

Структура фитомассы растительных сообществ гумидных высокогорий Восточного Саяна (на примере хр. Крыжина)

Е. Г. ЗИБЗЕЕВ, Ч. Н. САМБЫЛА*

*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: egzibzeev@rambler.ru*

**Тувинский государственный университет
667000, Республика Тыва, Кызыл, ул. Ленина, 36
E-mail: choigansam@mail.ru*

АННОТАЦИЯ

Представлены результаты анализа запаса и структуры надземной фитомассы ландшафтообразующих высокогорных сообществ Восточного Саяна на примере хр. Крыжина (Восточный Саян).

Ключевые слова: высокогорная растительность, фитомасса, альпийские луга, тундры, Восточный Саян.

Оценка запаса фитомассы растительных сообществ имеет большое значение как в прикладных областях естествознания, в частности для оценки ресурсного потенциала, возможности использования тех или иных сообществ в качестве пастбищ, так и в фундаментальных исследованиях при изучении закономерностей формирования и распределения первичной продукции [1–3], адаптационных возможностей и поддержания устойчивости ценозов. В свою очередь, изучение особенностей и закономерностей продукционного процесса является научной основой для разработки методов рационального использования растительных ресурсов.

Изучению запаса над- и подземной фитомассы высокогорных сообществ Алтае-Саянской горной области посвящено мало работ. Как правило, эти исследования затрагивают

наиболее доступные районы, находящиеся в зоне интенсивного животноводства [1–6]. Районы, не подверженные антропогенному воздействию, практически не исследованы. В 2009 г. лабораторией экологии и геоботаники ЦСБС проведена комплексная экспедиция по изучению растительного покрова малоизученных районов Восточного Саяна.

Цель данного исследования – выявление запаса фитомассы в ненарушенных хозяйственной деятельностью сообществах, играющих ландшафтообразующую роль в сложении растительного покрова высокогорий хр. Крыжина.

Хребет Крыжина расположен в центральной части Восточного Саяна, является водоразделом крупных рек Казыра и Кизира. Протяженность хребта около 200 км, высшая точка – пик Грандиозный высотой 2922 м над ур. м. Здесь широко распространены альпийские формы рельефа, имеющие, как прави-

Зибзеев Евгений Григорьевич
Самбыла Чойган Николаевна

ло, ледниковое происхождение или же измененные действием ледников [7]. Имеются небольшие каровые и висячие ледники, самый крупный – ледник Стальнова около 3 км длиной. Климат района гумидный. Средняя годовая температура $-1,6$ °С. Средняя температура января $-18,4$ °С, июля $+16,4$ °С. Снеговой покров устанавливается в середине октября и сохраняется до начала июня. Годовое количество осадков достигает 1700 мм.

Для района исследования характерен гумидный горнотундрово-субальпийнотипно-темнохвойнотаежный тип поясности [6]. Нижняя граница высокогорного пояса проходит на высоте 1350 м над ур. м. В верхней части лесного пояса доминирующими породами являются *Pinus sibirica* Du Tour or (Loudon) Mayr и *Abies sibirica* Ledeb. с незначительной примесью *Larix sibirica* Ledeb. Высокогорная растительность представлена субальпийским и горно-тундровым поясами. В субальпийском поясе лидирующее положение занимают луговые и высокотравные сообщества. Они формируются в нижней и средней частях субальпийского пояса в высотном диапазоне от 1300 до 1450 м над ур. м. Растительность горно-тундрового пояса (1500–2200 м над ур. м.) представлена кустарниковыми (*Betula rotundifolia* Spach, *Rhododendron aureum* Georgi), кустарничковыми (*Empetrum nigrum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Dryas oxyodonta* Juz., *D. punctata* Juz.), травянистыми (*Festuca sphagnicola* B. Keller, *Carex ledebouriana* C.A. Mey. ex Trevir.) и лишайниковыми (*Cladonia stellaris* (Opitz) Pouzar et Vězda, *C. rangiferina* Weber, *C. arbuscula* (Wallr.) Flot., *Cetraria islandica* (L.) Ach.) тундрами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в высокогорном поясе хр. Крыжина, в верховьях рек Кизира и Казыра в июле – августе 2009 г. Заложено 15 ключевых участков по 100 м², на каждом из которых взяты укусы с площадок размером 0,25 м² в 3–10-кратной повторности. Для каждого ключевого участка выполнено геоботаническое описание по стандартной методике [8]. Выделение и названия сообществ приведены согласно подходам эколого-исторической классификации [6]. При определении над- и подземной фитомассы использовали методические подходы, разработанные Б. А. Тихомировым [9], В. Д. Александровой [10, 11], М. С. Шалытом [12], Л. Е. Родиным и др. [13]. Укусы разбирали по видам и фракциям (злаки, осоки, разнотравье, мхи и лишайники), которые взвешивали в сыром и воздушно-сухом состояниях. Взвешивание в сухом состоянии проводили в лабораторных условиях. Для полученных результатов запаса надземной фитомассы вычисляли среднее арифметическое, ошибку среднего и стандартное отклонение [14].

