Larix sibirica* Ledeb. в Горно-Хадытинском биологическом заказнике — рефугиуме северотаежных лесов Западной Сибири. По системе Браун-Бланке выделены и описаны две ассоциации лесов и для сравнения две ассоциации тундр. Подробно проанализирована уникальная ассоциация таежных лесов *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae* Zaigolnova et Morozova 2009 и проведено сопоставление этих ассоциаций в Горно-Хадытинском заказнике и в Печоро-Илычском заповеднике, где эти леса — эталоны природных лесов зонального типа. Дана оценка онтогенетического состава ценопопуляций *P. obovata* Ledeb. и *L. sibirica* Ledeb. и абсолютного возраста деревьев этих видов.

DOI: 10.7868/S0002332918020133

Исследование современного состояния лесов и составление прогнозов их развития в условиях антропогенного пресса и нестабильного климата — одна из основных проблем как теоретической экологии, так и экологически обоснованного природопользования. В связи с этим значительный интерес представляет оценка состояния рефугиумов лесов вне границ их зонального распространения.

Лиственнично-еловые леса и лиственничные редколесья, расположенные в подзоне кустарниковых тундр, имеют островное распространение в долинах нижнего течения рек Южного Ямала (Природа..., 1995; Большаков и др., 1998; Магомедова и др., 2006). Самые северные массивы расположены в долинах рек Танловы, Хадытаяхи и Ядаяходях и их крупных притоков. В долинах рек Южного Ямала лиственница сибирская находится на северной границе ареала. В 30 км южнее, в долине р. Хадытаяхи, произрастает ель сибирская. На берегах других рек Южного Ямала ель встречается только единично (Хантемиров, 2009; Шиятов, 2009). Один из наиболее интересных рефугиумов внезональных таежных лесов находится в Горно-Хадытинском биологическом заказнике (Шварц, Добринский, 1966). Особый интерес к этим лесам обусловлен данными об истории их формирования и развития в течение большей части голоцена. Дендрохронологические исследования показали, что лиственница появилась на Ямале >9 тысяч

лет назад (т.л.н.), а ель — >7.5 т.л.н. (Васильчук и др., 1983; Хантемиров, Шиятов, 1999; Хантемиров, 2009; Эктова и др., 2013). В течение голоцена северная граница лесов постепенно отступала на юг; за последние 7200 лет она сдвинулась как минимум на 120 км (Трофимова, Корона, 1996; Динамика..., 2009). Однако в последние десятилетия на фоне высоких летних температур и низкой частоты экстремальных температурных событий отмечено продвижение на север границы лиственничных редколесий с елью (Hantemirov, Shiyatov, 2002).

Для организации мониторинга уникальных лесов этого заказника в 1999 и 2001 гг. были проведены геоботанические исследования и демографические учеты ценопопуляций *Picea obovata* Ledeb. и *Larix sibirica* Ledeb. Запланированы повторные исследования через 20 лет.

Цель работы — проанализировать растительные сообщества северотаежных лесов Горно-Хадытинского заказника и выявить общие и специфические черты этих лесов по сравнению с таковыми в лесах зонального типа и с тундровыми сообществами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в долинах рек Большая Хадыта, Наравыхадыта, Пусьеркашор и ручья Хабакова. Географические координаты: 67°32'44.2"—67°34'17.5" с.ш. и 66°45'58.1"—67°3'4.8" в.д.

Геоботанические описания выполнены на временных квадратных площадках размером 100 м². На каждой площадке учтены все виды растений, определено общее покрытие по ярусам: взрослых деревьев (А); кустарников и подроста деревьев (В), трав и кустарничков (С), мхов и лишайников (D). Сомкнутость крон ярусов А и В определена в долях единицы, общее проективное покрытие ярусов С и D — в процентах. Балл проективного покрытия каждого вида определен по шкале Браун-Бланке. Выполнены 134 описания; найдены 248 видов сосудистых растений, 13 видов печеночных и 64 вида листостебельных мхов. Синтаксономическая принадлежность сообществ определена в соответствии с эколого-флористической классификацией Браун-Бланке; использована программа Juice 7.0.

Экологические характеристики сообществ (Lc — освещенность, Rc — кислотность/щелочность, Hd — увлажнение почвы, Nt — богатство азотом, Tm — теплообеспеченность, Cn — континентальность) получены как средневзвешенные баллы по соответствующим характеристикам видов из экологической шкалы Элленберга (Ellenberg, 1996). Ординация описаний проведена с помощью метода непрямого градиентного анализа — анализа соответствий с удаленным трендом и определением уровня корреляции (*r*) и уровня значимости (*p*) (Detrended Correspondence Analysis (DCA) в программах PC-ORD5.0 и SpeDiv).

