

На правах рукописи



САМБЫЛА Чойган Николаевна

**ФИТОМАССА ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ
СООБЩЕСТВ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ**

03.02.08 – «Экология» (Биологические науки)
03.02.01 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

КЫЗЫЛ – 2018

Работа выполнена в Государственном бюджетном учреждении Убсунурском международном центре биосферных исследований (Республика Тыва, г. Кызыл).

Научный консультант — Седельников Вячеслав Петрович
доктор биологических наук, профессор, чл.-кор. РАН,
ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад
СО РАН, научный руководитель.

Официальные оппоненты: Титлянова Аргента Антониновна
доктор биологических наук, профессор,
ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии
СО РАН, главный научный сотрудник;

Усольцев Владимир Андреевич
доктор сельскохозяйственных наук, профессор,
ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехни-
ческий университет»,
главный научный сотрудник;

Намзалов Бимба-Цырен Батомункуевич
доктор биологических наук, профессор,
ФГБОУ ВО «Бурятский государственный универси-
тет», профессор кафедры ботаники.

Ведущая организация — ФГБОУ ВО «Московский государственный универ-
ситет имени М. В. Ломоносова».

Защита состоится «___» _____ 2018 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссер-
тационного совета Д 003.058.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом
саде СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.

Факс: (383) 330-19-86.

E-mail: botgard@ngs.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Цен-
трального сибирского ботанического сада СО РАН. Сайт в Интернете:
<http://www.csbg.nsc.ru>.

Автореферат разослан: «___» сентября 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Храмова Елена Петровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Фитомасса Земли является единственным источником первичной продукции, определяющей возможность существования всего живого. Неоценимый вклад в изучении фитомассы зональных экосистем Земли внесла Международная биологическая программа (МБП), в которой приняли участие 58 стран, 300 научных учреждений, в том числе нашей страны, ближнего и дальнего зарубежья (1964–1974 гг.). Главной целью МБП явилось определение двух величин – фитомассы и продукции (Ресурсы биосферы, 1975; Биологический..., 1986; Produktion..., 1987; Титлянова и др., 2004; География..., 2010). Дальнейшие исследования продуктивности зональных экосистем были продолжены Международными программами «Человек и биосфера», «Российско-монгольская комплексная биологическая экспедиция РАН и МАН» и «Эксперимент Убсу-Нур».

Несмотря на достигнутые успехи МБП, величина запасов фитомассы Земли остается неопределенной в полной мере, что связано со слабой изученностью горных систем, занимающих 45 % площади Земли (Базилевич, 1993а; Повестка дня..., 1993; Черных, Булатов, 2002). Некоторые сведения о запасах фитомассы горных лугов Карпат, Кавказа, Тянь-Шаня и Памиро-Алая кратко обобщены в монографии Н.И. Базилевич «Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии» (1993б). Данные о запасах надземной фитомассы высокогорных сообществ Алтае-Саяна имеются лишь в обобщающей сводке В.П. Седельникова «Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области» (1988). Отрывочные сведения о запасах надземной фитомассы сообществ отдельных горных систем области были получены небольшим числом других исследователей (Куминова, 1946; Зверева Г.А., 1965; Красноборов, 1971; Седельникова, 1974, 1985; Седельников, 1979, 1985). Ввиду значимости высокогорных сообществ для развития животноводства, оценивалась, в основном, надземная фитомасса. При ее изучении отмершая масса чаще всего не учитывалась. Имеются единичные сведения о подземной фитомассе сообществ (Курбатская и др., 2015; и др.), оценка подземной живой и отмершей массы сообществ Алтае-Саянской горной области практически отсутствует. В результате невозможно провести не только полный анализ распределения фитомассы сообществ отдельных хребтов и нагорий, но и выявить основные тенденции изменения ее параметров в горных системах области. Недостаточность фактических материалов не позволяет выявить важнейшие закономерности между показателями фитомассы и факторами, их обуславливающими. Поэтому на такой обширной территории как Алтае-Саянская горная область (52 % ее площади расположено выше 2000 м над ур. м.), изучение запасов фитомассы высокогорных сообществ имеет фундаментальное и прикладное значение. Запасы фитомассы высокогорных сообществ будут иметь важное значение для познания закономерностей их распределения не только в пределах района исследования, но и в сравнении с однотипными сообществами других, как горных, так и равнинных систем Северного полушария.

Цель работы – определение запасов фитомассы высокогорных сообществ Алтае-Саянской горной области и общих закономерностей их структуры.

Для достижения цели решались следующие **задачи**:

1. Выявить основные закономерности распределения запасов фитомассы в различных биоклиматических секторах;
2. Установить соотношение живой и отмершей фитомассы, а также вклад надземной и подземной массы в общую фитомассу;

3. Изучить влияние высоты над уровнем моря, экспозиции и крутизны склонов на формирование запасов фитомассы;
4. Проанализировать распределение величины надземной фитомассы типов высокогорных сообществ Алтае-Саянской горной области в ряду с однотипными сообществами ландшафтных зон на равнинах и в других горных системах Северного полушария;
5. Оценить кормовую значимость растительных сообществ высокогорного пояса Алтае-Саянской горной области, определить эффективность ранее разработанных рекомендаций по их рациональному использованию и охране.

Положения, выносимые на защиту:

1. Структура живой надземной фитомассы Алтае-Саянской горной области зависит от конкретных растительных сообществ. Величина мортмассы тесно связана с живой фитомассой. Общая фитомасса определяется, в основном, массой подземных органов растений.
2. Величина надземной фитомассы в различных тундровых и луговых сообществах стабильна и может быть принята в качестве инварианта. Надземная фитомасса в большинстве сообществ не превышает подземную, величина которой является дифференцирующим показателем и определяется экологическими условиями биоклиматических секторов.
3. Запас надземной фитомассы высокогорных сообществ Алтае-Саянской горной области аналогичен запасу однотипных сообществ равнин и других горных систем Северного полушария.

Научная новизна. Впервые изучены запасы фитомассы высокогорных растительных сообществ 7 групп формаций по направлению от гумидного к ариднему биоклиматическому сектору Алтае-Саянской горной области. Выявлены основные компоненты живой надземной фитомассы, тесно связанные с пространственным распределением высокогорных сообществ, вклад которых суммарно составил 59–72 % общей дисперсии. Определено доленое участие ботанических групп, жизненных форм и ценологических групп растений в запасах живой надземной фитомассы. Впервые показано соотношение живой (зеленой и одревесневшей) и отмершей надземной и подземной фитомассы в группах формаций. Впервые выявлены уровни запасов общей фитомассы (суммарная надземная и подземная) групп формаций по отдельным биоклиматическим секторам Алтае-Саянской горной области. Впервые установлены значимые корреляционные взаимосвязи, между массой ботанических, ценологических групп и жизненными формами растений. Детально изучено влияние абсолютной высоты, экспозиции и крутизны склонов на распределение фитомассы групп формаций различных биоклиматических секторов. Впервые в едином плане проведен сравнительный анализ распределения запасов надземной фитомассы групп формаций в ряду с однотипными сообществами равнинных и горных территорий Северного полушария. Впервые дана общая характеристика высокогорных кормовых угодий, включая их положение в рельефе, оценку запасов и структуры живой надземной фитомассы, величину поедаемой массы, а также сезонность использования в качестве отгонных пастбищ.

Теоретическое и практическое значение работы. Исследование вносит существенный вклад в формирование знаний о запасах фитомассы основных типов высокогорных растительных сообществ Алтае-Саянской горной области. Общие запасы фитомассы высокогорных сообществ Алтае-Саянской горной области снижаются закономерно в ряду от подгольцовых кустарников к альпийским лугам и по направле-

нию от гумидного к ариднему сектору области. Выявлены общие закономерности распределения запасов фитомассы, в том числе значимые взаимосвязи между массой кустарников и мхов, живой и отмершей надземной фитомассой, надземной и подземной фитомассой. Величина надземной фитомассы тундровых и луговых сообществ достаточно постоянна и может служить в качестве интегральной характеристики их функционирования, подземная фитомасса является дифференцирующим показателем. Проведение сравнительного анализа между разными типами высокогорных сообществ и аналогичными экосистемами равнинных и горных территорий способствует формированию представлений о распределении фитомассы в системах широтной и высотной зональности суши Северного полушария. Полученные результаты имеют теоретическое значение и могут быть использованы для создания баз данных фитомассы экосистем Земли и прогнозирования величины продукции высокогорных растительных сообществ. Практическое значение работы тесно связано с рациональным использованием высокогорных кормовых угодий и организацией мероприятий по развитию отгонного животноводства, а также для определения территорий, перспективных для промышленных заготовок различных видов растительного сырья и разработки ресурсоведческих и прогнозных карт и справочников. Результаты исследований могут быть внедрены в образовательный процесс высших учебных заведений в виде разделов дисциплин естественно-научного цикла: Экология, Естествознание, Ботаника или в качестве курса по выбору для специальностей биологического, географического и сельскохозяйственного профилей.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы были представлены в форме докладов на многих конференциях и симпозиумах, в том числе на Международных конференциях «Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы» (Монголия, 2005); «Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов» (Кызыл, 2005); «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 2005); «Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана, рациональное природопользование» (Барнаул, 2005); «Биоразнообразие экосистем Внутренней Азии» (Улан-Удэ, 2006); Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2006); Всероссийских конференций «Растительный мир Северной Азии: проблемы изучения и сохранения биоразнообразия» (Новосибирск, 2009, 2013), «Развитие геоботаники: история и современность» (Санкт-Петербург, 2011); Всероссийской конференции с международным участием «Отражение био-, гео- и антропоферных взаимодействий в почвах и почвенном покрове» (Томск, 2010); Международной конференции «Растительный мир и его охрана» (Алматы, 2012); Международной научно-практической конференции «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных территорий» (Чита, 2013); Региональной научно-практической конференции «Проблемы преподавания в образовании на современном этапе» (Кызыл, 2013); Международной конференции «Сохранение разнообразия растительного мира Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии: история, современность, перспективы» (Кызыл, 2016); Международных симпозиумах Убсунурского международного центра (Кызыл, 2004, 2008, 2012, 2016)

Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами. Представленная работа была выполнена в соответствии с плановыми исследованиями Убсунурского международного центра биосферных исследований, при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ 06-04-63001, 07-04-00364-а, 10-04-01025-а, 10-04-

10021», 13-04-10007, 13-04-00399, 17-04-00076 (ЦСБС СО РАН); гранта Президента Республики Тыва для поддержки молодых ученых ГР-2 (2004–2005 гг.); Председателя Правительства Республики Тыва (2012); Программы развития научно-педагогических кадров ТувГУ (2016–2017 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 58 работ, в том числе 1 монография и 20 статей, из которых 7 – в журналах, индексируемых в международных базах цитирования WoS и Scopus, 1 – в зарубежном издании, 13 – в российских журналах, рекомендуемых ВАК, остальные – в рецензируемых журналах.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 425 страницах, состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и 6 приложений, содержит 37 таблиц и 79 иллюстраций. Список литературы включает 378 работ, из них 44 – на иностранных языках.

ГЛАВА 1. СТЕПЕНЬ ИЗУЧЕННОСТИ ЗАПАСОВ ФИТОМАССЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ И ДРУГИХ ГОРНЫХ СИСТЕМ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ

Дан литературный обзор изученности запасов фитомассы высокогорных сообществ Алтае-Саянской горной области (АСГО) с привлечением данных по фитомассе однотипных сообществ других горных систем Северного полушария (Куминова, 1946; Зверева Г.А., 1965; Larcher et al., 1973; Злотин, 1975; Сезонная динамика..., 1975; Захарьев, Головина, 1979; Банникова и др., 1980; Ионов, Лебедева, 1983; Нахуцришвили, 1986; Онипченко, 1990; Андреяшкина, 1990; Маслов и др., 2016; и др.). Показано, что изучению запасов фитомассы сообществ горных систем посвящено гораздо меньше работ, чем по равнинным территориям. Интерес многих исследователей был направлен на определение надземной фитомассы сообществ, используемых в качестве сенокосов и пастбищ (Куминова и др., 1956а, б; Красноборов, 1971; Вагабов, 1977; Наринян, 1977; Восканян, Зироян, 1977; Янчук, 1986; и др.), а также на оценку живой массы лекарственных, пищевых, кормовых растений, идущих на нужды человека (Рубцов, 1953; Ларин, 1969; Минаева, 1970; Суров и др., 1978; Юлдашев, 1989; Ершова, 1999; Куулар, 2002). В ресурсоведческих исследованиях основополагающие идеи МБП сыграли, безусловно, важное значение (Седельников, 1985; Павлов, Онипченко, 1987; Растительный мир..., 1988). Имеются отдельные монографии, посвященные продуктивности и запасам фитомассы высокогорных сообществ отдельных горных систем, в том числе Тянь-Шаня, Кавказа и Тувы (Злотин, 1975; Лебедева, 1984; Цеканов, 1987; Гришина и др., 1987; Самбыла, 2010; и др.).

В результате сопоставления запасов фитомассы тундровых и луговых сообществ АСГО и других горных систем Северного полушария отмечается высокая их изменчивость (Kallio, Karenlampii, 1971; Wielgolaski, Kjellvik, 1975; Янчук и др., 1983; Седельникова, 1985; Седельников, 1988; и др.). Запасы подземной фитомассы групп формаций определялись в 2–3 раза реже, чем надземной (Larcher et al., 1973; Злотин, 1975; Лебедева, 1984; Онипченко, 1985; Деева, 1986; Курбатская др., 2015; и др.). Единичные исследования подземной живой и отмершей массы проводились в горных системах полярного пояса (Манаков, Ушакова, 1976; Андреяшкина, 1985; Маслов и др., 2016), а на территории АСГО области аналогичные работы отсутствуют. На основе анализа литературы выявлено, что данных о запасах фитомассы (надземной и подземной) различных типов растительных сообществ горных систем Северного полушария гораздо меньше, чем сведений о фитомассе экосистем широтной зональности.

Запасы фитомассы высокогорных сообществ АСГО по сравнению с однотипными сообществами горных систем полярного, бореального и суббореального поясов изучены крайне недостаточно.

ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ВЫСОКОГОРИЙ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

АСГО занимает обширную территорию в центре Евразийского континента, находится на границе двух природных зон Северного полушария — гумидной бореальной и аридной степной (Алтае-Саянская..., 1969).

2.1. Рельеф. В работе приведена характеристика типов и ярусов рельефа, к которым приурочены высокогорные сообщества АСГО. В среднегорном и высокогорном ярусах рельефа области отмечаются альпинотипный и гольцовый типы (Воскресенский, 1962). В альпинотипном рельефе выделяются высокие части хребтов (Катунский, Южно- и Северо-Чуйский, Табын-Богдо-Ола, Тарбагатай, Сарымсақты, Монгун-Тайга, которые отличаются интенсивным и глубоким нивационным расчленением. Склоны этих хребтов разрушены карами и узкими трогами, в днищах которых располагаются современные ледники и снежники (Петкевич, 1971). Гольцовый рельеф характерен для большинства горных систем АСГО (Кушев, 1957). Оледенение оказывает большое влияние на распределение высокогорных сообществ АСГО. В горных системах имеющие гольцовые формы рельефа, оледенение имеет незначительные масштабы (Олюнин, 1975).

2.2. Гидрография. Основная гидрографическая сеть АСГО принадлежит бассейнам р. Оби и Енисея. Удельная водоносность высокогорных рек гумидного сектора составляет 3–30 л/с. Основное грунтовое питание наибольших значений достигает на реках со средней высотой водосбора 600–2000 м. С высотой доля грунтовых вод в годовом стоке на реках высокогорной зоны снижается (9–10 %) (кроме р. Чуя, 33 %). Здесь доля снегового питания составляет 15–43 %, дождевого в 1–2 раза ниже среднегорного, ледникового – 16–60 %, что характерно только для высокогорных рек Катунь, Акру и др. Вся гидрографическая сеть семиаридного сектора (система гор Саян) принадлежит бассейну р. Енисей, аридного – (южная цепь гор Тувы) относится к верхней части бассейна р. Енисей, меньшая часть – к бассейнам бессточных впадин Центральной Азии. Режим рек характеризуется весенне-летним половодьем, дождевыми паводками и низкой летне-осенней и зимней меженью. Бурно проходящие половодье и летние паводки обеспечивают обводнение сенокосов и пастбищ (Клопова, 1957).

