

## ВЫСОКОГОРНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СЕВЕРНОЙ АЗИИ: ЛИШАЙНИКОВЫЕ ТУНДРЫ

**Н.В. Седельникова, В.П. Седельников**

*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: sedelnikova-csbg@mail.ru, sedelnikovvp@gmail.com*

Обобщены результаты изучения лишайниковых тундр горных систем Северной Азии. Выявлен их видовой состав и основные закономерности пространственного распределения. Показано, что основу ценофлор как лишайников, так и высших растений составляют аркто-альпийские виды широкого распространения. Выделено 11 типов синузий лишайников, определяющих структуру и разнообразие сообществ. Составлена схема, отражающая структурное и типологическое разнообразие лишайниковых тундр от типа растительности до группы ассоциаций. Приведена краткая характеристика основных ассоциаций.

**Ключевые слова:** *высокогорье, лишайниковая тундра, синузии, структурно-типологическая организация, Северная Азия.*

## THE HIGH MOUNTAIN VEGETATION OF THE NORTHERN ASIA: LICHENS TUNDRAE

**N.V. Sedelnikova, V.P. Sedelnikov**

*Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: sedelnikova-csbg@mail.ru, sedelnikovvp@gmail.com*

The results of study the lichens tundrae were generalized within the boundaries of the mountain systems of the Northern Asia. Their species composition and fundamental regulations of spatialis distribution were revealed. Arcto-alpine species of the widespread are making basis of the coenoflorae cum lichens, tum plantae vasculares. 11 typi lichens synusiae determinativus structura and variantia of the associations was revealed. Schema reflecting, structuralis and typologicus diversity of lichens tundrae are compiled. Short description of the fundamental associations was led.

**Key words:** *high-mountain, lichen tundra, synusiae, structurno-typologicus organization, Northern Asia.*

### ВВЕДЕНИЕ

Если рассматривать участие различных групп живых организмов в структуре и функционировании наземных экосистем Северного полушария, то одно из ведущих мест займут лишайники, особенно в арктической и бореальной зонах. Сообщества с их доминированием, содоминированием и участием широко распространены как в арктических, так и в высокогорных ландшафтах, а также встречаются в ряде лесных и степных сообществ в качестве содоминантов и сопутствующих видов.

Особенно велика ландшафтообразующая роль лишайников в высокогорных ландшафтах гольцового типа. Б.А. Юрцев (1968) подчеркивал, что повышенная роль лишайниковых сообществ – это древняя черта высокогорных ландшафтов, самобытная черта гольцовых высокогорий, сближающая их с ландшафтами равнинных тундр.

В настоящее время лишайниковые тундры отмечены практически во всех высокогорьях горных систем бореальной и суббореальной зон Евразии и Северной Америки. Однако приводятся в основном только названия сообществ с названием доминирующего (и то не всегда) вида и несколько сопутствующих видов лишайников.

Подобная фрагментарность в характеристике столь важного компонента высокогорной растительности исторически вызвана тем, что долгое время лихенологи и геоботаники работали в основном в отрыве друг от друга, зачастую параллельно на одних и тех же территориях.

Авторы настоящего сообщения, работая вместе около 40 лет по изучению высокогорной растительности Алтае-Саянской горной страны, избежали этого разрыва.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу сообщения легли собственные более чем 40-летние работы в высокогорьях Алтае-Саянской горной страны, в пределах которой лежит значительная часть ареала лишайниковых тундр, и имеющиеся литературные данные. Рассмотрим основные публикации по выявленному разнообразию лишайниковых сообществ горных систем Северной Азии. Одной из первых можно считать работу В.В. Ревердатто (1921), в которой он для Северо-Восточного Алтая приводит мохово-лишайниковую и щебнисто-лишайниковую горные тундры, впрочем, без данных по структуре и видовому составу, с указанием только нескольких видов господствующих лишайников.

Характеризуя высокогорья Алтая, П.Н. Крылов (1931) выделяет в альпийской области подзону мохово-лишайниковых тундр. Этот подход в дальнейшем использовали М.В. Золотовский (1938), К.А. Соболевская (1950), А.В. Кумина (1960), Г.Н. Огуреева (1980) при характеристике высокогорной растительности Тувы и Алтая. При этом сведения по видовому составу лишайников практически отсутствуют. Так, в наиболее фундаментальной монографии А.В. Куминой (1960) лишайниковым тундрам посвящено не более десяти строк с констатацией, что господствуют белые лишайники из родов *Cladonia* и *Cetraria*.

К наиболее информационным работам этого периода принадлежит статья В.А. Шелудяковой (1938) по растительности бассейна р. Индигирка. Она выделяет и детально характеризует экологию и видовой состав кладониевых и алекториевых тундр. Эта работа актуальна и для настоящего времени, так как имеет мониторинговое значение для такого труднодоступного района, как хребты Черского, Момский, Тас-Хаята.

Уже имеющийся материал позволил обобщить видовое разнообразие лишайниковых сообществ. Так, Е.М. Лавренко (1947) для Арктической тундровой области приводит 18 эдификаторов-ценообразователей, среди которых *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cetraria islandica*, *Cladonia alpestris*, *Cl. rangiferina*, *Peltigera aphthosa*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale* и ряд других видов, широко распространенных в высокогорьях.

В 1960 г. выходят независимо друг от друга работы К.В. Станюковича и Б.А. Быкова, обобщающие изученность лишайниковых тундр в пределах СССР с попыткой разработать их классификацию. К.В. Станюкович (1960) констатирует, что лишайниковые тундры имеют самое широкое распространение в высокогорьях холодно-умеренной и умеренной зон, но отмечены в виде небольших пятен и в более южных высокогорьях. Он выделяет отдельный тип растительности – лишайнико-

вые тундры, представленный формациями *Cladonia alpestris*, *Cl. sylvatica*, *Cl. rangiferina*, *Cl. uncialis*, *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *C. cucullata*, *Alectoria ochroleuca*. Синтаксоны более низкого ранга им не выделяются.

Б.А. Быков (1960) описал самостоятельный лишайниковый тип растительности – *Lichenosa*, который подразделяется на три подтипа:

1) *Lichenosa cristaceae*, объединяющий сообщества накипных лишайников;

2) *Lichenosa laminose*, представленный сообществами пластинчатых (листоватых) лишайников;

3) *Lichenosa fruticans*, включающий сообщества кустистых лишайников.

Им также приводятся 22 доминанта, на основании которых можно выделять синтаксоны более низкого ранга. Б.А. Быков подчеркивает многолетний устойчивый характер лишайниковых сообществ, их выдающуюся роль для формирования растительности на первичных субстратах.

После работ указанных авторов новых обобщающих публикаций по разнообразию лишайниковых тундр высокогорий как в СССР, так и в России и Северной Азии не было, но изучение отдельных горных систем усилилось.

Так, для северо-западной части Северной Азии (Урал, плато Путорана) все исследователи отмечают большие площади, занимаемые лишайниковыми тундрами, но дают весьма фрагментарную характеристику их сообществ. К.Н. Игошина (1964) приводит краткие описания сообществ литофильных лишайников с доминированием *Rhizocarpon geographicum*, *Haematomma ventosum* и видов рода *Parmelia*; алекториевых тундр с *Alectoria ochroleuca*; полидоминантных ягельных тундр и кустарничково-кладониевых.

П.Л. Горчаковский (1975) для Урала отмечает большие площади, занятые кладониевыми тундрами, среди которых он выделяет арктоусово-шикшицево-кладониевые ассоциации.