Для сопоставления внезональных лесов Горно-Хадытинского заказника и зональных таежных лесов Печоро-Ильчского заповедника использована модифицированная классификация эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов (база данных “Лесная растительность Северной Евразии” № 201620258). Популяционно-онтогенетические исследования проведены в бореально-высокотравных лиственнично-ельниках и в лиственничных редколесьях с подростом ели ерничково-мохово-лишайниковых. В каждом типе леса на 20 площадках размером 20×20 м проведен сплошной пересчет особей ели сибирской и лиственницы сибирской, начиная с иматурного первого до старого генеративного онтогенетического состояния. Использована разработанная ранее шкала онтогенетических состояний деревьев (Smirnova *et al.*, 1999; Романовский, 2001). У каждого дерева определены высота, диаметр основания ствола и абсолютный возраст.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В лесной растительности Горно-Хадытинского заказника выделены две ассоциации: ассоциация *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae* Zaugolnova et Morozova 2009—бореально-высокотравные елово-лиственничные леса относятся к союзу *Piceion excelsae* Pawiowski in Pawiowski *et al.*

1928 класса *Vaccinio*—*Piceetea* Br.-Bl. In Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 порядка *Piceetalia excelsae* Pawiowski in Pawiowski *et al.* 1928. Сообщества этой ассоциации приурочены к дренированным надпойменным террасам и пологим склонам водоразделов и перемежаются с луговыми полянами, зарастающими елью и лиственницей. В сообществах бореально-высокотравных лесов хорошо выражен микрорельеф, который представлен ветровально-почвенными комплексами, пнями-обломами и валежинами разных стадий разложения. Древесный ярус разрежен (сомкнутость крон 0.2–0.4), представлен *L. sibirica* Ledeb. и *P. obovata* Ledeb. Диагностические виды — *Aconitum septentrionale* Koelle, *Veratrum lobelianum* Bernh., *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Ranunculus propinquus* (Stizenb.) Arnold, *Rosa acicularis* Lindl. (Заугольнова и др., 2009); ассоциация *Ptilidio ciliare*—*Alnetum fruticosae* Telyatnikov 2010—лиственничные редколесья с елью ольховниково-ерничково-мохово-лишайниковые — относится к союзу *Phylodocco*—*Vaccinion myrtilli* Nordhagen 1936 класса *Loiseleurio*—*Vaccinietea* Eggler 1952 порядка *Rhododendro*—*Vaccinietalia* Br.-Bl. et Jeny 1926. Древесный ярус сильно разрежен (сомкнутость крон 0.05–0.25), представлен *L. sibirica* Ledeb., встречаются взрослые ели и подрост лиственницы и ели. Диагностические виды — *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, *L. sibirica* Ledeb., *Salix lanata* L., *S. glauca* L., *Stellaria peduncularis* Bunge, *Ledum palustre* L. (Телятников, 2010). Сообщества этой ассоциации приурочены к водоразделам и пологим склонам, которые менее дренированы, чем таковые в высокотравных лесах, и перемежаются с олиготрофными болотами. Микрорельеф представлен пнями-обломами и валежинами; ветровально-почвенных комплексов нет.

В тундровой растительности Горно-Хадытинского заказника также выделены две ассоциации: ассоциация *Dryado octopetala*—*Eriophoretum vaginati* Telyatnikov 2010—ерничково-кустарничково-влагалищно-пушицевые тундры — относится к союзу *Phylodocco*—*Vaccinion myrtilli* класса *Loiseleurio*—*Vaccinietea* Eggler 1952 порядка *Rhododendro*—*Vaccinietalia* Br.-Bl. et Jeny 1926. Диагностические виды — *Dryas* L. subsp. *subincisa* Jurtz., *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Gray, *Pedicularis labradorica* Wirsing., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch *et al.*, *Tomentypnum nitens* Alberts., *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Carex parallela* (Laest.) Sommerf., *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwagr; ассоциация *Sphagno-erriophoretum vaginati* Walker *et al.* 1994—сфагново-влагалищно-пушицевые тундры относится к союзу *Loiseleurio*—*Diapension* класса *Loiseleurio*—*Vaccinietea* Eggler 1952 порядка *Rhododendro*—*Vaccinietalia* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926. Диагностические виды — *Eriophorum vaginatum*

Таблица 1. Видовая насыщенность сообществ и видовое богатство растительного покрова исследованных ассоциаций

