

57
А-71



БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ФАКУЛЬТЕТ

Елена Борисовна ПОСПЕЛОВА

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ПРОДУКТИВНОСТИ ТУНДР ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА

03.00.05 - ботаника

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА • 1973

57
А71

58

ВВЕДЕНИЕ.

Работа выполнена на кафедре геоботаники Биолого-почвенного факультета МГУ.

Научный руководитель – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник А.П.ТЫРТИКОВ.

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук А.Г.ВОРОНОВ

Кандидат биологических наук Л.А.ГРИШИНА

Ведущая организация – Институт экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР (Свердловск)

Автореферат разослан _____ 1973

Защита диссертации состоится _____ 1973

в 15 часов на заседании специализированного Ботанического Ученого совета Ботанического отделения Биолого-почвенного факультета МГУ (Большая Биологическая аудитория зоны "В")

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биолого-почвенного факультета МГУ.

Отзывы и замечания просим присылать в 2-х экземплярах по адресу: Москва, П7234, Ленинские горы, МГУ, Биолого-почвенный факультет, Ученый совет.

Ученый секретарь Совета Н.С.Александрова.

Растущие темпы освоения территории Крайнего Севера требуют подробного изучения его природных ресурсов. Вмешательство человека в жизнь биогеоценозов тундры должно быть основано на знании структуры и функций этих биогеоценозов, определяющими компонентами которых являются фитоценозы. Всестороннее изучение структуры, динамики и естественной продуктивности тундровой растительности, а также факторов, на нее влияющих, необходимо, таким образом, для рационального использования природы, в частности, знание продуктивности естественных кормовых угодий Таймыра требуется для правильной эксплуатации крупнейшего в мире Таймырского стада дикого северного оленя.

Материалы для настоящей работы были собраны в среднем течении р. Пясины близ устья р. Агапы, в полевые сезоны 1967 – 70 гг., где автор принимал участие в работе Таймырского отряда "Экспедиции по изучению биологической продуктивности природных зон СССР", организованной Московским Университетом в соответствии с задачами Международной Биологической Программы.

Предварительные рекогносцировочные исследования позволили выбрать этот участок для организации стационарных работ, как достаточно типичный для данного района. Кроме того, вторичная продуктивность тундровых угодий района очень высока, что отмечено работами сотрудников НИИ Сельского Хозяйства Крайнего Севера (г. Норильск) и, в связи с этим, определение первичной продуктивности таких тундр представляет интерес не только с научной, но и с практической точки зрения, имея в виду потенциальные возможности их использования.

1-1215



Целью нашей работы было определение запасов фитомассы и биомассы растений фитоценозов стационара. Годичный прирост биомассы и особенности ее сезонного нарастания изучались нами на примере тундровых кустарников.

В процессе работы нами была составлена схематическая карта растительности стационара, список сосудистых растений, мхов и лишайников. Основная часть работы выполнена в поле — при определении фитомассы обработано в общей сложности 210 площадок размером $0,05 \text{ м}^2$ и $50 - 0,25 \text{ м}^2$ на участках долин рек Пясины и Агапы (стационар "Агапа", урочище "Колхозник" в 70 км. от устья Агапы) и р.Косой (Лесотундровый стационар НИИСХ Крайнего Севера) близ ст.Тундра Норильской ж.д. Для определения прироста было взято из разных фитоценозов по 850 экземпляров доминирующих видов кустарников. При камеральной обработке было сделано и просмотрено около 5000 срезов кустарников для определения числа годичных колец.

Работа содержит 238 страниц машинописного текста и состоит из введения, 6 глав (14 разделов), заключения, выводов и списка использованной литературы, включающего 141 работу на русском и 44 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 39 рисунками (графики, зарисовки горизонтальной структуры растительности, гистограммы и диаграммы) и 23 фотографиями, содержит 39 таблиц.

ГЛАВА I.

Некоторые вопросы изучения продуктивности тундровых биоценозов.

Глава представляет собой обзор русской и иностранной литературы, посвященной структуре и продуктивности тундровой

растительности.

Специфические факторы, определяющие строение фитоценозов тундры, придают им такие черты, как ярко выраженную неоднородность, полидоминантность, малоярусность, преобладание вегетативного размножения над генеративным, специфический набор экобиоморф, небольшую вертикальную протяженность (15 - 100 см в надземной и 30 - 50 в подземной части).