Для Путорана И.В. Чернядьева (1986) приводит кустарничково-лишайниковую ассоциацию с доминированием представителей родов *Cladonia* и *Cetraria* и содоминированием *Dryas octopetala*.

Из горных систем юга Сибири (и, пожалуй, всей Северной Азии) лишайниковые тундры наиболее полно изучены в пределах Алтае-Саянской горной страны усилиями авторов настоящего сообщения (Седельников, 1976, 1979, 1982, 1984, 1985, 1988; Седельникова, 1974, 1985, 2001; Седельникова, Седельников, 1979, 1982, 2009). Здесь детально охарактеризованы эпилитно-накипно-лишайниковые тундры и кустисто-лишайниковые, среди которых выделено около 20 синтаксонов более низкого ранга, приведен видовой состав ли-

шайников и высших растений, рассмотрена их вертикальная и горизонтальная структура, а также запас надземной фитомассы.

В пределах Восточной Сибири Г.А. Пешковой (1985) для Предбайкалья и Забайкалья обособлена группа формаций кустисто-лишайниковых (психрофильных) тундр и около 10 формаций, практически без характеристики. Для Прибайкалья В.Н. Моложников (1986) выделяет (опять же без характеристики) кладониевые, алекториевые и цетрариевые лишайниковые тундры; данные же типы лишайниковых тундр даны и для Станового нагорья (Высокогорная флора..., 1972).

Для Верхоянского хребта (включая Сунтар-Хаята) И.Д. Кильдюшевским (1960) выделены кладониевые, цетрариевые и алекториевые тундры, Е.Г. Николин (2013) приводит только названия эпилитно-лишайниковых, кладониевых, цетрариевых и алекториевых тундр. Б.А. Юрцев (1968), подчеркивая огромную ландшафтообразующую роль лишайников, кратко характеризует ягельно-лишайниковые полидоминантные, кустисто-кладониевые, цетрариевые и алекториевые сообщества. Следует подчеркнуть, что перечисленные типы лишайниковых тундр были приведены во флористических работах в общих характеристиках растительного покрова исследуемых регионов.

Значительно лучше изучены лишайниковые тундры хр. Сихотэ-Алинь и примыкающих к нему субокеанических высокогорий. Б.П. Колесников (1969) для Среднего Сихотэ-Алиня отмечает вересково-лишайниковые, щебнисто-лишайниковые и алекториевые тундры, а также в отдельную группу сообществ выделяет накипные и листоватые лишайники на каменистых россыпях. Для каждой из групп он приводит характерные ассоциации, а также доминирующие виды лишайников и сопутствующие виды высших растений. Он подчеркивает, что все эти сообщества (группировки) в малоизмененном виде встречаются на протяжении всего Сихотэ-Алиня.

Для Южного Сихотэ-Алиня А.Н. Киселёв и Е.П. Кудрявцева (1992) описали кустарничково-лишайниковые тундры с выделением пяти ассоциаций с очень неполной характеристикой структуры и видового состава.

Наиболее полно фитоценотическое разнообразие субокеанических высокогорий дано в работах С.Д. Шлотгауэр (1990) и С.В. Осипова (2002). С.Д. Шлотгауэр объединяет высокогорные тундры в отдельный класс формаций, в нем – лишайниковые группы формаций, формации, группы ассоциаций и ассоциации. Краткая характеристика синтаксонам дана на уровне формаций с указанием наличия синтаксонов более низкого ранга. При характеристике видового состава приведены до-

минирующие и постоянные виды как лишайников, так и высших растений.

Подробно лишайниковые тундры описывает С.В. Осипов (2002) на примере высокогорной растительности Буреинского нагорья. В очень сложно построенной классификационной системе он приводит шесть синузий лишайников, на основании структурной организации которых выделяет кустисто-лишайниковый бореальный и кустарничковый лишайниковый тундровый типы горных тундр, а также листовато-лишайниковые эпилитные и накипно-лишайниковые эпилитные фитоценозы; дает краткую характеристику сообществ и, что особенно важно, приводит первичные геоботанические описания в табличном виде.

Классификация лишайниковых тундр разработана для горных систем п-ова Камчатка. Ю.Н. Нешатаев и В.Н. Храмцов (1994) для Кроноцкого заповедника выделяют аркто-бореальный лишайниковый тип растительности, в нем – класс формаций аркто-бореальные лишайниковые тундры, группу формаций – ягельные лишайниковые и формацию – ягельные (кладониево-кладиновые) лишайниковые тундры. Приведена подробная характеристика структуры и видового состава наиболее распространенных на территории заповедника голубично-лишайниковых сообществ.

В.Ю. Нешатаева (2009) в монографии “Растительность полуострова Камчатка” сообщества арктических, субарктических и подгольцовых микротермных стелющихся кустарников, кустарничков, мхов и лишайников объединяет в отдельный тип растительности – *Vaccinieto-uliginosi-Empetretion*, в котором выделено несколько классов формаций, в том числе и *Cladonietosa*, объединяющая аркто-бореальные и высокогорные лишайниковые тундры и пустоши. Данный класс формаций представлен двумя группами формаций – аркто-бореальных кустистых кладониевых тундр (*Cladinetosum*) с формацией ягельных кладониевых тундр и аркто-высокогорных лишайниковых тундр (*Cetrarietosum nivalis*) с формациями *Stereocauleta alpine*, *Cetrarieta nivalis*, *Alectorieta ochroleuca*. К сожалению, краткая характеристика лишайниковых тундр дана только на уровне класса формаций. В дальнейшем в коллективной монографии “Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки” (2014) дополнительно была выделена формация *Stereocauleta vesuvianum*.

Анализируя собственные и литературные данные, можно констатировать следующее:

1) лишайниковые тундры занимают значительные площади в высокогорных ландшафтах гольцового типа Северной Азии;

2) все авторы отмечают высокую физиономическую схожесть лишайниковых сообществ в различных горных системах Северной Азии;

3) на современном уровне знаний фитоценологическое разнообразие лишайниковых тундр выявлено в основном на уровне формаций по доминирующему виду лишайника;

4) кроме работ К.В. Станюковича (1960) и Б.А. Быкова (1960), попытки построения классификации лишайниковых сообществ имеют только региональную направленность;

5) все отмеченные выше классификационные единицы основаны на эколого-фитоценологическом подходе;

6) анализ пространственного распределения лишайниковых сообществ показывает, что их ареал лежит в высокогорьях бореальной и суббореальной зон, по К.В. Станюковичу (1960) – в пределах холодно-умеренной и умеренной зон Северного полушария. Так, Е.А. Волкова (1994) отмечает, что лишайниковые тундры очень характерны для высокогорий Южной Сибири, но уже в Монгольском Алтае они отсутствуют.

В системе эколого-флористической классификации практически все лишайниковые сообщества относятся к двум союзам *Loiseleurio–Diapension* и *Phyllodoce–Vaccinion* класса *Loiseleurio–Vaccinieta* (Синельникова, 2009), что явно недостаточно для характеристики всего фитоценологического разнообразия лишайниковых тундр.

В системе эколого-генетической классификации Р.В. Камелин (2005) выделяет самостоятель-

ный флороценотип лишайниковых тундр (*Lichenotundrae*) в составе группы флороценоципов “Горные тундры” криогумидной бореальной растительности.

При дальнейшем анализе фитоценологического разнообразия лишайниковых тундр будут использованы методические подходы.