Ассоциация	Видовая насыщенность						Видовое богатство		
	деревья	кустарники	травы и кустарнички	сосудистые растения в целом	мохообразные	высшие растения в целом	сосудистые растения в целом	мохообразные	высшие растения в целом
<i>Aconito septentrionalis</i> – <i>Piceetum obovatae</i>	1.7 ± 0.8	3 ± 1.9	23.6 ± 8	27.2 ± 7.9	6 ± 2.6	34.1 ± 9	136	72	209
<i>Ptilidio ciliares</i> – <i>Alnetum fruticosae</i>	1.7 ± 0.8	3.1 ± 1.5	17 ± 5.5	13.5 ± 5.7	6.2 ± 2.3	27.4 ± 7.3	119	70	190
<i>Dryado octopetala</i> – <i>Eriophoretum vaginati</i>	0	1.6 ± 0.9	13.4 ± 5.6	19.4 ± 6	5.4 ± 2.5	20.9 ± 7.9	70	52	122
<i>Sphagno</i> – <i>Eriophoretum vaginati</i>	0.1 ± 0.4	1.6 ± 1.5	11.3 ± 3.9	11.3 ± 3.9	6.3 ± 2.1	18.8 ± 5.8	45	24	69

L., *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwagr., *Rubus chamaemorus* L., *Ledum palustre* L., *Salix pulchra* (Chamisso) Voroschilov. Обе ассоциации тундровой растительности приурочены к плоским и пологовыпуклым водоразделам с умеренным и ухудшенным дренажем (Телятников, 2001; Телятников, Пристяжнюк, 2012).

Наибольшая видовая насыщенность и наибольшее видовое богатство характерны как сосудистых, так и мохообразных растений характерна для бореально-высокотравных елово-лиственничных лесов ассоциации *Aconito septentrionalis*–*Piceetum obovatae*, наименьшая – для сфагново-влагалищно-пушицевых тундр тундры ассоциации *Sphagno*–*eriphoretum vaginati* (табл. 1).

Анализ сообществ выделенных ассоциаций по экологическим шкалам позволил определить факторы, наиболее значимые для их существования (табл. 2). На рис. 1 изображены векторы экологических факторов, рассчитанные по шкалам Элленберга, как наиболее четко отражающим экологическую дифференциацию выделенных ассоциаций. Длина и направление векторов отражают степень корреляции факторов с осями, но не являются регрессионными прямыми. С первой осью DCA наибольшая корреляция ($p < 0.005$) по шкалам характерна для следующих факторов: Lc ($r = 0.802$), Hd ($r = 0.694$) и Nt ($r = 0.507$). По второй оси значимая корреляция отсутствует. С третьей осью отмечена значимая корреляция фактора Rc ($r = 0.594$). Отмечена слабая корреляция Tm с первой и третьей

осями ($r = -0.316$ и $r = 0.347$, соответственно) (табл. 2).

Многомерный анализ геоботанических описаний по экологическим шкалам Элленберга выявил приуроченность тундровых сообществ (*Dryado octopetala*–*Eriophoretum vaginati* и *Sphagno*–*eriphoretum vaginati*) к участкам с повышенной освещенностью и увлажнением почвы по сравнению с участками, занимаемыми лесными бореально-высокотравными сообществами (*Aconito septentrionalis*–*Piceetum obovatae*) и лиственничными редколесьями (*Ptilidio ciliares*–*Alnetum fruticosae*). При этом лесные сообщества в отличие от сообществ тундр предпочитают более богатые азотом почвы с менее кислой реакцией. Лиственничные редколесья занимают промежуточное положение по всем анализируемым показателям экологических шкал, представляя собой переходные сообщества от леса к тундре (рис. 1).

Для выявления особенностей лесных и тундровых сообществ Горно-Хадытинского заказника проведено сопоставление их эколого-ценотического состава и состава эталонных зональных лесов Печоро-Илычского заповедника. Выделено пять эколого-ценотических групп. В первую группу объединены бореальные, неморальные и нитрофильные кустарнички, мелкие и средние травы. Эта группа включает в себя типичные виды широко распространенных темнохвойных лесов России (Растительный..., 1956). Вторая группа состоит из бореального, неморального и нитрофильного

Таблица 2. Корреляция векторов экологических факторов с осями многомерной ординации геоботанических описаний (рис. 2)

Фактор	Ось 1		Ось 2		Ось 3	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Lc	0.802	0.001	−0.035	0.69	−0.116	0.2
Hd	0.694	0.001	0.097	0.29	−0.046	0.61
Nt	−0.507	0.001	0.365	0.001	0.411	0.001
Rc	−0.451	0.001	0.413	0.001	0.594	0.001
Tm	−0.316	0.001	0.16	0.08	0.347	0.001
Cn	−0.082	0.37	0.042	0.64	0.446	0.001

Примечание. Lc – освещенность, Rc – кислотность/щелочность, Hd – увлажнение почвы, Nt – богатство азотом, Tm – теплообеспеченность, Cn – континентальность, *r* – уровень корреляции, *p* – уровень значимости.