2.3. Климат. В общих чертах климат высокогорий АСГО определяется ее географическим положением и особенностями орографии отдельных районов (Севастьянов, 1998). На обширной территории области наблюдается возрастание континентальности климата к югу и востоку, что связано со снижением годовой суммы осадков и увеличением годовой амплитуды среднемесячных температур (Ефимцев, 1957; Бахтин, 1968). В итоге, горные системы на территории АСГО характеризуются различными биоклиматическими условиями. Горные системы с близкими биоклиматическими условиями нами рассматриваются в составе гумидного (ГБС), семиаридного (СБС) и аридного (АБС) биоклиматических секторов (Поликарпов и др., 1986). Тепловой режим высокогорий АСГО характеризуется преобладанием отрицательных температур над положительными (Галахов, 1964). Сумма температур выше 10°C составляет 700° в наиболее теплых и гумидных северных высокогорьях, и снижается до

250° на юге. Активный вегетационный период продолжается до 50–60 дней. На структуру растительных сообществ и на перераспределение снежного покрова в зимний период влияет деятельность ветров (Филимонов, 1969; Куулар, 2015).

2.4. Почвы. Сложные сочетания факторов почвообразования высокогорий АСГО обуславливают распространение горно-тундровых и горно-луговых почв (Петров, 1952; Почвы Алтайского Края, 1959; Носин, 1963; Ильиных, 1970; Горбачев, 1978; и др.). По водному режиму в зависимости от изменений абсолютной высоты и степени увлажнения горно-тундровые почвы бывают автоморфные и гидроморфные (Почвы Горно-Алтайской..., 1973). Горно-тундровые автоморфные почвы имеют наибольшее развитие и представляют собой зональное образование. Горно-тундровые гидроморфные почвы развиваются в условиях грунтового увлажнения и приурочены к рельефу гольцового типа с плохим дренажом. Этих почв рассматривают в качестве интразональных (Носин, 1963). Горно-луговые почвы широко представлены на Кузнецком Алатау, приурочены к хорошо увлажняемым и более теплым южным и западным склонам Северного и Центрального Алтая, Восточного Саяна (Смирнов, 1970; Ильиных, 1970). Площадь горно-луговых почв уменьшается в осевой части Западного Саяна, сокращается на Юго-Восточном Алтае и в Туве (Носин, 1963; Смирнов, 1970).

2.5. Растительность высокогорного пояса АСГО характеризуется большим разнообразием (Седельников, 1988). В гумидном секторе высокогорная растительность контактирует с редколесьями из *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. В нижней части субальпийского пояса хорошо выделяются луга с доминированием *Athyrium distentifolium*, *Saussurea latifolia*, *Stemmacantha carthamoides*, *Deschampsia caespitosa*, *Euphorbia lutescens* и др., в верхней части – сообщества с господством *Bistorta major*, *Veratrum lobelianum* и др. (Красноборов, 1968, 1971; Ляцинский, 1996, 2001; Зибзеев, 2010б, 2010г; Зибзеев, Басаргин, 2010д, 2012). При избыточном увлажнении формируются заросли кустарников из *Betula rotundifolia* и *Salix glauca* (Седельников, 1979; Зибзеев, Седельников, 2010 е). Горно-тундровый пояс занимает верхние уровни гор. Его нижняя граница образована альпийскими лугами с *Aquilegia glandulosa*, *Carex aterrima*, *Doronicum altaicum*, *Vaccinium myrtillus* с *Cetraria islandica* (Зибзеев, 2010а, 2010в; Зибзеев, Недовесова, 2014, 2015, 2017). По мере увеличения аридности климата появляются сообщества с *Empetrum nigrum*, *Rhododendron aureum* и *Vaccinium uliginosum* (Седельников, 1988). Для ГЭС характерен гумидный горнотундрово-субальпийнотипно-темнохвойнотаежный тип поясности. В семиаридном секторе горно-таежный пояс представлен кедровыми, пихтово-кедровыми, лиственничными лесами. Верхнюю границу леса образует *Larix sibirica* и *Pinus sibirica* (Макунина и др., 2007; Зибзеев, 2008). Субальпийские луга встречаются по долинам ручьев и берегам озер. В горно-тундровом поясе типичны сообщества с *Betula rotundifolia* и *Salix glauca*, выше, которых формируются сообщества с преобладанием видов рода *Alectoria* и *Cladonia*, а также *Festuca kryloviana*, *F. sphagnicola* и *Dryas oxyodonta* (Зибзеев, 2007). Для большей части СЭС характерен семиаридный горнотундрово-светлохвойнотаежный тип поясности. В аридном секторе лесной пояс отсутствует, лиственничные группировки встречаются по узким долинам рек или приурочены только к северным склонам хребтов, а по южным склонам формируются степные комплексы. Высокогорная растительность контактирует с горными степями, частично лиственничными группировками. Нижняя граница горно-тундрового пояса (2200–2300 м) представлена сообществами с *Betula rotundifolia*, *Juniperus pseudosabina* и *J. sibirica*, *Rhododendron adamsii*, *Caragana jubata*, а также *Kobresia myosuroides*, *Salix*

berberifolia, *S. caesia*, верхняя – с *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, видами рода *Cladonia* и др. (Седельников, Седельникова, 1982, 1985, 2009, 2011; Седельников, 1985). Верхняя граница высокогорной растительности зависит от высоты горной системы и образована сообществами с *Festuca altaica*, *F. kryloviana*, *F. sphagnicola* и *Dryas oxyodonta* (Седельников, 1984, 2015). Альпийские луга развиваются только в местах повышенного снегонакопления и выходов грунтовых вод. Для аридных высокогорий характерен аридный горнотундрово-горностепной тип поясности (Седельников, 1988). В приложении диссертации дана характеристика для высокогорных сообществ трех биоклиматических секторов района исследования.

ГЛАВА 3. РАЙОН, ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Район исследований, объект и объем материалов. Район исследований охватывает территорию АСГО, расположенной выше границы леса (50–55° с.ш. и 83–98° в.д.). Объектом исследований является фитомасса высокогорных растительных сообществ горных систем различных биоклиматических секторов Алтае-Саянской горной области. Полевой материал был собран в составе комплексных экспедиций, организованных лабораторией экологии и геоботаники ЦСБС СО РАН и Убсунурским международным центром (Тува). В основу работы положены материалы собственных исследований, проведенных автором с 2002 по 2017 гг. Определены запасы фитомассы 223 высокогорных растительных сообществ, расположенных на 24 эталонных полигонах растительности (рисунок 1). Всего были заложены 2230 учетных площадок с площадью 0,25 м² (таблица 1).

Таблица 1 – Объем материалов по изучению фитомассы АСГО

Биоклиматический сектор	Гумидный	Семиаридный	Аридный	Итого в сумме
Число сообществ	90	64	69	223
Число учетных площадок	900	640	690	2230
Надземная фитомасса	900	640	690	2230
Подземная фитомасса	450	320	345	1115

3.2. Терминология, методы сбора и обработки материала. Нами использована терминология и методика, разработанные в процессе выполнения МБП. *Фитомасса* есть масса живых и отмерших, но сохранивших анатомическую структуру растений (Родин, Базилевич, 1965а). *Надземная фитомасса* (НФМ) – часть растений, которая находится до уровня почвы, а в случае развития мохово-лишайникового яруса – та часть, которая возвышается над моховой дерниной и находится в живом зеленом слое мха, а также сам мох (Базилевич и др., 1978; Тишков, 1978). *Живая НФМ* есть масса живых надземных органов однолетних и многолетних растений (Титлянова и др., 2002). Структура живой НФМ представлена нами ботаническими (кустарники, кустарнички, злаки, осоки, разнотравье, мхи и лишайники) и ценоотическими группами (доминанты, содоминанты и сопутствующие виды), группами растений, образованные суммарной массой кустарников и кустарничков, трав (злаки, осоковые и разнотравье), мхи и лишайники, а также группами цветковых и споровых растений. *Надземная мортмасса* (НММ) есть суммарная масса подстилки, сухостоя и ветоши (Гришина, 1974). *Подземная фитомасса* (ПФМ) понимается как сумма живых (живая ПФМ) и отмерших (ПММ) подземных органов растений (ПОР) в слоях почвы 0–10 и 10–20 см.

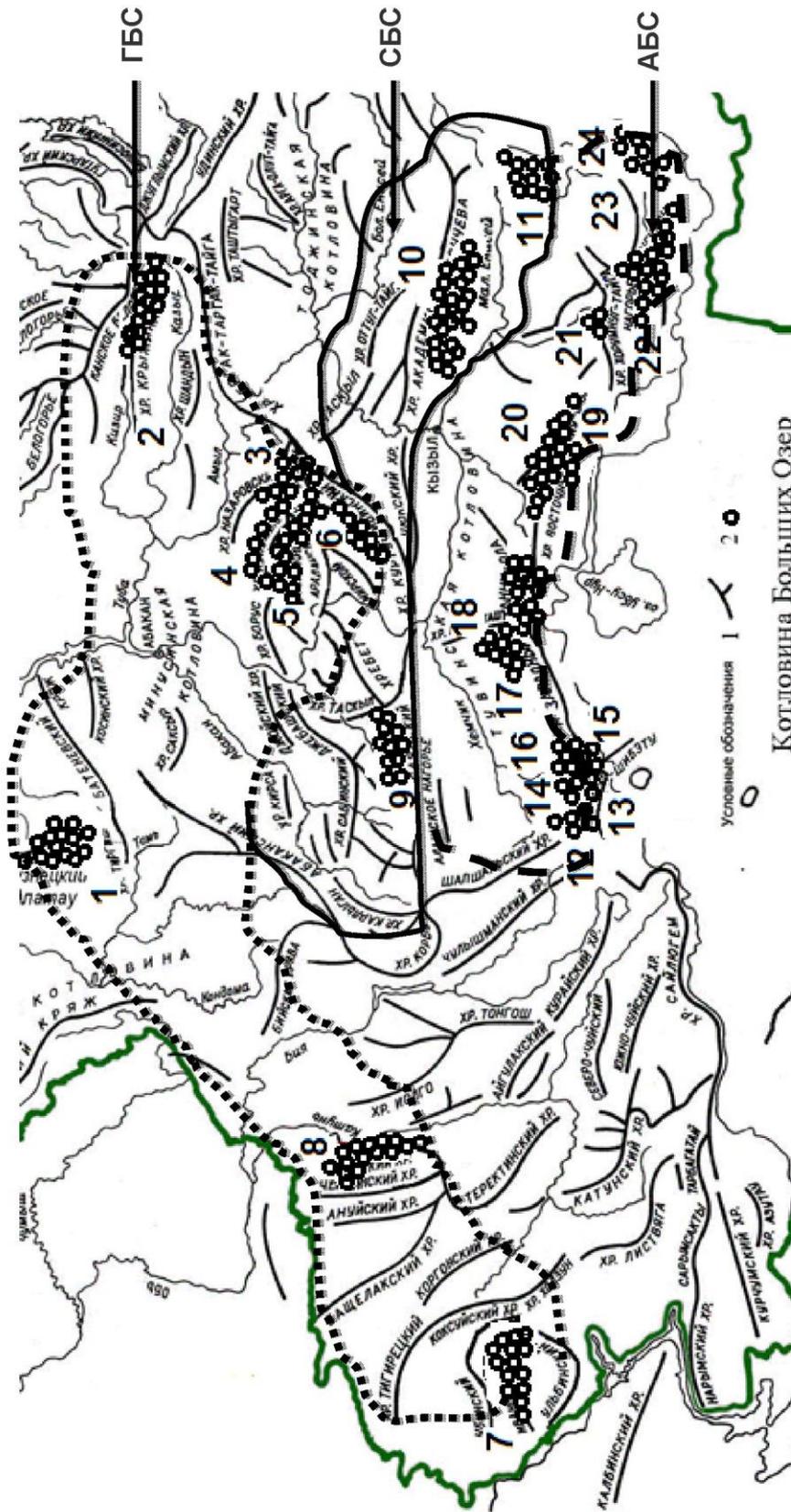


Рисунок 1 – Схема распределения высокогорных растительных сообществ в районе исследования: 1 – хребты, 2 – растительные сообщества. *ГБС* – *гумидный*: 1 – Кузнецкий Алатау, Восточный Саян; 2 – хр. Крыжина; Западный Саян в том числе (т.ч.) хребты: 3 – Ергаки, 4 – Кулумыс, 5 – Ойский, 6 – Куртушибинский; Рудный Алтай: 7 – хр. Ивановский, 8 – хр. Семинский; *СБС* – *семиаридный*, в т.ч. хребты: 9 – Сайлыг-Хем Тайгазы (Западный Саян), 10 – Академика Обручева: верх. рр. Унжей и Дерзиг (Тумат-Тайга), 11 – Улан-Тайга; *АБС* – *аридный*: Массив Монгун-Тайга в т.ч.: 12 – район оз. Хиндиктиг-Холь, 13 – верх. р. Балыктыг-Хем, 14 – верх. р. Мугур; хр. Цаган-Шибэгу: 15 – пер. Нарин-Даба, 16 – верх. р. Шуй, хр. Сайлыг-Хем Тайгазы; Западный Танну-Ола: 17 – верх. р. Тээли; 18 – верх. р. Ортаа-Хадын; хр. Восточный Танну-Ола: 19 – окрестности оз. Кара-Холь; 20 – верх. р. Шивилиг-Хем; 21 – хр. Хорумнуг-Тайга; нагорье Сангилен; 22 – среднее течение р. Нарын (аржаан Алдын-Уургай), 23 – верх. р. Балыктыг-Хем, 24 – верх. р. Тарыс хр. Аршан Дабаны-Нуру.

Учет НФМ сообществ проводился методом укусов в 10-кратной повторности, ПФМ – методом монолитов в 5-кратной повторности на площадках площадью 0,25 м² (Александрова, 1958; Базилевич и др., 1978). Сообщества, растительные формации и группы формаций были выделены согласно А.В. Куминовой (1960) и В.П. Седельникову (1979, 1988). Названия высших сосудистых растений с дополнениями даны по С.К. Черепанову (1995), лишайников Н.В. Седельниковой (2001а, б), мхов – М.С. Ignatov, О.М. Afonina (1992). При выделении биоклиматических секторов за основу с небольшими изменениями были взяты подходы Н.П. Поликарпова с соавт. (1986). Анализ распределения фитомассы по группам формаций проведен по направлению от подгольцовых кустарников к альпийским лугам. Для пространственной вариабельности величины фитомассы сообществ определены среднее арифметическое и стандартная ошибка. Оценка влияния основных факторов на изменчивость запасов НФМ основана на методе главных компонент, взаимосвязей признаков – коэффициент корреляции Бравэ-Пирсона (r). Анализ запасов фитомассы по высотному профилю проводился через каждые 100 м от самой нижней высотной отметки до верхней. По крутизне склоны горных систем разделены на очень пологие – 2–4°, пологие – 5–8°, средние – 9–15°, крутые – 16–35° и очень крутые – более 35° (Рычагов, 2006). Для оценки влияния абсолютной высоты и крутизны склонов на запасы и структуру фитомассы сообществ применен коэффициент ранговой корреляции К. Спирмена (Плохинский, 1960; Лакин, 1990). Распределение запасов фитомассы по экспозициям склонов проводилось согласно Chang et al. (2006): 1 – северный склон (0°), 2 – северо-восточный и северо-западный (45°), 3 – западный и восточный (90°), 4 – юго-западный и юго-восточный (135°), 5 – южный (180°), наряду с которыми анализировалась фитомасса сообществ выровненных участков (0°). На основе непараметрического двухфакторного дисперсионного анализа (Kruskal-Wallis ANOVA) Mann-Whitney U Test в пакете программ «Statistica 6.0» определено наличие значимых различий между живой НФМ ботанических групп и экспозицией склонов, между показателями НФМ и группами формаций, на основе прикладных пакет программ «SNEDECOR» (Сорокин, 2004) выявлены взаимосвязи между показателями фитомассы. Приведенные различия в большинстве случаев значимы при $p < 0,05$. Поедаемая масса растений оценивалась по 5-балльной шкале (Ларин, 1969а). Запасы фитомассы высокогорных сообществ АСГО анализируются в г/м² абсолютно сухой массы, а их структура – по долевному участию в %. Для литературного обзора, характеристики кормовых угодий АСГО и сравнительного анализа групп формаций области в ряду с однотипными сообществами равнинных и горных систем отдаленных территорий запасы фитомассы выражены в т/га.

ГЛАВА 4. ЗАПАСЫ ФИТОМАССЫ ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ РАЗЛИЧНЫХ БИОКЛИМАТИЧЕСКИХ СЕКТОРОВ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

4.1. В гумидном биоклиматическом секторе (ГБС) АСГО запасы надземной фитомассы (НФМ) сообществ при $n = 900$ находятся в интервале 40–6815 г/м², формаций ($n = 34$) – 47–6611 г/м², а групп формаций ($n = 7$) – 218–4718 г/м² (таблица 2).

