

П-161
89

АКАДЕМИЯ
НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ
НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ



9

СВЕРДЛОВСК, 1974

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЫП. 88. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ • 1974

БИОМАССА И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ
В ЛЕСОТУНДРЕ

СВЕРДЛОВСК



УДК 577.4+581.5+591.52

Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Сб. статей. Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Приведены данные о почвах, растительном покрове и животном населении лесотундры по материалам исследований в Зауралье и в смежных районах Субарктики. Освещаются вопросы методики исследований биогеоценозов лесотундры и результаты проведенных работ в рамках Международной биологической программы.

Ответственные редакторы
П. Л. Горчаковский, В. С. Смирнов.

© УНЦ АН СССР, 1974



П 80266

ПРЕДИСЛОВИЕ

С 1966 г. Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР включился в работы по изучению продуктивности биогеоценозов Субарктики в рамках Международной биологической программы (МБП). Основная база этих исследований — стационар «Харп», находящийся близ Полярного круга, в окрестностях г. Салехарда. В исследованиях принимали участие ботаники, зоологи, почвоведы, микробиологи, биофизики. Некоторые итоги этих работ докладывались на симпозиуме по изучению, рациональному использованию и охране воспроизводимых природных ресурсов Крайнего Севера СССР (Свердловск, март 1970 г.), на IV Международной конференции по биологической продуктивности тундры (Ленинград, октябрь 1971 г.) и на совещании «Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценологических стационаров» (Ленинград, ноябрь — декабрь 1971 г.).

Настоящий сборник содержит статьи, в которых характеризуются рельеф, гидрология, климат, почвы, микрофлора, флора лишайников, мхов и сосудистых растений, растительность и животный мир (членистоногие, наземные позвоночные) стационара «Харп», а также приводятся результаты выполненных здесь работ по изучению биологической продуктивности лесотундры. Кроме того, в сборник включены статьи, написанные на основании результатов исследований в некоторых смежных районах Субарктики (Полярный Урал, п-ов Ямал). В публикуемых материалах значительное внимание уделяется методике изучения опада и разложения растительного материала, учета численности мелких млекопитающих. Обсуждаются проблемы циркуляции энергии в некоторых экологических системах, изменения продуктивности растительных сообществ лесотундры под влиянием консументов, моделирования экологических систем.

Авторы надеются, что содержащиеся в сборнике данные будут полезны всем, кто интересуется животным, растительным миром и биологической продуктивностью Субарктики, а также будут содействовать синтезу материалов исследований по МБП.

В. С. ДЕДКОВ

РЕЛЬЕФ, СТРАТИГРАФИЯ, ПОЧВООБРАЗУЮЩИЕ ПОРОДЫ, ГИДРОЛОГИЯ СТАЦИОНАРА «ХАРП»

Орографически изучаемый район расположен в повышенной северо-западной части Западно-Сибирской равнины, несколько восточнее контакта ее с Зауральским пенепленом, и представляет собой верхнюю аккумулятивную террасу среднеплейстоценовой морской трансгрессии (Кузин, 1963). Терраса разработана водными потоками, возможно, зырянским оледенением, и имеет типичный для этих районов грядово-лощинный рельеф с преобладающими высотами 100—110 м, реже 120 м и уклонами 0,5—3°. Происхождение грядово(гриво)-лощинного рельефа различные авторы объясняют тектоническими, эрозионно-аккумулятивными, тектонико-мерзлотными и мерзлотными явлениями (Андреев, 1960; Кузин, 1963; Вельмина, 1969, и др.).

Генезис четвертичных отложений северо-западного района до последнего времени толковался зачастую взаимоисключаяще. По мнению А. И. Попова, И. Л. Кузина, Н. Ч. Чочина, И. В. Рейнина, В. А. Лидера (цит. по Лидеру, 1965), северная часть Западно-Сибирской низменности вообще не покрывалась ледниками, так как среднеплейстоценовая морская (Ямальская) трансгрессия во времени была синхронна максимальному оледенению, а зырянское оледенение не было покровным, отложения его окаймляли Полярный Урал и не выходили далеко на равнину. Ю. Ф. Захаров (1965) выделил по левобережью р. Обь у станции Обская в основании толщи морских четвертичных отложений морену первого оледенения.

Е. П. Заррина и И. И. Краснов (1961) отмечали на северо-западе Западно-Сибирской низменности морену самаровского и тазовского оледенений. Г. И. Лазуков (1965), ссылаясь на наличие в этих отложениях морской фауны, относит их к осадкам Ямальской морской трансгрессии. С. Г. Боч (1957) отмечал участие моренных отложений зырянского оледенения в формировании верхнего отдела четвертичных отложений. По мнению Г. И. Лазукова (1965), дискуссионность генезиса мореноподобных морских отложений объясняется литологическим сходством их с континентальной мореной. В настоящее время отложения нижнего и среднего отделов плейстоцена в районах севернее 62° относятся к салемаальским водно-гляциальным (Лазуков, 1960; Лазуков, Соколова, 1961; Рейнин, 1961; Захаров, 1965, и др.). Это сложная по генезису толща морских, ледниково-морских и ледниковых отложений, образованных в результате взаимодействия Ямальской трансгрессии и максимального оледенения.

По данным А. Ф. Куницына (1959) и Г. И. Дубикова (1962), в районе станции Обская четвертичные отложения имеют мощность 130—140 м. Кровля пород салехардской свиты достигает здесь абсолютных отметок 100—120 м (Баулин и др., 1967). Положительные тектонические движения в верхнем плейстоцене вызвали эрозионный размыв поверхности. Эрозион-

ные элементы рельефа были затем заполнены отложениями сангомпамской трансгрессии, кровля которых не поднимается выше 80 м над ур. м. (Лазуков, 1965). В конце верхнего плейстоцена средние- и верхнечетвертичные отложения перекрыты ледниковыми и флювиогляциальными отложениями зырянского оледенения, а впоследствии отложениями озерно-аллювиального происхождения.

Рельеф участка представлен сочетанием двух вытянутых в северо-восточном направлении гряд и заключенной между ними древней аллювиальной равнины, ширина которой доходит до 1300 м. Формирование ее относится к послезырянскому времени, когда положительное тектоническое движение совпало с таянием ледника и сбросом большого количества воды.

На вершине восточной гряды, с отметками 120—125 м, на поверхность выходят отложения салехардской свиты; представленной здесь косослоистыми песками с валунами и галькой. Вершина гряды покрыта валунно-гравийным «панцирем» толщиной до 0,5 м, образовавшимся в результате выноса мелкозема и криогенной сортировки материала. В гранулометрическом составе отложений, по нашим данным, преобладают фракция мелкого песка (частиц размером 0,25—0,50 мм до 83%) и обломочно-гравийные фракции; из минералов — кварц (до 85%) и полевые шпаты. На склонах гряды ниже 110 м пески перекрываются водно-ледниковыми суглинками. Верхний слой их, представляющий собой покровные суглинки, является почвообразующей породой на преобладающей части территории участка. Мощность их не более 1—8 м. В гранулометрическом составе суглинка преобладает фракция крупной пыли (частиц размером 0,05—0,01 мм до 37—42%), содержание валунов и гравия незначительное. По некоторым данным (Сергеев и др., 1961), среди глинистых минералов содержатся гидрослюда, в незначительном количестве аморфные гидроокислы железа и каолинит. Расположенная в западной части участка гряда имеет гипсометрические отметки 106—110 м. Эрозионными процессами гряда расчленена на отдельные выположенные бугры и гривы, сложенные водно-ледниковыми суглинками. На поверхности гряды много термокарстовых мелких озер. Некоторые бугры заняты реликтовым низинным торфяником.

Аллювиально-озерная долина имеет абсолютные отметки 100—104 м; сложена озерно-болотными отложениями, среди которых встречаются заиленные пески и заторфованные суглинки. В долине расположено несколько озер остаточного происхождения и современные олиготрофные торфяники с мощностью торфа 40—50 см. Необходимо отметить, что центральная часть долины — «полоса стока» — более врезана, так что образовались террасы до 2 м высотой. Современные торфяники в «полосе стока» подстилаются иногда переотложенными реликтовыми торфами, в разной степени заиленными, иногда погребенными под слоем суглинков. Это доказывает вторичный характер современных торфяников, развитых уже после переуглубления днища долины. Н. И. Пьявченко (1961), указывая на повсеместное распространение врезанных новейших низин в долинах, их ориентировку на северо-восток, считает, что их формирование связано с таянием льдов голоценового горно-долинного ледника и эродированием древних долин образовавшимися потоками.

На территории участка хорошо выражены различные формы микро-рельефа. На вершинах холмов и гряд он представлен пятнами-медальонами, на средних частях склонов — мелко-кочкарником, а у подножия склонов — микро-рельеф крупнобугорковатый. В долине на повышенных элементах мезорельефа микро-рельеф пятнисто-бугорковатый, кроме того, наблюдается более крупное расчленение поверхности полигональными трещинами. В низинах, занятых сфагновыми болотами, микро-рельеф либо плоско-бугристо-мочажинный, либо не выражен. Все его формы сформиро-

вались в результате криогенных процессов и тесно связаны с микрокомплексностью как растительного, так и почвенного покрова. Криогенный микрорельеф играет важную роль в почвообразовании, определяя структуру почвенного покрова и микроклимат почв (Александрова, 1960; Тиртиков, 1962; Друзин, 1964, 1967).

Гидрология. Значительная часть территории стационара (около 20%) занята озерами, которые сосредоточены в долине. Здесь имеется 20 озер различной величины. Самые большие из них — Сукачева и Городкова — находятся в южной и центральной частях территории. Большие озера остаточного происхождения, а мелкие термокарстового. Глубина их небольшая — до 1,5—2,0 м, уровень водной поверхности колеблется от 100 до 104 м над ур. м. Из оз. Сукачева берет начало р. Тоу-Пугол, которая впадает в р. Обь ниже пос. Лабытнанги. Юго-западная группа озер (Башмачок, Хрустальное, Лиственничное) имеет сток в р. Ханмей, которая является притоком р. Собн.

Несмотря на значительное количество мелких ручьев, территория стационара слабо дренируется, что является следствием повсеместно выраженного мезо- и микрорельефа и неравномерного оттаивания многолетней мерзлоты в теплый период.

Распространение и характер многолетней мерзлоты. Согласно мерзлотному районированию (Попов, 1953; Лурье, Поляков, 1966; Баулин и др., 1967), район исследования расположен в северной подзоне мерзлотной зоны. Мощность многолетнемерзлых пород колеблется от 140 до 260 м. В районе станции Обская подошва мерзлых пород лежит на глубине 340 м (Дубиков, 1962). Суглинистые породы в мерзлом состоянии имеют сетчато-слоистую текстуру с включениями многочисленных шпир льда толщиной до 5 см. В мерзлом состоянии суглинистые породы практически водонепроницаемы. В супесчаных породах льдистая, водонепроницаемая мерзлота образуется только в случае промерзания их в состоянии полной водонасыщенности. В слоистых песчано-суглинистых отложениях суглинистые слои плохо пропускают влагу, поэтому при промерзании лежащих выше водонасыщенных песков и супесей образуется монолитная криогенная текстура.

Сезонное промерзание — оттаивание в суглинистых породах сопровождается активным перемещением влаги, криотурбациями, что ведет к формированию специфического микрорельефа. Глубина сезонного оттаивания на тяжелых породах не превышает 90—100 см. Сезонно-талый слой подстилается мерзлым экраном, что препятствует миграции из него почвенных растворов, и перемещение их идет малоинтенсивным боковым стоком. В отложениях легкого механического состава криотурбации выражены незначительно. В сильнощебнистых, щебнисто-слоистых супесчано-суглинистых породах роль криотурбации в перемещении минеральных компонентов возрастает, что Ю. А. Ливеровский (1939) объясняет неоднородностью механического состава. На легких, а иногда и на слоистых породах после оттаивания водонепроницаемого сезонного мерзлого слоя создается возможность вертикальной миграции почвенных растворов. Таким образом, гидротермический режим в почвах мерзлой зоны, в зависимости от литологического состава пород, складывается различно.

К более общим закономерностям можно отнести влияние мерзлоты на климат почв (Цыпленкин, 1946; Григорьев, 1956; Таргульян, 1971; Караваева, 1969, и др.), что наряду с другими факторами ведет к преобладанию физического выветривания почв и пород над химическим их изменением. Существует, однако, мнение (Тютюнов, 1960, 1961), что интенсивность химических процессов в мерзлотных почвах в настоящее время недооценивается. Автор приводит данные, свидетельствующие об изменении кислотности,

емкости поглощения и энергии окислительно-восстановительных процессов в связи с криогенезом, причем интенсивность этих процессов зависит от литологического состава почв.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. О влиянии экспозиции нанорельефа на почвенный микроклимат и на развитие растений в арктической тундре. — Труды МОИП, сер. биол., 1960, т. 3.
- Андреев Ю. Ф. О связи линейно-грядового рельефа с тектоническими структурами на севере Западной Сибири. — Труды Всесоюз. нефт. науч.-исслед. ин-та, 1960, вып. 158.
- Баулин В. В., Белопухова Е. В., Дубиков Г. И., Шмелев Л. И. Гео-криологические условия Западно-Сибирской низменности. М., «Наука», 1967.
- Боч С. Г. Состояние изученности и задачи исследования некоторых основных проблем четвертичной геологии Западно-Сибирской низменности. — Труды Межведомственного совещания по стратиграфии Сибири. Л., Изд-во АН СССР, 1957.
- Вельмина Н. А. О прохождении западного и восточного рельефа Западно-Сибирской низменности. — Гео-криологические условия Западной Сибири, Якутии и Чукотки. М., «Наука», 1969.
- Григорьев А. А. Субарктика. Опыт характеристики основных типов географической среды, изд. 2. М., Географиз, 1956.
- Друзин А. В. О влажности некоторых почв восточно-европейской лесотундры. — Проблемы Севера. М.—Л., «Наука», 1964.
- Друзин А. В. Температурный режим некоторых почв восточно-европейской лесотундры. — Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., «Наука», 1967.
- Дубиков Г. И. Особенности распространения многолетнемерзлых пород в северной части Западно-Сибирской низменности. — Труды Ин-та мерзлотоведения им. В. А. Обручева, 1962, т. 19.
- Заррина Е. П., Краснов И. И. Происхождение и стратиграфическое положение санчуговско-тазовских мореноподобных отложений на севере Западно-Сибирской низменности. — Труды Всесоюз. науч.-исслед. геол. ин-та, нов. сер., 1961, т. 4.
- Захаров Ю. Ф. Плейстоцен Северного Зауралья. — Стратиграфия четвертичных (антропогенных) отложений Урала. М., «Недра», 1965.
- Караваева Н. А. Тундровые почвы Северной Якутии. М., «Наука», 1969.
- Кузин Л. И. Геоморфологические уровни севера Западной Сибири. — Труды ВНИГРИ, 1963, вып. 223.
- Куницын А. Д. Анализ природных условий Северного Зауралья для выбора направления Урало-Печорской железнодорожной трассы. Автореф. дисс. М., 1959 (Ин-т географии АН СССР).
- Лазуков Г. И. Четвертичные отложения северо-запада Западно-Сибирской низменности. — Труды ВНИГРИ, 1960, вып. 158.
- Лазуков Г. И. Некоторые замечания по спорным вопросам стратиграфии четвертичных отложений бассейна нижней Оби. — Стратиграфия четвертичных (антропогенных) отложений Урала. М., «Недра», 1965.
- Лазуков Г. И., Соколова Н. С. Основные особенности палеогеографии бассейна нижней Оби в четвертичном периоде. — Материалы Всесоюзного совещания по изучению четвертичного периода, т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Ливеровский Ю. А. О морозном выветривании и почвообразовании в тундре. — Проблемы советского почвоведения, вып. 7. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Лидер В. А. Основные закономерности строения четвертичного покрова Урала и прилегающих к нему равнин. — Стратиграфия четвертичных (антропогенных) отложений Урала. М., «Недра», 1965.
- Лурье И. С., Поляков С. С. К вопросу о южной границе распространения многолетнемерзлых пород в Западной Сибири. — Мерзлотные исследования, вып. 6. М., Изд-во МГУ, 1966.
- Попов А. И. Вечная мерзлота в Западной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1953.
- Пьявченко Н. И. О следах новейшего оледенения на севере Европейской и Западно-Сибирской равнины СССР. — Материалы Всесоюзного совещания по изучению четвертичного периода, т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Рейнин И. В. О морских четвертичных отложениях северо-западной части Западно-Сибирской низменности. — Труды ВНИГРИ, сер. геол., 1961, вып. 186.
- Сергеев Е. М., Поляков С. С., Одинцова Л. И., Шевелева Н. Н. Особенности литологического состава и инженерно-строительных свойств четвертичных отложений нижнего течения р. Оби. — Материалы Всесоюзного совещания по изучению четвертичного периода, т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1961.

- Таргульян В. О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М., «Наука», 1971.
- Тыртиков А. П. Влияние экспозиции и некоторых компонентов растительного и почвенного покровов на температурный режим почвы у северной границы тайги.— Почвоведение, 1962, № 7.
- Тютюнов И. А. Процессы изменения и преобразования почв и горных пород при отрицательной температуре. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Тютюнов И. А. Введение в теорию формирования мерзлых пород. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Цыпленкин Е. И. Вечная мерзлота и почвообразование.— Почвоведение, 1946, № 12.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

С. Г. ШИЯТОВ

КЛИМАТ СТАЦИОНАРА «ХАРП»

Характеристика климатических условий составлена по данным наблюдений ближайшей метеостанции Салехард, а также по литературным данным (Орлова, 1962; Шварева, 1962, 1963; Адаменко, Живкович, 1963; Рубинштейн, Полозова, 1966; Гуськов, 1966).

ФОРМИРОВАНИЕ КЛИМАТА

Важнейшие черты климата этого района формируются под влиянием особенностей радиационного режима высоких широт, интенсивного действия циклонов, а также близости к Уральскому хребту и обширным поверхностям Северного Ледовитого океана (Шварева, 1962).

Радиационный режим района стационара «Харп» своеобразен, так как последний расположен несколько севернее Полярного круга. Годовое количество часов солнечного сияния составляет в среднем 1334, основная доля их приходится на весну и лето, когда солнце светит почти круглосуточно. В июне — июле наблюдаются большие величины суммарной радиации ($15,8$ и $15,2$ ккал/см²), не уступающие районам, расположенным гораздо южнее. Много дней без солнца (157), в основном за счет осенних и зимних месяцев (см. таблицу). В связи с частой облачностью велик процент рассеянной радиации. В целом за год радиационный режим положителен и составляет $19,2$ ккал/см². Основная доля тепла тратится на испарение (около 10 ккал/см² в год).

Климат низовий реки Оби и Полярного Урала формируется в значительной степени под влиянием интенсивного действия циклонов, особенно в холодное время года. Циклоны движутся в основном с запада по северной окраине материка. Не меньшую роль играет и антициклональная циркуляция, так как район находится по соседству с огромным Азиатским континентом, где формируется сибирский максимум. Во второй половине зимы и в летнее время, когда пути прохождения циклонов сдвигаются к северу, повторяемость антициклональной погоды возрастает. Большое влияние на циркуляционные процессы оказывает Уральский хребет. С одной стороны, он препятствует свободному прохождению западных влагосодержащих масс воздуха, а с другой — задерживает и накапливает холодные арктические массы, приходящие с Таймыра. В то же время отсутствие преград с севера и юга способствует свободному проникновению холодных воздушных масс далеко на юг, а теплых — на север. Взаимодействие таких противоположных процессов придает циркуляции атмосферы своеобразные черты. Это выражается, в частности, в быстрой смене циклонов и антициклонов, что приводит к очень большой изменчивости погоды и сильным ветрам. Север Западной Сибири является одним из центров максимальной межсуточной изменчивости температуры воздуха на земном шаре (до $15-20^{\circ}$ за сутки).

Изменение метеорологических элементов по метеостанции Салехард (по Орловой, 1962)

Метеорологические элементы	Единица измерения	Месяцы												За год
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Отношение наблюдавшегося солнечного сияния к возможному	%	6	18	44	45	40	46	49	40	24	20	11	0	—
Суммарная радиация	ккал/см ²	0,3	1,7	5,5	10,3	13,7	15,8	15,2	10,2	5,7	2,4	0,8	0	81,6
Альbedo	%	78	78	78	78	78	20	18	18	18	70	78	78	—
Поглощенная радиация	ккал/см ²	0,1	0,4	1,2	2,3	3,0	12,6	12,5	8,4	4,7	0,2	0,2	0	45,6
Радационный баланс	°C	-1,2	-1,0	-0,6	0,1	0,9	8,4	8,7	5,4	2,1	-0,9	-1,4	-1,3	19,2
Температура воздуха	°C	-24,4	-21,9	-17,9	-10,2	-2,1	7,1	13,8	11,2	5,2	4,1	-15,8	-21,5	-6,7
Относительная влажность воздуха в 13 ч	%	84	85	80	75	74	68	64	70	76	82	86	85	77
Абсолютная влажность воздуха	мб	1,0	1,1	1,5	2,8	4,6	8,1	11,7	10,9	7,8	4,3	1,9	1,2	—
Число пасмурных дней	—	12,7*	10,0	10,1	11,1	14,1	12,6	10,0	14,3	16,0	17,4	15,2	13,3	157
Количество осадков	мм	1,2	0,6	0,6	1,6	2,4	6,2	4,6	7,3	8,9	4,4	2,8	1,3	42
среднее		20	14	20	25	27	41	56	57	41	27	26	20	374
максимальное		26	24	24	25	49	78	135	165	81	44	39	35	—
минимальное		1	0	0	0	2	2	10	12	10	0	2	1	—
Скорость ветра	м/сек	3,9	4,0	4,4	5,1	5,7	6,0	5,0	5,2	4,5	5,5	4,2	4,2	4,8
Число дней с сильным ветром (более 17 м/сек)	—	3,0	2,7	4,0	3,8	4,8	4,0	2,5	2,8	2,9	4,1	3,1	3,2	41
Высота снежного покрова в III декаде	см	46	50	54	34	3	—	—	—	—	8	33	45	—
Число дней с метелью	—	4	6	8	5	3	—	—	—	—	5	6	6	43
с туманом	—	6	4	4	3	2	1	0,9	3	4	3	6	6	43
с грозой	—	—	—	—	—	0,1	—	—	2	0,2	—	—	—	6

* В числителе — общая облачность, в знаменателе — нижняя.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЛИМАТА

Сезоны года. Согласно критериям («Климатические ресурсы...», 1956), весна — это период, начинающийся от средней даты окончания устойчивых морозов до средней даты прекращения заморозков. В районе г. Салехарда весна начинается в середине апреля и заканчивается в последней декаде июня. Летний сезон продолжается около 60 дней, заканчиваясь в конце августа, когда наступают первые осенние заморозки. С момента наступления устойчивых морозов (последняя декада октября) начинается зимний сезон.

Термический режим. Средняя годовая температура воздуха в г. Салехарде составляет $-6,7^{\circ}$. Наиболее холодным является январь ($-24,4^{\circ}$), а наиболее теплым — июль ($+13,8^{\circ}$). Вторая половина зимы более холодная, так как увеличивается повторяемость антициклональной погоды. Абсолютный минимум температуры воздуха достигает -54° , а максимум $+30^{\circ}$. Заморозки возможны в течение всего летнего периода. Период со средней суточной температурой выше 0° составляет 132 дня (с 25 мая по 3 октября), выше 5° — 99 дней (с 8 июня по 16 сентября), выше 10° — 61 день (с 24 июня по 23 августа). Продолжительность вегетационного периода примерно совпадает с продолжительностью периода со средней суточной температурой воздуха выше 5° (около 90 дней). Сумма температур выше 10° в Салехарде составляет около 700° .

Режим увлажнения. Зона лесотундры в районе г. Салехарда характеризуется избыточно влажным климатом, так как отношение возможного испарения к осадкам меньше 0,45. Увлажненность в основном зависит от влаги, приносимой с запада.

Годовой ход абсолютной влажности воздуха в общем соответствует годовому ходу температуры: чем выше температура, тем больше водяного пара содержится в воздухе. В зимнее время упругость водяного пара колеблется в незначительных пределах, до величины 4 мб. Весной происходит интенсивное увеличение влаги, абсолютная влажность достигает максимальных значений в июле-августе (до 10—12 мб), относительная также незначительно колеблется в зимнее месяцы (80—86%), а в летнее время снижается до 64%. Средняя годовая величина облачности составляет 7,1 балла. Увеличение облачности наблюдается в весенний и осенний периоды, а снижение — во второй половине зимы и летом. Среднее многолетнее количество осадков 374 мм, из них на холодный период (ноябрь — март) приходится 100 мм, на теплый — 274 мм. Наибольшее количество их выпадает в июле и августе (56 и 57 мм, соответственно), а в отдельные годы — в сентябре. Средняя дата появления снежного покрова — 5 октября (самая ранняя — 12 сентября, самая поздняя — 16 октября), а образования устойчивого снежного покрова — 13 октября (самая ранняя — 1, самая поздняя — 27 октября). Максимальные декадные высоты снежного покрова составляют в среднем 59 см. В связи с частыми и сильными ветрами он распределяется по территории крайне неравномерно.

Ветровой режим. В целом за год преобладают ветры северо-восточного и южного направлений. Южные и юго-западные характерны для зимнего времени, южные и северо-восточные — для весеннего, северо-восточные и северо-западные — для летнего, северо-восточные и западные — для осеннего. Таким образом, наблюдается значительная изменчивость направления господствующих ветров по сезонам года, и в этом отношении район г. Салехарда отличается от районов, расположенных западнее, где в течение большей части года преобладает западный перенос воздушных масс. Средняя годовая скорость ветра $4,8$ м/сек, максимум — в весенние и

осенние месяцы (до 6,0 м/сек). Абсолютная максимальная скорость ветра 35 м/сек.

Атмосферные явления. Зимний сезон характеризуется частой повторяемостью метелей (в среднем 5—6 в месяц), так как в это время очень часты циклоны. Довольно обычны туманы. Средняя годовая их продолжительность в г. Салехарде составляет 231 ч. Грозовая деятельность выражена слабо (за год примерно 6 дней). Грозы здесь имеют исключительно фронтальное происхождение, когда происходит вторжение холодных масс воздуха.

ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА

Северная часть Западно-Сибирской низменности характеризуется большой изменчивостью климатических условий от года к году. В г. Салехарде эти колебания настолько велики (Рубинштейн, Полозова, 1966), что являются рекордными в планетарном масштабе. Особенно сильно изменяется температура воздуха в январе и ноябре. Например, средняя температура воздуха в январе за период 1882—1916 гг. составила $-25,5^{\circ}$, а за период 1923—1957 гг. — $-21,8^{\circ}$. Средняя годовая температура воздуха за весь 85-летний период инструментальных наблюдений непрерывно повышалась, и лишь в самое последнее время происходит ее снижение. Максимальных величин она достигала в сороковые годы. Повышение температуры воздуха в июне и августе привело к соответствующему увеличению продолжительности вегетационного периода. Это значительно улучшило условия для жизнедеятельности многих растений и животных, и они стали интенсивно расселяться дальше на север.

ЛИТЕРАТУРА

- Адаменко В. Н., Живкович Л. А. К прогнозу климата и эволюции оледенения Урала.— Вест. Моск. ун-та, серия 5 (геогр.), 1963, № 3.
Гуськов А. С. Гидрометеорологическая характеристика территории.— Оледенение Урала. М., «Наука», 1966.
Орлова В. В. Климат СССР, вып. 4. Западная Сибирь. Л., Гидрометеоиздат, 1962.
Рубинштейн Е. С., Полозова Л. Г. Современное изменение климата. Л., Гидрометеоиздат, 1966.
Шварева Ю. Н. Климат Приполярного и Полярного Урала.— Исследования ледниковых районов, вып. 2. М., Изд-во АН СССР, 1962.
Шварева Ю. Н. Климат.— Природные условия и естественные ресурсы СССР. Западная Сибирь. М., Изд-во АН СССР, 1963.
Климатические ресурсы центральных областей европейской части СССР и использование их в сельскохозяйственном производстве. Под ред. И. А. Гольцберг и О. А. Дроздова. Л., Гидрометеоиздат, 1956.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

В. П. ФИРСОВА, В. С. ДЕДКОВ

ПОЧВЫ СТАЦИОНАРА «ХАРП»

Территория стационара расположена вблизи северной границы лесотундры. Климатические условия района суровы: средняя годовая температура воздуха составляет $-6,7^{\circ}\text{C}$, продолжительность безморозного периода не более 60 дней. Избыточное увлажнение (коэффициент по Иванову равен 2,5) определяется не столько количеством осадков (270 мм в теплый период), сколько недостатком тепла для их испарения.

Рассматриваемая территория представляет собой слаборасчлененную равнину. Относительное превышение водоразделов над поймами составляет 10—20 м. Широко развитый микрорельеф имеет преимущественно криогенное происхождение. Почвообразующие породы повсеместно находятся в мерзлом состоянии. Граница их сезонного оттаивания неровная, гребенчато-микроразветвленная. Степень дренированности территории невелика. Все это определяет повсеместное распространение переувлажненных почв.

В составе растительности господствуют ерничково-кустарничково-мохово-лишайниковые ассоциации, имеющие неоднородную структуру, низкую продуктивность.

Исследованиями (Цыпленкин, 1937; Кошелева, Толстихина, 1957; Иванова, 1962; Каплюк, 1964; Караваева, Таргульян, 1970; Ливеровский, Ливеровская, 1970) установлено, что в лесотундре и тундре низовий р. Оби на плакорах, сложенных супесчаными и слонстыми супесчано-суглинистыми отложениями, преобладают глееватые подзолистые иллювиально-гумусовые, а на суглинистых отложениях — тундровые глеевые почвы. При отсутствии дренажа (в западинах, низинах) как на легких, так и на тяжелых породах развиваются болотные почвы.

Проведенные исследования на территории стационара включали сравнительно-географическое изучение почв и наблюдения за динамикой некоторых почвенных процессов. По материалам исследований составлена почвенная карта территории стационара в масштабе 1 : 2000.

Почвы рассматриваемой территории представлены тундровыми поверхностно-глеевыми, глеево-подзолистыми иллювиально-железисто-гумусовыми, тундровыми болотными, гравийно-песчаными с несформированным почвенным профилем (почво-элювий) и пойменными болотными. Из них только болотные образуют крупные однородные контуры. Остальные встречаются в различных комплексах и сочетаниях, обусловленных сложным мезо- и микрорельефом этой территории.

Тундровые торфяно-поверхностно-глеевые почвы занимают около 50% площади. Приурочены они в основном к водораздельным равнинам с ерничково-зеленомошно-лишайниковыми, зеленомошными, а также ерничково-багульниково-зеленомошными ассоциациями. Профиль такой почвы вскрыт разрезом 31 и имеет следующее морфологическое строение:

A_0 0—5 см.	Оторфованная неразложившаяся подстилка.
A_0 5—10 см.	Бурая полуразложившаяся оторфованная подстилка, густо пронизана корнями растений.
A_0A_1 10—13 см.	Буровато-коричневый тяжелый суглинок, густо переплетен корнями растений.
B_{gt} 13—27 см.	Ржаво-сизый тяжелый суглинок с бурыми гумусовыми затеками, неяснослойный, плотный, тиксотропный. Встречается галька. Переход неясный.
BC_g 27—50 см.	Сизый с ржавыми пятнами тяжелый суглинок сетчато-ячеистой текстуры, слоеватый, уплотненный. Переход ясный.
C 50—80 см.	Буровато-серый, более однородный по окраске, тяжелый суглинок, уплотненный, вязкий.

Тундровые глеевые почвы редко имеют однородные контуры и в зависимости от мезо- и микрорельефа образуют различные микрокомплексы. На вершинах увалов, в верхней части склонов, в пятнисто-медальонных участках тундры торфянисто-глеевые почвы образуют микрокомплексы с остаточно-глеевыми почвами пятен (до 40%). На пологих склонах с мелкокомковатым микрорельефом пятна составляют не более 10%. На дренированных шлейфах склонов и участках водоразделов вблизи озер с бугорковато-пятнистым микрорельефом комплексы более сложные: основная поверхность представлена торфяно-глеевыми, бугорки — торфянистыми и оторфованными глеевыми, пятна — остаточно-глеевыми почвами. На слабодренируемых шлейфах склонов, краях болот с крупнобугорковатыми участками торфяно-глеевые почвы бугорков образуют комплексы с тундровыми болотными торфянисто-глеевыми почвами западин.

Профиль микрокомплекса почв пятнисто-медальонной тундры представлен разрезами 34 (тундровая оторфованная поверхностно-глеевая почва задернованного участка) и 33 (остаточно-глеевая почва пятна).

Разрез 34.

A_0 0—3 см.	Светло-коричневый, слаборазложенный, слабооторфованный.
A_0A_1 3—5 см.	Темно-коричневый с обильными органическими включениями, рыхлый, влажный. Переход ясный.
B_{gt} 5—28 см.	Буровато-сизый с обильными затеками гумуса, ржавыми и сизыми пятнами, тяжелосуглинистый, тиксотропный, плотный, сырой, корней мало. Переход постепенный.
BC_g 28—55 см.	Буровато-сизый, тяжелосуглинистый, уплотненный, сетчато-ячеистой текстуры, сырой. Переход постепенный.
C 55—90 см.	Серый с сизовато-бурым оттенком, равномерно окрашенный, тяжелосуглинистый, сетчато-ячеистой текстуры, уплотненный, сырой. Единично встречаются охристые мягкие орштейны.

Разрез 33.

A_1B 0—2 см.	Темно-бурый, трещиноватый, мелкокомковатый, тяжелосуглинистый, рыхлый, влажный. Переход ясный.
B_{gt} 2—20 см.	Бурый с ржавыми и сизыми пятнами, более частыми в нижней части горизонта, тяжелосуглинистый, неяснослойный, сырой, тиксотропный, плотный. Переход ясный.

BC_g 20—58 см.

Буровато-сизый, окрашен более равномерно, тяжело-суглинистый, уплотненный, сетчато-ячеистой текстуры, сырой, при высыхании видна белесая присыпка. Переход ясный.

C 58—90 см.

Серый с сизовато-бурым оттенком, равномерно окрашенный, тяжелосуглинистый, уплотненный, сетчато-ячеистой текстуры, сырой.

Различия в морфологии почв пятнистого комплекса состоят в отсутствии аккумулятивного горизонта в почве пятна и менее выраженном морфологическом оглеении. Генетические горизонты куполообразно выгнуты, что является результатом процесса пучения. Почвы пятнистых участков по сравнению с почвами участков без пятен отличаются менее выраженными признаками оглеения и меньшей степенью тиксотропности B_{gt} .

Почвы легкого механического состава характеризуются серией разрезов, заложенных от вершины до подножия гривы, сложенной песчаносщебенчатым материалом.

Разрез 54 заложен на вершине гривы. Пятна лишайниково-дриадовой растительности чередуются с щебенчато-валунистыми россыпями:

Ξ 0—90 см.

Песчаный хрящеватый элювий. В нижней части толщи увеличивается влажность.

Разрез 55 заложен в верхней части склона западной экспозиции в пятнистой кустарничково-мохово-лишайниковой тундре:

A_0A_1 0—2 см.

Коричнево-бурый, слабогумусированный, супесчаный, влажный.

B_{ghf} 2—33 см.

Сизовато-серый с редкими охристыми пятнами и линзами, неяснослойный, супесчаный, влажный.

C 33—90 см.

Сизая супесь с темными «карманами» пылеватого суглинка, мокрая, сочится вода, стенка разреза заплывает.

Разрез 56 заложен в середине склона на участке кустарничково-зеленомошно-лишайниковой пятнистой тундры:

A_0 0—2 см.

Мохово-лишайниковая подстилка.

A_1A_{2g} 2—4 см.

Кофейно-серый с белесоватыми пятнами органо-минеральный горизонт, влажный. Переход по неровной линии.

B_{ghf} 4—14 см.

Коричнево-охристый, внизу охристый оттенок светлеет и прерывается сизыми пятнами, супесчаный, сырой, стенка оседает.

BC 14—62 см.

Сизо-серый, супесчаный, мокрый, плывет.

У подножия склона на участке кустарничково-мохово-лишайниковой тундры находится разрез 35:

A_0 0—3 см.

Оторфованная подстилка.

A_0A_1 3—5 см.

Буровато-коричневый легкий суглинок с большим количеством слаборазложившихся органических остатков, много корней, влажный, бесструктурный. Сизовато-белесый, рыхлый, влажный, супесчаный. Переход ясный.

A_{2g} 5—9 см.

B_{ghf} 9—15 см.

Охристо-коричневый с сизыми пятнами, рыхлый, мокрый, супесчаный. Нижняя граница отчетливая.

BC₁ 15—45 см.

C 45—75 см.

Коричневато-сизый (неравномерноокрашенный), супесчаный, мокрый (плывет), бесструктурный. Встречается галька.
Сизый, бесструктурный, супесчаный, с прослойкой легкого суглинка на глубине 67—75 см, в верхней части которой встречается крупная галька. Считается вода, разрез быстро заплывает.

Из приведенных морфологических описаний видно, что от верхних элементов рельефа к нижним увеличивается мощность органогенных горизонтов и почвенного профиля в целом, усиливается его дифференциация. В средней части склона на глубине 60—70 см появляются прослойки легкого суглинка мощностью 5—10 см. Одновременно вниз по склону усиливаются морфологические признаки оглеения в виде сизой окраски горизонта A_{2g} и сизых пятен в горизонте B_{ghf} (разрез 35).

Микрокомплексы, в которых встречаются глеево-подзолистые почвы, большей частью связаны с процессами пятнообразования. На вершинах гривы в дриадовой тундре, микрорельеф которой представлен обширными пятнами эолового происхождения, подзолистые почвы участков под растительностью образуют комплексы с примитивными почвами (почво-элювием) пятен.

На склонах гривы в кустарничково-мохово-лишайниковой пятнистой тундре оторфованные глеево-подзолистые почвы образуют микрокомплексы с остаточн-глеевыми почвами пятен.

Болотные почвы на участке стационара «Харп» занимают около 35% площади. На водоразделах и приводораздельных склонах они встречаются в комплексе с торфяно-глеевыми почвами и приурочены к полигональным трещинам и небольшим западинам. Растительный покров составляет сфагнум. В этих условиях формируются тундровые болотные почвы, в профиле которых (разрез 68) выделены следующие горизонты:

A_t 0—2 см. Сфагновый очес.
A_t 12—17 см. Побуревший слаборазложившийся торф.
B_{gh} 17—21 см. Буровато-темно-серый (потечно-гумусовый), влажный, тяжелый суглинок. Нижняя граница неровная.
G 21—50 см. Сизо-бурая вязкая мокрая глина с кристалликами льда. Плотный мерзлый горизонт с 50 см.

Как видно из приведенного морфологического описания, эти почвы характеризуются наличием на их поверхности торфа мощностью около 20 см, ниже которого выделяется горизонт B_{gh}, образованный вследствие миграции гумусовых и железистых веществ из торфяного слоя.

Наиболее распространены на изученной территории тундровые болотные почвы мочажин и «полос стока». В растительном покрове их, кроме сфагнума, есть пушица и осока. В летнее время на поверхности таких болот стоит вода.

Разрез 29 характеризует строение таких почв:

A_t 0—8 см. Сфагновый неразложившийся очес.
A_t 8—16 см. Побуревший слаборазложившийся торф.
A_t 16—40 см. Буровато-коричневый уплотненный торф, быстро заплывает.
G 40—50 см. Голубовато-сизая слоеватая бесструктурная глина, сверху слегка пропитанная гумусом. Линзы льда.