Фитомасса тундровых фитоценозов колеблется от 300 - 1000 $\text{г}/\text{м}^2$ до 1000 - 20000 $\text{г}/\text{м}^2$. В ее структуре преобладает подземная фитомасса, кроме зоны полярных пустынь. Мертвая фитомасса преобладает над биомассой, составляющей 10 - 30% фитомассы. Годичная продукция биомассы составляет приблизительно 2% фитомассы. Величины ее сильно варьируют в зависимости от условий конкретного вегетационного периода. Средняя суточная продукция колеблется в пределах $0,05 - 2 - 4 \text{ г}/\text{м}^2/\text{день}$.

Сезонный ход нарастания биомассы характеризуется резким началом и быстрым нарастанием интенсивности продукции, достигающей максимума к середине лета.

Показатели продуктивности находятся в тесной зависимости от внешних факторов, контролируясь температурными условиями, близостью залегания многолетней мерзлоты, условиями увлажнения и глубиной снежного покрова. Многими авторами особое значение придается последнему фактору.

В заключение рассматриваются трофические связи между разными компонентами биогеоценозов тундры. Непосредственно для района стационара приводятся данные по вторичной продуктивности биогеоценозов и особенностям потребления растений консументами первого порядка.

ГЛАВА II.

Общие природные условия стационара "Агапа".

Район исследований располагается в Западной части полуострова Таймыр (71 - 72° с.ш.). Климат характеризуется крайней суровостью. Период с отрицательными температурами длится 262 дня, средняя температура января $-30,6^{\circ}$, абсолютный минимум -57°C . Лето относительно теплое, средняя температура июля $11,4^{\circ}$, абсолютный максимум $30,6^{\circ}\text{C}$. Средняя амплитуда температур самого теплого и самого холодного месяцев 43° . Сумма положительных температур 798°C . Среднегодовое количество осадков около 300 мм, сильно варьирует по годам.

Рельеф холмисто-грядовый, абсолютные высоты не превышают 100 - 120 м. В долине р.Пясини в районе стационара выделяются пойма, сложенная современным аллювием, первая и вторая террасы, сложенные морскими каргинскими и санчуговскими глинами, с поверхности перекрыты аллювиальными отложениями. Водораздельные участки сложены морскими осадками, перекрытыми зрянскими ледниковыми отложениями. Район находится в зоне сплошного распространения вечной мерзлоты, мощность ее достигает 400 - 600 м. Выражены криогенные формы микро- и нанорельефа: трещинно-полигональный, полигонально-валиковый, пучинно-бугорковатый и др.

Почвенный покров представлен тундрово-глеевыми и тундрово-перегнойно-глеевыми почвами (террасы); арктотундровые почвы отмечены на водоразделах, в поймах распространены перегнойно-глеевые, перегнойно-железисто-глеевые, дерново- и лугово-глеевые почвы. Механический состав от песка (пойма) до тяжелого суглинка (склоны водоразделов), преобладают легкие суглинки. Почвы слабо-кислые, степень насыщенности основаниями близка к полной. Глубина оттаивания 0,3 - 0,5 м, на незадер-

нованных участках до 0,8 м. В течение 4-х сезонов проводились микроклиматические наблюдения, выявившие различия в тепловом режиме почв разных местообитаний и на разных глубинах, суточный и сезонный ход температур поверхности почвы и растительности, температур почв на глубинах 5 и 20 см.

ГЛАВА III.

Флора стационара "Агапа".

Приводится аннотированный список сосудистых растений стационара, включающий 244 вида, не считая подвидов и разновидностей в 107 родах и 40 семействах. Таксономический анализ флоры обнаруживает ее арктический характер, что подтверждается и анализом широтно-зональной приуроченности видов, 52,9% флоры составляют арктические и аркто-альпийские виды. Учитывая большой процент сибирских и сибирско-американских видов (43,4%), можно охарактеризовать флору стационара как сибирскую, типично арктическую, но с рядом гипоарктических черт. Проведено сравнение списка с другими флорами долины р.Пясини.

Более половины отмеченных видов сосредоточено на узкой прибрежной полосе прируслового вала и подступающих к руслу ярах. Большая часть видов - стенолюбивые (169), к эвритопным можно отнести лишь 4 вида. Во флоре открытых местообитаний преобладают арктические и аркто-альпийские виды; гипоарктические и бореальные обычны на более защищенных местах. Предварительные данные по брио- и лишенофлоре района приводятся в виде списка, включающего 68 видов мхов и 47 лишайников.

ГЛАВА IV.

Растительность стационара "Агапа".

Пограничное положение стационара между типичными и кустарниковыми тундрами обуславливает разнообразие растительного

покрова на разных элементах рельефа долины. Наши наблюдения позволяют отнести район работ к южной части подзоны типичных тундр, экстразональная растительность кустарниковых тундр распространена в пойме и на террасах.