Таблица 2 – Запасы и структура фитомассы ГБС АСГО

Уровни организации	Фитомасса, г/м ² абс. сух. массы						Общая фитомасса (ОФМ)
	Надземная (НФМ)			Подземная (ПФМ)			
	Живая	Отмершая	Итого	Живая	Отмершая	Итого	
Сообщество	27–4824	1–2031	40–6815	233–11644	8–1217	16–12 796	259–17 332
Формация	34–4628	1–1983	47–6611	239–3218	11–2212	222–10 483	453–17 095
Группа формаций	160–3695	58–1023	218–4718	305–7695	106–944	411–8554	742–13 272

По величине НФМ установлены значимые различия между группами формаций при $p < 0,05$. Методом главных компонент выявлено, что по запасам НФМ распределение сообществ в пространстве тесно связано с массой разнотравья (компонента I), кустарничков (компонента II) и кустарников (компонента III, 14,1 %), суммарный вклад которых составил 58,6 % общей дисперсии. Эти сообщества в проекционных диаграммах соответствуют группам формаций.

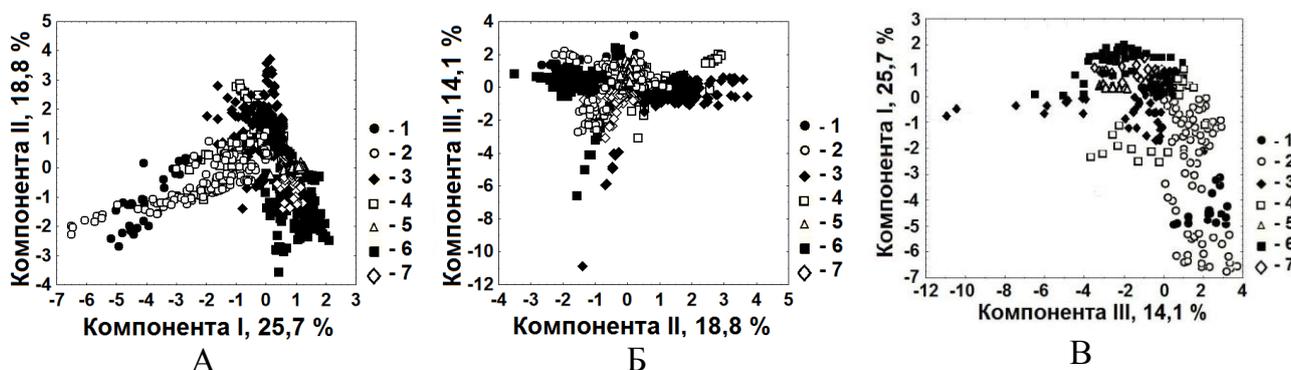


Рисунок 2 – Расположение НФМ сообществ ГБС АСГО в пространстве главных компонент. А – изменчивость массы разнотравья и кустарничков (компоненты I и II); Б – изменчивость массы кустарничков и кустарников (компоненты II и III); В – изменчивость массы кустарников и разнотравья (компоненты III и I). Группа формаций: 1 – подгольцовые кустарники; 2 – кустарниковые тундры; 3 – кустарничковые тундры; 4 – лишайниковые тундры; 5 – травяные тундры; 6 – субальпийские луга; 7 – альпийские луга.

Живая надземная фитомасса (живая НФМ) в группах формаций составляет 160–3695 г/м², доля ее участия достигает 61–83 % от НФМ. По величине живой НФМ ботанических групп установлены значимые различия между группами формаций при $p < 0,05$ (рисунок 3).

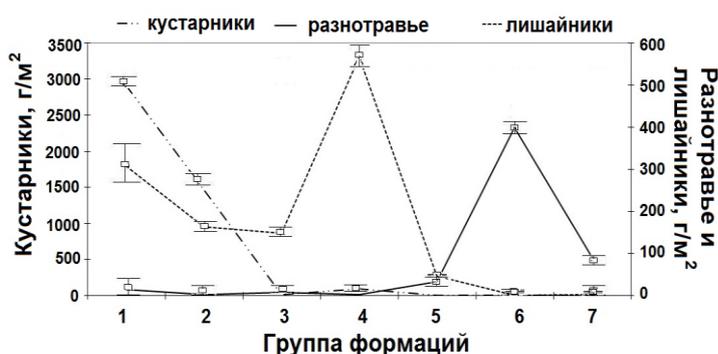


Рисунок 3 – Распределение запасов живой НФМ кустарников, разнотравья и лишайников в группах формаций ГБС АСГО: 1 – подгольцовые кустарники; 2 – кустарниковые тундры; 3 – кустарничковые тундры; 4 – лишайниковые тундры; 5 – травяные тундры; 6 – субальпийские луга; 7 – альпийские луга.

Участие кустарников (*Betula rotundifolia*, *Juniperus sibirica*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Rhododendron aureum*) и разнотравья (*Aconitum sajanense*, *A. septentrionale*, *Athyrium distentifolium*, *Bistorta major* и др.) достигает 80 % от живой НФМ. По направлению от подгольцовых кустарников к альпийским лугам прослеживается снижение доли кустарников, мхов и лишайников, увеличение процентного содержания разнотравья.

В живой НФМ выявлены значимые взаимосвязи между массой мхов и кустарников ($r = 0,44-0,98$; $n = 90, 34$ и 7 , $p < 0,05$), которые усиливаются в формациях и группах формаций (рисунок 4, А).

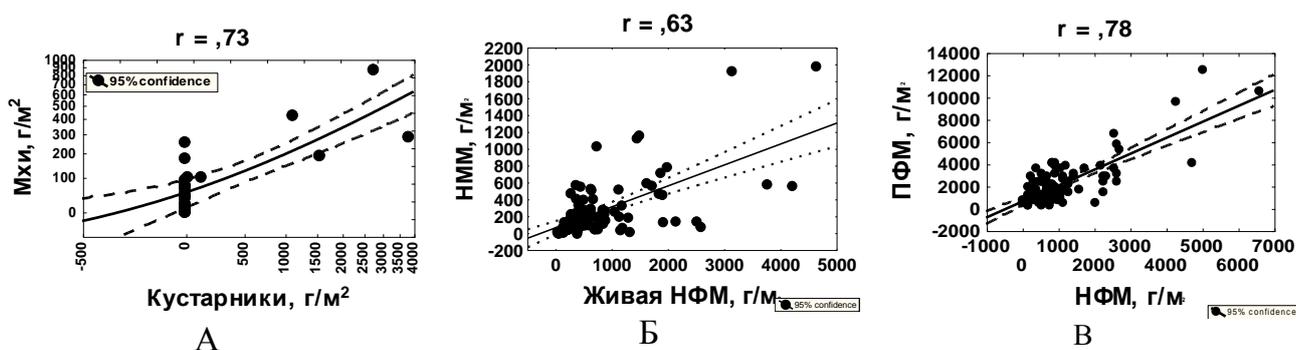


Рисунок 4 – Взаимосвязи между компонентами НФМ ГБС, г/м² абс. сух. массы. Линейная регрессия между: А – массой мхов и кустарников ($n = 34$); Б – НММ и живой НФМ ($n = 90$); В – ПФМ и НФМ ($n = 90$).

В ряду подгольцовые кустарники – альпийские луга установлено снижение суммарной массы кустарников и кустарничков от 2944 до 31 г/м² (от 80 до 20 %) и увеличение массы трав от 44 до 106 г/м² (от 1 до 66 %). Участие доминантов при $n = 34$ достигает 92 % от живой НФМ, в группах формаций, в том числе в подгольцовых кустарниках, кустарниковых (*Juniperus sibirica*) и лишайниковых тундрах (*Alectoria ochroleuca*, *Cetraria islandica*), а также субальпийских лугах (*Athyrium distentifolium*) составляет 80 %. Однако субальпийские и альпийские луга с доминированием *Geranium albiflorum*, *Euphorbia lutescens*, *Ranunculus altaicus* являются исключением, что связано с высоким содержанием воды в надземных побегах. Поэтому в ряду подгольцовые кустарники – альпийские луга наблюдается снижение доли доминантов от 80 до 44 % и увеличение участия содоминантов (от 16 до 25 %) и сопутствующих видов растений (от 4 до 31 %). Между массой ценологических групп установлены линейные взаимосвязи.

Запасы надземной мортмассы (НММ) находятся в диапазоне: в сообществах 1–2031 г/м², в формациях – 1–1983 г/м² и в группах формаций – 58–1023 г/м². Доля их участия в группах формаций не превышает 39 % от НФМ. Наибольшие запасы НММ (> 1000 г/м²) характерны для подгольцовых кустарников, что связано с накоплением большого количества листового опада и наличием сухостоя, наименьшие (< 58 г/м²) – для альпийских лугов, часто приуроченных к приснежным участкам. Промежуточное положение занимают кустарниковые тундры (555–601 г/м²). По запасам НММ между группами формаций установлены значимые различия при $p < 0,05$. В структуре НФМ прослеживаются тесные взаимосвязи между НММ и кустарниками ($r = 0,62-0,97$, $n = 90, 34$ и 7) и между НММ и мхами ($r = 0,38-0,97$; $n = 90, 34$ и 7). Заметный вклад в запасы НММ вносят виды-доминанты ($r = 0,62-0,98$; $n = 90, 34$ и 7). Между НММ и живой НФМ выявлены корреляционные связи ($r = 0,63-0,98$, $n = 90, 34$ и 7)

(см. рисунок 4, Б). Соотношение живой НФМ:НММ в группах формаций колеблется от 2:1 до 5:1 (рисунок 5, А).

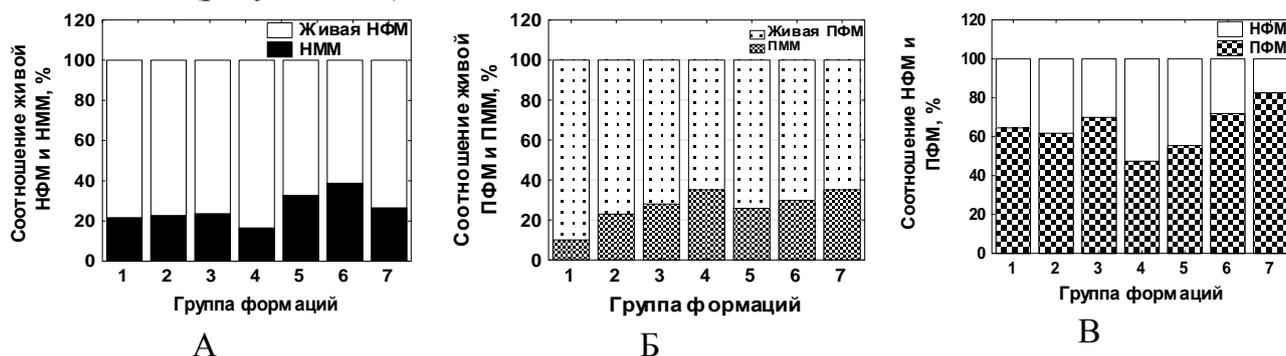


Рисунок 5 – Соотношение показателей фитомассы, %: А – живой НФМ и НММ; Б – живой ПФМ и ПММ; В – НФМ и ПФМ (усл. обозн. групп формаций см. рисунок 3).

Запасы ПФМ сообществ ГБС ($n = 450$) лежат в интервале $61\text{--}12\,796\text{ г/м}^2$, формаций ($n = 34$) – $222\text{--}10\,483\text{ г/м}^2$, групп формаций ($n = 7$) – $411\text{--}8554\text{ г/м}^2$ (см. таблица 2). Доля участия подземных органов растений (ПОР) в запасах ПФМ групп формаций в слое почвы $0\text{--}10$ см достигает $90\text{--}98\%$. Подобная закономерность наблюдается в подгольцовых кустарниках и кустарниковых тундрах, а также на лугах, расположенных в более защищенных местообитаниях (ложбины гор, пониженные элементы мезорельефа и др.), что следует связать не только с коротким почвенным профилем, близким залеганием горных пород, но и с благоприятными условиями верхних горизонтов почв. Участие живых ПОР в формациях и в группах формаций составляют более 90% (см. рис. 5, Б). Доля живых ПОР в ерниковых, золотисторододендровых, кладониевых тундрах и горцевых субальпийских лугах – $73\text{--}77\%$, в дриадовых тундрах и щульциевых лугах не превышает 60% . В формациях с *Aconitum sajanense* и др., *Anemonoides altaica*, *Crepis lyrata* и др. участие живых и отмерших ПОР составило 49 и 51% соответственно. В ряду подгольцовые кустарники – альпийские луга доля живых ПОР заметно снижается (до 65%).

Выявлены значимые взаимосвязи между запасами ПФМ и НФМ ($r = 0,79\text{--}0,98$; $n = 90, 34, 7$), в том числе между ПФМ и массой кустарников, мхов, а также между ценотическими группами. Следовательно, запасы ПФМ сообществ определяются структурой НФМ, в том числе доминирующей жизненной формой и ценотическими группами растений. Подобные взаимосвязи установлены между массой ПОР в слое $0\text{--}10$ см и живой НФМ доминирующих растений ($r = 0,94$; $n = 90$), ПОР в слое $0\text{--}10$ см и массой кустарников ($r = 0,93$; $n = 90$), что явилось вполне очевидным. Эти взаимосвязи усиливаются на уровне формаций ($r = 0,97$; $n = 34$) и групп формаций ($r = 0,99$; $n = 7$).

Запасы общей фитомассы (ОФМ) сообществ лежат в интервале $259\text{--}17\,332\text{ г/м}^2$, формаций – $453\text{--}17\,095\text{ г/м}^2$ и групп формаций – $742\text{--}13\,272\text{ г/м}^2$. Для классификации групп формаций по величине ОФМ был построен вариационный ряд (таблица 3), позволивший выделить четыре уровня запасов. Запасы ОФМ в ряду от подгольцовых кустарников к альпийским лугам колеблются от $15\,767$ до 598 г/м^2 . Высокие запасы ОФМ соответствуют сообществам подгольцовых кустарников, где этот показатель в $7\text{--}18$ раза выше, чем в сообществах лишайниковых (4), травяных тундр (5) и альпийских лугов (7). На основе непараметрического двухфакторного дисперсионного анализа данных ОФМ между группами формаций выявлены значимые различия при $p < 0,05$. Участие НФМ и ПФМ в формировании ОФМ групп формаций составляет

18–53 и 47–83 % соответственно, а их соотношение варьирует от 1:1 (лишайниковые и травяные тундры) до 1:5 (альпийские луга).

Таблица 3 – Уровни запасов ОФМ групп формаций АСГО, г/м² абс. сух. массы

Уровень запаса	ГБС	ГФ	СБС	ГФ	АБС	ГФ
Высокий	13 272 ± 2495	1	11 085 ± 1736	1	10 030 ± 814	1
Средний	6652 ± 901	2	5701 ± 467	2	от 3008 ± 342 до 6583 ± 484	2, 4 6, 7
Низкий	от 2707 ± 246 до 2862 ± 215	3, 6	от 2064 ± 251 до 2388 ± 200	3, 4	от 2278 ± 293 до 2434 ± 248	3, 5
Очень низкий	от 742 ± 144 до 1969 ± 370	4, 5, 7	от 1032 ± 595 до 1885 ± 396	5, 6, 7	–	–

Примечание. ГБС – гумидный биоклиматический сектор; СБС – семиаридный биоклиматический сектор; АБС – аридный биоклиматический сектор; Группа формаций: 1 – подгольцовые кустарники; 2 – кустарниковые тундры; 3 – кустарничковые тундры; 4 – лишайниковые тундры; 5 – травяные тундры; 6 – субальпийские луга; 7 – альпийские луга.

4.2. В семиаридном биоклиматическом секторе (СБС) запасы НФМ сообществ (n = 640) лежат в пределах 78–5224 г/м², формаций (n = 25) – 81–2639 г/м² и групп формаций (n = 7) – 220–3754 г/м² (таблица 4).

