

УДК 581.52 (571.52)

## СТРУКТУРА НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ДРИАДОВЫХ ТУНДР ВЫСОКОГОРИЙ ТУВЫ

© 2015 Ч.Н. Самбыла

Убсунурский международный центр биосферных исследований  
Республики Тыва и СО РАН

Статья поступила 24.03.2015

Общий запас надземной фитомассы (с учетом мортмассы) дриадовых тундр высокогорий Тувы варьирует от 225,6 до 864,8 г/м<sup>2</sup> (абсолютно-сухой вес), в том числе фитомасса составляет 189,7-707,4 г/м<sup>2</sup>, мортмасса - 22,7-431,7 г/м<sup>2</sup>. В структуре фитомассы преобладает кустарничковая фракция, ее величина варьирует от 89,5 до 376,1 г/м<sup>2</sup> (в среднем 194,2 г/м<sup>2</sup>). Наименьшие запасы НФМ не превышающие 300,0 г/м<sup>2</sup> и кустарничковой фракции (118,4-186,9 г/м<sup>2</sup>) наблюдаются в дриадовых сообществах, приуроченных к вершинам хребтов и нагорий.

*Ключевые слова:* дриадовые тундры, фракционный состав, фитомасса, мортмасса, высокогорный пояс, Республика Тыва.

### ВЕДЕНИЕ

Дриадовые тундры – неотъемлемый элемент высокогорного пояса Тувы и Алтае-Саянской горной области в целом [28, 14]. В Тыве общая площадь дриадовых ценозов составляет 55,3 тыс. га [27]. Они используются в качестве круглогодичных пастбищных угодий для домашних и диких животных, а также имеют важное водоохранное и противозрозионное значение.

В Тыве флороценологические исследования дриадовых тундр в разные годы проводились многими известными отечественными учеными [32, 33, 7, 5, 26, 29, 36, 10]. Однако работ по изучению продуктивности и запаса фитомассы высокогорных сообществ не так много [11, 13, 23, 24], а целенаправленные исследования по выявлению структуры надземной фитомассы в дриадовых тундрах вовсе отсутствуют.

Целью настоящего исследования является анализ структуры надземной фитомассы дриадовых тундр высокогорных районов Республики Тыва.

### ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Тыва расположена в центре Азиатского материка между 49°45' и 53°46' с.ш. и 88°49' и 98°56' в.д. и охватывает бассейн верхнего течения Енисея, правых притоков р. Тес-Хема. Занимаемая ею территория входит в пределы обширной Алтае-Саянской складчатой области, простираясь с запада на восток более 700 км и с севера на юг до 380-480 км [3]. Ее общая площадь составляет около 170 тыс. км<sup>2</sup>.

Граница Тувы на западе, севере и востоке проходит по водораздельным хребтам Западного и Восточного Саяна. На юге граница протягивается по приподнятым равнинам и возвышенностям Прихубсугулья и Хангайской горной страны. Граница с Алтаем проходит по хребтам Чихачева и Шашпальский. Хребты Цаган-Шибэту, Танну-Ола, нагорье Сангилен являются частью мирового водораздела между бассейном Ледовитого океана и бессточной областью Центральной Азии (рис. 1).

В Тыве сложная система горных хребтов и нагорий занимают до 82% ее площади [6, 8]. Общая площадь высокогорного пояса составляет 3993.0 тыс. га и четко выражен с высоты свыше 2000 м н.у.м. [27].

Гидротермический режим высокогорий определяется географическим положением исследуемого региона в центре Азии, на границе двух природных зон Северного полушария – бореальной гумидной и степной аридной, а также особенностями орографии внутренних горных систем [17]. На территории массива Монгун-Тайга (2300-3000 м н.у.м.), на наветренных склонах годовая сумма осадков варьирует в диапазоне от 300 до 500 мм, в зоне орографической тени не превышает 160 мм [16]. В высокогорном поясе хр. Восточный Танну-Ола выпадает максимальное среднегодовое количество осадков 380-450 мм, южный макросклон хребта находится в дождевой тени и отличается сухостью [1]. На хр. Академика Обручева по метеонаблюдениям станции Сарыг-Сеп (706 м н.у.м.) на высоте до 2200 м н.у.м., по данным Н.П. Поликарпова и соавт. (1986) годовое количество осадков составляет 480-600 мм [21]. Термический режим высокогорий характеризуется преобладанием отрицательных температур над положительными. Продолжительность безморозного периода составляет 90-116 суток, вегетационного – 150-60 суток, число дней с температурой ниже нуля – 182 [21]. Наиболее

Самбыла Чойган Николаевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник.  
E-mail: choigansam@mail.ru

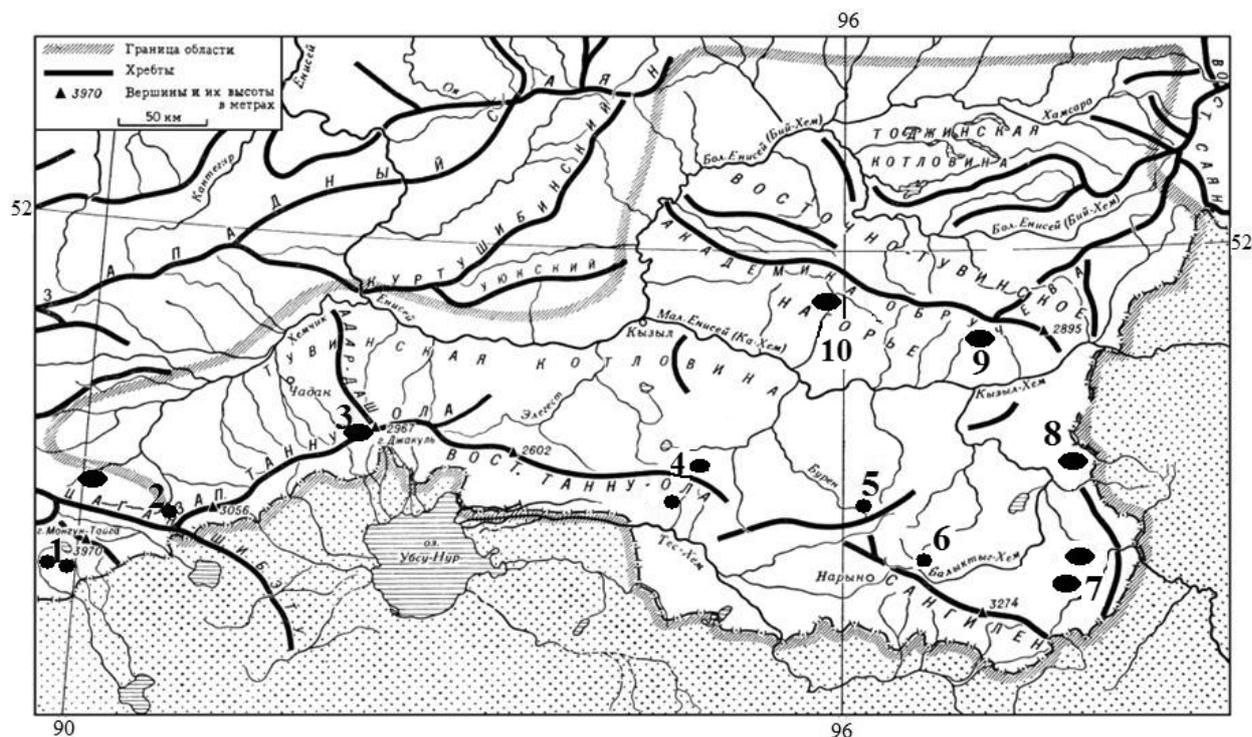


Рис. 1. Карта-схема района исследования:

1 – массив Монгун-Тайга; 2 – хр. Цаган-Шибэту; 3 – хр. Западный Танну-Ола; 4 – хр. Восточный Танну-Ола; 5 – хр. Хорумнуг-Тайга; нагорье Сангилен; 6 – верховье р. Балыктыг-Хем; 7 – хр. Аршан Дабаны-Нуру; 8 – хр. Улан-Тайга, верховье р. Улин-Хан; хр. Академика Обручева; 9 – верховье р. Унжей; 10 – верховье р. Дерзиг. Овалом отмечены участки работ

подробно климат Тувы охарактеризован в работе Н.В. Ефимцева (1957), Н.П. Бахтина (1968) и В.П. Филимонова (1969) [12, 4, 35].

Орографические и климатические особенности Тувы способствуют формированию тундровой растительности, занимающей 55,2% от площади высокогорий [27].