Растительность стационара представлена шестью типами (названия приводятся по Б.Н.Городкову, 1935), включающими II формаций.

Тундры представлены двумя формациями: моховыми (выделено 7 растительных ассоциаций в 5 группах) и дерновинными (I асс.). Внутри формации моховых тундр выделено 3 экологических варианта: пятнистых (трещинно-нанопolygonальных), бугорковатых и трещинно-polygonальных тундр. Тундры занимают наиболее дренированные местообитания в условиях достаточного, но не избыточного увлажнения. В растительном покрове преобладают арктические и аркто-альпийские виды, особенно вечнозеленые кустарнички, листопадные гипоарктические кустарники приурочены к нанодепрессиям. В напочвенном покрове преобладают зеленые гипновые мхи, довольно много лишайников. Растительность криоксеромезофильная, выражена мозаичность или микрокомплексность.

Болота представлены двумя формациями - олиготрофных торфяников (плоскобугристые торфяники и болота), 3 комплекса ассоциаций, и эвтрофных болот (polygonально-валиковые болота), I компл. асс., генетически и территориально связанными между собой. Занимают слабодренированные, замкнутые, переувлажненные понижения. Почвы оторфованные. В растительности преобладают гипоарктические и boreальные виды, доминируют кустарнички, вечнозеленые кустарнички - только на микроповышениях. Обильны криогигрофилы, особенно осоки и пушицы. В напочвенном покрове значительна роль сфагновых мхов, из зеленых - виды *Dicranocladus* и *Calliergon*, лишайников мало. Ра-

стительный покров комплексный, фрагменты фитоценозов, в свою очередь, мозаичны.

Тундровые кустарники (I формация) представлены рядом фитоценозов с доминированием карликовой березки, ив и ольховника. Распространены ограниченно в условиях хорошего снегонакопления и проточного увлажнения. Характерно флористическое богатство травяного покрова, преобладание в нем гипоарктических и boreальных видов. Моховой покров развит слабо или не развит.

Мезофитно-пойменно-лугово-кустарниковый тип включает 4 формации: растительности береговых песков и илистых отмелей, пойменных лугов, пойменных кустарников и растительности береговых обнажений. Приурочен к заливаемым частям поймы или к нивальным местообитаниям оврагов. В растительном покрове преобладают злаки и разнотравье, полностью отсутствуют вечнозеленые кустарнички, преобладают криомезофиты. Растительность довольно однородна.

Гидрофитный тип растительности (I формация) - растительность пойменных термокарстовых и старичных озер.

Растительность каменистых россыпей (I формация). Верхние части междуречных холмов. Обычны арктические и аркто-альпийские криоксерофиты.

Растительность в целом типична для подзоны осоково-моховых тундр Центрально-Сибирской провинции.

ГЛАВА V.

Фитомасса и биомасса основных растительных сообществ стационара.

I. Методика. Использовался метод укусов с учётных площадок. После выявления структурных элементов растительности и установления количественного соотношения элементов мозаики

или фрагментов фитоценозов путем зарисовки трансект, в каждой выделенной структурной единице растительности определялась фитомасса с 10 площадок размером 500 см^2 ($25 \times 20 \text{ см}$) — надземная и 100 см^2 — подземная. Растения срезались по следующим горизонтам: 1) надземный с подразделением на надмоховой и напочвенный (живая часть мхов), 2) "тундрового войлока" (мертвые части мхов, живые и мертвые части растений, находящиеся в них). В подземной части образцы брались послойно через каждые 10 см до глубины 30 см. Надземная часть разбиралась по группам видов: кустарники, кустарнички, злаки, осоки и пушицы, разнотравье, мхи, лишайники. Подземная фитомасса не дифференцировалась на живую и мертвую.

Существующие методики определения опада для тундры практически непригодны в связи с быстрым перераспределением ветром опавших частей. Проводимый нами сбор отмерших частей прошлого года дал возможность определить средний опад на единицу площади данного фитоценоза.

Для лучшего изложения фактического материала следует уточнить терминологию, которая дается по "Проекту унификации основных терминов по первичной продуктивности" (Гортинский и др., 1971).

Биомасса растений — общее количество живого органического вещества растений, накопленное к данному моменту фитоценозом; фитомасса, или растительная масса — общее количество как живого, так и мертвого органического вещества фитоценоза; мертвая фитомасса — совокупность всех отмерших, но не отпавших частей растений; опад — отмершие и отделившиеся части растений.