высокотравья. Леса, где господствуют виды этой группы и постоянно присутствуют виды первой группы, уникальны. Они сохранились в рефугиумах таежных лесов, не испытывавших на протяжении столетий антропогенных и природных катастроф (Заугольнова и др., 2009; Смирнова и др., 2013). Третья группа состоит только из луговых видов. Эта группа слабо представлена или отсутствует полностью в современных темнохвойных лесах.

Однако она сохранилась в некоторых заповедных лесах, где обитают дикие стадные фитофаги (зубры, олени), или в лесах и на опушках, где раньше выпасали домашний скот. В четвертую группу объединены олиготрофные виды, типичные для тундр и верховых болот таежных лесов, а также боровые виды, которые в темнохвойных лесах занимают подчиненное положение, маркируя наиболее сухие и бедные местообитания. В пятую группу

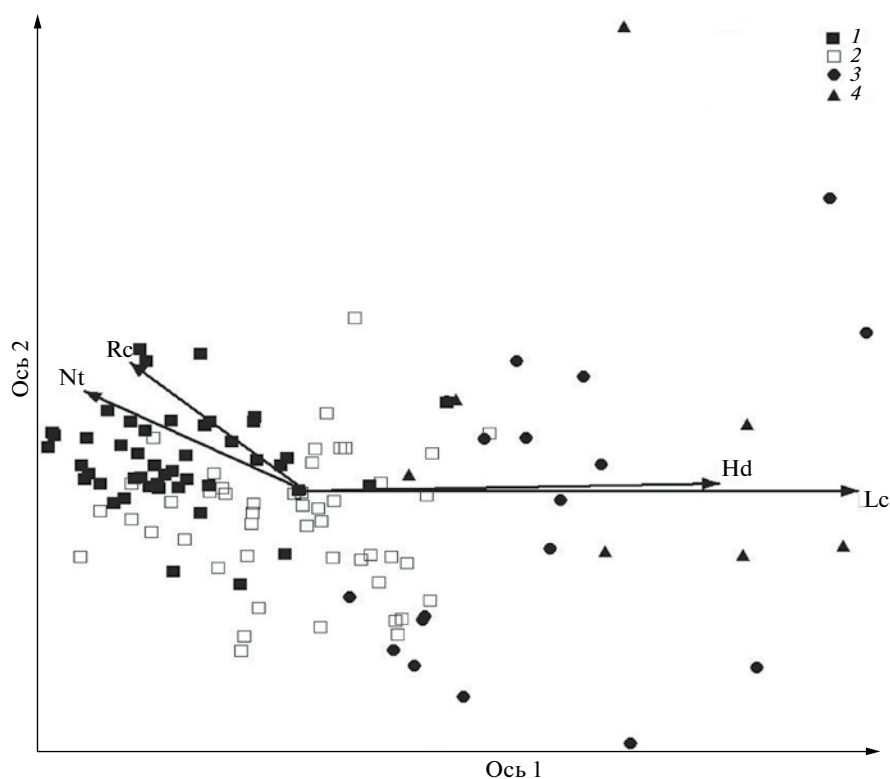


Рис. 1. Положение геоботанических описаний исследованных сообществ в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов по шкале Элленберга. 1 – *Aconito septentrionalis*–*Piceetum obovatae*, 2 – *Psilidion ciliare*–*Alnetum fruticosae*, 3 – *Dryado octopetala*–*Eriophoretum vaginati*, 4 – *Sphagno*–*Eriophoretum vaginati*, Lc – освещенность, Rc – кислотность/щелочность, Hd – увлажнение почвы, Nt – богатство азотом.