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исходным материалом послужили собственные данные автора, полученные с 2002 по 2013 гг. во время комплексных экспедиций, организованные сотрудниками кафедры экологии и зоологии Тувинского государственного университета, сибирского зоологического музея Института систематики и экологии животных СО РАН и лаборатории экологии и геоботаники Центрального сибирского ботанического сада СО РАН [24]. Провели анализ структуры надземной фитомассы 17 сообществ с доминированием *Dryas oxyodonta*, в различных горных районах Тувы (рис. 1). Для выделенных ключевых участков выполнялись геоботанические описания по стандартной методике [20], на каждом из которых брались укосы с площадок размером 0,25 м<sup>2</sup> в пятикратной повторности (всего 90 площадок). При определении надземной фитомассы (НФМ) и мортмассы (НММ) использовали методические подходы, разработанные В.Д. Александровой (1958), А.А. Тишковым (1978), Л.Е. Родиныным, Н.П. Ремезовым и Н.И. Базилевич (1968) [2, 34, 22].

НФМ разделили на кустарники, кустарнички, осоки, злаки, разнотравье, мхи и лишайники и рассматривали отдельно от НММ. При учете последней, использовали общую величину запаса надземной фитомассы. При определении НММ почвенные частицы и щебнистый материал отделяли при помощи сита размером 0,3 мм. Все фракции НФМ, в том числе и НММ высушивали до абсолютно-сухого состояния и взвешивали [15]. Полученные данные пересчитывались на площадь 1 м<sup>2</sup>. Названия растений приводили в соответствие со сводками: [18, 19, 32, 37], а сообществ – по массе доминирующего вида [33].

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность д.б.н. Н.В. Седельниковой, д.б.н. О.М. Афоной, к.б.н., О.Ю. Писаренко и к.б.н. И.А. Артемову за оказанную ценную методическую помощь в определении лишайников, мхов, а также злаков и осок.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В различных горных системах Тувы дриадовые тундры встречаются на высотах от 2200 до 2600 м н.у.м. Они приурочены к выровненным вершинам, верхним частям склонов крутизной 15-25°, северной, северо-западной, северо-восточной и южной экспозициям гор. Выявлялись запасы НФМ в осоково-дриадовой, осоково-можжевелово-дриадовой, кобрезиево-раз-

нотравно-дриадовой (массив Монгун-Тайга), овсяницево-ивово-дриадовой и кобрезиево-лишайниково-дриадовой (хр. Цаган-Шибэту), кобрезиево-овсяницево-дриадовой (хр. Западный Танну-Ола), кладониево-мохово-дриадовой (хр. Восточный Танну-Ола), кладониево-разнотравно-дриадовой (Хорумнуг-Тайга), мохово-кладониево-дриадовой (нагорье Сангилен, верховье р. Балыктыг-Хем), разнотравно-алекториево-дриадовой (нагорье Сангилен, хр. Аршан Дабаны-Нур), овсяницево-алекториево-дриадовой и ивово-кладониево-дриадовой (хр. Улан-Тайга, верховье р. Улин-Хан) и мохово-алекториево-дриадовой (хр. Академика Обручева, Тумат-Тайга) сообществах, развитых на горнотундровых дерновых, перегнойных или слабогумусированных сильно-щебнистых почвах.

**Осоково-дриадовые тундры** произрастают по пологим, выровненным вершинам, в условиях постоянных иссушающих ветров, а также

недостатка почвенной влаги. В зимнее время формируется маломощный снеговой покров, не предохраняющий землю от промерзания. Низкие температуры в сочетании с недостатком почвенной влаги приводят к образованию сухой мерзлоты. Подобные условия препятствуют развитию почвенного горизонта и способствуют накоплению мелкого щебнистого материала на поверхности субстрата, тем самым замедляя разрастание дриады и сопутствующих ей видов. В отечественной литературе данные сообщества часто описывались как каменистые дриадовые тундры [36, 1], представляющие собой начальный этап зарастания щебнистых субстратов.

**Осоково-дриадовые тундры** - ключевой участок МТ-3-03 (см. табл. 1, стлб. 1). Республика Тыва, Монгун-Тайгинский район, массив Монгун-Тайга, левый берег верховья реки (далее р.) Балыктыг-Хем, выровненная вершина, 2400 м н.у.м. Горный массив Монгун-Тайга

**Таблица 1.** Фракционный состав надземной фитомассы дриадовых тундр Тувы, г/м<sup>2</sup> (вес абсолютно-сухой)

| Фракция                         | Осоково-дриадовая |      | Осоково-можжевелово-дриадовая |      | Кобрезиево-разнотравно-дриадовая |      | Овсяницево-ивово-дриадовая |      | Кобрезиево-лишайниково-дриадовая |      |
|---------------------------------|-------------------|------|-------------------------------|------|----------------------------------|------|----------------------------|------|----------------------------------|------|
|                                 | МТ-3-03           |      | МТ-4-03                       |      | МТ-1-05, МТ-1-12                 |      | ЦШ-7-03                    |      | ЦШ-3-07                          |      |
|                                 | n=5               | %    | n=5                           | %    | n=10                             | %    | n=5                        | %    | n=5                              | %    |
| Фитомасса в том числе:          | 189,7±19,9        | 100  | 250,3±1,7                     | 100  | 288,5±17,5                       | 100  | 284,2±25,3                 | 100  | 249,6±7,5                        | 100  |
| Кустарники                      | 0,0±0,0           | 0,0  | 99,6±11,5                     | 39,8 | 0,0±0,0                          | 0,0  | 131,8±14,1                 | 46,4 | 0,0±0,0                          | 0,0  |
| Кустарнички                     | 186,9±20,2        | 98,5 | 137,9±12,9                    | 55,1 | 252,5±19,9                       | 87,5 | 146,0±12,2                 | 51,4 | 212,8±4,8                        | 85,2 |
| Злаки                           | 0,0±0,0           | 0,0  | 4,2±1,4                       | 1,7  | 1,9±0,6                          | 0,6  | 4,8±1,7                    | 1,6  | 6,4±0,7                          | 2,6  |
| Осоки                           | 2,8±0,7           | 1,4  | 6,2±0,8                       | 2,5  | 12,8±3,6                         | 4,4  | 0,0±0,0                    | 0,0  | 12,5±0,9                         | 5,0  |
| Разнотравье                     | 0,0±0,0           | 0,0  | 2,4±0,6                       | 0,9  | 20,7±4,2                         | 7,2  | 0,8±0,4                    | 0,3  | 0,5±0,1                          | 0,2  |
| Мхи                             | 0,0±0,0           | 0,0  | 0,0±0,0                       | 0,0  | 0,0±0,0                          | 0,0  | 0,0±0,0                    | 0,0  | 5,7±0,6                          | 2,3  |
| Лишайники                       | 0,0±0,0           | 0,0  | 0,0±0,0                       | 0,0  | 0,6±0,4                          | 0,2  | 0,8±0,3                    | 0,3  | 11,7±1,9                         | 4,7  |
| Мортмасса                       | 35,8±8,5          | 100  | 44,1±4,4                      | 100  | 96,9±19,0                        | 100  | 431,7±33,7                 | 100  | 107,8±5,1                        | 100  |
| Общий запас надземной фитомассы | 225,6±23,2        | 100  | 294,4±4,8                     | 100  | 385,4±27,9                       | 100  | 715,9±37,3                 | 100  | 357,4±11,5                       | 100  |

Прим.: n – выборка, ± - ошибка средней, % - доля от фитомассы

(50°16'46.4'с.ш., 90°07'12.4' в. д.) расположен в междуречье Мугура (с севера), Шара-Харагай (с востока и юго-востока) и Толайты (с запада), на востоке Алтая (рис. 1, примечание № 1). Почва горнотундровая светлая слабогумусированная, щебнистость – 60%. Самбыла Ч.Н., дата описания 11.07.2003.

Общее проективное покрытие (ОПП) осоково-дриадовых тундр составляет 40%, вертикальная структура сообществ одноярусная. Травяно-кустарничковый ярус не дифференцирован на подъярусы, его проективное покрытие (ПП) – 35-37%, высота не превышает 8 см. Основу растительного покрова составляет *Dryas oxycodonta*, на долю которой приходится от 35,0 до 98,5% от ОПП. Из травянистых растений изредка встречается *Carex ledebouriana* и *C. rupestris*. В сообществе общий запас НФМ составляет 225,6 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ и НММ – 189,7 и 35,8 г/м<sup>2</sup> соответственно (табл. 1). В структуре НФМ преобладает кустарничковая фракция (98,5%), участие остальных фракций существенной роли не играет.

**Осоково-можжевело-дриадовые тундры** - ключевой участок МТ-4-03 (см. табл. 1, стлб. 2). Республика Тыва, Монгун-Тайгинский район, массив Монгун-Тайга, левый берег верховья реки Балыктыг-Хем, выровненная вершина, 2500 м н.у.м., почва горнотундровая светлая слабогумусированная, щебнистость – 40-60%. Самбыла Ч.Н., дата описания 12.07.2003.

ОПП фитоценоза составляет 40-60%, вертикальная структура двухъярусная, высота – не более 20 см. ПП кустарничкового яруса – 5-10%. Травяно-кустарничковый ярус не дифференцирован на подъярусы. Его ПП – 35-50%. Мхи и лишайники не образуют сомкнутого яруса.