Таблица 4 – Запасы и структура фитомассы СБС АСГО

Уровни организации	Фитомасса, г/м ² абс. сух. массы						Общая фитомасса (ОФМ)
	Надземная (НФМ)			Подземная (ПФМ)			
	Живая	Отмершая	Итого	Живая	Отмершая	Итого	
Сообщество	64–4161	< 1–2004	78–5224	181–7400	55–2800	184–10 689	381–15 305
Формация	60–1979	21–687	81–2639	181–3423	92–1516	272–4940	381–7578
Группа формаций	184–2873	36–881	220–3754	595–4939	111–2392	705–7331	1032–11 085

Запасы НФМ в подгольцовых кустарниках составляет 3000–4000 г/м², кустарниковых и кустарничковых тундрах – 1800–2400 и 400–600 г/м² соответственно, а в травяных тундрах и на лугах этот показатель не превышает 500 г/м². Среди групп формаций лишайниковые тундры занимают промежуточное положение, что связано с их фитоценотическим многообразием (от мохово-кладониевых до ерниково-кладониевых). В результате непараметрического двухфакторного дисперсионного анализа НФМ между группами формаций выявлены значимые отличия при $p < 0,05$. Пространственное распределение НФМ сообществ тесно связано с изменчивостью массы кустарников (компонента I, 45,3 %), лишайников (компонента II, 15,1 %) и кустарничков (компонента III, 12,0 %), их вклад суммарно составил 72,4 % общей дисперсии (рисунок 6). Запасы живой НФМ сообществ лежат в диапазоне 64–4161 г/м², групп формаций – 184–2873 г/м² (54–84 % от НФМ). Наибольшие запасы живой НФМ характерны для подгольцовых кустарников, что в 13–16 раз больше, чем в травяных тундрах и на лугах, а также в 2–7 раз больше, чем в остальных группах формаций. По живой НФМ между группами формаций установлены значимые отличия при $p < 0,05$. Эти отличия не установлены между лишайниковыми и травяными, лишайниковыми и кустарничковыми тундрами.

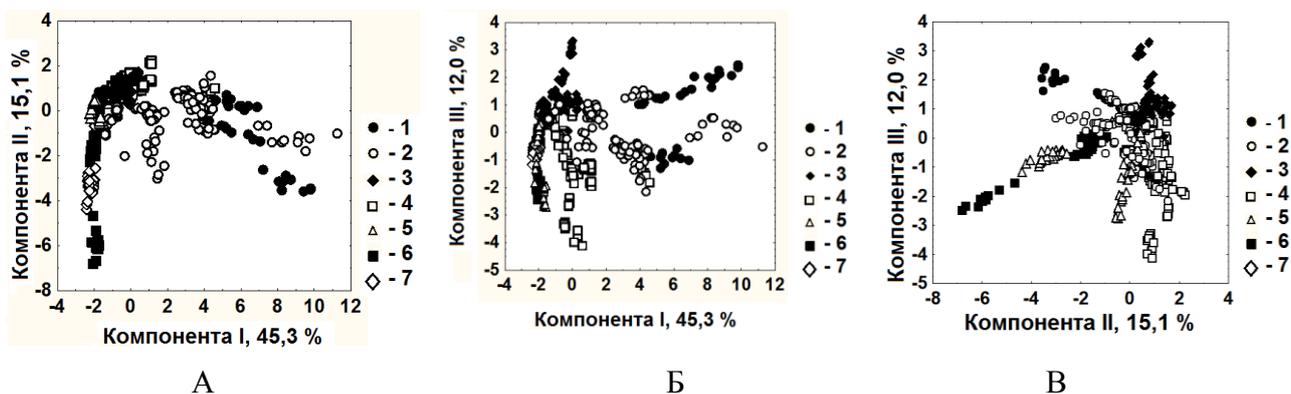


Рисунок 6 – Расположение растительных сообществ СБС АСГО в пространстве главных компонент по величине НФМ: А – изменчивость массы кустарников и лишайников (компоненты I и II), Б – изменчивость массы кустарников и кустарничков (компоненты I и III); В – изменчивость массы лишайников и кустарничков (компоненты II и III) (усл. обозн. см. табл. 3).

В ряду от подгольцовых кустарников к альпийским лугам доленое участие кустарников снижается от 71 % до 0 (*Betula rotundifolia*, *Juniperus sibirica*, *Rhododendron aureum*, *Salix glauca*, *S. vestita*), доля разнотравья увеличивается от 0,3 до 63,1 % (*Aquilegia glandulosa*, *Doronicum altaicum*, *Geranium albiflorum* и др.). По массе кустарников между группами формаций СБС выявлены значимые отличия ($p < 0,05$), за исключением травяных тундр и субальпийских и альпийских лугов, между которыми эти отличия не проявляются. В живой НФМ выявлены корреляционные связи между массой мхов и кустарников ($r = 0,52$; $n = 64$), усиливающиеся на уровне формаций и групп формаций ($r = 0,82-0,98$; $n = 25$ и 7), а также лишайников и кустарников, где $r = 0,52$; $n = 25$ (рисунок 7). Доказано наличие корреляционной положительной связи между высотой надземных побегов кустарников, проективным покрытием кустарников, высотой мохово-лишайникового покрова и живой НФМ сообществ. В ряду от подгольцовых кустарников к альпийским лугам суммарная масса кустарников и кустарничков снижается от 2075 до 26 г/м² (от 72 до 14 %), мхов и лишайников – от 783 до 30 г/м² (от 27 до 16 %), а общая масса трав увеличивается от 16 до 128 г/м² (от 1 до 70 %). Значимые взаимосвязи свойственны между суммарной массой кустарников и кустарничков, мхов и лишайников ($r = 0,72-0,78$; $n = 64, 25$ и 7 , $p < 0,05$). Участие доминантов при $n = 64$ и 7 достигает 72 %, содоминантов и сопутствующих видов растений – 21–31 и 5–27 % соответственно.

Запасы НММ сообществ находится в пределах 0,2–2003,5 г/м², формаций – 21–687 г/м², а групп формаций – 36–881 г/м². В подгольцовых кустарниках величина НММ в 2 и 13 раз превышает НММ кустарниковых тундр и альпийских лугов соответственно. В результате непараметрического двухфакторного дисперсионного анализа запасов НММ установлены значимые различия между группами формаций при $p < 0,05$. На распределение запасов НММ сообществ значение имеет типы растительности, а также приуроченность их к элементам рельефа. Так, на открытых ветрам склонах и вершинах хребтов запасы НММ могут снижаться за счет выдувания ветрами, тогда как на ложбинах они накапливаются. Установлены между НММ и массой кустарников ($r = 0,68-0,98$; $n = 64, 25$ и 7), а также между НММ и массой мхов ($r = 0,62-0,93$; $n = 25$ и 7) значимые взаимосвязи при $p < 0,05$.

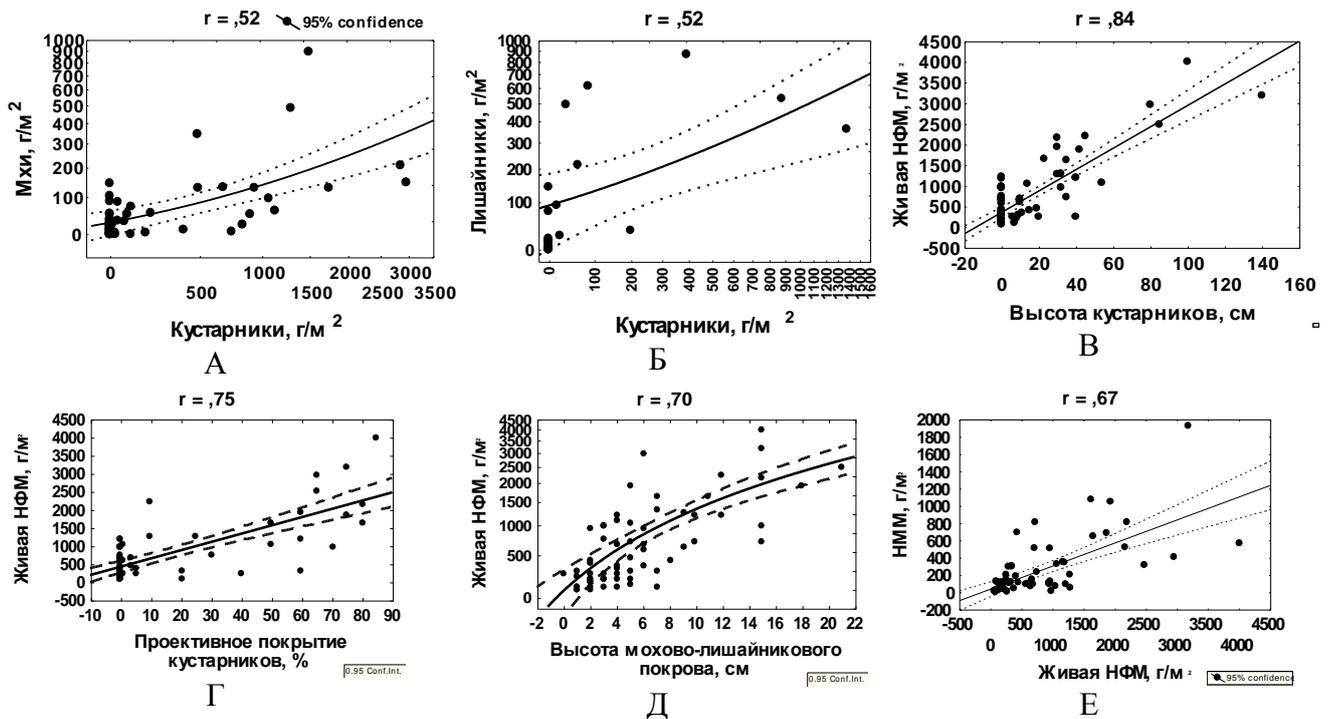


Рисунок 7 – Взаимосвязи между показателями ботанических групп и структурой НФМ сообществ СБС, г/м² абс. сух. массы. Линейная регрессия между: А – массой мхов и кустарников; Б – массой лишайников и кустарников; В – живой НФМ и высотой кустарников; Г – живой НФМ и проективным покрытием кустарников; Д – живой НФМ и высотой мохово-лишайникового покрова; Е – НММ и живой НФМ.

Соотношение НММ и живой НФМ групп формаций варьирует от 1:1 до 1:5 (рисунок 8, А). Наибольшее варьирование этого показателя характерно для альпийских лугов и лишайниковых тундр, в которых живая масса в 5 раз превышает отмершую.

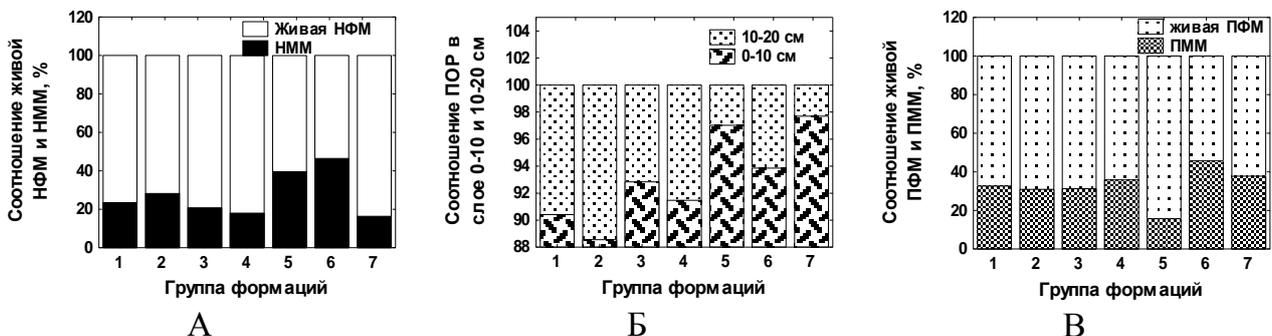


Рисунок 8 – Соотношение показателей фитомассы, %: А – живой НФМ и НММ; Б – живой ПФМ и ПММ; В – НФМ и ПФМ.

ПФМ сообществ СБС ($n = 320$) лежит в диапазоне 184–10 689 г/м², а групп формаций ($n = 7$) – 705–7331 г/м². Запасы ПФМ подгольцовых кустарников в 2–6 раза больше, чем в остальных группах формаций. Запасы ПФМ в формациях ($n = 25$) находятся в пределах 272–4940 г/м². Их наибольшие запасы соответствуют формациям с *Betula rotundifolia* и *Rhododendron aureum* (3677–4940 г/м²), наименьшие – формациям с *Festuca sphagnicola* и *Hierochloe alpina* (менее 500 г/м²). В группах формаций СБС в верхнем 0–10 см слое почвы сосредоточено 89–98 % подземных органов растений (659–6644 г/м²) и книзу их масса резко падает (см. рисунок 8, Б). Долевое

участие живых ПОР в запасе ПФМ групп формаций находится в диапазоне 54–84 % (см. рисунок 8, В). В растительных формациях этот показатель варьирует от 35 до 90 % от ПФМ. Наибольшая доля живых ПОР (79–90 %) характерна для формаций с *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Festuca altaica*, *F. sphagnicola*, *Ranunculus altaicus*, *Viola altaica* и др., наименьшая (не более 35 %) – для формаций с *Aconitum septentrionale* и др. В остальных формациях доля живых ПОР лежит в интервале 50–69 %. В итоге, масса живых ПОР в 2–9 раза больше, чем масса отмерших. Исключением являются высокотравные субальпийские луга, где отмершие ПОР в 2 раза больше, чем живые. Выявлены тесные взаимосвязи между запасов ПФМ и НФМ ($r = 0,78–0,97$; $n = 64, 25$ и 7) при $p < 0,05$ (рисунок 9, А), а также между массой ПОР 0–20 см и высотой кустарников ($r = 0,79–0,86$; $n = 64$ при $p < 0,05$).

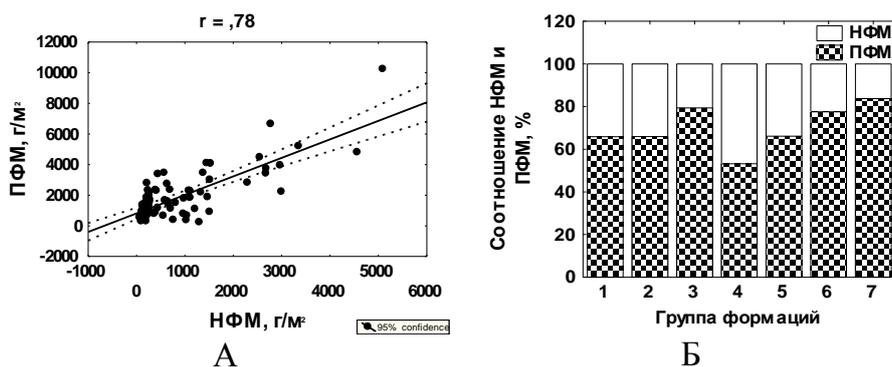


Рисунок 9 – Распределение запасов фитомассы в группах формаций: А – Взаимосвязь между ПФМ и НФМ, г/м²; Б – Соотношение НФМ и ПФМ, %.

Соотношение НФМ и ПФМ в группах формаций варьирует от 1:1 (лишайниковые тундры) до 1:5 (альпийские луга). Этот показатель в подгольцовых кустарниках, кустарниковых и травяных тундрах составляет 1:2, а в кустарничковых тундрах и субальпийских лугах – 1:4 (см. рисунок 9, Б)

Запасы ОФМ сообществ СБС лежат в диапазоне 381–15 305 г/м², формаций находится в пределах 381–7578 г/м², а групп формаций – 1032–11 085 г/м². Высоким уровнем запасов ОФМ характеризуются подгольцовые кустарники и связано с проективным покрытием и высотой кустарников, а также с участием мхов и лишайников (см. таблица 4). Низкому и очень низкому уровням запасов ОФМ соответствуют кустарничковые, лишайниковые, травяные тундры и луга, в НФМ которых значимо участие трав, лишайников и кустарничков. По запасам ОФМ кустарниковые тундры среди групп формаций занимают промежуточное положение. Доля ПФМ выше (66–79 %), чем НФМ, а в лишайниковых тундрах не превышает 53 % от ОФМ.

4.3. В аридном биоклиматическом секторе (АБС) запасы НФМ сообществ ($n = 690$) лежат в пределах 98–3935 г/м² (таблица 5): подгольцовых кустарников – 1936–3935 г/м², тундр – 125–3854 г/м² и лугов – 98–1671 г/м².

Таблица 5 – Запасы и структура фитомассы АБС АСГО

Уровни организации	Фитомасса, г/м ² абс. сух. массы						Общая фитомасса (ОФМ)
	Надземная (НФМ)			Подземная (ПФМ)			
	Живая	Отмершая	Итого	Живая	Отмершая	Итого	
Сообщество	91–3168	3–1530	98–3935	244–8446	59–4483	279–13 350	717–15 144
Формация	97–2282	7–665	104–2935	937–4231	171–2258	1436–6489	1589–8762
Группа формаций	223–2034	95–636	318–2670	1152–4999	636–2361	1844–7360	2278–10 030

В группах формаций ($n = 7$) наименьшие запасы НФМ соответствуют травяным тундрам (в среднем 318 г/м^2), наибольшие – подгольцовым кустарников (в среднем 2670 г/м^2). По запасам НФМ значимые различия наблюдаются между подгольцовыми кустарниками и кустарниковыми тундрами. Эти различия отсутствуют между лишайниковыми тундрами и субальпийскими лугами и группами формаций с запасами НФМ менее 500 г/м^2 .