Таблица 1

№ разреза	Горизонт	Глубина, см	Содержание фракций, %, диаметром, мм						
			1—0,25	0,25—0,05	0,05—0,01	0,01—0,005	0,005—0,001	<0,001	<0,01
31	A ₀ A ₁	10—13	4,45	10,72	38,05	8,60	9,28	28,90	46,78
	B _{gt}	13—27	4,35	9,50	36,64	8,02	7,96	33,53	49,51
	BC _g	28—38	5,41	14,37	37,38	8,54	8,64	25,66	42,84
	BC _g	40—50	5,71	11,29	37,84	11,01	2,08	22,07	35,16
	C	50—60	4,72	11,46	42,25	5,56	11,84	24,17	41,57
34	A ₁ B	3—10	1,87	5,52	52,59	10,59	12,24	17,25	40,06
	B _{gt}	10—20	2,00	7,73	47,01	7,81	13,58	21,87	43,26
	B _{gt}	20—30	1,12	6,12	49,83	12,73	10,82	19,38	42,94
	BC _g	40—50	0,45	3,73	55,24	8,27	12,41	20,90	40,58
	C	60—70	0,11	3,50	56,74	12,47	9,38	17,81	39,66
33	C	80—90	0,46	5,29	56,02	12,54	7,70	19,99	38,23
	B	2—10	1,27	5,62	49,16	14,44	9,63	19,88	49,35
	B _{gt}	10—20	0,94	6,32	51,08	11,38	12,06	18,22	41,66
	BC _g	20—30	0,51	4,03	52,74	13,74	10,33	18,68	42,72
	BC _g	40—50	0,05	6,91	56,19	11,99	8,64	16,22	36,85
35	C	60—70	0,05	4,62	56,46	13,62	7,72	17,53	38,87
	C	80—90	0,07	5,35	56,41	13,17	7,83	17,17	38,17
	A _{2g}	5—9	5,45	82,87	6,00	0,10	0,00	5,58	5,68
	B _{ghf}	9—15	3,82	82,38	4,60	1,45	0,30	7,45	9,20
	BC _t	15—25	2,48	76,44	12,96	1,95	0,00	6,17	8,12
	BC _t	25—35	2,86	78,90	10,91	2,10	0,10	5,13	7,33
	C ₁	45—55	0,91	82,92	9,00	1,90	0,60	4,67	7,17
	C ₁	55—65	0,35	80,70	13,01	0,05	0,40	5,49	5,94
	C ₂	67—75	0,81	40,46	32,41	9,24	7,48	9,60	26,32

Таблица 2

Разрез	Глубина, см	% потерь от прокаливании	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	R ₂ O ₃	CaO	MgO	MnO	P ₂ O ₅	Молекулярные отношения		
											SiO ₂ /Al ₂ O ₃	SiO ₂ /Fe ₂ O ₃	SiO ₂ /R ₂ O ₃
31	5—10	33,05	68,72	6,97	14,82	22,32	1,47	1,92	—	0,53	16,76	12,37	7,12
	10—13	16,58	71,37	9,08	10,82	20,29	1,46	1,59	—	0,39	13,36	17,59	7,59
	13—27	8,25	71,74	10,17	10,61	21,01	1,40	1,65	—	0,23	11,99	18,03	7,20
	28—38	4,64	72,88	10,30	9,35	19,88	1,97	1,66	—	0,23	12,04	20,79	7,62
	40—50	4,17	72,10	8,73	10,09	18,98	1,75	1,82	—	0,16	14,03	19,07	8,03
33	50—60	4,15	72,96	9,52	10,08	19,71	1,79	1,77	—	0,11	13,07	19,30	7,79
	60—70	3,48	70,09	11,12	10,00	21,28	1,78	2,03	—	0,16	10,72	18,68	6,81
	0—2	4,53	73,60	12,44	6,29	19,00	2,06	1,87	0,04	0,27	10,05	31,46	7,62
	2—10	3,63	72,27	13,54	6,44	20,29	2,22	1,66	0,06	0,31	9,06	30,12	6,97
	10—20	3,34	73,21	10,89	6,50	17,77	2,39	1,79	0,01	0,44	11,40	29,75	8,24
34	30—40	3,05	73,64	12,53	6,80	19,88	2,11	2,09	0,03	0,55	9,98	28,53	7,39
	60—70	2,55	72,38	12,37	6,03	18,97	3,37	1,58	0,05	0,57	9,88	31,73	7,54
	80—90	2,44	73,04	10,65	6,94	18,22	2,36	1,13	0,12	0,63	11,70	28,30	8,28
	3—10	4,47	73,55	7,80	6,64	14,93	2,48	1,49	0,09	0,49	16,13	29,90	10,39
	10—20	5,31	71,96	9,46	6,34	16,23	2,09	1,44	0,04	0,43	12,89	29,97	9,02
35	20—30	4,23	72,81	10,06	5,51	15,91	1,61	1,61	0,04	0,34	12,26	35,70	9,13
	30—40	3,28	72,04	10,82	7,24	18,63	1,94	1,91	0,04	0,43	11,32	26,58	7,95
	40—50	3,78	72,56	11,59	6,65	18,67	2,32	1,72	0,08	0,43	10,61	28,78	7,75
	60—70	3,39	72,85	9,77	7,14	17,52	2,30	1,40	0,07	0,61	12,64	26,97	8,60
	80—90	2,89	72,43	11,60	7,36	19,59	2,71	1,30	0,14	0,63	10,61	26,24	7,56
	3—5	37,34	79,33	7,21	4,97	12,71	1,86	1,16	—	—	18,69	42,60	12,9
	5—9	2,01	84,94	6,46	3,06	9,52	1,44	0,97	—	—	22,65	74,10	17,35
	9—15	1,33	83,54	6,38	4,05	10,53	1,69	0,98	—	—	22,20	54,90	15,80
	15—25	1,12	82,76	6,85	4,54	11,45	1,89	1,20	—	—	23,00	54,60	16,22
	35—45	0,82	81,93	6,90	3,73	10,73	1,77	1,19	—	—	20,20	58,60	15,01
	65—75	0,79	81,12	7,99	4,03	12,12	1,90	1,10	—	—	17,24	53,65	17,26



П 80266

Среди болотных почв на этой территории встречаются почвы, сформированные на переотложенных, часто заиленных торфах реликтовых болот. Такая почва описана вблизи оз. Городкова на вейниковой луговине с политриховыми и сфагновыми мхами (разрез 197):

A'_t 0—9 см.	Торф сфагново-вейниковый слаборазложившийся.
A''_t 9—24 см.	Сизо-бурый, иловато-глинистый, много органических включений, уплотненный, слоистый, сырой.
A'''_t 24—33 см.	Слоистый. Прослойки сизо-бурого листового суглинка толщиной 0,5—2 см чередуются с прослойками коричневого, хорошо разложившегося, заиленного торфа.
A'''_t 33—46 см.	Сизо-коричневый с ржавыми пятнами, сложен тонкими пластинками хорошо разложенного спрессованного торфа, разделенными тончайшими слоями иловатого суглинка.

Таким образом, слаборазложившиеся торфа современных болот подстилаются реликтовыми заиленными хорошо разложившимися торфами.

Характерной чертой тундровых глеевых, подзолисто-глеевых и болотных почв является присутствие в нижней части почвенных профилей многолетней мерзлоты. Водопроницаемая мерзлота образуется только в песчано-щебенчатых отложениях на вершинах гряд. В суглинистых, а также супесчаных почвах, подстилаемых суглинками, медленно оттаивающая водонепроницаемая мерзлота препятствует миграции почвенных растворов, способствуя переувлажнению почв.

В морфологии почв повсеместно отмечаются признаки криогенных процессов: смещение, выгибание, погребение горизонтов, трещины в минеральной толще, заполненные торфом и растительными остатками, вымораживание камней и щебенки, отрыв органогенных горизонтов от минеральной толщи почвы и т. д. Оттаявшие горизонты находятся в тиксотропном состоянии, продолжительность которого наибольшая в суглинистых почвах.

Данные механического состава (табл. 1) показывают, что поверхностно-глеевые почвы (разрезы 31, 33, 34) представлены тяжелыми суглинками, а подзолисто-глеевые иллювиально-железисто-гумусовые (разрез 35) — супесями. В механическом составе суглинистых отложений преобладают фракции крупной пыли и ила, в сумме составляющие 60%.

По результатам механического анализа можно судить о своеобразном распределении ила в профиле торфяно-глеевой почвы (разрез 31). Наибольшее количество илистых частиц содержится в верхней части профиля ($A_0A_1B_{gt}$), лежащие ниже горизонты (BC_g 40—50 см) обеднены илом, а на глубине предельного сезонного оттаивания вновь фиксируется повышенное содержание илистых частиц. На фоне высокого содержания ила в верхней части профиля наблюдается незначительный вынос его из A_0A_1 в глее-тиксотропный горизонт B_{gt} . Однако максимум ила в горизонте B_{gt} , видимо, объясняется не столько поступлением из A_1 , сколько накоплением «in situ» при гидролизе минералов в глее-тиксотропном горизонте. Формирование элювиального по содержанию ила и физической глины горизонта на глубине 40—50 см можно объяснить выносом ила с почвенными растворами, мигрирующими к двум мерзлым фронтам при замерзании почвы, подстилаемой многолетней мерзлотой (Цыпенкин, 1937).

В почвах пятнистого микрокомплекса (разрезы 33 и 34), особенно в остаточно-глеевой почве пятна (разрез 33), накопление ила и физической глины в глее-тиксотропном горизонте (10—30 см) снижается, так что эти

фракции в почве пятна распределены более равномерно, но в оторфованной поверхностно-глеевой (разрез 34) сохраняется элювиальный горизонт на глубине 40—50 см.

Глеево-подзолистые почвы литологически неоднородны: супесчаная толща на глубине 67 см подстиается легким суглинком с содержанием физической глины 26% и ила 9%. Данные механического анализа свидетельствуют о накоплении илистых частиц в верхней части профиля относительно почвообразующей породы, за которую, вследствие неоднородности наносов, принята толща на глубине 50—60 см. На фоне этого накопления идет элювиально-иллювиальное перераспределение ила из горизонта A_{zg} в горизонт B_{ghf} .

Данные валового химического состава (табл. 2) торфяно-поверхностно-глеевой почвы (разрез 31) показывают, что по содержанию Al_2O_3 в ее профиле отчетливо выделяются два элювиальных горизонта. Первый расположен на глубине 5—10 см, второй — 40—50 см. Формирование верхнего элювиального горизонта обязано слабо выраженным процессам нисходящей миграции веществ в теплый период. Второй горизонт формируется в надмерзлом слое почвы, и образовался, очевидно, благодаря многолетней криогенной миграции веществ к верхнему и нижнему фронтам промерзания. Характер распределения железа по профилю рассматриваемой почвы иной, чем алюминия. В верхнем горизонте и в профиле в целом количество железа выше, чем в почвообразующей породе, т. е. элювиальный горизонт не выражен. Нижний элювиальный горизонт по содержанию Fe_2O_3 выражен слабо, и минимум Fe_2O_3 находится ближе к поверхности, чем минимум Al_2O_3 . Неодинаковый характер распределения Al_2O_3 и Fe_2O_3 по профилю объясняется, по-видимому, различной миграционной способностью этих элементов. Железо в связи с переходом из одной формы в другую имеет возможность закрепляться в верхних горизонтах. Этому способствуют также восходящие токи влаги к фронту промерзания. Кальций и магний имеют тенденцию к выносу из верхних горизонтов, при этом по содержанию MgO весь профиль обеднен по сравнению с породой, а CaO накапливается, хотя и незначительно, в иллювиальном горизонте.

В валовом составе оторфованной поверхностно-глеевой почвы пятнистого микрокомплекса (разрез 34), более дренированной, чем ранее рассматриваемая, отмечается заметный вынос из верхнего горизонта Fe_2O_3 и относительно накопление SiO_2 . В остаточно-глеевой почве пятна (разрез 33) тенденция выноса Fe_2O_3 сохраняется, однако Al_2O_3 накапливается во всех почвенных горизонтах по сравнению с породой. В целом такие почвы характеризуются слабой дифференциацией профиля. Распределение щелочноземельных оснований по профилям почв пятнистого микрокомплекса имеет следующую закономерность: CaO сравнительно равномерно распределяется по профилю остаточно-глеевой почвы и выносятся, хотя и слабо, из оторфованной поверхностно-глеевой, а MgO накапливается в верхних горизонтах по сравнению с породой.

В глеево-подзолистой иллювиально-железисто-гумусовой почве (см. разрез 35, табл. 2) отчетливо выражено в горизонте A_0A_1 биогенное накопление полуторных окислов, кальция и магния. Элювиальный горизонт (A_{zg} 5—9 см) характеризуется выносом R_2O_3 , CaO и MgO и относительным обогащением SiO_2 по сравнению с почвообразующей породой. Железо при этом накапливается, хотя и в незначительном количестве, в иллювиальном горизонте.

Данные химического состава (табл. 3) показывают, что для этих почв характерна высокая кислотность. Наибольшая ее величина (рН 3,0—3,6) обнаружена в толще торфа болотных почв. При этом нижние, наиболее разложившиеся слои торфа менее кислые, чем верхние. Кроме того, болотные

Таблица 3

Химический состав почв стационара «Харп»

№ разреза	Глубина, см	pH в KCl	Кислотность, по Соколову, мг-экв на 100 г почвы			Н ⁺ по Гедройцу	Поглощенные Са ⁺⁺ +Mg ⁺⁺ мг-экв на 100 г почвы	Степень насыщенности основаниями %	Гумус, по Тюрину	Подвижные формы, мг на 100 г почвы		Несиликатные, по Веригиной, %	
			Н ⁺	Al ⁺⁺⁺	Н ⁺ +Al ⁺⁺⁺					P ₂ O ₅	K ₂ O	Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃
31	0—5	3,3	2,88	8,47	11,35	21,4	97,4	82	37,7*	21	85	0,14	0,06
	5—10	3,7	0,35	7,53	7,88	22,4	62,8	73	15,5*	18	75	1,11	0,47
	10—13	3,6	0,49	6,68	7,17	16,5	58,6	79	6,3	4	—	1,03	0,67
	13—27	4,1	0,05	6,42	0,47	8,0	29,0	78	2,6	4	13	0,69	0,33
	28—38	4,5	0,05	0,17	0,22	0,7	35,4	98	1,1	6	15	0,54	—
	40—50	5,0	0,09	0	0,09	0,2	28,0	99	0,6	—	—	0,53	—
	50—60	5,1	0,07	0,01	0,08	0,3	28,6	99	0,6	18	15	0,56	0,37
34	0—5	4,1	0,9	0,02	0,92	3,5	110,2	97	5,9	57	—	0,14	0,06
	5—10	4,8	0,6	0,10	0,70	0,7	49,5	98	—	22	—	0,65	0,28
	10—20	4,9	0,1	сл.	0,10	0,6	43,0	98	0,6	30	10	0,39	0,29
	20—30	4,9	0,1	0,10	0,20	0,2	35,4	99	0,5	16	10	0,43	0,22
	30—40	5,4	сл.	0,10	0,10	0,1	39,7	99	0,4	10	11	0,42	0,19
	40—50	5,4	—	—	—	—	46,3	—	0,4	10	15	0,43	0,24
33	0—2	6,0	0,2	0,30	0,50	0,7	60,0	98	—	35	19	0,47	0,33
	2—10	5,4	0,1	сл.	0,10	1,7	52,0	97	0,6	9	12	0,50	0,31
	10—20	5,5	—	—	—	0,3	—	—	0,5	—	—	0,46	0,32
	20—30	5,4	—	—	—	0,2	—	—	0,4	—	—	0,40	0,23
	30—40	5,5	—	—	—	0,2	34,3	99	0,3	—	—	0,43	0,22
	40—50	5,6	—	—	—	0,2	29,8	99	0,3	—	—	0,42	0,24
	60—70	5,9	—	—	—	0,2	31,8	99	0,4	—	—	0,40	0,22
54	0—10	3,9	0,07	0,20	0,27	0,5	11,3	96	0,9	25	8	—	—
	70—80	4,1	—	—	—	0,1	11,1	99	—	6	10	—	—
55	0—2	4,9	—	—	—	1,0	6,8	87	1,3	25	16	—	—
	2—10	4,5	—	—	—	0,3	—	—	—	5	—	—	—
	60—70	4,5	—	—	—	0,1	10,9	99	—	5	10	—	—
56	0—2	3,7	—	—	—	1,3	19,3	94	—	—	48	—	—
	2—4	3,9	0,06	1,57	1,63	4,0	12,5	76	1,8	4	18	—	—
	4—13	4,3	0,04	0,72	0,76	0,1	—	—	0,7	6	8	—	—
	20—25	4,2	0,04	0,45	0,49	0,1	12,4	99	0,3	7	7	—	—
	40—50	4,2	0,04	0,31	0,35	0,1	—	—	0,4	7	8	—	—
	65—75	4,3	0,04	0,13	0,17	0,1	15,6	99	0,3	7	5	—	—
35	0—3	3,4	—	—	3,07	12,8	67,3	80	36,0*	7	65	0,2	0,06
	3—5	3,4	0,86	2,21	3,07	13,9	53,0	79	28,3*	—	—	0,37	0,30
	5—9	4,2	0,07	1,37	1,44	1,0	17,5	94	0,9	12	16	0,18	0,10
	9—15	4,6	0,05	0,93	0,98	1,1	14,6	95	0,5	12	15	0,16	0,16
	15—25	5,1	0,04	0,01	0,05	0,7	11,2	96	0,1	12	6	0,08	0,16
	25—35	4,9	0,07	0,36	0,43	0,4	9,2	96	0,1	—	—	0,06	0,05
	35—45	5,1	0,10	0,87	0,97	0,1	13,0	99	0	12	11	0,07	0,03
	45—55	6,0	—	—	—	0,2	9,9	98	—	—	—	—	0,05
55—65	6,2	—	—	—	0,2	11,9	98	—	—	12	0,07	0,11	
68	0—12	3,0	7,29	0,85	8,14	18,4	10,3	36	—	75	—	—	—
	12—17	3,6	0,39	5,81	6,20	5,1	17,4	77	—	1	5	—	—
	18—25	3,7	0,04	1,73	1,77	0,4	11,8	95	1,2	4	5	—	—
	30—35	3,7	0,04	1,58	1,62	0,3	10,2	99	1,3	4	—	—	—
	40—45	4,1	0,04	0,50	0,54	0,1	14,0	99	1,5	4	11	—	—
29	0—8	3,2	—	—	—	39,7	44,3	52	6,1**	35	—	0,34	—
	8—16	3,3	—	—	—	28,0	57,4	67	—	5	—	0,45	—
	16—24	3,3	1,65	0,27	1,92	21,6	67,9	76	6,1**	20	19	0,65	—
	30—40	3,2	0,94	0,33	1,27	12,6	69,9	84	5,7**	—	3	0,62	—
	40—50	3,7	0,43	0,46	0,89	5,5	53,7	91	5,6**	4	4	0,48	—

* Гумус, по Анстету.
** Зольность.

Продолжение табл. 3

№ разреза	Глубина, см	pH в KCl	Кислотность, по Соколову, мг-экв на 100 г почвы			Н ⁺ по Гедройцу	Поглощенные Са ⁺⁺ +Mg ⁺⁺	Степень насыщенности основаниями	Гумус, по Тюрину	Подвижные формы, мг на 100 г почвы		Несиликатные, по Вергиной, %	
			Н ⁺	Al ⁺⁺⁺	Н ⁺ +Al ⁺⁺⁺					мг-экв на 100 г почвы	%	P ₂ O ₅	K ₂ O
197	0—9	4,6	—	—	—	5,4	31,0	85	—	30	9	—	—
	9—20	3,8	0,29	1,67	1,96	5,7	15,0	72	6,3	4	17	—	—
	24—33	4,0	0,08	1,63	1,71	5,7	15,8	73	8,4	4	7	—	—
	35—45	3,7	0,04	1,43	1,47	6,1	14,5	70	—	6	12	—	—

почвы, имеющие большую мощность торфа, характеризуются повышенной кислотностью и она более плавно уменьшается с глубиной (разрезы 68 и 29). В аллювиальной болотной почве (разрез 197) верхний, богатый зольными элементами слой торфа имеет менее кислую реакцию по сравнению с лежащими ниже илисто-торфяными горизонтами. Минеральные горизонты болотных почв также характеризуются наивысшей кислотностью по сравнению с другими, взятыми нами для исследования, почвами.

Подстилкам поверхностно-глеевых и подзолистоглеевых иллювиально-железистых почв соответствует наименьшая величина pH по сравнению с остальной частью профиля. В отличие от болотных здесь наблюдается довольно резкое уменьшение кислотности с глубиной. Наименьшая кислотность из всех рассматриваемых почв характерна для почвы пятна-медальона (разрез 33), что, очевидно, обусловлено миграцией веществ из нижних горизонтов в верхние в результате криогенных процессов и отсутствием органогенного горизонта. В оторфованных поверхностно-глеевых почвах пятнистого микрокомплекса (разрез 34) кислотность значительно ниже, чем в торфяно-поверхностно-глеевых почвах участка без пятен (разрез 31).

Данные определения обменной кислотности по Соколову в общем согласуются с величиной pH. Наибольшей кислотностью отличаются органогенные горизонты. В минеральных горизонтах песчаных почв количество обменных Н⁺+Al⁺⁺⁺ ниже, чем в глинистых. Такая же закономерность наблюдается и в изменении содержания обменного водорода по Гедройцу.

Содержание поглощенных оснований (Са⁺⁺+Mg⁺⁺) в минеральных горизонтах зависит от механического состава, а в органогенных — от богатства растительного материала зольными элементами. В глинистых и тяжело-суглинистых почвах количество их составляет 28—43, а в песчаных и легкосуглинистых снижается до 2—14 мг-экв на 100 г почвы. В органогенных горизонтах содержание обменных кальция и магния колеблется от 50 до 110 мг-экв на 100 г почвы. Распределение поглощенных оснований по профилю в рассматриваемых почвах неодинаково. В поверхностно-глеевых почвах (разрезы 31, 34) наблюдается аккумулятивный тип распределения поглощенных оснований с постепенным снижением содержания их от верхних горизонтов к породе. Почвы пятна-медальонов (разрез 33) отличаются меньшим, по сравнению с оторфованными поверхностно-глеевыми микрокомплексами, накоплением поглощенных оснований в верхних горизонтах. В иллювиально-гумусовых супесчаных почвах (разрезы 54, 55, 56, 35) по мере возрастания мощности органогенных горизонтов увеличивается содержание поглощенных оснований. В самой развитой глеево-подзолистой

почве (разрез 35) наибольшее количество оснований накапливается в верхних горизонтах и вниз по профилю содержание их снижается постепенно. Среди болотных почв наиболее высоким содержанием поглощенных оснований отличается торф тундровой болотной почвы в аллювиальной долине (разрез 29), что, по-видимому, можно объяснить повышенным содержанием кальция в водах, стекающих с водораздела в болото.

По характеру распределения поглощенных оснований и степени насыщенности ими выделяется почва разреза 197, в которой более богатая основаниями толща современного торфа подстилается более бедным реликтовым торфом.

Гидротермический режим и состав растительности лесотундры обуславливают накопление на поверхности почв слабо минерализованного органического вещества (до 37%). Содержание и распределение гумуса в минеральных горизонтах этих почв существенно различается. Более высокое его количество обнаружено в торфяно-глеевой и наименьшее — в супесчаной почве. Кроме того, в первой почве по сравнению со второй наблюдается более плавное, постепенное уменьшение содержания гумуса с глубиной. В глеевых почвах пятнистого микрокомплекса (разрезы 33, 34) содержание гумуса по всему профилю значительно ниже, чем в соответствующих почвах участка без пятен (разрез 31). Это объясняется меньшим поступлением гумуса из маломощных, нарушенных процессами пятнообразования горизонтов и, возможно, более интенсивной его минерализацией вследствие более оптимальных гидротермических условий (Дедков, 1970, 1971). Следует отметить, что глубокая пропитанность гумусом почвенного профиля характерна для всех исследованных почв, особенно заболоченных. «Потечное» распределение гумуса наблюдается также в песчаной почве: здесь отсутствует его накопление в иллювиально-гумусовом горизонте. Ю. А. Ливеровский (1934) отмечал характерное для тундровых почв, развитых на легких породах, «аккумулятивное» распределение гумуса, объясняя это слабым развитием подзолообразовательного процесса.

Подвижные формы фосфора и калия накапливаются преимущественно в органогенных горизонтах, в минеральной толще они содержатся в незначительном количестве. Фосфор по сравнению с калием обнаруживает меньшее биогенное накопление. Содержание последнего особенно велико в торфах и оторфованных подстилках.

Наибольшее количество несиликатных соединений R_2O_3 обнаружено в торфяно-поверхностно-глеевой почве. Сернокислой вытяжкой извлекается из органогенных горизонтов более 1% Fe_2O_3 . Вниз по профилю содержание железа уменьшается до 0,7% в глее-тиксотропном горизонте и до 0,6% — в породе. Несиликатный алюминий наиболее интенсивно накапливается в глее-тиксотропном горизонте, а в нижележащей толще распределен равномерно. В оторфованной глеевой почве пятнистого микрокомплекса аккумуляция несиликатных R_2O_3 в верхних горизонтах выражена значительно слабее, а в почве пятна они распределяются равномерно по всему профилю. В подзолисто-глеевой почве несиликатные R_2O_3 содержатся в значительно меньшем количестве. Отмечается биогенное накопление этих соединений в аккумулятивных горизонтах (0,7%). В минеральной толще содержание R_2O_3 незначительное и постепенно снижается вниз по профилю.

Таким образом, в верхних горизонтах плакорных почв стационара происходит накопление большого количества несиликатных соединений Са, Mg, K, Fe, Al. По мнению ряда исследователей, это явление связано с миграцией растворов к фронту промерзания (Иванова, 1965; Крейда, 1958, 1962; Тютюнов, 1951, 1960). Выпадающие при промерзании растворов соединения закрепляются в результате конденсации и частичной кристаллизации (Ногина и др., 1968). Другой причиной обогащения верхних горизонтов

тундровых почв подвижными соединениями считается их биогенная аккумуляция и замедленный вынос в нижние горизонты в результате экранирования почв мерзлотой (Игнатенко, 1967; Караваева, 1969).

В суглинистых почвах миграции элементов препятствует также водонепроницаемый тиксотропный горизонт B_{gt} .

Однако основным источником накопления большого количества подвижных соединений, особенно R_2O_3 , по нашему мнению, является освобождение их из первичных минералов «in situ» при оглеении, на что указывал ранее И. С. Кауричев (1967). Действительно, основными горизонтами накопления подвижных R_2O_3 являются те, в которых процесс оглеения протекает наиболее активно.

Показателями интенсивности глееобразования в настоящее время считаются величина gH_2 (Eh) и количественное соотношение окисленных и восстановленных форм поливалентных элементов (в частности, железа). В почвах нормального увлажнения gH_2 выше 28 (Eh=500—600 мв), большая часть железа находится в форме окисей, а количество закисных соединений незначительно. В переувлажненных почвах с развитием восстановительных процессов величина gH_2 снижается до 22—25 (Eh до 200—400 мв), резко возрастает содержание закисных соединений.

Профильные кривые gH_2 и распределения FeO характеризуются минимумом gH_2 и максимумом FeO в глеевых горизонтах (Gillespie, 1920; Pearsall, 1950; Сердобольский, 1950; Mc Kenzie, Ericson, 1954; Селль-Бекман и др., 1960; Jefferi, 1963; Кауричев, Ноздрунова, 1964, и др.). Следует отметить, что приведенные выше показатели «границных состояний» не универсальны. Например, в подзолистых поверхностно-глеевых почвах средней тайги накопление значительного количества закисных соединений железа и появление устойчивых признаков оглеения отмечается при величине Eh, равной 400 мв (Кауричев, Фролова, 1965; Фролова, 1964).

Изменение показателей оглеения, а также гидротермический режим почв определяли в течение вегетационных периодов 1967—1968 гг. В настоящей статье приведены данные одного из сроков наблюдения (июль 1968 г.).

Полученные данные (табл. 4) указывают на различия этих почв по условиям увлажнения. Среди них выделяются торфяно-болотные, для которых характерна очень высокая влажность в слое торфа и в минеральных горизонтах. Торфяные поверхностно-глеевые почвы в июле оттаяли только до 30 см. Талые горизонты находятся в состоянии полного насыщения влагой, а влажность нижней минеральной толщи не превышает 18—22% вследствие зимнего перераспределения влаги из нижних горизонтов в верхние. Остаточно-глеевые почвы пятнистых микрокомплексов оттаяли к сроку наблюдения на 55 см. Талые горизонты также увлажнены сильнее, чем мерзлые, однако различие это не столь значительно, как в торфяно-поверхностно-глеевых.

Необходимо отметить, что с формированием пятен-медальонов дренажность «исходных» поверхностно-глеевых почв улучшается за счет испарения летом и вымораживания зимой влаги с поверхности пятен: например, оторфованные подзолисто-глеевые почвы (разрез 35) оттаяли до 67 см. Наибольшее увлажнение наблюдается в верхней части профиля, а также в надмерзлотном горизонте. Однако и в средней части профиля влажность близка к полной влагоемкости (23%).

Таким образом, все рассмотренные почвы — избыточно влажные. Наблюдения за динамикой влажности в теплый период года позволили установить, что болотные почвы постоянно избыточно увлажнены, а глеевые

Таблица 4.

Влажность, окислительно-восстановительный потенциал и формы подвижного железа в почвах лесотундры на стационаре «Харп»

№ разреза	Глубина, см	Влажность, вес. % к абсолютно сухой почве	rH_2	Подвижные формы железа, мг на 100 г почвы,					
				по Веригиной			по Кирсанову		
				Fe_2O_3	FeO	Сумма	Fe_2O_3	FeO	Сумма
31	0—5	557	26,7	33	0	33	8	0	8
	5—10	181	22,9	1425	75	1500	22	22	44
	10—13	107	24,9	1032	57	1089	62	41	103
	13—27	35	27,5	903	48	951	40	0	40
	28—38	22	30,0	828	33	861	31	0	31
	40—50	18	27,6	777	21	798	18	0	18
	50—60	18	26,8	636	16	652	6	0	6
33	0—2	27	28,0	481	34	515	12	6	18
	2—10	25	26,2	474	11	485	6	0	6
	10—20	28	27,4	613	0	613	10	0	10
	20—30	27	27,4	443	17	460	6	0	6
	30—40	27	27,0	456	23	479	9	0	9
	40—50	27	31,2	406	11	417	12	0	12
	60—70	24	31,2	532	0	532	31	0	31
35	0—3	157	24,1	154	0	154	13	0	13
	3—5	174	25,3	355	98	453	13	0	13
	5—9	28	26,3	51	12	63	14	0	14
	9—15	24	—	149	10	159	41	10	51
	15—25	23	26,0	61	6	67	9	0	9
	25—35	21	27,5	49	0	49	3	0	3
	35—45	23	27,0	49	0	49	3	3	31
	45—55	23	—	62	0	62	3	3	6
	55—65	25	25,8	50	56	106	3	0	3
	65—75	39	24,5	174	11	185	9	0	9
29	0—8	1146	21,2	127	57	184	57	28	85
	8—16	1012	21,6	148	133	281	99	99	198
	16—24	883	22,0	321	385	706	48	335	383
	30—40	643	—	86	412	498	231	77	308
	40—50	55	23,0	180	585	567	Следы	241	241

и глеево-подзолистые оказываются временно избыточно увлажненными, причем в глеево-подзолистых и в почвах пятнистого микрокомплекса периоды снижения влажности более длительны.

Условиями увлажнения определяется энергия окислительно-восстановительных процессов в почвах. В постоянно переувлажненной торфяно-болотной почве отмечаются низкие величины редоксипотенциала ($\text{rH}_2=23$), что свидетельствует о глубоком анаэробии (см. табл. 4). В профиле торфяно-поверхностно-глеевых почв можно выделить три зоны, различающиеся по энергии окислительно-восстановительных процессов. В аккумулятивных горизонтах (5—13 см) преобладают процессы восстановления и rH_2 не превышает 25, в иллювиальном горизонте окислительные процессы протекают наиболее интенсивно ($\text{rH}_2=27,5-30,0$). В нижних горизонтах и в почвообразующей породе, находящихся в мерзлом состоянии, возрастает интенсивность восстановительных процессов ($\text{rH}_2=26,8$). В глеево-подзолистой супесчаной почве восстановительные процессы ($\text{rH}_2=24-26$) охватывают верхние (до 25 см) и надмерзлотные горизонты. В иллювиальных горизонтах преобладают окислительные процессы. В почве пятна-медальона заметное развитие восстановительных процессов фиксируется в верхнем пятисантиметровом слое. Необходимо отметить, что процессы

пятнообразования снижают интенсивность оглеения «исходных» поверхностно-глеевых почв пятнистых микрокомплексов (Дедков, 1971).

Определение окисных и закисных форм железа в почвах производили в 1н H_2SO_4 вытяжке по методу Веригиной и в 0,2н. HCl по методу Кирсанова. Из полученных данных (см. табл. 4) видно, что горизонтам с минимальной величиной rH_2 соответствует наибольшее суммарное количество железа, определенного по Веригиной. Содержание его уменьшается в ряду почв: торфяно-поверхностно-глеевая (разрез 31), торфяно-болотная (разрез 29), остаточно-глеевая (разрез 51), глеево-подзолистая иллювиально-железисто-гумусовая (разрез 35). Важно при этом отметить, что во всех почвах в большом количестве обнаружены закисные формы железа. Различие состоит лишь в том, что в одних разрезах закисное железо накапливается во всех генетических горизонтах и преобладает над окисным. Такое соотношение между формами железа обнаружено в болотной почве. В других разрезах окисное железо превалирует над закисным, однако распределение последнего по профилю различно. В песчаных почвах оно отсутствует не только в органогенном горизонте, но и в средней части профиля, в торфяно-глеевой — только в подстилке, и в почве пятна-медальона его нет в средней части профиля.

Сопоставляя эти показатели, можно сделать вывод, что в весенне-летний период торфяно-болотные почвы оглеены по всему профилю, в торфяно-глеевых и глеево-подзолистых почвах наиболее оглеены верхние и в незначительной степени надмерзлотные и мерзлые горизонты. Поэтому плакорные почвы лесотундры выделяются как поверхностно-глеевые. Исследованные почвы по уменьшению степени оглеения можно расположить в следующий ряд: торфяно-болотные, торфяно-поверхностно-глеевые, глеево-подзолистые иллювиально-железисто-гумусовые и остаточно-глеевые почвы пятен.

Выводы

1. В почвах лесотундры стационара «Харп» доминируют глеевый и болотный процессы.

2. Тундровые поверхностно-глеевые почвы дифференцируются морфологически и по данным анализа оглеения: в профиле выделяется верхняя сильно оглеенная толща (10—30 см), в средней части степень оглеения уменьшается и вновь возрастает в надмерзлотных горизонтах. В этих почвах установлено накопление ила, физической глины, валового Fe_2O_3 в верхних и надмерзлотных горизонтах при одновременном выносе валового Al_2O_3 . На глубине 30—50 см формируется элювиальный горизонт, в котором содержится наименьшее количество ила, физической глины, валовых Fe_2O_3 и Al_2O_3 и повышенное содержание SiO_2 . Распределение гумуса, поглощенных оснований, подвижных гидроокислов Fe_2O_3 и Al_2O_3 имеет аккумулятивный характер.

Почвы с таким строением и свойствами формируются в результате сочетания процессов оглеения и криогенеза. В глеевых горизонтах в результате воздействия кислых растворов и восстановительных процессов происходит гидролиз первичных минералов. Вынос подвижных органо-минеральных соединений, образующихся при этом, затруднен, так как слабо-проницаемая тиксотропная минеральная толща экранирована многолетней мерзлотой. Миграция почвенных растворов в период промерзания к верхнему и нижнему холодным фронтам сопровождается переносом подвижных продуктов почвообразования, а также способствует обогащению верхних и надмерзлотных горизонтов илом, R_2O_3 и обеднению ими криогенно-элювиального горизонта.

3. Процессы пятнообразования изменяют свойства поверхностно-глеевых почв. Они способствуют увеличению глубины сезонного оттаивания, уменьшению интенсивности поверхностного оглеения. Прерывистые, мало-мощные органогенные горизонты продуцируют меньше органических кислот, в связи с чем уменьшается количество подвижных органо-минеральных соединений в верхней части минеральной толщи почв. С увеличением глубины сезонного оттаивания возрастает интенсивность вертикальной миграции почвенных растворов, что ведет к частичному выносу из почвенной толщи по сравнению с породой ила, физической глины, CaO , MgO , Fe_2O_3 , Al_2O_3 .

4. В болотных почвах, несмотря на постоянное избыточное увлажнение, накопление торфа незначительно. В слаборазложившемся малозольном торфе и в подстилающих его глеевых горизонтах происходит гидрогенная аккумуляция Ca , Mg , Fe . Как в торфяных, так и в минеральных горизонтах постоянно господствуют восстановительные процессы. Большая часть подвижного железа находится в закисной форме.

5. Глеево-подзолистые иллювиально-железисто-гумусовые почвы формируются в условиях кратковременного избыточного увлажнения и контрастного окислительно-восстановительного режима. После оттаивания сезонной мерзлоты почвы имеют промывной водный режим. В почвенной толще, оглиненной по сравнению с породой, происходит элювиально-иллювиальное (из горизонта A_{2g} 5—9 см в горизонт B_{ghf} 9—25 см) перераспределение ила, физической глины, валовых R_2O_3 , так что горизонт A_{2g} оказывается обедненным ими по сравнению с лежащей ниже минеральной толщей и породой. Между тем содержание поглощенных оснований, подвижных форм Fe , Al , K , P в данном горизонте больше, чем в минеральной толще. Такое соотношение валовых и подвижных соединений характерно для элювиально-глеевых горизонтов в почвах временного избыточного увлажнения (Кауричев, 1967) как результат сочетания подзолистого и глеевого процессов.

6. Возможность элювиально-иллювиального расчленения мерзлотных почв лесотундры ограничена замедленным выветриванием первичных силикатов с незначительным выходом растворимых форм Fe , Al , Ca , Mg (Таргульян, 1971), а также таким соотношением разнонаправленных процессов миграции подвижных продуктов почвообразования, при котором их нисходящая миграция с гравитационными токами растворов перекрывается частично или полностью восходящим перемещением в период промерзания.

ЛИТЕРАТУРА

- Дедков В. С. Элементы гидротермального и окислительно-восстановительного режима почв Приобской лесотундры.— Продуктивность биогенных субарктики. Свердловск, 1970 (Урал. фил. АН СССР).
- Дедков В. С. Изменение свойств поверхностно-глеевых почв лесотундры в связи с процессами пятнообразования.— Экология, 1971, № 2.
- Иванова Е. Н. Некоторые закономерности строения почвенного покрова в тундре и лесотундре побережья Обской губы.— О почвах Урала и Западной Сибири. М., «Наука», 1962.
- Иванова Е. Н. Мерзлотно-таежные почвы Северной Якутии.— Почвоведение, 1965, № 7.
- Игнатенко И. В. Почвы Восточно-Европейской лесотундры.— Растительность лесотундры и пути ее освоения. М., «Наука», 1967.
- Каплюк Л. Ф. Некоторые свойства глеевато-слабоподзолистых почв Северного Приобья в районе Салехарда.— Почвоведение, 1964, № 1.
- Караваева Н. А. Тундровые почвы северной Якутии. М., «Наука», 1969.
- Караваева Н. А., Таргульян В. О. Автономные почвы севера Западной Сибири.— Продуктивность биогенных субарктики. Свердловск, 1970 (Урал. фил. АН СССР).

- Кауричев И. С. Подзолообразование и поверхностное оглеение почв.— Изв. ТСХА, 1967, вып. 2.
- Кауричев И. С., Ноздрунова Е. М. Общие черты генезиса почв временно-избыточного увлажнения.— Новое в теории оподзоливания и осолодения почв. М., Изд-во АН СССР, 1964.
- Кауричев И. С., Фролова Л. Н. К характеристике почвообразования в лесу и на вырубках в подзоне средней тайги.— Изв. ТСХА, 1965, вып. 2.
- Кошелева Н. Т., Толстихина А. С. К вопросу об окультуривании почв Северного Приобья.— Почвоведение, 1957, № 2.
- Крейда Н. А. О почвах восточно-европейских тундр.— Почвоведение, 1958, № 1.
- Крейда Н. А. О некоторых особенностях почвообразования на Крайнем Севере Русской равнины.— Вестн. Ленингр. ун-та, сер. биол., 1962, вып. 1.
- Ливеровский Ю. А. Почвы тундр Северного края.— Труды Полярной комиссии АН СССР, 1934, вып. 19.
- Ливеровский Ю. А., Ливеровская И. Г. Почвы типичной тундры Гыдана и Ямала и некоторые вопросы генезиса и географии почв тундровой зоны.— IV Всесоюзный делегатский съезд почвоведов. Тезисы докл., т. 3. Алма-Ата, 1970.
- Ногина Н. А., Лебедева Н. Н., Шурыгина Е. А. К вопросу о влиянии низких отрицательных температур на растворимость и подвижность несиликатных форм железа.— Почвоведение, 1968, № 12.
- Почвоведение. Под ред. И. С. Кауричева. М., «Колос», 1969.
- Сель-Бекман И. Я., Рабинович В. А., Куровская О. В. Профильные кривые окислительно-восстановительного потенциала в связи с условиями почвообразования.— Почвоведение, 1960, № 6.
- Сердобольский И. П. Окислительно-восстановительные условия глееобразования.— Труды Почвенного ин-та АН СССР им. В. В. Докучаева, 1950, т. 31.
- Таргульян В. О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М., «Наука», 1971.
- Тютюнов И. А. Миграция воды в торфяно-глеевых почвах в периоды заморозков и заморозков ее состояния в условиях неглубокого залегания вечной мерзлоты. М., «Наука», 1951.
- Тютюнов И. А. Процессы изменения почв и горных пород при отрицательной температуре (криогенез). М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Фролова Л. Н. О динамике окислительно-восстановительных процессов на вырубках еловых лесов средней тайги.— Докл. ТСХА, 1964, вып. 99.
- Цыпленкин Е. И. Почвенно-агрономические исследования на Крайнем Севере.— Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та удобрений, агротехники и агропочвоведения на Крайнем Севере, 1937, вып. 19.
- Gillespie L. I. Reduction potentials of bacterial cultures and of Waterlogged soils.— Soil Sci., 1920, vol. 9, N 2.
- Jefferi J. W. O. The relationship Waterlogged rice soils and fertility.— Agron. trof., 1963, 1b, N 8.
- Mc Kenzie L. J., Ericson A. E., The use of redox potentials in studies soil genesis.— Soil Soc. Amer. Proc., 1954, vol. 18.
- Pearsall W. H. The investigation of wet soils and agricultural implications.— J. experiment. agriculture, 1950, vol. 18, N 72 (Oxford).

Ю. Л. МАРТИН

О ЛИХЕНОФЛОРЕ СТАЦИОНАРА «ХАРП»

На территории стационара обнаружено 65 видов лишайников из 27 родов и 14 семейств. Из них 15 относятся к семейству *Cladoniaceae*, причем род *Cladonia* представлен 12 видами. Вторым по количеству видов оказалось семейство *Parmeliaceae*, из рода *Cetraria* найдено 8 видов.

Основное количество видов (24), формирующих лишайнофлору стационара «Харп», принадлежит к мультирегиональному географическому элементу. Превалируют виды с бореально-палеобореальным и циркумполярно-голарктическим высокогорным типом ареала. К первой группе относятся виды *Cladonia rangiferina* (L.) Webb., *C. sylvatica* (L.) Rabenh., *C. uncialis* (L.) Hoffm., *Cetraria islandica* (L.) Ach. и др. а ко второй — *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain., *Cladonia bellidiflora* (Ach.) Shser., *Umbilicaria proboscidea* (L.) Schard., *Parmelia pubescens* (L.) Vain., *Alectoria ochroleuca* (Ehrh.) Nyl.

В лишайниковом покрове наряду с мультирегиональными большое значение имеют и арктоальпийские *Stereocaulon alpinum* Laur., *Umbilicaria torrefacta* (Lightf.) Schard., *Cetraria cucullata* (Bell) Ach. и гипоаркто-монтажные *Catocarpon applanatum* Stein., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *Lecidea flavocoerulescens* (Hornem.) Ach., *Lecanora cenisea* Ach. Кроме перечисленных видов лишайников, обнаружен ряд бореальных, палеобореальных, арктоальпийско-арктических, эвриголарктических и др. видов.

Поскольку имеющиеся данные не позволяют провести детальный анализ лишайнофлоры данного участка, мы приведем систематический список обнаруженных нами видов лишайников.