Осоково-можжевело-дриадовые фитоценозы формируются на участках, где присутствует крупнообломочный щебнистый материал, наблюдаются выходы горных пород и отдельные останцы. Особенности местообитания способствуют появлению кустарничкового яруса, образованный *Juniperus pseudosabina*, который ближе к крупным останцам получают мощное развитие. Тем не менее, в ценозах кустарники сомкнутого яруса не образуют. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Dryas oxycodonta*, изредка встречаются *Artemisia argyrophylla*, *Carex stenocarpa*, *Festuca ovina subsp. sphagnicola*, *Minuartia arctica*, *Potentilla nivea*, *Thalictrum alpinum*. Лишайники и мхи отсутствуют. В данных условиях общие запасы НФМ сообществ составляют 294,4 г/м<sup>2</sup>, НФМ – 250,3 г/м<sup>2</sup> (табл. 1). В составе НФМ доля участия кустарничковой (55,1%), кустарничковой (39,8) и травяной (злаки, осоки и разнотравье) (5,1) фракций существенна.

На наветренных склонах и в понижениях между гор верховья реки правый Мугур массива Монгун-Тайга, где наблюдается некоторое избыточное увлажнение, значительные площади

заняты *кобрезиево-разнотравно-дриадовыми тундрами*. Их общее проективное покрытие, в отличие от осоково-можжевело-дриадовых тундр, значительно выше, что связано с активным участием в формировании растительного покрова злаков, осок и разнотравья.

**Кобрезиево-разнотравно-дриадовые тундры** - ключевые участки МТ-1-05 (2468 м н.у.м., северо-восточный склон крутизной 34°, координаты: 50°18'с.ш., 90°13'в.д.), МТ-1-12 (2421 м н.у.м., северо-западный склон крутизной 12°, координаты: 50°19'29.9» с.ш., 90°11'53.2»в.д.) (см. табл. 1, стлб. 3). Республика Тыва, Монгун-Тайгинский район, массив Монгун-Тайга, левый берег верховья реки Мугур, почва горнотундровая дерновая, щебнистость – 10-15%. Самбыла Ч.Н., даты описания 04.07.2005 и 09.07.2012.

ОПП фитоценоза составляет 85-95%, вертикальная структура одноярусная, высота трав не превышает 15 см. Травяно-кустарничковый ярус представлен двумя подъярусами. Первый подъярус (ПП – от 5 до 15%) образуют *Aster alpinus*, *Bistorta vivipara*, *B. major*, *Vupleurum multinerve*, *Carex ensifolia*, *C. stenocarpa*, *Eritrichium villosum*, *Festuca ovina subsp. sphagnicola*, *F. kryloviana*, *F. valesiaca*, *Galium verum*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Avenula hookeri*, *Kobresia myosuroides*, *Lagotis integrifolia*, *Lloydia serotina*. Второй подъярус (ПП – 65-75%) формирует доминант сообщества - *Dryas oxycodonta*, изредка встречается *Salix turczaninowii*. В напочвенном покрове (ПП – не более 1%) произрастают *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Evernia terrestris*, *Dactylina madreporiformis*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria islandica*, *Cladonia pyxidata*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *C. uncialis*, *C. pocillum*, *C. stellaris*, *Alectoria ochroleuca* и *Thamnia vermicularis*. Общий запас НФМ кобрезиево-разнотравно-дриадовой тундры составляет 385,4 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ – 288,5 г/м<sup>2</sup> (табл. 1). В структуре НФМ ведущей является кустарничковая фракция (87,5%), заметна роль разнотравной (7,2) и осоковой (4,4) фракций.

**Овсяницево-ивово-дриадовые тундры** - ключевой участок ЦШ-7-03 (см. табл. 1, стлб. 4). Республика Тыва, Монгун-Тайгинский район, перевал Нарин-Даба хребта Цаган-Шибэту (координаты: 50°20'00'с.ш., 91°00'00'в. д.) - горный хребет на юго-западе Тувы, расположен между массивом Монгун-Тайга и хребтом Танну-Ола (рис. 1, примечание 2). 2600 м н.у.м., северный склон крутизной 5°, рельеф кочковатый с пятнами мелкой щебенки, почва горнотундровая перегнойная, щебнистость – 10-15%. Самбыла Ч.Н., дата описания 10.07.2003.

ОПП – 50-60%. Вертикальная структура двухъярусная, высота растений не превышает 20 см. Овсяницево-ивово-дриадовые ценозы произрастают на фоне высокогорной степи, приурочены к ложбинам гор, местам повышенного увлажнения. Верхний, кустарничковый ярус (ПП – 10 %) образует вид *Salix glauca*, который сом-

кнутого яруса не образует. Травяно-кустарничковый ярус не дифференцирован на подъяруса. Из кустарничков преобладает *Dryas oxodonta* (ПП – 45%), единично встречается *Festuca altaica*, *Carex stenocarpa*, *Potentilla algida* и *Viola altaica*. В напочвенном покрове не более 1% присутствуют *Cladonia rangiferina*, *C. stellaris*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*. Размещение сосудистых растений по участку равномерное. Общий запас НФМ овсяницево-ивово-дриадовой тундры составляет 715,9 г/м<sup>2</sup>, НФМ – 284,2 г/м<sup>2</sup> (табл. 1). В структуре НФМ заметно выделяются кустарничковая (51,4%), и кустарниковая (46,4) фракции, из трав – злаковая (1,6) фракция.

**Кобрезиево-лишайниково-дриадовые тундры** – ключевой участок ЦШ-3-07 (см. табл. 1, стлб. 5). Республика Тыва, Бай-Тайгинский район, хребет Цаган-Шибэту, верховье реки Шуй, 2500 м н.у.м., западный склон крутизной 3°, почва горнотундровая дерновая, щебнистость – 10-15%. Самбыла Ч.Н., дата описания 10.08.2007.

ОПП сообщества – 85%. Вертикальная структура двухъярусная, высота трав – 15-27 см. Травяно-кустарничковый ярус представлен двумя подъярусами. Первый подъярус образован (ПП – 1-15%) *Bistorta vivipara*, *B. major*, *Carex iljinii*, *C. stenocarpa*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Festuca ovina subsp. sphagnicola*, *F. kryloviana*, *Kobresia myosuroides*, *Lagotis integrifolia*, *Luzula sibirica*, *Patrinia sibirica*, *Potentilla nivea*, *Seseli condensatum*, *Thalictrum alpinum*. Второй, нижний подъярус представлен *Dryas oxodonta*, его ПП составляет 60-65%. В мохово-лишайниковом ярусе (ПП – 8%) доминируют виды рода *Flavocetraria*, такие как *F. cucullata*, *F. nivalis*, незначительно встречаются *Cetraria islandica*, *Peltigera aphthosa*, *Thamnia*

*vermicularis*, из мхов – *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum* и *Pleurozium schreberi*. В сообществе общий запас НФМ составляет 357,4 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ и НММ составляют 249,6 и 107,8 г/м<sup>2</sup> соответственно (табл. 1). Во фракционном составе НФМ доминирующими являются кустарничковая (85,2%), осоковая (5,0) фракции. Кроме того, заметна злаковая (2,6) и моховая (2,3) фракции.

**Кобрезиево-овсяницево-дриадовые тундры** – ключевые участки ЗТО-1-07 (2342 м н.у.м., выровненная вершина, координаты: 50°55'17.3»с.ш., 92°19'13.0»в.д.), ЗТО-4-12 (2312 м н.у.м., северо-западный склон крутизной 8-10°, координаты: 50°54'31.4»с.ш., 92°19'15.1»в.д.) (см. табл. 2, стлб. 1). Республика Тыва, Овурский район, хребет Западный Танну-Ола, верховье реки Улаатай. Почва горнотундровая дерновая, щебнистость – 15%. Самбыла Ч.Н., даты описания 12.08.2007 и 20.07.2012.

