

УДК 581.52(571.52)+581.524.44+581.526.533

ЛИШАЙНИКИ И МХИ В ЗАПАСЕ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ ВЫСОКОГОРИЙ ТУВЫ

© 2014 Ч.Н. Самбыла

Убсунурский международный центр биосферных исследований Республики Тыва и СО РАН

Поступила 22.06.2014

Участие кустистых лишайников и листостебельных мхов в запасе надземной фитомассы оценивались в тундровых сообществах Тувы. В формациях доля участия лишайников в запасе фитомассы варьирует от 1,6 до 93,7%, в группах формаций – от 4,7 до 81,0%, мхов – от 0,2 до 47,4%, и от 1,6 до 42,9% соответственно. Соотношение лишайников и мхов с сосудистыми растениями составляет 5,3:1-1:9,7.

Ключевые слова: лишайники, мхи, фитомасса, тундры, высокогорье, Тува

В Туве роль лишайников и мхов значительна как в сложении флоры, так и в формировании растительности высокогорий [1-6]. Лишайники и мхи в высокогорных сообществах нередко выступают доминантами и субдоминантами, и нет ни одного ценоза, где бы они не играли заметную роль. Причины столь широкого распространения лишайников и мхов в высокогорьях рассмотрены в работах Б.А. Юрцева (1968), Л.В. Бордунова (1979), Н.В. Седельниковой (1985) [7, 8, 1].

Изучению запасов надземной фитомассы (НФМ) растительных сообществ высокогорий Тувы посвящено немного работ [9-12]. Детальные исследования структуры НФМ тундровых сообществ, в том числе по выявлению степени участия лишайников и мхов в общем запасе фитомассы практически отсутствуют. Подобные исследования позволяют увидеть вертикальное распределение лишайников и мхов в ландшафтообразующих сообществах, их соотношение с сосудистыми растениями. Также проследить зависимость величины НФМ от фитоценологических показателей.

Целью настоящего исследования является выявление степени участия кустистых лишайников и листостебельных мхов в структуре надземной фитомассы тундровых сообществ Тувы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в тундровых сообществах, сформированных в разных климатических условиях [22], в направлениях с юго-запада к юго-востоку Тувы: на территории массива Монгун-Тайга (верховья рек Балыктыг-Хем и Каргы), окрестности оз. Хиндиктиг-Холь, хребтов Цаган-Шибэту (перевал Нарин-Даба), Сайлыг-Хем Тайгазы (верх. р. Шуй), Западный Танну-Ола (верх. р. Улаатай, г. Аргалыг-Кожажар), Восточный Танну-Ола (район оз. Кара-Холь и Чагытай), Академика Обручева (верх. рек Унжеи и Дерзиг), Улан-Тайга (г. Улан-Тайга (Улин-Хан), перевал Хэнгэлин-

Даба), нагорья Сангилен (верх. р. Балыктыг-Хем, г. Тарыс хр. Аршан Дабаны-Нуру).

Объектами исследований явились кустистые лишайники, листостебельные мхи (споровые растения) и высшие сосудистые растения кустарниковых, кустарничковых, травяных и лишайниковых сообществ горно-тундрового пояса Тувы. Исходным материалом послужили собственные данные автора, полученные с 2002 по 2013 гг. в результате комплексных экспедиций организованных Убсунурским международным центром Республики Тыва и СО РАН (Кызыл), Тувинским институтом комплексного освоения природных ресурсов СО РАН и лабораторией экологии и геоботаники Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск). В анализ вошли данные с 80 пробных площадей размером 100 м², на которых выполняли геоботанические описания по стандартной методике [13]. НФМ определяли на тех же пробных площадях, где закладывали учетные площадки размером 0,25 м² (со сторонами 50 x 50 см) в пяти- и десятикратной повторностях (всего 400 учетных площадок) [14]. НФМ брали методом укусов, разделяли на лишайники, мхи и сосудистые растения и взвешивали в воздушно-сухом состоянии. Все цифры пересчитывали на площадь 1 м². Надземную мортмассу (НММ) не разделяли на фракции, в нее вошли ветошь, сухостой, опад, отмершие части мхов и лишайников. В НММ почвенные частицы и щебнистый материал отделяли при помощи сита размером 0,25 мм и вручную соответственно. Названия растений приводили в соответствии со сводками: «Определитель лишайников России» [15-16], «Список мхов территории бывшего СССР» [17], «Сосудистые растения России и сопредельных государств» [18]. При определении надземной фитомассы и мортмассы использовали методические подходы, разработанные Б.А. Тихомировым (1957), В.Д. Александровой (1958), Л.Е. Родиным и др., (1968) [19-21]. Выделение и название сообществ составляли согласно подходам эколого-исторической классификации [22].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Туве растительность высокогорного пояса занимает 3993,0 тыс. га и начинает распространяться с высоты 1900-2300 м н.у.м., включает основные черты Алтае-Саянской горной области (АСГО). Горно-тундровый пояс занимает 55% от площади высокогорий [23]. К ландшафтообразующим сообществам относятся кустарниковые, кустарничковые, лишайниковые и травяные группы формаций, которые согласно эколого-исторической классификации входят в состав криогемиксерофильного и криоигрофильного рядов растительности.