Род *Sphaerophorus* Pers.: *S. globosus* (Huds.) Vain.; род *Collema* (Wigg.) Zahlbr.: *C. arcticum* Lyng.; род *Psoroma* Nyl.: *P. hypnorum* (Vahl.) Gray; род *Solorina* Ach.: *S. crocea* (L.) Ach.; род *Nephroma* Ach.: *N. arctica* (L.) Torss.; род *Peltigera* Willd.: *P. aphthosa* (L.) Willd., *P. erumpens* (Tayl.) Lange, *P. rufescens* (Weiss.) Humb., *P. variolosa* (Mass.) Gyeln.; род *Lecidea* (Ach.) Zahlbr.: *L. dicksonii* (Gmel.) Ach., *L. flavocoerulescens* (Hornem.) Ach., *L. lapicida* Ach.; род *Catocarpon* Arn.: *C. applanatum* Stein.; род *Rhizocarpon* (Ram.) Arn.: *R. alpicola* (Hepp.) Rabenh., *R. concretum* (Ach.) Elenk., *R. lindsayanum* Räs., *R. tinei* ssp. *arcticum* Run.; род *Baeomyces* Pers.: *B. rufus* (Huds.) Rabenh.; род *Cladonia* (Hill.) Webb.: *C. alpestris* (L.) Rabenh., *C. amaurocraea* (Floerk.) Schaer., *C. bellidiflora* (Ach.) Schaer., *C. coccifera* (L.) Zopf., *C. ectocyna* Nyl., *C. elongata* (Jaqu.) Hoffm., *C. gracilis* (L.) Willd., *C. pleurota* Floerk., *C. pyxidata* (L.) Fr., *C. rangiferina* (L.) Webb., *C. sylvatica* (L.) Hoffm., *C. uncialis* (L.) Hoffm.; род *Stereocaulon* Schreb.: *S. alpinum* Laur., *S. tomentosum* Fr.; род *Umbilicaria* Hoffm. em Frey: *U. deusta* (L.) Baumg., *U. hyperborea* (Ach.) Hoffm., *U. proboscidea* (L.) Schard., *U. Torrefacta* (Lightf.) Schard.; род *Lecanora* (Ach.) Th. Fr.: *L. atra* (Huds.) Vain., *L. cenisea* Ach., *L. polytropa* (Ehrh.) Rabenh.; род *Ochrolechia* Mass.: *O. androgyna*

(Hoffm.) Arn., *O. grimmiae* Lyng., *O. tartarea* var. *frigida* (Sw.) Körb.; род *Haematomma* Mass.: *H. ventosum* (L.) Mass.; род *Candelariella* Müll.-Arg.: *C. vitellina* (Ehrh.) Müll.-Arg.; род *Hypogymnia* Nyl.: *H. physodes* (L.) Nyl.; род *Parmelia* (Ach.) DeNot.: *P. birulae* (L.) Ach., *P. isidiotyla* Nyl., *P. pubescens* (L.) Vain., *P. septentrionalis* (Lyng.) Ahti.; род *Cetraria* Ach.: *C. chrysantha* Tuck., *C. cucullata* (Bell.) Ach., *C. ericetorum* Opiz., *C. hepaticum* (Ach.) Vain., *C. islandica* (L.) Ach., *C. hiaseana* (Fr.) Th. Fr., *C. pinastri* (Scop.) Gray; род *Dactylina* Nyl.: *C. arctica* (Hook.) Nyl.; род *Alectoria* Ach.: *A. ochroleuca* (Ehrh.) Nyl.; род *Cornicularia* Ach.: *C. divergens* Ach.; род *Thamnolia* Ach.: *T. vermicularis* (L.) Ach.; род *Caloplaca* Th. Fr.: *C. elegans* (Linck.) Th. Fr.; род *Buellia* DeNot.: *B. atrata*; род *Physcia* Fr.: *P. aipolia* (Ehrh.) Hampe.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

Г. В. ТРОЦЕНКО

ФЛОРА МХОВ И СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ
СТАЦИОНАРА «ХАРП»

Первые сведения о растительности Северного, Полярного Урала и Зауралья были получены в конце XVIII в. Одним из первых исследователей Полярного Урала и Обско-Карского побережья был В. Зуев (1771 г.). Ботанические коллекции в то время собирались попутно и почти не сохранились до наших дней. В 1837 г. А. Шренк (1855) посетил Северный и Полярный Урал, а И. С. Поляков (1877) и В. Бартенов (1896) низовья Оби и Обдорский край.

Большой материал по флоре сосудистых растений Северного и Полярного Урала был собран экспедицией Русского географического общества, руководимой Э. Гофманом (1847—1848 гг.). На основании полученных данных Ф. И. Рупрехт (1856) опубликовал список растений Северного Урала. В 1880 г. Сомье (Sommier, 1885) обследовал низовья Оби и лесотундру Обдорска; в 1897 г. низовья Оби посетили А. Калачев, В. Држевецкий, А. Боткин (по Говорухину, 1937).

Однако эти районы оставались слабо изученными. Планомерное их изучение начинается лишь с 1910 г., когда Б. Н. Городков впервые исследовал растительность рек Конды и Салыма, а позднее — земли от верховьев рек Таза и Пура до Гыданской тундры и Полярного Урала включительно. В Полярном Зауралье работали Р. Р. Поле (1907), В. Н. Сукачев (1922), К. М. Дерюгин (1898), Б. М. Житков (1913) и др. В советское время особенно развернулись работы по изучению растительности Крайнего Севера в связи с хозяйственными нуждами. Исследования Б. Н. Городкова (1935—1936), В. С. Говорухина (1926), М. К. Барышникова (1934), К. Н. Игошиной (1934), В. Б. Сочавы (1933, 1936), Ф. В. Самбука (1934), В. Н. Андреева (1935), М. Николаевой (1911) доставили много ценнейших сведений о растительности Полярного и Северного Урала, а также Зауралья.

Серия эколого-биологических наблюдений геоботанического цикла на территории лесотундрового стационара «Харп» была начата в 1966 г. детальным флористическим обследованием территории.

Мхи принадлежат к числу важнейших компонентов многих растительных сообществ, нередко выступая в роли эдификаторов и доминантов. Ряд видов участвует в торфообразовании и накоплении органических веществ в почве. Большой интерес представляют мхи для решения вопросов географии и истории флоры.

В основу приводимого ниже флористического списка положена большая коллекция мхов, собранных на территории стационара. Список содержит наиболее распространенные и обильно встречающиеся виды. Расположены они по системе Флейшера-Бротеруса с учетом тех изменений, которые приняты в определителях печеночных, листостебельных и сфагновых

мхов СССР (Абрамова и др., 1961; Савич, Ладыженская, 1936; Савич-Любичкая, Смирнова, 1968). Названия видов приведены в соответствии с требованиями «Международного кодекса ботанической номенклатуры». В списке указаны встречаемость видов по 7-балльной шкале и основные местобитания, с которых собраны образцы.

Всего приводится 84 вида¹ из 44 родов, принадлежащих к 25 семействам, 9 порядкам, 3 подклассам, 2 классам.

КЛАСС НЕРАТИСАЕ — ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ

ПОРЯДОК MARCHANTIALES

СЕМЕЙСТВО MARCHANTIACEAE DUM.

Marchantia polymorpha L. Вид богат формами и разновидностями. По берегам ручьев, озер, на почве, по войничковым и войничково-разнотравным лугам; часто.

M. polymorpha L. f. *aquatica* Ness. Нередко среди болот, мхов болотных.

ПОРЯДОК JUNGERMANIALES

СЕМЕЙСТВО FOSSOMBRONACEAE LINDB.

Pellia epiphylla (L.) Lindb. f. *undulata* Ness. Распространен широко по берегам ручьев, озер, среди болот, по листовичным редколесьям; часто.

СЕМЕЙСТВО LOPHOZIACEAE KOLD.-ROSENV.

Aplosia sphaerocarpa (Hook.) Dum. На илистой почве по берегам ручьев и озер, гигрофитная форма; нечасто.

Lophozia Hatcheri (Evans) Steph. На открытых местах среди мелкокустарничковых тундр, на россыпях щебня в пятнистых тундрах; часто.

L. gracilis (Schleich.) Steph. В тени на гнилой древесине по ивнякам; нечасто.

L. alpestris (Schleich.) Steph. Сильно варьирует по величине и окраске. На торфяной почве в мелкоочкарных тундрах, по пятнистым тундрам; часто.

Mylia anomala (Hook.) Gray. Очень полиморфный вид, имеет много форм, переходящих одна в другую. На болотах постоянная примесь к сфагнам; по пятнистым и мелкоочкарным кустарничковым тундрам; часто.

СЕМЕЙСТВО SCAPANACEAE KOLD.-ROSENV.

Scapania curta (Mart.) Dum. По берегам ручьев на пропитанном водою илистом песке и на открытой пятнистой песчанистой тундре; редко.

S. subalpina (Ness) Dum. По берегам ручьев и озер на торфянистой почве; редко.

СЕМЕЙСТВО PTILIDIACEAE KOLD.-ROSENV.

Ptilidium ciliare (L.) Hsmpr. Встречаются f. *ericitorum* Nees. и f. *inundatum* Schiffn. По болотам, на валежнике в ивниках, по берегам ручьев и озер, в кустарничковой тундре; очень часто.

¹ Все перечисленные ниже виды мхов были определены автором и проверены сотрудниками Биологического института АН СССР З. Н. Смирновой, за что автор выражает ей свою признательность.

КЛАСС MUSCI — ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ

ПОДКЛАСС SPHAGNIDAE — СФАГНОВЫЕ МХИ

СЕМЕЙСТВО SPHAGNACEAE — СФАГНОВЫЕ

Род Sphagnum — Сфагнум

Секция 1. Sphagnum

Sphagnum magellanicum Brid. — Сфагнум магелланский. Сильно изменчив в окраске. На болотах по кочкам и буграм, в заболоченном листовенничном редколесье; очень редко.

S. imbricatum Russ. — Сфагнум черепитчатый. На переходных и осоковых болотах, по кочкарной тундре; редко.

S. palustre L. — Сфагнум болотный. По кустарникам, засфагнованным ерникам, по осоково-сфагновым болотцам; нечасто.

Секция 2. *Rigida* (Lindb.) Schlie ph.

S. compactum DC. — Сфагнум компактный. Среди листовенничных редколесий отдельными подушечками и на песке по берегам ручьев и озер, среди мелкопочварных кустарничковых тундр. Широко распространенный вид, обычен.

Секция 3. *Squarrosa* (Russ.) Schimp.

S. squarrosum Crome. — Сфагнум оттопыренный. По тенистым, сырым местам листовенничных редколесий, по зарастающим озерцам, по берегам озер. Торфообразователь ряда тундровых болот, широко распространен.

S. teres (Schimp.) Ångstr. — Сфагнум гладкий. На сплавиных, в зарослях ольхи, в ивняках, на заболоченных лугах, по крупнобугристым болотам и моховым тундрам. Распространенный вид, торфообразователь, эдификатор низинных болот.

Секция 5. *Insulosa* Jsov.

S. Ångstroemii C. Hartm. — Сфагнум Онгстрема. По низинным и гипново-осоковым болотам, среди тундровых кустарников; редко.

Секция 6. *Subsecunda* (Lindb.) Schlieph.

S. auriculatum Schimp. — Сфагнум ушковидный. По заболоченным берегам озер; одиночно.

Секция 7. *Cuspidata* (Lindb.) Schlieph.

S. lindbergii Schimp. — Сфагнум Линдберга. Распространен по низинным осоковым болотцам, в заросших озерах, в мохово-лишайниковых и кочкарных тундрах; часто.

S. lenense H. Linab. — Сфагнум ленский. Очень изменчив в окраске дерновинок. На кочках, буграх верховых болот, в ивняках и зарослях ольхи, в различных типах тундр; очень часто.

S. riparium Ångstr. — Сфагнум береговой. Изменчив в окраске дерновинок. В пушицевых тосях, на гипново-осоковых болотцах по берегам ручьев и озер, в тундровых озерках; нечасто.

S. obtusum Warnst. — Сфагнум тупой. На сплавиных, по низинным и сфагновым болотам; нечасто.

S. majus (Russ.) C. Jens. — Сфагнум большой. По берегам зарастающих озер, в бугристых тундрах по мочажинам; рассеянно.

S. jensenii H. Lindb. — Сфагнум Иенсена. По зыбким берегам озер, между кочек в торфяно-бугристых тундрах; нечасто.

S. ballicum (Russ.) C. Jens. — Сфагнум балтийский. Изменчив в окраске дерновинок. Иногда сплошным ковром на ровных местах, в различного типа тундрах, в ивняках; очень часто.

S. angustifolium (Russ.) C. Jens. — Сфагнум узколиственный. Изменчив в окраске и величине побегов. В ерниках, ивняках, на гарях и вырубках по редколесьям, на низинных болотах, по лугам и пятнистым тундрам, по сплавиным и в зарастающих озерцах; широко распространен.

S. cuspidatum Ehrh. ex Hoffm. — Сфагнум остроконечный. По кустарничково-моховой тундре в мочажинах, по болотцам, в листовенничных редколесьях между кочек в воде, по берегам ручьев и озер, по сфагновым болотам. Очень распространенный вид.

Секция 8. *Acutifolia* Wils.

S. fimbriatum Wils. — Сфагнум бахромчатый. По берегам озер, ручьев, на болотах; обычен.

S. girgensohnii Russ. — Сфагнум Гиргензона. По листовенничным редколесьям, по болотам, в моховой и кустарничковой тундрах, изредка по пятнистым тундрам в мочажинах; часто.

S. russowii Warnst. — Сфагнум Руссова. В листовенничных редколесьях на кочках у основания стволов и между кочек, по заболоченным тундрам; часто.

S. fuscum (Schimp) Klinggr. — Сфагнум бурый. Очень изменчив по величине и окраске. По верховым болотам, на открытых местах небольшими участками или создает целые гряды, среди торфяных болот располагается на кочках и создает кочки, по берегам озер и ручьев. Один из главных эдификаторов ассоциаций верховых болот и главный торфообразователь. Широко распространен.

S. rubellum Wils. — Сфагнум красноватый. Изменчив в окраске дерновинок. По верховым болотам, топким берегам озер и ручьев, по заросшим озерам и моховым тундрам; часто.

S. warnstorffii Russ. — Сфагнум Варнсторфа. По верховым болотам и гипново-осоковым тундрам в мочажинах, создает кочки по сырым местам в листовенничных редколесьях. Торфообразователь и эдификатор переходных болот; распространенный вид.

ПОДКЛАСС ANDREAIDEAE — АНДРЕЕВЫЕ МХИ

ПОРЯДОК ANDREALES

СЕМЕЙСТВО ANDREAACEAE — АНДРЕЕВЫЕ

Andreaea papillosa Lindb. — Андрея папиллозная. По щебнистым тундрам, на почве; очень редко.

ПОДКЛАСС BRYIDAE — БРИЕВЫЕ МХИ

ПОРЯДОК POLYTRICHALES

СЕМЕЙСТВО POLYTRICHACEAE — ПОЛИТРИХОВЫЕ

Atrichum undulatum (Hedw.) P. B. — Атрихум волнистый. На сырых лугах, среди кустарников в листовенничных редколесьях; редко.

Psilopilum laevigatum (Wahlenb) Lindb. — Псилопилум гладкий. По берегам ручьев, озер на мокрой глинистой почве, изредка в пятнистых тундрах; нечасто.

Pogonatum capillare (Mich.) Brid. — Погонатум тонковолосяй. В листовенных редколесьях, по берегам ручьев и озер, на мелкоземистых тундрах; нечасто.

P. alpinum Hedw. — Политрихум альпийский. По тундровым болотцам, по задернованным берегам ручьев; редко.

P. gracile Sm. — Политрихум стройный. По заболоченным участкам листовенных редколесий, в зарослях ив, между кочек в крупнобугристых тундрах; нечасто.

P. commune Hedw. — Политрихум обыкновенный, «кукушкин лен». На торфянистой и суглинистой почве по сырым местам, в листовенных редколесьях, по болотам, лугам; в моховых, мохово-сфагновых, пятнистых и крупнобугристых тундрах. Широко распространенный вид, эдификатор многих ассоциаций.

P. juniperinum Brid. ex Hedw. — Политрихум можжевельникоподобный. Особенно на песчаной почве по открытым местам, по листовенным редколесьям, ивнякам, по трещинам в пятнистых, кустарничковых и моховых тундрах; распространенный вид.

P. strictum Sm. — Политрихум сжатый. На торфяной, суглинистой, песчаной почве по листовенным редколесьям, ивнякам, кустарничковым тундрам, в ерниках, пятнистых тундрах; распространенный вид.

ПОРЯДОК DICRANALES

СЕМЕЙСТВО DITRICHACEAE — ДИТРИХОВЫЕ

Ditrichum flexicaule (Schleich.) Hampe. — Дитрихум кривостебельчатый. По песчаным берегам ручьев, на торфянистой почве в различного типа тундрах; редко.

Ceratodon purpureus (L. ex Hedw.) Brid. — Цератодон пурпурный. По сухим местам, на песчаной почве в пятнистой и кустарничковой тундрах, на горячих, в листовенных редколесьях, на песчаных наносах по берегам ручьев, пионер зарастания мелкозема; очень часто.

Distichium capillaceum (Hedw.) Br., Sch. et Gmb. — Дистихиум волосяной. На влажной почве у озер, луж; в ивниках и на торфяных буграх; широко распространен.

СЕМЕЙСТВО DICRANACEAE — ДИКРАНОВЫЕ

Dicranella subulata (Hedw.) Schimp. — Дикранелла шиловидная. На сухой, песчаной, глинистой почве по берегам ручьев, в мохово-лишайниковых и пятнистых тундрах на слабо задернованном мелкоземистом; редко.

Dicranoweissia crispula (Hedw.) Lindb. — Дикрановейсия кудреватая. На сырых глинистых и каменисто-щебнистых пятнах в щебнистых, пятнистых, моховых и мохово-лишайниковых тундрах; в ольховниках по берегам ручьев; редко.

Oncophorus wahlenbergii Brid. — Онкофорус Валенберга. Сильно варьирует по густоте дерновинок, в длине листьев. В различных типах тундр на местах средне- или умеренно-увлажненных, по заболоченным берегам ручьев; редко.

Dicranum elongatum Schleich. pr. p. — Дикранум удлиненный. В различного типа тундрах на сухой и увлажненной торфяной почве; на песчаной почве по берегам ручьев и озер; в ивниках и листовенных редколесьях; очень полиморфный вид; часто.

D. congestum Brid. — Дикранум скученный. На почве в листовенных редколесьях, ивниках, ерниковых зарослях, на лугах, буграх среди болот, в гипновых болотах; по песчаным холмам среди пятнистой мелко-кочкарной и моховой тундр, на гнилых стволиках; широко распространенный вид.

D. angustum Lindb. — Дикранум узкий. По заболоченным местам в листовенных редколесьях, в различного типа тундрах и болотах, в сфагновых ерниках; редко.

D. majus Turp. — Дикранум большой. На почве в листовенных редколесьях, в различного типа тундрах; нечасто.

D. scoparium Hedw. — Дикранум метловидный. В листовенных редколесьях у основания стволов, в ивниках, в моховых и щебнистых тундрах; очень полиморфный вид; часто.

ПОРЯДОК GRIMMIALES

СЕМЕЙСТВО GRIMMIACEAE — ГРИММИЕВЫЕ

Grimmia sp. — Гриммия. На сухих местах по щебнистой и пятнистой тундре; очень редко.

Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. — Ракомитриум шерстистый. Очень полиморфный вид, широкой экологической амплитуды, много форм, связанных с изменением условий увлажнения. Нередко является эдификатором мохово-лишайниковых тундр. На почве в тундрах, по берегам ручьев, на сфагновых и гипновых болотах; часто.

ПОРЯДОК EUBRYALES

СЕМЕЙСТВО BRYACEAE — БРИЕВЫЕ

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils. — Лептобриум грушевидный. В сырых местах листовенных редколесий, в моховых тундрах, по берегам ручьев и озер; часто.

Pohlia nutans (Hedw.) Lindb. — Полия поникшая. Очень полиморфный вид, изменчив в окраске и высоте дерновинок. По сухим или увлажненным местам пятнистых, щебнистых тундр, на слабо задернованных местах, на лугах и болотах, по мелкобугристым торфяникам; нередко.

Bryum sp. — Бриум. На почве по пятнистым, щебнистым, мелко-кочкарным кустарничково-моховым тундрам, по берегам ручьев и озер; часто.

Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr. — Родобриум розетковидный. По берегам ручьев на сырой почве, среди кустарников; редко.

СЕМЕЙСТВО MNIACEAE — МНИЕВЫЕ

Mnium cuspidatum Hedw. — Мниум остроконечный. По сырым местам в листовенных редколесьях, на гниющих стволах по берегам ручьев и озер; редко.

M. punctatum Hedw. — Мниум точечный. На мокрых и заболоченных местах по берегам ручьев и озер, на заболоченных лугах, валежнике, на осоковых болотах; распространенный вид; часто.

M. pseudopunctatum Br. et Sch. — Мниум ложноточечный. В листовенных редколесьях, на лугах, мокрых и заболоченных местах, на глинистой почве по берегам ручьев и озер, реже на заливных лугах и в зарослях ивняка, в ерниках; на местах, где долго залеживался снег. Широко распространенный вид; очень часто.

СЕМЕЙСТВО AULACOMNIACEAE — АУЛАКОМНИЕВЫЕ

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. — Аулакомниум болотный. По болотам, на заболоченных лугах, по берегам ручьев и озер, по пушицевым и пятнистым тундрам; редко.

A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. — Аулакомниум вздутый. На болотах, по берегам ручьев и озер, в лиственничных редколесьях; в различного типа тундрах — моховых, кустарничковых, пятнистых, щебнистых, повсеместно. Распространенный вид; очень часто.

ПОРЯДОК JSOBRYALES

СЕМЕЙСТВО FONTINALACEAE — ФОНТИНАЛИЕВЫЕ

Fontinalis hypnoides Hartm. — Фонтиналис гипновидный. В стоячих и медленно текущих водах; редко.

СЕМЕЙСТВО HEDWIGICEAE — ГЕДВИГИЕВЫЕ

Hedwigia ciliata (Hedw.) P. B. — Гедвигия реснитчатая. На сухих местах в пятнистых и мохово-лишайниковых тундрах; редко.

ПОРЯДОК HYPNOBRYALES

СЕМЕЙСТВО LESKEACEAE — ЛЕСКЕЕВЫЕ

Leskeella nervosa (Brid.) Loeske — Лескеелла жилковатая. В затененных местах на коре ив; на камнях, покрытых гумусом, по берегам ручьев и озер; редко.

СЕМЕЙСТВО THUIDIACEAE — ТУИДИЕВЫЕ

Anomodon viticulosus (Hedw.) Hook. — Аномодон плетевидный. В ивняках по берегам ручьев; единично.

СЕМЕЙСТВО CRATONEURACEAE — КРАТОНЕВРОВЫЕ

Cratoneurum commutatum (Hedw.) Roth — Кратоневрум обманчивый. По берегам ручьев и озер на камешках; очень редко.

СЕМЕЙСТВО AMBLYSTEGIACEAE — АМБЛИСТЕГИЕВЫЕ

Drepanocladus fluitans (Hedw.) Warnst. — Дрепанокладус плавающий. Очень полиморфный вид. В заболоченных местах на торфянистом субстрате, на переходных болотах по берегам рек и озер, на сплавинах; редко.

D. uncinatus (Hedw.) Warnst. — Дрепанокладус крючковатый. Очень полиморфный вид. На стволах и ветвях деревьев по берегам рек и озер; очень часто.

D. uncinatus (Hedw.) Warnst. var. *subjulaceus* (Br., Sch. et Gmb.) Warnst. — Наземная разновидность по пятнистым тундрам, по берегам озер и рек; часто.

D. lapponicus (Norrl.) Z. Smirn. — Дрепанокладус лапландский. Изменчивый вид. На верховых болотах, в мочажинах, на переходных топких местах, на заболоченных лугах, по берегам озер; часто.

D. latifolius (Lindb. et Arn.) Broth. — Дрепанокладус широколистный. По болотам, в осоковых тундрах; в мочажинах и воде ручьев изредка образует сплошные ковры; часто.

Hygrohypnum polare (Lindb.) Broth. — Гигрогипнум полярный. На камнях, погруженных в воду; в ручьях и проточных водах, по склонам щебнистых холмов в трещинках; редко.

Calliergon sarmenosum (Wahlenb.) Kindb. — Каллиергон лозовидный. В ручьях и лужах, на сырых местах в гипновых тундрах, в низинах крупнобугристых тундр, в полигональных и гипновых болотах; нередко.

C. cordifolium (Hedw.) Kindb. — Каллиергон сердцевиднолистный. Вид изменчив в размерах и окраске. На болотистых лугах, в воде ручьев и луж, в гипновых болотах; нередко.

СЕМЕЙСТВО BRACHYTHECIACEAE — БРАХИТЕЦИЕВЫЕ

Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske — Томентгипнум блестящий. На болотах, в моховых (сфагновых, гипновых) и кочкарных тундрах различного типа; нередко.

Brachythecium turgidum (Hartm.) Kindb. — Брахитециум вздутый. На лугах на задернованной почве, в лишайниковой и моховой тундрах, среди болот; редко.

B. nelsonii Grout. — Брахитециум Нельсона. По берегам рек и озер; очень редко.

СЕМЕЙСТВО ENTODONTACEAE — ЭНТОДОНТОВЫЕ

Pleurozium Schreberi (Brid.) Mitt. — Плевроциум Шребера. На сухой почве в лиственничных редколесьях, на сухих лугах, в ивняках, ерниках, лишайниковых и моховых тундрах; очень часто.

СЕМЕЙСТВО HYPNACEAE — ГИПНОВЫЕ

Pylaisia polyantha (Hedw.) Br., Sch. et Gmb. — Пилезия многоцветковая. На стволах и выступающих корнях ив; редко.

Hypnum sp. — Гипнум. На влажной почве в моховых и лишайниковых тундрах, по берегам озер и рек на выступающих корнях ив; редко.

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. — Птилиум гребенчатый. На почве, на гниющей древесине по лиственничным редколесьям, кустарничковым и моховым тундрам, в ерниках-зеленомошниках; часто.

СЕМЕЙСТВО RHYTIDIACEAE — РИТИДИЕВЫЕ

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. — Ритидиум морщинистый. В травянистых мохово-лишайниковых, пятнистых тундрах, на почве в ивняках, редко.

СЕМЕЙСТВО HYLOCOMIACEAE — ГИЛОКОМИЕВЫЕ

Hylocomium splendens (Hedw.) Br., Sch. et Gmb. — Гилокомиум блестящий. На почве в лиственничных редколесьях, на сухих лугах, в мелко-кочкарных кустарничковых тундрах; нередко.

Как видно из приведенного списка видов, биофлора не отличается особым богатством. Наиболее крупными семействами являются *Sphagnaceae* (22 вида), *Polytrichaceae*, *Dicranaceae* (8), *Amblystegiaceae* (7), *Lophoziaaceae* (5), *Bryaceae* (4), *Ditrichaceae*, *Mniaceae*, *Brachytheciaceae* (3), *Scapaniaceae*, *Grimmiaceae*, *Aulacomniaceae* (по 2 вида); 11 семейств имеют по одному представителю. Крупные роды: *Sphagnum* — 22, *Polytrichum* — 5, *Dicranum* — 5, *Drepanocladus* — 4 вида; 6 родов содержат по 2—3 вида, а 34 — по одному.

Виды листостебельных мхов, обнаруженные на территории стационара, в зависимости от экологической группы различаются по численности. Поскольку ряд видов может быть в равной степени отнесен к двум или даже к трем группам, сумма видов мхов по эколого-ценотическим группам не соответствует общему числу видов: сформированные почвы с хорошо развитой дерниной — 29, субстрат со слабо развитыми почвами или с нарушенной дерниной — 36, водные мхи — 4 вида.

Видовой состав сосудистых растений стационара выявлен достаточно полно, поскольку в течение последующих трех лет (1967—1969 гг.) гербарий был пополнен лишь четырьмя видами.

При составлении списка видов высших растений района исследований были использованы материалы автора и литературные источники. Предлагаемый список сосудистых растений включает 166 видов из 99 родов, принадлежащих к 42 семействам, характеризует флору стационара и прилегающих равнинных тундр и редколесий¹. В списке роды располагаются по системе Энглера, номенклатура приводится по «Флоре СССР» (1934—1964), отступления сделаны лишь там, где это необходимо (Скворцов, 1968; «Арктическая флора», 1960—1966). Синонимы приводятся только важнейшие. Список ограничен дикорастущими местными растениями, включено несколько сорных.

СЕМЕЙСТВО EQUISETACEAE — ХВОЦОВЫЕ

Equisetum arvense L. — Хвощ полевой. По щебнистой тундре, на голых пятнах среди кустарничково-моховой тундры, по берегам ручьев, в кустарниковых и пойменных лугах, на луговинах; обычно.

E. limosum L. — Хвощ топяной. По заболоченным берегам озер, на осоково-сфагновых болотах; часто.

E. pratense Ehrh. — Хвощ луговой. В ерниковых тундрах, на лугах и в кустарниковых зарослях по берегам ручьев и озер; часто.

СЕМЕЙСТВО LYCOPODIACEAE — ПЛАУНОВЫЕ

Lycopodium annotinum L. — Плаун годичный. В ерниковых тундрах, в зарослях ив, в ольховниках; изредка.

L. clavatum ssp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Sel. — Плаун булавовидный. В ерниковых тундрах по берегам ручьев; изредка.

L. pungens La. Pyl. — Плаун колючий. В моховых, кустарничковых и ерниковых тундрах создает иногда целые ковры, в редколесьях, ольховниках; нередко.

СЕМЕЙСТВО PINACEAE — СОСНОВЫЕ

Larix sibirica Ledeb. — Лиственница сибирская. Составляет небольшие участки лиственничных редколесий на междуозерных островках, изредка встречаются одиночные экземпляры по склонам небольших холмов и по крупнобугристой тундре.

СЕМЕЙСТВО CUPRESSACEAE — КИПАРИСОВЫЕ

Juniperus sibirica Burgsd. — Можжевельник сибирский. В ерниковой и кустарничковой тундрах, лиственничных редколесьях; нередко.

¹ В определении ряда групп растений мы пользовались консультациями Т. В. Егорова, К. Н. Игошиной и А. К. Скирцова, которым приносим искреннюю благодарность за помощь в работе.

СЕМЕЙСТВО SPARGANIACEAE — ЕЖЕГОЛОВНИКОВЫЕ

Sparganium hyperboreum Laest. — Ежеголовник северный. Северный водный обитатель северного полушария. По озерам, в стоячих болотцах; часто.

СЕМЕЙСТВО GRAMINEAE — ЗЛАКИ

Hierochloë alpina (Liljebl.) Ræm. et Schult. — Зубровка альпийская, лядник. По щебнистой тундре, на холмах (в местах бывших стоянок оленеводов), на голых пятнах среди кустарничково-моховой тундры, в лиственничных редколесьях; редко.

Alopecurus alpinus Sm. — Лисохвост альпийский. Высокоарктический вид, встречается на влажных местах вдоль ручьев, близ снежных пятен; очень редко.

Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb. (*Colpodium latifolium* R. Br.) — Арктагrostис широколистная. Очень полиморфный вид, изменяющийся под влиянием близости или отдаленности мерзлоты почвы, рыхлого, песчаного или мохового субстрата. По берегам озер, рек, в болотистых моховых тундрах; нередко.

Calamagrostis langsdoiffii (Link.) Trin. — Вейник Лангсдорфа. В лиственничных редколесьях, в ивняках и ольховниках, в ерниковых тундрах, на болотах, заболоченных лугах, по берегам водоемов; создает вейниковые луга; обычно.

C. lapponica (Wahl.) Hartm. — Вейник лапландский. В сухих ерниковых и кустарничковых тундрах, дриадовых; нередко.

C. neglecta (Ehrh.) P. B. Agrost. — Вейник незамечаемый. Способен разрастаться в местах, где стояли чумы, по болотистым берегам озер, по мочажинам в мелкопочварной кустарничково-моховой тундре, в ивняках и лиственничных редколесьях; нередко.

Poa arctica R. Br. — Мятлик арктический. В лишайниковых и ерниковых тундрах, в заболоченных ерниках по долинам рек; редко.

P. pratensis L. — Мятлик луговой. По щебнистой тундре, на лугах, где долго залеживался снег, по ивнякам; нередко.

Arctophila fulva (Trin.) Anders. (*Colpodium fulvum* Griseb., *C. pendulinum* Griseb.) — Арктофила рыжевато-красная. Тундровый болотно-водный вид. По берегам озер, часто в воде и изредка в мохово-кустарничковой тундре; обычно.

Atropis angustata R. Br. — Бескильница суженная. По берегам озер и в зарослях кустарников (ивняков); нередко.

Festuca ovina L. — Овсяница овечья. По щебнистой и кустарничково-моховой мелкопочварной тундре; часто.

F. supina Schuz. — Овсяница приземистая. По мохово-лишайниковой и щебнистой тундрам; редко.

F. cryophila V. Krecz. et Bobr. — Овсяница холодолюбивая. В моховой тундре, иногда по берегам озер, на лугах; редко.

Bromus sibiricus Drob. — Костер сибирский. По заболоченным лугам вейниковым, по мелкопочварной тундре, в лиственничном редколесье; редко.

СЕМЕЙСТВО CYPERACEAE — ОСОКОВЫЕ

Eriophorum angustifolium Roth. (*E. polystachyum* L. p. p.) — Пушица узколистная. Образует сообщества в топяных участках болот, на низовых болотах, осоковых, по болотистым берегам и тундрам; часто.

E. latifolium Норре. — Пушица широколистная. По заболоченным лугам, в некоторых участках создает узкую полосу по берегам озер; редко.

E. russeolum Fr. — Пушица рыжеватая. По моховым болотам, осоковым, моховой тундре; нередко. Растет совместно с *Carex rariflora*.

E. scheuchzeri Hoppe. — Пушица Шейхцера. На болотах, в мелкопочварной тундре, гипново-осоковых болотах; нередко.

E. vaginatum L. — Пушица влагалищная. На моховых и сфагновых болотах, в тундре, образует кочкарники; часто.

Heleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. — Болотница игольчатая. По берегам озер и на дне водоемов; нередко.

Carex aquatilis Wahl. — Осока водяная. В воде у рек, озер, по топьям болотцам, среди ивняков, образует прибрежные осочники; часто.

C. canescens L. — Осока сероватая. В сырых ерниковых тундрах, по мочажинам, на заболоченных лугах по берегам рек и озер, в лиственничных редколесьях; часто.

C. chordorrhiza Ehrh. — Осока струнокоренная. По заболоченным лугам, торфяным болотам; нередко.

C. globularis L. — Осока круглая. По торфяным болотам, в редколесьях, ерниковых и ерниково-моховых тундрах; обычно.

C. ensifolia Turcz. ssp. *arctisibirica* Jurtz. — Осока мечелистная. По мелкопочварной тундре, на моховых кочках среди болот; редко.

C. lapponica O. F. Lange. — Осока лапландская. По топьям местам, берегам озер; часто.

C. limosa L. — Осока топяная. На торфяных болотах, заливных лугах; нередко.

C. rariflora Wahlb. — Осока редкоцветковая. По мелкопочварной тундре в затопленных местах, на сухих моховых кочках среди болот, в пушицево-осоковых болотах; часто.

C. rostrata Stokes. (*C. inflata* Huds.) — Осока клювовидная. По заболоченным берегам рек и озер, в осоково-сфагновых и травяных болотах; часто.

C. rotundata Wahl. — Осока кругловатая. По берегам рек и озер, по торфяным болотам в мочажинах, осоково-пушицевым болотам; часто.

C. stans L. — Осока прямостоящая. Широко распространенный вид, создает целые узкие полосы по берегам рек, озер, по ивнякам; часто.

C. tripartita All. — Осока трехраздельная. В ерниковых тундрах с обильным снежным покровом, по берегам рек на лугах; редко.

СЕМЕЙСТВО JUNCACEAE — СИТНИКОВЫЕ

Juncus triglumis L. — Ситник трехчешуйчатый. Очень распространенный вид в тундре, особенно в пятнистых тундрах и на местах слабого задернения; часто.

J. trifidus L. — Ситник трехраздельный. В тундрах; часто. Из числа распространенных тундровых растений, растет на щебнистых местах, в пятнистой тундре.

Luzula pilosa (L.) Willd. — Ожика волосистая. В лиственничных редколесьях; редко.

L. parviflora (Ehrh.) Desv. — Ожика мелкоцветковая. В тундровых ивняках, редколесьях, на лугах; вид обычен.

L. frigida (Buch.) Sam. — Ожика холодная. В кустарниковых тундрах, ивняках, ерниках; вид обычен и часто.

СЕМЕЙСТВО LILIACEAE — ЛИЛЕЙНЫЕ

Tofieldia nutans Willd. — Тофилдия поникшая. По щебнистой и лишайниковой тундре, на галечниках; часто и повсеместно.

T. palustris Huds., *T. pusilla* (Michx.) Pers. — Тофилдия болотная. В моховой тундре, на болотцах, щебнистых тундрах; часто.

Veratrum lobelianum Bernh. — Чемерица лобелия, зеленая или обыкновенная. Чаше распространена чемерица var. *misae* Šir., образующая чемерицево редкотравье. По пойменным лугам, ивнякам, в редколесьях по берегам озер; часто.

Allium schoenoprasum (L.) (*A. sibiricum* L.) — Лук скорода, л. резанец. По берегам рек, по ручьям, на лужайках близ снежных пятен, в тундровых ивняках; часто.

СЕМЕЙСТВО ORCHIDACEAE — ЯТРЫШНИКОВЫЕ

Corallorhiza trifida Chatel. — Ладьян трехнадрезный. На луговинах, в моховой тундре; очень редко.

СЕМЕЙСТВО SALICACEAE — ИВОВЫЕ

Salix arctica Pall. — Ива арктическая. По щебнистым тундрам, на кочках; редко.

S. glauca L. — Ива сизая. В редколесьях, в зеленомошных ерниковых тундрах, на болотах; часто.

S. hastata L. — Ива копьевидная. По берегам рек, в нивальных группировках; часто. В тундрах часто встречаются помеси этого вида с *S. lanata* и *S. pulchra*.

S. lanata L. — Ива мохнатая. В редколесьях лиственничных, в тундре, на болотах и по берегам озер; очень часто. Один из основных компонентов ивняков.

S. lapponum L. — Ива лапарская, куропатник. По берегам озер, по сырым лугам, иногда образует заросли, по осоковым болотам, в ерниковых тундрах, ивняках; нередко.

S. myrtilloides L. — Ива черничная. На торфяных и травяных болотах, в мелкопочварной заболоченной тундре; нередко.

S. nummularia Anderss. — Ива монетовидная. В щебнистой и каменистой тундре, на щебнисто-суглинистых и песчаных почвах; нередко.

S. phylicifolia L. — Ива филиколистная. В редколесьях лиственничных, в тундрах мелкопочварных (мочажина), по берегам озер на полянах, по болотистым долинам рек; часто.

S. polaris Willd. — Ива полярная. В тундре мелкопочварной, щебнистой; редко.

S. pulchra Cham. — Ива красивая. На восточном склоне Урала на торфянистых тундровых буграх. Встречаются переходные (вероятно, гибридные) формы к *Salix phylicifolia* L.; нередко.

S. reticulata L. — Ива сетчатая. В ерниковой тундре и в нивальных группировках; редко.

СЕМЕЙСТВО BETULACEAE — БЕРЕЗОВЫЕ

Betula nana L. — Береза карликовая. Образует ерниковую тундру, встречается на моховых и сфагновых болотах, в кустарниковой и лишайниковой тундре, редколесьях; повсеместно.

B. tortuosa Ldb. — Береза извилистая. Единичные экземпляры, редко среди зарослей ивняков по берегу р. Той-Пугол.

Alnus fruticosa Rupr. — Ольха кустарная. В мелкопочварной тундре, одиночные экземпляры по берегам озер, встречаются небольшие участки из зарослей ольхи; нередко.

СЕМЕЙСТВО POLYGONACEAE — ГРЕЧИШНЫЕ

Rumex acetosa L. ssp. *lapponicus* Hiit. — Щавель обыкновенный, кислый. Влажный луг по берегу р. Той-Пугол, в зарослях ив; нередко.

R. arcticus Trautv. — Щавель арктический. Влажные луга, берег р. Той-Пугол; редко, спорадически.

Polygonum bistorta L. — Горец змеинный, или аптечный. По мелкокочкарным, моховым тундрам, ерникам, лугам, среди ивняков; обычно.

P. viviparum L. — Горец живородящий, макарта. В мелкокочкарной тундре на голых, щебнистых пятнах в редколесьях, на луговинах; редко.

Oxyria digyna (L.) Hill. — Кисличник двухстолбчатый. На лужайках, где долго залеживался снег, по берегам ручейков; редко.

СЕМЕЙСТВО CARYOPHYLLACEAE — ГВОЗДИЧНЫЕ

Stellaria graminea L. — Звездочка злачная, пьяная трава. По влажным лугам, ивнякам, в моховой тундре; нередко.

S. palustris Ehrh. — Звездочка болотная. По влажным лугам, моховым болотцам; нередко.

S. peduncularis Bunge. — Звездочка стебельчатая. По зарослям ивняков, в моховой тундре, на каменистых россыпях, на чумовищах; нередко.

Cerastium jenisejense Hult. (= *C. Beeringianum* Cham. et Schlecht.). — Ясколка енисейская. По берегам рек и озер, на болотцах, по мелкокочкарной кустарничковой тундре в полузадерненных местах; рассеянно повсеместно.

Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf. — Минуартия крупноплодная. По щебнистым сухим тундрам, на песчаных склонах; рассеянно, вид обычен.

Silene paucifolia Ldb. — Смолевка малолистная. По щебнистой и каменистой тундре; рассеянно, нередко.

СЕМЕЙСТВО RANUNCULACEAE — ЛЮТИКОВЫЕ

Caltha palustris L. — Калужница болотная. На болотах, болотистых лужайках по берегам озер; нередко.

Trollius europaeus L. var. *apertus* Perfl. (*T. uralensis* Gorodk.). — Купальница уральская. В травянистых ерниках, в зарослях кустарников низинной тундры, на приозерных и приречных лужайках; часто.