Сравниваемые показатели	Горькушечное высокотравье (n = 3)	%	Чемерицевое высокотравье (n = 5)	%	Разнотравное высокотравье (n = 10)	%	Высокотравье с <i>Athyrium distentifolium</i> (n = 3)	%
Наземная фитомасса, г/м ² , в том числе:	326,7 ± 5,7	100	539,8 ± 18,9	100	256,5 ± 5,6	100	742,4 ± 25,9	100
кустарники	0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0
кустарнички	0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0
осоки	0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0
злаки	10,7 ± 0,7	3,3	8,8 ± 0,5	2	28,9 ± 1,9	11,3	0 ± 0	0
разнотравье	292,0 ± 3,5	89,4	495,8 ± 22,6	92	227,6 ± 4,1	88,7	733,1 ± 24,4	98,7
мхи	24,0 ± 6,0	7,2	35,2 ± 8,8	7	0 ± 0	0	9,3 ± 1,5	1,3
лишайники	0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0
Мортмасса	544,0 ± 24,0	100	988,8 ± 38,5	100	310,4 ± 7,6	100	1100,0 ± 23,4	100

Примечание. Здесь и в табл. 2 n – выборка ± ошибка средней; % – доля от значения фитомассы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Далее приводятся краткая эколого-ценотическая характеристика и анализ структуры и запаса фитомассы сообществ, имеющих ландшафтное значение в структуре растительного покрова высокогорного пояса хр. Крыжина.

Субальпийский пояс (табл. 1). Сообщества с доминированием *Saussurea latifolia* Ledeb. (**горькушевое высокоотравье**) формируются по берегам рек, пересыхающим ручьям, а также выровненным участкам склонов нижней и средней частей субальпийского пояса. В первый период вегетации (с середины июля) увлажнение повышенное за счет поверхностного стока талых вод, во второй – умеренное за счет осадков. Проективное покрытие 95–100 %. Общий запас надземной фитомассы 326,7 г/м². Травяно-кустарничковый ярус не дифференцирован на подъярусы, максимальная высота травостоя 200 см, средняя – 165, минимальная – 3 см. В большинстве описанных сообществ *Saussurea latifolia* выступает абсолютным доминантам, на нее приходится до 75 % от общего запаса надземной фитомассы, что в среднем составляет 248,0 г/м². К горькуше в небольшом количестве примешиваются *Bistorta major* Gray, *Geranium albiflorum* Ledeb., *Poa sibirica* Roshev., *Rumex alpestris* Jacq., *Veronica sajanensis* Printz, *Viola altaica* Ker Gawl., на их долю приходится до 46,0 г/м². На поверхности почвы

формируется слой опада до 2 см, он представлен отмершими видами разнотравья. К середине вегетации опад полностью перегнивает. На момент исследования (середина июля) мортмасса составляла 544,0 г/м². Моховой покров не выражен. Мхи образуют небольшие куртины по западинам, между кочками, на их долю в среднем приходится до 24,0 г/м².

Часто с горькушевым высокоотравьем встречаются сообщества **чемерицевого высокоотравья** (*Veratrum lobelianum* Bernh.). Они занимают местообитания с постоянным или периодически избыточным увлажнением (подтопляемые берега рек, небольшие понижения, нижние участки склонов). Травяно-кустарничковый ярус высотой 160–170 см. Проективное покрытие 85–90 %, общий запас надземной фитомассы 539,8 г/м², из них на чемерицу приходится до 176,0 г/м². В травянистом ярусе содоминируют *Aconitum septentrionale* Koelle, *Angelica decurrens* (Ledeb.) V. Fedtsch., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Heracleum dissectum* Ledeb. и *Saussurea latifolia*. Эти виды формируют основной запас фитомассы – 289,0 г/м². Моховой покров не выражен, на его долю приходится 35,2 г/м². На момент исследования запас неразложившихся прошлогодних остатков растений составлял 988,8 г/м².