Весь комплекс горных лишайниковых тундр рассматривается как единая фитоценологическая система, элементом которой являются синузии. Под синузией мы понимаем совокупность ценопопуляций видов, относящихся к одной или нескольким близким жизненным формам, совпадающих по экологическому статусу и занимающих одну экологически и пространственно обособленную нишу. Каждая синузия характеризуется определенным видовым составом, набором доминантных и активных видов.

По значительности роли в структуре лишайниковых фитоценозов выделяются следующие типы синузий: эдификаторные (доминантные), соэдификаторные (содоминантные), сопутствующие, фрагментарные.

Как доказал Н.А. Миняев (1963), лишайниковые синузии обладают определенной фитоценологической самостоятельностью, вследствие чего связывают фитоценомеры и фитоценохоры в единый типологический или топологический ряд.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По собственным и литературным данным ценофлора высокогорных лишайниковых тундр Северной Азии насчитывает 316 видов лишайников и 165 видов высших сосудистых растений. По экспертной оценке, это около 80 % всего видового состава, что может служить основой для дальнейшего анализа ценофлоры и выявления общих закономерностей ее структурной организации.

Традиционный таксономический анализ в данном случае мало информативен, более четкую картину о структурно-пространственной организации ценофлоры, ее общих и региональных закономерностях формирования дает распределение видов по ареалогическим и поясно-зональным группам.

К сожалению, до настоящего времени отсутствует единый подход при выделении ареалогических групп для лишайников и высших растений, поэтому рассмотрим пространственно-структурную организацию лишайников и высших сосудистых растений отдельно. Типы ареалов лишайников даны по Н.В. Седелниковой (1990), высших растений – по В.П. Седелникову (2015). Поясно-зональные группы традиционны – это альпийские (А), аркто-альпийские (АА), гипоарктомонтанные (ГАМ) и монтанные (М) виды.

При анализе пространственно-структурной организации лишайников и высших растений четко выявлены ведущие флористические комплексы (табл. 1, 2), характерные для лишайниковых тундр в пределах высокогорной Северной Азии.

Из табл. 1 видно, что основу ценофлоры лишайников (256 видов, 81.1 %) составляют виды широкого распространения не только в Голарктике, но и за ее пределами при явном доминировании аркто-альпийских (35.2 %) и монтанных (27.3 %) видов и при значительном участии гипоарктомонтанных (18.6 %). На остальные более “узкие” типы ареалов приходится только 18.9 % от всей флоры и столько же на другие поясно-зональные группы видов (аркто-альпийскую, бореально-монтанную, степную). Столь явное преобладание видов широкого распространения объясняет высокую флористическую близость лишайниковых сообществ в различных частях ареалов. Доминирование аркто-альпийских, монтанных и гипоарктомонтанных видов указывает на широкий экологический ареал большинства видов.

Ценофлора высших растений практически в 2 раза меньше ценофлоры лишайников (165 видов), что прежде всего связано с мощной эдификаторной силой лишайников. Как правило, фитомас-



**Пространственно-структурная организация ведущих флористических комплексов  
ценофлоры лишайников**

Поясно-зональная группа	Тип ареалов				Σ
	плюрегиональный	голарктико-нотарктический	голарктический	евразо-американский	
АА	20	20	41	30	111 (35.2)
ГАМ	8	14	24	13	59 (18.6)
М	24	26	24	12	86 (27.3)
Σ	52 (16.5)	60 (19.0)	89 (28.2)	55 (17.4)	256 (81.1)

*Примечание.* Цифры в скобках – процентное содержание видов от всей ценофлоры лишайников (316 видов).

**Пространственно-структурная организация ведущих флористических комплексов  
ценофлоры высших растений**

Высотно-зональная группа	Тип ареалов							Σ
	голарктический	евразо-американский	американо-азиатский	обще-азиатский	северо-азиатский	центрально-азиатский южно-сибирский	южно-сибирский	
А	1	2	3	3	3	12	11	35 (21.2)
АА	47	7	12	2	2	–	–	70 (42.5)
ГАМ	8	3	2	1	5	–	–	19 (11.5)
Σ	56 (34.1)	12 (7.2)	17 (10.3)	6 (3.6)	10 (6.1)	12 (7.2)	11 (6.7)	124 (75.2)

*Примечание.* Цифры в скобках – процентное содержание видов от всей ценофлоры (165 видов).

са лишайников в 6–10 раз превышает подобную высших растений (Седельникова, 1974; Седельников, 1985, 1988).

Несмотря на столь высокое различие по видовому богатству и ценотической роли в сообществах, по спектру ведущих флористических комплексов (см. табл. 2) ценофлоры лишайников и высших растений совпадают.

В обоих случаях (см. табл. 1, 2) основу флоры составляют аркто-альпийские виды, среди которых преобладают представители голарктического типа ареала. Это еще раз объясняет высокое флористическое сходство лишайниковых сообществ в различных частях ареала. Доминирование среди лишайников аркто-альпийских, гипоарктомонтанных и монтанных видов при очень незначительном участии альпийцев (3.8 %) подчеркивает исторические связи высокогорных лишайниковых сообществ с подобными равнинной Арктики и нижних поясов горных систем Северной Азии. Прав был Б.А. Юрцев (1968), считая лишайниковые сообщества древней самобытной чертой гольцовых ландшафтов, сближающей их с ландшафтами равнинных тундр.

Среди высших растений группа альпийских видов составляет 21.2 % от всей флоры (см. табл. 2) и представлена семью типами ареала. Подобная неоднородность связана с тем, что различные ареологические группы высших растений подчер-

кивают региональную специфику лишайниковых сообществ, особенно это заметно в горах юга Сибири, где лишайниковые тундры находятся на южном пределе своего распространения и тесно связаны с другими типами тундровой растительности.

Рассматривая лишайниковые тундры как единую фитоценотическую систему, в качестве ее структурных элементов считаем синузию. Подобный подход ранее уже использовался Н.А. Миняевым (1963) и С.В. Осиповым (2002). Исходя из ранее определенного понятия “синузия”, мы выделили две крупные группы синузий – литофильную и эдафофильную, различающиеся по отношению к субстрату.

Литофильные группы синузий представлены двумя синузиями – эпилитных накипных и эпилитных листоватых лишайников, каждая из которых подразделяется на три варианта по отношению к химизму горных пород (табл. 3).

В эдафофильной группе (табл. 4) по отношению к каменистости почв, условиям увлажнения, жизненным формам выделено пять синузий, определяющих структуру лишайниковых сообществ в пределах их ареала.