2. Результаты. Характеристика пробных площадей и данные по их продуктивности. Для изучения продуктивности наиболее распространенных растительных сообществ было выбрано 7 участков

в пределах стационара и 5 участков в долине р. Агапы, представляющих тундровый, болотный и мезофитно-поемно-луговой кустарниковый типы растительности. Для сравнения пробы были взяты на трех участках лесотундрового стационара. Приводится подробное описание этих участков, состав и структура растительности, строение почв, а также данные по продуктивности как фитоценоза в целом (табл. I), так и его отдельных структурных единиц и закономерности пространственного распределения фитомассы, которые обсуждаются в следующем разделе.

3. Вопросы структуры и пространственного распределения фитомассы. При сравнении продуктивности лесотундровых и тундровых участков видно увеличение фитомассы оходных фитоценозов к югу в 1,5 — 3,0 раза. Особенно резко возрастает доля подземной фитомассы и уменьшается доля надземной биомассы в общем запасе. В составе надземной биомассы к югу возрастает процент кустарников и лишайников и уменьшается процент кустарничков и осок.

При анализе показателей продуктивности фитоценозов тундровой зоны обнаруживаются следующие закономерности.

Растительная масса наибольших значений достигает в бугорковатых тундрах (8807 г/м^2), далее следуют болота (7010 г/м^2), кустарниковые луга (4023 г/м^2), пятнистые (3811 г/м^2) и дерновинные (3534 г/м^2) тундры. Подземная фитомасса везде резко преобладает над надземной, особенно на лугах (95%), в наименьшей степени на болотах (60 — 70%). Мертвая фитомасса выше всего в бугорковатых тундрах и на болотах, масса опада колеблется в пределах от 0,5 до 5% от фитомассы.

Надземная биомасса растений занимает в среднем 10% от фитомассы. В ее составе — кустарнички преобладают в тундрах (20 — 30%), на болотах до 19% (но в тундрах это вечнозеленые

Таблица I. Показатели продуктивности исследованных растительных сообществ.

Показатели г/м ² воздуш- но-сух. веса	Стационар "Агапа"						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
1. Фитомасса	1944,7	8211,2	7148,1	4367,1	3205,1	6872,0	3247,5
2. Подземная фитомасса	1739,0	6173,0	4806,0	3261,0	2290,0	4921,0	2056,0
3. Опад	11,0	253,0	127,0	33,5	101,0	113,0	157,0
4. Мертвая фитомасса	51,2	1310,0	1312,0	647,0	425,0	1146,0	598,0
5. Надземная биомасса растений в том числе:	143,5	475,1	903,2	425,6	319,1	692,0	436,5
6. Кустарники	28,0	59,0	262,0	69,0	32,0	232,0	62,5
7. Кустарнички	41,0	82,0	124,0	70,1	83,0	134,0	92,0
8. Осоковые	5,0	91,0	123,0	90,0	49,0	69,0	16,0
9. Злаки	1,2	1,1	3,1	4,3	1,1	3,0	6,0
10. Разнотравье	0,3	1,0	1,1	3,2	2,0	1,2	12,0
11. Мхи	61,0	185,0	382,0	132,0	104,0	207,5	207,0
12. Лишайники	7,0	56,0	8,0	57,0	48,0	47,0	41,0

- I - Дриадово-моховая тундра, вершина водораздела
 II - Пушицево-кустарничково-осоково-моховая тундра, склон водораздела
 III - Кустарничково-пушицево-осоково-моховое болото, II терраса
 IV - Осоково-кустарничково-кустарничково-моховая тундра, II терраса
 V - Кассиопеево-лишайниково-моховая тундра, склон II террасы
 VI - Кустарничково-кустарничково-осоково-моховое болото ("тундрово-болотный" комплекс), I терраса
 VII - Разнотравно-кустарничково-моховая тундра, склон I террасы (яры).

Продолжение табл. I

Долина р. Агапы в 70 км от устья						Лесотундровый стационар		
I ^a	II ^a	III ^a	IV ^a	V ^a	VI ^a	X	XI	XII
1.	3838,2	9353,8	5700,0	3820,0	4023,7	10730,6	11616,6	-
2.	3408,0	7002,0	4119,0	2650,0	3870,0	6526,2	9335,0	-
3.	19,2	247,0	102,0	98,0	20,0	вместе с мертвой фитом.		
4.	144,0	1461,0	989,0	648,0	-	1053,2	1362,9	1997,5
5.	267,0	643,8	490,0	424,5	133,7	3151,2	920,2	1683,4
						вместе с кустарничками:		
6.	42,8	86,0	70,0	19,9	35,7	2333,7	357,5	452,8
7.	81,5	86,0	64,0	89,1	-			
8.	10,1	94,8	70,2	11,0	-	вместе со злаками:		
						28,0	79,6	-
9.	6,5	1,2	2,8	8,0	5,0			
10.	2,1	2,8	7,0	6,5	48,0	-	9,0	14,1
11.	119,5	353,0	232,0	252,0	-	562,0	401,8	194,5
12.	4,5	40,0	44,0	38,0	-	237,5	72,3	1022,0