Лидирующее положение в субальпийском поясе хр. Крыжина занимает **разнотравное**

Таблица 1

Запас фитомассы (г/м²) сообществ субальпийского пояса хр. Крыжина

Горцовый луг (n = 7)	%	Сибальпийские пустоши (n = 10)	%	Черничные пустоши (n = 3)	%	Моховые ерники (n = 3)	%
345, 7 ± 13,6	100	427,0 ± 15,6	100	829,0 ± 31,5	100	5090,8 ± 729,1	100
0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0	4689,3 ± 719,7	92,1
0 ± 0	0	63,2 ± 1,1	14,8	277,3 ± 15,8	33,4	93,3 ± 6,8	1,8
0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0
15,3 ± 1,4	4,4	1,2 ± 0,2	0,3	0,4 ± 0,9	0,0	1,5 ± 0,3	0,1
221,9 ± 9,2	64,2	50,6 ± 4,7	11,9	38,9 ± 6,2	4,7	20,0 ± 3,5	0,4
99,4 ± 10,3	28,8	255,2 ± 8,7	59,8	378,7 ± 24,5	45,7	286,7 ± 32,6	5,6
9,1 ± 2,3	2,6	56,8 ± 7,0	13,3	133,7 ± 27,4	16,1	0 ± 0	0
373,1 ± 14,0	100	92,8 ± 3,6	100	413,3 ± 24,5	100	2065,3 ± 38,0	100

высокотравье (*Aconitum septentrionale*, *Anthriscus sylvestris*, *Delphinium elatum* L., *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) Dittrich). Эти сообщества формируются по склонам различной крутизны и экспозиции на протяжении всего субальпийского пояса. Общее проективное покрытие 95–100 %. Травяно-кустарничковый ярус не дифференцирован на подъярусы, максимальная высота травостоя 230 см, средняя – 155, минимальная – 5 см. Основное ядро сообществ представлено разнотравьем: *Aconitum septentrionale*, *Anthriscus sylvestris*, *Bistorta major*, *Vupleurum longifolium* L., *Delphinium elatum*, *Heraclium dissectum*, *Stemmacantha carthamoides*, *Trollius asiaticus* L. На эти виды приходится до 82 % от общего запаса надземной фитомассы, что составляет 227,6 г/м². Из злаков с высоким постоянством, но незначительным обилием встречается *Poa sibirica*, его запас 28,9 г/м². Самое низкое значение запаса мортмассы (310,4 г/м²) характерно для разнотравных сообществ субальпийского пояса. Общий запас надземной фитомассы 256,5 г/м².

Высокотравье с доминированием *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz встречается на всем протяжении субальпийского пояса хр. Крыжина, но больших площадей не занимает. Формируется на склонах различной экспозиции и крутизны, часто среди выходов крупнообломочного материала. Общее проективное покрытие 60–80 %. Вертикальная структура одноярусная, максимальная высота травостоя 160 см, средняя – 130, минимальная – 5 см. Все описанные сообщества носят зарослевый характер. На долю *Athyrium distentifolium* в среднем приходится 97 % всего запаса надземной фитомассы (720,0 г/м²). С высоким постоянством и малым обилием в травостое представлены *Aconitum septentrionale*, *Bistorta major*, *Cirsium heterophyllum*, *Euphorbia pilosa* L., *Viola altaica*, средний запас их фитомассы не превышает 13,1 г/м². В течение всего вегетационного сезона в сообществах *Athyridetum dystentifoliosum* сохраняется подстилка из прошлогодних вай, ее мощность достигает 2–3 см, это обуславливает высокие показатели запаса мортмассы (1100 г/м²) в ряду травянистых сообществ высокогорного пояса. Мхи не образуют сомкнутого яруса, запас их фитомассы в среднем составляет 9,3 г/м². Общий за-

пас фитомассы 742,4 г/м², с учетом мортмассы – 1842,4 г/м².