ОПП ценоза – 85%. Вертикальная структура одноярусная, высота трав не превышает 12 см. Травяно-кустарничковый ярус образован двумя подъярусами. Верхний подъярус (ПП – 20-40%) формируют содоминирующие виды, такие как *Festuca sphagnicola* и *Kobresia myosuroides*. Среди них единично встречаются *Bistorta vivipara*, *Campanula rotundifolia*, *Coeloglossum viride*, *Dianthus versicolor*, *Gentiana algida*, *Hierochloa alpina*, *Papaver pseudocanescens*, *Pedicularis oederi*, *Sagina saginoides*, *Saussurea schanginiana*, *Schulzia crinita* и *Silene chamarensis*. Нижний подъярус (ПП – 40-45%), представляет доминант сообщества *Dryas oxodonta*, среди которого единично произрастают *Androsace bungeana*, *Gentiana grandiflora*, *Empetrum nigrum*, *Minuartia arctica*, *M. biflora*, *M. verna*, *Thalictrum alpinum*, *Vaccinium vitis-idaea*. В напочвенном по-

**Таблица 2.** Фракционный состав надземной фитомассы дриадовых тундр Тувы, г/м<sup>2</sup> (вес абсолютно-сухой)

| Фракция                         | Кобрезиево-овсяницево-дриадовая |      | Кладониево-мохово-дриадовая |      | Кладониево-разнотравно-дриадовая |      | Мохово-кладониево-дриадовая |      |
|---------------------------------|---------------------------------|------|-----------------------------|------|----------------------------------|------|-----------------------------|------|
|                                 | ЗТО-1-07, ЗТО-4-12              |      | ВТО-1-02, ВТО-1-03          |      | У-3                              |      | БХ-9-13                     |      |
|                                 | n=10                            | %    | n=10                        | %    | n=5                              | %    | n=5                         | %    |
| Фитомасса в том числе:          | 246,0±3,6                       | 100  | 272,0±3,5                   | 100  | 406,8±12,5                       | 100  | 402,2±13,4                  | 100  |
| Кустарники                      | 0,0±0,0                         | 0,0  | 0,0±0,0                     | 0,0  | 21,1±1,0                         | 5,2  | 0,0±0,0                     | 0,0  |
| Кустарнички                     | 184,1±2,9                       | 74,8 | 216,4±3,1                   | 79,5 | 251,8±7,4                        | 61,8 | 228,2±7,3                   | 56,7 |
| Злаки                           | 11,1±1,0                        | 4,5  | 10,4±0,8                    | 3,8  | 4,7±0,2                          | 1,2  | 0,2±0,1                     | 0,1  |
| Осоки                           | 42,5±1,9                        | 17,3 | 5,9±2,8                     | 2,2  | 7,6±0,7                          | 2,0  | 0,1±0,0                     | 0,0  |
| Разнотравье                     | 7,9±0,6                         | 3,2  | 8,1±0,7                     | 3,0  | 65,2±5,9                         | 16,0 | 1,4±0,3                     | 0,3  |
| Мхи                             | 0,0±0,0                         | 0,0  | 19,1±0,7                    | 7,0  | 0,9±0,2                          | 0,2  | 25,7±2,1                    | 6,4  |
| Лишайники                       | 0,4±0,1                         | 0,2  | 12,1±0,5                    | 4,4  | 55,5±1,9                         | 13,6 | 146,7±6,4                   | 36,5 |
| Мертмасса                       | 27,1±1,1                        | 100  | 117,3±4,7                   | 100  | 51,6±2,5                         | 100  | 22,7±1,8                    | 100  |
| Общий запас надземной фитомассы | 273,1±3,8                       | 100  | 389,3±3,4                   | 100  | 458,4±13,0                       | 100  | 424,9±13,3                  | 100  |

Прим.: n – выборка, ± – ошибка средней, % – доля от фитомассы

**Таблица 3.** Структура надземной фитомассы дриадовых тундр Тувы, г/м<sup>2</sup>  
(вес абсолютно-сухой)

| Фракция                         | Разнотравно-алекториево-дриадовая |      | Овсяницево-алекториево-дриадовая |      | Ивово-кладониево-дриадовая |      | Мохово-алекториево-дриадовая |      |
|---------------------------------|-----------------------------------|------|----------------------------------|------|----------------------------|------|------------------------------|------|
|                                 | ТС-5,-03, ТС-6-03                 |      | Ух-5-04                          |      | УХ-4-0.                    |      | УН-25-05, ТТ-22-05           |      |
|                                 | n=10                              | %    | n=5                              | %    | n=5                        | %    | n=10                         | %    |
| Фитомасса в том числе:          | 192,0±10,2                        | 100  | 205,0±3,1                        | 100  | 411,1±8,9                  | 100  | 707,4±27,6                   | 100  |
| Кустарники                      | 5,4±1,8                           | 2,8  | 5,4±1,0                          | 2,6  | 100,7±1,8                  | 24,5 | 0,0±0,0                      | 0,0  |
| Кустарнички                     | 118,4±6,9                         | 61,6 | 89,5±3,3                         | 43,6 | 124,0±3,8                  | 30,2 | 376,1±27,6                   | 53,2 |
| Злаки                           | 3,3±0,5                           | 1,7  | 11,1±1,3                         | 5,4  | 3,8±0,5                    | 1,0  | 12,3±2,3                     | 1,7  |
| Осоки                           | 9,7±0,3                           | 5,1  | 8,8±0,7                          | 4,3  | 3,3±0,3                    | 0,8  | 3,4±0,8                      | 0,5  |
| Разнотравье                     | 13,3±0,7                          | 6,9  | 4,9±0,2                          | 2,4  | 7,0±0,7                    | 1,7  | 6,1±1,5                      | 0,9  |
| Мхи                             | 0,0±0,0                           | 0,0  | 0,0±0,0                          | 0,0  | 68,9±1,7                   | 16,7 | 20,1±2,1                     | 2,8  |
| Лишайники                       | 41,9±5,0                          | 21,8 | 85,3±5,6                         | 41,6 | 103,4±7,4                  | 25,1 | 289,4±30,6                   | 40,9 |
| Мортмасса                       | 61,7±19,7                         | 100  | 82,9±4,7                         | 100  | 185,5±7,3                  | 100  | 157,4±13,5                   | 100  |
| Общий запас надземной фитомассы | 253,7±27,7                        | 100  | 287,9±5,8                        | 100  | 596,6±10,4                 | 100  | 864,8±29,2                   | 100  |

Прим.: n – выборка, ± – ошибка средних, % – доля от фитомассы

кроме мхи не выявлены, из лишайников незначительно обнаруживаются следующие виды: *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Flavocetraria nivalis*, *Evernia terrestris*, *Dactylina madreporiformis*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula ssp. arbuscula*, *C. cornuta*, *C. amaurocraea*, *C. macroceras* и *Thamnia vermicularis*. Общий запас НФМ составляет 273,1 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ – 246,0 г/м<sup>2</sup>, НММ – 27,1 г/м<sup>2</sup> (табл. 2). В структуре НФМ доминирует кустарниковая фракция (74,8%), довольно заметна доля участия осоковой (17,0), злаковой (4,5) и разнотравной (3,2) фракций, на фоне которых снижается лишайниковая (0,2) фракция.

**Кладониево-мохово-дриадовые тундры** – ключевые участки ВТО-1-02 (2373-2591 м н.у.м., выровненная вершина, район оз. Кара-Холь) ВТО-1-03 (2300 м н.у.м., северо-восточный склон крутизной 10°, район оз. Чагытай) (см. табл. 2, стлб. 2). Республика Тыва, Тандинский район, хребет Восточный Танну-Ола, почва горнотундровая дерновая среднесуглинистая неразвитая на элювии коренных пород, щебнистость – 40-45%. Курбатская С.С., Самбыла Ч.Н., даты описания 07.08.2002 и 10.07.2003.

ОПП сообщества составляет 50-55%. Вертикальная структура двухъярусная, высота трав

составляет не более 23 см. Травяно-кустарничковый ярус образован двумя подъярусами: первый, верхний подъярус (ПП – 5%) сложен из следующих видов, таких как *Carex aterrima*, *C. stenocarpa*, *Festuca altaica*, *Anemonastrum narcissiflorum*, *Dracocephalum grandiflorum* и *Kobresia myosuroides*. Второй, нижний – (проективное покрытие – 40-45%), представлен доминантом *Dryas oxyodonta*, его размещение по участку равномерное. Изредка видны *Gentiana grandiflora*, *Vaccinium vitis-idaea*. Мохово-лишайниковый ярус (ПП – 5%) не дифференцирован на подъяруса и представлен *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, а также *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *C. amaurocraea* и *Cetraria islandica*. В сообществе общий запас НФМ составляет 389,3 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ – 272,0 г/м<sup>2</sup>, НММ – 117,3 г/м<sup>2</sup> (табл. 2). В структуре НФМ доминирует кустарничковая фракция (79,5%), содоминируют моховая (7,0), лишайниковая (4,0), а также осоковая и разнотравная (суммарно 6,8) фракции.

**Кладониево-разнотравно-дриадовые тундры** – ключевой участок У-3 (см. табл. 2, стлб. 3). Республика Тыва, Эрзинский район, хребет Хорумнуг-Тайга, высота 2468 м н.у.м., выровненная вершина, почва горнотундровая дерновая

легкосуглинистая на элювии коренных пород (гнейса, гранита), щебнистость – 55%. Курбатская С.С., 18.07.1989.