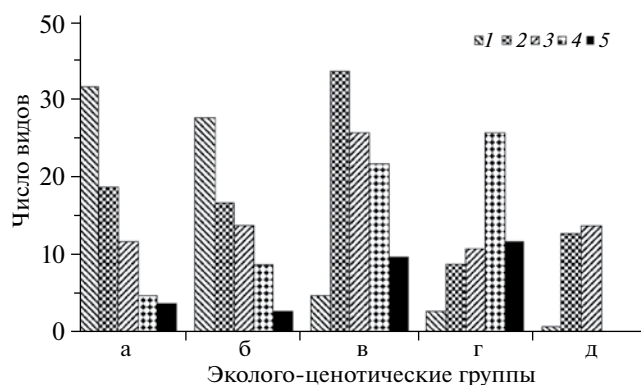


Рис. 2. Соотношение эколого-ценотических групп видов в изученных сообществах. 1 – *Aconito septentrionalis*–*Piceetum obovatae* (Печоро-Илычский заповедник); 2 – *Aconito septentrionalis*–*Piceetum obovatae* (Горно-Хадытинский заказник); 3 – *Ptilidio ciliares*–*Alnetum fruticosae* (Горно-Хадытинский заказник); 4 – *Dryado octopetala*–*Eriophoretum vaginati* (Горно-Хадытинский заказник); 5 – *Sphagno-erophoretum vaginati* (Горно-Хадытинский заказник). Объединенные эколого-ценотические группы: а – мелкотравные виды (бореальные, неморальные и нитрофильные); б – высокотравные виды (бореальные, неморальные, нитрофильные); в – лугово-опушечные виды; г – олиготрофные и боровые виды (мелкотравные и кустарнички); д – прибрежно-водные виды и виды мезотрофных болот.

объединены прибрежно-водные виды и виды мезотрофных болот, широко представленные в тундровой зоне. Деревья, кустарники, виды скальных местообитаний не учитываются в расчетах.

Сравнивая эколого-ценотическую структуру лесов ассоциации *Aconito septentrionalis*–*Piceetum obovatae* в Печоро-Илычском заповеднике и в Горно-Хадытинском заказнике, следует отметить высокие значения видов первых двух крупных групп ЭЦГ (рис. 2). Сопоставление ЭЦГ-структур сообществ всех четырех ассоциаций Горно-Хадытинского заповедника свидетельствует о сохранности основного ядра видов, маркирующих зональные таежные леса, как в лесных, так и в тундровых сообществах. Среди них биогеографически наиболее значимы виды, которые не указаны в сводках (*Aconitum septentrionale* Koelle, *Adoxa moschatellina* L., *Angelica archangelica* L., *Campanula latifolia* L., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hille, *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray, *Galium boreale* L., *Galium ruthenicum* Willd., *Geranium albiflorum* Ledeb., *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl) или указаны как редкие (*Cardamine macrophylla* Willd., *Lamium album* L., Fenzl и *Senecio nemorensis* L.). Эти виды не указаны в предшествовавших сводках (Ребристая, 1992, 1999; Ребристая, Хитун, 1998; Магомедова и др., 2006).

Северные границы ареалов этих видов расположены южнее анализируемой территории,

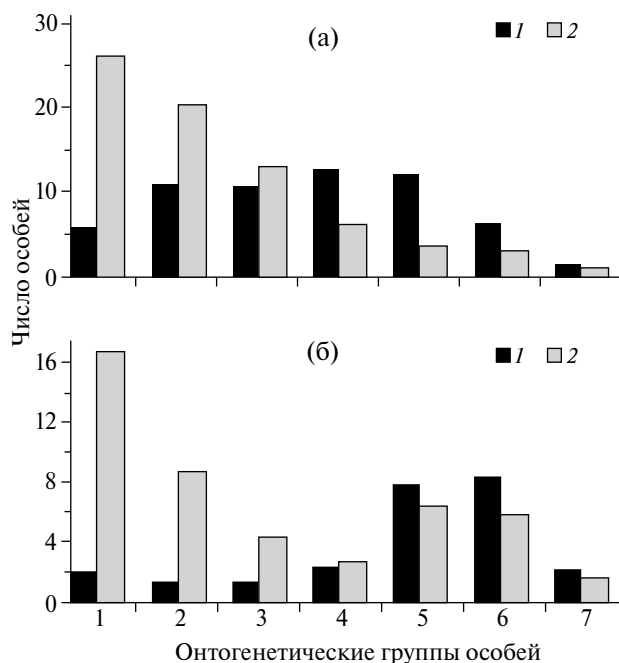


Рис. 3. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Picea obovata* (а) и *Larix sibirica* (б) в сообществах *Aconito septentrionalis*–*Piceetum obovatae* (1) и *Ptilidio ciliares*–*Alnetum fruticosae* (2). 1 – иматурные первой подгруппы, 2 – иматурные второй подгруппы, 3 – виргинильные первой подгруппы, 4 – виргинильные второй подгруппы, 5 – молодые генеративные, 6 – средневозрастные генеративные, 7 – старые генеративные.

а основные части ареалов находятся в среднетаежных лесах.