Методом главных компонент установлено (рисунок 10), что максимальная дисперсия (71 % общей дисперсии) в пространстве наиболее четко визуализируется по II компоненте (16,8 %), основной вклад в которую вносит масса мхов, и компонентам, где важным показателем выступает масса кустарников (компонента I, 38,9 %) и разнотравья (компонента III, 15,2 %).

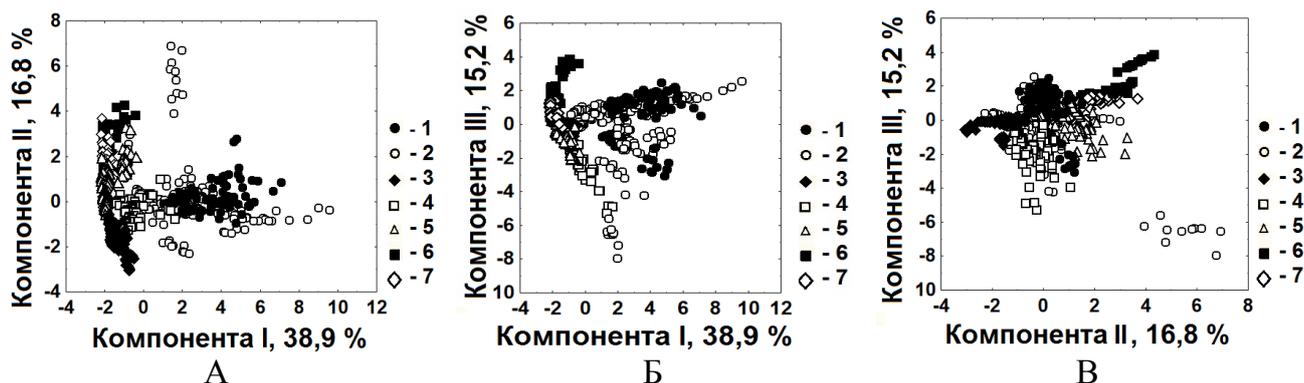


Рисунок 10 – Расположение НФМ сообществ АБС АСГО в пространстве главных компонент: А – изменчивость массы кустарников и мхов (компоненты I и II); Б – изменчивость массы кустарников и разнотравья (компоненты I и III); В – изменчивость массы мхов и разнотравья (компоненты II и III); группа формаций: 1 – подгольцовые кустарники; 2 – кустарниковые тундры; 3 – кустарничковые тундры; 4 – лишайниковые тундры; 5 – травяные тундры; 6 – субальпийские луга; 7 – альпийские луга.

Живая НФМ сообществ АБС лежит в пределах $91\text{--}3168 \text{ г/м}^2$, формаций – $97\text{--}2282 \text{ г/м}^2$, а групп формаций – $223\text{--}2034 \text{ г/м}^2$. В группах формаций НФМ подгольцовых кустарников в 7–9 раз больше, чем в кустарничковых, травяных тундрах и альпийских лугах и в 4–6 раз больше по сравнению с субальпийскими лугами и лишайниковыми тундрами. Кустарниковые тундры занимают промежуточное положение, запасы их живой НФМ в 2 раза меньше, чем в сообществах подгольцовых кустарников. Высокая вариабельность живой НФМ определяется различным вкладом ботанических групп.

Участие травянистых растений в запасе живой НФМ травяных тундр и подгольцовых кустарников составляет 60 % и 4 %, а кустарников – 1 % и 83 % соответственно. Изменчивость живой НФМ групп формаций наблюдается в кустарниковых и кустарничковых тундрах, её максимальное значение в 15 и 9 раз превышает минимальное, что связано с особенностями местообитаний. Живая НФМ кустарничковых тундр наименьшая в сообществах щебнистых выровненных вершин (73 г/м^2) и в 2 раза выше в сообществах, приуроченных к более защищенным местам. Субальпийские луга характеризуются более стабильной живой НФМ, что вероятнее всего зависит от их местообитаний с однородными условиями среды. Несмотря на столь широкое варьирование живой массы в группах формаций, её доля в среднем составляет 40–76 % от НФМ.

Оценка степени участия ботанических групп в живую НФМ показала, что доля кустарников (*Betula rotundifolia*, *Caragana jubata*, *Ledum palustre*, *Lonicera altaica*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Rhododendron adamsii*, *Salix caesia*, *S. glauca*, *Spiraea alpina* и др.) снижается от 83 до 1 % трав увеличивается от 4 до 80 % (*Bistorta vivipara*, *Dracoccephalum grandiflorum*, *Festuca altaica*, *F. sphagnicola*, *Geranium pseudosibiricum*, *Hedysarum sangilense*, *Ranunculus altaicus* и др.) в ряду от подгольцовых кустарников к альпийским лугам соответственно. По массе кустарников кустарничковые тундры, подгольцовые кустарники и субальпийские луга отличаются от всех других анализируемых групп формаций ($n = 69$; $p < 0,05$). В живой НФМ между массой кустарников и мхов прослеживаются значимые взаимосвязи ($r = 0,57$; $n = 20$; $r = 0,85$; $n = 7$), злаков и кустарничков ($r = -0,80$; $n = 7$), а также между злаками и осоковыми ($r = 0,78$; $n = 7$). Суммарная масса кустарников и кустарничков в ряду от подгольцовых кустарников к альпийским лугам снижается от 1742 до 7 г/м² (86–3 %), а трав увеличивается от 63 до 201 г/м² (3–80 %). При этом, суммарная масса мхов и лишайников снижается от 223 до 43 г/м², но существенных изменений в процентном отношении не наблюдаются (11–17 %). Отметим, что между суммарной массой кустарников и кустарничков и травами выявлена значимая, но слабая связь ($r = -0,27$; $n = 69$). Однако между участием трав и суммарной долей кустарников и кустарничков установлена тесная отрицательная взаимосвязь ($r = -0,82$). В группах формаций участие доминантов составляет 66–82 %, и только в альпийских лугах не превышает 18 %, что связано с высоким содержанием воды в надземных побегах видов-доминантов. В живой НФМ выявлены значимые взаимосвязи между массой сопутствующих и содоминирующих видов ($r = 0,44-0,91$ при $n = 69, 20$ и 7), содоминирующих и доминирующих видов ($r = 0,87, n = 7$). Аналогичная взаимообусловленность характерна для доминантов по отношению к живой массе кустарников ($r = 0,91-0,99$; $n = 69, 20$ и 7) и мхов ($r = 0,47-0,81$; $n = 20$ и 7), содоминантов – к массе кустарников ($r = 0,89$; $n = 7$) и мхов ($r = 0,50-0,81$; $n = 69, 20$ и 7), а также для сопутствующих видов по отношению к живой НФМ разнотравья ($r = 0,56-0,79$; $n = 20$ и 7) и лишайников ($r = 0,53-0,75$; $n = 69$ и 20). Корреляция между массой остальных компонентов живой НФМ и анализируемых групп растений значимая, но слабая.

Запасы НММ сообществ варьируют от 3 до 1530 г/м², а групп формаций – от 95 до 636 г/м². Долевое участие НММ в группах формаций не превышает 39 % от НФМ. Наименьшей НММ характеризуются травяные тундры и альпийские луга (не более 10 г/м²). Весьма показательны подгольцовые кустарники, кустарниковые тундры и субальпийские луга с НММ (более 1000 г/м²) в 1,5 и 3,3 раза больше, чем в остальных группах формаций. Существенный вклад в накопление НММ в подгольцовых кустарниках и кустарниковых тундрах вносит сухостой кустарников, а также отмершая часть мхов, последняя может достигать 10–13 см в длину и составляет 65–75 % от их НФМ. В результате анализа НММ между группами формаций в большинстве случаев выявлены значимые отличия, тогда как между альпийскими лугами и кустарничковыми тундрами они отсутствуют. Выявлены значимые взаимосвязи между НММ и массой разнотравья ($r = 0,45$; $n = 20$) и кустарников ($r = 0,48$; $n = 69$; $r = 0,80$; $n = 7$). В формациях и группах формаций положительные взаимосвязи прослеживаются между НММ и ценоотическими группами, НММ и живой НФМ сообществ ($r = 0,46-0,83$; $n = 69, 20$ и 7). Следовательно, отмершая и живая массы в сообществах – тесно связанные между собой показатели (рисунок 11, А).

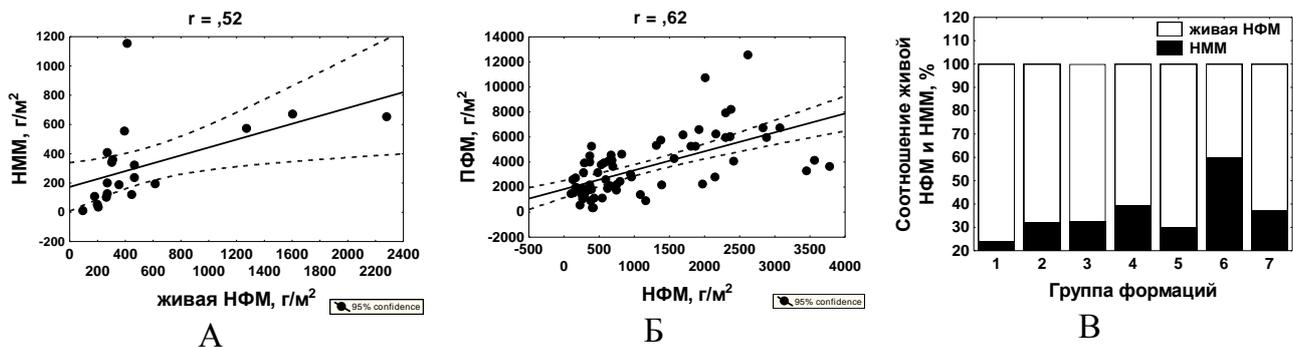


Рисунок 11 – Структура фитомассы и взаимосвязи между ее компонентами АБС АСГО: А – взаимосвязь между НММ и живой НФМ, г/м²; Б – взаимосвязь между ПФМ и НФМ, г/м²; В – соотношение живой НФМ и НММ, %.

Соотношение живой и отмершей НФМ в группах формаций варьирует от 1:1 до 1:3. В подгольцовых кустарниках этот показатель равен 1:3, а в луговых и тундровых сообществах живая НФМ в 2 раза превышает НММ, а в травяных тундрах живая и отмершая масса распределяется более равномерно (1:1).

ПФМ в сообществах АБС при $n = 345$ находится в диапазоне 279–13 350 г/м², формаций ($n = 20$) – 1436–6489 г/м², а в группах формаций ($n = 7$) – 1844–7360 г/м². Долевое участие ПФМ в группах формаций составляет 70–89 % от ОФМ, что указывает на смещение массы растений в подземную среду. Доля ПОР на глубине 0–10 см почвы высокая (69–100 %) и низкая на глубине 10–20 см почвы (не превышает 32 %). В группах формаций на глубине 0–10 см почвы концентрируются до 84–99 % ПОР (рисунок 12, А). Масса живых ПОР в группах формаций лежит в пределах 54–68 %. Участие живых ПОР в формациях с *Ranunculus altaicus*, *Veratrum lobelianum*, *Caragana jubata*, *Rhododendron adamsii*, *Hedysarum austrosibiricum* находится на уровне 71–88 % от ПФМ (см. рисунок 12, Б).

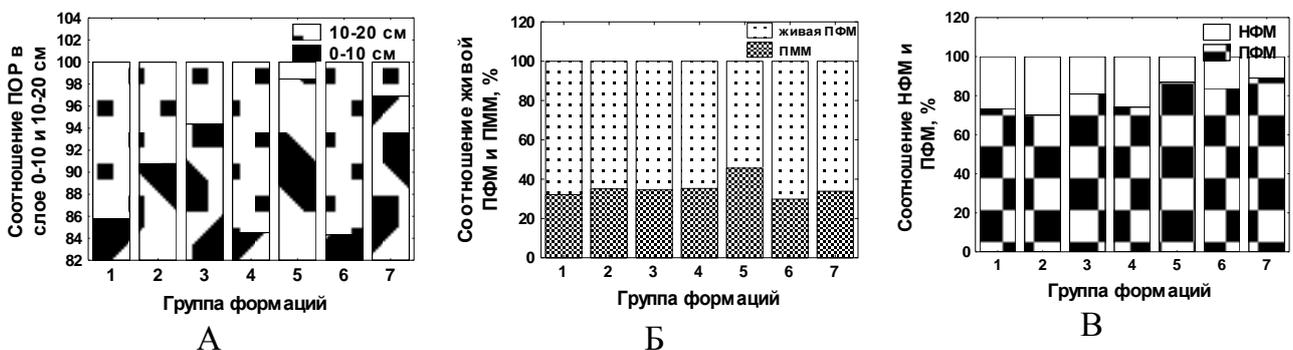


Рисунок 12 – Соотношение между показателями фитомассы, %: А – ПОР в слое 0–10 и 10–20 см; Б – живой ПФМ и ПММ; В – НФМ и ПФМ.

Этот показатель в большинстве формаций составляет 54–69 %. Живые ПОР формации с *Festuca kryloviana* не превышает 43 %. Следовательно, масса живых ПОР растительных формаций в 1–4 раза больше, чем их отмерших частей. Установлено наличие аналогичных взаимосвязей между живой массой кустарников и ПОР в слоях 0–10 см ($r = 0,53$ – $0,92$; $n = 69$ и 7) и 0–20 см ($r = 0,47$; $n = 69$), а также отсутствие этих связей в формациях.

Запасы ОФМ в группах формаций варьируют от 2278 до 10 030 г/м² (см. таблица 3). В кустарничковых и травяных тундрах этот показатель в 4 раза меньше, чем в подгольцовых кустарниках, а в ряду от подгольцовых кустарников к

альпийским лугам ОФМ резко падает за счет снижения долевого участия кустарников. В вариационном ряду средним уровнем запаса ОФМ характеризуются более 50 % групп формаций. В структуре ОФМ доля НФМ снижается от 27 до 11 % и одновременно увеличивается ПФМ от 73 до 89 % в ряду групп формаций от подгольцовых кустарников к альпийским лугам (см. рисунок 11, В). Между НФМ и ПФМ выявлена значимая взаимосвязь ($r = 0,62-0,91$; $n = 69$ и 7). Можно полагать, что ПФМ определяет возможности формирования НФМ, так как лимитирующими факторами в высокогорьях АБС вероятнее всего являются влага и наличие элементов питания в почве.

Сопоставление данных фитомассы трех биоклиматических секторов АСГО позволило установить, что в ряду групп формаций запасы НФМ лежат в пределах 218–

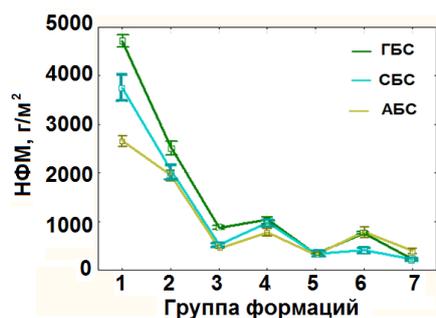


Рисунок 13 – Распределение запасов НФМ в ряду групп формаций от подгольцовых кустарников к альпийским лугам, г/м² абс. сух. массы.

4718 г/м². Пределы варьирования НФМ высоки в подгольцовых кустарниках, что является отражением различных гидротермических условий секторов. Вместе с тем установлена стабильность величины НФМ тундровых и луговых группах формаций (рисунок 13). Доля НФМ не превышает 40 % от ОФМ, что присуще для высокогорных сообществ АСГО. Запасы живой НФМ в ряду от подгольцовых кустарников к альпийским лугам по направлению от гумидного биоклиматического сектора к аридному закономерно снижаются от 3700 до 160 г/м². Участие живой НФМ лежит в пределах от 40 (аридный) 84 % (гумидный). Участие кустарников, кустарничков, злаков, разнотра-

вья и лишайников в живой НФМ групп формаций во всех биоклиматических секторах близкое. Исключением являются осоковые и мхи. Распределение доли участия осоковых в группах формаций гумидного и семиаридного секторов достаточно близкое. Доля осоковых в группах формаций аридного сектора не превышает 6 %, но в кобрезиевых тундрах с *Kobresia myosuroides* и на лугах может достигать 20–28 %, что связано с широкой экологической пластичностью вида (Огуреева, 1981; Банникова, 1983; и др.). Установлено существенное влияние кустарников на распределение остальных ботанических групп растений разных групп формаций. Наличие значимых взаимосвязей между массой кустарников и мхов ($r = 0,44-0,98$) является характерной особенностью структуры живой НФМ высокогорных сообществ АСГО.