Oxygraphis glacialis (Fisch.) Vge. — Оксиграфис ледниковый. По щебнисто-лишайниковой тундре, берег р. Той-Пугол; очень редко.

Ranunculus gmelini DC var. *aquatilis* Litv. — Лютик Гмелина. По травянистым и торфяным болотам, сырым берегам озер, в стоячих водах, в сырых ивняках; нередко.

R. hyperboreus Rottb. — Лютик гиперборейский. На сырых торфяных болотах; редко.

R. lapponicus L. — Лютик лапландский. В кустарничковой тундре, на моховых болотах; часто.

R. pallasii Schlecht. — Лютик Палласа. Болотистая тундра, по старицам, небольшим болотцам, в мелководных водоемах; нередко.

R. repens L. — Лютик ползучий. По сырым лугам, кочкарная с мочажинами тундра, по берегам озер; редко.

Thalictrum minus L. — Василистник малый. В ивняках, по долинам рек в кустарниках, на обрывах южной экспозиции; нередко.

СЕМЕЙСТВО PAPAVERACEAE — МАКОВЫЕ

Papaver lapponicum (Tolm.) Nardh. var. *jugoricum* (Tolm.) Stank. — Мак лапландский. По каменистым россыпям, вдоль дороги на станцию Обская; часто.

СЕМЕЙСТВО CRUCIFERAE — КРЕСТОЦВЕТНЫЕ

Descurainia sophioides (Fisch.) Schulz (*Sisymbrium sophioides* Fisch.). — Дескурайния. Тундровый сорняк; по моренным грядкам, на местах стоянок оленеводов; редко.

Nasturtium officinale (L.) R. Br. — Жеруха лекарственная. По сырым войниковым лугам, по болотам, по берегам озер; часто.

Cardamine macrophylla Willd. — Сердечник крупнолистный. На заболоченных лугах, на болотах, по берегу р. Той-Пугол; рассеянно и редко.

C. pratensis L. — Сердечник луговой. На болотах и влажных травяных лугах, по берегам озер; рассеянно.

СЕМЕЙСТВО CRASSULACEAE — ТОЛСТЯНКОВЫЕ

Rhodiola quadrifida F. et M. (= *Sedum quadrifidum* Pall.). — Родиола четырехчленная. По мелкокочкарной тундре, предпочитает щебнистые почвы; нередко.

СЕМЕЙСТВО SAXIFRAGACEAE — КАМНЕЛОМКОВЫЕ

Chrysosplenium alternifolium L. — Селезеночник обыкновенный. По заболоченным лугам, в сырых и тенистых местах; нередко.

Ch. tetrandrum (Lund) Th. — Селезеночник четырехчленный. По берегам озер, на лугах войниковых; рассеянно, нередко.

Parnassia palustris L. — Белозор болотный. По заболоченным лугам, в зарослях кустарников у озер (ерники, ивняки); рассеянно и редко.

Saxifraga foliosa R. Br. (= *S. stellaris* var. *comosa* Retz.). — Камнеломка листочковая. На сфагновых подушках по низинным болотам, по берегам ручейков, по низким местам; нередко.

S. hirculus L. — Камнеломка болотная. На переувлажненных участках по берегу реки; очень редко.

СЕМЕЙСТВО ROSACEAE — РОЗОЦВЕТНЫЕ

Rubus arcticus L. — Княженика арктическая, поляника, мамура. По моховой тундре, по берегам озер, в ивняках, в ерниковой тундре; часто.

R. chamaemorus L. — Морошка приземистая. На моховых болотах и в заболоченных зарослях кустарников; обычно.

Comarum palustre L. — Сабельник болотный. На низовых болотах и болотистых войниковых лугах, по берегам водоемов; часто.

Potentilla emarginata Pursh. — Лапчатка выемчатая. По щебнистым тундрам; редко.

Sibbaldia octopetala L. — Сиббальдия распростертая. В тундре щебнистой; редко.

Dryas octopetala L. — Дриада восьмилепестная. По щебнистой и мохово-лишайниковой тундре; часто.

Sanguisorba polygama Nyl. — Кровохлебка многобрачная. Арктическая и субарктическая раса вида отличается сравнительно невысоким ростом, соцветие шаровидное. На лугах по берегам рек и озер; редко.

Rosa acicularis Lindl. — Роза (шиповник) иглистая. Сильно изменчивое растение. На склонах небольших холмов южной экспозиции по щебнистой тундре; рассеянно и редко.

СЕМЕЙСТВО LEGUMINOSAE — БОБОВЫЕ

Astragalus subpolaris Boriss. et B. Schischk. — Астрагал субарктический. По дороге на станцию Обская, по щебнистой тундре; редко.

Hedysarum arcticum B. Fedtsch. — Копеечник арктический. По луговинам, по редколесьям в зарослях ерников; пятнами, редко.

СЕМЕЙСТВО GERANIACEAE — ГЕРАНИЕВЫЕ

Geranium albiflorum Ledeb. — Герань белоцветковая. В ивняковых зарослях по берегам рек, в ерниковых тундрах; нередко.

СЕМЕЙСТВО EMPETRACEAE — ШИКШЕВЫЕ

Empetrum nigrum L. — Водяника, черная шикша. В тундрах моховых, на торфяных болотах, на открытых местообитаниях в листовенных редколесьях; часто.

E. hermaphroditum (Lge.) Hageup. — Шикша гермафродитная. В тундре, на торфяных болотах, по щебнистой тундре; в большом количестве, часто.

СЕМЕЙСТВО VIOLACEAE — ФИАЛКОВЫЕ

Viola epipsila Ldb. — Фиалка сверху—голая. На болотистых лужайках, по торфяным болотам, в зарослях ивняков, по берегам озер; нередко, рассеянно.

V. biflora L. — Фиалка двуцветковая. Среди тундровых луговин, ивняков, вдоль ручьев; нередко.

СЕМЕЙСТВО ONAGRACEAE — КИПРЕЙНЫЕ

Epilobium alpinum L. — Кипрей альпийский. По берегам озер, затопленных водой, по болотам; редко.

E. palustre L. — Кипрей болотный. По берегам озер, по травяным, редко торфяным болотам, носит синантропный характер; нередко.

Chamaenerium angustifolium (L.) Scop. — Кипрей, иван-чай, копорский чай. По берегам озер, по моховым сухим болотам, гарям; нередко.

Ch. latifolium (L.) Th. Fr. et Lange. — Иван-чай широколистный. По песчаным местам, сыроватым галечникам на берегах озер (южная сторона); редко.

СЕМЕЙСТВО HIPPURIDACEAE — ХВОСТНИКОВЫЕ

Hippuris vulgaris L. — Хвостник обыкновенный, водяная сосенка. В мелководных водоемах; обычно.

СЕМЕЙСТВО UMBELLIFERAE — ЗОНТИЧНЫЕ

Pachypleurum alpinum Ldb. — Пахиплеурум альпийский. На луговинах и в ивняках, по берегам ручьев; нередко.

Angelica silvestris L. — Дудник лесной. По влажным лугам, ивнякам; редко.

Archangelica decurrens Ledeb. — Дягиль низбегающий. На пойменных лугах; редко.

A. officinalis (Moench) Hoffm. — Дягиль лекарственный. По влажным, заболоченным лугам, среди ивняков; редко.

СЕМЕЙСТВО PYROLACEAE — ГРУШАНКОВЫЕ

Pyrola minor L. — Грушанка малая. В зарослях кустарников по берегам рек и озер, кустарниково-моховых тундрах; редко.

СЕМЕЙСТВО ERICACEAE — ВЕРЕСКОВЫЕ

Ledum palustre L. — Багульник болотный. На болотах по вечной мерзлоте, в заболоченных участках тундры; часто, повсеместно по кочкарной тундре, в листовенных редколесьях.

L. decumbens (Ait.) Small. — Багульник стелющийся. По песчаным холмам щебнистой тундры; редко.

Loiseleuria procumbens (L.) Desv. — Луазелеурия лежащая. По кочкарной тундре на оголенных пятнах, по щебнистым россыпям, в лишайниковой тундре; часто.

Andromeda polifolia L. — Подбел многолистный. На моховых и сфагновых болотах, по кочкам по берегам заболоченных рек, в пятнистой тундре; часто.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench. — Кассандра чашечная, болотный мирт. В торфянистых тундрах, по берегу р. Тоу-Пугол; очень редко.

Arctous alpina (L.) Niedenzu. — Арктоус альпийский. По щебнистой, мохово-лишайниковой и пятнистой тундре, на открытых местах в листовенных редколесьях; обычно.

СЕМЕЙСТВО VACCINIACEAE — БРУСНИЧНЫЕ

Vaccinium uliginosum L. — Голубика, гонобобель. В кочкарной и моховой тундрах, на болотах, в ерниках, листовенных редколесьях; очень часто.

V. vitis-idaea L. — Брусника. По моховой тундре, по зарослям кустарников на песчаных буграх, в ерниковой тундре и редколесьях; часто.

Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. (*Vaccinium oxycoccus* var. *microcarpum* (Turcz.) Fedtsch. et Fler.) — Клюква мелкоплодная. На моховых и сфагновых болотах; часто.

СЕМЕЙСТВО DIAPENSIACEAE — ДИАПЕНСИЕВЫЕ

Diapensia lapponica L. — Диапензия лапландская. По щебнистой тундре, на склонах холмов, в лишайниковой тундре; нередко.

СЕМЕЙСТВО PRIMULACEAE — ПЕРВОЦВЕТНЫЕ

Trientalis europaea L. — Седмичник европейский. В моховых редколесьях, ерниковых тундрах, ивняках; обычно.

СЕМЕЙСТВО MENYANTHACEAE — ВАХТОВЫЕ

Menyanthes trifoliata L. — Вахта трехлистная. По берегам водоемов и на низовых травяных болотах создает заросли, в стоячей воде; рассеянно и редко.

СЕМЕЙСТВО POLEMONIACEAE — СИНЮХОВЫЕ

Polemonium acutiflorum Willd. s. l. — Синюха остролепестная. В ивняках и ольховниках по берегам ручьев; редко.

P. coeruleum L. — Синюха голубая. По лугам, кустарниковым зарослям по берегам озер; нередко. Встречаются альбиносы этого вида.

СЕМЕЙСТВО BORRAGINACEAE — БУРАЧНИКОВЫЕ

Myosotis palustris Lam. — Незабудка болотная. На влажных лугах, по берегам ручейков и озер, по травяным болотам; нередко.

СЕМЕЙСТВО SCROPHULARIACEAE — НОРИЧНИКОВЫЕ

Veronica septentrionalis Boriss. — Вероника северная. На лугах в долинах рек, среди ивняков; часто.

Lagotis minor (Willd.) Standl. — Ляготис малый. На луговинах, на месте долгого лежания снега, среди ивняков; редко.

Euphrasia arctica Lange. (*E. latifolia* Pursh.) — Очанка арктическая. По сырым лугам, по щебнистым заросшим осыпям; нередко.

E. frigida Pugs. — Очанка холодная. По берегам ручьев, пойменным лугам, в пятнистых тундрах; редко.

Rhinanthus minor L. — Погремок малый. Сорный вид. По сырым лугам, дорога на станцию Обская; редко, рассеянно.

Pedicularis amoena Adams ex Stev. — Мытник прелестный. По кочкарной тундре между кочек, мохово-лишайниковой тундре, по мочажинам; нередко, создает пятна.

P. lapponica L. — Мытник лапландский. По влажным моховым тундрам создает пятна, по берегам ручьев, в кустарниках; редко.

P. labradorica Wirsing. (*P. euphrasioides* Steph. ex Willd.) — Мытник лабрадорский. По моховой и лишайниковой тундре, щебнистой тундре, ерниках, редколесьях; часто.

P. oederi Vahl. — Мытник Эдера. По кустарниковой, моховой и щебнистой тундре, в ерниках, ивняках, редколесьях. Повсеместно.

СЕМЕЙСТВО OROBANCHACEAE — ЗАРАЗИХОВЫЕ

Boschniakia rossica (Cham. et Schlechtend.) B. Fedtsch. — Бошнякия русская. В зарослях кустарников (ольхи, ивы, на корнях которых паразитирует); очень редко.

СЕМЕЙСТВО LENTIBULARIACEAE — ПУЗЫРЧАТКОВЫЕ

Pinguicula alpina L. — Жирянка альпийская. На сфагновых, ивняково-моховых болотцах, на сырых участках тундр; часто.

P. vulgaris L. — Жирянка обыкновенная. На ключевых болотах, по берегам ручьев и озер; часто.

СЕМЕЙСТВО RUBIACEAE — МАРЕНОВЫЕ

Galium ruprechtii Pobed. — Подмаренник Рупрехта. По топяным болотцам, влажным лугам, в ивняках, по берегам ручьев; рассеянно.

G. uliginosum L. — Подмаренник топяной. В сырых местах, по топяным лугам, в осочниках, ивняках; нередко, рассеянно.

СЕМЕЙСТВО VALERIANACEAE — ВАЛЕРИАНОВЫЕ

Valeriana capitata Pall. ex Link. — Валериана (маун) головчатая. По кочкарной кустарниковой тундре, травяным лугам, небольшими куртинами по берегам озер и рек, по мохово-лишайниковой тундре; часто.

СЕМЕЙСТВО CAMPANULACEAE — КОЛОКОЛЬЧИКОВЫЕ

Campanula rotundifolia L. — Колокольчик круглолистный. По осыпям, щебнистой тундре, сухим местам; рассеянно, нередко. Очень полиморфный вид, преобладают экземпляры с мало развитой розеткой прикорневых листьев.

СЕМЕЙСТВО COMPOSITAE — СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ

Solidago virga-aurea L. — Золотарник обыкновенный, золотая розга. По кустарникам (ивнякам), небольшими куртинами по лугам; часто.

Antennaria dioica (L.) Gaerth. — Кошачья лапка двудомная. На сухих, более или менее открытых песчаных склонах, по берегам озер; редко.

Achillea millefolium L. — Тысячелистник обыкновенный. На лугах, в ерниковых тундрах; редко.

Tanacetum bipinnatum (L.) Willd. — Пижма дваждыперистая. В сухой тундре; однажды. По дороге на станцию Обская; нередко.

Artemisia tilesii Ldb. — Полынь Тилезиуса. По сухой тундре, вдоль дороги на станцию Обская; редко, полусорный вид.

Nardosmia frigida (L.) Hook. — Нардосмия холодная. По болотам, мочажинам кочкарных тундр; нередко.

Senecio arcticus Rupr. (*S. palustris* (L.) Hook.) — Крестовник арктический. По заболоченным лугам, более или менее сухим болотам; часто.

S. campester (Retz.) DC. (*S. integrifolius* (L.) Clairv.) — Крестовник равнинный. На влажных лугах; очень редко.

Saussurea alpina (L.) DC. — Соссюрея альпийская. По лугам, по кочкарной и пятнистой тундрам, по листовенничным редколесьям; часто.

Cirsium heterophyllum (L.) Hill. — Бодяк разнолистный. По влажным лугам, по кустарникам (ивнякам), создает куртины высокотравья; часто.

Taraxacum ceratophorum (Ldb.) DC. — Одуванчик рогатый. По кочкарной кустарниковой тундре, вдоль дороги на станцию Обская; редко.

T. officinale Wigg. s. l. — Одуванчик лекарственный. По берегам рек; изредка.

Crepis chrysantha (Ldb.) Turcz. — Скерда золотистая. По лугам, в листовенничных редколесьях, в ивняках, на задерненных склонах; редко.

Hieracium alpinum L. — Ястребинка альпийская. В ерниковых тундрах, на галечниках, в укрытых на зиму местах; редко.

Многие авторы указывают на большое разнообразие экологических условий в Арктике (Городков, 1935; Шенников, 1950; Тихомиров, 1963). На территории стационара в зависимости от рельефа и степени увлажнения почвы можно выделить семь основных типов местообитаний, начиная от сравнительно сухих и наиболее прогреваемых участков и кончая окраинами водоемов и стоячих луж. Каждое из них характеризуется растительностью соответствующего экологического типа: в воде произрастает небольшое количество растений — 5 видов, прибрежных — 4 вида, по берегам водоемов заросли кустарников — 25—31 вид, болотных — 27, луговых — 29, тундровых — 61, лесных — 15 видов.

Анализ жизненных форм по системе биологических типов Раункиера показал следующее соотношение типов:

Фанерофиты:	
вечнозеленые	4
листопадные	16
Хамефиты	14
Гемикриптофиты	72
Криптофиты	58

Собранный фактический материал позволяет сделать вывод о составе и характере флоры стационара «Харп»: ее можно характеризовать как типичную субарктическую смешанную, содержащую различные элементы. В систематическом отношении флора обнаруживает ряд характерных черт: малое количество однодольных — 43 вида, из них особенно обильны род *Carex* — 12; наибольшим числом видов представлены семейства *Cyperaceae*, *Compositae* и *Gramineae* (18—14), но из злаков отсутствуют многие типичные арктические и восточно-арктические формы. Сравнительно многочисленны виды семейств *Salicaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Ericaceae*, *Saxifragaceae* (11—6).

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова А. Л., Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Андреев В. Н. Растительность и районы восточной части Большеземельской тундры.— Труды Полярной комиссии АН СССР, 1935, вып. 22.
- Арктическая флора СССР, вып. I—V. Под ред. А. Н. Толмачева. М., Изд-во АН СССР, 1960—1966.
- Бартенов В. На крайнем северо-западе Сибири. Очерки Обдорского края. СПб., 1896.
- Барышников М. К. Луга Оби и Иртыша Тобольского Севера. М., изд. Госземтреста, 1934.
- Говорухин В. С. Ботанико-географические исследования 1925 г. в бассейне р. Ыльча.— Ж. «Комп-Му», 1926, № 7 (29).
- Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловиздат, 1937.
- Городков Б. Н. Материалы для познания горных тундр Полярного Урала.— Труды Ледниковых экспедиций, вып. 4. Урал. Л., 1935.
- Городков Б. Н. Растительность Полярного и Северного Урала.— Природа Урала. Свердловиздат, 1936.
- Дерюгин К. М. Путешествие в долину нижнего и среднего течения р. Оби.— Труды Петербург. о-ва естеств., 1898, т. 29, вып. 2.
- Житков Б. М. Полуостров Ямал.— Зап. Российского геогр. о-ва, 1913, т. 49.
- Игошина К. Н. Ботаническая и хозяйственная характеристика оленьих пастбищ в районе Обдорской зональной станции.— Советское оленеводство, 1934, вып. 1.
- Николаева М. Кустарниковый тип растительности южной части Большого и Малого Ямала.— Бот. ж., 1941, т. 26, № 1.
- Поле Р. Р. Материалы для флоры северной России.— Изв. СПб. бот. сада, 1907, т. 7, вып. 1.
- Поляков И. С. Письма и отчеты о путешествии в долинах р. Оби. СПб., 1877.
- Рупрехт Ф. Т. Флора Северного Урала.— В кн.: Э. Гофман. Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой, т. 2. СПб., 1856.
- Савич Л. И., Ладыженская К. И. Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936.
- Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., «Наука», 1968.
- Самбук Ф. В. Кормовые угодья тундр Ненецкого округа Северного края.— Советское оленеводство, 1934, вып. 1.
- Скворцов А. К. Ивы СССР. М., «Наука», 1968.
- Сочава В. Б. Естественные кормовые угодья тундровой зоны Якутии.— Советское оленеводство, 1933, вып. 2.
- Сочава В. Б. О зеленых кормах оленя на Ямальском Севере как источнике минерального питания оленей.— Советское оленеводство, 1936, вып. 6.
- Сукачев В. Н. К вопросу об изменении климата и растительности на севере Сибири в послетретичное время.— Метеорол. вестн., 1922, № 1—4.
- Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Флора СССР, т. 1—30. Л., 1934—1964.
- Шенников А. П. Экология растений. М., «Сов. наука», 1950.
- Шренк А. Путешествие к северо-востоку Европейской России через тундры самоедов к северным Уральским горам в 1837 г. Т. 1. СПб., 1855.
- Sommier S. Flora dell'Ob inferiore. Studio di geographia botanica. Firenze, 1896.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ, Г. В. ТРОЦЕНКО

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СТАЦИОНАРА «ХАРП»

Река Обь служила транспортной магистралью для ряда ботанических экспедиций, направлявшихся на Крайний Север (преимущественно на Полярный Урал и на полуостров Ямал), а Салехард (прежнее наименование — Обдорск) — исходным пунктом, откуда участники экспедиций начинали свои маршруты на оленях. Несмотря на это, низовья р. Оби, и в частности район г. Салехарда, в ботаническом отношении изучены еще очень слабо. Первые сведения о растительности низовий Оби опубликовал итальянский фитогеограф Сомье (Sommier, 1896). В 1919 г. низовья Оби посетили ботаники В. В. Сапожников и Е. В. Никитина (1920), опубликовавшие краткий ботанико-географический очерк этого района. Затем появились работы К. Н. Игошиной (1934) об оленьих пастбищах, Н. Я. Каца (1939) о болотах и М. К. Барышникова (1961) о лугах низовий р. Оби, а также краткий очерк растительности Ангальского мыса на правом коренном берегу р. Оби в районе г. Салехарда (Солдатенкова, 1965). На левобережье р. Оби на широте г. Салехарда до организации стационара «Харп» специальных ботанических исследований не производилось.

Стационар «Харп» расположен близ северной окраины зоны лесотундры Зауралья, для которой характерны лиственничные редколесья (доминант — *Larix sibirica*) в сочетании с тундрами и болотами. Основная (закартированная) часть стационара имеет форму неправильного, несколько округленного многоугольника размером приблизительно 2 км с запада на восток и 2,3 км с севера на юг; общая площадь закартированной части — 380 га. По данным проведенного картирования растительности в масштабе 1:2000, площадь суши стационара 310,2 га (81,8% от общей площади стационара) распределяется по типам растительности следующим образом: лиственничные редколесья — 51,1 га (16,4%), заросли кустарников — 14,34 га (4,6%), тундры — 162,6 га (50,8%), прибрежно-водная растительность — 24,9 га (8,5%), болота — 39,58 га (14,0%), луга — 17,69 га (5,7%).

ЛИСТВЕННИЧНЫЕ РЕДКОЛЕСЬЯ

Редкостойные низкорослые леса (редколесья) с доминированием *Larix sibirica* (рис. 1) располагаются на ровных местах или слабо пологих (до 3° крутизны) склонах — по берегам озер, на перемычках между ними или на небольших всхолмлениях среди осоково-сфагновых болот, на высоте 106—118 м над ур. м. Вблизи озер они обычно отделены от воды узкими полосками зарослей кустарниковых ив, ерника (*Betula nana*), а также травянистой прибрежно-водной растительности. Древостой обычно со следами порубок. Редколесья с доминированием лиственницы представлены на территории стационара четырьмя ассоциациями.

Лиственничное редколесье ерниково-зеленомошное. Связано с относительно дренированными местами в пониже-



Рис. 1. Лиственничное редколесье. Одна из лиственниц на береговом обрыве р. Той-Пугол наклонилась в результате подмыва и мерзлотных процессов.

ниях рельефа, где зимой накапливается больше снега. Поверхность иногда с морозными трещинами и небольшими буграми высотой до 40 см. Почва тундровая оторфованная поверхностно-глеевая мерзлотная среднесуглинистая, иногда с признаками оподзоливания. Древостой редкий (покрытие 20%) из низкорослой лиственницы сибирской (*Larix sibirica*). Средняя высота деревьев 8—12 м, диаметр 16 см, возраст 160 лет. На одном гектаре в среднем встречается 60 деревьев; подрост редкий. Кустарниковый ярус хорошо развит (проективное покрытие 30—50%), состоит главным образом из сор.₁-сор.₂ — *Betula nana*, с примесью сол.-сп. — *Salix phylicifolia*, *S. pulchra*, *Alnus fruticosa*. Травяно-кустарниковый ярус (покрытие 30—50%) с доминированием сор.₁ — *Carex globularis*. Кроме того, устойчивые компоненты сп. — *Rubus arcticus*, *Vaccinium uliginosum*, сол. — *Stellaria graminea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Carex rotundata*, *Lycopodium pungens* и *Archangelica officinalis*. Мохово-лишайниковый ярус хорошо развит (покрытие 80—90%), толщина живого слоя мхов и лишайников 1—4 см, мертвого — 1—3 см. Доминируют сор.₂-сор.₃ — *Pleurozium Schreberi*, сол.-сп. — *Aulacomnium turgidum*, *Cladonia elongata*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Dicranum elongatum*, *D. congestum*, *Cladonia amaurocraea*, *C. alpestris*, *C. mitis*, *Nephroma arcticum*, *Parmelia septentrionalis*.

Лиственничное редколесье ерниково-разнотравное. Характерные местоположения — берега небольших рек. Поверхность иногда с пятнами оголенного грунта, образовавшимися в результате морозного выпучивания и растрескивания поверхностного слоя почвы. Почва тундровая оторфованная поверхностно-глеевая мерзлотная среднесуглинистая, относительно богатая, в комплексе с остаточно-глеевой (пятна и бугорки). Древостой редкий (покрытие 20—25%) из лиственницы сибирской. В возрасте 160—180 лет деревья лиственницы имеют высоту 8—12 м, диаметр ствола на высоте груди 15 см. Ярус кустарников (покрытие около 50%) из сор.₂ — *Betula nana* с примесью сол.-сп. — *Salix phylicifolia*; высота кустарников 1,5—2 м. Травяно-кустарниковый ярус (покрытие 50—60%) образуют сор.₁-сор.₂ — *Rubus arcticus*, сп. — *Vaccinium uliginosum*, *Viola epipsila*, *Cirsium heterophyllum*, сол.-сп. — *Carex*

globularis, *Saussurea alpina*, *Stellaria graminea*, *Polemonium coeruleum*, *Calamagrostis Langsdorffii*, *C. neglecta*, сол. — *Lycopodium pungens*, *Cerastium jenssenense*, *Stellaria peduncularis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum* и др. Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 30%, толщина живого слоя 2—4 см, мертвого — 1—3 см) образуют сор.₁ — *Mnium cuspidatum*, *Pleurozium Schreberi*, *Aulacomnium turgidum*, сп. — *Polytrichum juniperinum*, *P. commune*, *Ptilium crista-castrensis*, *Cladonia amaurocraea* и др.

Лиственничное редколесье багульниковое. В заболоченных местах на участках, приподнятых в результате морозного выпучивания грунта, где лучше условия дренажа и аэрации почвы. Поверхность мелкокочковатая. Почва тундровая торфяно-глеевая суглинистая, по полигональным трещинам болотно-тундровая торфянисто-глеевая. Древостой редкий (покрытие 10—20%) из лиственницы сибирской, имеющей в возрасте 120 лет среднюю высоту 4—6 м, средний диаметр 8—10 см. Подрост редкий. Кустарниковый ярус редкий (покрытие 20—35%) из сор.₁-сор.₂ — *Ledum palustre*, сол.-сп. — *Betula nana*, *Salix phylicifolia*, *S. arctica*. Травяно-кустарниковый ярус средней густоты (покрытие 50—60%) из сор.₁-сор.₂ — *Eriophorum vaginatum*, сор.₁ — *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, сп.-сор.₁ — *Empetrum nigrum*, сп. — *Carex hyperborea*, *C. globularis*, *Polygonum viviparum*, *Arctous alpina*, сол. — *Tofieldia nutans*, *Hierochloë alpina*, *Equisetum pratense* и др. Мохово-лишайниковый покров одевает 50—70% поверхности почвы; толщина живого слоя 1—5 см, мертвого — 1—4 см. Основные компоненты этого яруса: сор.₁-сор.₂ — *Pleurozium Schreberi*, сп.-сор.₁ — *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum elongatum*, сп. — *Nephroma arcticum*, *Cladonia amaurocraea*, *C. coccifera*.

Лиственничное редколесье пушицево-осоковое. Встречается в заболоченных понижениях, обычно на контакте с осоково-сфагновыми болотами. Микрорельеф слабо выражен, иногда встречаются пятна оголенного грунта. Почва тундровая торфяно-глеевая, тяжело-суглинистая, в комплексе с остаточно-глеевой (пятна-медальоны) и с болотно-тундровой торфянисто-глеевой. Древостой из лиственницы сибирской. В возрасте 160—200 лет средняя высота деревьев 4—6 м, средний диаметр 12 см. Покрытие древесного яруса 15—20%. Подрост редкий. Кустарниковый ярус (покрытие 15—25%) образуют сп. — *Ledum palustre*, *Betula nana*, *Salix phylicifolia*. Высота кустарников 0,3—0,4 м. Травяно-кустарниковый ярус средней сомкнутости (покрытие около 50%) из сор.₂ — *Carex globularis*, сор.₁ — *Eriophorum vaginatum*, сп. — *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Hierochloë alpina*, *Pedicularis lapponica*, *Saussurea alpina* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 60—80%, толщина живого слоя 2—4 см, мертвого — 2—3 см) преобладают сор.₁-сор.₂ — *Polytrichum commune*, сор.₁ — *Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium Schreberi*, сп. — *Ptilidium cileare*, *Peltigera aphthosa*, *Cladonia coccifera*.

ЗАРОСЛИ КУСТАРНИКОВ

Распространены по берегам озер и небольших рек. Доминируют в них кустарниковые ивы (*Salix phylicifolia*, *S. pulchra*, *S. lanata*), карликовая березка (*Betula nana*) или ольха кустарниковая (*Alnus fruticosa*).

Заросли кустарниковых ив. Узкими полосами (шириной в несколько десятков метров) окаймляют берега рек и озер. Почва аллювиальная торфянисто- и торфяно-глеевая суглинистая. Увлажнение застойное, избыточное. В сырые годы летом поверхность почвы покрыта водой. Ярус кустарников из *Salix phylicifolia*, *S. lanata* и *S. pulchra* хорошо развит (покрытие около 60%, высота ив от 10 до 130 см). В редком травя-

ном покрове (20—25%) sp.-сор.₁ — *Veratrum Lobelianum*, *Polygonum bistorta*, sp. — *Lycopodium selago*, *Rubus arcticus*, *Trollius europaeus*, *Carramine palustre*, *Valeriana capitata*, *Rubus arcticus* и др. Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 50%) образуют сор.₁-сор.₂ — *Sphagnum balticum*, *Sph. lenense*, *Polytrichum commune*, sp.-сор.₁ — *Drepanocladus uncinatus*, *D. lapponicus*, *Calliergon stramineum* и др.

Заросли кустарниковой березки. Развита по берегам рек, в более низких местах с тундровой торфяно-глеевой тяжелосуглинистой почвой. Увлажнение проточное. Кустарниковый ярус (покрытие 60—70%) из сор.₂-сор.₃ — *Betula nana*, довольно высокорослой (80—200 см), с примесью sp. — *Salix pulchra*, *S. phylicifolia*. Травяной ярус (покрытие 20—30%) редкий из sp.-сор.₁ — *Veratrum Lobelianum*, *Rubus arcticus*, *Polemonium coeruleum*, *Calamagrostis Langsdorffii*, sp. — *Solidago virgaurea*, *Lycopodium pungens* и др. В мохово-лишайниковом ярусе, одевающем 30—50% поверхности почвы, преобладают сор.₁-сор.₂ — *Pleurozium Schreberi*, sp.-сор.₁ — *Dicranum elongatum*, *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum commune*, sp. — *Ptilidium cileare*, *Hypnum pallescens*, *Calliergon stramineum*, *Dactylina arctica*, *Cladonia amaurocraea*, *Marchantia polymorpha*.

Заросли ольхи кустарниковой. Встречаются на территории стационара редко, небольшими участками по берегам озер на границе с ивняками, зарослями карликовой березки и моховыми болотами. Почва тундровая глеевая оторфованная, иногда с погребенным гумусовым горизонтом, на супесчаном аллювии. В кустарниковом ярусе (покрытие 40—50%) преобладает *Alnus fruticosa* высотой до 2,1 м; примесь образуют *Salix phylicifolia* и *Betula nana* высотой 40—60 см. Травяно-кустарниковый ярус (покрытие 20—30%) из sp.-сор.₁ — *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, sp. — *Polygonum bistorta*, *Rubus arcticus*, *Juncus trifidus*, *Polygonum viviparum*, *Valeriana capitata* и др. Мохово-лишайниковый ярус одевает около 60% поверхности, в его составе преобладают сор.₁-сор.₂ — *Pleurozium Schreberi*, *Aulacomnium turgidum*, sp. — *Dicranum elongatum*, *Cladonia amaurocraea*, *C. elongata*.

ТУНДРЫ

Тундровые сообщества стационара разнообразны и подразделяются на такие группы ассоциаций: щебнистые, кустарниковые, кустарниково-лишайниковые, зеленомошно-кустарниковые, травяно-моховые и кустарниковые (ерниковые с карликовой березкой *Betula nana*). В некоторых типах тундр выражена морозная трещиноватость грунта и пятнистость (последняя обусловлена разрывом растительной дернины при промерзании почвы и грунта, а также ветровой эрозией).

Щебнистая кустарниковая тундра (рис. 2). Встречается в наиболее возвышенной северо-восточной части стационара на вершинах моренных гряд, открытых для ветров. На поверхности имеются морозные трещины. Почвообразующая порода — моренный хрящеватый элювий с мелким щебнем. Почва примитивная тундровая супесчаная со щебнем, слегка оторфованная и оподзоленная. На поверхности имеются голые пятна, где растительность уничтожена в результате выдувания снега и механического воздействия частиц снега, переносимых в зимнее время почти постоянно дующими здесь ветрами. Растительность ютится по ложбинкам, где сохраняется маломощный снежный покров. Кустарники редкие, низкорослые: sp. — *Salix nummularia*, *Betula nana*. Травяно-кустарниковый ярус (покрытие 15—25%) из сор.₁ — *Dryas octopetala*, sp. — *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*, *Ledum palustre* var. *decumbens*, *Diapensia lapponica*, *Loiseleuria procumbens*, *Carex hyperborea*, sol.-sp. —

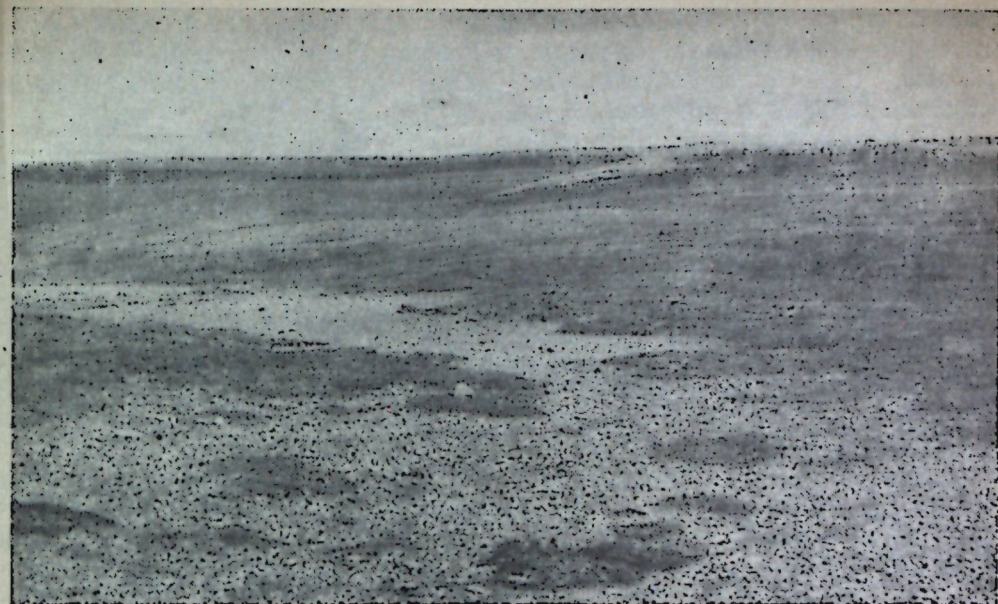


Рис. 2. Щебнистая кустарниковая тундра.

Hierochloë alpina, *Vaccinium uliginosum*, *Campanula rotundifolia* и др. Мохово-лишайниковый ярус одевает 20—50% поверхности почвы, в нем доминируют сор.₁-сор.₂ — *Polytrichum strictum*, сор.₁ — *Racomitrium hypnoides*, sp. — *Dicranum congestum*, *Umbilicaria proboscidea*, *Alectoria ochroleuca*, *Thamnia vermicularis*, *Parmelia centrifuga*, *Haematomma ventosum*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Solorina crocea*, *Dactylina arctica*, *Stereocaulon alpinum*, *Cladonia uncialis*. Пионером зарастания оголенных пятен является *Dryas octopetala*; за ней следуют *Arctous alpina* и *Empetrum hermaphroditum*.

Кустарниково-лишайниковая тундра. Отмечена на склонах моренных гряд. Поверхность ее с морозными трещинами. Почва тундровая примитивная супесчаная с включением мелкого щебня, в комплексе с неоподзоленной иллювиально-железистой (типа подбур). Кустарники редкие: sol.-sp. — *Salix nummularia*, *Betula nana*, *Ledum palustre* var. *decumbens*. Травяно-кустарниковый ярус слабо развит (покрытие 15—25%): sp.-сор.₁ — *Vaccinium uliginosum*, sp. — *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Empetrum hermaphroditum*, *Diapensia lapponica* и др. Мохово-лишайниковый покров довольно густой (покрытие 50—80%) с преобладанием лишайников: сор.₂ — *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, сор.₁ — *C. cucullata*, sp.-сор.₁ — *Stereocaulon alpinum*, sp. — *Thamnia vermicularis*, *Cornicularia divergens*, *Cladonia amaurocraea*. В состав этого яруса также входят мхи: sp. — *Polytrichum strictum*, *Ptilidium cileare*.

Зеленомошно-кустарниковая пятнистая тундра. Характерна для пологих склонов моренных гряд. Почва глеево-подзолистая иллювиально-железисто-гумусовая оторфованная или торфянистая супесчаная, в комплексе с остаточной глеевой (пятна-медальоны), к концу вегетационного периода оттаивающая на глубину до 1 м. Растительный покров несплошной, с большим количеством оголенных пятен, чаще всего округлой формы. Ярус кустарников (покрытие 10—15%) из sp.-сор.₁ — *Betula nana*, *Ledum palustre* var. *decumbens*. Травяно-кустарниковый ярус средней сомкнутости (60—70%) из сор.₂ — *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, сор.₁ — *Empetrum hermaphroditum*, sp. — *Diapensia lapponica*.

Arctous alpina и др. Мохово-лишайниковый ярус (покрытие в среднем 70%) из сор.₂ — *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum congestum*, сор.₁ — *D. elongatum*, *Polytrichum strictum*, sp. — *Dactylina arctica*, *Cetraria nivalis*, *Cladonia uncialis* и др.

Осоково-рако-митриевая тундра. Встречается на склонах и у основания моренных гряд ниже предыдущей ассоциации. Поверхность с морозными трещинами и пятнами. Почва глеево-подзолистая иллювиально-гумусовая супесчаная или торфянисто-глеевая суглинистая. Кустарниковый ярус редкий (покрытие 10%) из сол.-сп. — *Betula nana* и *Salix nummularia*. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 30—40%) доминируют сор.₁ — *Carex hyperborea*, sp. — *Vaccinium uliginosum*, *Tofieldia nutans*. Мохово-лишайниковый покров сильно развит (покрытие 80—90%), с явным доминированием сор.₂-сор.₃ — *Racomitrium lanuginosum* и меньшим участием других видов: sp. — *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Nephroma arcticum* и др.

Ерниково-лишайниковая тундра. Распространена на склонах моренных гряд. Почва глеево-подзолистая иллювиально-гумусовая супесчаная. Ярус кустарников (покрытие 20—35%) с преобладанием сор.₁-сор.₂ — *Betula nana*, к которой примешивается sp. — *Salix phylicifolia*. В травяно-кустарничковом покрове (20—30%) преобладают сор.₁ — *Vaccinium vitis-idaea*, sp. — *V. uliginosum*, *Carex hyperborea*, *Rubus arcticus*. Мохово-лишайниковый ярус развит хорошо (покрытие 70—85%), с доминированием лишайников: сор.₁-сор.₂ — *Cladonia amaurocraea*, сор.₁ — *C. alpestris*, sp. — *C. elongata*, *C. silvatica*, *Cetraria hiascens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum congestum*, *Parmelia septentrionalis*, *P. pubescens*, *Dactylina arctica*, *Stereocaulon tomentosum*.

Ерниковая зеленомошная тундра. Встречается на границе с лиственничными редколесьями на ровных хорошо увлажненных местах. Почва тундровая торфяно- или торфянисто-глеевая суглинистая. Хорошо развит кустарниковый ярус (покрытие 30—45%) из сор.₂ — *Betula nana*, sp. — *Salix lanata*, *S. arctica*. В редком (покрытие 10—20%) травяно-кустарничковом ярусе растут сор.₁ — *Vaccinium vitis-idaea*, sp. — *V. uliginosum*, *Carex globularis*, *Lycopodium pungens*, *Stellaria graminea*, *Rubus arcticus* и др. Мохово-лишайниковый ярус почти сплошной (покрытие 70—90%), с преобладанием зеленых мхов: сор.₂-сор.₃ — *Pleurozium Schreberi*, sp.-сор.₁ — *Dicranum congestum*, sp. — *Polytrichum commune*, *Aulacomnium turgidum*, *Parmelia septentrionalis*, *Cetraria pinastri*, сол.-сп. — *Peltigera variolosa*, *P. rufescens*, *Nephroma arcticum*, *Cetraria islandica*, сол. — *Cladonia amaurocraea*, *C. silvatica*, *Stereocaulon tomentosum*.

Ерниковая кустарничково-зеленомошная мелкопочечная тундра. Занимает слабо пологие склоны. Поверхность мелкопочечная. Почва тундровая торфянистая или торфяная поверхностно-глеевая тяжелосуглинистая, в комплексе с остаточной-глеевой (бугорки). Кустарниковый ярус имеет среднюю высоту 0,3 м, покрытие 30—40%, состоит из сор.₂ — *Betula nana*, sp. — *Salix glauca*, *S. phylicifolia*. Травяно-кустарничковый покров редкий (покрытие в среднем 30%) из сор.₁ — *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, sp. — *Ledum palustre* var. *decumbens*, *Carex hyperborea*, сол.-сп. — *Andromeda polifolia*, *Tofieldia nutans*, *Polygonum viviparum*, *Stellaria peduncularis* и др. Мохово-лишайниковый ярус одевает около 70% поверхности почвы; в его составе сор.₂ — *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum congestum*, сор.₁ — *D. elongatum*, *Polytrichum strictum*, sp. — *Cladonia silvatica*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, сол.-сп. — *C. uncialis*, *Nephroma arcticum*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon tomentosum*. Виды рода *Cladonia* произрастают преимущественно на кочках.