Из луговой растительности на хр. Крыжина широко распространены **горцовые луга** (*Bistorta major*), которые формируются в средней части субальпийского пояса, по склонам различной экспозиции и крутизны в условиях достаточного или повышенного увлажнения. Общее проективное покрытие 95–100 %. Травяно-кустарничковый ярус представлен одним – двумя подъярусами. Первый подъярус (55–60 см высотой) образован *Anthoxanthum alpinum* A. Love & D. Love, *Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link, *Bistorta major*, *Omalotheca norvegica* (Gunn.) Sch. Bip. & F. Schultz., *Pedicularis incarnata* L., *Viola altaica*. Проективное покрытие *Bistorta major* 50–65 %, величина запаса надземной фитомассы горца – 160,0 г/м². Остальные виды имеют низкие проективное покрытие и фитомассу. В отдельных сообществах мхи занимают от 1 до 5 % от общей площади ценоза, запас фитомассы в среднем составляет 99,4 г/м². На почве горцовых лугов формируется слой опада мощностью 2–3 см, мортмасса горцовых лугов 373,1 г/м². Общий запас надземной фитомассы 345,7 г/м².

На стыке альпийского и субальпийского поясов широко представлены сообщества с доминированием *Sibbaldia procumbens* L. (**субальпидиевые луга, или “пустоши”**). Местобитания характеризуются повышенным увлажнением в первый период вегетации за счет подтока талых вод от расположенных вблизи снежников. Общее проективное покрытие 50–80 %. Вертикальная структура 2-ярусная. Травяно-кустарничковый ярус представлен двумя подъярусами. Верхний подъярус разрежен – 15–20 см, с высоким постоянством, но малым обилием представлены *Anthoxanthum alpinum*, *Bistorta major*, *Carex aterrima* Hoppe, *Luzula sibirica* V. I. Krecz., *Doronicum altaicum* Pall., *Dracocephalum grandiflorum* L., *Omalotheca norvegica*. На их долю приходится до 50,4 г/м². Второй подъярус (3–5 см) в основном представлен *Sibbaldia procumbens* и *Diphysium alpinum* (L.) Rothm. с незначительным участием *Vaccinium myrtillus*, *Gentiana grandiflora* и *Viola altaica*. На доминирующие виды приходится 37,6 и 37,2 г/м² соответственно. Мохово-лишайниковый ярус занимает до 45 % общей площади ценоза, представ-

лен синузией мхов (запас фитомассы – 255,2 г/м²). Лишайники не образуют сомкнутого подъяруса (проективное покрытие до 10 %), с высоким постоянством и обилием присутствуют *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt & Thell и *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh., запас фитомассы лишайниковой фракции 56,8 г/м². Запас надземной фитомассы в среднем составляет 427,0 г/м². Почва покрыта тонким слоем опада в основном из медленно перегнивающих листьев *Sibbaldia procumbens* (запас мортмассы 92,8 г/м²).

Часто с сибальдиевыми пустошами единый эколого-ценотический комплекс образуют сообщества с доминированием *Vaccinium myrtillus* (**мохово-черничные пустоши**). В отличие от сибальдиевых пустошей, формирующихся в местах скопления снега, черничники занимают периферические участки террас, быстрее освобождающиеся от снега, а также находящиеся в зоне меньшего подпочного увлажнения. Общее проективное покрытие данных сообществ 95–100 %. Вертикальная структура двухъярусная. Выражен травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы. Общий запас надземной фитомассы 829,0 г/м². На *Vaccinium myrtillus* в среднем приходится 277,3 г/м². Как и в сибальдиевых сообществах, высока роль *Diphasiastrum alpinum*, его запас составляет 30,8 г/м². Доля видов травянистой фракции незначительна (39,3 г/м²). Мохово-лишайниковый ярус занимает до 95 % от общего проективного покрытия, из них на моховой покров приходится до 90, на лишайниковый – 35–40 %. Запас фитомассы фракции мхов – 378,7, лишайников – 133,7 г/м². На мортмассу приходится до 413,3 г/м².

Среди кустарниковых сообществ постоянным элементом растительного покрова субальпийского пояса являются ценозы с доминированием *Betula rotundifolia*. Березка круглолистная в условиях высокогорий имеет два ценотических оптимума: первый – в субальпийском поясе, второй – в горно-тундровом. На хр. Крыжина субальпийские ерники формируются по берегам рек, озер, понижениям рельефа, в условиях повышенного увлажнения. Общее проективное покрытие сообществ 95–100 %. Вертикальная структура двухъярусная, представлена кустарниковым и мохово-лишайниковыми ярусами.