Сообщества кустарниковой группы формаций занимают ведущее положение в структуре высокогорной растительности Тувы и формируют четко выраженную высотную полосу в нижней части горно-тундрового пояса. Их общая площадь в Туве составляет 612,6 тыс. га [24, 25]. Ерниковая формация с доминированием *Betula rotundifolia*, грива-стокарагановая – *Caragana jubata*, золотисто – *Rhododendron aureum* и адамсоворододендровая – *Rh. adamsii*, являются ландшафтообразующими сообществами.

В исследованных территориях ерниковые тундры (общая площадь 330,1 тыс. га) занимают древние поверхности выравнивания, гольцовые террасы и пологие склоны. Их местообитания характеризуются хорошим дренажом, формированием автоморфных, горнотундровых перегнойных почв, а также снеговым покровом мощностью от 20 до 50 см, способствующему поверхностному промерзанию почвенного покрова. Основу ерниковых тундр составляет южносибирско-северомонгольский высокогорный вид *B. rotundifolia*. Их ареал распространения связан с высокогорьями бореальной зоны, южный предел которого находится в Монголии [22].

Ерниковые тундры присутствуют во всех вышеуказанных хребтах. В ерниковых сообществах хорошо представлен мохово-лишайниковый ярус, образованный *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *Cetraria islandica*, *Alectoria ochroleuca*, *Flavocetraria cucullata*, *Solorina spongiosa*, *Peltigera polydactylon*, *Stereocaulon saxatile*, *S. tomentosum*, *Placynthiella uliginosa*, на крупных выходах горных пород встречаются *Umbilicaria caroliniana*, *U. cylindrica*, *U. muehlenbergii*; из мхов – *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum flexicaule*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphum triquetrum*, *Abietinella abietina*, *Pylaisiae polyontha*. В ерниковых тундрах общий запас НФМ составляет 509,5 – 2872,0 г/м² (в среднем – 2283,4 г/м²). При высоком проективном покрытии лишайников и мхов (95-100 %), их запасы фитомассы составляют 156,0 и 243,2 г/м² соответственно (табл.).

Сообщества с *Rh. aureum* (золотисторододендровые или кашкаровые) распространены в гумидных высокогорьях АСГО. Основной ареал кашкаровых тундр находится в восточных высокогорьях

Северной Азии. В пределах АСГО расположена лишь незначительная западная часть их ареала. По некоторым данным эти сообщества распространены восточнее Енисея, в полосе ерниковых тундр [22]. На территории Тувы кашкаровые тундры заходят со стороны севера. В северо-восточной, восточной Туве (хребты Академика Обручева, Тумат-Тайга и Улан-Тайга) они продолжают играть ландшафтообразующую роль и приурочены к склонам северо-западных, северных экспозиций, либо распространены по их выровненным вершинам. С продвижением на юг Тувы ценотическая роль *Rh. aureum* снижается, а в центральной части нагорья Сангилен полностью исчезает. В исследованных хребтах сообщества с доминированием *Rh. aureum* сформированы на каменистых почвах, занимают слабовыпуклые элементы рельефа, часто по крутым каменистым склонам в нижней и средней частях горно-тундрового пояса. В напочвенном покрове из лишайников встречаются *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria islandica*, из мхов – *Polytrichum strictum*, *P. commune*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*. Запасы НФМ сообществ составляют 1463,7 г/м² (таблица), из них на долю лишайников приходится 18,8%, мхов – 25,4%. Общий запас фитомассы колеблется от 1552,4 до 2912,7 г/м² (в среднем 2232,6 г/м²).

Географический ареал сообществ с доминированием *Rh. adamsii* связан с высокогорьями горных систем Северной Азии [25]. Имеются данные о наличии адамсоворододендровых сообществ в высокогорьях Восточного Саяна [26]. На нагорье Сангилен (верховье р. Балыктыг-Хем, хр. Аршан Дабаны-Нуру в районе южного водно-минерального источника (аржаана) «Тарыс» эти сообщества находятся на западной границе ареала. Они приурочены к хорошо прогреваемым склонам южной и западной экспозиций нагорья Сангилен и встречаются в пределах нижней части высокогорного пояса на известняках и других субстратах, обогащенных известью с достаточным количеством мелкозема. Почва горнотундровая дерновая мелкощепнистая, иногда примитивная мелкощепнистая со слабо развитым гумусовым горизонтом. Площадь данных сообществ достигает 4000 м², около 10-15%, местами до 30% почвы заняты выходами карбонатных пород [25]. В мохово-лишайниковом покрове произрастают *C. stellaris*, *C. rangiferina*, *C. cornuta*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *C. macroceras*, *C. turgida*, *Cetraria islandica* (проективное покрытие – 35%), а также *Flavocetraria cucullata*, *Stereocaulon incrustatum*, *Rhizoplaca melanophthalma*, *Xanthoparmelia somloensis*, а на ветках кустарников – *Vulpicida pinastri*, *Tuckermannopsis sepincola*, *Hypogymnia physodes*, *Evernia mesomorpha*. Из мхов с проективным покрытием до 5% встречаются *Rhytidium rugosum*, *Dicranum sp.* В этих сообществах фитомассу составляют сосудистые растения (80%). На долю