Рис. 3. Бугристая багульниково-ерниковая заболоченная тундра.

Бугристая багульниково-ерниковая заболоченная тундра (рис. 3). Располагается в слегка заболоченных котловинах. Поверхность бугристая. Бугры высотой 0,6—0,8 м, диаметром у основания 1,2—1,6 м, внутри них имеются линзы льда. Почва к концу вегетационного периода оттаивает на глубину до 0,4 м. Понижения весной обычно затапливаются водой, летом — сухие. В понижениях имеются оголенные пятна, образующиеся в результате морозного выпучивания грунта и разрыва растительной дернины. Почва болотно-тундровая торфянисто-глеевая в комплексе с торфяно-глеевой (на буграх). Растительность с ясно выраженными микрокомплексам. На вершинах бугров растут сор.₁-сор.₂ — *Ledum palustre* var. *decumbens*, мхи: сор.₁ — *Hypnum pallescens*, sp. — *Dicranum elongatum*, *D. congestum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichum strictum*, лишайники: сол.-сп. — *Cladonia amaurocraea*, *C. elongata*, *C. silvatica*, *Nephroma arcticum*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*. На склонах кочек растут карликовая березка сор.₁-сор.₂ — *Betula nana*, ивы sp. — *Salix phylicifolia*, *S. pulchra*, *S. lanata*, *S. glauca*, кустарнички sp. — *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum* и зеленые мхи. В понижениях между буграми произрастают sp. — *Carex globularis*, *Juncus trifidus*, *Pedicularis labradorica*, сол.-сп. — *Rubus chamaemorus*, *Poa arctica*, мхи sp. — *Polytrichum commune*, *Sphagnum balticum* и др. В сильно увлажненных мочажинах встречается сол.-сп. — *Nardosmia frigida*. Достигнув высоты 0,7—0,8 м, бугры начинают разрушаться. К этому времени они превышают уровень снежного покрова, багульник отмирает; под давлением льда, находящегося внутри бугра, растительная дернина разрывается, образуются трещины. По трещинам легко проникают дождевая вода и воздух. Это вызывает оттаивание ледяных линз, оседание и размыв бугра. Разрушение завершается образованием оголенных пятен и мочажин, где зыбкий торфяно-суглинистый слой подвергается разрывам при замерзании. В процессе зарастания на оголенном пятне может образоваться новый бугор.

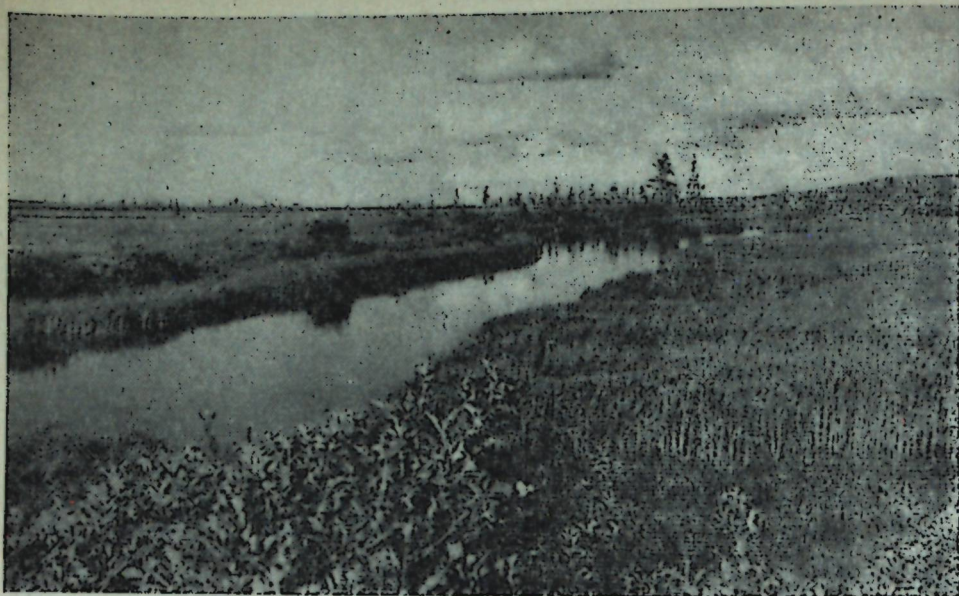


Рис. 4. Заросли арктофилы рыжеватой (*Arctophila fulva*) по берегам р. Той-Пугол. На переднем плане — кустарниковые ивы.

ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Обилие озер на территории стационара определяет широкое распространение сообществ гидрофитов и гигрофитов.

В мелководной зоне озер (уровень воды от 15 до 50 см) с песчаным дном развиты заросли *Arctophila fulva* (рис. 4). Этот злак закрепляется своими корнями в дне водоема, но большая часть его надземных органов обычно находится над водой. Ближе к берегу, в местах с глубиной воды от 10 до 25 см, где дно илистое, но прослойка ила на глубине 15—20 см сменяется толщей песка, тянется полоса пушицевых топей с доминированием *Eriophorum angustifolium* и *E. Scheuchzeri*. Еще ближе к берегу, там, где глубина воды обычно не превышает 5—15 см, а временами обнажается поверхность, располагаются заросли осоки водяной (*Carex aquatilis*). На песчаных берегах, затапливаемых после дождей лишь кратковременно на небольшую глубину (до 5 см), заросли образует *Equisetum arvense*.

В озерах с глинистым дном зарослей арктофилы нет. Их место в мелководной полосе (глубина воды до 30—50 см) занимают заросли вахты трехлистной *Menyanthes trifoliata*, иногда с примесью сабельника *Comarum palustre* и лютика Палласа *Ranunculus Pallasii*. Там, где дно глинистое, но под прослойкой глины залегает толща песка, а уровень воды обычно не превышает 10—15 см, иногда встречаются заросли *Comarum palustre*. Такие же заросли развиты в проточной воде по берегам речки Той-Пугол.

БОЛОТА

Болотная растительность стационара связана с депрессиями рельефа и низкими берегами озер, где грунтовые воды залегают близко к поверхности. Почвы торфяно-болотные оглеенные. Представлены болота низинные (осоковое с доминированием *Carex stans*), переходными (осоково-сфагновые с *Carex rotundata* и *C. chondrorhiza*, пушицевое бугристое) и верховыми (сфагновое с морошкой, сфагновое с клюквой). Мощность торфа в бо-

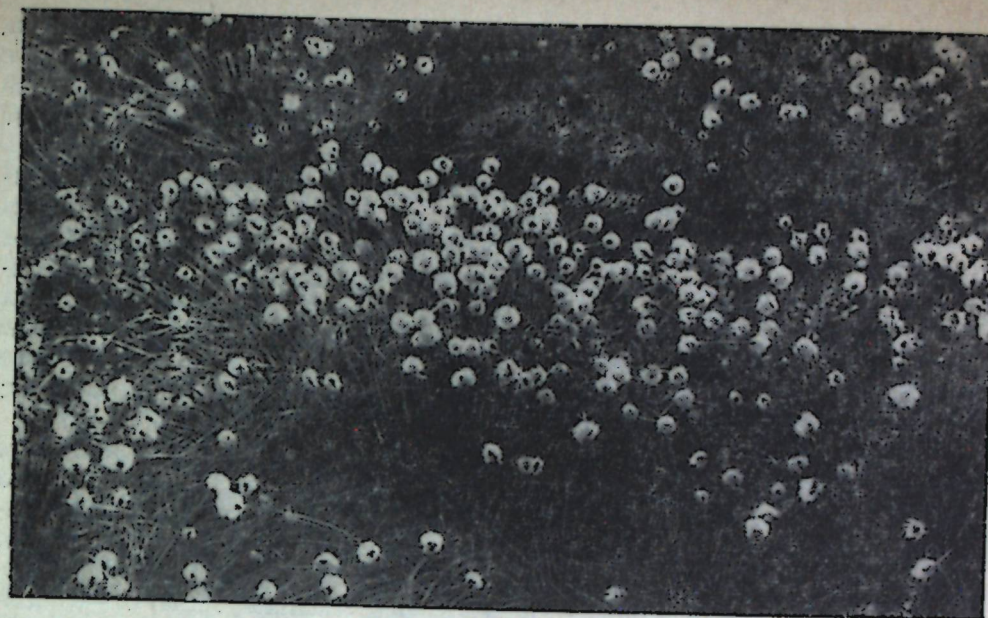


Рис. 5. Пушицевое (с *Eriophorum vaginatum*) бугристое болото.

лотах достигает 3 м. Поверхностный слой его оттаивает летом на глубину 40—60 см; далее залегает постоянная мерзлота.

Осоковое болото. Образует узкие полосы по берегам озер. Поверхность кочковатая. Увлажнение обильное, большую часть лета понижения между кочками заполнены водой. Почва болотно-торфяно-глеевая мерзлотная. Слой торфа около 20—25 см, глубже залегает толща сизой супеси или суглинка. Изредка встречаются кустарники sp. — *Salix lanata* и *S. myrtilloides*. Травяной покров средней густоты (покрытие 50—60%) из сор.₂ — *Carex stans*, сор.₁ — *Eriophorum angustifolium*, sp.-сор.₁ — *Comarum palustre*, sp. — *Epilobium palustre*, *Stellaria peduncularis*, *Galium uliginosum* и др. Моховой покров (покрытие 25—40%) из сор.₁ — *Drepanocladus lapponicus*, sp.-сор.₁ — *Drepanocladus uncinatus*, sp. — *Polytrichum commune*, *Mnium cuspidatum* и др.

Осоково-сфагновое болото. Поверхность кочковатая, с мочажинами. Почва болотная торфяно-глеевая мерзлотная. Слой торфа довольно мощный, оттаивающий летом до глубины 30—40 см. Кустарники немногочисленны: sp. — *Betula nana*, *Salix myrtilloides*, *S. glauca*, *Ledum palustre*. Травяно-кустарничковый ярус одевает 30—50% поверхности, в нем доминируют сор.₁-сор.₂ — *Carex rotundata*, сор.₁ — *Carex chondrorhiza*, sp. — *Eriophorum russeolum*, *E. angustifolium*, *Andromeda polifolia*. Моховой покров почти сплошной (покрытие 80—90%), с преобладанием сор.₂-сор.₃ — *Sphagnum balticum*, сор.₁-сор.₂ — *Sph. riparium*, sp. — *Drepanocladus lapponicus*, *Mnium pseudopunctatum*.

Пушицевое бугристое болото (рис. 5). Поверхность бугристая, с плоскими торфяными буграми до 3—4 м высоты и заполненными водой мочажинами. Имеются морозные трещины. Почва болотная торфяно-глеевая мерзлотная. Слой торфа в понижениях между буграми около 25 см; ниже залегает оглеенный суглинок. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 40—60%) с явно выраженной микрокомплексностью. Из трав и кустарничков в понижениях между буграми преобладают сор.₁ — *Eriophorum vaginatum*, sp.-сор.₁ — *Rubus chamaemorus*, *Carex rotundata*, sp. — *Eriophorum Scheuchzeri*, *Pedicularis labradorica*; на буграх сор.₁ —

Ledum palustre, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 60—70 см) на буграх доминируют сор.₁-сор.₂ — *Sphagnum balticum*, *Sph. rubellum*, sp. — *Dicranum elongatum*, *Aulacomnium turgidum*, *Cladonia amaurocraea*, *Thamnolia vermicularis*. В мочажинах произрастает sp.-сор.₁ — *Drepanocladus uncinatus*.

Сфагновое болото с морошкой. Почва болотная торфяно-глеевая мерзлотная. Слой торфа довольно мощный, оттаивающий летом на глубину до 40 см. Кустарники немногочисленны, представлены sp. — *Salix myrtilloides* и *Betula nana*. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 30%) с доминированием сор.₁ — *Rubus chamaemorus*, sp.-сор.₁ — *Carex chordorrhiza*, sp. — *Andromeda polifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*. Ярус мхов выражен хорошо (покрытие 75—85%), в его состав входят: сор.₂ — *Sphagnum rubellum*, *Sph. balticum*; sp. — *Sph. fuscum*, *Sph. obtusum*, *Aulacomnium turgidum* и др.

Сфагновое болото с клюквой. Встречается в наиболее повышенных местах болотных массивов с выпуклой поверхностью. Почва болотная торфяно-глеевая мерзлотная. Имеет развитый слой торфа, оттаивающий летом на глубину до 40 см. Кустарники редки: sp. — *Betula nana*, *Salix myrtilloides*. Травяно-кустарничковый ярус одевает 20—30% поверхности и состоит из сор.₁ — *Oxycoccus quadripetalus*, sp.-сор.₁ — *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, sp. — *Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus* и др. Моховой покров почти сплошной (80—90%): сор.₂-сор.₃ — *Sphagnum angustifolium*; сор.₁ — *Sph. riparium*, *Sph. obtusum*; sp. — *Dicranum elongatum*, *Aulacomnium turgidum*.

ЛУГА

Луга на территории стационара занимают небольшую площадь. Они располагаются по берегам озер и рек в низких местах, затопляемых весной в период массового таяния снега и летом после обильных и длительных дождей.

Разнотравный луг. Характерные местообитания — берега рек. Почва аллювиальная глеевая тяжелосуглинистая на супесчаном аллювии, иногда с погребенным гумусовым горизонтом, оторфованная. Травостой высотой до 0,8 м, с покрытием 70—80%: сор.₂ — *Cirsium heterophyllum*, *Rubus arcticus*, сор.₁ — *Viola epipsila*, *Polemonium coeruleum*, *Cardamine pratensis*, sp. — *Veratrum lobelianum*, *Solidago virga-aurea*, *Archangelica decurrens*, *Angelica silvestris*, sol.-sp. — *Chrysosplenium alternifolium*, *Nasturtium officinale* и др. В редком моховом покрове (покрытие 10—15%) sp.-сор.₁ — *Mnium cuspidatum*, *Drepanocladus uncinatus* и др.

Вейниковый луг. Занимает пониженные места по берегам озер, где зимой накапливается мощная толща снега (до 1,5 м). Почва аллювиальная глеевая, тяжелосуглинистая на супесчаном аллювии, оторфованная. Высота трав средняя 0,4 м, максимальная 0,8 м. Проективное покрытие 60—80%. Основные компоненты травостоя: сор.₂-сор.₃ — *Calamagrostis Langsdorffii*, sp. — *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Polemonium coeruleum*, *Calamagrostis neglecta*, *Veratrum Lobelianum*. Моховой покров редкий (покрытие 10—20%) из sp.-сор.₁ — *Polytrichum commune*, *Drepanocladus uncinatus*, *Mnium cuspidatum*.

Осоково-вейниковый заболоченный луг. В пониженных местах, длительно затопляемых водой, с высоким уровнем грунтовых вод. Почва аллювиальная болотная, средне- или тяжелосуглинистая, оторфованная. Травостой высотой до 0,6—0,8 м, с проективным покрытием 60—70%: сор.₃ — *Calamagrostis Langsdorffii*, sp.-сор.₁ — *Carex stans*, sp. —

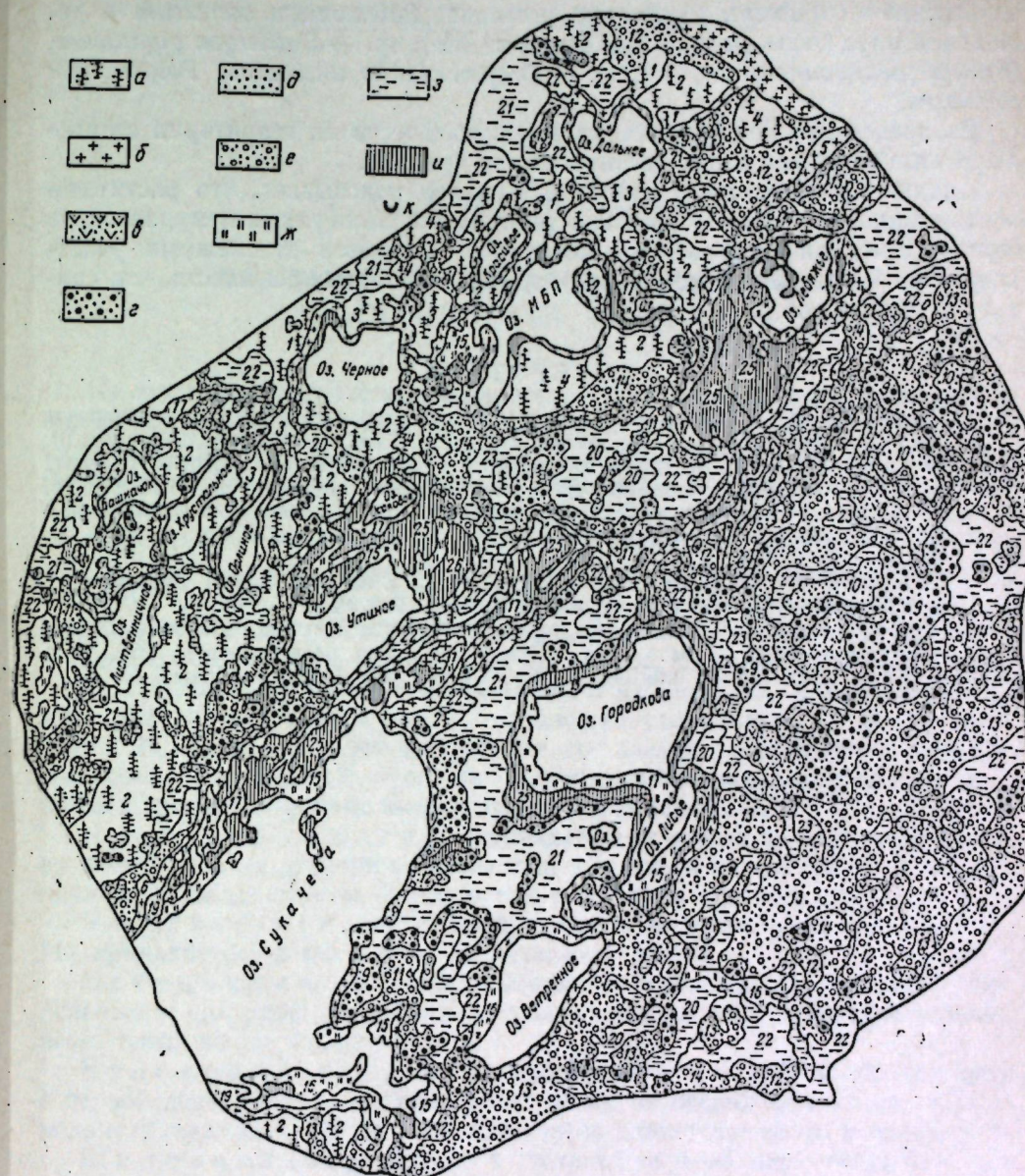


Рис. 6. Карта растительности стационара «Харп». (Составили Г. В. Троценко, П. Л. Горчаковский)

а — лиственничные редколесья: 1 — ерничко-зеленомошные, 2 — ерничко-разнотравные, 3 — багульниковые, 4 — пушицево-осоковые; б — заросли кустарников: 5 — кустарничковые ивы, 6 — карликовая березка; в — тундры щебнистые: 7 — щебнистые кустарничковые, 8 — кустарничково-лишайниковые; г — тундры кустарничковые: 9 — зеленомошно-кустарничковые пятнистые; д — тундры моховые: 10 — осоково-ракомитриевые; е — тундры ерничковые: 11 — лишайниковые, 12 — зеленомошные, 13 — кустарничково-зеленомошные мелкоочкарные, 14 — бугристые багульниково-ерничковые заболоченные; ж — прибрежно-водная растительность: 15 — заросли арктофилы рыжеватой, 16 — пушицевые топи, 17 — заросли осокни водной, 18 — заросли вахты трехлистной, 19 — заросли сабельника болотного; з — болота: 20 — осоковые (с *Eriophorum vaginatum*) бугристые, 23 — сфагновые с морошкой и клюквой; и — луга: 24 — разнотравные, 25 — вейниковые (с *Calamagrostis Langsdorffii*), 26 — осоково-вейниковые (с *Carex stans* и *Calamagrostis Langsdorffii*) заболоченные; к — внесмальный знак — заросли ольхи кустарничковой.

C. chordorrhiza, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, sol.-sp. — *Epilobium palustre*, *Galium palustre*, *Calamagrostis neglecta*, *Stellaria peduncularis*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Cardamine pratensis*, *Polemonium coeruleum* и др. Моховой ярус очень редкий (покрытие до 5%): sp. — *Calliergon giganteum*, *Mnium pseudopunctatum*, sol.-sp. — *Drepanocladus uncinatus*, *Polytrichum commune*.

Распределение преобладающих типов сообществ на территории стационара иллюстрирует карта растительности (рис. 6).

Анализ приведенных в статье материалов показывает, что растительность стационара «Харп» довольно типична для лесотундры приуральского сектора Западной Сибири, хотя несколько отличается от смежных участков большим развитием прибрежно-водных и болотных сообществ, что связано с обилием озер.

ЛИТЕРАТУРА

- Барышников М. К. Луга низовьев р. Оби, их характеристика и перспективы использования. — Труды Науч.-исслед. ин-та с.-х. Крайнего Севера, 1961, вып. 10.
Игошина К. Н. Ботаническая и хозяйственная характеристика оленьих пастбищ в районе Обдорской зональной станции. — Советское оленеводство, 1934, вып. 1.
Кац Н. Я. Болота низовьев р. Оби. — Президенту Академии наук СССР академику В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности. М., Изд-во АН СССР, 1939.
Сапожников В. В., Никитина Е. В. Поездка в низовье Оби и Обскую губу в 1919 году. — Изв. Ин-та исследования Сибири, 1920, № 2.
Солдатенкова Ю. П. Некоторые данные о растительности в районе Салехарда (Ангальский мыс). — Вест. МГУ, серия 6 (биология, почвоведение), 1965, № 3.
Sommer S. Flora dell'Ob inferiore. Studio di geographia botanica. Firenze, 1896.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

Н. Н. ДАНИЛОВ, В. Н. БОЯКОВ

НАЗЕМНЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ СТАЦИОНАРА «ХАРП»

Из земноводных на стационаре встречается в очень небольшом количестве остромордая лягушка. Одна поймана, а в 1971 г. на оз. Утинном и окружающем его болоте было найдено шесть обсохших кладок икры. Из рептилий обнаружена живородящая ящерица, которую несколько раз наблюдали в лиственничном редколесье около оз. МБП.

Наибольшим количеством видов представлены на участке стационара птицы. Всего их было отмечено 62 вида, из которых 34 гнездились на территории стационара, 11 — в его окрестностях и более или менее регулярно посещали стационар, 12 регулярно встречались во время весеннего пролета, 4 были залетными и 1 — нерегулярно летующим. Из гнездящихся на стационаре 15 видов были связаны с водоемами и их берегами, а поблизости от них гнездились 19, один вид — в строениях стационара, 18 (с окрестностями 24) были приурочены к различным элементам ландшафта тундры. Этот список, несомненно, будет еще пополнен главным образом за счет пролетных видов, которые не были встречены в конце весны.

Чернозобая гагара гнездилась на озерах за пределами участка стационара, но регулярно прилетала кормиться на его озера. В 1971 г. одна пара гнездилась на Мертвом озере (граница стационара).

Ушастая поганка была отмечена во время весеннего пролета. Не принадлежит к регулярно пролетающим видам.

Лебедь-кликун систематически встречается на пролете. Отдельные особи, пары и небольшие группы появлялись на озерах в течение всего лета, но не задерживались.

Белолобый гусь регулярно пролетает, в 1971 г. пролет шел в первой декаде июня. Несколько раз летом на озерах для отдыха и кормежки останавливались на несколько часов одиночные особи и пары.

Шилохвость регулярно в количестве 4—6 пар гнездится на участке стационара.

Связь ежегодно гнездится в количестве 1—3 пар.

Чирок-свистунок ежегодно гнездится по 2—4 пары.

Хохлатый нырок гнездится ежегодно, но число гнездящихся пар сильно различается. В некоторые годы это одна из самых многочисленных уток, в 1970 и 1971 гг. их было по 3—5 пар.

Морской нырок гнездится ежегодно и в небольшом количестве. В 1971 г. держались 2 пары и было найдено одно гнездо.

Синьга встречается большими стаями во время пролета на линьку в конце июня, в меньшем количестве во время весеннего пролета. Ежегодно гнездились или пытались гнездиться по 1—2 пары.

Морянка — самая многочисленная гнездящаяся утка. В 1970 г. их было около 25 пар, в 1971 г. — около 20.

Большой крохаль гнездится вне участка, но время от времени прилетает на его озера для кормежки.

Длинноклювый крохаль найден гнездящимся на озерах за пределами участка.

Орлан-белохвост ранее гнезился на участке и сохранилось оставленное им гнездо. Сейчас регулярно посещает озера в поисках корма.

Лунь луговой в годы, когда велись наблюдения, на участке не гнезился, но залетал в поисках корма.

Мохноногий канюк регулярно в небольшом количестве пролетает весной.

Сапсан наблюдался несколько раз. Прилетал он со стороны гор, где, видимо, гнезился.

Дербник на участке не гнезился, но регулярно появлялся в поисках корма.

Белая куропатка гнездилась в количестве 2—3 пар ежегодно. Золотистая ржанка гнездилась ежегодно в количестве 3—4 пар.

Хрустан гнезился не ежегодно на холмах. В 1970 г. здесь пытались гнездиться 3 пары, но напуганные собакой оставили участок; в 1971 г. гнездились 2 пары.

Зук-галстучник. В 1971 г. одна пара гнездилась у оз. Сукачева. Поблизости от них держался холостой самец.

Фи́фи — обычный, ежегодно гнездящийся кулик. В разные годы наблюдали 5—7 пар.

Турухтан гнездится ежегодно, но количество гнезд различно. В 1971 г., когда турухтанов было заметно меньше, чем в предыдущем году, были отмечены 4 гнездящиеся самки.

Средний кроншнеп. В 1970 г. гнездились 2 пары на участке и одна в непосредственной близости к нему; в 1971 г. начала гнездиться одна пара, но была уничтожена браконьерами.

Малый веретенник. В 1970 г. на участке гнездилась одна пара, в 1971 г. — одна на участке и другая — в непосредственной близости к нему.

Круглоносый пловунчик. В 1971 г. гнезилось около 10 пар, в 1971 г. — не более 5 пар.

Плосконосый пловунчик. Одиночная птица была встречена 18 июня 1970 г.

Белохвостый песочник регулярно в небольшом количестве бывает во время весеннего пролета.

Чернозобик регулярно бывает во время весеннего пролета.

Обыкновенный бекас. Гнездится. В 1971 г. держалась одна пара и было найдено гнездо.

Азиатский бекас гнездится в количестве 2—3 пар ежегодно.

Короткохвостый поморник. Регулярно во время весеннего пролета встречались одиночные птицы и пары.

Длиннохвостый поморник. Ежегодно одиночные особи и пары встречались до последней декады июня.

Белая сова. Все лето 1971 г. на участке и в его окрестностях держался холостой самец. Излюбленным местом отдыха были вершины холмов, где скапливалось много погадок.

Длиннохвостая неясыть была замечена в начале июня 1971 г.

Болотная сова на участке не гнездилась; но посещала его в поисках корма.

Обыкновенная кукушка держалась на участке не ежегодно. В предыдущие годы ее яйцо было обнаружено в гнезде овсянки-крошки. Ворон не гнезился на участке, но часто появлялся, прилетая со стороны Урала, где, видимо, гнезился.

Ворона гнездится в отдельные годы в редколесье в окрестностях стационара. В 1970 г. одна пара регулярно прилетала на участок; в 1971 г. только однажды было отмечено появление стаи.

Береговая ласточка регулярно в небольшом количестве появляется в июне.

Белая трясогузка. Одна пара ежегодно гнездилась в строениях стационара.

Желтая трясогузка является обычной гнездящейся птицей. Количество пар равнялось 20—25.

Желтоголовая трясогузка гнездится в окрестностях участка. Отдельные пары занимали гнездовые места и на стационаре, но затем исчезали.

Луговой конек является многочисленным гнездящимся видом.

Краснозобый конек — самый многочисленный гнездящийся вид. Количество пар в 3—5 раз превышает число пар лугового конька.

Рогатый жаворонок был отмечен только во время весеннего пролета.

Каменка гнездилась на участке в количестве 2—3 пар. В 1971 г. две пары поселились на холмах и одна на берегу озера.

Черноголовый чекан был замечен однажды в начале июня, залетный.

Варакушка — обычный и многочисленный гнездящийся вид. Селится в зарослях ивняков по берегам водоемов и в понижениях тундры, где ивы имеют высоту 50—60 см.

Пеночка-весничка обычна и многочисленна на гнездовые. Места гнездования одинаковы с варакушкой, с которой она обычно соседствует. Кроме того, обитает и в лиственный редколесье.

Пеночка-аталовка гнездится не ежегодно. Так, в 1970 г. на участке было 2 пары, а в 1971 г. отсутствовали, хотя в окрестностях стационара гнездились в небольшом количестве. Держались в высокорослых ивняках по берегам водоемов.

Камышовка-барсучок гнездилась в ивняках по берегам водоемов. С момента прилета их было очень много, но затем количество уменьшалось и оставалось гнездиться 1—5 пар.

Чечетка. Количество гнездящихся пар сильно изменялось в разные годы. В 1970 г. пары были многочисленны и гнездились всюду в редколесье и ивняках по берегам водоемов; в 1971 г. гнездились всего 3 пары.

Домовый воробей. Залетевшая самка была поймана у строения стационара 10 июня 1971 г.

Овсянка-крошка гнездилась в большом количестве на окраинах ивовых зарослей близ водоемов, в редколесье и в тундре, где имелись более высокие ивняки или даже отдельные кусты.

Камышовая овсянка гнездилась в ивняках по берегам водоемов в количестве 3—5 пар.

Лапландский подорожник гнездится в количестве 3—5 пар на тундровых участках стационара.

Пуночка встречается во время пролета.

Полярная крачка регулярно гнездится в количестве 3—5 пар. Кроме того, на озерах все время появляются бродячие стаи, пары и особи.

Сизая чайка в 1970 и 1971 гг. не гнездилась, хотя отдельные пары задерживались на довольно длительное время. Все время залетали на

озера отдельные особи, пары и небольшие группы. Гнездились на озерах за пределами стационара.

Серебристая чайка встречалась на пролете, и время от времени на озерах появлялись бродячие особи и небольшие группы.

Млекопитающие представлены на территории стационара главным образом грызунами. При выборе места для организации стационара проводилось обследование территории с выловом мелких млекопитающих давилками. В дальнейшем, после того как определили границы участка, отлов был прекращен и оценку населения мелких млекопитающих производили отловом живоловками и конусами (попавших животных затем выпускали) и непосредственными наблюдениями. Оценивали занятость той или иной части территории грызунами по поедаемости выкладываемых приманок. Учетные линии большой протяженности, пересекающие территорию стационара в разных направлениях, на которых через два метра выкладывалась приманка, позволили установить территории, занятые грызунами и свободные от них, выявить участки, где приманка поедалась интенсивно. Некоторое представление об относительной плотности населения мышевидных грызунов на различных участках составляли по плотности нор и ходов их в травяном покрове.

Всего на стационаре было отмечено 14 видов млекопитающих: 1 — из насекомоядных, 9 — грызунов, 1 — зайцеобразных и 3 — хищных. Кроме того, через территорию стационара ранней весной проходят домашние северные олени.

Арктическая бурозубка была добыта при обследовании участка в сентябре 1965 г. Всего на 400 ловушко-суток было поймано 5 зверьков. Один пойман в июле 1967 г. при отлове для мечения живых грызунов в лиственничном редколесье у озера МБП.

Красная полевка заселяет высокие сухие участки по возвышенным берегам озер при наличии на них древесной и кустарниковой растительности. Высокой численности не отмечалось. При отлове живоловками в июле 1967 г. было поймано 10 особей, давилками в 1965 г. — 12 на 400 ловушко-суток.

Узкочерепная полевка заселяет высокие сухие берега водоемов, но наличие древесной и кустарниковой растительности для нее необязательно. Высокая численность не наблюдалась. При отлове давилками в сентябре 1965 г. на 400 ловушко-суток добыто 2 зверька, при отлове живоловками у озера МБП в июле 1967 г. — 16.

Полевка Миддендорфа также заселяет высокие сухие берега без древесной и кустарниковой растительности. Давилками в сентябре 1965 г. добыто на 400 ловушко-суток 7 полевок этого вида, при отлове живоловками в июле 1967 г. — тоже 7.

Пашенная полевка держится на увлажненных пониженных прибрежных участках, поросших луговой растительностью. В давилки в сентябре 1965 г. попало 3 зверька на 400 ловушко-суток, в живоловки (июль 1967 г.) — 1.

Водяная полевка не добывалась, но на берегах двух озер были обнаружены ее погрызы и экскременты.

Полевка-экономка является самым обычным грызуном по берегам водоемов стационара.

Ондатра. На одном из озер к моменту организации стационара имелась хатка ондатры, впоследствии покинутая. На берегу был обнаружен труп ондатры, но причины гибели не установлены. В дальнейшем на территории стационара ондатра не появлялась и отсутствовала в ближайших окрестностях. Следы ее кормежки находили в 5—7 км от стационара.

Копытный лемминг не был встречен до 1970 г. К осени 1970 г., когда наблюдалось его массовое размножение на Ямале, они появились на стационаре, хотя и не были многочисленны. Встречались и летом 1971 г. Несколько особей, в том числе две беременные самки, принесшие потомство в неволе, были отловлены для разведения в виварии.

Сибирский лемминг отмечен в 1970 и 1971 г., но был заметно малочисленнее копытного. Встречался в кустарничковой тундре.

Заяц-беляк летом не был встречен. Зимой, судя по следам, посещал территорию стационара.

Горностаи постоянно жили на стационаре, поселяясь в кустарниковых зарослях по берегам водоемов. В 1970 г. были обнаружены 2 особи, в 1971 г. — 3, причем нора одного помещалась на острове, отделенном от берега мелкой протокой. При малочисленности грызунов в 1971 г. они часто разоряли гнезда птиц, в частности уток и куликов. Горностаи, живший на острове, утащил все яйца из гнезда морской чернети, уничтожил яйца в гнезде турухтана. Но гнездо полярной крачки на том же острове и гнездо круглоносого пловунчика, помещавшееся от него в 3 м, остались нетронутыми.

Ласка. Следы ее были обнаружены зимой на снегу.

Песец. В 1971 г. до последней декады июня около озер держался одинокий песец, затем он исчез.

На территории стационара есть две старые норы, которые считают лисьими на том основании, что до организации стационара в их районе была замечена лисица. Последние годы они никем не заняты.

Для характеристики соотношения видов и численности мелких млекопитающих за пределами стационара, где преобладает заболоченная или сильно увлажненная тундра, проводился отлов давилками и капканами. На одном участке площадью около 7 га было добыто в конце апреля — начале мая 15 полевок Миддендорфа, 6 красных полевок, 1 пашенная полевка и 1 арктическая бурозубка. На другой площадке в начале июля было поймано 43 полевки Миддендорфа, 4 красные полевки, а в октябре на третьем участке — 47 полевок Миддендорфа, 4 красные полевки, 4 арктические бурозубки и одна ласка.

В. С. ДЕДКОВ

О МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНОГО ПОТЕНЦИАЛА В МЕРЗЛОТНЫХ ПОЧВАХ

В почвенных исследованиях применяется несколько методов потенциометрического определения окислительно-восстановительного потенциала (ОВП).

В лабораторных условиях ОВП измеряют в монолитах, извлеченных из почвы без нарушения структуры. По мнению Б. А. Неунылова, Н. М. Гриндаля и И. С. Кауричева (цит. по Кауричеву, 1965), величина потенциала монолитов служит достаточно надежным показателем окислительно-восстановительных условий почвы. И. П. Сердобольский, широко применяя подобный метод измерения ОВП, отмечал, однако, что в процессе извлечения и транспортировки образцов величина ОВП зачастую изменяется настолько, что ее нельзя отождествлять с потенциалом почвы (Сердобольский, Шаврыгин, 1950). М. С. Захарьевский (1965) считает, что достоверные величины ОВП можно получить только в том случае, если измерение потенциала проводится в полевых, а не в лабораторных условиях.

Несомненным преимуществом лабораторного определения ОВП является возможность применения наиболее современных ламповых потенциометров. Основным источником ошибок при этом считается окисление восстановленных соединений кислородом воздуха, проникающего в монолит при установке электродов. Кроме того, индифферентный электрод при контакте с воздухом всегда сорбирует некоторое количество кислорода. В процессе измерения ОВП кислород, десорбируясь, окисляет прилегающую к электроду поверхность образца. Поэтому для образцов с малой окислительно-восстановительной емкостью определение редоксипотенциала производится в герметических боксах, заполненных азотом (Resulović, 1963; Соломин, Крюков, 1968). Резулович рекомендует перед измерением выдерживать индифферентный электрод в атмосфере азота.

Современные полупроводниковые потенциометры дают возможность определять ОВП в полевых условиях. При маршрутных исследованиях электроды обычно устанавливают в стенке разреза. Введение электродов неизбежно сопровождается проникновением в зону измерения кислорода из атмосферы, а обеспечить надежную изоляцию в полевых условиях значительно труднее, чем в лаборатории. Нарушенное при введении электродов равновесие окислительно-восстановительных процессов может восстанавливаться в течение 2—4 ч (Brown, 1934). Отмечено (Birkle и др., 1963), что при измерении скорости диффузии кислорода в почве индифферентным электродом наблюдается более длительное, иногда в течение нескольких недель, изменение величины потенциала. Авторы объясняют это явление медленной нормализацией окислительно-восстановительных условий, нарушенных при установке электрода.

Таким образом, изложенные методы измерения ОВП не гарантируют от ошибок, основной источник которых — окисление образца при контакте с кислородом воздуха и нарушение равновесия ОВ-процессов при введении электрода. Эти ошибки исключаются, если измерения проводятся электродами, постоянно установленными в почву. В этом случае электроды изолированы от атмосферного воздуха и после установки не оказывают влияния на окислительно-восстановительные процессы в почве. Основные ошибки при измерении потенциала почвы данным методом — трудно контролируемое изменение показаний индифферентного электрода в результате его загрязнения и «отравления» (Birkle и др., 1963). Чтобы избежать ошибок такого рода, вероятно, нужно регулярно извлекать из почвы электрод и калибровать его. Однако такая операция приведет к проникновению кислорода по образовавшемуся каналу.

Таким образом, ни одна из перечисленных методик не гарантирует от ошибок, искажающих истинное значение ОВП почвы.

Нами был использован метод, позволяющий в большей степени учитывать специфику гидротермических свойств мерзлотных почв. В летний период верхние горизонты почв Приобской лесотундры нагреваются до 18—25°, а нижняя часть профиля находится в мерзлом состоянии и имеет температуру от -0,5 до -1,5°. Для оценки влияния этого фактора на величину ОВП был поставлен следующий опыт. Образцы из различных горизонтов супесчаной и суглинистой почвы с установленными в них электродами и термометрами помещали в холодильник и промораживали до -2°. Затем в процессе повышения их температуры от -2 до +20° измеряли потенциал. Оттаивание образцов при комнатной температуре происходило в течение 2—2,5 ч. По результатам опыта (табл. 1) ОВП образцов 1 и 2 (горизонты В_г и ВС_г поверхностно-глеевой тяжелосуглинистой почвы) в интервале отрицательных температур не превышает 150 мВ. С повышением температуры образцов до положительных значений ОВП резко возрастает в образце 1 и более плавно — в образце 2. Дальнейшее повышение температуры до 18°С сопровождается плавным возрастанием ОВП от 250—260 до 320 мВ и затем стабилизируется. В супесчаном образце 3 (см. табл. 1, горизонт А₂) при температуре -2° потенциометр не дает показаний в результате разрыва электродной цепи. С возрастанием температуры до -1° устанавливается величина потенциала 15 мВ. Дальнейшее повышение температуры сопровождается скачком потенциала до 120 мВ и в положительном интервале температур — колебаниями его от 90 до 120 мВ с тенденцией к постоянному возрастанию.

Итак, при повышении температуры образцов от -2 до +20° показания потенциометра возрастают на 120—150 мВ. При этом наиболее резкое изменение потенциала наблюдается в интервале от -2 до 0°, который геокриологи считают областью интенсивных фазовых переходов воды. Создается впечатление, что здесь происходит значительное по величине изменение энергии окислительно-восстановительных процессов.

Активизация окислительно-восстановительных процессов в почвах при отрицательной температуре отмечалась ранее рядом авторов (Коптева, Ноздрунова, 1966; Тютюнов и др., 1957; Тютюнов, 1960, и др.), но причины этого явления до сих пор остаются неясными. Одни (Тютюнов и др., 1957) объясняют резкое изменение э. д. с. помещенной в почву углеродной цепи при отрицательной температуре возрастанием динамических напряжений в почве при ее промерзании. Можно также предполагать, что с возрастанием поверхностной энергии твердой фазы почв при промерзании (Тютюнов, 1960) интенсифицируются процессы биотического восстановления поливалентных элементов. Возможность такого восстановле-

Таблица 1

Изменение окислительно-восстановительного потенциала в процессе оттаивания почвенных образцов

Почва	Горизонт	Глубина взятия образца, см	Величина ОВП, мВ, при температуре, °С															
			-1*	0	0,1	0,2	0,6	1,5	3,5	6,0	7,5	9	10	12	14	16	18	20
Торфянистая поверхностно-глеевая тяжело-суглинистая	B _г	25—35	130	-0,5	0	0,1	0,2	0,6	1,5	3,5	6,0	7,5	9	10	12	14	16	18
	BC _г	55—65	140	0	1,8	3,0	6,0	6,5	9,5	12,5	13,5	14	16	17,5	18,5	20	20,5	21
Торфянисто-подзолистоглеевая супесчаная	A ₂	5—8	-2	-1	-0,5	-0,2	0	0,5	1	2,5	3,5	4,0	8,0	10,5	12,0	13,0	14,0	15,0
			15	120	90	90	100	100	100	100	90	95	110	110	115	120	120	130

* В числителе — температура, в знаменателе — величина ОВП.