Определение хозяйственной ценности цветковых и споровых растений в группах формаций показало, что масса цветковых растений в большинстве случаев преобладает над суммарной массой мхов и лишайников. Запасы живой НФМ цветковых растений достигают 2651 и 1403 г/м² в подгольцовых кустарниках и кустарниковых тундрах соответственно. В остальных группах формаций этот показатель не превышает 360 г/м². Исключением являются лишайниковые тундры, где живая масса цветковых растений в 3 раза меньше, чем мхов и лишайников. Основной вклад в живую НФМ принадлежит доминантам (72–82 %). Участие содоминантов и сопутствующих видов растений в кустарничковых и травяных тундрах и на лугах составляет не более 40 %.

По направлению от гумидного к аридному сектору в ряду от подгольцовых кустарников к альпийским лугам прослеживается снижение НММ от 1023 до 36 г/м² (кроме субальпийских лугов аридных высокогорий), тогда как его участие увеличивается от 17 до 60 %. В группах формаций аридного сектора содержание НММ

наибольшее (24–60 %), что обусловлено с недостаточной влагообеспеченностью местообитаний и заторможенностью процессов разложения растительных остатков. Группы формаций семиаридного сектора по запасам НММ занимают промежуточное положение между гумидным и аридным секторами (18–46 %). В широко распространенных растительных формациях биоклиматических секторов, несмотря на общность доминирующих видов, запасы НММ различаются (рисунок 14). Наименьшая НММ характерна для дриадовых, алекториевых, овсяницевых тундр и лютиковых альпийских лугов (не более 100 г/м²), а наибольшая – для формаций с *Betula rotundifolia* (500–700 г/м²). Установлено, что в дриадовых и овсяницевых тундрах гумидного сектора НММ в 2 и 4–5 раз больше, чем в тех же тундрах аридного и семиаридного секторов, что обусловлена развитием мохово-лишайникового покрова, удерживающего надземный опад и создающего особый микроклимат, способствующий консервации растительных остатков. На величину НММ аналогичных сообществ аридного и семиаридного секторов, расположенных на повышенных элементах рельефа, влияет деятельность ветров, способствующая выносу мелкозема с растительными остатками за пределы их местообитаний. Накопление запасов НММ ерниковых, шикшевых, кладониевых и алекториевых тундр аридного сектора обусловлено климатическими условиями. В ряду групп формаций соотношение живой НФМ и НММ лежит в пределах 1:1–5:1. Наименьшее варьирование этого показателя характерно для субальпийских лугов (1:1–2:1), а наибольшее – для лишайниковых тундр (4:1–5:1). По величине НММ между разными группами формаций АСГО установлены значимые связи ($r = 0,81–0,90$; $p < 0,05$).

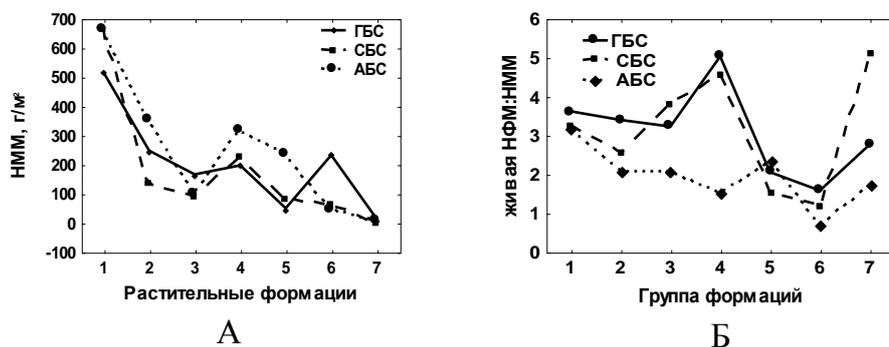


Рисунок 14 – Распределение НММ растительных формаций АСГО, г/м² абс. сух. массы. Формации: 1 – ерниковые (*Betula rotundifolia*); 2 – шикшевые (*Empetrum nigrum*); 3 – дриадовые (*Dryas oxyodonta*); 4 – виды рода *Cladonia*; 5 – алекториевые (*Alectoria ochroleuca*); 6 – овсяницевые (*Festuca sphagnicola*); 7 – лютиковые (*Ranunculus altaicus*).

Запасы ПФМ групп формаций биоклиматических секторов лежат в диапазоне 288–10 990 г/м², по области – от 551 до 8139 г/м² и в их распределении выявлены следующие особенности. Во-первых, запасы ПФМ подгольцовых кустарников, кустарниковых и кустарничковых тундр близки (7000–8000 г/м²). Во-вторых – этот показатель в лишайниковых и травяных тундрах, а также в субальпийских и альпийских лугах аридного сектора области в 2–5 раз выше, чем в тех же группах формаций гумидного сектора. Данное обстоятельство связано не только с пространственной гетерогенностью сравниваемых групп формаций, но и с меньшей влагообеспеченностью местообитаний сообществ аридных высокогорий, в результате которого увеличивается ПФМ, что в значительной степени определяется замедленностью разложения ее мертвой части. Подобное явление многие ученые неоднократно отмечали и при изу-

чении зональных и высокогорных растительных сообществ и связывали с экстремальностью среды, в том числе недостатком увлажнения (Титлянова и др., 1996; Казанцева, 2009). На основе величины ОФМ групп формаций построен четырехуровневый вариационный ряд, где высоким уровнем запасов характеризуются подгольцовые кустарники (11456 ± 949), очень низким – травяные тундры (1403 ± 522). В структуре ОФМ участие ПФМ находится в диапазоне 60–87 %. Их наибольшая концентрация наблюдается в слое 0–10 см почвы (84–98 %). Соотношение НФМ и ПФМ колеблется от 1:1 до 1:8 в пользу подземной. По направлению от гумидного к аридному биоклиматическому сектору прослеживается снижение величины общего запаса фитомассы, в том числе надземной и подземной массы, а также увеличение отмершей массы в надземной части. Однако, процентное содержание компонентов надземной и подземной фитомассы в группах формаций находится в близком диапазоне варьирования.

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ РЕЛЬЕФА НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗАПАСОВ ФИТОМАССЫ ВЫСОКОГОРНЫХ СООБЩЕСТВ РАЗЛИЧНЫХ БИОКЛИМАТИЧЕСКИХ СЕКТОРОВ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

5.1. Влияние высоты на распределение запасов фитомассы. В диапазоне высот от 1100 до 2600 м над ур. м. выявлено закономерное уменьшение запасов фитомассы сообществ от нижней части подгольцового пояса к гольцовому в трех биоклиматических секторах АСГО. В биоклиматических секторах сообщества с наибольшими запасами НФМ ($1707–3069 \text{ г/м}^2$; $n = 640–900$) расположены в интервале высот 1500–2300 м, а с наименьшими (не более 1000 г/м^2) – в диапазоне высот 1100–1400 и 2400–2600 м, что совпадает с высотными полосами растительности, образованными подгольцовыми кустарниками, кустарниковыми тундрами, а также кустарничковыми тундрами и альпийскими лугами соответственно.

В различных секторах области, в пределах высотных профилей, живая НФМ сообществ оценивается в интервале $156–2169 \text{ г/м}^2$ и область наибольших ее запасов совпадает с распределением НФМ. В структуре живой НФМ на градиенте высоты прослеживается снижение доли участия кустарников и увеличение процентного содержания кустарничков, лишайников и трав (рисунок 15).

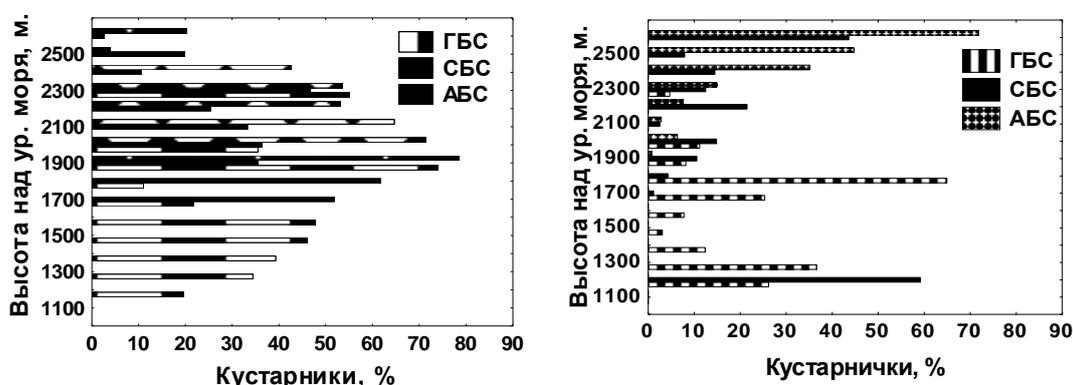


Рисунок 15 – Распределение живой НФМ кустарников и кустарничков сообществ различных секторов АСГО по высоте при $n = 640–900$: ГБС – гумидный; СБС – семиаридный; АБС – аридный сектор.

Выявлены значимые взаимосвязи между высотным положением сообществ и массой кустарников ($r = 0,93–0,99$; $p < 0,05$). Для сообществ гумидных высокогорий

по вектору высоты характерно наличие положительной корреляции между массой лишайников и мхов ($r = 0,67$) и ее отсутствие между живой массой кустарников и лишайников. Значимые взаимосвязи между массой кустарников и лишайников установлены в семиаридных и аридных высокогорьях ($r = 0,78-0,98$). Запасы живой НФМ остальных ботанических групп не связаны с высотным положением сообществ. Исключением являются злаки гумидного ($r = 0,68$), и кустарнички аридных секторов области ($r = 0,91$), масса которых повышается по вектору увеличения высоты.

Распределение НММ по высоте практически схоже с распределением живой НФМ. Область сосредоточения высоких запасов НММ соответствует высоте 1500–2300 м (более 400 г/м^2). Этот показатель может достигать 811 г/м^2 в отдельных можжевеловых тундрах гумидного сектора, что связано с листовым опадом *Juniperus sibirica*. Низкие запасы НММ (не более 100 г/м^2) соответствуют полидоминантным альпийским лугам и дриадовым тундрам семиаридного и аридного секторов. Установлено наличие корреляционных взаимосвязей между живой и отмершей НФМ сообществ. В конкретных высотных интервалах наблюдается наличие значимых взаимосвязей и между отдельными компонентами НФМ сообществ. Так, в сообществах гумидного и семиаридного секторов эти связи проявляются между живой НФМ и НММ ($r = 0,76-0,85$) при $p < 0,05$ и $n = 900, 640$, в сообществах АБС аналогичные взаимосвязи отсутствуют.

С увеличением абсолютных высот закономерно снижаются запасы ОФМ сообществ. В гумидном секторе этот показатель с высотой несколько увеличивается, что обусловлено широким распространением луговых сообществ в нижней части высокогорного пояса и формированием нивелированных ерниковых тундр на выровненных вершинах хребтов. В структуре ОФМ сообществ доля участия ПФМ выше (более 80 %), чем НФМ. Область распределения наибольших запасов ПОР соответствует нижней границе высокогорного пояса. По направлению от гумидного к ариднему сектору, доля ПОР в среднем увеличивается от 65 до 78 %, а участие НФМ снижается от 35 до 22 %, что обусловлено суровыми условиями аридного сектора.

Структура ботанических групп растений в живой НФМ шикшевых тундр различных секторов на высоте 1900 м близка, а величина ОФМ определяется запасами ПФМ (рисунок 16).

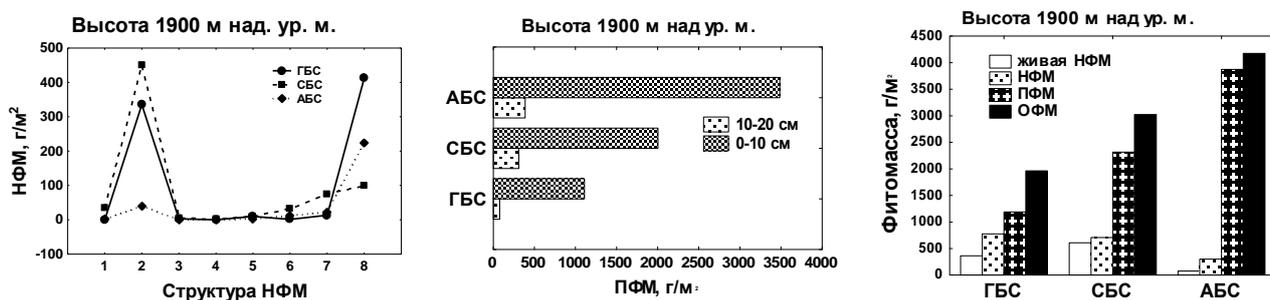


Рисунок 16 – Распределение фитомассы шикшевых тундр АСГО, г/м^2 абс. сух. массы в различных биоклиматических секторах (усл. обозн. см. рисунок 15).

Можно констатировать, что величина запасов фитомассы различных групп тундровых формаций определяется абсолютной высотой, а в пределах одной и той же высотной полосы – климатическими условиями отдельных биоклиматических секторов.

5.2. Распределение запасов фитомассы в связи с экспозицией и крутизной склонов. Высокогорные сообщества АСГО приурочены к склонам различных экспозиций, но большинство из них связаны с северными склонами хребтов и выровненными участками (вершины хребтов и межгорные депрессии, террасы рек). К последним приурочены 23–27 % исследованных тундр и альпийских лугов, что обусловлено широким распространением на всей территории области горных систем с гольцовым типом рельефа.

Запасы НФМ сообществ лежат в интервале 217–1867 г/м² на склонах хребтов. На северных склонах хребтов запасы НФМ сообществ достигают 1000 г/м² и выше. Близкими значениями характеризуются сообщества, приуроченные к северо-западным, северо-восточным (600–1000 г/м²), а также западным и восточным экспозициям склонов аридного и гумидного секторов (1000–1200 г/м²). Существенные различия в распределении НФМ наблюдаются в сообществах, сформированных на южных склонах. На вершинах и в седловинах гор гумидного и семиаридного секторов НФМ составляет более 1000 г/м² и заметно снижается в аридном секторе (655 г/м²).

Роль склонов на дифференциацию запасов НФМ сообществ в ряду от гумидного к ариднему сектору усиливается. На северных склонах хребтов в живой НФМ преобладают кустарники (421–899 г/м², 53–77 %), при переходе к южным склонам их фитомасса остается высокой в сообществах гумидного сектора (660 г/м²) и замещаются лишайниками и осоковыми в сообществах семиаридного и аридного секторов, что в целом влияет на снижение живой массы (рисунок 17).

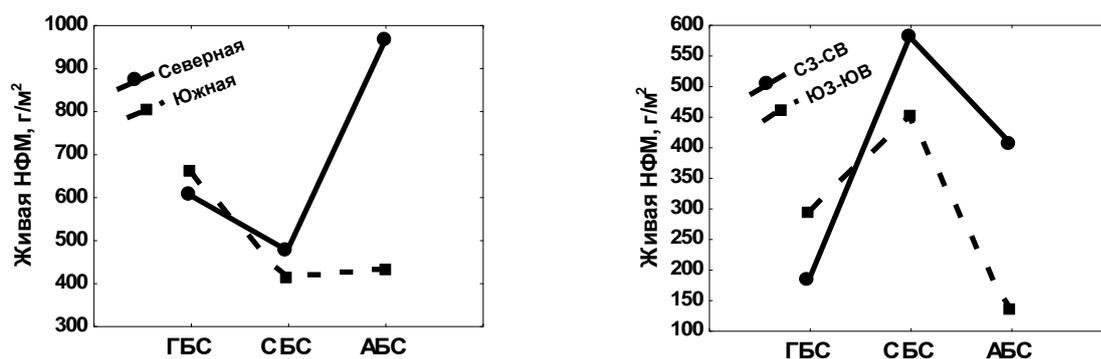


Рисунок 17 – Распределение живой НФМ по склонам различной экспозиций в различных биоклиматических секторах АСГО, г/м² абс. сух. массы; ГБС – гумидный; СБС – семиаридный; АБС – аридный сектор.