лишайников приходится 127,8 (11,0%), мхов – ставляет 2077,9 г/м².
104,6 г/м² (9,0%) (таблица). Общий запас НФМ со-

Таблица. Участие лишайников и мхов в надземной фитомассе тундровых сообществ Тувы, в г/м² (вес воздушно-сухой)

Группа формаций	Формация	Фитоценоотические признаки	Лишайники	Мхи	Сосудистые растения	Фитомасса	Соотношение	Общий запас фитомассы
Кустарниковая	Ерниковая (<i>Betula rotundifolia</i>)	ОПП-100%, ВС - трехъярусная, СВН-25-30 видов 100 м ² , ВР-60-80 см	156,0 (10,7)	243,2 (16,7)	1055,8 (72,6)	1455,0 (100)	1:2,6	2283,4 (100)
	Золотисторододендровая (<i>Rhododendron aureum</i>)	ОПП-80-100%, ВС - двухъярусная, СВН-9 видов 100 м ² , ВР-23-30 см	275,9 (18,8)	372,4 (25,4)	815,4 (55,7)	1463,7 (100)	1:1,2	2232,6 (100)
	Адамсоворододендровая (<i>Rhododendron adamsii</i>)	ОПП-80-95%, ВС - двухъярусная, СВН-20-25 видов 100 м ² , ВР-65-70 см	127,8 (11,0)	104,6 (9,0)	925,3 (80,0)	1157,7 (100)	1:4	2077,9 (100)
	Гривастокарагановая (<i>Caragana jubata</i>)	ОПП-100%, ВС - трехъярусная, СВН-15-25 видов 100 м ² , ВР-55-60 см	61,4 (4,0)	20,3 (1,3)	1458,6 (94,7)	1540,3 (100)	1:17,8	2418,3 (100)
	В среднем		155,2 (11,1)	185,1 (13,2)	1063,8 (75,7)	1404,1 (100)	1:3,1	2252,9 (100)
Кустарничковая	Дриадовая (<i>Dryas oxycodonta</i>)	ОПП-40-90%, ВС - двухъярусная, СВН-18-30 видов 100 м ² , ВР-4-35 см	87,2 (23,6)	12,7 (3,4)	269,4 (73,0)	369,3 (100)	1:2,6	490,8 (100)
	Шикшевая (<i>Empetrum nigrum</i>)	ОПП-65-100%, ВС - двухъярусная, СВН-12-25 видов 100 м ² , ВР-4-30 см	12,8 (1,6)	5,5 (0,7)	763,0 (97,6)	781,3 (100)	1:41,6	1261,4 (100)
	В среднем		50,0 (8,7)	9,1 (1,6)	516,2 (89,7)	575,3 (100)	1:9,7	876,1 (100)
Травяная	Овсяницева (<i>Festuca ovina subsp. sphagnicola</i>)	ОПП-60-90%, ВС - одноярусная, СВН - 20 видов 100 м ² , ВР-20 см	19,3 (5,6)	133,0 (38,9)	189,8 (55,5)	342,1 (100)	1:1,2	394,2 (100)
	Кобрезиевая (<i>Kobresia myosuroides</i>)	ОПП-70-90%, ВС - одноярусная, СВН-24 видов 100 м ² , ВР-7 см	11,6 (3,7)	146,8 (47,4)	151,0 (48,8)	309,4 (100)	1:1	347,1 (100)
	В среднем		15,4 (4,7)	139,9 (42,9)	170,4 (52,3)	325,7 (100)	1:1	370,6 (100)
Лишайниковая	Алекториевая (<i>Alectoria ochroleuca</i>)	ОПП-30-80%, ВС - одноярусная, СВН - 10 видов 100 м ² , ВР-16 см	367,0 (74,1)	1,0 (0,2)	127,0 (25,6)	495,0 (100)	2,8:1	688,0 (100)
	Цетрариевая (<i>Cetraria islandica, C. ericetorum</i>)	ОПП-100%, ВС - однодвухъярусная, СВН-6 видов 100 м ² , ВР-3-35 см	951,8 (93,7)	14,4 (1,4)	49,8 (4,9)	1016,0 (100)	19,4:1	1076,2 (100)
	Кладониевая (<i>Cladonia stellaris, C. macroceras, C. pyxidata...</i>)	ОПП-70-95%, ВС - одноярусная, СВН - 8-12 видов 100 м ² , ВР-14 см	562,2 (69,4)	55,2 (6,8)	192,0 (23,7)	809,4 (100)	3,2:1	1128,8 (100)
	В среднем		627,0 (81,0)	23,5 (3,0)	122,9 (15,9)	773,4 (100)	5,3:1	964,2 (100)

Примечание: ОПП – общее проективное покрытие, ВС – вертикальная структура, СВН – средняя видовая насыщенность, ВР – высота растений, фитомасса растений в г/м², в скобках – доля участия в надземной фитомассе в %, соотношение – суммарное отношение лишайников и мхов к сосудистым растениям.