ния при положительной температуре для соединений железа экспериментально доказана Л. В. Калакуцким и Б. Б. Шахобовой (1967).

В нашем опыте скачкообразное возрастание показаний потенциометра, возможно, связано с изменением величины окислительно-восстановительного потенциала почвы в результате резкого повышения ее ионной проводимости при оттаивании. Высокую ионную проводимость, необходимую для возникновения разности потенциалов в электродной цепи, имеет только жидкая фаза почвы. Поэтому потенциометрическое измерение ОВП криогенной системы, где окристаллизована свободная вода, зависит от толщины водных пленок, адсорбированных твердой фазой почвы. В промерзающей почве количество незамерзающей воды уменьшается пропорционально градиенту температуры (Ананян, 1968). При разной температуре толщина водных пленок определяется величиной поверхностной энергии твердой фазы почв (возрастающей с увеличением степени ее дисперсности), а также химическим потенциалом поверхности, т. е. составом поглощающего комплекса (Нерсесова, 1953, 1962; Тютюнов, 1960). Отсюда следует, что температурный интервал фазовых переходов воды при промерзании в супесчаных горизонтах должен быть значительно уже, чем в суглинистых. По данным А. А. Ананяна (1968), при температуре от -3 до $-3,5^\circ$ количество незамерзшей воды составляет в супеси 2,9, суглинке тяжелом — 5,7, глине — 10,5%, что соответствует в среднем 1, 8 и 9 мономолекулярным слоям воды, адсорбированной на поверхности твердой фазы. По данным А. А. Ананяна (1966), сплошная полимолекулярная пленка воды образуется только тогда, когда количество сорбированной воды превышает 2—3 мономолекулярных слоя. Это дает основание считать, что предел

Таблица 2

Показатели ОВП, определенные в разрезе и монолите

Почва	Горизонт	Глубина, см	Вариант *	n	$\bar{x}$	σ	m_x	t	t, °С
Торфяно-поверхностно-глеевая тяжело-суглинистая	A ₁	10—13	1	4	327	22,2	11,1	4,9	10,0
	B _г	20—27	2	4	273	4,8	2,4	18	
			1	3	363	4,7	2,7	2,9	4
	BC _г	50—60	2	4	373	7,6	3,8	18	
Отторфованная поверхностно-глеевая тяжело-суглинистая	B _г	2—10	1	5	286	22,3	10,0	5,9	7
			2	5	346	5,5	2,5	19	
	B _г	15—25	1	8	270	14,7	5,5	3,5	5
			2	4	287	5,5	2,7	19	
Торфянисто-глее-подзолистая супесчаная	BC _г	40—50	1	5	312	22,8	10,2	0,6	4
			2	3	318	2,8	1,0	19	
	A ₂	5—9	1	6	325	5,5	2,3	1,5	6
			2	4	340	20,8	10,4	18	
	B _{ghf}	15—20	1	4	272	17,9	8,9	0,3	6
			2	3	296	43,9	24,9	18	
	BC	50—60	1	5	296	42,1	18,8	2,4	4
			2	4	336	17,2	8,6	18	

n — количество определений, $\bar{x}$ — средняя арифметическая признака, σ — среднее квадратическое отклонение, m_x — ошибка среднего, t — коэффициент существенности различия, t, °С — температура в момент определения ОВП.

* 1 — разрез, 2 — монолит.

измерения ОВП в мерзлотных почвах, определяемый температурой разрыва сплошной водной пленки, в нашем опыте для супесчаных почв составляет -2° , а для суглинистых значительно ниже.

В заключение необходимо отметить, что скачкообразное изменение показаний потенциометра в отрицательном интервале от температуры разрыва водных пленок до 0° может быть связано не только с изменением ОВП почвы, но и с искажением э.д.с. индифферентного электрода вследствие нарушения его смачиваемости, что считается (Birkle и др., 1963) основным источником ошибок при малой влажности почвы в положительном интервале температур.

Таким образом, величины ОВП, измеренные потенциометрически в талых и мерзлых горизонтах почвенного профиля, несопоставимы. Поэтому нами был принят метод измерения ОВП в монолитах. Монолиты извлекали в 5—6 повторностях из каждого горизонта почв, запаковывали в полиэтиленовые пленки, подогревали в комнате до $+18^\circ$. Затем срезали верхний окисленный слой монолита, вставляли электроды, замазывали микротрещины на контакте образца и нерабочей части электрода жидкой глиной и включали электроды в потенциометрическую цепь (к потенциометрам ЛП-58 или ППМ-03М). Через 1 ч, иногда через 1,5 ч на шкале прибора устанавливалось постоянное показание, которое записывали как ОВП монолита. Затем полученные данные суммировали по каждому горизонту, находили среднюю арифметическую и пересчитывали ее на водородный электрод (E_H).

Чтобы определить, насколько точно ОВП монолитов может характеризовать окислительно-восстановительные условия почвы, был поставлен следующий опыт. В один из сроков наблюдения параллельно определению

ОВП в монолитах измеряли ОВП электродами, установленными в соответствующие горизонты почв. Температура этих горизонтов в момент измерения была положительной.

Результаты опыта (табл. 2) свидетельствуют, что в супесчаной почве обоими методами получены близкие величины ОВП. В монолитах супесчаной почвы потенциал несколько завышен и более вариабелен. Однако различие потенциала, определенного сопоставляемыми методами, статистически незначительно ($t=1,1-2,4$). Оно может быть перекрыто его естественной вариабельностью в почве. В суглинистых почвах вариабельность потенциала, наблюдаемая при полевом определении, оказывается большей. В процессе извлечения и подготовки монолитов потенциал их изменяется неодинаково. В монолитах из нижних горизонтов он обычно возрастает, но различие результатов лабораторного и полевого определения незначительно ($t=1,6-3,5$). В монолитах из верхних горизонтов потенциал изменяется сильнее, чем в соответствующих почвенных горизонтах при непосредственном измерении ($t=4,9-5,9$), но, учитывая малое количество наблюдений, различия можно считать незначительными ($t < 3 + \frac{6}{n-6}$, где

$\frac{6}{n-6}$ — эмпирическая поправка на малое число наблюдений, по М. Л. Дворецкому (1961).

Следует отметить, что при возможном искажении абсолютной величины ОВП характер профильных кривых показателя, полученных при его измерении в разрезах и монолитах, одинаков. Кроме того, даже при существующих максимальных различиях в абсолютной величине (например, 346 и 286 мВ) цифры характеризуют качественно близкий уровень энергии окислительно-восстановительных процессов (Сердобольский, 1950, 1965). Нашими исследованиями установлено, что динамика ОВП в теплый период перекрывает возможные искажения величины потенциала при определении его в монолитах.

Выводы

1. Применение полевого метода определения ОВП в мерзлотных почвах ограничено их специфическими гидротермическими свойствами.
2. Принятый нами лабораторный метод, несмотря на некоторое искажение величины потенциала, связанного с извлечением и транспортировкой монолитов, позволяет достаточно объективно оценивать окислительно-восстановительные условия почв.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананян А. А. Вода в горных породах и процессы миграции воды при промерзании их. — Материалы VIII Всесоюзного междоотраслевого совещания по геоэкологии (мерзлотоведению), вып. 4. Якутск, 1966.
- Ананян А. А. Оценка толщины слоев незамерзшей воды в мерзлых горных породах. — Мерзлотные исследования, вып. 1. М., «Наука», 1968.
- Дворецкий М. Л. Практическое пособие по вариационной статистике. Йошкар-Ола, 1961.
- Захарьевский М. С. Окислительные потенциалы и их значение в микробиологии и почвоведении. — Химия в естественных науках. Л., Изд-во ЛГУ, 1965.
- Калакуцкий Л. В., Шахобова Б. Б. О возможности небиологического восстановления железа в почве. — Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1967, № 9. Автореф. дисс. М., 1965.
- Коптева З. Ф., Поздрунова Е. Н. Влияние попеременного промораживания и оттаивания на миграцию солей из избыточно увлажненной почвы. — Докл. ТСХА, 1966, т. 1, вып. 26.

- Нерсесова З. А. Фазовый состав воды в грунтах при замерзании и оттаивании. — Материалы по лабораторному исследованию мерзлых грунтов, сб. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.
- Нерсесова З. А. Физико-химическая природа миграции воды в промерзающих почвах. — Труды 1-й Сибирской конференции почвоведов. Красноярск, 1962.
- Сердобольский И. П. Окислительно-восстановительные условия глееобразования. — Труды Почвенного института АН СССР им. В. В. Докучаева, 1950, т. 31.
- Сердобольский И. П. Методы определения pH и окислительно-восстановительного потенциала при агрохимических исследованиях. — Агрохимические методы исследования почв. М., «Наука», 1965.
- Сердобольский И. П., Шаврыгин П. И. Окислительно-восстановительные условия солончаковых луговых почв. — Труды Почвенного ин-та АН СССР им. В. В. Докучаева, 1950, т. 31.
- Соломин Г. А., Крюков П. А. Методика определения окислительно-восстановительного потенциала и pH осадочных пород. — Поровые растворы и методы их изучения. Минск, «Наука и техника», 1968.
- Тютюнов И. А. Процессы изменения и преобразования почв и горных пород при отрицательной температуре. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Тютюнов И. А., Шимановский С. В., Голубев А. В. К вопросу об энергии химического изменения минеральной части подзолистой и тундровой почв. — Сезонное промерзание грунтов и применение льда в строительных целях. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- Birkle D. E., Letey J., Stolzy L. H., Szuszkiewicz T. E. Measurement of oxygen diffusion rates with the platinum microelectrode. 2. Factors influencing the measurement. — Hilgardia, 1963, vol. 35, N 20.
- Brown L. A. Oxidation-reduction potentials in soils. 1. Principles and electrometric determination. — Soil Sci., 1934, N 1.
- Resulović H. Prilog metodice odredivanja oxido-reduktionog potencijala u ten. — Zemljiste i biljka, 1963, vol. 12, N 1.

Г. А. КУЛАИ, Н. Ф. ИЩЕНКО

СОСТАВ И ДИНАМИКА МИКРОФЛОРЫ ПОЧВ ЛЕСОТУНДРЫ

Интерес к познанию микробиологической активности почв Крайнего Севера возник сравнительно недавно. Несмотря на это, к настоящему времени имеются данные о жизнедеятельности микрофлоры различных районов зоны вечной мерзлоты (Арктики, Антарктики, тундры и лесотундры). Е. Н. Мишустин и В. А. Мирзоева (1966), приводя материал по микрофлоре почв Крайнего Севера, указывают, что имеющиеся данные о микробиологической деятельности в условиях вечной мерзлоты ориентировочные, и проведенные до сих пор исследования следует рассматривать как начальный этап изучения микронаселения почв Севера.

Результаты первых исследований (Conteaud, 1893) показали, что в почвах Севера активно развивается микрофлора. Изучение почв Антарктиды (Tsiklinsky, 1908; Ekelof, 1907) подтвердило предположение о способности микроорганизмов развиваться при низких температурах. Дальнейшими микробиологическими исследованиями почв Севера (Северин, 1909; Омелянский, 1911; Исаченко, 1912; Штробиндер, 1953; Flint, Stout, 1960; Мишустин, Мирзоева, 1964; Сушкина, 1932, 1960; Fournelle, 1967, и др.) также обнаружено значительное количество микрофлоры в мерзлотных почвах.

Большинство работ по изучению микробиологической активности почв Севера, как правило, проводилось с воздушно-сухими образцами, что не позволило максимально учесть общую численность бактерий и выявить некоторые группы почвенных микроорганизмов, чувствительных к высушиванию. Кроме того, при подсушивании почвенных образцов происходит изменение в соотношении отдельных представителей, составляющих микробные ценозы. Следует указать еще и на то, что систематических стационарных исследований динамики микробного населения почв Крайнего Севера до сих пор также почти не проводили.

Цель наших исследований — выяснение особенности формирования микробных ценозов в зависимости от типа почв и изучение сезонной динамики микробиологических процессов в некоторых из них.

Микробиологические исследования на территории стационара «Харп» начаты в 1966 г. За это время изучена биогенность основных типов почв и проведены исследования динамики микробиологической активности в двух наиболее широко представленных типах: тундровой поверхностно-глеевой тяжелосуглинистой и глеево-подзолистой иллювиально-железисто-гумусовой супесчаной.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Микробиологический анализ почв проводился по общепринятой методике, утвержденной Отделом почвенной микробиологии Института микробиологии АН СССР.

Для изучения микробценозов разных типов почв образцы, взятые в середине августа 1966 г., анализировали в воздушно-сухом состоянии. Исследование сезонной динамики микробиологических процессов проводили в свежих образцах с 10 июля по 19 августа через каждые 10 дней в течение 1967 и 1968 гг. Анализ проводился через 15 ч после взятия почвенных проб, которые сохранялись при температуре 0°С.

Учитывали следующие группы микроорганизмов: бактерии, растущие на мясо-пептонном агаре (МПА); спорообразующие бактерии из пастеризованной почвенной суспензии на МПА+сусло-агар (1:1); аммонифицирующие бактерии на пептонной воде с последующей пробой на NH_4 реактивом Несслера; денитрифицирующие бактерии на среде Гильята с бромтимоловым синим; анаэробный фиксатор азота *Clostridium pasteurianum* на картофельной каше; бактерии, растущие на крахмало-аммиачном агаре (КАА), в том числе и актиномицеты; олигонитрофильные микроорганизмы на Эшби-агаре; нитрифицирующие бактерии на среде Виноградского; целлюлозоразлагающие микроорганизмы на среде Гетчинсона с полоской фильтровальной бумаги (бактерии) и агаризованной среде Чапека (микроскопические грибы). На плотные среды посев производился поверхностно по 0,1 мл, а на жидкие питательные — по 1 мл почвенной суспензии соответствующего разведения.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Микрофлора тундровых болотных почв. Тундровые болотные почвы приурочены главным образом к многочисленным озерам и занимают пониженные участки территории стационара. Для их изучения выбирали разрезы, различающиеся по мощности торфяного слоя, механическому составу, а также характеру напочвенного покрова.

Тундровая торфяно-болотная почва осоково-сфагнового болота характеризуется разрезом 50. В растительном покрове здесь преобладают осоки, пушица, мхи и лишайники. Разрез 66 представляет торфяно-болотную супесчаную почву сфагнового болота, покрытого осокой, пушицей, брусникой, голубикой. Довольно много встречается карликовой березы, багульника.

Разрез 68 характеризует тундровую болотно-глеевую суглинистую почву засфагнованного участка листовичного редколесья. Территория покрыта густыми зарослями березки, изредка встречается ива. Травяно-кустарничковый ярус состоит главным образом из осоки и голубики.

Как видно из приведенных данных (табл. 1), микробиологическая активность тундровых болотных почв, различающихся по своим физико-химическим свойствам, неодинакова, хотя основная бактериальная масса в почвах этого типа сосредоточена в торфяном слое. Микробные ценозы этих трех почв отличаются не только количественным содержанием общей численности микроорганизмов, но и качественным ее составом. Так, в торфяном слое (11—30 см) тундровой болотной почвы (разрез 50) более 50% от общей численности микрофлоры составляют бактерии, использующие аммиачные формы азота. Многочисленны здесь и олигонитрофильные микроорганизмы. Сапрофиты представлены в этой почве значительно меньшим числом, а спорообразующие формы бактерий и актиномицеты отсутствуют вообще. Выявлено ничтожное количество микроскопических грибов. Судя по качественному составу микрофлоры, в этой почве минерализация органического вещества идет очень слабо, несмотря на активное развитие бактерий, использующих аммиачные формы азота.

В тундровой торфяно-глеево-болотной, подстилаемой супесью почве (разрез 66) микробиологический профиль увеличивается до 70 см. Здесь

Таблица 1

Содержание микроорганизмов в тундровых торфяно-болотных почвах

№ разреза	Почва	Глубина взятия образца, см	Гори- зонт	Количество микроорганизмов, тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы						
				Бактерии			КАА		Олигонитро- филы	Грибы
				общее число	на МПА	спорооб- разующие	бактерии	актино- мицеты		
50	Торфяно-болот- ная	11—30	A _T ¹	964	107	0	650	0	205	2
60	Торфяно-болот- ная, подсти- лаемая супе- сью	10—20	A _T ²	674	490	10	15	30	33	96
		25—35	B _{gh}	75	45	1	5	4	0	19
		60—70	G	43	20	0	2	0	0	21
68	Болотная, под- стилаемая суглинком	12—17	A _T ²	2234	1460	12	166	8	235	355
		18—25	B _{gh}	60	30	0	8	1	8	13
		30—35	G	97	65	0	15	0	9	8
		40—45	G	88	70	0	13	0	5	0

основную бактериальную массу составляют сапрофитные микроорганизмы. Отмечено наличие и спорообразующих форм бактерий, участвующих в более глубоких процессах минерализации органического вещества. В первичном разложении растительных остатков активное участие в этой почве принимают микроскопические грибы. Некоторая роль в распаде веществ принадлежит также и актиномицетам. Однако группа бактерий, участвующая в последующих этапах разложения органических веществ (бактерии на КАА), развита очень слабо, что препятствует дальнейшей их минерализации. С глубиной по почвенному профилю микробиологическая активность здесь резко падает.

Тундровая болотная, подстилаемая суглинком почва (разрез 68) отличается от других почв этого типа не только высоким содержанием микрофлоры, но также и более разнообразным качественным составом. Максимальная численность микроорганизмов сосредоточена также в горизонте A_T², где на долю сапрофитных бактерий приходится более 50% от общего количества микроорганизмов. Обильное развитие микроскопических грибов наряду с большим содержанием бактерий, разлагающих азотсодержащие органические соединения, способствует более активному разложению растительных остатков в этой почве. Дальнейшая минерализация органических веществ протекает здесь значительно быстрее по сравнению с другими почвами этой группы, о чем свидетельствует наличие в горизонте A_T² бактерий, использующих аммиачные формы азота. В этой почве хорошо развиваются и олигонитрофилы. С глубиной по почвенному профилю численность микроорганизмов снижается, и далее в минерализованных горизонтах группы бактериальной флоры распределены более равномерно.

Учет физиологических групп микроорганизмов (табл. 2) показал, что процессы аммонификации наиболее интенсивно протекают в тундровой торфяно-болотной, подстилаемой супесью почве (разрез 66). Накопление анаэробного фиксатора азота и энергичное развитие денитрифицирующих бактерий отмечено в тундровой болотной, подстилаемой суглинком почве

Таблица 2

Учет микроорганизмов по физиологическим группам в тундровых торфяно-болотных почвах

№ разреза	Почва	Глубина взятия образца, см	Гори- зонт	Количество микроорганизмов, тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы		
				Аммони- фикаторы	Денитри- фикаторы	Анаэробный фиксатор азота
50	Торфяно-болотная	11—30	A _T ¹	22	0	5
66	Торфяно-болотная, подстила- емая супесью	10—20	A _T ²	120	50	5
		25—35	B _{gh}	0	0	1
		60—70	G	0	0	0
68	Болотная, подстилаемая суг- линком	12—17	A _T ²	2	110	110
		18—25	B _{gh}	0	0	2
		30—35	G	0	0	1
		40—45	G	0	0	2

Примечание. Целлюлозоразлагающие бактерии в этих почвах не обнаружены.

(разрез 68). Развитие всех физиологических групп микроорганизмов происходит главным образом в торфяном слое. В лежащих ниже горизонтах микробиологическая деятельность отсутствует.

Следовательно, тундровые торфяно-болотные почвы богаты микрофлорой, причем бактериальная масса концентрируется преимущественно в торфяном слое этих почв. Физико-химические свойства этих почв определяют качественный состав микробных ценозов, что в свою очередь обуславливает характер микробиологических процессов.

Микрофлора тундровых поверхностно-глеевых и желосуглинистых почв. Группа этих почв наиболее широко распространена на территории стационара. В зависимости от мощности торфяного слоя она подразделена на торфяные, торфянистые и оторфованные почвы.

Разрез 82 заложен на участке торфяно-поверхностно-глеевой почвы в ерниковой тундре. Кустарничковый ярус представлен карликовой березой, багульником, водяникой, голубикой. Мохово-лишайниковое покрытие составляет 90—100%.

Разрез 52 характеризует торфянисто-поверхностно-глеевые почвы мелкопочечной багульниково-пушицевой тундры. Древесный ярус состоит из одиночных лиственниц, кустарничковый — из березы карликовой, багульника, водяники. В травяном ярусе преобладает пушица.

Разрез 60 представляет оторфованные поверхностно-глеевые почвы лиственничного редколесья с густыми зарослями березы карликовой.

По общему содержанию и распределению микрофлоры по генетическим горизонтам тундровые торфяно- и торфянисто-поверхностные желосуглинистые почвы имеют много общего, однако качественный состав их микробных ценозов различен (табл. 3). Так, в микробном ценозе первых отмечено значительное количество микроскопических грибов и выявлены спорообразующие формы бактерий. В тундровой торфянисто-поверхностно-глеевой почве, напротив, количество микроскопических грибов невелико, а бактерии отсутствуют вообще. Вместе с тем группа бактерий, принимающая участие в последующей минерализации органического вещества (бак-

Таблица 3

Содержание микроорганизмов в тундровых поверхностно-глеевых
тяжелосуглинистых почвах

№ разреза	Почва	Глубина взятия образца, см	Гори- зонт	Количество микроорганизмов, тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы						
				Общее число	Бактерии		КАА		Олигонитро- филы на Эшби-агаре	Грибы на суло-агаре
					на МПА	спорооб- разующие формы	бактерии	актино- мицеты		
82	Торфяно-по- верхностно- глеевая	10—20	A _T	124	35	7	7	1	7	60
		25—35	A ₀ A ₁	365	215	25	15	0	15	80
		40—50	BC _g	84	50	1	0	0	5	20
		70—80	BC _g	73	25	0	0	0	1	43
52	Торфянисто-по- верхностно- глеевая	5—14	A ₀	119	49	0	47	5	4	12
		15—20	B _{gt}	249	92	0	118	9	28	0,7
		25—35	BC _g	102	54	0	38	4	3	0,8
		45—55	BC _g	130	52	0	73	3	1	0,7
60	Оторфованная поверхностно- глеевая	2—7	A ₀	561	78	3	132	7	198	25
		7—15	B _{gt}	49	9	6	15	2	13	1
		20—30	BC _g	44	6	2	19	1	13	0,8

терии на КАА), в этой почве представлена большим числом по сравнению с почвой разреза 82. Кроме того, во всех генетических горизонтах почвенного профиля разреза 52 обнаружены актиномицеты, которые в торфяно-поверхностно-глеевой почве отсутствуют.

Качественный состав микробных ценозов дает основание говорить о том, что первичные стадии разложения растительных остатков быстрее протекают в торфяно-глеевых почвах, но более глубокий распад и последующая минерализация органических веществ идут активнее в торфянисто-поверхностно-глеевых.

Биогенность оторфованно-поверхностно-глеевых тяжелосуглинистых почв (разрез 60) значительно выше по сравнению с другими почвами этой группы. Если содержание основных представителей микробных ценозов в торфяно-глеевых почвах с глубиной меняется незначительно, то в оторфованно-поверхностно-глеевой основная масса бактерий сосредоточена в горизонте A₀. В лежащих ниже слоях этого профиля биогенность резко падает. Наибольшее распространение в оторфованных почвах получили олигонитрофильные микроорганизмы, бактерии на КАА и МПА. Процессы аммонификации и денитрификации (табл. 4) в тундровых поверхностно-тяжелосуглинистых почвах протекают очень слабо, возможно, активней процессы аммонификации идут в торфяно-поверхностных (разрез 82). Денитрификация наиболее ярко выражена в горизонте A₀ в оторфованных почвах. Здесь же выявлена максимальная численность анаэробного фиксатора азота *Clostridium pasteurianum* и наблюдается развитие аэробных целлюлозоразлагающих бактерий.

Таким образом, данные учета физиологических групп микроорганизмов и определение микрофлоры, учитываемой на агаровых средах, пока-

Таблица 4

Учет микроорганизмов по физиологическим группам в тундровых
поверхностно-глеевых тяжелосуглинистых почвах

№ разреза	Почва	Глубина взятия образца, см	Гори- зонт	Количество микроорганизмов, тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы		
				Аммони- фикаторы	Денитри- фикаторы	Анаэробный фиксатор азота
82	Торфяно-поверхностно-глеевая	10—20	A _T	7	0	0
		25—35	A ₀ A ₁	11	2	2
		40—50	BC _g	2	6	0
		70—80	BC _g	2	2	0
52	Торфянисто-поверхностно-глеевая	5—14	A ₀	1	0	1
		15—20	B _{gt}	0	0	0,7
		25—35	BC _g	0	1	0,7
		45—55	BC _g	0	0	0,7
60	Оторфованно-поверхностно-глеевая	2—7	A ₀	2	110	6
		7—15	B _{gt}	0,6	0	2
		20—30	BC _g	0,6	0	2

Примечание. Целлюлозоразлагающие бактерии обнаружены только в горизонте A₀ разреза 60 (0,05 тыс.).

зывают, что максимальная минерализация органических веществ происходит в верхнем горизонте оторфованно-поверхностно-глеевых почв, далее идут торфянистые почвы и, наконец, наименее активны в микробиологическом отношении торфяно-поверхностно-глеевые почвы.

Микрофлора тундровых глеево-подзолистых и иллювиально-железисто-гумусовых почв. В эту группу входят как почвы, имеющие торфяной слой, так и лишенные его. Они расположены главным образом на хорошо дренированных склонах возвышенностей.

Разрез 65 характеризует тундровую оторфованную глеево-подзолистую иллювиально-железисто-гумусовую почву кочкарно-ерниковой тундры. Напочвенный покров представлен карликовой березой, брусникой, голубикой и мхами.

Тундровая торфяно-глеевая скрытоподзолистая иллювиально-железистая почва (разрез 79) взята на участке склона, растительная ассоциация которого представлена преимущественно мхами, лишайниками и водяникой, изредка встречается багульник.

Разрез 83 заложен на участке мелкопочечной тундры (склон к озеру) в ернике кустарничково-моховом и характеризует глеево-подзолистую иллювиально-железистую почву. В напочвенном покрове присутствуют карликовая береза, брусника, голубика, осока и мхи.

По микробиологическому составу эти почвы существенно различаются (табл. 5). Наибольшая биогенность установлена в почве разреза 65, где общее количество микроорганизмов в горизонте A₁A₂ более 800 тыс., причем такая численность микроорганизмов отмечена по всему почвенному профилю. Большое участие в микробиологической жизнедеятельности этой почвы принимают бактерии, развивающиеся за счет азота белковых

Таблица 5

Содержание микроорганизмов в тундровых глеево-подзолистых иллювиально-железисто-гумусовых супесчаных почвах

№ разреза	Почва	Глубина взятия образца, см	Горизонт	Количество микроорганизмов, тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы						
				Общее число	Бактерии		КАА		Олигонитрофильные фиды на Эшби-агаре	Грибы на сусло-агаре
					на МПА	спорообразующие формы	бактерии	актиномицеты		
65	Оторфованная глеево-подзолистая иллювиально-железисто-гумусовая	4—8	A ₁ A ₂	857	530	20	205	2	8	13
		8—14	B _{ghfe}	124	95	1	10	1	1	10
		15—25	B _{gfe}	337	165	0	5	0	96	1
		35—45	BC _g	61	35	0	1	0	1	18
79	Торфяно-глеевая скрытоподзолистая иллювиально-железистая	60—70	C _g	62	50	0	1	0	2	9
		5—7	A ₀ A ₁	727	460	4	93	11	51	16
		8—18	B _{ghfe}	75	35	0	13	1	1	25
		30—35	B _{gfe}	105	50	0	14	2	6	33
83	Глеево-подзолистая иллювиально-железистая	50—60	BC _g	55	20	0	2	0	5	28
		3—6	A ₂	64	40	2	0	0	8	12
		10—20	B _{hfe}	78	10	4	4	1	2	53
		50—60	B _{gh}	20	0	0	0	0	5	13
		100—105	B _{gh}	7	0	0	0	0	5	2

соединений. Наряду с ними в верхних горизонтах оторфованной супесчаной почвы максимально развиты бактерии, использующие азот минеральных соединений (КАА). В микробном ценозе профиля выявлены также микроскопические грибы, спорообразующие формы бактерий и актиномицеты. Группа олигонитрофильных микроорганизмов распространена по всей толще этой почвы.

Микробиологическая активность супесчаной почвы разреза 79 несколько ниже по сравнению с оторфованной. Однако основные микробиологические черты оторфованных почв присущи и торфяно-глеевой скрытоподзолистой иллювиально-железистой с той лишь разницей, что в почве разреза 79 обнаружено большее количество актиномицетов и микроскопических грибов.

Почва разреза 83 обладает самой низкой микробиологической активностью. Общее содержание микрофлоры составляет всего около 65 тыс. против 700—800 тыс. соответствующих глубин почв разрезов 79 и 65. В микробном ценозе этой почвы на долю бактерий, усваивающих азот органических соединений, приходится более 50% от общей численности микроорганизмов. Развитие бактерий, использующих аммиачные формы азота, подавлено, и следы их обнаружены лишь в иллювиально-железистом горизонте. В отличие от других почв, относящихся к этой группе, микробиологическая деятельность здесь сосредоточена в горизонтах A₂ и B_{hfe}, исключение составляют микроскопические грибы и олигонитрофильные микроорганизмы, развитие которых отмечено и в более глубоких слоях профиля.

Несмотря на различия, установленные в накоплении микрофлоры в этих трех почвах, распределение численности микроорганизмов по генетическим горизонтам носит общий характер. Во-первых, максимальное количество микроорганизмов сосредоточено в перегнойном горизонте, хотя

Таблица 6

Учет микроорганизмов по физиологическим группам в тундровых глеево-подзолистых иллювиально-железисто-гумусовых супесчаных почвах

№ разреза	Почва	Глубина взятия образца, см	Горизонт	Количество микроорганизмов, тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы	
				Аммонификаторы	Денитрификаторы
65	Оторфованная глеево-подзолистая иллювиально-железистая	4—8	A ₁ A ₂	7	70
		8—14	B _{ghfe}	0	6
		15—25	B _{gfe}	0	70
		35—45	BC _g	0	6
79	Торфяно-глеевая скрытоподзолистая иллювиально-железистая	60—70	C _g	0	0
		5—7	A ₀ A ₁	2	70
		8—18	B _{ghfe}	0	0
		30—35	BC _{gfe}	0	0
83	Глеево-подзолистая иллювиально-железистая	50—60	BC _g	0	0
		3—6	A ₂	2	0
		10—20	B _{hfe}	2	0
		50—60	B _g	2	0
		100—105	B _g	0	0

Примечание. *Clostridium pasteurianum* обнаружен только в горизонте A₁A₂ почвы разреза 65 (2 тыс.) и A₀A₁ — разреза 79 (20 тыс.).

он несколько оподзолен. Во-вторых, в глеевых и оглеенных слоях профиля содержание их резко падает и вновь возрастает в иллювиально-железистом горизонте. В третьих, благодаря более глубокому залеганию вечной мерзлоты и легкому механическому составу, в этих почвах по сравнению с другими типами почв этой территории увеличивается их микробиологический профиль. И, наконец, в-четвертых, во всех почвах этой группы обнаружено развитие спорообразующих форм бактерий и актиномицетов.

Как видно из данных, приведенных в табл. 6, активность микробиологических процессов крайне низкая. Развитие аммонификаторов происходит настолько слабо, что говорить об активном превращении азота органических веществ не представляется возможным. Денитрифицирующие бактерии и анаэробный фиксатор азота *Clostridium pasteurianum* обнаруживаются в малом количестве лишь в оторфованной и торфяно-подзолистой почвах.

Таким образом, несмотря на разнообразный качественный состав микробных ценозов тундровых глеево-подзолистых иллювиально-железисто-гумусовых почв, биогенность их низкая. Процессы аммонификации подавлены, а обогащение почв азотом за счет фиксации его из атмосферы анаэробным фиксатором *Cl. pasteurianum* и олигонитрофильными микроорганизмами происходит слабо. Все это позволяет сделать вывод об относительной бедности данных почв элементами азотного питания.

Микрофлора примитивных слабо развитых почв. В этой группе объединены почвы, не имеющие на поверхности органогенных горизонтов.

Разрез 54 заложен на вершине одной из наиболее высоких возвышенностей территории стационара и представляет собой несформированный моренный элювий; профиль однороден и лишь на глубине 70—80 см более влажен. Разрез 51 характеризует остаточно-поверхностно-глеевые почвы пятен-медальонов, лишенных растительности.

Микробиологический анализ этих почв показал, что активность их низкая (табл. 7). Качественный состав микробных ценозов однообразен, он со-

Таблица 7

Содержание микроорганизмов в тундровых примитивных слабообразованных почвах

№ разреза	Почва	Глубина взятия образца, см	Горизонт	Количество микроорганизмов, тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы				
				Общее число	Бактерии		Олигонитрофилы на Эшби-агаре	Грибы на сусло-агаре
					на МПА	на КАА		
54	Моренный элювий	0—10	Э _I	215	20	160	8	27
		70—80	Э _{III}	12	6	5	0	1
51	Остаточно-поверхностно-глеевая	0—5	A ₁ B ₁	299	49	210	40	0
		5—15	B _{gt}	51	16	35	0	0
		15—25	B _{gt}	45	5	40	0	0
		30—35	BC _g	2	2	0	0	0
		40—50	BC _g	0	0	0	0	0
		70—80	BC _g	0	0	0	0	0

стоит почти исключительно из бактерий, растущих на МПА, на долю которых приходится 15% от общей численности микроорганизмов, и использующих азот минеральных соединений (около 70%). Развитие других представителей, входящих в микробные ценозы почв лесотундры, едва заметно, а целый ряд основных групп микроорганизмов не обнаружен вообще. В отличие от моренного элювия в глеево-излившихся почвах возрастает количество олигонитрофильных бактерий, присутствие же микроскопических грибов обнаружено в почве моренного элювия.

Как и следовало ожидать, процессы аммонификации и денитрификации в этих почвах развиты слабо. Единичные клетки аммонифицирующих и денитрифицирующих бактерий выявлены в верхних слоях этих профилей. Анаэробный фиксатор азота обнаружен только в остаточно-поверхностной почве пятен-медальонов на глубине 0—5 см в количестве 2 тыс. Естественно, что такое содержание его не влияет на обогащение почв азотом.

Микробиологический анализ слабообразованных почв еще раз показал, что формирование микробных ценозов в условиях лесотундры определяется прежде всего содержанием органического вещества. Благоприятные физико-химические свойства торфяно-глеевых почв (аэрация, влажность, температура) активизируют жизнедеятельность микроорганизмов. Все это создает предпосылки к более активной минерализации растительных остатков в торфяно-поверхностно-глеевых почвах по сравнению с другими типами почв этой территории.

Динамика микробиологических процессов. Исследование состава микрофлоры почв лесотундры показало высокую биогенность наиболее распространенных на территории стационара поверхностно-глеевых тяжелосуглинистых почв, которые и явились объектом для изучения сезонной динамики микробиологических процессов. В течение вегетации изучались также микробиологические свойства супесчаной подзолисто-иллювиально-железисто-гумусовой почвы. Максимальное развитие общей численности микроорганизмов независимо от типа почв происходит во второй декаде июля. Распределение микрофлоры по генетическим горизонтам в этот период в разных типах почв неодинаково. Так, в поверхностно-глеевой почве наибольшее количество микроорганизмов сосредоточено в горизонте A₀ (более 45 млн.), а в подзолисто-иллювиально-

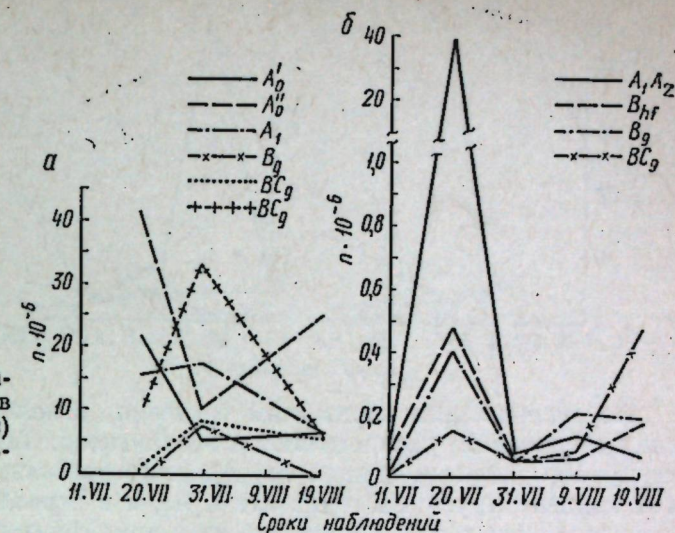


Рис. 1. Общее содержание микроорганизмов в поверхностно-глеевой (а) и подзолисто-иллювиально-железисто-гумусовой (б) почвах.

железисто-гумусовой — в горизонте A₁A₂ (всего около 4 млн.). Такой разрыв численности микроорганизмов отмечен и по другим генетическим горизонтам этих почвенных профилей на протяжении всего вегетационного периода. В конце июля происходит резкое снижение численности микроорганизмов, которое остается низким до конца августа (рис. 1).

Наблюдаются также некоторые различия в сезонной динамике и в более глубоких слоях почвы, граничащих с мерзлотой, по сравнению с лежащими выше горизонтами. Особенно ярко это выражено в поверхностно-глеевой почве, где оттаивание идет очень медленно и к концу вегетационного периода мерзлота сохраняется на глубине 30—40 см. Так, начиная с глубины 10—12 см максимальное накопление микроорганизмов происходит не во второй декаде июля, как это наблюдается в верхних горизонтах, а лишь в конце месяца, причем активное развитие микрофлоры отмечено в слое почвы на границе с вечной мерзлотой. Здесь общее количество микроорганизмов в это время достигает своего максимального значения (3,5 млн., что в три раза выше по сравнению с горизонтом A₀). В подзолистой почве во второй декаде августа наблюдается незначительное увеличение микробиологической деятельности и к концу вегетационного периода в нижнем горизонте общее количество микроорганизмов увеличивается до 450 тыс., что также превышает содержание микроорганизмов верхних горизонтов в два-четыре раза, где к этому времени их численность минимальна.

Результаты изучения сезонной динамики накопления основных групп микроорганизмов, составляющих микробные ценозы этих почв, указывают на существенные различия их качественного состава.

Содержание бактерий, использующих для своего развития азот белковых соединений (МПА), на протяжении всего вегетационного периода по всем генетическим горизонтам значительно выше в поверхностно-глеевых почвах по сравнению с почвенным профилем подзолистых супесей (рис. 2). В среднем за вегетацию в первых почвах количество бактерий, растущих на МПА, колеблется от 55 до 10 млн., а во вторых эта группа бактерий не превышает 260 тыс. Несмотря на большие различия в численности, максимальное их развитие как в той, так и в другой почвах выявлено во второй декаде июля. Очевидно, сезонное развитие этой группы микроорганизмов обусловлено прежде всего климатическими, а не почвенными условиями.

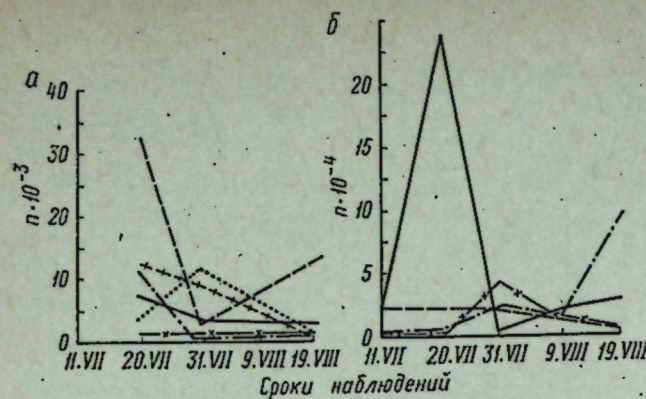


Рис. 2. Содержание бактерий, растущих на мясопептонном агаре (МПА), в поверхностно-глеевой (а) и подзолисто-иллювиально-железисто-гумусовой (б) почвах. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

По генетическим горизонтам бактерии, использующие азот органических соединений, распределяются неодинаково. Так, в течение всего вегетационного периода данная группа микроорганизмов в подзолистых почвах концентрируется в горизонте A_1A_2 , и в период наибольшего развития (вторая декада июля) количество их в этом горизонте почти в 100 раз выше по сравнению с лежащими ниже слоями. По остальным горизонтам существенных различий в накоплении бактерий, растущих на МПА, в течение всего вегетационного периода нами не отмечалось. Лишь в конце вегетации на глубине 25—35 см в горизонте $B_{\text{гс}}$ происходит резкое увеличение количества этих бактерий.

В поверхностно-глеевых почвах микроорганизмы, разлагающие белковые соединения, сосредоточены преимущественно на глубине 4—10 см в горизонте A_0 . В верхнем горизонте A_0 (0—4 см) количество их в период наибольшей микробиологической активности почти в шесть раз ниже по сравнению с A_0 . Активное развитие бактерий, растущих на МПА (более 10 млн.), происходит на глубине 35—40 см, т. е. в мерзлотном слое. К концу вегетации содержание их в профиле почвы постепенно падает, исключение составляет горизонт A_0 .

Развитие микроорганизмов, принимающих участие в последующих этапах минерализации органического вещества (бактерии на КАА), наиболее активно происходит во второй половине вегетации, причем количество их постепенно увеличивается почти по всему почвенному профилю поверхностно-глеевых почв. Максимальное содержание микроорганизмов, усваивающих аммиачные формы азота, как в поверхностно-глеевых, так и подзолисто-иллювиальных почвах, концентрируется в самых верхних горизонтах.

В подзолисто-глеевой почве в течение летнего сезона наблюдается два максимума в развитии бактерий на КАА. Первый совпадает с периодом наиболее активного размножения большинства групп микроорганизмов, а второй отмечен в конце вегетации. В середине летнего периода (31 июля) ни в одном из горизонтов бактерии, использующие аммиачные формы азота, нами не обнаружены. В конце вегетации эта группа в горизонте B_n данной почвы составляет 85% всего микробного населения (рис. 3).