Масса кустарников выше и в сообществах, приуроченных к юго-западным (ЮЗ) и юго-восточным (ЮВ) склонам гумидного сектора (247–339 г/м²), тогда как на северо-западных (СЗ) и северо-восточных (СВ) склонах их ценообразующая роль переходит к кустарничкам (164–200 г/м²). В семиаридном секторе кустарники вносят существенный вклад в живую НФМ сообществ северо-западных и северо-восточных склонов и начинают уступать кустарничкам в сообществах, сформированных на юго-западных и юго-восточных склонах. В аридном секторе по направлению от северо-западных и северо-восточных склонов к юго-западным и юго-восточным склонам роль кустарников снижается от 470 до 24 г/м², в то время как масса мхов увеличивается с 19 до 174 г/м². Запасы живой массы остальных ботанических групп не превышает 2 % от живой НФМ. Запасы НММ сообществ различны на склонах (85–652 г/м²) и находятся в соответствии с НФМ. С продвижением к ариднему сектору накопление НММ прослеживается на северных склонах и совпадает с областью распространения

подгольцовых кустарников и кустарниковых тундр. На остальных элементах мезорельефа значения НММ тундр и лугов составляет не более 340 г/м^2 (при $n = 640\text{--}900$), что является общим для высокогорных сообществ АСГО. Отношение между живой НФМ:НММ на выровненных участках составляет 4:1 (гумидный, семиаридный) и 2:1 (аридный). Этот показатель по направлению от северных склонов к южным варьирует от 4:1 до 1:1. Роль склонов на распределение фитомассы сообществ близких местообитаний снижается, тогда как влияние показателей фитомассы усиливаются.

Запасы ПФМ на склонах лежит в диапазоне $1303\text{--}4977 \text{ г/м}^2$. Плавное увеличение запасов ПФМ (от 2368 до 3114 г/м^2) наблюдается в сообществах гумидного сектора по направлению от выровненных вершин до южных склонов хребтов. Область формирования значительных запасов ПФМ сообществ семиаридного сектора находится в пределах северных, западных и восточных склонов и в переходных между ними склонах (более 2000 г/м^2). Масса ПОР в аридном секторе мала в сообществах, расположенных на южных склонах. В распределении ПФМ сообществ роль склонов усиливается с увеличением аридности климата. Наибольшие запасы ПФМ соответствуют сообществам, приуроченным к северным склонам (более 4000 г/м^2), а на остальных склонах этот показатель находится в узких диапазонах варьирования ($3143\text{--}3469 \text{ г/м}^2$). На склонах хребтов установлены значимые связи между запасами НФМ и ПФМ сообществ ($r = -0,93\text{--}0,97$; $n = 6$).

Высокой вариабельностью запасов ОФМ характеризуются сообщества на склонах хребтов (рисунок 18). Наибольший контраст в распределении ОФМ наблюдается между северными и южными, северо-западными и северо-восточными склонами хребтов АСГО.

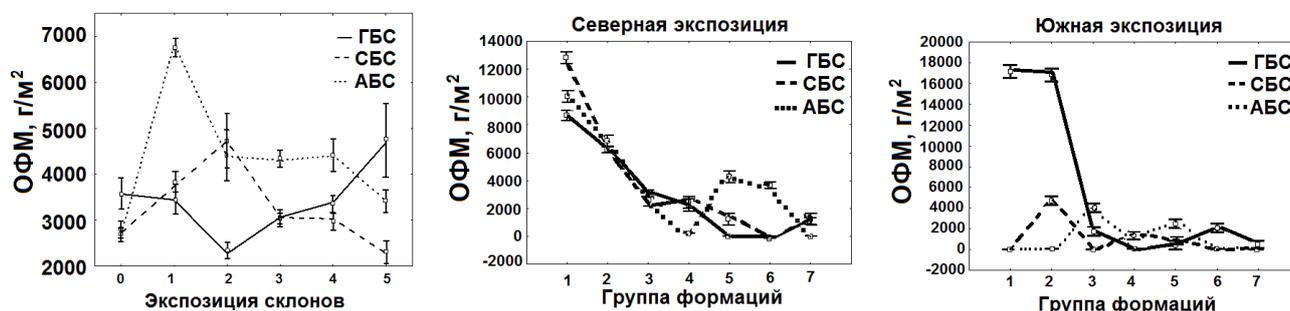


Рисунок 18 – Распределение запасов фитомассы высокогорных сообществ на разных экспозициях склонов горных систем АСГО, г/м^2 абс. сух. массы, при $n = 64\text{--}90$: А – Распределение запасов ОФМ на экспозициях склонов; Б–В – Распределение запасов ОФМ в группах формаций на северной (Б) и южной (В) экспозициях склонов.

Область высоких запасов ОФМ сообществ гумидных высокогорий тесно связана с южными склонами ($3876\text{--}5518 \text{ г/м}^2$), и с увеличением аридности климата, она смещается к северным склонам ($6525\text{--}6916 \text{ г/м}^2$). В семиаридных высокогорьях наибольшими запасами ОФМ характеризуются сообщества, приуроченные к северо-западным и северо-восточным склонам ($4053\text{--}5383 \text{ г/м}^2$). В распределении ОФМ групп формаций на склонах северной экспозиции различных секторов выявлены общие тенденции. Исключением являются лишайниковые тундры аридных высокогорий, которые более выражены на юго-западных и юго-восточных склонах, а также травяные и субальпийские луга увлажненных местообитаний ($4202\text{--}4656$ и $3311\text{--}3993 \text{ г/м}^2$ соответственно). Роль южных склонов заметна в распределении значительных запасов ОФМ подгольцовых кустарников и кустарниковых тундр гумидных вы-

сокогорий, а также кустарниковых семиаридных (4811–5217 г/м²) и кустарничковых аридных (3986–4362 г/м²). ОФМ в остальных группах формаций не превышает 4000 г/м².

Общие закономерности распределения фитомассы овсяницево-ерниковых и осоково-ерниковых тундр по экспозициям склонов достаточно хорошо прослеживаются в гумидном и аридном секторах. В гумидном секторе в НФМ масса кустарников в 3 и 12 раз больше, чем в тундрах аридного и семиаридного секторов соответственно (рисунок 19). По запасам НММ осоково-ерниковые тундры аридного сектора отличаются от тех же сообществ гумидного и семиаридного. С продвижением от гумидного к ариднему сектору в анализируемых тундрах доля ПФМ увеличивается от 2696 до 5269 г/м² (от 60 до 80 % от общей массы). Высокими запасами ОФМ характеризуются кладониево-ерниковые тундры выровненных вершин хребтов аридного сектора, что связано с накоплением отмершей массы и наличием значительного количества сухостоя и листового опада ценнообразователя (*Betula rotundifolia*).

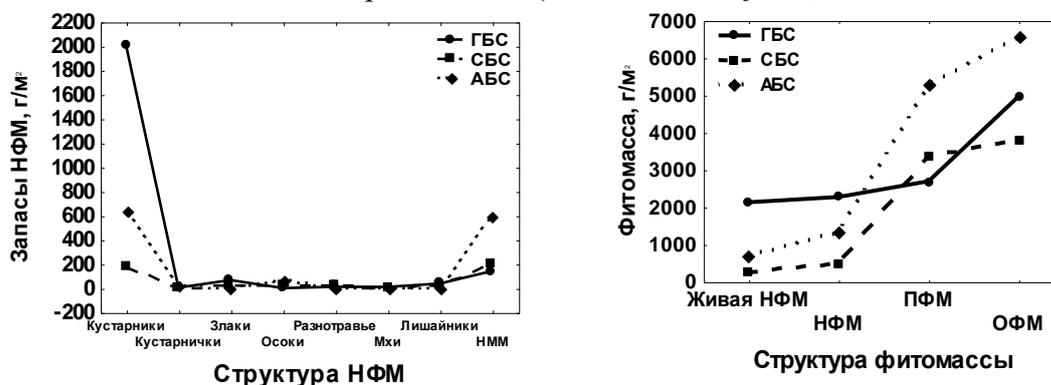


Рисунок 19 – Запасы и структура фитомассы овсяницево-ерниковых и осоково-ерниковых тундр на склонах западной и восточной экспозиций хребтов АСГО, г/м² абс. сух. массы (усл. обозн. секторов см. табл. 2).

По распределению запасов фитомассы кладониево-дриадовые тундры аридного сектора в 5 и в 3 раза уступают аналогичным тундрам гумидного и семиаридного сектора. По массе злаков, мхов и лишайников кладониево-ерниковые тундры различных секторов области существенно не различаются. Однако эти тундры разнятся по массе кустарников и накоплению НММ. В аридных высокогорьях запасы НММ ниже почти в 2 раза, чем в тех же тундрах гумидных высокогорий. Данное обстоятельство мы связываем с постоянными иссушающими ветрами, а также рыхлым мохово-лишайниковым покровом, не способствующими удержанию отмерших остатков растений. На склонах и выровненных участках горных систем различных биоклиматических секторов АСГО между запасами НФМ и ПФМ выявлены значимые связи ($r = -0,93-0,97$; $n = 6$).

Наибольшие запасы НФМ сообществ формируются на крутых склонах и средней крутизны склонах хребтов, что является общим для высокогорий района исследования. Вместе с тем, в распределении НФМ в связи с крутизной склонов выявлен ряд местных особенностей. Так, с наименьшими запасами НФМ характеризуются сообщества кустарничковых, лишайниковых, травяных тундр и лугов, сформированные на пологих склонах хребтов аридного сектора, а также сообщества кустарниковых кустарничковых, лишайниковых тундр и альпийских лугов наиболее крутых склонов гумидного и семиаридного секторов.

Распределение запасов ПФМ и ОФМ сообществ различных секторов по градиенту крутизны склонов имеет двухвершинный вид. Запасы ПФМ сообществ на склонах различной крутизны колеблются от 722 до 3005 г/м². В гумидном секторе область распространения высоких запасов ПФМ тесно связано с пологими и крутыми склонами (2900–3000 г/м² при n = 450), в семиаридном и аридном – с наиболее пологими и очень крутыми склонами. В аридном секторе на распределение ПФМ сообществ роль крутизны склонов не столь заметна (более 3000 г/м²). Однако их масса резко снижается в сообществах, приуроченных на более крутых склонах. Наименьшие запасы ПОР в тундрах и на лугах наблюдаются на наиболее крутых склонах гумидного и аридного секторов. Установлены значимые связи между запасами ПФМ и ОФМ сообществ различных биоклиматических секторов (r = 0,94–0,97). Пределы варьирования ОФМ на склонах различной крутизны лежат в диапазоне 1309–6314, в том числе подземной – 722–4326, надземной – 574–1987 г/м².

Пространственное распределение запасов ОФМ групп формаций АСГО по крутизне склонов в определенной степени повторяет распределение ПФМ. Варьирование ОФМ лежит в пределах 1309–6314 г/м² (рисунок 20). В сообществах гумидного сектора ОФМ колеблется от 856 до 4488 г/м² (при n = 90). На пологих, крутых и средней крутизны склонах их ОФМ наибольшая, тогда как в сообществах, приуроченных к наиболее крутым склонам (40–45°) этот показатель наименьший.

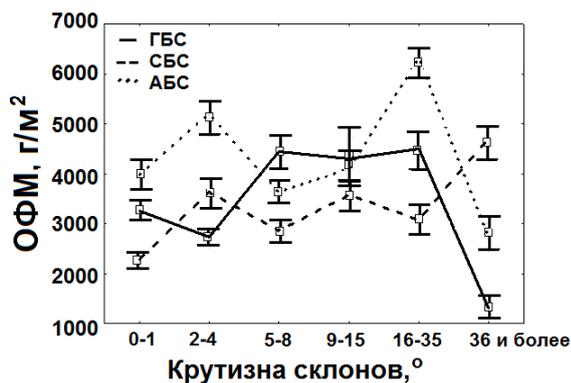


Рисунок 20 – Распределение запасов ОФМ высокогорных сообществ АСГО по градиенту крутизны склонов, г/м² абс. сух. массы (при n = 64–90).

На вершинах хребтов, выровненных террасах и склонах с незначительным уклоном (2–4°) запасы ОФМ высокогорных тундр и лугов стабильны (2735–3258 г/м²). В семиаридном секторе с увеличением крутизны склонов по направлению от выровненных вершин, террас к очень крутым склонам запасы ОФМ увеличиваются от 2284 до 4709 г/м². Исключением являются сообщества, произрастающие на пологих и крутых склонах (2861–3067 г/м²), между которыми достоверные различия по запасам ОФМ при уровне значимости p < 0,05 и n = 64 не установлены. Эти связи не выявлены и между сообществами, сформированными на склонах 2–4° и 9–15° крутизны

(3576–3631 г/м²). В аридном секторе наибольшими запасами ОФМ (более 5000 и 6000 г/м²) характеризуются сообщества пологих и крутых склонов (2–4° и 16–35°), наименьшими (2737 г/м²) – сообщества наиболее крутых склонов (36–45°). Следовательно, пологие и крутые склоны играют существенную роль в формировании значительных запасов ОФМ тундр и лугов АЭС АСГО. По запасам ОФМ сообщества, занимающие выровненные вершины, пологие и средней крутизны склоны, находятся в промежуточном положении между сообществами с наибольшими и наименьшими значениями ОФМ (3630–4103 г/м²). Сопоставление значений фитомассы сообществ и крутизны склонов позволило выявить тесную взаимосвязь между ПФМ и ОФМ гумидного сектора (r = 0,91). Однако эти связи не проявляются в сообществах аридных высокогорий. Во всех анализируемых секторах на склонах различной крутизны выявлена значимость ПФМ в формировании ОФМ высокогорных сообществ АСГО.

ГЛАВА 6. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЗАПАСОВ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ВЫСОКОГОРНЫХ СООБЩЕСТВ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ В РЯДУ С ОДНОТИПНЫМИ СООБЩЕСТВАМИ ДРУГИХ РАВНИННЫХ И ГОРНЫХ СИСТЕМ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ

Анализируются показатели фитомассы сообществ зарослей кустарников, тундр и лугов равнинных и горных систем Северного полушария. Проведенные исследования показали, что в полярном поясе НФМ зарослей кустарников составляет 21–23 т/га, а в АСГО достигает 37 т/га, что связано с более благоприятными условиями местообитаний. Участие зеленой НФМ лежит в пределах от 6 до 63 % (в среднем 22 %), тогда как участие живой НФМ (зеленой+многолетней) стабильно высокое и достигает 76–80 % от НФМ.

Установлено широкое варьирование запасов НФМ тундр равнинных и горных систем Северного полушария (0,2–89,8 т/га). Запасы НФМ в среднем снижаются от 18 до 7 т/га по направлению от равнинных и горных тундр полярного пояса к высокогорным тундрам бореального и субтропического поясов (АСГО, Кавказ, Тянь-Шань, Памиро-Алай), что связаны с типами высокогорных сообществ, климатическими особенностями анализируемых областей, а также с орографией местности и почвенными условиями. По величине запасов НФМ тундровые группы формаций АСГО в горных системах полярного, бореального и суббореального поясов занимают промежуточное положение (в среднем 10 т/га). Запасы зеленой НФМ равнинных и высокогорных тундр находятся на одинаковом уровне (4 т/га). Однако доленое участие живой одревесневшей НФМ несколько различно. Этот показатель в высокогорьях в 2 раза выше, чем на равнинах. Величина НММ в равнинных тундрах велика (67 %), что свидетельствует о замедленности процессов разложения растительных остатков. Напротив, высокогорные тундры АСГО отличаются малой долей мортмассы (20 % от НФМ).

Равнинные и горные луга в связи с господством трав характеризуются меньшими запасами НФМ, чем зональные и горные (кроме арктических тундр) тундры (Базилевич, 1993). Хотя запасы НФМ лугов в пределах равнинных и горных тундр различных термических поясов варьируют в значительных пределах (от 0,4 до 17,6 т/га), их средние значения близки к 6 т/га. Доля участия живой НФМ лугов лежит в диапазоне 33–60 % от НФМ. Наименьший вклад живой массы наблюдается в равнинных лугах полярного пояса, занимающих поймы и террасы рек и озер, наибольший – в материковых лугах суббореального пояса (Западная и Восточная Сибирь...), субальпийских и альпийских лугах АСГО.