Сообщества с *C. jubata* (гривастокарагановые), реликта третичного периода с общеазиатским ареалом, распространены в Бурятии, Якутии, Хабаровском крае, Китае, Монголии и Туве [25]. В лесном поясе представленные ценозы предпочитают скалистые, галечные берега горных рек, в горно-

тундровом поясе – щебнисто-карбонатные пологие вершины и склоны горных хребтов. Гривастокарагановые ценозы с примесью *Rh. adamsii* изучали там же, где адамсоворододендровые сообщества. Здесь почва горнотундровая перегнойная. В напочвенном покрове мхи и лишайники присутствуют

мозаично. Обнаружены *C. ruxidata*, *C. amaurocraea*, *C. verticillata*, *C. stellaris*, *C. rangiferina*, *C. cornuta*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *C. macroceras*, *C. deformis*, *C. cariosa*, *C. turgida*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *Evernia perfragilis*, из мхов – *Rhytidium rugosum*, *Dicranum sp.*, *Pleurozium schreberi*, *Stereodon procerrimus*. Запасы фитомассы лишайников и мхов незначительны. В южном аржаане «Тарыс» и верховье р. Балыктыг-Хем нагорья Сангилен общий запас НФМ составляет 2000 – 3806,2 г/м² соответственно (в среднем – 2418,3 г/м²).

Сообщества кустарничковой группы формаций приурочены к щебнистым местообитаниям, по выровненным водоразделам, наветренным склонам. Характерными представителями являются простратные с доминированием *Dryas oxyodonta* (дриадовые) и гемипростратные – *Empetrum nigrum* (шикшевые) формации. Простратность арктовысокогорных растений рассматривают как адаптацию к экстремальным условиям среды [22].

Ценозы с преобладанием крио- и гемиксерофита – *D. oxyodonta*, эндемика Алтае-Саянской горной области (2200-2600 м н.у.м.), являются неотъемлемым элементом высокогорной растительности Тувы. Дриадовые сообщества приурочены к выровненным вершинам, верхним частям склонов крутизной 15-25°, северной, северо-западной, северо-восточной и южной экспозиций гор. Из лишайников (проективное покрытие в среднем составляет 20%) обильно произрастают *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Flavocetraria nivalis*, *Thamnia vermicularis*, а виды *Flavocetraria cucullata*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *C. macroceras*, *C. stellaris*, *C. uncialis*, *Cetraria islandica*, *C. ericetorum*, *Nephromopsis komarovii*, *Vulpicida tilesii*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria nitidula*, *Parmelia omphalodes* встречаются незначительно, их запасы фитомасс не превышают 23,6% (таблица). Локально, у оснований сосудистых растений и под лишайниками, встречаются интересные представители, такие как *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*, *Dicranum scoparium*, *Sanionia uncinata*, *Plagiothecium denticulatum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Hylocomium splendens*, *Grimmia longirostris*, роль которых в структуре фитомассы невелика (3,4%). В дриадовых сообществах общий запас НФМ варьирует от 275,5 до 933,1 г/м² (в среднем 490,8 г/м²).

Сообщества с доминированием *Empetrum nigrum*, в отличие от дриадовых тундр, встречаются не везде и распространены в основном в гумидных высокогорьях АСГО [22]. Данные ценозы формируются (высота 1900-2300 м н.у.м.) в условиях средней и частично верхней полосах горно-тундрового пояса, где приурочены к склонам южной, западной и северной экспозиций (крутизна 10-15°) массива Монгун-Тайга, хр. Восточного и Западного Танну-Ола, Академика Обручева и Тумат-Тайга. Арктовысокогорный вечнозеленый геми-

простратный кустарничек *E. nigrum*, в зависимости от нанорельефа, произрастает пятнами на горно-тундровых светлых слабогумусированных реде дерновых среднесуглинистых почвах. В образуемых им сообществах, проективное покрытие споровых растений незначительно. В напочвенном покрове изредка встречаются следующие представители лишайников и мхов: *Alectoria ochroleuca*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *C. arbuscula ssp. mitis*, *C. amaurocraea*, *C. cariosa*, *C. macroceras*, *C. gracilis*, *C. portentosa*, *Thamnia vermicularis*, *Cetraria ericetorum*, *Flavocetraria nivalis*, *Nephromopsis komarovii*, *Vulpicida tilesii*, *Alloctraria stracheyi*, *Ochrolechia frigida*, *Evernia perfragilis*, *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum rubellum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *P. strictum*. Их запасы фитомасс незначительны. Общая НФМ ценоза составляет 391,9-1256,3 г/м² (в среднем 1261,4 г/м²).

Сообщества травяной группы формаций являются одними из основных в структуре высокогорной растительности южной части Тувы, на севере же встречаются фрагментарно или крайне редко и только по южным сухим, хорошо прогреваемым склонам со сформированными почвами [23]. Места обитания травяных ценозов связаны с пологими склонами, вершинами и выровненными водоразделами верхней полосы горно-тундрового пояса. Травяные тундры в зависимости от снежного покрова, степени промерзания почвы представлены овсяницевыми с доминированием *Festuca ovina subsp. sphagnicola* и кобрезиевыми с *Kobresia myosuroides* формациями. В Туве общая их площадь составляет 302,8 тыс. га. В литературе овсяницевые и кобрезиевые тундры отнесены к криогемиксерофильному и криогигрофильному рядам растительности соответственно [22]. Несмотря на их приуроченность к разным условиям среды, отмечается активное участие лишайников и мхов в структуре НФМ. Овсяницевые и кобрезиевые тундры изучены на массиве Монгун-Майга, хр. Цаган-Шибэту и Западный Танну-Ола.