Наиболее существенные различия ЭЦГ-структур заповедника от структуры лесов и тундр заказника – значительная численность луговых видов не только в лесах, но и в тундровых сообществах (рис. 2). Причина этого – длительное предшествовавшее использование современной территории для организации зимних стоянок больших стад домашнего северного оленя (устное сообщение сотрудников заказника). На этих стоянках практически полностью были уничтожены подрост деревьев и напочвенного покрова, сильно уменьшилось покрытие почвы и одновременно сильно удобрена почва. После сильного сокращения численности оленей в результате организации заказника такие участки стали зарастать луговыми видами. В то же время минимальная численность луговых видов в высокотравных лесах заповедника – следствие практически полного отсутствия фитофагов (лосьей, диких северных оленей) и полного отсутствия выпаса домашних животных в результате охраны.

Численность луговых видов в лиственных редколесьях немного меньше, чем в высокотравных елово-лиственничных лесах. Среди сообществ всех

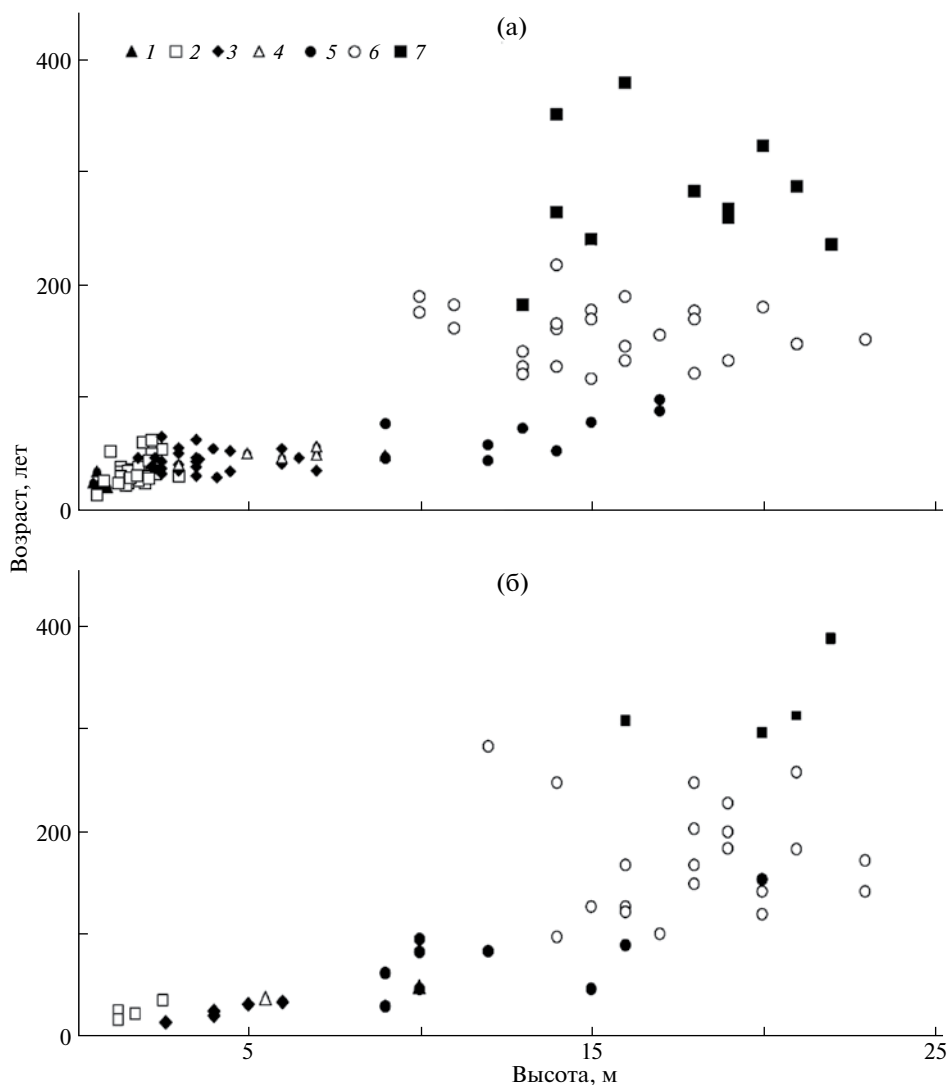


Рис. 4. Распределение особей *Picea obovata* (а) и *Larix sibirica* (б) разного онтогенетического состояния по высоте и абсолютному возрасту. 1 – имматурное первой подгруппы, 2 – имматурное второй подгруппы, 3 – виргинильное первой подгруппы, 4 – виргинильное второй подгруппы, 5 – молодое генеративное, 6 – средневозрастное генеративное, 7 – старое генеративное.

ассоциаций заказника минимальна численность луговых растений в сфагново-влагалищно-пушицевых тундрах.

Следует отметить, что, несмотря на существенные различия сообществ рассматриваемых ассоциаций в них сосуществуют виды всех пяти объединенных групп ЭЦГ, характерных, как отмечено выше, для таежных лесов. В сфагново-влагалищно-пушицевых тундрах нет прибрежных видов и видов низинных болот (рис. 2).