Говорить о выделении синузий среди высших растений сложно, так как они, как правило, сомкнутого яруса не образуют, т. е. единая пространственно и экологически обособленная ниша у них

## Литофильная группа синузий

Синузия	Активные и доминирующие виды
Эпилитных накипных лишайников на породах:	
на всех горных породах (18 видов)	<i>Lecidella stigmatea</i> (Ach.) Hertel et Leuckert; <i>Lecidea lapicida</i> (Ach.) Ach.; <i>Lobothallia alphoplaca</i> (Wahlenb.) Hafellner; <i>Pleopsidium chlorophanum</i> (Wahlenb.) Zopf; <i>Protoparmeliopsis muralis</i> (Schreb.) M. Choisy; <i>Rhizoplaca chrysoleuca</i> (Sm.) Zopf; <i>R. peltata</i> (Ramond) Leuckert et Poelt; <i>Tephromela atra</i> (Huds.) Hafellner
на силикатных (67 видов)	<i>Aspicilia cinerea</i> (L.) Körb.; <i>Bellemeria cupreoatra</i> (Nyl.) Clauzade et Cl. Roux; <i>Fuscidea mollis</i> (Wahlenb.) V. Wirth et Vězda; <i>Lecanora bicincta</i> Ramond; <i>L. polytropa</i> (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh.; <i>Lecidea atrobrunnea</i> (Ramond ex Lam. et DC.) Schaer.; <i>L. plana</i> (J. Lahm) Nyl.; <i>Miriquidica garovaglii</i> (Schaer.) Hertel et Rambold; <i>M. leucophaea</i> (Flörke ex Rabenh.) Hertel et Rambold; <i>Protoparmelia badia</i> (Hoffm.) Hafellner; <i>Rhizocarpon alpicola</i> (Anzi) Rabenh.; <i>R. badioatrum</i> (Flörke ex Spreng.) Th. Fr.; <i>R. geographicum</i> (L.) DC.; <i>R. grande</i> (Flörke) Arnold; <i>Tremolecia atrata</i> (Ach.) Hertel
на карбонатных (32 вида)	<i>Acarospora badiofusca</i> (Nyl.) Th. Fr.; <i>Caloplaca saxicola</i> (Hoffm.) Nordin; <i>Lecanora crenulata</i> Hook.; <i>Pertusaria solitaria</i> H. Magn.; <i>Protoblastenia rupestris</i> (Scop.) J. Steiner; <i>Rhizocarpon norvegicum</i> Räsänen; <i>Rinodina bischoffii</i> (Hepp) A. Massal.; <i>R. calcarea</i> (Arnold) Arnold
Эпилитных листовых лишайников на породах:	
на всех горных породах (13 видов)	<i>Dermatocarpon leptophylloides</i> (Nyl.) Zahlbr.; <i>D. miniatum</i> (L.) W. Mann; <i>D. vellereum</i> Zschacke; <i>Phaeophyscia sciastra</i> (Ach.) Moberg; <i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Fűrnr.; <i>Umbilicaria cylindrica</i> (L.) Delise ex Duby; <i>Xanthoparmelia tinctoria</i> (Maheu et A. Gillet) Hale; <i>Xanthoria aureola</i> (Ach.) Erichsen; <i>X. calcicola</i> Oxner; <i>X. elegans</i> (Link) Th. Fr.; <i>X. sorediata</i> (Vain.) Poelt
на силикатных (47 видов)	<i>Arctoparmelia centrifuga</i> (L.) Hale; <i>A. separata</i> (Th. Fr.) Hale; <i>Brodoa intestiniformis</i> (Vill.) Goward; <i>Melanelia hepatizon</i> (Ach.) Thell; <i>M. stygia</i> (L.) Essl.; <i>Neofuscelia pulla</i> (Ach.) Essl.; <i>Parmelia fraudans</i> (Nyl.) Nyl.; <i>P. saxatilis</i> (L.) Ach.; <i>P. sulcata</i> Taylor; <i>Umbilicaria caroliniana</i> Tuck.; <i>U. hyperborea</i> (Ach.) Hoffm.; <i>U. muehlenbergii</i> (Ach.) Tuck.; <i>U. torrefacta</i> (Light.) Schrad.; <i>Xanthoparmelia conspersa</i> (Ach.) Hale; <i>X. somloënsis</i> (Gyeln.) Hale
на карбонатных (8 видов)	<i>Caloplaca biatorina</i> (A. Massal.) J. Steiner; <i>C. bohlinii</i> H. Magn.; <i>C. cirrochroa</i> (Ach.) Th. Fr.

Таблица 4

## Эдафотфильная группа синузий

Синузия	Активные и доминирующие виды
Кустистых лишайников щебнистых малоснежных экотопов (32 вида)	<i>Alectoria nigricans</i> (Ach.) Nyl.; <i>A. ochroleuca</i> (Hoffm.) A. Massal.; <i>Bryoria nitidula</i> (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.; <i>Pseudophebe minuscula</i> (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw.; <i>Bryocaulon divergens</i> (Ach.) Kärnefelt; <i>Cetraria odontella</i> (Ach.) Ach.; <i>Cetrariella delisei</i> (Bory ex Schaer.) Kärnefelt et Thell; <i>Cladonia stygia</i> (Fr.) Ruoss; <i>Dactylina madreporiformis</i> (Ach.) Tuck.; <i>Stereocaulon alpinum</i> Laurer; <i>S. glareosum</i> (Savicz) H. Magn.; <i>S. paschale</i> (L.) Hoffm.; <i>S. vesuvianum</i> Pers.
Кустистых лишайников умеренно сухих сформированных почв (19 видов)	<i>Cetraria laevigata</i> Rasm.; <i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.; <i>C. macrophylla</i> (Schaer.) Stenh.; <i>C. phyllophora</i> Hoffm.; <i>C. subulata</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.; <i>C. uncialis</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.; <i>Dactylina arctica</i> (Hook.) Nyl.; <i>Flavocetraria cucullata</i> (Bellardi) Kärnefelt et Thell; <i>F. nivalis</i> (L.) Kärnefelt et Thell; <i>Thamnolia vermicularis</i> (Sw.) Schaer.
Кустистых лишайников умеренно влажных экотопов с развитым снежным покровом (24 вида)	<i>Cetraria ericetorum</i> Opiz; <i>C. islandica</i> (L.) Ach.; <i>Cladonia amaurocraea</i> (Flörke) Schaer.; <i>C. cornuta</i> (L.) Hoffm.; <i>C. macroceras</i> (Delise) Hav.; <i>C. pyxidata</i> (L.) Hoffm.; <i>C. rangiferina</i> (L.) F.H. Wigg.; <i>C. stellaris</i> (Opiz) Pouzar et Vězda
Напочвенных тенелюбивых листоватых лишайников (25 видов)	<i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss.; <i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.; <i>P. canina</i> (L.) Willd.; <i>P. collina</i> (Ach.) Schrad.
Напочвенных накипных лишайников, в том числе на растительных остатках (31 вид)	<i>Caloplaca jungermanniae</i> (Vahl) Th. Fr.; <i>Lecanora epibryon</i> (Ach.) Ach.; <i>Lecidea ramulosa</i> Th. Fr.; <i>Ochrolechia frigida</i> (Sw.) Lyng.; <i>Pertusaria glomerata</i> (Ach.) Schaer.; <i>Rinodina turfacea</i> (Wahlenb.) Körb.

отсутствует. Тем не менее можно выделить несколько групп растений, схожих по жизненным формам и экологическому статусу; обычно они выступают как содоминанты и часто подчеркивают региональную специфику лишайниковых тундр.

На всем протяжении ареала хорошо представлена группа аркто-альпийских низких криофиль-

ных “граминоидов” – *Festuca brachyphylla*, *Hierochloa alpina*, *Phleum alpinum*, *Poa arctica*, *Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*, *Luzula confusa*. Эти виды также определяют сходство лишайниковых ценозов в различных частях ареала.

Следующая, хорошо обособленная группа высших растений более характерна для высокогорий Восточной Сибири и Дальнего Востока –

представители семейства *Ericaceae*: *Rhododendron aureum*, *R. redowskianum*, *Ledum decumbens*, *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*, *Cassiope ericoides*, *C. tetragona*, *Arctous alpina*, *A. erythrocarpa*, *Vaccinium uliginosum*. К этой же группе следует отнести и представителей рода *Dryas* и *Empetrum*.

Практически на протяжении всего ареала активны и представители низкого криофильного аркто-альпийского разнотравья – *Thalictrum alpinum*, *Lloydia serotina*, *Sibbaldia procumbens*, *Oxygraphis glacialis*, *Minuartia arctica* и ряд других видов.