В поверхностно-глеевых почвах бактерии, растущие на КАА, развиваются с большим опозданием во времени. Присутствие их в составе микробценозов в этих почвах выявляется в конце июля. И лишь в конце вегетационного периода во всех горизонтах почвы отмечается активное развитие этих бактерий.

Большое место в микробных ценозах почв лесотундры занимают олигонитрофильные микроорганизмы, составляющие в отдельные сроки наблюдений 80—90% всех микроорганизмов.

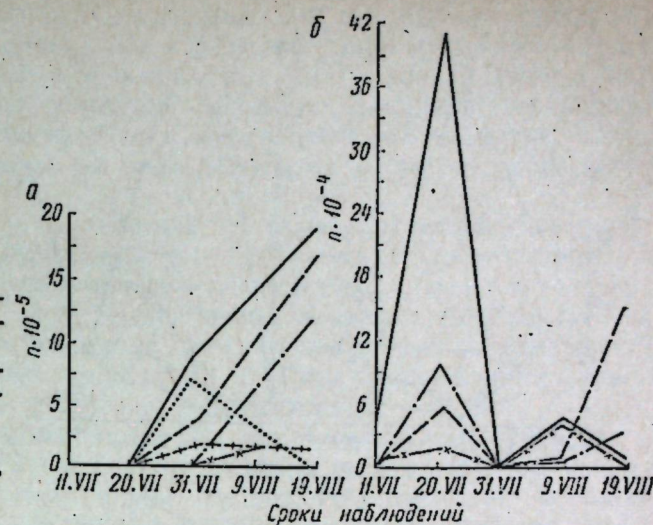


Рис. 3. Содержание бактерий, растущих на крахмало-аммиачном агаре (КАА), в поверхностно-глеевой (а) и подзолисто-иллювиально-железисто-гумусовой (б) почвах. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

В поверхностно-глеевой почве олигонитрофилы концентрируются главным образом в обедненном органическими соединениями горизонте B_n . В подзолисто-иллювиальных почвах они сосредоточены в горизонте A_1A_2 , с глубиной количество олигонитрофилов снижается постепенно, минимальное содержание их на протяжении летнего периода отмечено в горизонте BC на глубине 40—50 см. Активное развитие олигонитрофилов в этих почвах наблюдается во второй декаде июля, к концу месяца их численность резко уменьшается.

В поверхностно-глеевых почвах олигонитрофилы в течение сезона по профилю распределяются неравномерно. Так, на десятисантиметровой глубине максимальное развитие их происходит, как и в подзолистой почве, в первой половине вегетации, ближе к осени этот максимум с глубиной сдвигается (рис. 4).

Олигонитрофилы в поверхностно-глеевых почвах в минерализованной части профиля составляют от 40 до 80% общего содержания микроорганизмов, а в горизонтах с большим запасом органических веществ в микробном ценозе их не более 20%.

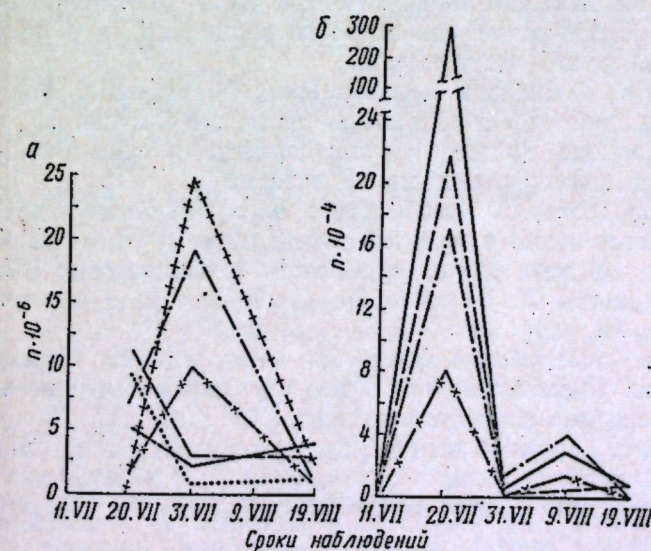


Рис. 4. Содержание олигонитрофильных микроорганизмов в поверхностно-глеевой (а) и подзолисто-иллювиально-железисто-гумусовой (б) почвах. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

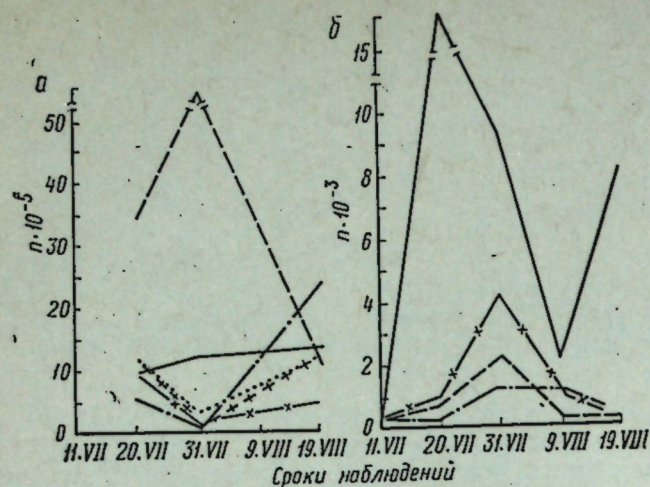


Рис. 5. Содержание микроскопических грибов в поверхностно-глеевой (а) и подзолисто-иллювиально-железисто-гумусовой (б) почвах. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

Микроскопические грибы, как и большинство групп почвенной микрофлоры, наиболее богато представлены в поверхностно-глеевой почве. Обильно развиты грибы в горизонте A_0 , где количество их достигает 968 тыс. И в других горизонтах в течение вегетации содержание микроскопических грибов высокое и колеблется от 100 до 300 тыс. С глубиной численность их резко падает.

В подзолисто-иллювиальных почвах в период максимальной микробиологической деятельности количество грибов в горизонте A_1A_2 всего 19 тыс., а в остальные сроки наблюдений по всему профилю этой почвы содержание их не более 0,5—2 тыс. (рис. 5).

Анализ содержания и динамики микроскопических грибов указывает на то, что превращение углеродсодержащих соединений в поверхностно-глеевых почвах идет энергично по всему профилю и по мере оттаивания почвы разложение клетчатки активизируется и в более глубоких слоях.

В подзолисто-иллювиальных почвах не только численность микроскопических грибов очень низкая, но и продолжительность их развития в течение вегетационного сезона происходит в более сжатые сроки. Их присутствие в этой почве выявляется лишь во второй половине июля. В августе (9.VIII), когда активность микробиологических процессов достаточно высокая, количество микроскопических грибов резко снижается, и в конце вегетации они почти полностью отсутствуют.

Другие представители микробных ценозов (спорообразующие формы бактерий, актиномицеты, аэробные целлюлозоразлагающие бактерии) в течение вегетационного периода появляются эпизодически и существенной роли в превращении органических веществ не играют.

Анаэробный фиксатор азота *Cl. pasteurianum* на протяжении летнего сезона активно развивается лишь в верхней толще поверхностно-глеевой почвы. Содержание его за этот период колеблется незначительно (67—100 тыс.), причем численность *Cl. pasteurianum* возрастает к концу вегетации.

В подзолистой почве анаэробного фиксатора азота во всех горизонтах профиля очень мало. Численность его в течение сезона почти не меняется и составляет в среднем за вегетацию всего 0,3 тыс.

Следовательно, если в поверхностно-глеевых почвах *Cl. pasteurianum* играет некоторую роль в обогащении почвы азотом, то в подзолисто-иллювиальном типе накопление азота за счет фиксации его из атмосферы не происходит.

Процессы аммонификации и денитрификации в этих двух типах почв идут слабо, однако в поверхностно-глеевых почвах они более активны по сравнению с подзолисто-иллювиальными. Так, в первой почве в верхних горизонтах в начале вегетации количество аммонификаторов достигает 12 млн., а во второй их насчитывается всего около 50 тыс. Подобные различия сохраняются по всем горизонтам в течение всего вегетационного периода.

Имеются отличия и в накоплении денитрифицирующих бактерий, а именно: количество денитрификаторов в поверхностно-глеевых почвах составляет 1,2 млн., а в подзолистых — всего 10 тыс. Но ни в том, ни в другом типе в течение двух вегетационных периодов (1967 и 1968 гг.) потери азота почвами в результате денитрификации мы не обнаружили, так как эти процессы идут не до конца и, следовательно, не сопровождаются выделением азота в газообразном состоянии.

Таким образом, результаты микробиологических исследований указывают на глубокие различия в формировании микробных ценозов в зависимости от типа почв лесотундры. Эти различия касаются не только общей биогенности и качественного состава микробных ценозов почвенных типов, но и изменения микробиологической активности в течение вегетационного периода. Установлены также определенные закономерности в распределении некоторых групп микроорганизмов по генетическим горизонтам почвенных профилей.

Выводы

1. Наиболее высокой биогенностью обладают тундровые поверхностно-глеевые почвы, где численность микроорганизмов исчисляется в миллионах. Минимальное количество микроорганизмов, исключая слаборазвитые почвы и моренный элювий, выявлено в подзолистой иллювиально-железисто-гумусовой почве, количество которых не превышает сотен тысяч.

2. Основная бактериальная масса концентрируется в торфяном слое профиля. С глубиной происходит резкое снижение численности микроорганизмов. Нередко на границе с мерзлотой наблюдается более высокое их содержание по сравнению с лежащими выше горизонтами.

3. Почвенно-климатические условия Севера, а также дефицит азота в почвах тормозят бактериальное разложение целлюлозы. Целлюлозоразлагающие бактерии во всех изученных почвах отсутствуют, и разложение клетчатки идет исключительно за счет микроскопических грибов и лишь в отдельных случаях — актиномицетов.

4. Максимальное развитие всех групп микроорганизмов наблюдается во второй половине июля. Количество бактерий, усваивающих аммиачные формы азота, и бацилл увеличивается к концу вегетационного периода, в то время как активность других основных групп микроорганизмов снижается.

ЛИТЕРАТУРА

- Исаченко Б. Л. Некоторые данные о бактериях мерзлоты. — Изв. СПб. бот. сада, 1912, № 5—6.
 Мишустин Е. Н., Мирзоева В. А. Микрофлора северных почв. — Проблемы Севера. М., «Наука», 1964.
 Мишустин Е. Н., Мирзоева В. А. Микрофлора почв Севера. — Микрофлора почв северной и средней части СССР. М., «Наука», 1966.
 Омелянский В. Л. Бактериологическое исследование Санга-Юрахского мамонта и прилегающей почвы. — Архив биол. наук, 1911, т. 16, вып. 4.
 Северин С. А. Бактериальное население нескольких образцов почв из далекого Севера. — Вестн. бактериол.-агроном. станции, 1909, № 15.

- Сушкина Н. Н. К изучению микрофлоры почв дельты реки Лены.— Труды Почвенного ин-та АН СССР им. В. В. Докучаева, 1932, вып. 6.
- Сушкина Н. Н. Об особенностях микрофлоры арктических почв.— Почвоведение, 1960, № 4.
- Штроби́ндер М. Ф. Микробиологическая характеристика почв Обского Севера.— Труды Ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, 1953, вып. 1.
- Conteaud A. Bacteriologie de la zone glaciale.— Rev. scient., 1893, vol. 51.
- Ekelof E. Studien über den Bacteriengehalt der Luft und des Erbodens der antarctischen Gegenden.— Z. Hyg. und Infekt. ionskrankh, 1907, Bd 59, Hft. 3.
- Flint E., Stout J. Microbiology of some soils from Antarctica.— Nature, 1960, Bd. 188, N 4752.
- Fournelle H. Soil and water bacteria in the Alaskan Subarctic tundra.— Arctic, 1967, vol. 20, N 2.
- Tsiklinsky P. La flora microbiene dans le regions du polesund. Expedition antarctique francoise (1903—1905). Paris, 1908.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

Н. Ф. ИЩЕНКО

О БАКТЕРИЯХ, ВОССТАНАВЛИВАЮЩИХ ЖЕЛЕЗО, В НЕКОТОРЫХ ПОЧВАХ ЛЕСОТУНДРЫ

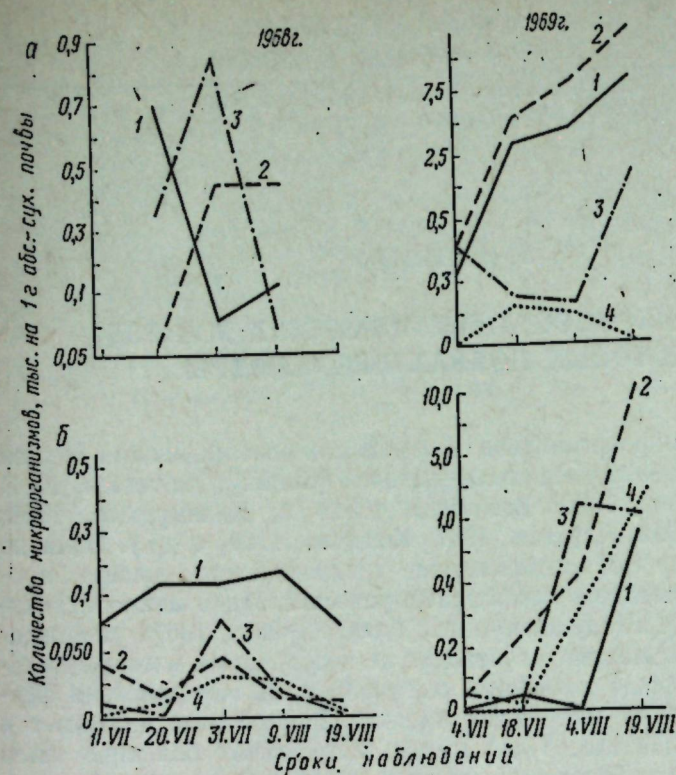
Изучению роли микроорганизмов в процессах восстановления железа в почвах посвящены работы ряда исследователей (Starkey, Halvorson, 1927; Roberts, 1947; Bloomfield, 1950; Bromfield, 1954a, б; Калакуцкий, 1959; Дуда, Калакуцкий, 1961; Дараган, 1967; Козырев, 1968, и др.). Одни из авторов предполагают, что восстановление трехвалентного железа происходит благодаря развитию в почвах специфических видов микроорганизмов (Roberts, 1947). Другие (Калакуцкий, 1959; Дараган, 1967) утверждают, что восстановление железа происходит не в результате жизнедеятельности специфических видов почвенных бактерий, а за счет действия ферментов, освобожденных от микробных клеток. Процесс этот протекает в анаэробных условиях. В глееобразовательных процессах большую роль играют бактерии, минерализующие органические формы железа. В зависимости от окислительно-восстановительного потенциала и концентрации водородных ионов происходит переход Fe^{++} в Fe^{+++} и наоборот.

Задача наших исследований состояла в изучении динамики бактерий, восстанавливающих железо, в двух типах тундровых почв: торфяно-поверхностно-глеевой и подзолисто-глеевой иллювиально-железистой. Наблюдения проводили в течение двух вегетационных периодов (1968—1969 гг.) через каждые 10—15 дней. Определение железовосстанавливающих бактерий проводили на среде Робертса (Калакуцкий, 1959).

Как показали наши исследования (см. рисунок), наиболее активно железовосстанавливающие бактерии развиваются в тундровой торфяно-поверхностно-глеевой почве, где восстановительные процессы выражены значительно ярче. Основная масса бактерий в торфяно-глеевых и подзолисто-глеевых иллювиально-железистых почвах концентрируется в верхних горизонтах. Однако в зависимости от погодных условий в течение вегетации в годы наблюдений отмечено перераспределение этих микроорганизмов по генетическим горизонтам.

Так, в 1968 г. в торфяно-глеевой почве максимальное развитие железовосстанавливающих бактерий в горизонте A_0 обнаружено во второй половине июля. В начале августа количество бактерий этой группы резко снижается и до конца вегетации в этом горизонте остается низким. В остальных горизонтах этого профиля (A_0 и A_1) максимальное развитие их отмечено несколько позднее (31 июля), причем в горизонте A_1 к следующему сроку наблюдений (9 августа) численность бактерий, восстанавливающих Fe^{+++} , снижается, а в горизонте A_0 количество их не изменяется.

В 1969 г. динамика железовосстанавливающих бактерий выражена более четко. На протяжении всего вегетационного периода в торфяно-глеевой почве бактерии, восстанавливающие Fe^{+++} , концентрируются в



Динамика железобактерий. а — торфяно-поверхностно-глеевая тяжелосуглинистая почва: 1 — A_0 , 2 — A_0 , 3 — A_1 , 4 — B_{gl} . б — подзолистая иллювиально-железистая супесчаная почва: 1 — A_0 , 2 — A_1A_2 , 3 — B_{hl} , 4 — B_l .

горизонте A_0 . Наибольшей активностью обладает более минерализованный горизонт A_0 . В нижних слоях почвенного профиля (B_g и BC_g) они развиваются слабее и переход Fe^{+++} в Fe^{++} за счет деятельности бактерий замедляется.

В тундровой подзолисто-глеевой иллювиально-железистой почве восстановление трехвалентного железа протекает несколько слабее. Особенно существенные различия в активности этого процесса в изученных двух типах почв наблюдались в 1968 г. В подзолисто-глеевой почве бактерии сосредоточены главным образом в горизонте A_0 . За вегетацию резких колебаний в содержании этих микроорганизмов не выявлено. Следует указать, что количество их не превышает 200 клеток на 1 г абсолютно сухой почвы. В других горизонтах этого профиля (A_1A_2 , B_{hl} , B) ни в количественном содержании железобактерий, ни в их динамике различий не обнаружено.

В 1969 г. в подзолисто-глеевой почве до второй половины июля почти по всему почвенному профилю численность железобактерий была очень низкой, лишь в горизонте A_1A_2 количество их в этот период достигало 200 клеток на 1 г абсолютно сухой почвы. В последующие сроки наблюдений развитие бактерий происходит активно, и к концу вегетации содержание их в горизонте A_0 достигает тысячи, а в горизонте A_1A_2 — десяти тысяч на 1 г почвы.

Эти различия обусловлены прежде всего гидротермическим режимом. Так, летний период 1969 г., особенно его вторая половина, был холодным и более влажным по сравнению с 1968 г., что привело к созданию анаэробных условий в подзолисто-глеевой иллювиально-железистой почве. Этим, очевидно, объясняется повышенное содержание железобактерий в данной почве в конце вегетационного периода 1969 г.

Динамика активности бактериального восстановленного железа коррелируется с изменением содержания закисных форм его и уровнем окисли-

тельно-восстановительного потенциала (Фирсова и др., 1970). Так, в торфяно-поверхностно-глеевой почве с большим содержанием закисного железа и преобладанием восстановительных процессов количество железобактерий высокое. Снижение содержания Fe^{+++} и возрастание окислительных процессов в подзолисто-глеевой иллювиально-железистой почве влечет за собой уменьшение данной группы бактерий.

Выводы

1. В тундровых почвах происходит бактериальное восстановление трехвалентного железа.
2. В почвах с низким показателем окислительно-восстановительного потенциала и высокой влажностью восстановление трехвалентного железа проходит более активно.
3. Независимо от типа почвы железобактерии аккумулируются главным образом в верхних горизонтах профилей, причем бактериальный процесс восстановления трехвалентного железа во всех случаях сопровождается выделением газа.

ЛИТЕРАТУРА

- Дараган А. Ю. О микробиологии глеевого процесса. — Почвоведение, 1967, № 2.
- Калакуцкий Л. В. О роли микроорганизмов в процессах восстановления железа в почве. — Науч. докл. высш. школы, 1959, № 2.
- Дуда В. И., Калакуцкий Л. В. О роли микроорганизмов в процессе восстановления железа в почве. — Науч. докл. высш. школы, 1961, № 2.
- Козырев М. А. Динамика численности железобактерий в процессе восстановления железа в почве. — Докл. ТСХА, 1968, вып. 138.
- Фирсова В. П., Кулай Г. А., Дедков В. С., Ищенко Н. Ф. Итоги почвенных и микробиологических исследований на стационаре МБП «Харп» (Салехард). — Материалы симпозиума по изучению, рациональному использованию и охране воспроизводимых природных ресурсов Крайнего Севера СССР. Свердловск, 1970.
- Bloomfield C. Some observation of gleying. — Soil Sci., 1950, vol. 1.
- Bromfield S. The reduction of iron oxide by bacteria. — Там же, 1954a, vol. 5.
- Bromfield S. The reduction of ferric compounds by soil bacteria. — J. microb., 1954b, vol. 2.
- Roberts J. Reduction of ferric hydroxide by bacteria. — Soil Sci., 1947, vol. 63.
- Starkey R., Halvorson H. Studies on the transformation of iron in nature. Concerning the importance of microorganisms in the solution and precipitation of iron. — Там же, 1927, vol. 24.

Н. Г. СТЕПАНОВА, Л. К. КАЗАНЦЕВА

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ БАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ ЛЕСОТУНДРЫ (ПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

Только в последнее время появились работы, в которых приводится описание флоры базидиальных грибов зоны лесотундры (Васильков, 1966, 1967; Пармасто, 1967; Степанова-Картавенко, 1967; Казанцева, 1966, 1968, 1970). Однако при исследованиях грибной флоры Полярного Урала нам удалось выявить виды, ранее не известные для этого района. Материалом для статьи послужили данные о грибах, собранных в низовьях реки Соби (июль 1961 г.) и в районе железнодорожной станции Красный Камень на горе Сланцевой (август 1965—1968 гг.).

Систематический список включает 59 видов грибов, относящихся к 9 семействам и 38 родам, из них 17 видов являются новыми для Урала, 5 родов — *Exidiopsis*, *Laxitextum*, *Scytinostroma*, *Pistillaria*, *Clavulina* — указываются впервые. Для каждого вида отмечается субстрат, местонахождение, дата сбора, встречаемость. При определении грибов использованы работы других исследователей (Bourdot, Galzin, 1938; Бондарцев, 1953; Christiansen, 1960; Николаева, 1961; Пармасто, 1965; Райтвийр, 1967).

ПОРЯДОК TREMELLALES

СЕМЕЙСТВО TREMELLACEAE

Exidiopsis calcea (Pers.) Wells. *. На усохших ветках и сухостое ели; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 25.VII 1965 г.; ельник багульниково-зеленомошный, 2.IX 1965 г.; редко.

E. griseo-brunnea Wells. et Raitv. *. На усохших ветках ольхи; гора Сланцевая, разнотравное лиственничное редколесье с ольхой, 31.VII 1965 г.; ельник багульниково-зеленомошный, 2.IX 1965 г.; березово-елово-лиственничный чернично-зеленомошный лес, 12.VIII 1966 г.; повсеместно.

ПОРЯДОК ARHYLLOPHORALES

СЕМЕЙСТВО CORTICIACEAE

Scytinostroma praestans (Jacks.) Donk *. На опавших шишках лиственницы, в подстилке; гора Сланцевая, разнотравное лиственничное редколесье с ольхой, 20.VIII 1965 г.; единично.

Vararia investiens (Schw.) Karst. На валежных гнилых ветках лиственницы и ольхи; долина р. Соби, смешанный лес, 25.VII 1961 г.; гора Сланцевая, разнотравное лиственничное редколесье с ольхой, 20.VIII 1965 г.; нередко.

* Здесь и далее звездочкой обозначены новые для Урала виды грибов.

Asterostromella granulosa (Fr.) Bourd. et Galz. На гнилых валежных ветках лиственницы; гора Сланцевая, разнотравное лиственничное редколесье с ольхой, 7.VIII 1967 г.; редко.

Gloeocystidiellum leucoxanthum (Bres.) Boid. *. На усохших и валежных ветках ольхи и ивы; низовья р. Соби, заросли ольхи, 23.VII 1961 г.; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 16 и 23.VII 1965 г.; разнотравное лиственничное редколесье с ольхой, 16.VII 1965 г.; повсеместно.

Gl. luridum (Bres.) Boid. На валежных ветках карликовой березки, в 13 км к северу от пос. Лабытнанги, 8.VIII 1966 г.; редко.

Laxitextum bicolor (Fr.) Lentz. *. На усохшем стволе ольхи; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 23.VII 1965 г.; единично.

Aleurodiscus aurantius (Fr.) Schroet. *. На коре усохших веток рябины и на старых плодовых телах *Nummularia*; гора Сланцевая, лиственничное редколесье с ольхой, 31.VII 1965 г.; редко.

A. cerrusatus (Bres.) H. et L. На валежных ветках ивы и ольхи; низовья р. Соби, 17.VII 1961 г.; гора Сланцевая, лиственничное редколесье с ольхой, 11.VIII 1966 г.; редко.

A. disciformis (DC.) Pat. f. *alnicola* Bourd. et Galz. *. На торце срубленной живой ольхи; гора Сланцевая, лиственничное редколесье с ольхой, 7.VIII 1967 г.; редко.

Vuilleminia comedens (Nees ex Fr.) Maire. На валежных ветках березы, район станции Красный Камень, смешанный лес, 12.VII 1965 г.; нередко.

Peniophora sanguinea (Fr.) Höhn. et Litsch. На валежных стволах ели и лиственницы; долина реки Соби, смешанный лес, 25.VII 1961 г.; гора Сланцевая, лиственничный лес по багульниково-сфагновому болоту, 17.VIII 1968 г.; часто.

P. septentrionalis M. Laur. *. На усохших и валежных стволах ели и лиственницы; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 27.VII 1968 г.; лиственничное редколесье с ольхой, 9.VIII 1968 г.; редко.

Hyphodontia crustha (Fr.) Joosn Erikss. *. На усохшей рябине; гора Сланцевая, лиственничное редколесье, 31.VII 1965 г.; очень редко.

Radulomyces confluens (Fr.) Christ. На усохшем стволе рябины и на коре валежной березы; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 31.VII и 7.VIII 1965 г.; часто.

Stereum abietinum Fr. На усохших ветках и валежных стволах ветровало: лиственницы; гора Сланцевая, лиственничное ерничково-зеленомошное редколесье, 10.VIII 1968 г.; часто.

S. areolatum Fr. *. На валежном стволе ели с нижней стороны; долина р. Соби, березово-еловый лес, 25.VII 1961 г.; единично.

S. chaillatii Fr. На пнях и валежных стволах лиственницы и ели; гора Сланцевая, елово-лиственничный разнотравный лес с ольхой, 24.VII и 19.VIII 1968 г.; лиственничное редколесье, 24.VII 1968 г.; часто.

S. purpureum Fr. На гнилой древесине валежной березы; гора Сланцевая, разнотравный елово-березовый лес, 12.VII 1965 г.; редко.

S. subpieatum Bk. et Curt. На валежных ветках лиственницы; в 13 км к северо-западу от пос. Лабытнанги, лиственничное редколесье, 4.VIII 1966 г.; единично.

СЕМЕЙСТВО THELEPHORACEAE

Tomentellina bombicina (Karst.) Bourd. et Galz. На гнилой древесине лиственницы; в 13 км к северу от пос. Лабытнанги, лиственничное редколесье, 8.VIII 1966 г.; редко.

Tomentella subfuliginea Bourd. et Galz. На гнилой древесине ольхи; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 17.VIII 1968 г.; редко.

СЕМЕЙСТВО HYMENOGASTRACEAE

Hymenochaete cinnamomea (Pers.) Bres. На пнях, валеже и сухостое лиственницы и ели; гора Сланцевая, ельник багульниково-зеленомошный, 2.IX 1965 и 13.VIII 1967 г.; лиственничное ерничко-зеленомошное редколесье, 10.VII 1968 г.; очень часто.

H. tabacina (Sow.) Lev. На усохших стволах лиственницы; гора Сланцевая, елово-лиственничный разнотравно-зеленомошный лес, 9 и 13.VIII 1968 г.; редко.

СЕМЕЙСТВО CONIOPHORACEAE

Coniophora arida (Fr.) Karst. На буреломе лиственницы и ели; гора Сланцевая, лиственничное ерничко-зеленомошное редколесье, 10.VIII 1968 г.; нередко.

Coniophorella umbrina (Alb. et Schw.) Bres. На буреломе лиственницы и ели; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 27.VII 1968 г.; лиственничное ерничко-зеленомошное редколесье, 10.VIII 1968 г.; часто.

СЕМЕЙСТВО SOLENIACEAE

Cyphella muscigena Fr. На зеленых мхах; гора Сланцевая, осоково-моховая горная тундра, 14.VII 1968 г.; редко.

СЕМЕЙСТВО POLYPORACEAE

Fibuloporia bombycina (Fr.) Bond. et Sing. На гнилой древесине ели и лиственницы; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 9.VIII 1968 г.; лиственничное ерничко-зеленомошное редколесье, 10.VIII 1968 г.; часто.

Ceriporia Bresadolae (Bourd. et Galz.) Donk.* На гнилой древесине ветровальной ели; долина р. Собь, разнотравный елово-лиственничный лес, 13.VIII 1967 г.; единично.

Chaetoporus subacidus (Peck) Bond. et Sing. На буреломе ели, под корой; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 20.VII 1968 г.; редко.

Tyromyces cinerascens (Bres.) Bond. et Sing. На сухостое ольхи; гора Сланцевая, елово-лиственнично-березовый чернично-зеленомошный лес, 12.VIII 1966 г.; редко.

T. sericeo-mollis (Rom.) Bond. et Sing. На древесине ветровальной ели; гора Сланцевая, елово-лиственничный разнотравный лес, 13.VIII 1967 г.; редко.

Hapalopilus ochraceo-lateritius (Rom.) Bond. et Sing.* На гнилой древесине ели; гора Сланцевая, елово-лиственничный разнотравный лес, 13.VIII 1967 г.; единично.

Fomitopsis annosa (Fr.) Karst. На пне ветровальной лиственницы; гора Сланцевая, ельник разнотравный с ольхой, 20.VII 1968 г.; редко.

F. stellae (Pil.) Bond. На коре валежного ствола ели, район станции Красный Камень, 15.VIII 1965 г.; редко.

Phellinus contiguus (Pers.) Bourd. et Galz. На валеже ели; гора Сланцевая, смешанный лес, 9.VIII 1968 г.; редко.

Ph. laevigatus (Fr.) Bourd. et Galz. На усыхающем стволе ивы *Salix* sp.; гора Сланцевая, елово-лиственнично-березовый чернично-зеленомошный лес, 20.VII 1968 г.; редко.

Polyporus alveolarius (DC.) Bond et Sing. На усохшей ольхе; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 23.VII 1965 г.; единично.

P. brumalis Fr. На гнилой древесине ольхи; гора Сланцевая, 11.VII 1965 г.; редко.

P. picipes Fr. На пне березы, вырубка около железной дороги, 8.VIII 1968 г.; редко.

Coriolus zonatus (Fr.) Quél. f. *nigro-marginatus* Bond. На валежном стволе березы; гора Сланцевая, елово-лиственничный лес с ольхой, 12.VIII 1968 г.; редко.

Coriellus subsinuatus (Bres.) Bond. et Sing. На гнилой древесине буреломной ели; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 27.VII 1968 г.; редко.

Antrodia stereoides (Fr.) Bond. et Sing. На валежных ветках ольхи; в 13 км к северу от пос. Лабытнанги, лиственничное редколесье, 8.VIII 1966 г.; редко.

СЕМЕЙСТВО CLAVARIACEAE

Pistillaria typhuloides (Peck.) Burt.* На прошлогодних стеблях кипрея; гора Сланцевая, смешанный лес, 17.VIII 1965 г.; редко.

Clavaria acuta Fr.* Среди сфагновых мхов; гора Сланцевая, лиственничное редколесье по осоково-сфагново-багульниковому болоту, 9.VIII 1965 г.; редко.

Cl. argillacea Fr.* На почве; гора Сланцевая, в горно-лесном и горно-тундровом поясах, 9 и 15.VIII 1965 г.; часто.

Clavulina amethystinoides (Peck) Corner.* На земле; гора Сланцевая, каменистая кустарничково-лишайниковая тундра, 19.VIII 1965 г.; очень редко.

Ramaria aurea (Fr.) Quél. На опаде хвой лиственницы; гора Сланцевая, разнотравное лиственничное редколесье с ольхой, 20.VIII 1965 г.; часто.

R. invalii (Cott. et Wakef.) Donk. На неразложившемся опаде хвой лиственницы; гора Сланцевая, разнотравное лиственничное редколесье с ольхой, 9.VIII 1965 г.; нередко.

СЕМЕЙСТВО HYDNACEAE

Grandinia alnicola Bourd. et Galz.* На коре гнилого ствола ольхи; гора Сланцевая, в горно-лесном и подгольцовом поясах, 9 и 11.VII 1965 г.; часто.

Gr. nivea (Fr.) Lundell. На буреломе лиственницы и гнилой древесине ивы; гора Сланцевая, березово-лиственничный лес, 20 и 24.VII 1968 г.; часто.

Radulum cumulodentatum Nicol. На гнилых валежных ветках ольхи; гора Сланцевая, разнотравное лиственничное редколесье с ольхой, 20.VIII 1965 г.; часто.

Odontia aspera (Fr.) Bourd. et Galz. На валежных веточках ольхи, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 25.VIII 1965 г.; редко.

O. crustosa Quél. На разложившейся древесине валежной рябины; гора Сланцевая, лиственничное ерничко-зеленомошное редколесье, 1.VIII 1965 г.; редко.

O. papillosa (Fr.) Bres. На пне ольхи; гора Сланцевая, ельник багульниково-зеленомошный, 2.IX 1965 г.; редко.

Mycoleptodon fusco-ater (Fr.) Pil. На гнилой древесине березы; гора Сланцевая, елово-лиственнично-березовый чернично-зеленомошный лес, 17.VIII 1965 г.; редко.

Sarcodontia denticulata (Fr.) Nicol. На усохшем гнилом стволе ольхи; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 23.VII 1965 г.; редко.

Sarcodontia stenodon (Pers.) Nicol. На коре и разложившейся древесине ольхи; гора Сланцевая, разнотравный елово-лиственничный лес с ольхой, 11.VII 1965 г.; лиственничное редколесье с ольхой, 31.VII 1967 г.; часто.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.
- Васильков Б. П. Ксилофильные грибы восточноевропейской и западносибирской лесотундры.— Бот. ж., 1966, т. 51, № 5.
- Васильков Б. П. О грибах (микромикетах) Советской Арктики.— Микология и фитопатология, 1967, т. 1, вып. 1.
- Казанцева Л. К. К микофлоре восточного склона Полярного Урала.— Зап. Свердл. отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1966, вып. 4.
- Казанцева Л. К. О головневых и ржавчинных грибах Полярного Урала.— Материалы отчетной сессии Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР за 1967 г. Ботаника. Свердловск, 1968.
- Казанцева Л. К. Материалы к флоре базидиальных грибов Полярного Урала.— Ботанические исследования на Урале. Зап. Свердл. отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1970, вып. 5.
- Николаева Т. Л. Ежевиковые грибы.— Флора споровых растений СССР, т. 6. Грибы. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Пармasto Э. Х. Определитель рогатиковых грибов СССР. М.—Л., «Наука», 1965.
- Пармasto Э. Х. Трутовые грибы севера Советского Союза.— Микология и фитопатология, 1967, т. 1, вып. 4.
- Райтвийр А. Г. Определитель гетеробазидиальных грибов СССР. Л., «Наука», 1967.
- Степанова-Картавенко Н. Т. Афиллофоровые грибы Урала.— Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1967, вып. 50.
- Bourdoi H., Galzin A. Hymenomycetes de France. Paris, 1928.
- Christiansen M. P. Danisch resupinate fungi. II. Homobasidiomycetes.— Dansk. Bot. Arkiv, 1960.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

Л. К. КАЗАНЦЕВА, А. В. СИРКО

СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ КАК КОМПОНЕНТЫ НЕКОТОРЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

В последнее время появились данные о связи высших грибов с различными растительными сообществами (Васильков, 1938; Шенников, 1943; Частухин, 1948; Частухин, Николаевская, 1953, 1969; Сержанкина, 1962; Мелик-Хачатрян, 1965; Томилин, 1965; Каламеев, 1965; Нездойминого, 1968; Степанова, 1968; Pirk, 1948, и др.). Эти работы касаются в основном напочвенных шляпочных грибов, лишь в некоторых из них отмечается участие в растительных сообществах сумчатых грибов (Томилин, 1962, 1964; Коваль, 1965; Васильева, Назарова, 1967, и др.). Однако значение микромикетов в растительных сообществах велико. Паразитные микромикеты могут задерживать наступление определенных фаз у высших растений, вызывать ослабление и даже выпадение некоторых видов растений из состава фитоценоза (Тетеревникова-Бабаян, Симонян, 1964; Осипян, 1965). Сапрофитные микромикеты, поселяясь на мертвом опаде зеленых растений, вызывают первый этап разрушения растительных остатков и этим участвуют в круговороте веществ в природе (Райтвийр, 1965; Частухин, Николаевская, 1969).

Если флористическому составу и географическому распространению микромикетов на Урале посвящен ряд работ (Демидова, 1962, 1970; Лавров, 1951; Картавенко, 1961; Казанцева, 1966, 1968; Сирко, 1968; Райтвийр, Сирко, 1968; Степанова, Сирко, 1970), то о их роли в растительных сообществах сведения почти отсутствуют. Только в одной работе (Картавенко, Колесников, 1962) имеются данные о том, что на первом этапе распада порубочных остатков в естественных условиях на лесосеках наряду с базидиальными грибами поселяются некоторые виды микромикетов.

Наша работа является первой попыткой установить связь сапрофитных микромикетов с растительными сообществами в условиях Полярного Урала. Цель исследования — определить видовой состав грибов-микромикетов и выявить основные виды, участвующие в разложении растительных остатков, а также изучить распространение микромикетов в различных экологических условиях и охарактеризовать сезонность их развития.

МЕТОДИКА И РАЙОН РАБОТ

Грибную флору, реализующую опад, изучали на Полярном Урале в районе железнодорожной станции Красный Камень. Он относится к зоне лесотундры, подзоне редкостойных предлесотундровых лесов (Горчаковский, 1966).

С целью выявления флористического состава грибов, участвующих в разложении растительного опада и отпада, их приуроченности к различным экологическим условиям на горе Сланцевой (408 м над ур. м.) было

заложено девять пробных площадей¹, размером 20×40 м, в трех растительных поясах: 1—4-я — в горно-лесном, 5—7-я — в подгольцовом, а 8, 9-я — в горно-тундровом. На этих площадях проводили подробное обследование древесной, кустарниковой, кустарничковой и травянистой растительности, сухостоя, валежа и опада. Для выяснения сезонного развития грибов на всех пробных площадях проводился их учет один-два раза в декаду в течение всего вегетационного периода 1965 и 1968 гг. и в августе 1966 и 1967 гг. При обследовании учитывали все виды грибов: сумчатые, базидиальные и несовершенные. В данной статье излагаются материалы, касающиеся только сумчатых грибов и их роли в растительных сообществах.

Поскольку накопление растительного опада происходит за счет основных видов высших растений, произрастающих в тех или иных условиях, приводим краткую характеристику² растительности на пробных площадях с указанием обилия видов (табл. 1).

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СУМЧАТЫХ ГРИБОВ

Ельник багульниково-зеленомошный

Пробная площадь № 1 находится в нижней части пологого (5—7°) юго-западного склона горы Сланцевой, на высоте 150 м над ур. м. Микро-рельеф хорошо выражен, образован кочками, высотой до 0,5 м и диаметром 1—1,5 м, приуроченными к основаниям стволов деревьев. Увлажнение избыточное, проточное. Пробная площадь находится среди сплошного лесного массива, поэтому хорошо защищена от воздействия сильных ветров. На ней много усохших и валежных стволов ели. Подстилка развита слабо и распределена неравномерно, состоит из почти неразложившегося опада древесной и кустарниковой растительности.

Флора сапрофитных микромицетов малочисленна, представлена несколькими видами. На древесине хвойных пород отмечены *Bertia moriformis* и *Dasyscyphus papyraceus*. На коре колод ели, пролежавших в естественных условиях два года, поселяется *Rosellinia thelena*. Очевидно, древесные остатки разлагают базидиальные грибы, а роль микромицетов незначительна. Более активна, на наш взгляд, роль микромицетов, развивающихся на опаде в подстилке. Так, *Lophodermium macrosporum* вызывает усыхание и опад хвои ели и, по-видимому, является одним из основных видов, разлагающих хвою ели в данных условиях. Вообще же хвоя ели разлагается медленно, так как она попадает в толщу мхов, где, очевидно, создаются неблагоприятные условия для развития грибов. В разложении листьев березы извилистой основную роль играет *Mycosphaerella macularis*. Багульник встречается на участке с обилием сор. На усохших веточках и листьях его часто встречается *Coccomyces quadratus*. На опаде кустарничков черники и голубики встречается *Venturia myrtilli*. Разложение хвоща происходит быстро, в течение одного года. К началу следующего вегетационного периода можно встретить сильно разложившиеся стебли его с немногочисленными апотециями *Dasyscyphus inquilinus*.

¹ Описание пробных площадей дано в разделе «Фитоценотическая характеристика сумчатых грибов».

² Описание растительности на пробных площадях произведено сотрудником Института экологии растений и животных УНЦ СССР С. Г. Шиятовым, за что авторы выражают ему глубокую признательность.