Таким образом, экологический и эколого-ценотический анализ растительного покрова описанных лесных и тундровых сообществ свидетельствует о сохранности таежной флоры в заказнике. Дальнейшее ее устойчивое существование зависит

от состояний ценопопуляций *P. obovata* Ledeb. и *L. sibirica* Ledeb. как основных ценозообразователей.

Сравнение онтогенетической структуры ценопопуляций ели в сообществах ассоциаций *Aconito septentrionalis*–*Piceetum obovatae* и *Ptilidio ciliares*–*Alnetum fruticosae* (рис. 3а) выявило их существенное сходство и некоторые различия. В обоих сообществах ценопопуляции ели полночленные, но в высокотравных лиственнично-еловых лесах численность молодых особей меньше численности взрослых и зрелых особей, что обусловлено сложностью приживания подроста ели под пологом крупных трав. Что при наличии природных нарушений (формирование валежа, пней-обломов, умеренное повреждение напочвенного покрова

малочисленными группами северного оленя) возможность приживания молодых растений увеличится и ценопопуляции ели достигнут устойчивого, дефинитивного состояния (Уранов, Смирнова, 1969).

В лиственничных редколесьях с елью условия для приживания подроста ели в настоящее время вполне благоприятны, о чем свидетельствуют его высокая численность и формирование дефинитивного спектра ценопопуляций.

Анализ онтогенетической структуры ценопопуляций лиственницы сибирской в высокотравных лесах (рис. 3б) показал, что численность ее молодых особей значительно меньше, чем численность ели. Поскольку лиственница более светолюбива, чем ель, ее молодые особи испытывают дефицит света. Это проявляется в низкой жизнеспособности имматурных и виргинильных особей — наиболее значимых для формирования полноценного взрослого поколения. Современное состояние ценопопуляций лиственницы в высокотравных лесах неустойчиво и требует длительных наблюдений. В то же время в лиственничных редколесьях онтогенетический спектр лиственницы, как и ели, дефинитивный.

Сравнение абсолютного возраста деревьев ели и лиственницы разных онтогенетических состояний свидетельствует о сходстве временных интервалов на разных этапах онтогенеза этих видов, включая и общую продолжительность жизни (рис. 4). Наибольший абсолютный возраст, который удалось определить у старых генеративных елей и лиственниц без гнили, составил ~400 лет.

Таким образом, сопоставление онтогенетических спектров обоих видов в сообществах разных ассоциаций показывает, что онтогенетическую структуру их ценопопуляций в лиственничных редколесьях можно охарактеризовать как устойчивую, соответствующую дефинитивному состоянию. В то же время онтогенетическую структуру ценопопуляций обоих видов, и в первую очередь лиственницы, в высокотравных лесах следует охарактеризовать как неустойчивую в связи с малой долей возобновления в онтогенетических спектрах. Такое состояние ценопопуляций ели и лиственницы определяет необходимость повторных исследований.

Проведенные исследования позволили выявить и подробно охарактеризовать на территории Горно-Хадытинского заказника, в подзоне кустарниковых тундр, помимо уже известных типов лесных и тундровых сообществ уникальные бореально-высокотравные елово-лиственничные леса недавно описанной ассоциации *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae* Zaugolnova et Morozova 2009. Установлено, что леса этой ассоциации характеризуются высоким экологическим

и эколого-ценотическим разнообразием, подобным разнообразию высокотравных таежных лесов зонального типа. Полученные данные о высоком уровне биологического разнообразия высокотравных елово-лиственничных лесов заказника, о полнотенной онтогенетической структуре ценопопуляций ели и лиственницы, и о существовании этих лесов на анализируемой территории как минимум 400 лет позволяют предположить, что именно такие леса в значительной степени определяли доисторический облик лесов анализируемой территории. Это подчеркивает значимость заказника как рефугиума биологического разнообразия внезональных таежных лесов. Одновременно это позволяет рассматривать исследованные высокотравные елово-лиственничные леса как наиболее значимые объекты для оценки возможностей реализации экосистемных функций таежных лесов на пределах их современного северного распространения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 16-04-00395 А).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков Н.Н., Добринский Л.Н., Мухин В.А. Редкие и исчезающие виды флоры и фауны полуострова Ямал и прилегающих территорий // Природное и культурное наследие Арктики: изучение и сохранение. М.: БММ АО, 1998. С. 188—190.
- Васильчук Ю.К., Петрова Е.А., Серова А.К. Некоторые черты палеогеографии голоцена Ямала // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. 1983. № 52. С. 134—143.
- Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 2009. 215 с.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю. Высокотравные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. 2009. № 15. С. 3—26.
- Магомедова М.А., Морозова Л.М., Эктова С.Н. Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-пресс, 2006. 360 с.
- Природа Ямала / Под ред. Добринского Л.Н. Екатеринбург: Наука, 1995. 434 с.
- Растительный покров СССР. Пояснительный текст к Геоботанической карте СССР / Под ред. Лавренко В.Н. Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. 460 с.
- Ребристая О.В. Редкие, нуждающиеся в охране виды растений полуострова Ямал // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 11. С. 140—144.
- Ребристая О.В. Новые данные о флоре полуострова Ямал (Западно-Сибирская Арктика) // Krylovia. 1999. Т. 1. № 1. С. 92—101.