Также хорошо выделяются группы высших растений, имеющих более узкий ареал и отражающих региональную специфику (региональные варианты) лишайниковых сообществ.

Сочетание различных типов лишайниковых синузий, их ценотическая роль, а также степень участия групп высших растений определяют фитоценотическое разнообразие лишайниковых тундр. Следует сразу же отметить, что в настоящее время в различных системах классификации удовлетворительная оценка фитоценотического разнообразия лишайниковых тундр отсутствует.

Основываясь на топологическом и эколого-фитоценотическом принципах, мы предлагаем следующий подход к оценке данного разнообразия на различных уровнях его организации.

Весь комплекс высокогорных лишайниковых сообществ объединяется в единый гольцово-тундровый тип растительности. Дальнейшая его структуризация показана на рис. 1, где подтипы выделены по отношению к субстрату и доминирующим группам синузий. Формации соответствуют подтипам лишайниковой растительности Б.А. Быкова (1960), а выделенные группы ассоциаций – формациям К.В. Станюковича (1966). Следует подчерк-

нуть, что классификационный ранг выделенных синтаксонов в значительной степени условен, это скорее рабочая схема, отражающая фитоценотическое разнообразие лишайниковых тундр и его структуру. Дальнейший уровень – это конкретные сообщества, разнообразие которых и их краткая характеристика приводятся ниже.

В группе эпилитных накипных сообществ на силикатных породах наиболее широко распространены фитоценозы с доминированием *Rhizocarpon geographicum*, *R. grande*, *Lecanora polytropa*, формирующих единую синузию, и ряд видов с меньшей фитоценотической ролью (см. табл. 3).

На карбонатных породах в конкретных фитоценозах доминирующую синузию формируют: *Rhizocarpon norvegicum*, *Acorospora badiofusca*, *Caloplaca saxicola*, *Lecanora crenulata*, *Pertusaria solitaria* и ряд других менее активных видов (см. табл. 3).

В обоих случаях фитоценозов часто довольно обильна синузия лишайников, индифферентных к химизму горных пород – *Lecidella stigmatea*, *Lobothallia alphoplaca*, *Pleopsidium chlorophanum*, *Rhizoplaca chrysoleuca* (рис. 2) и другие виды (см. табл. 3).

В целом в формации эпилитно-накипных лишайниковых тундр по нашим и литературным данным зарегистрировано 117 видов лишайников, высшие растения практически отсутствуют.

Данные сообщества широко распространены в пределах подгольцового и гольцово-тундрового поясов по крупноглыбовым россыпям и курумам. Очевидно, их первое выделение в качестве сообществ литофильных лишайников каменистых осыпей и россыпей было сделано К.Н. Игошиной (1964). Ею было отмечено более 30 видов лишайников, формирующих данные сообщества в высокогорной части Урала.

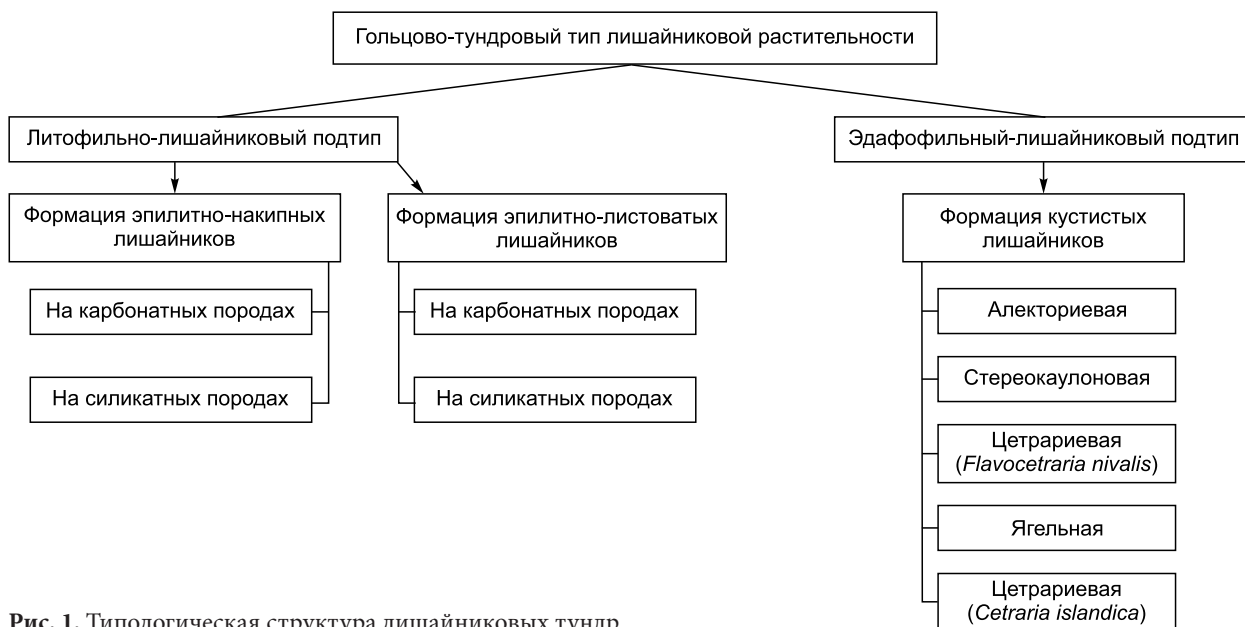


Рис. 1. Типологическая структура лишайниковых тундр.





Рис. 2. Накипно-лишайниковое сообщество *Rhizoplaca chrysoleuca*.



Рис. 3. Эпилитно-лишайниковое сообщество *Umbilicaria muehlenbergii*.



Рис. 4. *Alectoria ochroleuca* – доминант алекториевых тундр.



Рис. 5. Фрагмент фитоценоза с господством *Stereocaulon glareosum*.

Сообщества формации эпилитных листоватых лишайников, как и предыдущей, широко распространены на всем протяжении горных систем Северной Азии также по крупноглыбовым россыпям и курумам, на поверхностях, несколько уже нарушенных накипными лишайниками. В группе сообществ, развивающихся на силикатных породах, в конкретных фитоценозах господствует синузия с доминированием *Melanelia hepatizon*, *M. stygia*, *Parmelia sulcata* и содоминированием *Arctoparmelia centrifuga*, *Brodoa intestiniformis* и ряда других видов (см. табл. 3). Довольно часто на отдельных крупных глыбах формируется монодоминантное сообщество *Umbilicaria muehlenbergii* (рис. 3).

Фитоценозы эпилитных листоватых лишайников на карбонатных породах распространены гораздо реже, чем на силикатных, господствующая синузия представлена в основном *Caloplaca biatorina*, *C. bohlinii* и *C. cirrochroa* (см. табл. 3).

Как для сообществ на силикатных породах, так и на карбонатных содоминирующую роль часто играют представители синузии листоватых эпилитных лишайников, индифферентных к химизму горных пород – это *Dermatocarpon leptophylloides*, *Physcia caesia*, *Xanthoparmelia tinctoria* и ряд других видов (см. табл. 3).

Однообразие литофильных лишайниковых сообществ практически в пределах всего ареала Б.А. Юрцев (1964) объясняет не суровостью климата, а специфичностью субстрата, не пригодного для поселения не только сосудистых растений, но и многих групп лишайников и мхов. Фитоценотический тип литофильных лишайниковых сообществ является специфической формой литофильной растительности, реагирующей на химизм горных пород, из климатических факторов для них важнейшим является влажность воздуха.