ОПП – 40-45%. Хорошо выражена трехъярусная вертикальная структура, высота растений не превышает 26 см. Кустарниковый ярус разрежен, ПП травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов составляет 35-37% и 7% соответственно. Из кустарников единично встречаются *Pentaphyloides fruticosus* и *Rhododendron adamsii*. Травяно-кустарничковый ярус образует *Dryas oxyodonta* с покрытием до 30%, его размещение по ценозу равномерное. Из трав прирастают следующие виды: *Bistorta vivipara*, *Carex stenocarpa*, *Festuca ovina subsp. sphagnicola*, *Gentiana grandiflora*, *Oxytropis alpina* и *Poa alpina*. Мохово-лишайниковый ярус рыхлый, издерка у основания кустарничков и трав присутствуют *Alectoria ochroleuca*, *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina* и *C. arbuscula ssp. arbuscula*. Общий запас НФМ составляет 458,4 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ – 406,8 г/м<sup>2</sup>, НММ – 51,6 г/м<sup>2</sup> (табл. 2). В структуре НФМ доминируют кустарниковая (61,8%), разнотравная (16,0) и лишайниковая (13,6) фракции.

**Мохово-кладониево-дриадовые тундры** – ключевой участок БХ-9-13 (см. табл. 2, стлб. 4). Республика Тыва, Эрзинский район, нагорье Сангилен, верховье Балыктыг-Хем, высота 2445 м н.у.м., у основания выходов горных пород, останцов, северо-восточный уклон крутизной 5-7°, координаты: 50°19'05.1»с.ш., 92°27'01.1»в.д.) (см. табл. 2, стлб. 4). Почва маломощная на элювии коренных пород, книзу сплошные выходы скальных пород, щебнистость – 40-50%. Самбыла Ч.Н., дата описания 20.07.2013.

ОПП ценоза – 90-100%. Вертикальная структура двухъярусная. ПП травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов составляет 40-45 и 80% соответственно. Травяно-кустарничковый ярус не дифференцирован на подъяруса. В сообществе преобладает *Dryas oxyodonta*, ее побеги сильно прижаты к земле. Среди доминирующего вида единично встречаются *Festuca ovina subsp. sphagnicola*, *Lycopodium alpestre*, *Salix rectijulis*, *Vaccinium uliginosum*, *Pachypleurum alpinum*, *Bistorta vivipara*, *Potentilla gelida*, *Hedysarum sangilense*, *Carex stenocarpa*, *Saussurea leucophylla*. Мохово-лишайниковый ярус образуют *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *Cladonia arbuscula*, *C. cornuta*, *Cladonia furcata*, *C. turgida*, *C. macroceras*, *Thamnia vermicularis* и *Vulpicida tilesii*. В сообществе общий запас НФМ составляет 424,9 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ – 402,2 г/м<sup>2</sup>, НММ – 22,7 г/м<sup>2</sup> (табл. 2). В фракционном составе НФМ преобладают кустарничковая (56,7%), лишайниковая (36,5) и моховая (6,4) фракции, участие остальных групп фракций не существенно.

**Разнотравно-алекториево-дриадовые тундры** – ключевой участок ТС-5,6-03 (см. табл. 3,

стлб. 1). Республика Тыва, Тере-Хольский район, хребет Аршан Дабаны-Нуру, высота 2290 м н.у.м., выровненная вершина, почва горнотундровая дерновая легкосуглинистая на элювии коренных пород, щебнистость – 5-10%. Самбыла Ч.Н., дата описания 15.07.2003.

ОПП ценоза – 90%. Хорошо выражена двухъярусная вертикальная структура. Высота трав не превышает 24 см. Кустарниковый ярус не выражен, единично его представляет *Salix coesia*. Травяно-кустарничковый ярус (ПП – 75-80%), сложен двумя подъярусами. Верхний подъярус (ПП – 10-15%) представляют *Bistorta vivipara*, *Carex stenocarpa*, *Festuca ovina subsp. sphagnicola*, нижний – образует доминант *Dryas oxyodonta* (его ПП – 65%). Среди побегов дриады единично встречаются *Vaccinium vitis-idaea*, *Gentiana grandiflora*, *Androsace lehmanniana*, *Saxifraga oppositifolia*. Мохово-лишайниковый ярус (ПП – 15%) слагают лишайники, такие как *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *Cetraria islandica* и *Thamnia vermicularis*. Мхи отсутствуют. В сообществе общий запас НФМ составляет 253,7 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ – 192,0 г/м<sup>2</sup> и НММ – 61,7 г/м<sup>2</sup> (табл. 3). На фоне доминирования кустарничковой (61,6%) и лишайниковой (21,8%) фракций, устойчивую позицию начинают занимать травы (13,7), в том числе разнотравная (6,9) и осоковая (5,1) фракции.

**Овсяницево-алекториево-дриадовые тундры** – ключевой участок УХ-5-04 (см. табл. 3, стлб. 2). Республика Тыва, Тере-Хольский район, хребет Улан-Тайга, верховье р. Улин-Хан, высота 2600 м н.у.м., выровненная вершина, координаты: 50°34'с.ш., 97°58'в.д. Почва горнотундровая дерновая легкосуглинистая маломощная на элювии коренных пород, щебнистость – 25%. Самбыла Ч.Н., дата описания 20.07.2004.

ОПП тундры – 75%. Хорошо выражена двухъярусная вертикальная структура. Травяно-кустарничковый ярус (ПП – 70%) не дифференцирован на подъяруса. Из кустарничков (проектное покрытие – 45-50%) встречается *Dryas oxyodonta*, незначительно присутствуют *Vaccinium vitis-idaea* и *Salix berberifolia*. Из трав (ПП – 20%) произрастают *Carex ledebouriana*, *Festuca ovina subsp. sphagnicola*, *Campanula rotundifolia*, *Bistorta vivipara*. В мохово-лишайниковом ярусе (ПП – 38%) отсутствуют мхи, обнаруживаются *Alectoria ochroleuca*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. arbuscula ssp. arbuscula* и *C. arbuscula ssp. mitis*. Общий запас НФМ составляет 287,9 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ – 205,0 г/м<sup>2</sup>, НММ – 82,9 г/м<sup>2</sup> (табл. 3). В структуре НФМ ведущими являются кустарничковая (43,6%) и лишайниковая (41,6) фракции. В структуре НФМ заметна роль трав (12,1%), из них злаки составляют 5,4%, осоки (4,3) и разнотравье (2,4).

**Ивово-кладониево-дриадовые тундры** – ключевой участок УХ-4-05 (см. табл. 3, стлб. 3).

Республика Тыва, Тере-Хольский район, хребет Улан-Тайга, верховье р. Улин-Хан, высота 2400 м н.у.м., выровненная вершина, координаты: 50°34'с.ш., 97°58'в.д., почва горнотундровая дерновая легкосуглинистая, щебнистость – 20%. Самбыла Ч.Н. Дата описания 19.07.2004.

ОПП тундры – 80%. Хорошо выражена трехъярусная вертикальная структура, высота трав составляет не более 20 см. Кустарниковый ярус (ПП – 30%) образуют *Salix vestita* и *S. coesia*, их размещение по площади неравномерное и разреженное. Травяно-кустарниковый ярус (ПП – 50%) не дифференцирован на подъяруса. Из кустарничков доминирует *Dryas oxydonta*, ее ПП достигает 45%. Среди дриады изредка присутствуют *Arctous erythocarpa* и *Vaccinium vitis-idaea*. Из трав (ПП – 5%) встречаются *Carex stenocarpa*, *Saussurea congesta* и *Festuca ovina subsp. sphagnicola*. В мохово-лишайниковом ярусе (ПП – 20%) доминирует *Cladonia stellaris*, обнаруживаются, но с небольшим обилием такие виды, как *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *C. arbuscula ssp. mitis* под ними незначительно обнаруживаются мхи: *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. Общий запас НФМ составляет 596,6 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ – 411,1 г/м<sup>2</sup>, НММ – 185,5 г/м<sup>2</sup> (табл. 3). В структуре НФМ в разной степени принимают участие все выделенные фракции, при этом доля участия ведущей кустарничковой фракции снижается до 30,2%.

**Мохово-алекториево-дриадовые тундры** – ключевые участки УН-25-05 (Республика Тыва, Каа-Хемский район, хребет Академика Обручева, верховье р. Унжей, 2220 м н.у.м., западный склон крутизной 16°, координаты: 51°41'с.ш., 96°57'в.д., ТТ-22-05 (Республика Тыва, Каа-Хемский район, хребет Тумат-Тайга, верховье р. Дерзиг, 2225 м н.у.м., северо-восточный склон крутизной 3°, координаты: 51°57'с.ш., 95°32'в.д. (см. табл. 3, стлб. 4), почва горнотундровая дерновая легкосуглинистая, щебнистость – 5%. Самбыла Ч.Н., дата описания 19.07.2004.