Ценозы с преобладанием *F. ovina subsp. sphagnicola* нами зарегистрированы (высота 2005-2491 м н.у.м.) на склонах гор различной экспозиции и крутизны (4-15°). Чаше эти тундры формируются над горно-тундровыми дерновыми среднесуглинистыми почвами с щебнистостью не более 5-15%. В напочвенном покрове незначительно присутствуют следующие лишайники: *Evernia perfragilis*, *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. macroceras*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, а также мхи *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *Rhytidadelphus triquetrus*, *Rhytidium rugosum*, *Racomitrium lanuginosum*, их запасы составляют 19,3 и 133,0 г/м² соответственно. НФМ ценоза колеблется от 172,3 до 616,0 г/м² (в среднем 342,1 г/м²), общий его запас не превышает 394,2 г/м².

Сообщества с господством голарктического арктовысокогорного вида *K. myosuroides* формируются в пределах высот от 2350 до 2500 м н.у.м., где занимают пологие, куполообразные вершины, выровненные водоразделы с маломощным снежным покровом в зимний период. Мы наблюдали некоторую независимость этих ценозов от экспозиции склонов, и в зависимости от нанорельефа, они тесно соседствуют с дриадовыми тундрами, хотя для первых характерны увлажненные местообитания, высокое проективное покрытие растительности и значительное видовое ее разнообразие. На почве обычны виды *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Dactylina madreporiformis*, *Xanthoparmelia camchadalis*, *Cetraria steppae*, *Physconia muscigena*, а под ними обнаруживаются широко распространенные мхи, такие как *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* и *Syntrichia norvegica*. В растительном покрове кобрезиевых ценозов господствующей является травяная жизненная форма. Именно поэтому общий запас НФМ невелик и колеблется от 189,5 до 648,3 г/м² (в среднем 347,0 г/м²), из них доля участия мхов составляет 47,4%. На фоне развития последних роль лишайников в структуре фитомассы снижается.

Лишайниковая группа формаций представлена алекториевыми (*Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*), кладониевыми (виды рода *Cladonia*) и цетрариевыми (*Cetraria islandica*, *C. ericetorum*, *C. laevigata*) сообществами, играющими ландшафтообразующую роль в горно-тундровом поясе Тувы. Их общая площадь по республике составляет 610, 2 тыс. га. Характерными местами произрастания этих видов являются подветренные склоны и плоские вершины водораздельных хребтов [23]. Особенности их местообитания в зимний период не позволяют накоплению снегового покрова, в результате чего в почвах наблюдается поверхностное промерзание. В летний период обводненность лишайниковых тундр умеренная, что связано с хорошим почвенным дренажем.

Алекториевые тундры (высота 2080-2400 м н.у.м.) небольшими участками встречаются по выровненным вершинам и южным склонам крутизной 2-(15)-20°. Почвы щебнистые, плохо сформированные, с выходом коренных пород. Зимой развит снеговой покров средней мощности. Доминирует арктоальпийский вид *A. ochroleuca*, его проективное покрытие 45-50%. Изредка встречаются *A. nigricans*, *C. amaurocraea*, *C. uncialis*, *C. arbuscula* ssp. *arbuscula*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*. На выходах горных пород и крупной щебенке обнаруживаются накипные лишайники. Высшие сосудистые растения представлены одиночными экземплярами или пятнами и сомкнутого яруса не образуют. В напочвенном покрове изредка встречаются *Racomitrium lanuginosum*, *Dicranum acutifolium*, *D. brevifolium*, *Hylocomium splendens*. В алекториевых ценозах НФМ со-

ставляет 495,0 г/м², из них на долю лишайников приходится 74,1%, мхов – 0,2% (таблица). Их общий запас фитомассы не превышает 688,0 г/м².

Цетрариевые тундры (высота 2170 м н.у.м.) приурочены к пологим верхним частям склонов и платообразным вершинам гор со сформированным почвенным покровом. Их широкое распространение наблюдается в верховьях рек Унжей и Дерзиг хр. Академика Обручева и г. Улин-Хан северо-восточной части нагорья Сангилен. В зимний период местообитания цетрариевых ценозов характеризуются наличием снегового покрова, защищающего от промерзания, а в летний период испытывают холодное подпочвенное увлажнение от снежников. В этой связи высшие растения представлены единичными экземплярами и сомкнутого яруса не образуют. Почвы обычно горнотундровые перегнойные. Основу цетрариевых тундр создают бореальные виды – *Cetraria islandica*, *C. ericetorum* и *C. laevigata*, формирующие напочвенный ярус из мхов, изредка встречаются *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Dicranum flexicaule*, *D. scoparium*. В цетрариевых тундрах НФМ составляет 1016,0 г/м², из них на долю лишайников приходится 93,7%, мхов – 1,4%. В сообществах общий запас фитомассы достигает 1076,2 г/м².