Сообщества формации кустистых лишайников широко распространены в пределах гольцово-



тундрового пояса высокогорных систем Северной Азии, где они играют ландшафтную роль. В качестве основных ценозообразователей и активных видов выступают представители синузий, приведенных в табл. 4.

В настоящее время большинство авторов для различных регионов выделяют алекториевые, стереокаулоновые, цетрариевые (*Flavocetraria nivalis*), ягельные и цетрариевые (*Cetraria islandica*) лишайниковые тундры.

С.Д. Шлотгауэр (1990) для субокеанических высокогорий Северной Азии приводит три группы ассоциаций – алекториевую, кладониевую и цетрариевую. В.Ю. Нешатаева (2009) для Камчатки выделяет самостоятельную группу формаций – аркто-высокогорные лишайниковые тундры, включающую три формации – *Stereocauleta alpini* (стереокаулоновые), *Cetraria nivalis* (цетрариевые) и *Alectorieta ochroleuca* (алекториевые).

Для Кроноцкого заповедника Ю.Н. Нешатаев и В.Н. Храмцов (1994) объединяют группу формаций “ягельные лишайниковые тундры” с формацией кладониево-кладониновых ягельных тундр. Далее для всей Камчатки В.Н. Нешатаева (2009) выделяет группу формаций аркто-бореальных кустистых кладоний (*Cladinetosum*) с формацией ягельных кладониевых тундр (*Cladonieta arbusculae – rangiferinae*).

В данном сообщении мы эти синтаксоны рассматриваем в ранге групп ассоциаций (см. рис. 1), что в известной мере соответствует группам ассоциаций С.Д. Шлотгауэр и формациям В.Ю. Нешатаевой.

**Алекториевые лишайниковые тундры** широко распространены в верхних уровнях горно-тундрового пояса. Как отмечает Г.А. Пешкова (1985), на гольцах Предбайкалья и Забайкалья формация *Alectoria ochroleuca* занимает значительные площади. Экотопы характеризуются примитивными щебнистыми почвами, слабо развитым снежным покровом, формированием “сухой” мерзлоты.

В сообществах доминируют *Alectoria ochroleuca* (рис. 4) и *A. nigricans* – аркто-альпийские виды с плурирегиональным ареалом, представители синузии кустистых лишайников щебнистых малоснежных сухих местообитаний. Активны на всем протяжении ареала такие представители данной синузии, как *Bryocaulon divergens*, *Bryoria nitidula* и ряд других видов (см. табл. 4).

Высшие сосудистые растения в алекториевых тундрах выраженного яруса не формируют, но по степени их участия в структуре фитоценозов можно выделить следующие ассоциации:

*Alectoria ochroleuca* + *A. nigricans* – *Dryas*. Дриадово-алекториевая ассоциация широко распространена на всем протяжении ареала лишайнико-

вых тундр. В зависимости от согосподства видов *Dryas* выделяются субассоциации:

*Alectoria ochroleuca* – *Dryas ajanensis* для субокеанических высокогорий; *A. ochroleuca* – *Dryas oxyodonta* для высокогорий Алтае-Саянской горной страны; *A. ochroleuca* – *Dryas punctata* для Восточной Сибири.

Ассоциация *Alectoria ochroleuca* – *Ericaceae* (алекториево-вересковая) типична для высокогорий Северной Азии. По активным видам высших растений выделяются субассоциации: *A. ochroleuca* – *Rhododendron redowskianum* для субокеанических высокогорий вплоть до Восточной Сибири; *A. ochroleuca* – *Loiseleuria procumbens* для Дальнего Востока и Восточной Сибири; *A. ochroleuca* – *Diapensia obovata* и *A. ochroleuca* – *Cassiope redowskii* также для Дальнего Востока и Восточной Сибири; *A. ochroleuca* – *Vaccinium vitis-idaea* + *Empetrum nigrum* на протяжении всего ареала.

На южной границе распространения лишайниковых тундр в пределах Алтае-Саянской горной области встречаются фитоценозы с участием *Kobresia myosuroides* и *Carex rupestris*, которые можно объединить в ассоциацию *A. ochroleuca* – *Kobresia myosuroides* + *Carex rupestris*, характерными видами в ней являются представители центрально-азиатского южно-сибирского флористического комплекса *Rhodiola coccinea* и *Papaver croceum*.

В целом для всех сообществ алекториевых тундр в качестве постоянных видов присутствует группа ксероморфных криофильных аркто-альпийских граминоидов – *Festuca brachyphylla*, *Hierochloa alpina*, *Phleum alpinum*, *Poa arctica*, *Carex rupestris*, *Kobresia simpliciuscula*, а также аркто-альпийского низкотравья – *Minuartia arctica*, *Sibbaldia procumbens*, *Oxygraphis glacialis*, *Potentilla nivea*, *Cardamine bellidifolia*, *Draba fladnizensis* и ряд других видов. На крупных элементах щебенки обычно представлены виды синузии эпилитных накипных лишайников (см. табл. 3).

Стереокаулоновые тундры к настоящему времени изучены очень слабо. По литературным данным их фитоценозы отмечены практически на всем протяжении высокогорий Северной Азии, где занимают каменистые, часто нарушенные местообитания. Господствуют в фитоценозах петрофильные виды из синузии кустистых лишайников умеренно сухих почв – *Stereocaulon alpinum*, *S. glareosum*, *S. paschale*, *S. vesuvianum*, широко распространенные как в Голарктике, так и за ее пределами.

В качестве ранга формаций для Кроноцкого заповедника Ю.Н. Нешатаев и В.Н. Храмцов (1994) выделяют формацию *Stereocaulon paschale*; для Камчатки В.Ю. Нешатаева (2009) – формацию *Stereocaulon alpinum* без описания и выделения синтаксонов более низкого ранга.

К.Н. Игошина (1964) для Урала отмечает формирование сообществ *Stereocaulon alpinum* на деградированных пастбищах.

Для вулканических плато Камчатки авторами выделены две ассоциации – это *Stereocaulon vesuvianum* + *S. paschale* – *Dryopteris fragrans* и *S. alpinum* + *S. vesuvianum* – *Loiseleuria procumbens* (Растительный покров..., 2014).

Нами на Западном Саяне описана ассоциация *Stereocaulon glareosum* + *S. vesuvianum* – *Dryas oxyodonta* + *Salix berberifolia* (рис. 5), фитоценозы которой занимают каменистые местообитания с нарушенным почвенным покровом.

Для горных тундр Анадырского края В.Н. Васильев (1956) выделяет ассоциацию *Stereocaulon alpinum* + *S. paschale* – *Cassiope tetragona* + *Dryopteris fragrans*, с активными *Astra alpinus*, *Vupleurum triradiatum*, *Gentiana algida*, *Vaccinium vitis-idaea*.

Для всех стереокаулоновых сообществ на камнях характерна синузия эпилитных накипных лишайников.

Верхние склоновые части горно-тундрового пояса занимают цетрариевые тундры с господством аркто-альпийских видов, широко распространенных в Голарктике, – *Flavocetraria nivalis* и *F. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*. Умеренно сухие, слабощебнистые, малоснежные, наветренные экотопы, занимаемые данными сообществами, широко распространенными в высокогорных ландшафтах гольцового типа, где они с алекториевыми и стереокаулоновыми сообществами образуют фрагментарную верхнюю полосу горно-тундрового пояса.