ОПП сообщества – 95-100%. Хорошо выражена двухъярусная вертикальная структура. Травяно-кустарниковый ярус (ПП – 75-80%) не дифференцирован на подъяруса. В ценозе доминирует *Dryas oxydonta* (ПП – 75-85%), среди дриады изредка встречаются вегетирующие побеги *Vaccinium vitis-idaea*. Из трав единично присутствуют *Festuca ovina subsp. sphagnicola*, *Hierochloë alpina*, *Schulzia crinita*, *Crepis chrysantha*, *Gentiana algida*, *Bistorta vivipara*, *Carex ledebouriana*, *C. stenocarpa*, *C. ensifolia*, *Silene chamarensis*, *Oxytropis alpina*, *Campanula dasyantha*, *Gentiana grandiflora*, *Callianthemum sajanense*, *Anemonastrum narcissiflorum*. В мохово-лишайниковом ярусе (ПП – 20-25%) *Flavocetraria cucullata*, *Thamnia vermicularis*, *Cladonia rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. arbuscula ssp. mitis*, *C. macroceras*, *C. stellaris*, *C. uncialis*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*,

*Cetraria ericetorum*, *C. islandica*, *Flavocetraria nivalis*, *Nephromopsis komarovii*, *Vulpisida tilesii*. Из мхов встречаются *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*. В сообществе общий запас НФМ составляет 864,8 г/м<sup>2</sup>, из них НФМ – 707,4 г/м<sup>2</sup>, НММ – 157,4 г/м<sup>2</sup> (табл. 3). В структуре НФМ роль кустарничков и лишайников остается значительной, составляя 53,2% и 40,9% соответственно.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В дриадовых тундрах Тувы ОПП колеблется от 40 до 100%, видовая насыщенность варьирует от 18 до 30 видов на 100 м<sup>2</sup>. В сообществах распределение видов по площади пятнистое. Вертикальная структура часто одноярусная, в случае содоминирования кустарничков, трав, мхов и лишайников она становится двух – трехъярусной, высота растений – 4-35 см. В среднем, ПП доминирующего вида составляет 50%, содоминирующих трав – не более 10%, лишайников – 20%.

Данные таблиц 1-3 показывают, что общий запас НФМ (с учетом мортмассы) варьирует от 225,6 до 864,8 г/м<sup>2</sup> (в среднем 425,0 г/м<sup>2</sup>), запасы НФМ (без учета мортмассы) – от 189,7 до 707,4 г/м<sup>2</sup> (в среднем 315,6 г/м<sup>2</sup>), составляя 39,7-94,6% от общего запаса фитомассы.

По данным таблиц видно, что на величину НФМ влияет приуроченность дриадовых сообществ к элементам рельефа, от которых зависит их видовой, соответственно ему и фракционный состав, а также вертикальная структура.

Анализ фракционного состава НФМ осоково-можжевельново-дриадовой, овсяницево-ивово-дриадовой, кладониево-разнотравно-дриадовой, разнотравно-алекториево-дриадовой, овсяницево-алекториево-дриадовой и ивово-кладониево-дриадовой тундр показывает наличие кустарниковой фракции, образованной на юго-западе, юге Тувы следующими видами: *Betula rotundifolia*, *Salix glauca*, *Spiraea alpina*, *Juniperus pseudosabina*, на юго-востоке – *Salix coesia*, и *S. vestita*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Rhododendron adamsii*, *Vaccinium uliginosum*. Кустарники встречаются часто на склонах по ложбинам, и вытянуты вдоль направления господствующих ветров, приобретая стелющуюся форму, что связано с адаптацией к крайне экстремальным для высших сосудистых растений условиям среды, а на вершинах гор – пониженным элементам рельефа. Участие кустарников в формировании растительного покрова вышеуказанных сообществ, как нам кажется, следует связать с особенностями морфоскульптур хребтов, которые и создают условия для их произрастания. В исследованных сообществах проективное покрытие кустарничков составляет 10-15% (редко превышает 30%), высота – 5-26 см. Запасы фитомассы кустарниковой фракции колеблются от 5,4 до 131,8 г/м<sup>2</sup>, составляя от 2,6 до 46,4% от запаса НФМ.

В структуре НФМ дриадовых тундр кустарничковая фракция является ведущей (табл. 1-3). Ее формируют *Dryas oxyodonta*, *Arctous erythrocarpa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Salix berberifolia*, *S. turczaninowii*, *Salix rectijulis* и *Empetrum nigrum*. Виды рода *Dryas*, как отмечает Н. М. Деева (1995), характеризуются короткой недоразвитой главной осью, имеющие спиральное листорасположение, позволяющие боковым ветвям равномерно занимать территории [9]. Эти морфологические особенности позволяют *Dryas oxyodonta* быть доминантом и эдификатором практически на всех горных хребтах Тувы и образовывать сообщества по выровненным водоразделам, наветренным склонам, старым гольцовым террасам верхних уровней гор со сдуваемым в зимний период снегом и сильным прогреванием почвы в летнее время. По нашим наблюдениям ПП кустарничковой фракции достигает 80-85%, доминирующего вида – 35-65%. В условиях высокогорий Тувы высота листьев доминанта не превышает 3-5 см, цветоноса – 9-11 см, длина боковых побегов – 6-10 см. Запасы НФМ варьируют от 89,5 до 376,1 г/м<sup>2</sup> (в среднем 194,2 г/м<sup>2</sup>), доля ее участия колеблется от 30,2 до 98,5%.

В структуре НФМ дриадовых сообществ, приуроченных к вершинам гор, величина НФМ кустарничковой фракции и общего запаса НФМ остается стабильной. Например, в осоково-дриадовой и осоково-можжевельно-дриадовой (массив Монгун-Тайга), кобрезиево-овсяницево-дриадовой (хр. Западный Танну-Ола), разнотравно-алекториево-дриадовой (нагорье Сангилен) тундрах величина НФМ кустарничковой фракции составляет 118,4-186,9 г/м<sup>2</sup> и 225,6-294,4 г/м<sup>2</sup> соответственно. В кобрезиево-разнотравно-дриадовой (массив Монгун-Тайга), кобрезиево-лишайниково-дриадовой (хр. Цаган-Шибэту), кладониево-мохово-дриадовой ( - Восточный Танну-Ола), кладониево-разнотравно-дриадовой ( - Хорумнуг-Тайга) и мохово-кладониево-дриадовой (нагорье Сангилен) тундрах, приуроченных к северо-западному, западному, северо-восточному склонам, а также выровненным водоразделам, величина запаса фитомассы кустарничковой фракции (212,8-252,5 г/м<sup>2</sup>) и общего запаса НФМ (357,4-458,4 г/м<sup>2</sup>) также стабильны. Несомненно, в условиях высокогорий исключением являются овсяницево-ивово-дриадовая (146,0 г/м<sup>2</sup>, хр. Цагаан-Шибэту) и ивово-кладониево-дриадовая (124,0 г/м<sup>2</sup>, хр. Улан-Тайга) тундры, где величина НФМ доминирующей фракции остается примерно на одинаковом уровне, но общего его запаса выше в 2,0 и 1,5 раза соответственно (табл. 1, столб. 4, табл. 3, столб. 3). Совершенно иная ситуация обнаруживается в овсяницево-алекториево-дриадовой (хр. Улан-Тайга), мохово-алекториево-дриадовой (хр. Академика Обручева, Тумат-Тайга) тундрах, где величина запаса НФМ кустарничковой фракции различна (табл. 3, столб. 2, 4).

Участие трав (осок, злаков и разнотравья) в ПП сообществ колеблется от 1 до 40%. В связи с этим различны и запасы НФМ (в сумме варьируют от 1,7 до 61,5 г/м<sup>2</sup>). Например, доля участия трав в мохово-кладониево-дриадовой (0,4%), осоково-дриадовой (1,4), овсяницево-ивово-дриадовой (1,9), мохово-алекториево-дриадовой (3,1), ивово-кладониево-дриадовой (3,5) тундрах незначительна. Обнаружено, что активное участие трав в ПП тундр способствует усложнению не только вертикальной структуры сообществ, но и влечет за собой увеличению величины запаса фитомассы соответствующей фракции (5,1 – 22,0%).

В дриадовых тундрах осоковую фракцию составляют виды *Carex aterrima*, *C. ensifolia*, *C. ledebouriana*, *C. iljinii*, *C. stenocarpa*, *C. rupestris* и *C. stenocarpa*. Их ПП составляет 2-5%, при содоминировании видов рода *Kobresia*: *K. myosuroides* и *K. simpliciuscula* этот показатель может достигать 35%. Запасы фитомассы осоковой фракции колеблются от 2,8 до 42,5 г/м<sup>2</sup>. Злаковую фракцию (ПП – 10-15%, высота трав – 11-35 см) образуют следующие виды *Hierochloa alpina*, *Festuca altaica*, *F. ovina subsp. sphagnicola*, *F. valesiaca*, *F. kryloviana*, *F. brachyphylla*, *Poa alpina*, *P. altaica*, *P. sibirica*, *Arenula hookeri*, их запасы фитомассы составляют 0,2-12,3 г/м<sup>2</sup>. В структуре НФМ разнотравной фракции (ПП – 5-10%, высота – 3-12 см) постоянно, но не обильно принимают участие виды, такие как *Anemonastrum narcissiflorum*, *Aster alpinum*, *Androsace bungeana*, *A. lehmanniana*, *Bistorta major*, *B. vivipara*, *Bupleurum multinerve*, *Callianthemum sajanense*, *Campanula dasyantha*, *C. rotundifolia*, *Coeloglossum viride*, *Crepis chrysantha*, *Dianthus versicolor*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Erigeron krylovii*, *Eritrichium villosum*, *Galium verum*, *Gentiana algida*, *G. grandiflora*, *Hedysarum austrosibiricum*, *H. sangilense* и др. Их запасы НФМ – 0,5-65,2 г/м<sup>2</sup>.