Кладониевые тундры (высота 1930-2500 м н.у.м.) широко распространены по плоским вершинам хребтов, либо на склонах северной и северо-западной экспозиций. Формируются на горнотундровых светлых слабогумусированных или горнотундровых перегнойных почвах. В напочвенном ярусе доминирующую роль составляют *C. stellaris*, *C. macroceras*, *C. pyxidata*, *C. cornuta*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. uncialis*, *C. arbuscula* ssp. *arbuscula*, *C. arbuscula* ssp. *mitis*. Среди доминирующих видов в небольшом количестве, но постоянно присутствуют *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *Peltigera horisontalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon dactylophyllum*. В кладониевых тундрах высшие растения сомкнутого яруса не образуют, распределение по площади фитоценоза пятнистое, из мхов встречаются *Dicranum scoparium*, *D. spadicium*, *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*. В сообществах общий запас НФМ колеблется от 331,2 до 1832,8 г/м² (в среднем 1128,8 г/м²). Фитомасса составляет 809,4 г/м², участие лишайников в ней достигает 81,0%, мхов – 3,0%.

Таким образом, лишайники и мхи являются неотъемлемыми компонентами тундровых сообществ высокогорий Тувы. Анализ видового состава растений, слагающих тундровые сообщества, показывает, что в разных группах формаций встречаются одни и те же виды лишайников и мхов, однако меняется их количественное соотношение относительно друг друга. Поэтому их вертикальное распределение по высотным профилям горных хреб-

тов Тувы имеет более равномерный характер, чем распределение видов высших сосудистых растений.

Детальный анализ общего запаса НФМ (с учетом мортмассы) тундровых сообществ показывает, что в сообществах кустарниковой группы формаций ее величина равняется $2077,9-2418,3 \text{ г/м}^2$. О подобных свойствах высокогорных сообществ не раз указывал В.П. Седелников (1988), что связано со стремлением растений сохранить устойчивую позицию в экстремальных условиях среды [22]. Приуроченность кустарниковых тундр к местам с высоким увлажнением способствует развитию лишайников и мхов, которые образуют сплошной и плотный напочвенный ярус с проективным покрытием не менее 100% и мощностью 15-20 см. Запасы НФМ лишайников и мхов составляют $61,4-275,9 \text{ г/м}^2$ (в среднем $155,2 \text{ г/м}^2$) и $20,3-372,4 \text{ г/м}^2$ (- 185,1) соответственно. Несмотря на мощное развитие мохово-лишайникового яруса, участие споровых в запасе НФМ составляет всего лишь 11,1 и 13,2%, что связано, в первую очередь, с увеличением до 60-80 см высоты травостоя сосудистых растений и усложнением вертикальной структуры сообществ. Соотношение споровых и сосудистых растений колеблется от 1,0:1,3 до 1,0:17,8 в среднем 1,0:3,1. В кустарниковых тундрах видно, что на величину запаса НФМ влияет вертикальная структура сообществ, направленная на максимальное использование ресурсов среды.

В кустарниковых сообществах сосудистые растения продолжают сохранять высокие показатели запасов фитомассы, их показатели варьируют от $269,4$ до $763,0 \text{ г/м}^2$ (в среднем $516,2 \text{ г/м}^2$) доля которых равняется 73,0-97,6% (- 89,7%) от НФМ. Например, в дриадовых тундрах среди споровых растений, несмотря на колебания проективного покрытия этих сообществ, довольно устойчивую позицию занимают лишайники, что составляет $87,2 \text{ г/м}^2$ (23,6% от НФМ), в то время как участие мхов снижается до $12,7 \text{ г/м}^2$ (3,4%), что в 6,8 раза меньше, чем фитомасса лишайников. В дриадовых ценозах заметно увеличивается доля участия лишайников в запасе фитомассы с юго-запада на северо-восток Тувы, что связано с нахождением отдельных исследованных хребтов в зоне перехвата атмосферных осадков. В запасе фитомассы дриадовых тундр по мере возрастания доли участия лишайников (до 39,5%) роль сосудистых растений снижается (100,0-56,8%). Между лишайниками и сосудистыми растениями выявлена прямая зависимость, где коэффициент корреляции равняется 0,89. В шикшевых тундрах участие лишайников и мхов в НФМ в разных частях Тувы различно.

Сообщества с доминированием *Empetrum nigrum*, по данным В.П. Седелникова [22], наиболее характерны для гумидных высокогорий Алтае-Саянской горной области. Тем не менее, в юго-западной Туве, в верховье р. Балыктыг-Хем (2300 м н.у.м.) массива Монгун-Тайга, где выпадает лесной пояс, обнаружены хорошо сформированные шик-

шевые тундры на светлой слабогумусированной почве. В ценозе высота плодоносящего монодоминанта *E. nigrum* достигает 30 см, доля участия в запасе НФМ составляет 45,9%, при этом роль лишайников и мхов менее заметна, что не превышает 0,9 и 0,0% соответственно. С продвижением на северо-восток Тувы (верховья р. Унжей и Дерзиг хр. Академика Обручева) доля участия лишайников и мхов НФМ увеличивается, что составляет 18,3 и 23,3% соответственно, при этом величина фитомассы доминанта также остается высокой (47,2 - 36,8%). В результате между сосудистыми и споровыми растениями тесная зависимость не обнаружена. Многолетние исследования позволяют сделать вывод о том, что сообщества с доминированием *E. nigrum*, несмотря на аридные климатические условия района исследования, имеют стабильные высокие показатели запаса НФМ (таблица), тогда как в шикшевых тундрах хр. Крыжина (Восточный Саян), где климат наиболее гумидный, величина этого запаса – $976,4 \text{ г/м}^2$ (с учетом мортмассы) [27]. Соотношение споровых с сосудистыми растениями в дриадовых и шикшевых тундрах составляет 1,0:2,6 и 1,0:41,6 соответственно (в среднем 1:9,7).