Кустарниковый ярус (120–150 см) образован *Betula rotundifolia* с незначительным участием *Salix glauca* L. и *Lonicera altaica* Pall. Надземная фитомасса кустарников составляет 4689,3 г/м². Травянистый ярус не выражен. Единично встречаются *Bistorta major*, *Gentiana grandiflora* Laxm., *Schulzia crinita* (Pall.) Spreng., *Solidago dahurica* Kitag. В среднем на разнотравье приходится 20,0 г/м². Злаки существенной ценотической роли не играют, запас их фитомассы в среднем составляет 1,5 г/м². Для данных сообществ характерно развитие мощного напочвенного мохового покрова, занимающего до 80 % площади ценоза. Основными доминантами являются *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichum commune* Hedw., *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. Запас надземной фитомассы изменяется от 96 до 536 г/м², что в среднем составляет 286,7 г/м². Мортмасса – 2065,3 г/м².

Горно-тундровый пояс. Растительность нижней части горно-тундрового пояса хр. Крыжина представлена подпоясом ерниковых тундр. *Betula rotundifolia* в условиях горно-тундрового пояса приобретает особую жизненную форму – нивелированных кустарников. Высота березки зависит от мощности снегового покрова, что, в свою очередь, отражается на запасе надземной фитомассы. В районе исследования нами описаны **чернично-ерниковые** (*Betula rotundifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*) сообщества (табл. 2) в нижней (I, 1640 м над ур. м.) и верхней (II, 1720 м над ур. м.) частях горно-тундрового пояса. Проективное покрытие 90–95 %, вертикальная структура трехъярусная, хорошо выражены кустарниковый, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы. При этом в нижней части горно-тундрового пояса высота кустарникового яруса составляет 55–60 см, в то время как в верхней части – 35–40 см, запас надземной фитомассы кустарниковой фракции 3802,7 и 2313,3 г/м² соответственно. Кустарничковый ярус занимает до 35 % общего проективного покрытия, представлен *Vaccinium myrtillus*, также единично встречаются *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*. Запас их фитомассы в исследованных сообществах 274,4 и 277,2 г/м². Моховая фракция наиболее пред-

Сравниваемые показатели	Чернично-ерниковые I (n = 3)	%	Чернично-ерниковые II (n = 3)	%	Рододендровые (n = 3)	%
Надземная фитомасса, г/м ² ,	4156,4 ± 221,8	100	2650,0 ± 118,3	100	1679,3 ± 125,1	100
в том числе:						
кустарники	3802,7 ± 240,4	91,5	2313,3 ± 138,5	87,3	1190,7 ± 125,5	70,9
кустарнички	274,4 ± 28,2	6,6	277,2 ± 28,4	10,5	355,1 ± 16,0	21,1
осоки	0 ± 0	0	0 ± 0	0	0 ± 0	0
злаки	0 ± 0	0	2,8 ± 0,04	0,1	0 ± 0	0
разнотравье	5,3 ± 1,3	0,1	0,7 ± 0,03	0,0	0,1 ± 0,03	0,0
мхи	56,0 ± 9,8	1,3	37,3 ± 8,4	1,4	133,3 ± 25,5	7,9
лишайники	18,0 ± 1,8	0,4	18,7 ± 1,8	0,7	0,1 ± 0,03	0,1
Мортмасса	133,3 ± 4,8	100	134,7 ± 5,0	100	1384,0 ± 58,0	100

ставлена в кустарниковых сообществах нижней части горно-тундрового пояса, запас ее фитомассы 56,0 г/м², в верхней части пояса происходит частичная редукция моховой синузидии, что приводит к уменьшению запаса фитомассы до 37,3 г/м². Запас фитомассы лишайников в данных сообществах практически не изменяется и составляет 18,0 и 18,7 г/м² соответственно. Среди представителей лишайнофлоры доминируют *Cladonia stellaris*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cuculata*. Общий запас надземной фитомассы в ерниковых сообществах нижней части горно-тундрового пояса достигает 4156,4 г/м², в средней и верхней частях при уменьшении высоты кустарников происходит резкое снижение фитомассы до 2650,0 г/м². Среднее значение мортмассы 133,3 и 134,7 г/м².