В структуре НФМ дриадовых тундр участие лишайниковой фракции в большинстве случаев довольно постоянно. Из лишайников наиболее характерны *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Dactylina madreporiformis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, а виды *Cladonia rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. arbuscula ssp. arbuscula*, *C. arbuscula ssp. mitis*, *C. cornuta*, *C. macroceras*, *C. stellaris*, *C. uncialis*, *Cladonia furcata*, *C. turgida*, *Cetraria islandica*, *C. ericetorum*, *C. pocillum*, *C. pyxidata*, *Evernia terrestris*, *Nephromopsis komarovii*, *Vulpicida tilesii*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria nitidula*, *Parmelia omphalodes* встречаются незначительно. Их ПП колеблется от 1,0 до 35,0%, запасы НФМ варьируют от 0,4 до 289,4 г/м<sup>2</sup>.

Роль моховой фракции в структуре НФМ дриадовых сообществ невелика. Локально, у оснований сосудистых растений и под лишайниками, встречаются *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*, *Dicranum scoparium*, *Sanionia uncinata*, *Plagiothecium denticulatum*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. piliferum*, *Peltigera aphthosa*,

*Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Запасы НФМ мхов незначительны и колеблются от 0,0 до 68,9 г/м<sup>2</sup>, доля их участия в запасе фитомассы составляет 16,7%.

В исследованных сообществах величина НММ находится в пределах от 22,7 до 431,7 г/м<sup>2</sup>. Доля ее участия в общем запасе НФМ варьирует от 5,4 до 60,3%. Наибольшие запасы НММ характерны для овсяницево-ивово-дриадовой (431,7 г/м<sup>2</sup>), ивово-кладониево-дриадовой (185,5), мохово-алекториево-дриадовой (157,4), кладониево-мохово-дриадовой (117) ценозах, приуроченных их к северным, западным, северо-западным, северо-восточным склонам крутизной 3-16°. В этих сообществах запасы НММ на 1 порядок выше (табл. 1, стлб.4), что связано с наличием сухостоя кустарников, а также отмершей части моховой фракций. У большинства дриадовых ценозов, расположенных на вершинах хребтов, а также в слабозащищенных от ветра местах, запасы НММ незначительны (22,7-82,9 г/м<sup>2</sup>). Из этого следует отметить, что на величину НММ влияют фитоценологические показатели сообществ, такие как видовой состав, проективное покрытие, высота травостоя и фракционный состав сообществ, последние из которых зависят от приуроченности сообществ к элементам мезорельефа.

Данные таблицы 1-3 демонстрируют более высокие показатели запасов НФМ сосудистых растений, варьирующие от 119,7 до 397,9 г/м<sup>2</sup> (56,2-100% от НФМ). По мере увеличения запаса фитомассы сосудистых растений построен ряд, где исследованные хребты расположились в следующем порядке: Улан-Тайга - Аршан-Дабаны-Нуру - массив Монгун-Тайга - Цаган-Шибэту - Восточный Танну-Ола - Западный Танну-Ола - Хорумнуг-Тайга - Академика Обручева. В данном ряду наибольшие запасы сосудистых растений характерны для дриадовых тундр хр. Академика Обручева, что связано с высоким ПП доминанта, достигающей 75-85% и соответственно развитием кустарничковой фракции (376,1 г/м<sup>2</sup>, 53,0%).

В НФМ запасы споровых растений (мхов и лишайников) варьируют от 0,4 до 309,5 г/м<sup>2</sup> (0,2-43,4% от НФМ). Среди споровых растений, несмотря на колебания ПП дриадовых сообществ, довольно устойчивую позицию занимают лишайники рода *Alectoria*, *Cladonia* и *Flavocetraria*. На фоне лишайников участие мхов в сложении ценозов не стабильно. Полученные результаты позволяют в ряду: Западный Танну-Ола - массив Монгун-Тайга - Цаган-Шибэту - Восточный Танну-Ола - Хорумнуг-Тайга - Аршан-Дабаны-Нуру нагорья Сангилен - Улан-Тайга - Академика Обручева участие лишайников в структуре НФМ усиливается с юго-запада на восток Тувы. Из вышеуказанных хребтов антропогенному воздействию наиболее подвержен лишайниковый покров тундр хр. Западный Танну-Ола, что связано с его положением на пересечении нескольких

населенных пунктов (Ак-Чыраа, Торгалыг, Хандагайты) наличие стационарных участков (юрт, пунктов введения работ по развитию скотоводства), а также интенсивной пастьбой различного вида скота. Наибольшие запасы лишайниковой фракции характерны для мохово-алекториево-дриадовых тундр хр. Тумат-Тайга и Академика Обручева, находящиеся наиболее близко к зоне перехвата влажных воздушных масс Тоджинской котловины. В запасе фитомассы дриадовых ценозов обнаруживается тенденция возрастания доли участия сосудистых растений (от 56,2 до 100%) и снижение доля участия лишайников (от 41,6 до 0,2%) (табл. 1-3). О тесной связи сосудистых и споровых растений, не раз отмечали Н.В. Седелникова (1974, 1985) и В.П. Седелников (1988) на примере проективного покрытия *Betula rotundifolia* и фитомассы лишайникового яруса, а также сомкнутости кустарникового яруса от сомкнутости лишайникового соответственно [30, 29, 28]. В дриадовых сообществах Тувы коэффициент корреляции между долями участия сосудистых растений и лишайников составляет - 0,95.

Полученные данные общего запаса НФМ позволяют нам распределить дриадовые сообщества в три группы: сообщества, у которых данная величина составляет не более 300,0 г/м<sup>2</sup>, 500,0 и 900,0 г/м<sup>2</sup>.

Общие запасы НФМ, не превышающие 300,0 г/м<sup>2</sup>, наблюдаются в осоково-дриадовой, осоково-можжевельново-дриадовой (верх. р. Балыктыг-Хем массива Монгун-Тайга), кобрезиево-овсяницево-дриадовой (хр. Западный Танну-Ола), разнотравно-алекториево-дриадовой (хр. Аршан-Дабаны-Нуру нагорья Сангилен) сообществах, образующие южную пограничную дугу Тувы. Одним из главных причин формирования запасов НФМ не более 300,0 г/м<sup>2</sup> является приуроченность этих тундр к выровненным вершинам гор, где постоянно активна ветровая деятельность, под действием которой выдувается мелкозем и оголяется щелнистый материал, а также снег.

К сообществам с общим запасом НФМ, варьирующих от 300,0 до 500,0 г/м<sup>2</sup>, относятся кобрезиево-разнотравно-дриадовые (верх. р. Мугур массива Монгун-Тайга), кобрезиево-лишайниково-дриадовые (хр. Цаган-Шибэту), кладониево-мохово-дриадовые (хр. Восточный Танну-Ола), кладониево-разнотравно-дриадовые (хр. Хорумнуг-Тайга), мохово-кладониево-дриадовые (верх. р. Балыктыг-Хем нагорья Сангилен) тундры. В этих сообществах прослеживается максимальное развитие кустарничковой фракции (212,8-252,5 г/м<sup>2</sup>), доля ее участия которой достигает 87,5% от запаса фитомассы, но дальнейшие исследования не позволили выявить строгую зависимость между их общим запасом НФМ, в том числе кустарничковой фракции и высотой над уровнем моря. Видимо, в условиях высокогорий, величина той или иной фракции и общего запаса НФМ в целом,

зависят от приуроченности дриадовых ценозов к различным элементам мезорельефа.

Общие запасы НФМ, колеблющиеся от 500,0 до 900,0 г/м<sup>2</sup>, наблюдаются в овсяницево-ивово-дриадовой (хр. Цаган-Шибэту), ивово-кладони-ево-дриадовой (хр. Улан-Тайга) и мохово-алекториево-дриадовой (хр. Тумат-Тайга, Академика Обручева) сообществах. В этих сообществах наибольшие запасы НФМ связаны с наличием кустарниковой фракции (24,5-46,4 г/м<sup>2</sup>), а именно, за счет участия в общем проективном покрытии видов *Salix glauca*, *S. vestita* и *S. coesia*. Иная ситуация наблюдается в мохово-алекториево-дриадовых сообществах, произрастающих на хребтах, расположенных ближе к востоку Тувы (хр. Тумат-Тайга, Академика Обручева). Анализ структуры НФМ этих тундр позволяет нам отметить, что на фоне доминирования *Dryas oxyodonta* (53,2%) выражен мохово-лишайниковый ярус (ПП яруса – 20-25%, фитомасса – 289,4 г/м<sup>2</sup> (40,9%).