В сообществах травяной группы формаций, несмотря на высокое проективное покрытие и немалую видовую насыщенность сосудистыми растениями, соотношение последних с лишайниками и мхами равняется 1,0:1,0-1,0:1,2. Можно предположить, что приуроченность овсяницевого и кобрезиевого сообществ к местообитаниям с наиболее экстремальными климатическими условиями способствует выпадению кустарников, кустарничков и соответственно сужению вертикальной структуры сообществ, что влияет на снижение запасов НФМ сосудистых растений. Несмотря на отнесение овсяницевого и кобрезиевого тундр в разные эколого-исторические ряды растительности [22], участие лишайников и мхов в запасе фитомассы практически одинаково. Среди споровых растений участие мхов в запасе НФМ травяных ценозов значительно, что составляет 38,9-47,4%. Очевидно, это связано с наличием надмерзлотной верховодки, способствующей насыщению поверхностного горизонта почвы влагой в первой и второй половинах вегетационного периода. Своего наибольшего развития, как отмечает А.А. Тишков, мхи достигают в местах более высокой влажности [28]. Довольно интересным является соотношение самих споровых растений. Лишайники и мхи обычно располагаются таким образом, что мхи находят укромное место под лишайниками и у основания доминирующих злаков и осок, соответственно и, расхождения в проективном покрытии незначительны, иногда даже у мхов меньше. Кроме того, у лишайников видовое разнообразие намного больше, чем у мхов, и, тем не менее, участие лишайников в запасе НФМ в пересчете на единицу площади в 6,8-12,6 (в среднем 9) раза меньше, чем у мхов. Видимо, в условиях высокогорий Тувы лишайники более подвержены к посто-

янной ветровой деятельности вследствие чего сильно пересыхают в дневные часы, в этом режиме обитания мхи находятся в более защищенных условиях, имеется некоторая стабильность в водном режиме. Кроме того, большое значение в водообеспеченности у мхов имеет не только их занимаемая позиция в сообществах, но и как отмечает З.С. Игумнова [29] их форма роста, т.к. у плотных подушек и дерновин по данным Буха (1945 г.) испарение в 25 раз меньше, чем у отдельных растений.

Преобладание лишайников в сообществах лишайниковой группы формаций является следствием приуроченности их к местам с грубым механическим составом почв, где под действием холода и дождей наблюдается интенсивное ее выщелачивание. Несмотря на медленный рост лишайников и мхов, их мощность в зависимости от нанорельефа может достигать 10-13 см, что способствует увеличению их НФМ. В сообществах лишайниковой группы формаций запасы НФМ лишайников и мхов в сумме больше в 2,8-19,4 (в среднем 5,3) раза, чем запасы фитомассы сосудистых растений. Несмотря на доминирование лишайников в запасе НФМ, эдификаторами, как отмечает В.Г. Онопченко [30], будут являться сосудистые растения. Именно травяно-кустарничковый ярус определяет не только структуру лишайниковых ценозов, но и образует каркас, защищающий их от разноса ветром [30]. В пределах ценозов лишайниковой группы формаций участие лишайников и мхов в запасе НФМ различно. Например, в цетрариевых формациях их участие в запасе НФМ достигает 966,2 г/м² (95,1%) при этом роль сосудистых растений снижена до 4,9% и видно, что по мере увеличения запасов НФМ сосудистых растений наблюдается снижение НФМ лишайников. В лишайниковых сообществах выявлена прямая зависимость между проективным покрытием сосудистых растений и НФМ лишайников, коэффициент корреляции составляет 0,95.

В целом, общий запас надземной фитомассы тундровых сообществ колеблется от 347,1 до 2418,3 г/м². От кустарниковой до травяной групп формаций наблюдается снижение общего запаса надземной фитомассы. В пределах сообществ величина запаса фитомассы остается стабильной. Несмотря на экстремальные условия среды, фитомасса тундровых сообществ составляет 60-80% от общего его запаса (с учетом мортмассы). Анализ фракционного состава надземной фитомассы подтверждает об активном участии лишайников и мхов. В формациях доля участия лишайников в запасе надземной фитомассы варьирует в пределах от 1,6 до 93,7%, в группах формаций – от 4,7 до 81,0%. Увеличение роли лишайников в запасе фитомассы наблюдается в ряду групп формаций: травяная (4,7%) – кустарничковая (8,7) – кустарниковая (11,1) – лишайниковая (81,0). В тундровых формациях относительно сосудистых растений участие мхов колеблется от 0,2 до 47,4%, в группах