В средней части горно-тундрового пояса (1600–1700 м над ур. м.) по склонам южной и юго-западной экспозиции распространены **рододендровые** или **кашкарниковые** (*Rhododendron aureum*) тундры. Они занимают пологие, хорошо увлажненные участки склонов. Почвы каменистые, с выходами крупного обломочного материала. Проективное покрытие 70–90 %. Вертикальная структура трехъярусная. Кустарниковый ярус (25–30 см высотой) занимает 55–70 %. Запас надземной фитомассы рододендрона 1190,7 г/м². Травяно-кустарничковый ярус разрежен (проективное покрытие 15–20 %), представлен кустарничковым подъярусом (*Vaccinium myrtillus*, *Empetrum nigrum*). Запас надземной фитомас-

сы кустарничков 355,1 г/м². Мохово-лишайниковый ярус образован моховой синузидией, проективное покрытие мхов 55–60 %, запас фитомассы 133,3 г/м². Лишайниковая синузидия выражена слабо (1–2 % от общего проективного покрытия), преобладают *Cetraria islandica* и *Cladonia stellaris*, их запас в среднем равен 0,1 г/м². Рододендровые тундры характеризуются наибольшим запасом мортмассы (1384,0 г/м²), что связано с медленной скоростью перегнивания отмерших остатков *Rhododendron aureum*, *Vaccinium myrtillus* и *Empetrum nigrum*. Общий запас надземной фитомассы 1679,3 г/м².

На этих же высотах по пологим вершинам, выровненным террасам встречаются небольшие участки **шикшевых** (*Empetrum nigrum*) тундр. Общее проективное покрытие 65–95 %. Вертикальная структура сообществ двухъярусная. В травяно-кустарничковом ярусе абсолютным доминантом является *Empetrum nigrum*, травянистые виды встречаются единично. Общий запас надземной фитомассы 489,7 г/м², вклад *Empetrum nigrum* составляет 414,7 г/м². В строении растительного покрова большую ценоэкологическую роль играют мхи. Проективное покрытие мохового яруса 40–50 %, запас фитомассы мхов 60,0 г/м². Запас мортмассы 486,7 г/м².

На хр. Крыжина **мохово-лишайниково-дриадовые** тундры, образованные *Dryas punctata*, описаны нами на стыке субальпийского и горно-тундрового поясов на высоте 1520 м над ур. м. на выходах карбонатных по-

Запас фитомассы (г/м²) сообществ субальпийского пояса хр. Крыжина

Шикшевые (n = 3)	%	Дриадовые (<i>Dryas punctata</i>) (n = 3)	%	Дриадовые (<i>D. oxyodonta</i>) (n = 3)	%	Кладониевые (n = 3)	%
489,7 ± 18,5	100	946,0 ± 21,7	100	576,8 ± 4,2	100	1110,1 ± 86,3	100
8,0 ± 2,0	1,6	0 ± 0	0	0,2 ± 0,05	0,0	68,0 ± 9,3	6,1
414,7 ± 16,7	84,7	541,7 ± 27,3	57,3	114,0 ± 1,3	19,8	114,1 ± 26,8	10,3
5,6 ± 0,7	1,1	6,8 ± 1,2	0,7	188,0 ± 12,0	32,6	0 ± 0	0
0,1 ± 0,03	0,0	0 ± 0	0	10,0 ± 2,5	1,7	0 ± 0	0
1,3 ± 0,3	0,3	17,5 ± 2,9	1,8	32,6 ± 1,4	5,7	0 ± 0	0
60,0 ± 3,5	12,3	136,0 ± 7,2	14,4	232,0 ± 22,0	40,2	254,7 ± 55,2	32,0
0 ± 0	0	244,0 ± 11,9	25,8	0 ± 0	0	573,3 ± 16,5	51,6
486,7 ± 72,7	100	180,0 ± 7,8	100	172,0 ± 11,0	100	372,0 ± 59,2	100

род. Они занимают склоны южной и юго-западной экспозиции крутизной 25–30°. Общее проективное покрытие 95 %. Ценозы имеют пятнистую горизонтальную и двухъярусную вертикальную структуру. Травяно-кустарничковый ярус до 70 % представлен дриадой точечной, запас ее надземной фитомассы 541,7 г/м². Травяной подъярус не выражен, запас фитомассы злаков и разнотравья в среднем составляет 24,3 г/м². Общий запас надземной фитомассы 946,0 г/м². Мохово-лишайниковый ярус занимает 30–35 % от общего проективного покрытия. В лишайниковой синузии преобладают *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. macroceras* (Delise) Hav., *C. uncialis* (L.) F. H. Wigg., *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*. Запас надземной фитомассы лишайников 244,0 г/м². Моховая фракция представлена *Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, на мхи приходится 13 % от общего запаса надземной фитомассы. Запас мортмассы 180,0 г/м².