- I^a - Дриадово-моховая тундра, вершина водораздела
 II^a - Пушицево-кустарничково-осоково-моховая тундра, склон водораздела
 III^a - Кустарничково-кустарничково-осоково-моховая тундра, II терраса
 IV^a - Разнотравно-кассиопеево-моховая тундра, I терраса
 V^a - Кустарничково-злаково-разнотравный луг, пойма, прирусловой вал
 X - Ольховниково-кустарничково-осоково-моховая тундра, II терраса
 XI - Кустарничково-осоково-моховая тундра, склон водораздела
 XII - Кустарничково-мохово-лишайниковая тундра. Торфяной бугор в комплексе плоскобугристых торфяников на междуречье

аркто-альпийские виды, а на болотах - листопадные бореальные). Кустарники составляют до 40% надземной биомассы на болотах и кустарниковых лугах и 7 - 20% в тундрах. Наибольшая биомасса осок свойственна болотам, в тундрах их немного меньше, но видовой состав резко различается (криомезофильные виды в тундрах и криогигрофильные - на болотах). Злаки и разнотравье на лугах занимают вместе до 70% надземной биомассы, в то время как в тундровых и болотных сообществах - 0,5 - 3,0%. Мхи составляют 30 - 70% надземной биомассы во всех фитоценозах, кроме луговых, лишайники - до 20% в тундрах и 2 - 7% на болотах.

Основная часть фитомассы концентрируется в горизонте "тундрового войлока" и верхнем почвенном (0 - 10 см). В надземной части наибольший запас ее сосредоточен в напочвенном горизонте, особенно в тундрах. В подземной части уменьшение фитомассы с глубиной наиболее резко в тундрах, на болотах оно идет постепенно. Так же постепенно уменьшается здесь фитомасса с высотой. Это отличие в вертикальном распределении фитомассы тундр и болот можно объяснить более благоприятными условиями последних - более высокими температурами почв и относительно мощным снежным покровом.

Сравнивались также показатели продуктивности отдельных структурных элементов фитоценозов - элементов мозаики и фрагментов фитоценозов комплексов, располагающихся на положительных и отрицательных элементах микрорельефа. Растительность всех микроповышений имеет ряд общих черт, свойственных тундровой растительности в целом: выраженная мозаичность, криоксерофильность и др.; структура и вертикальное распределение фитомассы и биомассы также имеют здесь черты, свойственные тундрам: преобладание массы кустарничков над кустарниками,

значительная биомасса лишайников, резкое уменьшение массы с глубиной. Растительность микро- и нанодепрессий носит в целом болотный характер (однородность, криогигрофильность и др.). В отношении структуры и вертикального распределения фитомассы и биомассы здесь также проявляются черты, свойственные болотам: преобладание массы кустарников, постепенность уменьшения подземной массы. Это явление объясняется сходством экологических условий повышений (и, соответственно, понижений) микро- и нанорельефа, в частности, температур почвы, глубины залегания мерзлоты, мощности снегового покрова, влажности и богатства почвы.

Отмечено, что подземная фитомасса находится в прямой зависимости от мощности деятельного слоя почвы и температур ее глубоких слоев. В надземной части биомасса кустарников, осок, злаков и разнотравья имеет прямую корреляцию с естественной влажностью, температурами глубоких слоев почвы, мощностью снегового покрова; биомасса вечнозеленых кустарничков, мхов и лишайников - обратную. Кроме того, у кустарничков и лишайников биомасса прямо пропорциональна температурам верхних слоев почвы.

Соотношение надземной и подземной фитомассы на лугах - 1:19, в тундрах - бугорковатых 1:17, пятнистых 1:14, дерновинных 1:5, на болотах 1:8.

ГЛАВА VI.

Некоторые вопросы продуктивности тундровых кустарничков.

Тундровые кустарники, являющиеся одним из доминантов надмохового яруса в большинстве фитоценозов стационара, характеризуются наиболее интенсивным приростом и опадом, составляют 15 - 40% надземной биомассы растений и занимают одно из ос-

новых мест в трофических цепях биогеоценозов тундры и в циклах биологического круговорота органического вещества. Нами были выбраны три вида: *Betula nana* L., *Salix pulchra* Cham. и *S. glauca* L., широко распространенные в тундрах и на болотах стационара.