формаций от 1,6 до 42,9%. Мхи характеризуются следующим рядом: кустарничковая (1,6%) – лишайниковая (3,0) – кустарниковая (13,2) – травяная (42,9). Активное участие мхов в травяных сообществах связано с высокой влажностью их местообитания. В обоих вышеуказанных рядах из кустарниковых выбивается адамоворододендровая и особенно гривастокарагановая формации, в которых участие лишайников и мхов в запасе надземной фитомассы практически незначительно, что, видимо, можно связать с особым направлением развития их флороценогенеза в аридных высокогорьях. Соотношение лишайников и мхов с сосудистыми растениями колеблется в пределах 5,3:1,0-1,0:9,7 от лишайниковой до кустарниковой групп формаций. В травяной группе формаций соотношение споровых растений с сосудистыми составляет 1,0:1,0. Участие лишайников и мхов в запасе надземной фитомассы кустарниковых и кустарничковых сообществ зависит в большей степени от вертикальной структуры и высоты травостоя, в то время как травяных и лишайниковых – от проективного покрытия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Седельникова Н.В.* Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск: Наука сиб. отд-ние, 1985.
2. *Седельникова Н.В.* Разнообразие лишайников Восточного Танну-Ола и особенности его лихенофлоры // Сибирский экологический журнал. 2. 1998.
3. *Седельникова Н.В.* Разнообразие лишайниковой флоры Тувы // Растительный мир азиатской России. № 3, 2011.
4. *Седельникова Н.В.* Геоботаническая характеристика ерниковых Тундр Западной части нагорья Сангилен / Н.В. Седельникова, В.П. Седельников // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука, 1982.
5. *Седельников В.П.* Высокогорная растительность нагорья Сангилен (Тувинская АССР) // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 3.
6. *Отнюкова Т.Н.* Материалы к флоре листостебельных мхов Тоджинской котловины (Республика Тыва, Южная Сибирь) // Агрот. № 12, 2003.
7. *Юрцев Б.А.* Флора Сунгар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968.
8. *Бардунов Л.В.* Основные черты высокогорных моховых флор Южной Сибири // Флора и растительность высокогорий. Новосибирск: Наука, 1979.
9. *Ершова Е.А.* Естественные кормовые угодья // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука. 1985.
10. *Седельников В.П.* Продуктивность высокогорных сообществ Алтае-Саянской горной области // География и природ. ресурсы, 1985 а. № 1.
11. *Самбыла Ч.Н.* Запасы надземной фитомассы лишайниковых сообществ Тывы и их рациональное использование // Сибирский экол. журн. 2007. № 2.
12. *Зибзеев Е.Г.* Ценогическая характеристика и продуктивность надземной фитомассы тундровых сообществ хребта Академика Обручева / Е.Г. Зибзеев, Ч.Н. Самбыла // Растительные ресурсы, 2007. Вып 1. С. 18-29.
13. *Полевая геоботаника.* М.-Л.: Наука, 1972. Т.4.

14. Родин Л.Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара / Л.Е. Родин, Н.И. Базилевич. М.; Л., 1965.
15. Определитель лишайников России. СПб., 1996. Вып. 6.
16. Определитель лишайников России. СПб., 1998. Вып. 7.
17. Ignatov M.C., Afonina O.M. (eds.) Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa*. 1992. V. 1. № 1-2.
18. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995.
19. Тихомиров Б.А. Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики // *Бот. журн.* 1957. Т. 42, № 11.
20. Александрова В.Д. Опыт определения надземной и подземной массы растительности в арктической тундре // *Бот. журн.* 1958. Т. 43. № 12.
21. Родин Л.Е. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах / Л.Е. Родин, Н.П. Ремезов, Н.И. Базилевич. Л., 1968.
22. Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988.
23. Седельников В.П. Растительность Высокогорий // *Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР*. Новосибирск: Наука. 1985б.
24. Куминова А.В. Природные факторы, определяющие структуру растительного покрова // *Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР*. Новосибирск: Наука, 1985.
25. Зеленая книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск, 1996.
26. Мальшев Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965.
27. Зибзеев Е.Г., Самбыла Ч.Н. Структура фитомассы высокогорных сообществ гумидных высокогорий Восточного Саяна (на примере хр. Крыжина) // *Сибирский экологический журнал*. 2011. № 3. С. 395-403.
28. Тишков А.А. К методике определения биомассы мхов // *Бюллетень м. о-ва исп. природы, отд. биол.* 1978. Т. 83 (1). С. 111-117.
29. Изумнова З.С., Шамурин В.Ф. Водный режим лишайников и мхов в тундровых сообществах // *Ботан. журнал*. 1965. Т. 50. № 5. С. 702-709.
30. Онинченко В.Г. Структура, фитомасса и продуктивность альпийских лишайниковых пустошей // *Бюл. моск. об-ва испытателей природы, отд. биол.* 1985. Т. 90. Вып. 1. С. 59-65.

PARTICIPATION OF LICHENS AND MOSSES IN THE EPITERRANEAN PHYTOMASS RESERVES OF ALPINE TUNDRA COMMUNITIES OF HIGH MOUNTAIN AREAS OF TUVA

© 2014 Ch.N. Sambyla

Participation of fruticose lichens and leafy mosses in the phytomass reserves is estimated in tundra communities of Tuva. Lichens participation percentage in the phytomass reserves varies from 1.6 to 93.7% in the formations; it varies from 4.7 to 81.0% in the formation groups, mosses – from 0.2 to 47.4% and from 1.6 to 42.9%, respectively. Proportion between lichens and mosses with vascular plants is 5,3:1-1:9,7.

Key words: lichens, mosses, phytomass, tundra, high mountain area, Tuva