В средней и верхней частях горно-тундрового пояса наиболее широко распространены тундры с доминированием дриады остроzubчатой (*Dryas oxyodonta*). По своей структуре и видовому составу они близки к сообществам дриады точечной. Общий запас надземной фитомассы 576,8 г/м². В описанных сообществах кроме дриады высока роль *Empetrum nigrum* и *Vaccinium uliginosum* L., в среднем на кустарнички приходится до 114,0 г/м². Хорошо развита моховая синузия,

запас фитомассы моховой фракции 232,0 г/м². Запас мортмассы 172,0 г/м².

В верхней части горно-тундрового пояса по выровненным вершинам хребтов, террасированным южным склонам формируются **кладониевые** (*Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria islandica*) тундры. Общее проективное покрытие колеблется от 60 до 90 %. Вертикальная структура двухъярусная, хорошо выражены травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы. Все описанные ценозы характеризуются высоким разнообразием видов рода *Cladonia* Web., лишайниковая фракция составляет 573,3 г/м². Высока роль кустарничков (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*), на их фракцию в среднем приходится 114,1 г/м² от общего запаса фитомассы. Роль травянистых видов невелика. Общий запас надземной фитомассы составляет 1110,2, мортмассы – 472,0 г/м².

Из проведенных исследований выявлены следующие закономерности. Наибольший запас надземной фитомассы имеют ерниковые сообщества. В ерниках субальпийского пояса он составляет 5090,8 г/м², в ерниковых тундрах в зависимости от высоты и экспозиции варьирует от 2647,3 до 4138,4 г/м². Основная его часть приходится на кустарниковую фракцию (см. табл. 1, 2). Снижение запаса надземной фитомассы связано в первую очередь с изменением размера и жизненной формы кустарников. В пределах субальпийского пояса *Betula rotundifolia* имеет высоту от 1

до 2,5 м. В условиях горных тундр березка круглолистная приобретает нивелированную жизненную форму. По выровненным вершинам гор со сдуваемым снеговым покровом ее высота 25–30 см, по небольшим террасам, наветренным верхним участкам склонов она может достигать 40–45 см, третье место по запасу фитомассы занимают рододендровые сообщества – 1679,3 г/м².

Из кустарничковых сообществ в субальпийском поясе наиболее широко распространены сиббальдиевые и черничные пустоши, в горно-тундровом – шикшевые и дриадовые тундры. Наибольший запас характерен для сообществ с доминированием *Dryas punctata* (946,0 г/м²). На кустарничковую фракцию в среднем приходится 541,7, на моховую – 136,0 г/м². По размерам и запасам дриады можно сделать вывод, что данные условия для нее экологически оптимальные. Тундры с *Dryas oxyodonta* формируются в более экстремальных условиях, что приводит к уменьшению запаса надземной фитомассы до 576,8 г/м². Более низкие показатели надземной фитомассы наблюдаются в шикшевых тундрах – 489,7 г/м², что связано с жизненной формой *Empetrum nigrum*. Лишайниковые тундры по общему запасу надземной фитомассы занимают пятое место (1110,1 г/м²), основу создают лишайниковая и моховая фракции.

Из травянистых сообществ наибольший запас фитомассы характерен для зарослей кочедыжника расставленнолистного, чемерицевого и горькушевого высокотравья (742,4, 539,8, 326,7 г/м² соответственно). Основу создают высокотравные виды, на их долю приходится от 87 до 99 % от запаса надземной фитомассы. Из луговых сообществ на территории исследования наиболее широко представлены горцовые луга (315,4 г/м²), кроме разнотравья большой вклад в запас фитомассы привносит моховая фракция – 99,4 г/м².