- Ребристая О.В., Хитун О.В. Флора центрального Ямала // Ботан. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 37–52.
- Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза в Брянском Полесье // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 72–85.
- Смирнова О.В., Луговая Д.Л., Проказина Т.С. Модельная реконструкция восстановленного лесного покрова таежных лесов // Успехи соврем. биологии. 2013. Т. 133. № 2. С. 164–177.
- Телятников М.Ю. Активность и видовое богатство широтных географических групп видов (на примере кустарничково-зеленомошных тундр полуострова Ямал) // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 86–96.
- Телятников М.Ю. Характеристика синтаксонов класса северо-восточной части окрестностей озера Пясино (юго-запад Северо-Сибирской равнины) // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 1 (15). С. 33–41.
- Телятников М.Ю., Пристяжнюк С.А. Классификация кустарничковых и моховых тундр полуострова Ямал и прилегающих территорий // Вестн. НГУ. Сер. биология и медицина. 2012. Т. 10. Вып. 2. С. 56–64.
- Трофимова С.С., Корона О.М. Палеокарпологические данные о развитии растительности Среднего Ямала в позднем плейстоцене–голоцене // Проблемы общей и прикладной экологии. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 1996. С. 256–261.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119–134.
- Хантемиров Р.М. Динамика древесной растительности и изменения климата на севере Западной Сибири в голоцене: Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 2009. 42 с.
- Хантемиров Р.М., Шиятов С.Г. Основные этапы развития древесной растительности на Ямале в голоцене // Экология. Екатеринбург: Наука, 1999. № 3. С. 169–169.
- Шварц С.С., Добринский Л.Н. Животный мир Хадыты // Природа. 1966. № 1. С. 25–32.
- Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под современными изменениями климата. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 2009. 216 с.
- Эктова С.Н., Лантева Е.Г., Трофимова С.С. Отражение флористического состава тундр района реки Юрибей (средний Ямал) в рецентных комплексах растительных остатков // Проблемы регион. экологии. 2013. № 4. С. 39–44.
- Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer. Stuttgart: Ulmer, 1996. 1096 s.
- Hantemirov R.M., Shiyatov S.G. A continuous multimillennial ring-width chronology in Yamal, northwestern Siberia // Holocene. 2002. V. 12. № 6. P. 717–726.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaigolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovskii A.M. Ontogeny of a tree // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 8–20.

Refugium of Boreal Forests of the Circumpolar Urals

O. V. Smirnova¹, N. E. Shevchenko^{1*}, L. G. Khanina², and M. V. Bobrovsky³

¹Center for Ecological Problems and Productivity of Forests Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya, 84/32 Moscow, 117997 Russia

²Institute of Mathematical Problems of Biology Russian Academy of Sciences, ul. Professor Vitkevicha, 1 Pushino, Moscow region, 142290 Russia

³Institute of Physico-Chemical and Biological Problems in Soil Science of Russian Academy of Sciences, ul. Institutskaya, 2 Pushino, Moscow region, 142290 Russia

* E-mail: neshevchenko@gmail.com

The article is summarized of results of studies of the vegetative cover and ontogenetic composition of the cenopopulations of *Picea obovata* Ledeb. and *Larix sibirica* Ledeb. in the Gorno-Khadytinsky biological wildlife sanctuary – the refugium of the northern taiga forests of Western Siberia. Two associations of forests and two associations of tundra for comparison have been identified and described according to the J. Brown-Blanke system. The unique association of the taiga forests – *Aconito septentrionalis*–*Piceetum obovatae* Zaigolnova et Morozova 2009 is described in detail and its vegetation is compared with the Gorno-Khadytinsky reserve and with the Pechora-Ilychsky nature reserve, where these forests are described as etalons of zonal-type natural forests. The ontogenetic composition of the cenopopulations *P. obovata* and *L. sibirica* and the absolute age of the trees of these species are estimated.