Данная группа сообществ представлена следующими ассоциациями:

*Thamnolia vermicularis* – *Diapensia obovata*, выделена для высокогорий Южного Приморья А.Н. Киселёвым и Е.П. Кудрявцевой (1992). В качестве активных видов указаны *Hierochloa alpina*, *Lusula multiflora*, *Viola biflora*.

Для Кроноцкого заповедника выделена ассоциация *Flavocetraria nivalis* + *Thamnolia vermicularis* – *Cassiope lycopodioides* (Нешатаев, Храпцов, 1994).

Для высокогорий Восточной Сибири и Дальнего Востока типичны ассоциации *Flavocetraria nivalis* + *F. cucullata* – *Ericaceae* с выделением субассоциаций с содоминированием *Rhododendron redowskianum*, *Cassiope ericoides*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Loiseleuria procumbens*.

На протяжении всего североазиатского ареала лишайниковых тундр широко распространена ассоциация *Flavocetraria nivalis* – *Dryas* с выделением субассоциаций в зависимости от присутствия конкретного вида *Dryas*. Для Восточной Сибири и

Дальнего Востока типична субассоциация *Flavocetraria nivalis* – *Dryas ajanensis*; для гор юга Сибири – *Flavocetraria nivalis* – *Dryas oxyodonta*.

Для субокеанических высокогорий характерна ассоциация *Flavocetraria nivalis* + *F. cucullata* – *Cassiope ericoides* + *Dryopteris fragrans*.

В зоне контакта бореальных и аридных высокогорий распространена ассоциация *Flavocetraria nivalis* + *Thamnolia vermicularis* – *Kobresia myosuroides* + *Festuca kryloviana*.

Практически во всех высокогорьях гольцового типа широко представлена полидоминантная ассоциация с господством синузии кустистых лишайников умеренно сухих сформированных почв – *Flavocetraria nivalis* + *F. cucullata* + *Cetraria laevigata* + *Cladonia uncialis* + *Thamnolia vermicularis*, формирующих лишайниковый ярус с покрытием до 90 %. Высшие растения практически отсутствуют и представлены единичными экземплярами *Thalictrum alpinum*, *Minuartia arctica*, *Carex rupestris*, *Vupleurum triradiatum*.

Наиболее широко в высокогорьях гольцового типа распространены сообщества с доминированием представителей синузии кустистых лишайников умеренных влажных местообитаний с развитым в зимний период снежным покровом – *Cladonia stellaris*, *C. amaurocraea*, *C. rangiferina*, *C. pyxidata*, *C. macroceras*, *C. arbuscula*, *Cetraria ericetorum*, широко встречающиеся не только в Голарктике, но и за ее пределами.

Сообщества с доминированием данной группы видов большинство исследователей объединяет под названием “кладониевые”, или “ягельные” лишайниковые тундры. Они приведены для всех горных систем Северной Азии, где занимают куполообразные вершины и пологие привершинные склоны в верхней половине горно-тундрового пояса.

Ягельные тундры как группа ассоциаций характеризуются высоким фитоценотическим разнообразием. Обобщая имеющиеся данные, можно выделить следующие ассоциации:

**полидоминантные ягельные тундры** с доминированием перечисленных выше представителей рода *Cladonia* занимают выровненные экотопы. Общее проективное покрытие может достигать 90–100 %. Весовое соотношение 15(20):1 в пользу лишайников. Высшие растения встречаются единично и являются представителями аркто-альпийского голарктического флористического комплекса.

**Монодоминантная ассоциация *Cladonia stellaris*** широко представлена на всем протяжении ареала лишайниковых тундр. Как и в предыдущем случае, высшие растения встречаются единично

ми экземплярами. Общее проективное покрытие до 100 %. Постоянны, но малообильны представители аркто-альпийского флористического комплекса – *Festuca brachyphylla*, *Hierochloa alpina*, *Carex rupestris*, *Minuartia arctica*, *Sibbaldia procumbens*. При проективном покрытии менее 70 % на почве встречаются виды синузии напочвенных накипных лишайников (см. табл. 4).

**Вересково-кладониевая ассоциация** *Cladonia stellaris* + *C. rangiferina* + *C. amaurocraea* – *Ericaceae* отмечена для всех высокогорий Северной Азии. По содоминированию конкретных представителей семейства вересковых выделяются следующие субассоциации:

*Cladonia stellaris* + *C. amaurocraea* – *Rhododendron aureum* (рис. 6) встречается во всех горных системах, кроме Алтая. Занимает наиболее теплые и снежные местообитания среди ягельных тундр. Проективное покрытие лишайников до 70 %, *R. aureum* – 15–20 %. Постоянными являются представители аркто-альпийского комплекса граминоидов и психрофильного мелкотравья;

*Cladonia stellaris* + *C. rangiferina* + *C. amaurocraea* – *Cassiope redowskii* + *C. ericoides* распространена преимущественно в горных системах восточной части Северной Азии (восточней р. Енисей) на дренированных слабощебнистых почвах. Проективное покрытие лишайников до 80 %. В различных местообитаниях могут встречаться варианты с согосподством одного из представителей рода *Cassiope*;

*Cladonia stellaris* + *C. rangiferina* + *C. amaurocraea* – *Arctous alpina* + *A. erythrocarpa*. Фитоценозы данной субассоциации зарегистрированы во всех горных системах Северной Азии. Занимают пологие склоны с хорошо сформированным снеговым покровом. В пределах своего ареала субассоциация может быть представлена двумя вариантами – с *A. alpina*, более характерным для восточной и северной части ареала, и *A. erythrocarpa* – для высокогорной Южной Сибири;

*Cladonia stellaris* + *C. rangiferina* + *C. amaurocraea* – *Loiseleuria procumbens* распространена небольшими фрагментами, в основном в гумидных субокеанических высокогорьях;

*Cladonia stellaris* + *C. amaurocraea* – *Vaccinium vitis-idaea* изредка встречается на всем протяжении ареала ягельных тундр;

*Cladonia arbuscula* + *C. rangiferina* + *C. stellaris* – *Vaccinium uliginosum* как наиболее широко распространенная приводится для Кроноцкого заповедника Камчатки (Нешатаев, Храмов, 1994).

**Ягельно-шпалернокустарничковая** ассоциация небольшими участками встречается в тундро-



Рис. 6. Фрагмент сообщества рододендрово(*Rhododendron aureum*)-кладониевой(*Cladonia stellaris*) тундры.

вом поясе всех горных систем Северной Азии. В зависимости от содоминирующих видов выделяются субассоциации:

*Cladonia arbuscula* + *C. stellaris* + *C. rangiferina* – *Diapensia obovata*, *Salix phlebophylla* типична для гор Восточной Сибири и Дальнего Востока; *Cladonia arbuscula* + *C. stellaris* + *C. rangiferina* – *Salix turczaninowii* + *S. rectijulis* + *S. reticulata* – для гор Южной Сибири; субассоциация *Cladonia arbuscula* + *C. amaurocraea* + *C. rangiferina* – *Empetrum nigrum* широко распространена на всех высокогорьях Северной Азии.

Для всех фитоценозов вересково-лишайниковых и вересково-шпалернокустарничковых тундр характерны: высокое общее проективное покрытие до 80–90 %, с покрытием лишайникового яруса до 60 %, практически одноярусная вертикальная структура, часто хорошо выраженная синузия из напочвенных накипных лишайников.