Значения показателей мортмассы в различных типах сообществ зависят не только от видов, слагающих эти сообщества, но и от жизненной формы и условий местообитания (высота над ур. м., экспозиция, характер рельефа и т. д.). Среди сообществ субальпийского пояса наибольший запас мортмассы выявлен у моховых ерников – 2065,3 г/м². Это связано с большой долей в опаде медленно

разлагающихся ветвей кустарников. К тому же в этих условиях кустарники (*Betula rotundifolia*, *Salix glauca*, *Salix vestita* Pursh и т. д.) достигают максимальной высоты (1,5–2 м). Среди травянистых сообществ лидирующее положение занимают заросли *Athyrium distentifolium*, среднее значение мортмассы составляет 1100,0 г/м² (см. табл. 1), медленное разложение вай связано с рядом особенностей, а именно: с большим содержанием кремнезема и дубильных веществ в тканях растений [15], препятствующих заселению редуцентов (грибов, бактерий и т. д.); особенностями увлажнения данных сообществ (низкое содержание влаги в верхних горизонтах почвы); с характером формирования подстилки. Долгое время сохраняющаяся связь прошлогодних вай с растением обеспечивает довольно рыхлый, хорошо аэрируемый, медленно разлагающийся слой опада. В то же время запас мортмассы в сообществах горькушевого и разнотравного высокотравья в 2–3 раза меньше и составляет 310,4 и 544,0 г/м². Минимальный запас мортмассы среди сообществ субальпийского пояса характерен для сиббальдиевых лугов – 92,8 г/м².

Среди исследованных сообществ горно-тундрового пояса максимальный запас мортмассы (1384,0 г/м²) выявлен у рододендровых сообществ. На 90 % опад под кашкарниковыми сообществами представлен медленно разлагающимися ветвями и листьями *Rhododendron aureum*. На втором месте по данному показателю находятся шикшевые и кладониевые тундры, запас мортмассы 486,7 и 472,0 г/м² соответственно. В остальных сообществах (см. табл. 2) показатели мортмассы близки.

Изучение запаса и структуры надземной фитомассы высокогорных сообществ Восточного Саяна показало, что в ряду сообществ с доминированием определенной (или определенных) жизненной формы растений с высотой происходит уменьшение абсолютного значения надземной фитомассы. Данные исследования подтвердили ранее выявленную закономерность [2, 3], что увеличение воздействия отрицательных факторов с относительной высотой приводит к упрощению вертикальной структуры сообществ, сужению вертикально слоя жизни, а следовательно, и снижению запаса фитомассы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 07-04-00364-а и 10-04-01025-а).

ЛИТЕРАТУРА

1. Седелников В. П. Растительность высокогорий // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск, 1985а. С. 48–68.
2. Седелников В. П. Продуктивность высокогорных сообществ Алтае-Саянской горной области // География и природные ресурсы. 1985б. № 1. С. 87–91.
3. 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.
4. Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: РИО АН СССР, 1960. 450 с.
5. Красноборов И. М. Высокогорная растительность западной части Восточного Саяна // Растительность правобережья Енисея. Новосибирск, 1971. С. 136–171.
6. Седелников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 223 с.
7. Воскресенский С. С. Геоморфология Сибири. М., 1962. 348 с.
8. Полевая геоботаника. М.–Л., 1964. Т. III. 530 с.
9. Тихомиров Б. А. Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 11. С. 1691–1717.
10. Александрова В. Д. Опыт определения надземной и подземной массы растительности в арктической тундре // Там же. 1958. Т. 43, № 12. С. 130–147.
11. Александрова В. Д. Опыт определения надземной и подземной фитомассы полярной пустыни на Земле Франца-Иосифа // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. С. 33–37.
12. Шалыт М. С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л., 1960. Т. 2. С. 163–209.
13. Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., 1968. 145 с.
14. Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973. 343 с.
15. Колесников М. П. Формы кремния в растениях // Успехи биологической химии. М., 2001. Т. 41. С. 301–332.

Structure of the Phytomass of Alpine Humid High-Mountain Associations of the Eastern Sayan (for the Kryzhin Ridge as an Example)

E. G. ZIBZEEV, Ch. N. SAMBYLA*

*Central Siberian Botanical Garden SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: egzibzeev@rambler.ru*

**Tuva State University
667000, Republic of Tyva, Kyzyl, Lenin str., 36
E-mail: choigansam@mail.ru*

Results of the analysis of reserve and the structure of the overground phytomass of the prevailing alpine associations of Eastern Sayan are presented for r. Kryzhin (Eastern Sayan) as an example.

Key words: alpine vegetation, phytomass, alpine meadows, tundra, Eastern Sayan.