I. Методика. Работа велась на 6 участках, контрастных в отношении экологических условий, находящихся на разных элементах рельефа от вершины водораздельного холма до защищенных склонов оврагов. Применялся метод "моделных кустов" - взятие некоторого количества (определенного предварительно с помощью вариационно-статистических методов) обособленных растений и усреднение их параметров: высоты, длины и диаметра нижней части стволика, воздушно-сухого веса древесины, листы, числа, средней и максимальной длины и веса однолетних побегов. Возраст определялся по числу годовичных колец на срезах, сделанных через каждый сантиметр нижнего, 5-сантиметрового отрубка. Проба разделялась на возрастные группы по 10 лет, определялось процентное соотношение между ними. Показатели усреднялись внутри каждой возрастной группы и пересчитывались для пробы в целом. Вычислялся также коэффициент среднегодового прироста древесной массы в определенном возрастном интервале (КСЦД), полученный делением изменения веса на изменение возраста. Число кустарников подсчитывалось на зигзагообразной трансекте, после чего все весовые показатели можно перевести на единицу площади. Ошибка при усреднении не превышала 8,6%.

Прирост надземной биомассы кустарников идет, в основном, за счет удлиненных побегов ($I - 6 \text{ г/м}^2$ в разных фитоценозах), листья ($10 - 40 \text{ г/м}^2$) целиком идет в опад, а прирост за счет

утолщения стволика настолько мал, что ошибка определения превышает его абсолютную величину.

2. Анализ параметров среднего модельного куста в определенных возрастных пределах. Выделяются характеристики, постоянно увеличивающиеся с возрастом - параметры накопления (вес древесной части и высота куста) и характеристики, изменяющиеся по одновершинной кривой с максимумом в 20 - 30 или 30 - 40 лет в разных местообитаниях - параметры интенсивности прироста (КСЦД, длина и вес однолетних побегов, вес зеленой массы). Последние три характеристики могут изменяться по первому типу в наиболее благоприятных для данного вида условиях (например, у *Betula nana* и *Salix glauca* на отрицательных элементах нанорельефа, а у *S. pulchra* - на положительных).

Можно предположить, что после окончательного отделения дочерней особи от материнской в возрасте 20 - 40 лет начинается наиболее быстрый рост в длину и накопление массы, после чего наблюдается затухание жизненных процессов и отделение новых дочерних ветвей. В менее благоприятных условиях максимум жизнедеятельности наступает раньше, т.е. здесь вегетативное размножение ускорено.

3. Продуктивность кустарников в разных местообитаниях. Результаты сведены в таблице 2. Данные показывают, что наибольшая биомасса и прирост характерны для местообитаний, имеющих сильно расчлененный рельеф или выраженный микрорельеф, что обуславливает достаточно мощный снеговой покров, который, в свою очередь, создает здесь благоприятный режим увлажнения, более глубокое протаивание и более высокие температуры почвы, а также обеспечивает защиту почек возобновления от вымерзания. Так, при сравнении показателей продуктивно-

сти кустарников на буграх и понижениях бугристых болот, в понижениях отмечается превышение массы побегов в 2 - 10 раз, листвы - в 2 - 2,5 раза, древесины - в 2 - 3 раза (для среднего модельного куста), при этом среднеиюльская температура почвы на глубине 20 см в понижениях на $0,8^{\circ}$ выше, мерзлота залегает в 2 раза ближе, снеговой покров более чем в два раза глубже.

Масса однолетних побегов составляет 2 - 3% от веса одревесневшей части, в наиболее суровых условиях процент их выше (5 - 6%).

4. Сезонный ход прироста массы и линейных размеров кустарников. В течение сезона 1970 г. с межпятенных участков пятнистой тундры мы брали по 25 экземпляров каждого вида, начиная со времени распускания почек через каждые 5 дней. Вычислялся средний вес листвы, побегов, средняя длина укороченных и удлиненных побегов среднего модельного куста, а также, после пересчета данных на единицу площади, интенсивность прироста биомассы в $г/м^2/сутки$. Кроме того, на 40 модельных экземплярах каждого вида мы попытались подсчитать годичный опад массы побегов и годичный прирост массы побегов за счет одревеснения, путем подсчета разницы в среднем весе одного одревесневшего и одного зеленого побегов и умножения ее на среднее количество побегов предыдущего года и число кустов на единицу площади.