Из высших растений постоянны, но малообильны на всем протяжении ареала представители аркто-альпийских граминоидов голарктического распространения (*Festuca brachyphylla*, *Hierochloa alpina*, *Phleum alpinum*, *Poa arctica*, *Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*, *Trisetum spicatum*, *Carex ledebouriana*) и аркто-альпийского низкотравья, широко распространенного в Северной Азии (*Minuartia arctica*, *Thalictrum alpinum*, *Sibbaldia procumbens*, *Oxygraphis glacialis*, *Potentilla nivea*, *Lloydia serotina*, *Polygonum viviparum*, *Pachypleurum alpinum*, *Vupleurum triradiatum*).

Эти виды как бы связывают все сообщества ягельных тундр в единую систему, определяют их сходство; региональные особенности подчеркивают виды с более узким ареалом.

Группа ассоциации “цетрариевые тундры” представлена одной ассоциацией с доминированием *Cetraria islandica* – бореального плюрирегио-



нального вида, широко распространенного в высокогорьях Северной Азии. В качестве содоминанта вид формирует наземный ярус в ерниковых тундрах, занимающих наиболее влажные пологие подветренные склоны.

Сообщества с доминированием *Cetraria islandica* формируются в понижениях рельефа со

снеговым покровом повышенной мощности, около летующих снежников, т. е. занимают наиболее влажные и холодные местообитания по сравнению с другими ассоциациями ягельных тундр. В ряде экотопов с покрытием 10–15 % встречается *Vaccinium uliginosum*, образуя субассоциацию *Cetraria islandica* – *Vaccinium uliginosum*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лишайниковые тундры в высокогорных ландшафтах гольцового типа формируют хорошо выраженную верхнюю высотную полосу в горно-тундровом (эукриофитном) поясе горных систем Северной Азии.

По отношению к субстрату в пределах лишайникового типа растительности образуются две крупные фитосистемы – литофильно-лишайниковые и эдафотильно-лишайниковые тундры, последние играют существенную ландшафтную роль в горно-тундровом поясе.

Высокое флористическое и структурное сходство лишайниковых фитоценозов в пределах их ареала объясняется доминированием комплекса аркто-альпийских видов широкого распростране-

ния как среди лишайников, так и среди постоянных видов высших растений.

Основным структурным элементом лишайниковых сообществ являются синузии. Следует констатировать, что типологическая система лишайниковых тундр, разнообразие лишайниковых сообществ в ряду тип растительности – подтип – ассоциация изучена крайне слабо.

Мы надеемся, что настоящая публикация даст толчок к дальнейшему изучению этого очень интересного объекта природы.

*Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках грантов Президента РАН и СО РАН “Биологическое разнообразие”.*

## ЛИТЕРАТУРА

- Быков Б.А.** Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата, 1960. Т. I. 315 с.
- Васильев В.Н.** Растительность Анадырского края. М.; Л., 1956. 216 с.
- Волкова Е.А.** Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая. СПб., 1994. 131 с.
- Высокогорная флора Станового хребта.** Новосибирск, 1972. 270 с.
- Горчаковский П.Л.** Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 283 с.
- Золотовский М.В.** Очерк растительности Алтайского государственного заповедника // Тр. Алтайского гос. заповедника. М., 1938. Вып. 2. С. 5–93.
- Игошина К.Н.** Растительность Урала // Растительность СССР и зарубежных стран. М.; Л., 1964. Т. XVI. Геоботаника. С. 83–230.
- Камелин Р.В.** Растительный покров // Флора Алтая. Барнаул, 2005. Т. 1. С. 25–47.
- Кильдюшевский И.Д.** Формирование растительности юго-восточной части Верхоянского хребта в разных условиях среды // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. V. С. 62–71.
- Киселёв А.Н., Кудрявцева Е.П.** Высокогорная растительность Южного Приморья. М., 1992. 117 с.
- Колесников Б.П.** Высокогорная растительность Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1969. 106 с.
- Крылов П.Н.** Фитостатистический очерк альпийской области Алтая // Изв. Том. отд-ния Всесоюз. ботан. о-ва. 1931. Т. 3, № 12. С. 28–33.
- Куминова А.В.** Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Лавренко Е.М.** Об изучении эдификаторов растительного покрова // Сов. ботаника. 1947. № 1. С. 5–16.
- Миняев Н.А.** Структура растительных ассоциаций. М.; Л., 1963. 259 с.
- Моложников В.Н.** Растительные сообщества Прибайкалья. Новосибирск, 1986. 271 с.
- Нешатаев Ю.Н., Храмцов В.Н.** Растительность тундрового пояса // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб., 1994. С. 119–149.
- Нешатаева В.Ю.** Растительность полуострова Камчатка. М., 2009. 537 с.
- Николин Е.Г.** Конспект флоры Верхоянского хребта. Новосибирск, 2013. 248 с.
- Огурева Г.Н.** Ботаническая география Алтая. М., 1980. 187 с.
- Осипов С.В.** Растительный покров таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья. Владивосток, 2002. 397 с.
- Пешкова Г.А.** Растительность Сибири. Предбайкалье и Забайкалье. Новосибирск, 1985. 144 с.
- Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки.** М., 2014. 461 с.
- Ревердатто В.В.** Основные формации высокогорно-тундровой зоны Северо-Восточного Алтая // Изв. Том. отд-ния ботан. о-ва. 1921. Т. 1, № 1–2. С. 25–29.
- Седельников В.П.** Высокогорная тундра // Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. С. 274–286.



- Седельников В.П.** Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск, 1979. 168 с.
- Седельников В.П.** О высокогорных ландшафтах Алтае-Саянской горной области // География и природ. ресурсы. 1982. № 3. С. 86–92.
- Седельников В.П.** Высокогорная растительность нагорья Сангилен (Тувинская АССР) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 3. С. 325–333.
- Седельников В.П.** Растительность высокогорий // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск, 1985. С. 48–68.
- Седельников В.П.** Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 223 с.
- Седельников В.П.** Высокогорная растительность Северной Азии: дриадовые тундры // Сиб. экол. журн. 2015. № 3. С. 331–344.
- Седельникова Н.В.** Фитомасса лишайниковых синузий гольцового пояса Кузнецкого Алатау // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10. С. 120–122.
- Седельникова Н.В.** Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск, 1985. 180 с.
- Седельникова Н.В.** Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 174 с.
- Седельникова Н.В.** Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001. 190 с.
- Седельникова Н.В., Седельников В.П.** Роль лишайниковых синузий в высокогорных фитоценозах северной части Алтае-Саянской горной области // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 5. С. 671–679.
- Седельникова Н.В., Седельников В.П.** Геоботаническая характеристика ерниковых тундр нагорья Сангилен // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск, 1982. С. 183–194.
- Седельникова Н.В., Седельников В.П.** Роль лишайников в высокогорных фитоценозах Сибири // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16, № 6. С. 907–916.
- Синельникова Н.В.** Эколого-флористическая классификация растительных сообществ верховьев Колымы. Магадан, 2009. 214 с.
- Соболевская К.А.** Растительность Тувы. Новосибирск, 1950. 139 с.
- Станюкович К.В.** Растительность высокогорий СССР. Сталинабад, 1960. 169 с.
- Чернядьева И.В.** Растительность гольцового пояса // Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 253–278.
- Шелудякова В.А.** Растительность бассейна реки Индигирки // Сов. ботаника. 1938. № 4–5. С. 43–79.
- Шлотгауэр С.Д.** Растительный мир субокеанических высокогорий. М., 1990. 224 с.
- Юрцев Б.А.** Ботанико-географический очерк Индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Растительность СССР и зарубежных стран. М.; Л., 1964. Вып. XVI: Геоботаника. С. 3–2.
- Юрцев Б.А.** Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.