Таким образом, в Туве дриадовые тундры встречаются на высотах 2200-2600 м н.у.м., приурочены к выровненным вершинам, верхним частям склонов крутизной 15-25°, северной, северо-западной, северо-восточной и южной экспозициям гор. Выявлено, что в дриадовых сообществах общий запас надземной фитомассы варьирует от 225,6 до 864,8 г/м<sup>2</sup> (в среднем 425,0 г/м<sup>2</sup>), фитомасса от 189,7 до 707,4 (в среднем 315,6 г/м<sup>2</sup>). Несмотря на варьирование величины их общих запасов НФМ в разных горных системах Тувы, их физиономический облик остается практически схожим за счет доминирования *Dryas oxyodonta*. В дриадовых сообществах отличительной чертой является варьирование видового и фракционного составов. Например, в структуре НФМ дриадовых сообществ хр. Улан-Тайга, Тумат-Тайга и Академика Обручева (восточная часть Тувы), прослеживается активное участие лишайниковой фракции, в районах массива Монгун-Тайга, Цаган-Шибэту, Западный и Восточный Танну-Ола и нагорья Сангилен (южная часть Тувы) содоминирует травяная фракция из злаков, осок и разнотравья. В сообществах южной части Тувы доля участия сосудистых растений варьирует от 56,2 до 100%, доля участия лишайников – от 41,6 до 0,2%. С увеличением фитомассы растений, увеличивается и величина мортмассы на 1 порядок. Запасы НФМ зависят от фитоценологических показателей (видового состава, проективного покрытия, высоты травостоя), а также от их приуроченности к элементам мезорельефа. В структуре фитомассы преобладает кустарничковая фракция, ее величина варьирует от 89,5 до 376,1 г/м<sup>2</sup> (в среднем 194,2 г/м<sup>2</sup>). Наименьшие запасы НФМ не превышающие 300,0 г/м<sup>2</sup> и кустарничковой фракции (118,4-186,9 г/м<sup>2</sup>) наблюдаются в дриадовых сообществах, приуроченных к вершинам хребтов и нагорий. В остальных тундрах между величинами общего запаса фитомассы и высоты над уровнем моря строгая зависимость не наблюдается.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматические ресурсы Красноярского края и Тувинской АССР. 1974. 212 с.
2. Александрова В.Д. Опыт определения надземной и подземной массы растительности в арктической тундре // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 12. С. 130-147.
3. Алтай-Саянская горная область. М.: Наука, 1969. 414 с.
4. Бахтин Н.П. Климатические особенности и агроклиматические ресурсы Тувинской АССР // Сб. работ Красноярской гидрометеорологической обсерватории. Красноярск, 1968. № 1. С. 26-68.
5. Богуславская Л.С. О фитоценотической роли видов дриадовых и ерниковых тундр // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука, 1982. С. 194-200.
6. Воскресенский С.С. Геоморфология Сибири. М.: Изд-во МГУ. 1962. 348 с.
7. Выдрин С.Н. Высокогорная флора хребта Академика Обручева (Тува) // Флора и растительность высокогорий. Новосибирск: Наука, 1979. С. 23-28.
8. Гудилин И.С. Геоморфология // Геология СССР. XXIX. Тувинская АССР. Ч. I. М.: Недра, 1966. С. 404-427.
9. Деева Н.М. Запасы и годичный прирост растительной массы в горно-тундровых группировках // Структура горных фитоценологических систем Субарктики. СПб.: Наука, 1995. С. 48-52.
10. Дирксен В.Г., Смирнова М.А. Характеристика растительности северного макросклона высокогорного массива Монгун-Тайга (Юго-Западная Тува) // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 10. С. 120-131.
11. Ершова Е.А. Естественные кормовые угодья // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1985. С. 196-208.
12. Ефимцев Е.А. Климатический очерк // Природные условия Тувинской Автономной области. М.: АН СССР, 1957. С. 46-65.
13. Зибзеев Е.Г., Самбыла Ч.Н. Ценотическая характеристика и продуктивность надземной фитомассы тундровых сообществ хребта Академика Обручева // Растительные ресурсы. 2007. Вып. 1. С. 18-29.
14. Зибзеев Е.Г., Недовесова Т.А. Синтаксоны дриадовых тундр горной системы Западного Саяна // Turczaninowia, 2013. Т. 13, №3. С. 38-59.
15. Логинов Н.Я., Воскресенский А.Г., Солодкин И.С. Аналитическая химия: Учеб. Пособие для студентов хим.-биол. и биол.-хим. спец. пед. ин-тов / Н.Я. Логинов, - 2-е изд., перераб. М.: Просвещение, 1979. 480 с.
16. Москаленко В.Г., Селиверстов Ю.П., Чистяков К.В. Горный массив Монгун-Тайга (Внутренняя Азия) / В. Г. Москаленко, Санкт-Петербург, 1993. 93 с.
17. Никольский К.Н. О природе Тувинского антициклона // Сб. работ Красноярской гидрометеорологической обсерватории. Красноярск, 1968. № 1, С. 20-26.
18. Определитель лишайников России. СПб., 1996. Вып. 6. 203 с.
19. Определитель лишайников России. СПб., 1998. Вып. 7. 166 с.
20. Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука, 1972. Т. 4. 336 с.
21. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск, 1986. 226 с.
22. Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. Методиче-

- ские указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах / Л. Е. Родин Л., 1968. 145 с.
23. Самбыла Ч.Н. Запасы надземной фитомассы лишайниковых сообществ Тывы и их рациональное использование // Сибирский экол. журн. 2007. № 2. С. 317-323.
  24. Самбыла Ч.Н. Лишайники и мхи в запасе надземной фитомассы тундровых сообществ высокогорий Тывы // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 5. С. 86-92.
  25. Седельников В.П. Высокогорная тундра // Растительный покров Хакасии. Новосибирск: Наука, 1976. С. 274-286.
  26. Седельников В.П. Высокогорная растительность нагорья Сангилен (Тувинская АССР) // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 3. С. 325-333.
  27. Седельников В.П. Растительность Высокогорий // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1985. С. 48-68.
  28. Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 223 с.
  29. Седельникова Н.В. Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск: Наука сиб. отд-ние, 1985. 180 с.
  30. Седельникова Н.В. Фитомасса лишайниковых синузий гольцового пояса Кузнецкого Алатау // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10. С. 120-122.
  31. Соболевская К.А. Конспект флоры Тывы. Новосибирск, 1953. 245 с.
  32. Соболевская К.А. Растительность Тывы. Новосибирск, 1950. 140 с.
  33. Титлянова, А.А., Мироничева Н.П., Токарева И.П. и др. Продуктивность степей // Степи Центральной Азии. Новосибирск.: Изд-во СО РАН, 2002. С. 95-165.
  34. Тишков А.А. К методике определения биомассы мхов // Бюллетень м. о-ва исп. природы, отд. биол. 1978. Т. 83 (1). С. 111-117.
  35. Филимонов В.П. Агроклиматические особенности Тувинской АССР // Труды Тувинской государственной сельскохозяйственной опытной станции. Кызыл.: Тувинское книжное издательство. 1969. С. 7-31.
  36. Ханминчун В.М. Флора дриадовых тундр Тывы // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1986. С. 80-85.
  37. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
  38. Ignatov M.C., Afonina O.M. (eds.) Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa*. 1992. V. 1. № 1-2. P. 1-85.

## STRUCTURE OF ABOVEGROUND PHYTOMASS OF THE DRYAD TUNDRA OF TUVA UPLANDS

© 2015 Ch.N. Sambyla

International Uvs-Nuur Centre for Biosphere Research of the Republic of Tuva and SB RAS

The total volume of aboveground phytomass (with mortmass) of the dryad tundra of Tuva uplands varies from 225,6 g/m<sup>2</sup> to 894,8 g/m<sup>2</sup> (oven dry weight), including phytomass – 189,7-707,4 g/m<sup>2</sup>, mortmass - 22,7-431,7 g/m<sup>2</sup>. In the phytomass structure we observe the dominance of bushes (89,5 to 376,1 g/m<sup>2</sup>, 194,2 g/m<sup>2</sup> in average). The minimum volume of the aboveground phytomass less than 300,0 g/m<sup>2</sup> and of bushes (118,4-186,9 g/m<sup>2</sup>) is observed in the dryad communities confined to ranges and uplands.

*Key words:* dryad tundra, fractional composition, mortmass, highlands, Tuva republic.