Параллельно в дни отбора проб велись температурные наблюдения и измерение глубины протаивания.

У *Salix pulchra* наиболее интенсивный прирост биомассы листвы идет в первую декаду вегетации, у двух других видов - в конце первой - начале второй декад. При сопоставлении сезонного хода температур воздуха и интенсивности прироста

видно соответствие основного пика температур и пиков роста массы листвы *Betula nana* ($30 г/м^2/сутки$) и *S. glauca* ($12 г/м^2/сутки$), падающих на конец июля. Максимальный рост *S. pulchra* ($5,5 г/м^2/сутки$) соответствует первому ранне-летнему пику температур. Те же закономерности наблюдаются и для линейного прироста побегов.

Наименьший опад побегов отмечается для *Betula nana* ($0,08 г/м^2$), далее следуют *Salix glauca* и *S. pulchra* ($0,19$ и $0,54 г/м^2$). Чистый прирост массы побегов на единицу площади выше всего у *S. pulchra* ($2,44 г/м^2$).

Морфобиологические и экологические особенности *Salix pulchra* так же как и данные по ее продуктивности и приросту зеленой массы и побегов говорят о более высокой степени приспособления этого вида к суровым условиям; причины этого, вероятно, в географическом распространении вида (смещение ареала к северо-востоку).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Тундры стационара характеризуются довольно высокой продуктивностью. Наибольшие величины фитомассы свойственны зональным тундрам водоразделов, биомассы - болотным сообществам террас; процент ежегодно обновляющейся биомассы наивысший на кустарниковых лугах пойм (84%; болота на террасе - 12%, тундры водораздела - 9,8%). Таким образом, в несформировавшихся сообществах поймы, находящихся в благоприятных экстразональных условиях, наиболее интенсивны процессы обмена между фитоценозом и средой (прирост = опад) при слабом накоплении биомассы и фитомассы. В процессе динамики растительности по мере выхода ее из пойменного режима эта интенсивность снижается, но происходит аккумуляция биомассы (развитие мохового покрова, преобладание многолетников, деревянистых

формы) и фитомассы (накопление медленно разлагающейся органики в горизонте тундрового войлока) – прирост больше опада. В зональных сообществах интенсивность процессов "обновления биомассы" наименьшая, зато наибольшей степени достигает аккумуляция мертвой растительной органики и накопление биомассы в многолетних частях растений. На этой стадии, по-видимому, прирост снова становится равным опаду, т.е. процессы обмена внутри биогеоценоза стабилизируются по мере приближения его к стадии "климатического климакса".

Довольно высокая продуктивность тундр и болот стационара обуславливает, видимо, закономерности миграции дикого северного оленя, стада которого регулярно проходят по этой территории. Обилие осок и пушиц, зеленые части которых зимуют под снегом, обеспечивает им питание при весеннем проходе; при проходе в конце лета – начале осени они питаются, в основном, кустарниками, биомасса которых достигает в это время максимального значения.

ВЫВОДЫ.

1. Растительные сообщества стационара отличаются довольно высокой продуктивностью (фитомасса 195 – 820 ц/га, наивысшего значения достигает в зональных тундрах водоразделов, надземная биомасса растений – 15 – 90 ц/га, наивысшего значения достигает на болотах),

2. 65 – 95% фитомассы сосредоточено в подземной части. В среднем соотношение надземной и подземной частей равно 1:10.

3. В надземной части биомассы основную часть составляют мхи (30 – 70%); в тундрах также кустарнички (20 – 30%), на болотах – кустарники (до 30%), на лугах – злаки и разнотравье (до 70%).

4. Показатели продуктивности более благоприятных местообитаний в целом выше, особенно у кустарников и осок; менее благоприятным местообитаниям свойственны большие величины массы кустарничков и лишайников.

5. Южные варианты фитоценозов, относящихся к одной растительной ассоциации, имеют большие значения фитомассы, но доля биомассы в общем запасе к югу снижается.

6. Различия в количестве ежегодно обновляющейся фракции надземной биомассы и фитомассы в целом отражают динамику растительных сообществ тундровой зоны от несформировавшихся сообществ поймы до зональных водораздельных тундр.

7. Надземная биомасса и прирост кустарников обнаруживают положительную корреляцию с температурами почв, глубиной протаивания и мощностью снегового покрова и обратную – с толщиной торфянисто-мохового слоя.

8. Наибольшие значения годового прироста листвы и побегов кустарников свойственны экземплярам 20 – 40 лет, что позволяет считать именно этот возраст временем окончательного отделения дочерней ветви и максимальной продукции зеленой массы и побегов в единицу времени.