Живая масса цветковых растений в зарослях кустарников по направлению от равнинных к горным тундрам полярного пояса снижается от 16 до 5 т/га, а в высокогорьях АСГО достигает 23 т/га. В зарослях кустарников масса цветковых остается выше (5–23 т/га), чем споровых растений. По массе споровых растений заросли кустарников и горные тундры полярного пояса и высокогорий АСГО близки (не более 6 т/га). В пределах полярного пояса в ряду от арктических тундр к субарктическим южным тундрам масса цветковых растений увеличивается от 0,8 до 5,0 т/га, тогда как споровых растений стабильна (2–4 т/га). Масса цветковых растений в высокогорных тундрах горных систем АСГО, Северной Монголии, Кавказа, Тянь-Шаня и других территорий составляет 5–6 т/га, что почти в 2 раза выше, чем масса споровых растений. Живая НФМ лугов представлена в основном цветковыми растениями (1–3 т/га). Выявлено варьирование запасов НММ групп формаций равнинных и горных систем (0,4–9,0 т/га). Их высокие запасы характерны для равнинных кустарниковых тундр

субарктической зоны, низкие – для горных кустарничковых сообществ Камчатки (0,5 т/га). Участие НММ сообществ горных систем колеблется от 11 (лишайниковые тундры) до 52 % (субальпийские луга). Предельные их значения характерны для сообществ Южного Урала. НММ в лишайниковых тундрах в 9 раз меньше, чем живая, что связано с включением массы лишайников в состав живой НФМ.

В системах широтной и высотной зональности высокогорные сообщества АСГО по средним значениям НФМ близки к равнинным и горным растительным формациям. Общий принцип распределения запасов НФМ высокогорных сообществ АСГО в системах широтной и высотной зональности сохраняется в ряду от подгольцовых кустарников к травяным тундрам. Наибольшими запасами НФМ характеризуются подгольцовые кустарники (37 т/га), наименьшими – кустарничковые (6 т/га), лишайниковые (9 т/га) и травяные сообщества (3 т/га). Промежуточное положение занимают кустарничковые тундры (22 т/га). Высокогорные луга АСГО по параметрам НФМ близки к равнинным лугам различных термических поясов и другим горным областям (Кавказ, Тянь-Шань). По величине живой НФМ высокогорные луга АСГО близки с лугами равнин таежной зоны (средняя и южная), хвойно-широколиственными лесами. Высокогорные сообщества АСГО, других равнинных и горных систем, расположенных к северу, по запасам НФМ (живая + отмершая) близки, что, вероятно, обусловлено некоторой схожестью их приспособления и развития.

ГЛАВА 7. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

7.1. Полезные растения. На основе полученных результатов по лекарственным, пищевым, кормовым группам полезных растений установлено широкое варьирование их запасов фитомассы. Эти данные служат основой для составления ресурсных карт запасов полезных растений высокогорий АСГО.

7.2. Рациональное использование и охрана высокогорных растительных сообществ. Основное разнообразие высокогорных кормовых угодий АСГО представлено 7 подклассами или группами формаций. По запасам НФМ сообществ можно выделить наиболее перспективные сообщества для развития отгонного животноводства. Запасы живой НФМ высокогорных кормовых угодий АСГО варьируют от 0,3 до 48,2 т/га, а в среднем составляет 2–29 т/га. Наибольшими величинами живой НФМ характеризуются кормовые угодья подгольцовых кустарников, наименьшие – травяных тундр и лугов. Полученные данные запасов НФМ позволяют оценить хозяйственную продуктивность высокогорных сообществ, сроки выпаса и специализацию пастбищ по видам выпасаемых животных. Отмечается важность и необходимость ранее разработанных мероприятий по рациональному использованию и охране высокогорных сообществ.

ВЫВОДЫ

1. Широкое варьирование запасов фитомассы высокогорных сообществ в пределах трех биоклиматических секторов Алтае-Саянской горной области тесно связано с высоким ценотическим разнообразием, абсолютной высотой, экспозицией и крутизной склонов. Диапазон варьирования общей фитомассы групп формаций лежит в зна-

чительных пределах (742–13 272 г/м²), в том числе надземной (11–53 %) и подземной (47–89 %) составляющей.

2. Величина надземной фитомассы (живая и мертвая) различных биоклиматических секторов снижается в ряду от подгольцовых кустарников к альпийским лугам. Ее запасы варьируют в подгольцовых кустарниках и достаточно стабильны в тундровых и луговых группах формаций, что является отражением их адаптации к экстремальным условиям среды. Большой вклад в запасы надземной фитомассы вносит живая масса.

3. В запасе живой надземной фитомассы высокогорных сообществ района исследования увеличение живой массы кустарников способствует повышению массы мхов. С продвижением от гумидного к аридному сектору в структуре живой надземной фитомассы прослеживается увеличение массы кустарничков и снижение массы злаков. Установлена положительная корреляционная связь между массой осоковых и злаков.

4. Величина надземной мортмассы тесно связана со структурой живой надземной массы сообществ и их приуроченностью к элементам рельефа. Так, на открытых ветрам склонах и вершинах хребтов запасы надземной мортмассы снижаются, тогда как на ложбинах они увеличиваются. С увеличением аридности климата долевое участие надземной мортмассы повышается (от 17 до 60 %), что связано со снижением процессов разложения растительных остатков.

5. Величина подземной фитомассы лежит в пределах 1077–7742 г/м². Сосредоточение 84–99 % подземной массы в верхнем 10-сантиметровом слое почвы сближает высокогорные сообщества исследуемой области с зональными степями и тундрами горных систем Северного полушария. Различия величин запасов надземной и подземной фитомассы усиливаются в пользу подземной с уменьшением влагообеспеченности сообществ аридного сектора. Взаимосвязи между величинами подземной и надземной фитомассы по направлению от гумидного к аридному сектору области заметно снижаются.

6. Величина живой подземной фитомассы в разных секторах в 2–9 раз выше, чем отмершей. При переходе от гумидного к аридному сектору доля живой ПФМ падает в подгольцовых кустарниках и тундрах (от 88 до 54 %) и увеличивается на лугах (от 54 до 70 %).

7. Средние значения общей фитомассы области увеличиваются в ряду от травяных тундр (1403 г/м²) к подгольцовым кустарникам (11 456 г/м²). В ряду от гумидного к аридному сектору пределы изменчивости величины общего запаса фитомассы увеличиваются от подгольцовых кустарников, кустарниковых тундр к лишайниковым, травяным тундрам и лугам.

8. С абсолютной высотой запасы общей фитомассы сообществ снижаются за счет уменьшения массы кустарников и увеличения массы кустарничков, лишайников и трав. Наибольшие запасы фитомассы соответствуют нижней полосе высокогорного пояса, в подгольцовых кустарниках и кустарниковых тундрах. Увеличение живой надземной фитомассы способствует накоплению мортмассы в сообществах гумидного и семиаридного секторов, расположенных на разной высоте. Вклад подземной фитомассы в общую фитомассу увеличивается от 47 до 89 % с повышением аридности климата.

9. Влияние экспозиции склонов на общую фитомассу четко прослеживается в группах формаций, расположенных в подгольцовом и в нижней части гольцового поясов. Наибольшие значения общей фитомассы выявлены на южных склонах гумидно-

го, северо-западных и северо-восточных семиаридного и северных аридного секторов. На северных склонах трех секторов в живой надземной фитомассе преобладают кустарники. На южных склонах в гумидном секторе их масса остается высокой, а в аридном секторе кустарники замещается кустарничками и травами, что связано с недостатком влаги.

10. На склонах различной крутизны варьирование общей фитомассы сообществ лежит в широких пределах. Влияние крутизны склонов на запасы надземной фитомассы наблюдается у большинства групп формаций. На вершинах хребтов величина подземной фитомассы снижается от гумидного к ариднему сектору.

11. По величине надземной фитомассы группы формаций Алтае-Саянской горной области, равнинных территорий и других горных систем Северного полушария близки. Общие закономерности распределения запасов и структуры НФМ групп формаций высокогорий района исследования и сравниваемых территорий сохраняются. Наибольшими запасами НФМ характеризуются подгольцовые кустарники, наименьшими – кустарничковые, лишайниковые, травяные и луговые сообщества. Промежуточное положение занимают кустарниковые тундры.

12. Высокогорные растительные сообщества Алтае-Саянской горной области характеризуются широким диапазоном варьирования живой надземной фитомассы (0,3–48,2 т/га). Полученные данные послужат основой для разработки систем рационального природопользования, определения норм выпаса скота, пастбищной нагрузки и системы пастбищеоборота.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, входящих в международные реферативные базы и системы цитирования

1. Зибзеев, Е. Г. Структура фитомассы растительных сообществ гумидных высокогорий Восточного Саяна (на примере хр. Крыжина) / Е.Г. Зибзеев, **Ч. Н. Самбыла** // Сиб. экол. журн. – 2011. – № 3. – С. 395–403. // Zibzeev E.G. Phytomass Structure of Plant Communities of Yumid High-Altitude Habitats of the Eastern Sayan Ranges: A case study of the Kryzhin Range / E. G. Zibzeev, Ch. N. Sambyla // Contemporary Problems of Ecology. –2011. – Vol. 4. – No. 3. – P. 296–302. DOI:10.1134/S1995425511030088.
2. **Самбыла, Ч. Н.** Лишайники и мхи в запасе надземной фитомассы тундровых сообществ высокогорий Тувы // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2014. – Т 16. – № 5. – С. 85–92.
3. **Самбыла, Ч. Н.** Запасы и структура фитомассы тундровых сообществ высокогорий хребта Улан-Тайга Восточной Тувы // Естественные и технические науки. – 2015. – № 6. (84). – С. 133–135.
4. **Самбыла, Ч. Н.** Структура надземной фитомассы дриадовых тундр высокогорий Тувы // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17. – № 4(5). – С. 880–891.
5. **Самбыла, Ч. Н.** Структура фитомассы в связи с крутизной склонов в основных фитоценозах высокогорий Тувы // Естественные и технические науки. – 2016. – № 10. – С. 18–20.
6. **Самбыла, Ч. Н.** Изменение структуры фитомассы высокогорной растительности Тувы в связи с особенностями рельефа // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2016. – № 4 (192). – С. 51–56. – DOI: 10.18522/0321-3005-2016-51-56.
7. **Самбыла, Ч. Н.** Изучение содоминирующих и сопутствующих видов в запасе надземной фитомассы сообществ гумидных высокогорий Алтае-Саянской горной области // Изве-

ствия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2017. – № 4. – С. 82–86. – DOI: 10.23683/0321-3005-2017-4-1-82-86.

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК

8. Зибзеев, Е.Г. Ценотическая характеристика и запас надземной фитомассы тундровых сообществ хребта Академика Обручева / Е.Г. Зибзеев, **Ч. Н. Самбыла** // Раст. ресурсы. – 2007. – Т. 43. – Вып. 1. – С. 18–29.
9. **Самбыла Ч. Н.** Запасы надземной фитомассы лишайниковых сообществ Тывы и их рациональное использование / Ч. Н. Самбыла // Сибирский экол. журн. – 2007. – № 2. – С. 317–323.
10. **Самбыла, Ч. Н.** Соотношение надземной и подземной массы в луговых сообществах субальпийского пояса Западного Саяна // Мир науки, культуры, образования. – 2014. – № 1 (44) – С. 391–394.
11. **Самбыла, Ч. Н.** Влияние проективного покрытия и высоты травостоя на фитомассу луговых сообществ субальпийского пояса Западного Саяна // Мир науки, культуры, образования. – 2014. – № 6 (49) – С. 549–551.
12. **Самбыла, Ч. Н.** Структура фитомассы высокогорных растительных сообществ верховьев реки Балыктыг-Хем нагорья Сангилен (Республика Тыва) // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 3; URL:<http://www.science-education.ru/123-19861> (дата общения: 23.06.2015).
13. **Самбыла, Ч. Н.** Влияние экспозиции склонов на ценотическое разнообразие и запасы фитомассы сообществ с доминированием *Rhododendron aureum* горно-тундрового пояса высокогорий восточной Тувы // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 4; URL:<http://www.science-education.ru/127-20545> (дата общения: 14.07.2015).
14. **Самбыла, Ч. Н.** Аллокация надземной и подземной фитомассы горцовых лугов с доминированием *Bistorta major* Gray субальпийского пояса высокогорий Саян // Фундаментальные исследования. – 2015. – № 8 (3). – С. 523–526.
15. **Самбыла, Ч. Н.** Анализ структуры биомассы высокогорных тундр Тувы // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 6; URL: <http://www.science-education.ru/130-23939> (дата обращения: 03.12.2015).
16. **Самбыла, Ч. Н.** Зависимость структуры фитомассы растительных сообществ высокогорий Тувы от экспозиции склона // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 10. – С. 77–83.
17. **Самбыла, Ч. Н.** Фитомасса растительных сообществ высокогорий Тувы // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 11. – С. 109–113.
18. **Самбыла, Ч. Н.** Участие сосудистых и споровых растений в надземной биомассе высокогорных фитоценозов юга Средней Сибири (на примере Тувы) // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2016. – Т. 10. – № 4. – С. 60–66.
19. **Самбыла, Ч. Н.** Характеристика растительных сообществ гумидных высокогорий Алтае-Саянской горной области по запасам фитомассы // Вестник КрасГАУ. – 2017. – № 11. – С. 224–230.
20. **Самбыла, Ч. Н.** Надземная фитомасса высокогорных сообществ различных биоклиматических секторов Алтае-Саянской горной области // Вестник КрасГАУ. – 2017. – № 12. – С. 215–222.

Монография

21. **Самбыла, Ч. Н.** Ценотическая характеристика и запасы надземной фитомассы тундровых сообществ высокогорий Тувы / Ч. Н. Самбыла / отв. ред. В.П. Седелников. – Кызыл: ТывГУ, 2010. – 226 с.

Статьи в других изданиях

22. Курбатская, С. С. Сравнительный географический анализ тундровых комплексов гор Юга Сибири и Убсу-Нурской котловины / С. С. Курбатская, **Ч. Н. Самбыла** // Состояние и освоение природных ресурсов Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии. Геоэкология природной среды и общества. – Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2003. – С. 136–144.
23. **Самбыла, Ч. Н.** Биологические ресурсы горных тундр Юга Тувы // Матер. междунар. конф. «Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы». – Улаанбаатор, 2005. – С. 147–148.
24. **Самбыла, Ч. Н.** Реальность и перспективы рационального использования горных тундр в условиях Республики Тыва // Современные проблемы регионального развития. - Хабаровск, 2006. – С. 38–41.
25. **Самбыла, Ч. Н.** Структурно-функциональная организация растительного покрова горных тундр Тувы их охрана и рациональное использование // Матер. междунар. конф. «Горные экосистемы и их компоненты». - Нальчик, 2007. – Ч. 3. – С. 80–85.
26. **Самбыла, Ч. Н.** Особенности распределения запасов растительного вещества тундровых сообществ в верховьях рек Балыктыг-Хем и Мугур массива Монгун-Тайга // Матер. междунар. научн.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». - Барнаул, 2008. – С. 232–235.
27. **Самбыла, Ч. Н.** Запас растительного вещества в надземных и подземных сферах высокогорных сообществ Кузнецкого Алатау // Матер. Всерос. конф. «Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии» – Новосибирск, 2009. – С. 220–222.
28. **Самбыла, Ч. Н.** Фитомасса и мортмасса сообществ высокогорного пояса Алтая // Матер. междунар. науч. конф. «Растительный мир и его охрана: посвященной 80-летию Института ботаники и фитоинтродукции». – Атама-Аты: LEM, 2012. – С. 182–185.
29. **Самбыла, Ч. Н.** Надземная фито- и мортмасса растительных сообществ высокогорий Алтае-Саянской горной страны // Матер. XI Убсунурского междунар. симп. «Экосистемы Центральной Азии: Исследование, сохранение, рациональное использование» – Кызыл: РИО ТувГУ, 2012. – С. 102–108.
30. **Самбыла, Ч. Н.** Оленеводство в Туве: состояние и перспективы развития // Матер. конф. «Сибирский земельный конгресс»: – Иркутск: ИрГСХА, 2013. – С. 41–44.
31. **Самбыла, Ч. Н.** Луговые фитоценозы субальпийского пояса Западного Саян: фитомасса и ее структура // Ботанические исследования в Сибири. – Красноярск: Поликом, 2014. – Вып. 22. – С. 94–102.
32. **Самбыла, Ч. Н.** Структура фитомассы кустарниковых тундр Тувы // Apriori. серия: Естественные и технические науки. – 2015. – № 3. Режим доступа: <http://apriori-journal.ru/seria2/3-2015/Sambyla.pdf> (дата обращения: 10.06.2015).
33. **Sambyla, Ch. N.** Characteristics of high-level phytomass from a living component in various types communities of the Altai-Sayan mountain area arid highlands // Sciences of Europe. – Praha, Czech Republic. – 2017. – Vol. 1 – No. 19 (19). – P. 14–21.

Подписано в печать 10.08.2018. Формат бумаги 60×84 ¹/₁₆.

Объем. 2,0 п. л. Тираж 100 экз. Заказ № 1404.

667000, г. Кызыл, ул. Кочетова, 51
МБОУ КЦО «Аныяк»