9. Наибольшая интенсивность прироста зеленой массы кустарников в течение сезона свойственна периоду наивысших положительных температур воздуха в конце июля.

10. Из трех видов гипоарктических кустарников: *Betula nana*, *Salix glauca* и *S. pulchra* – последний вид обнаруживает наибольшую приспособленность к суровым условиям, что проявляется как в его биоморфологических особенностях, так и в характере продуктивности в разных условиях и сезонном ходе нарастания биомассы, что, по-видимому, объясняется географическим распространением этого вида.

II. Рельеф поверхности является одним из основных, хотя и косвенно действующих факторов, влияющих на продуктивность растительности в тундре, причем общий рельеф поверхности контролирует продуктивность фитоценоза в целом, а микро- и нанорельеф - продуктивность отдельных структурных элементов фитоценоза.

Материалы диссертации освещены в следующих работах автора:

1. О растительной массе тундр Западного Таймыра. Вестник Моск. ун-та, сер. биология, 5, 1969 (Vegetal mass of the tundras of Western Taimyr. International Tundra Biome Translation, №3, London, April 1971.)
2. Фитомасса некоторых тундр Западного Таймыра (совместно с Ю.Г.Жарковой). В сб.: "Продуктивность биоценозов Субарктики", Свердловск, 1970.
3. Растительность участка долины реки Агапы. - там же.
4. О влиянии растительности на температурный режим почв в тундрах Западного Таймыра (совместно с Ю.Г.Жарковой). Вестник Моск. ун-та, сер. биология, 2, 1971.
5. О годичном приросте надземной фитомассы тундровых кустарников. Вестник Моск. ун-та, сер. биология, 3, 1971.
6. Биологическая продуктивность различных типов тундр Западного Таймыра (совместно с В.Д.Васильевской и Н.М.Шалаевой). В сб.: "Ученые МГУ - сельскому хозяйству". Тезисы конференции. М., 1971.
7. Vegetation of the Agapa-station and productivity of the main plant communities. In: Proceedings IV. International Meeting on the biological productivity of tundra. Stockholm, 1972.
8. The soil temperature regime in certain types at the

Agapa station during the growing season. (совместно с В.Д.Васильевской, Л.Г.Богатыревым и В.В.Ивановым) - там же.

9. О годичном приросте фитомассы некоторых тундровых кустарников. Вестник Моск. ун-та, сер. биология, 3, 1972.
10. Растительный покров и фитомасса основных растительных сообществ стационара "Агапа" (совместно с Ю.Г.Жарковой). В сб.: "Почвы и продуктивность растительных сообществ", I. М., 1972.
11. Сезонная динамика прироста некоторых тундровых кустарников. Научн. докл. высш. школы, биологические науки, 10, 1972.
12. Продуктивность некоторых кустарников в тундрах Западного Таймыра. Материалы У симпозиума "Биологические проблемы Севера". Магадан. (в печати).
13. Температурный режим почв в некоторых типах тундр стационара "Агапа" в течение вегетационного периода (совместно с В.Д.Васильевской, Л.Г.Богатыревым и В.В.Ивановым) "Почвы и продуктивность растительных сообществ", 2 (в печати).
14. Структура и пространственное распределение растительной массы тундр стационара "Агапа" - там же (в печати).
15. Биологическая продуктивность тундр Западного Таймыра (совместно с В.Д.Васильевской и Н.М.Шалаевой). Доклады конференции "Ученые МГУ - сельскому хозяйству". (в печати).

Материалы диссертации доложены на:

1. Собраниях по биологической продуктивности природных зон СССР. Москва, 1969.
2. Конференции молодых ученых МГУ, посвященной 100-летию со дня рождения В.И.Ленина. Москва, 1970.
3. IV всесоюзном симпозиуме по изучению, рациональному использованию и охране воспроизводимых ресурсов Крайнего Севера СССР. Свердловск, 1970.

4. Международном симпозиуме по изучению тундры в рамках МБП. Ленинград, 1971.
5. Конференции "Ученые МГУ - сельскому хозяйству". Москва, 1971.
6. У всесоюзном симпозиуме "Биологические проблемы Крайнего Севера". Магадан.

ПОДП. К ПЕЧАТИ 28/II-73 Г. ФОРМАТ 60x90/16
ФИЗ.П.Л. 1,5. УЧ.-ИЗД.Л. 1,0. ЗАКАЗ 1215. ТИР. 200

ОТПЕЧАТАНО НА РОТАПРИНТАХ В ТИП. ИЗД. МГУ
МОСКВА, ЛЕНГОРЫ