Описание растительности на пробных площадях

Характеристика растительности	№ пробной площади								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Древесный ярус									
Сомкнутость крон . . .	0,4	0,4	0,6	0,3	0,1	0,2	0,4	—	—
Высота, м	12—13	13	8—9	3—4	6—7	5	10—13	—	—
Состав по массе (в числителе) и числу стволов (в знаменателе)									
<i>Picea obovata</i> . .	9/7	6/5	3/3	0/1	—	—	—	—	—
<i>Larix sibirica</i> . .	0/1	1/1	5/4	10/9	10/10	10/10	10/10	—	—
<i>Betula tortuosa</i> . .	0/3	2/2	2/3	—	—	—	—	—	—
<i>Salix jonensis</i> . .	—	1/2	—	—	—	—	—	—	—
Кустарниковый ярус									
Сомкнутость, % покрытия	30	70	3—5	50	30	20	60	—	—
Высота, м	0,5—0,8	5	5—6	0,3—0,4	0,3—0,4	0,4	3—4	—	—
Состав									
<i>Ledum palustre</i> . .	cop. 2	—	sp.	cop. 2	cop. 1	cop. 1	—	—	—
<i>Sorbus sibirica</i> . .	—	sol.	—	—	—	—	sol.	—	—
<i>Alnus fruticosa</i> . .	—	cop. 3	—	—	—	—	cop. 3	—	—
<i>Betula nana</i> . . .	—	—	sp.	sp.	cop. 1	cop. 2	—	—	—
<i>Salix phylicifolia</i>	—	—	—	—	sol.	—	sp.	—	—
Травяно-кустарничковый ярус									
Высота, см	10—30	5—30	10—20	5—15	5—30	5—30	30—50	20	5—10
Состав									
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	cop. 2	sp.	cop. 1	sp.	cop. 1	sp.	sp.	—	sp.
<i>V. uliginosum</i> . .	cop. 1	—	sp.	sol.	cop. 1	sp.	—	cop. 1	sp.
<i>V. myrtillus</i> . . .	sp.	sol.	cop. 2	—	—	—	—	—	—
<i>Andromeda polifolia</i>	—	—	—	sp.	sol.	cop. 1	—	—	—
<i>Betula nana</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	cop. 1	sp.
<i>Salix nummularia</i>	—	—	—	—	sp.	—	—	sp.	cop. 1
<i>S. arctica</i>	—	—	—	—	—	—	—	cop. 1	—
<i>Equisetum arvense</i>	sp.	sol.	sol.	—	—	—	—	—	—
<i>E. pratense</i> . . .	cop. 1	cop. 2	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	cop. 1	—	sp.	cop. 1	cop. 1	cop. 2	—	—	—
<i>Linnaea borealis</i>	sp.	cop. 1	cop. 1	—	—	—	cop. 1	—	—
<i>Empetrum nigrum</i>	sp.	—	sp.	cop. 1	cop. 1	cop. 1	—	sol.	sol.
<i>Carex globularis</i>	—	—	—	cop. 2	sp.	cop. 1	—	sp.	—
<i>C. hyperborea</i> . .	—	—	—	—	cop. 1	sp.	—	cop. 2	—
<i>Calamagrostis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Langsdorffii</i> . . .	—	sp.	—	—	—	—	sp.	—	—
<i>Solidago virgaurea</i>	—	—	—	—	—	—	cop. 2	—	—
<i>Archangelica decurrens</i>	—	—	—	—	—	—	sp.	—	—
Мохово-лишайниковый ярус									
Общее покрытие, %	90	30	90	90	80	95	20	80	60
Состав									
<i>Pleurozium Schreberi</i>	cop. 2	sp.	cop. 1	cop. 2	sp.	sp.	cop. 1	sp.	—
<i>Aulacomnium palustre</i>	sol.	—	sol.	sol.	sp.	—	sol.	sp.	—

Характеристика растительности	№ пробной площади								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Hylacomium splendens</i>	cop.2	sp.	sp.	sp.	—	sol.	sp.	cop.1	—
<i>Polytrichum commune</i>	sol.	sol.	cop.2	sp.	—	—	sol.	—	—
<i>P. strictum</i>	—	—	sp.	—	sp.	sol.	—	sol.	—
<i>Sphagnum fuscum</i>	—	—	—	cop.3	cop.1	—	—	—	—
<i>Sph. angustifolium</i>	cop.1	—	—	—	cop.1	cop.3	—	—	—
<i>Cladonia rangiferina</i>	—	—	sol.	—	sp.	sp.	—	—	sol.
<i>C. silvatica</i>	—	—	sol.	cop.1	cop.1	sp.	—	—	—
<i>Cetraria nivalis</i>	—	—	—	—	sp.	sol.	—	sp.	cop.2
<i>C. chrysantha</i>	—	—	—	—	cop.1	—	—	cop.1	sp.
<i>Stereocaulon paschale</i>	—	—	—	—	cop.1	sp.	—	sp.	cop.1

Елово-лиственничный разнотравный лес с ольхой

Пробная площадь № 2 занимает ложбину подножия горы Сланцевой на высоте 130 м над ур. м., уклон 6—8°, экспозиция юго-юго-западная. Микрорельеф образован небольшими возвышениями у оснований стволов и понижениями поверхности в результате водной эрозии. Для этого участка характерно избыточное, проточное увлажнение. Здесь много сухостоя. Подстилка развита хорошо, мощность ее 1—2 см, покрытие до 90%, состоит из трех слоев разной степени разложения. В составе ее преобладают хвоя и полуразложившиеся листья ольхи и ивы.

Грибная флора сапрофитов-микромитетов разнообразна и обильна. Это можно объяснить большим разнообразием субстратов, хорошими условиями увлажнения, слабым развитием травяного покрова и почти полным отсутствием мхов. На коре валежных стволов ели развиваются *Patellaria atrata*, *Pseudographis elatina*. Количество плодовых тел этих грибов незначительно. На опавшей хвое обильно *Lophodermium macrosporum*.

В разложении опада лиственных пород участвуют различные виды микромитетов. На усохших и валежных гнилых ветвях ольхи с сохранившейся корой часто встречаются *Hypoxylon fragiforme*, *H. pauperatum*, *Diatrypella verruciformis*, *Tympanis alnea*. Из дереворазлагающих грибов отмечены *Chlorosplenium aeruginascens*, *Ophiostoma caeruleum*. На гнилой древесине без коры поселяются *Scutellinia scutellata*, *Calycella citrina*, *Molisia ramealis*, *M. ventosa*, *Dasyscyphus virgineus*, *Rutstremia firma*, *Bertia moriformis*, *Hysteriographium mori*. На перезимовавших, но еще не опавших листьях ольхи встречается *Gnomonia alniella*, а на листьях в подстилке *Gnomoniella tubiformis*. Перитеции их многочисленны и часто обильно покрывают поверхность листа.

На слабо разложившейся древесине березы извилистой изредка встречаются *Lophidium subcompressum* и *Dasyscyphus brevopilus*, а на влажной, сильно разложившейся — *Coryne sarcoides*. На коре валежных ветвей часто отмечался *Coniothecium betulinum* из несовершенных грибов, а на опавших листьях — *Gnomonia campylostyla*. На усохших ветках ивы обнаружены *Hysteriographium elongatum* и *Chlorosplenium aeruginascens*.

Из травянистых растений на участке обильно произрастают хвощи, разложение которых идет так же интенсивно, как и на пробной площади.

№ 1. В травяном покрове нередко встречается вейник Лангсдорфа, на отмерших стеблях которого обычен *Lophodermium arundinaceum*.

Из грибов-микромитетов неоднократно был отмечен *Nectria episphaeria* на старых плодовых телах пиреномицетов.

Елово-березово-лиственничный чернично-зеленомошный лес

Пробная площадь № 3 (20×20 м) расположена в средней части горы Сланцевой на высоте 180 м над ур. м., уклон 10—20°, экспозиция юго-юго-западная. Микрорельеф выражен слабо, повышения и понижения небольшие (валеж, выходы камней). Местообитание сухое за счет быстрого стока воды, однако острого недостатка во влаге нет. Древостой состоит из средневозрастного (150 лет) поколения ели и лиственницы. Встречаются отдельные толстые пни лиственниц диаметром 24—28 см. Валежа сравнительно мало, лишь единично — неразложившиеся стволы ели. В древесном опаде преобладают мелкие слабо разложившиеся веточки хвойных пород, в меньшем количестве — лиственных. Подстилка развита неравномерно, покрытие 60%, мощность 1—2 см, состоит из опада древесных пород с преобладанием листьев березы, а также опада кустарничков — черники, брусники и водяники. Хвоя ели и лиственницы скапливается среди мхов, и разложение ее идет медленно.

Флора сумчатых грибов на растительных остатках довольно разнообразна. На коре сухостоя и ветровала ели нередко встречается *Pseudographis pinicola*, на опавших сухих веточках лиственницы — *Lachnellula hahniana*, на коре березы пушистой — *Hysterium angustatum*. Усохшие гнилые ветви березы извилистой обильно покрыты плодовыми телами *Hypoxylon fragiforme*, *Diatrypella verruciformis*, *Eutypella sorbi*. На мокрой, разложившейся древесине березы произрастают *Calycella citrina*, *Tapesia melaleucoides*, на валежных ветках ольхи изредка встречается *Tapesia fusca*, на отмерших побегах багульника — *Coccomyces quadratus*.

Флора микромитетов на неразложившемся опаде своеобразна по видовому составу. В разложении листьев березы большую роль играет *Mycosphaerella macularis*, перитеции которого сплошь пронизывают лист и произрастают часто совместно с *Gnomonia campylostyla*. На опаде кустарничков встречаются: *Sphaeropezia empetri* — на водянике и *Venturia myrtilli* на голубике. На отмирающей и опавшей хвое ели не обильно развивается *Lophodermium macrosporum*, а на неопавшей хвое лиственницы — *Hypodermella laricis*. Изредка на спороносных побегах плауна отмечался *Leptosphaeria crepini*. На почве среди зеленых мхов растет *Spathularia flavida*.

Лиственничный лес по осоково-багульниковому болоту

Пробная площадь № 4 заложена в средней части пологого (5—6°) юго-западного склона горы Сланцевой, на высоте 200 м над ур. м. Хорошо развитый микрорельеф образован кочками высотой до 30—40 см, диаметром 0,5 м. Увлажнение избыточное, застойное. Много усохших деревьев лиственницы, которые здесь не доживают до своего предельного возраста и по мере погружения корневой системы в мох отмирают. Количество опада лиственницы и кустарничков незначительно.

Флора сапрофитных микромитетов довольно бедна в видовом отношении. На усохших веточках и шишках лиственницы неоднократно были собраны *Lachnellula suecica* и *L. hahniana*, на опавшей хвое — *Lophodermium laricinum*. Микофлора опада кустарничков представлена видами: *Gnomonia campylostyla* — на листьях карликовой березки и *Sphae-*

gorpezia empetri — на водянике. На мертвом опаде брусники и морошки обильно развиваются несовершенные грибы. На почве среди сфагновых мхов изредка встречается *Spathularia flavida*, на отмерших листьях осоки шаровидной — *Lophodermium carycinum*.

Лиственничное кустарничково-мохово-лишайниковое (пятнистое) редколесье

Пробная площадь № 5 расположена на верхней границе леса в средней части пологого (4—5°) склона горы Сланцевой на высоте 300 м над ур. м. Здесь очень хорошо выражены формы нанорельефа: каменисто-щебнистые, почти лишенные растительности плоские возвышения и впадины, что обусловлено мерзлотными процессами. Каменисто-щебнистые пятна занимают около 30% поверхности. Увлажнение избыточное, периодическое. Участок подвержен действию сильных ветров северо-западного направления. Хорошо выражены флагообразность крон и снеговая шлифовка стволов. Подстилка слабо развита (мощность ее 1—2 см), распределена по площади неравномерно, только под пологом кустарничков, покрытие не превышает 30%. Опад состоит в основном из неразложившихся и слабо разложившихся листьев кустарников и кустарничков, с преобладанием березки и багульника. В незначительном количестве присутствует хвоя лиственницы.

Сумчатых грибов отмечено мало. На усохших ветках лиственницы изредка встречается *Lachnellula Willkomii*, несколько чаще на валежных ветвях — *L. suecica* и *L. flavovirens*. На прошлогоднем опаде ивы финиколистной обильно произрастает *Lophodermium versicolor*, березки карликовой — *Gnomonia campylostyla*.

Лиственничное редколесье по осоково-морошковому болоту

Пробная площадь № 6 расположена на западном склоне горы Сланцевой на высоте 250 м над ур. м. Экспозиция юго-юго-западная, уклон 5°. Микрорельеф обусловлен солифлюкционными процессами, развит хорошо, образован кочками высотой до 0,5 м и диаметром 1—1,5 м и впадинами. Около 10% площади занимают полузаросшие каменистые пятна 1,5×1,5 м. Увлажнение избыточное, застойное. Подстилка совсем не выражена в связи с интенсивным процессом болотообразования и нарастанием сфагновых мхов. Имеются лишь отдельные пятна слабо разложившегося опада лиственницы, кустарничков и морошки.

Видовой состав микромицетов мало отличается от других типов лиственничных редколесий. Грибы встречаются редко и не обильно. На усохших и опавших веточках лиственницы найдены *Lachnellula suecica* и *L. hahniana*, на слабо разложившейся хвое — *Lophodermium laricinum*. Нередко на живых листьях ивы финиколистной обитает *Rhytisma salicinum*, встречающаяся обычно в конидиальной стадии. На мертвом опаде осок собран *Lophodermium carycinum*.

Лиственничное разнотравное редколесье с ольхой

Пробная площадь № 7 занимает ложбину в средней части западного склона горы Сланцевой на высоте 250 м над ур. м. Экспозиция юго-юго-западная, уклон 6—8°. Микрорельеф выражен хорошо, образован мелкими возвышениями у оснований стволов деревьев и эрозионными ложбинами, занимающими около 5% площади. Увлажнение избыточное, проточное. На площади много древесного опада лиственницы и ольхи разной степени раз-

ложения. Подстилка хорошо развита, покрывает около 90% поверхности почвы, мощность ее 2—4 см. В составе преобладает неразложившаяся хвоя лиственницы и полуразложившиеся листья ольхи, в небольшом количестве опад ивы финиколистной и травянистых растений.

Грибная флора богата и разнообразна. Это связано с условиями увлажнения и увеличением количества опада. На опаде лиственницы найдено мало видов: на шишках и гнилой древесине — *Mollisia cinerea*, на усохших и опавших ветках — *Lachnellula flavovirens*, *L. hahniana*, *L. suecica*, *Mutillidion gemmigenum*. На коре ветвей, пролежавших три года на поверхности почвы, появились перитеции *Rosellinia thelena*, а на древесине крупных колод под корой — *Coniochaete ligniaria*. На опавшей хвое обычен *Lophodermium laricinum*.

Значительное количество видов отмечено на опаде ольхи. На усохших гнилых ветках с сохранившейся корой часто встречаются *Hypoxylon fragiforme*, *Diatrypella verruciformis*, *Typharia alnea*, *Dasyscyphus brevipilus*, реже *Orbilia coccinella*. На гнилой влажной древесине небольшими группами поселяются *Scutellinia scutellata*, *Dasyscyphus virgineus*, *Tapesia fusca*, *T. melaleucoides*, *Mollisia melaloma*, *M. ramealis*, *Amphisphaeria Magnusii*. На опавших листьях ольхи обильно развивается *Gnomonia alniella*, редко встречаются *Helotium epiphillum*, на сережках — *H. fructigenum*; на опавших листьях ивы финиколистной часто встречается *Venturia chlo-rospora*.

В распаде травянистых растений грибы играют важную роль. Разложение листьев мезофитов происходит в течение осенне-зимнего периода, стебли разлагаются медленнее — в течение двух-трех лет. На отмерших стеблях травянистых растений сначала развиваются пикнидиальные грибы из несовершенных, затем обильно образуются плодовые тела сумчатых грибов *Phialea cyathoidea* и *Leptosphaeria libanotis*.

Осоково-моховая горная тундра

Пробная площадь № 8 расположена на плоской вершине горы Сланцевой, на высоте 400 м над ур. м. Уклоны 2—3°, экспозиция западная. Микрорельеф хорошо выражен. Небольшие впадины и бугры образованы мерзлотными процессами. Около 10% площади занимают щебнистые, лишенные растительности пятна. Участок подвержен воздействию сильных ветров западного направления. Опад представлен в незначительном количестве, приурочен к понижениям нанорельефа. В составе его преобладают неразложившиеся листья карликовой березки, ив, кустарничков и осок. Видовой состав микромицетов беден, на субстратах обилие. Зеленые листья карликовой березки поражены *Dothidella betulina*, на опаде ее обильно развивается *Gnomonia campylostyla*, изредка встречается *Linospora caprea*. Живые листья ивы арктической и других видов ив в сильной степени поражены грибом *Rhytisma salicinum*, на опаде ив часто можно обнаружить *Lophodermium versicolor*. На почве среди мхов нередок *Spathularia flavida*.

Каменистая кустарничково-мохово-лишайниковая тундра

Пробная площадь № 9 расположена на возвышенном плато вблизи вершины горы Сланцевой на высоте 400 м над ур. м. Уклон 2—4°, экспозиция юго-западная. На поверхности почвы много камней. Местообитание сухое, увлажнение только за счет осадков. Участок подвержен действию сильных ветров западного направления. Вследствие ветровой эрозии 40%

Таблица 2
Распределение сумчатых грибов
по таксономическим группам

Порядок	Количество			% от общего числа
	семейств	родов	видов	
Pezizales	3	6	8	9,49
Helotiales	6	17	33	38,39
Phacidiales	2	5	11	13,02
Lecanorales	2	2	3	3,56
Sphaeriales	6	13	15	17,73
Coronophorales	1	1	1	1,20
Plectascales	1	1	3	3,56
Dotideales	2	2	2	2,36
Pleosporales	3	3	5	5,95
Hysteriales	1	3	4	4,74
Итого	27	53	85	100

Таблица 3
Распределение сумчатых грибов
по экологическим группам*

Семейство	Подсти- лочные сапрофиты	Лигнофи- лы
Helvellaceae	—	1
Pezizaceae	—	1
Humariaceae	—	—
Geoglossaceae	2	—
Sclerotiniaceae	—	1
Helotiaceae	5	6
Hyaloscyphaceae	1	7
Orbiliaceae	—	1
Dermataceae	1	9
Hypodermataceae	10	—
Phacidaceae	1	—
Graphidaceae	—	2
Patellariaceae	—	1
Nectriaceae	—	—
Lastosphaeriaceae	—	1
Xylariaceae	—	5
Diatrypaeae	—	2
Diaportaceae	4	1
Ceratostomaceae	—	1
Coronophoraceae	—	1
Erysiphaceae	—	—
Dothideaceae	1	—
Mycosphaerellaceae	1	—
Venturiaceae	2	—
Lastostomaceae	—	1
Pleosporaceae	2	—
Hysteriaceae	—	4*
Итого	30	45

* Три вида паразитов из сем. Erysiphaceae и 7 — прочие: 2 — сем. Pezizaceae, 4 — сем. Humariaceae, 1 — сем. Nectriaceae.

площади свободно от растительности. Опад отсутствует, так как с поверхности все сдувается.

Микромицеты представлены единичными видами. На зеленых листьях ивы копеющей встречается *Rhytisma salicinum*, на отмерших корнях ивы финиколистной — *Mollisia melaleuca*, на валежных веточках ив — *Propolis faginea*. На почве найден *Neotiella rutilans*.

ЭКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СУМЧАТЫХ ГРИБОВ

В результате обработки материала, собранного на пробных площадях и за их пределами, выявлено 85 видов и форм сумчатых грибов, относящихся к 53 родам, 27 семействам и 10 порядкам (табл. 2).

Наиболее разнообразен в видовом отношении порядок Helotiales: отмечено 33 вида, что составляет 38,33% от общего числа. Несколько беднее видовой состав Sphaeriales (15 видов, или 17,7%), Phacidiales (11 видов, или 13%) и Pezizales (8 видов, или 9,47%). Из всех прочих порядков удалось пока обнаружить незначительное количество видов (21,5% от общего числа).

Известно, что, распространение грибов по растительным поясам тесно связано с высшими растениями и экологическими факторами. Анализ собранного материала показал, что больше всего сумчатых грибов зарегистрировано в горно-лесном поясе (43), несколько меньше в подгольцовом (41) и лишь 8 видов — в горно-тундровом. Флора грибов равнинной части в долине р. Соби представлена 22 видами.

Пока удалось выявить мало видов, которые были бы распространены во всех растительных поясах. Среди них можно назвать *Lophodermium arundinaceum*, *L. versicolor*, *Rhytisma salicinum*, *Gnomonia campylostyla*, *Venturia chlorospora* и *Sphaeropezia empetri*. Последний чаще встречается в несовершенной стадии.

Для поясов горно-лесного и подгольцового общих видов значительно больше. Следует назвать наиболее распространенные *Spathularia flavida*, *Calycella citrina*, *Lachnellula suecica*, *Tapesia fusca*, *Mollisia ramealis*, *Eutypella sorbi*, *Lophodermium laricinum*, *Hypoxylon fragiforme*, *Rosellinia thelena*, *Diatrypella verruciformis*, *Mycosphaerella macularis* и др.

В горно-тундровом поясе видовой состав сумчатых грибов очень беден. Помимо общих для всех поясов видов, здесь обнаружены *Propolis versicolor*, *Linospora caprea*, *Dothidella betulina*.

В равнинной зоне на открытых участках на почве собраны *Peziza badia*, *P. granulosa*, *Octospora leucoloma*, *O. humosa*. На травянистых растениях в благоприятный по климатическим условиям 1965 г. были собраны мучнисторосяные: *Sphaerotheca macularis* f. *comari* на *Comarum palustre*, *Sph. storacialis* f. *alchemillae* на *Alchemilla* sp. и *Sph. fuliginea* f. *astragali* на *Astragalus* sp., а также виды рода *Lophodermium* на осоках и злаках.

Почти все собранные в данном районе виды сумчатых грибов являются сапрофитами, встречаются на древесной, кустарниковой, кустарничковой и травянистой растительности и почве. По приуроченности к субстратам можно выделить следующие группы: лигнофилы, подстилочные сапрофиты и прочие (табл. 3). В последнюю группу объединяются очень бедные в видовом отношении группы микофилов, гумусовых сапрофитов и паразитов растений. Группа лигнофилов наиболее разнообразна в видовом отношении, она включает 45 таксонов из семи порядков. Группа подстилочных сапрофитов насчитывает 30 видов, почти половина их принадлежит порядку Phacidiales. Группа прочих объединяет десять видов грибов: три — мучнисторосяных, один — микофил и остальные (шесть) — напочвенные.

Широко распространены из лигнофилов *Scutellinia scutellata*, *Calycella citrina*, *Lachnellula hahniana*, *L. flavovirens*, *Dasyscyphus flavovirens*, *Mollisia melaleuca*, *Nummularia repanda*, *Tympanis alnea* и др. Из подстилочных сапрофитов наиболее обычны *Lophodermium laricinum*, *L. versicolor*, *L. macrosporum*, *Gnomonia campylostyla*, *Mycosphaerella masularis*.

Помимо субстрата, на распространение тех или иных видов грибов влияют температура и влажность. Условия увлажнения достаточно обильные на всех обследованных участках и даже на многих заболоченных участках избыточные. На наш взгляд, в данных условиях недостаток влаги не может лимитировать развитие плодовых тел грибов.

Суровые климатические условия Севера, очень короткий вегетационный период влияют на сезонное развитие грибов. Если вегетационный период у сумчатых грибов на Южном и Среднем Урале начинается с конца апреля и начала мая (время появления первых плодовых тел из родов *Morchella* и *Gyromitra*), то на Полярном Урале эти сроки значительно смещены. Большинство зрелых плодовых тел на Полярном Урале собрано во второй половине июля и в августе. Однако сезонное развитие грибов в очень большой степени зависит от климатических условий года: если 1965 г. был благоприятным и массовое образование плодовых тел началось в июле, то 1966 и 1968 гг. были холоднее, что привело к смещению фенофаз у высших и низших растений и уменьшению количества плодовых тел грибов.

Выводы

1. В результате стационарного изучения грибов в условиях Полярного Урала выявлено 85 видов сумчатых грибов из 53 родов, 27 семейств и 10 порядков. Наибольшее число видов принадлежит к порядкам Helotiales (38,33%) и Sphaeriales (17,7%).

2. Основное количество видов составляют группы лигнофилов (52,9%) и подстилочных сапрофитов (35,2%).

3. Встречаемость и обилие грибов, участвующих в разложении растительных остатков, зависят от количества и качества растительного опада и экологических условий. Большое разнообразие и обилие сумчатых грибов характерно для фитоценозов с участием ольхи. Количество видов грибов убывает при продвижении вверх по растительным поясам.

4. Сумчатые грибы, очевидно, играют незначительную роль в распаде древесины. Можно отметить, что первыми на коре хвойных развиваются *Rosellinia thelena*, *Patellaria atrata*, *Pseudographis pinicola*, *P. elatina*, из несовершенных — *Hormiscium antiquum*; на коре лиственных — *Hysterium angustatum*, *Tympanis alnea*, из несовершенных — *Coniothecium betulinum*. Из деревООкрашивающих грибов на древесине хвойных обильно развиваются *Ophiosoma caeruleum*, лиственных — *Chlorosplenium aeruginascens*. На сильно разложившейся древесине поселяются *Scutellinia scutellata*, *Calycella citrina*, *Tapesia fusca*, виды рода *Mollisia*.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильева Л. Н., Назарова М. М. Грибы макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края.— Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Л., «Наука», 1967.
- Васильков Б. П. Опыт изучения грибов при геоботанических исследованиях.— Сов. бот., 1938, № 4, 5.
- Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала.— Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1966, вып. 48.
- Демидова З. А. К флоре ржавчинных грибов на Урале.— Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1962, вып. 28.
- Демидова З. А. К флоре головневых грибов Урала.— Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1970, вып. 70.
- Казанцева Л. К. К микофлоре восточного склона Полярного Урала.— Зап. Свердлов. отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1966, вып. 4.
- Казанцева Л. К. О головневых и ржавчинных грибах Полярного Урала.— Материалы отчетной сессии Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР за 1967 г. Ботаника, Свердловск, 1968.
- Каламеев К. А. Экология и ресурсы пластинчатых грибов в различных типах леса Восточной Эстонии. Автореф. дисс. Тарту, 1965.
- Картавенко Н. Т. Грибная флора лесов Ильменского заповедника. Труды Ильменского гос. заповедника им. В. И. Ленина, 1961, вып. 8.
- Картавенко Н. Т., Колесников Б. П. К вопросу о скорости распада порубочных остатков на сплошных вырубках.— Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1962, вып. 28.
- Коваль Э. З. Участие некоторых групп микромицетов в лесных биоценозах юга Приморья.— Проблемы изучения грибов и лишайников (IV симпозиум микологов и лихенологов). Тарту, Изд-во АН Эст. ССР, 1965.
- Лавров Н. Н. Флора грибов и слизевиков Сибири.— Труды Томск. гос. ун-та, сер. биол., 1951, т. 110, вып. 4; т. 113, 1951.
- Мелик-Хачатрян Дж. Г. Фитоценологические изучения агариковых грибов сосновых насаждений Армении.— Проблемы изучения грибов и лишайников. (IV симпозиум микологов и лихенологов). Тарту, Изд-во АН Эст. ССР, 1965.
- Нездойминого Э. Л. Влияние экологических факторов на распределение грибов макромицетов по растительным сообществам северо-восточного побережья Байкала.— Микология и фитопатология, 1968, т. 2, вып. 4.
- Осипян Л. Л. Некоторые наблюдения над воздействием микроскопических грибов на сукцессионные явления фитоценозов.— Проблемы изучения грибов и лишайников. (IV симпозиум микологов и лихенологов). Тарту, Изд-во АН Эст. ССР, 1965.
- Райтвийр А. Г. Некоторые проблемы и задачи изучения дискомицетов.— Там же.
- Райтвийр А. Г., Сирко А. В. Новые и интересные виды дискомицетов с Полярного Урала.— Изв. АН Эст. ССР, сер. биол., 1968, № 3.
- Серганина Г. И. Съедобные и ядовитые грибы БССР порядка Agaricales и их хозяйственное значение. Автореф. дисс. Минск, 1962.
- Сирко А. В. Сравнительная характеристика дискомицетов горной и равнинной лесотундры.— Материалы отчетной сессии Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР за 1967 г. Ботаника, Свердловск, 1968.
- Степанова Н. Т. Грибы, вызывающие разложение древесины и подстилки в подзоне южной тайги.— Там же.

- Степанова Н. Т., Сирко А. В. Материалы к флоре сумчатых и несовершенных грибов Урала.— Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1970, вып. 70.
- Тетеревникова-Бабаян Д. Н., Симонян С. А. К вопросу о значении микроскопических грибов в составе фитоценоза.— Изв. АН Арм. ССР, биол. науки, 1964, т. 17, № 8.
- Томилини Б. А. Грибы некоторых типичных фитоценозов Амурской подтайги.— Бот. ж., 1962, т. 47, № 8.
- Томилини Б. А. Факторы внешней среды, влияющие на распределение грибов в растительных сообществах.— Там же, 1964, т. 49, № 2.
- Томилини Б. А. Шляпочные грибы некоторых растительных сообществ Денежкина Камня (Средний Урал).— Там же, 1965, т. 50, № 4.
- Частухин В. Я. Экологический анализ распада растительных остатков в еловых лесах.— Почвоведение, 1948, № 2.
- Частухин В. Я., Николаевская М. А. Исследования по разложению растительных остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и защитных полосах.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 2 (споровые растения), 1953, вып. 8.
- Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., «Наука», 1969.
- Шенников А. П. О фитоценологических исследованиях шляпочных грибов.— Сов. бот., 1943, № 2.
- Pirk W. Zur Sociologie der Pilze im Querceto-Carpinetum.— Zs. Pilzkunde, 1948, Bd 21, N 1.

А. Ф. ГАШЕВА

ЗАПАСЫ ФИТОМАССЫ НЕКОТОРЫХ СООБЩЕСТВ СТАЦИОНАРА «ХАРП»

Целью работы (1966—1967 гг.) было выявление запасов фитомассы наиболее распространенных сообществ стационара «Харп». Всего взято 12 растительных ассоциаций (см. таблицу). При учете фитомассы использовались

Запасы фитомассы в некоторых сообществах лесотундры Зауралья
(воздушно-сухой вес, г/м²)

Ассоциация	Растительная масса							Подземная	Отноше- ние над- земной массы к под- земной
	Надземная								
	Травяни- стые	Кустар- нички	Карлико- вая бе- резка	Ива	Мхи	Лишай- ники	Всего		
Тундра									
ерниково-ку- старничково-зе- леномошничко- вая	5,5	86,7	247,6	22,5	187,2	12,6	661,9	2940,0	1:4
мелкобугри- стая кустар- ничково-пуши- цевая	51,2	292,8	156,1	89,0	63,9	5,0	658,0	5840,0	1:9
пятнистая	4,4	173,9	10,0	20,0	32,0	15,7	256,0	1040,0	1:4
крупнобугри- стая	29,0	403,0	261,1	46,8	46,1	17,0	803,0	Не опр.	Не опр.
Осоково-сфагновое болото	159,8	—	—	—	327,8	—	487,6	»	»
Луг									
вейниково- осоковый	398,9	—	—	—	—	—	398,9	3300,0	1:8
вейниково- осоково-разно- травный	312,1	—	—	—	—	—	312,1	1210,0	1:4
Заросли арктофи- лы	488,7	—	—	—	—	—	488,7	880,0	1:2
Ивняково-ернико- вые заросли	38,4	—	922,2	664,3	—	—	1624,9	Не опр.	Не опр.
Редколесье									
ерниково-ку- старничковое	11,0	55,0	760,0	152,0	174,0	—	1152,0	»	»
кустарничко- вое с осокой	57,0	196,0	44,0	1,0	40,0	—	338,0	2960,5	1:9
кустарничко- вое с преоб- ладанием ба- гульника	28,0	385,0	46,0	—	203,0	—	762,0	Не опр.	Не опр.

ны методики В. Д. Александровой (1958), В. В. Вихиревой-Васильковой и др. (1964).

В каждом сообществе была заложена пробная площадь 10×10 м, внутри которой брались укосы с площадок размером 0,25×0,25; 0,50×0,50 и 1×1 м. В процессе работы выяснилось, что площадки мелких размеров (0,25×0,25; 0,50×0,50 м) более удобны, так как значительно облегчается разбор укосов. Заложенные в различных точках участка, они полнее отражают его особенности и позволяют проводить статистическую обработку материала. На это же указывают Д. Браун (1967), Б. А. Быков и А. Г. Головина (1965).

Для определения подземной фитомассы взяты монолиты размером 0,25×0,25 м на глубину 30—40 см. Крупные корни и корневища сразу же отделяли от почвы, а оставшиеся в ней мелкие корни и неразложившиеся остатки растений промывали на ситах. Отмершие органы от живых не отделяли.

Проведенные исследования показали, что самые высокие запасы надземной фитомассы — в ивняково-ерниковых зарослях и ерниково-кустарничковом редколесье, а среди тундровых участков — в крупнобугристой тундре (за счет кустарничков и карликовой березки, лучше развитой в этой тундре); самые низкие — в пятнистой тундре. Из лугов наиболее продуктивными оказались вейниково-осоковые.

Отношение подземной фитомассы к надземной колебалось от 1:2 (заросли арктофилы) до 1:9 (мелкобугристая кустарничково-пушицевая тундра, редколесье кустарничковое с осокой).

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Опыт определения надземной и подземной массы растений в арктической тундре.— Бот. ж., 1958, т. 43, № 12.
Браун Д. Методика исследования и учета растительности. М., Изд-во иностр. лит., 1957.
Быков Б. А., Головина А. Г. К методике определения продуктивности пустынных полукустарничковых пастбищ.— Бот. ж., 1965, т. 50, № 1.
Вихирева-Василькова В. В., Гаврилюк В. А., Шамурин В. Ф. Надземная и подземная масса некоторых кустарничковых сообществ Корякской Земли.— Проблемы Севера, 1964, вып. 8.

Г. В. ТРОЦЕНКО, Ю. Л. МАРТИН

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЕРНИКОВЫХ СООБЩЕСТВ СТАЦИОНАРА «ХАРП»

Основная цель исследования — количественный анализ вариации ерников, занимающих 20,4% площади стационара «Харп». Различия количественных соотношений растительных компонентов, определяющих специфический облик каждого ерника, связаны с разными условиями их обитания (Норин, 1965; «Растительность...», 1956). Обследованные участки расположены на высоте 103—120 м над ур. м. и занимают места от сухих возвышенностей до достаточно увлажненных болот.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Анализ вариации ерников был проведен на 27 случайно выбранных пробных площадках размером 10×10 м. Сравнительная оценка степени участия видов в фитоценозах производилась по видоизмененной шкале Друде, которая позволяет учесть не только обилие, но и проективное покрытие видов (табл. 1).

Ерники предварительно разделили на семь групп с учетом характера местообитания, ярусности и доминирующих видов (табл. 2).

Ерники бруснично-лишайниковые (описание пробных площадок 2, 2₁, 2₂, 2₃) приурочены к южным и юго-западным сторонам моренных гряд; выше по грядам располагаются щебнисто-дриадовые и пятнистые тундры, ниже — небольшие сфагновые болотца с *Carex limosa*. Увлажнение недостаточное вследствие стока воды по склону к болотцам. Почва подзолистая иллювиально-гумусовая песчаная.

А 0—4 см.	Темно-бурый оторфованный, нижняя граница неровная, затеками (прогоревшая).
А ₁ В 4—10 см.	Серо-бурый с белесыми пятнами.
В _г 10—50 см.	Желто-сизая рыхлая супесь, мокрая, течет вода, стенки оседают.
С 51 см.	Песок, щебень промерзший.

Общее покрытие растительностью 70—90%. Кустарничковый ярус составлен тремя видами, ерник (*Betula nana*) развит хорошо, кустики высотой от 15—20 до 30—45 см располагаются на небольших сухих кочках (диаметр 10—30 см, высота 15—30 см). Травяно-кустарничковый ярус представлен 5—7 видами; мохово-лишайниковый ярус в видовом отношении богат — до 29 (см. табл. 1, 2). За счет сильной сухости много погибших лишайников: толщина живого слоя 1—3, мертвого 0,5—3 см.

Ерники-зеленомошники (описание пробных площадок 3, 3₁, 3₂, 3₃) располагаются по правому берегу р. Тоу-Пугол среди пушицево-багульниковых с мелкими кустарничками тундр и лиственничных редко-

лесий. Пятен оголенного грунта нет, покров полный, есть мелкие моховые кочки. Почва глеево-подзолистая иллювиально-гумусовая, гумусовый горизонт маломощный.

А 0—4 см.	Оторфованный слой.
А ₁ А ₂ 4—8 см.	Буровато-серая с белесыми пятнами рыхлая супесь, много корней.
В _{1г} 8—15 см.	Охристо-ржавая с сизыми пятнами рыхлая супесь, влажная.
В _{hg} 15—29 см.	Коричнево-бурая с сизыми пятнами мокрая супесь.
ВС _г 29—46 см.	Неоднородноокрашенный сизовато-бурый легкий суглинок, мокрый.
С _г 46—75 см.	Глеевая опесчаненная толща с ржавыми суглинистыми прослойками, мокрая. Стенки разреза быстро оседают (тиксотропия).

Общее покрытие растительностью 90%. Кустарничковый ярус представлен тремя видами, покрытие 50—60%.

Карликовая березка в хорошем состоянии, высотой от 30—40 до 75 см, побеги располагаются наклонно над землей, зимой бывают хорошо прикрыты снегом. Изредка встречаются ивы высотой от 30 до 45 см.

Травяно-кустарничковый ярус выражен слабо, покрытие 10—15% (11 видов), доминирует *Vaccinium vitis-idaea*, но плодоносящих экземпляров почти не встречается. Под пологом ерника и кустарничков сплошной моховой покров (покрытие 90%), образованный шестью видами (см. табл. 1, 2); толщина живого слоя 3—5, мертвого (торфянистого) — 3—4 см. Лишайники на стволиках *Betula nana*.

Ерники кустарничково-осоково-зеленомошные с лишайниками (описание пробных площадок 5^a, 26, 27, 4, 4₁) располагаются среди пятнистых тундр и ерников других типов. На довольно ровных площадках есть микропонижения, вытянутые с северо-востока на юг, юго-запад. Пятен оголенного грунта почти нет, кочки до 0,5 м в окружности и высотой до 10 см. Почва торфяно-глеево-глинистая.

А _о 0—2 см.	Неразложившаяся подстилка.
А _м 2—10 см.	Бурая оторфованная подстилка, много корней.
В _г 10—45 см.	Бурый с яркими пятнами глея, ооконтурен охристыми пятнами железистых выделений.
М 45 см.	Мерзлота.

Общее покрытие растительностью 90—100%. Кустарничковый ярус представлен пятью видами, приурочен к микровозвышениям, полог сомкнут неравномерно, высота от 15 до 40 см (см. табл. 1, 2). Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 50—70%) высотой до 20 см насчитывает 22 вида. Вся растительность располагается группами на золотисто-желтом ковре из мхов и лишайников (28 видов). Покрытие мохово-лишайникового яруса 90%, толщина живого слоя 3—5, мертвого — 2—3 см.

Ерники-зеленомошники с багульником и кустарничками (описание пробных площадок 5, 25, 28, 29, 78) располагаются у подножия небольших холмов и возвышенностей между массивами лиственничных редколесий. Занимают довольно ровные площади с небольшими микропонижениями, на запад (до 0,5°) окруженные осоково-сфагновыми болотами и пушицево-кустарничковыми тундрами. Микро-рельеф крупнобугорковатый, бугорки занимают до 50% площади (высота 25 см, диаметр от 60 см до 1 м). Зимой в ложбинках в большом количестве задерживается снег.

Растения	Номер пробной площадки															
	2	2 ₁	2 ₂	2 ₃	3	3 ₁	3 ₂	3 ₃	5 ³	26	27	4	4 ₁	5	25	28
<i>C. coccifera</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. elongata</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. mitis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. pleurota</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. sylvatica</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. unctalis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dactylina arctica</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dicranum congestum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>D. elongatum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Drepanocladus unctatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hypodumnia physodes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Marchantia polymorpha</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Nyctia anomala</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Nephroma arctica</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Parmelia pubescens</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. septentrionalis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Peltigera aphthosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. rufescens</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pleurozium schreberi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Polytrichum commune</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. juniperinum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. strictum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ptilidium ciliare</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ptilidium crista-castrensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Racomitrium sp.</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sphagnum balticum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sph. fuscum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sph. palustre</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sph. rubellum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Stereocaulon alpinum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>S. tomentosum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Thamnochloa vermicularis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Характеристика исследованных ерниковых сообществ

№ п. п.	Ерики	Высота над ур. м., м	Увлажнение	Почва	Глубина залегания мерзлоты, см	Количество видов	Ярусность	Общее покрытие раст.	% теневынослив.	Доминанты
1	Бруснично-лишайниковые	110—112	Недостаточное	Подзолистая иллювиально-гумусовая песчаная	Щебень промерзший на глубине 60 см	29—30	3	70—90		<i>Betula nana</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , мятники, <i>Cladonia amaro-craca</i> , <i>C. alpestris</i> , <i>Cetraria hiascens</i> , <i>Parmelia septentrionalis</i>
2	Зеленомошники	100—103	Умеренное	Глеево-подзолистая иллювиально-гумусовая, гумусовый горизонт маломощный	120—150	23	3	90		<i>Betula nana</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Pleurozium Schreberi</i> , <i>Dicranum congestum</i> , <i>Ptilidium ciliare</i> , <i>Polytrichum commune</i> , <i>Hypogymnia physodes</i>
3	Кустарничково-осоково-зеленомошные с лишайниками	115—118	Достаточное	Торфяно-глебово-глинистая	50	38—54	3	90—100		<i>Betula nana</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Carex hyperborea</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Ptilidium ciliare</i> , <i>Pleurozium Schreberi</i> , <i>Cladonia amaro-craca</i> , <i>Parmelia septentrionalis</i>
4	Зеленомошные с багульниковым и кустарничками	105—120	Достаточное	На бугорках торфяно-глебовая иллювиально-гумусовая супесь, в микропонижениях торфянисто-глебовая супесчаная	80	30—44	3	90—100		<i>Betula nana</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Pleurozium Schreberi</i> , <i>Racomitrium</i> , <i>Cladonia amaro-craca</i> , <i>Cetraria pinastri</i>
5	Моршкочно-сфагновые с багульником	107	Довольно влажно	Болотно-тундровая торфянисто-глебовая, иллювиальный гумусовый средний суглинок	60	18	3	90		<i>Betula nana</i> , <i>Ledum palustre</i> , виды <i>Sphagnum</i> , <i>Dicranum</i> , <i>Cetraria pinastri</i>
6	Кустарничково-мохово-лишайниковые с моршккой	103—104	Достаточное	Подзолисто-торфянисто-глебовая, иллювиальный гумус	С 28 см тиксотропен, глей	32—42	4	90		<i>Betula nana</i> , <i>Rubus chamaemorus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , виды <i>Dicranum</i> , <i>Pleurozium Schreberi</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Cladonia amaro-craca</i> , <i>Parmelia septentrionalis</i>
7	Кустарничково-мохово-лишайниковые с розой иглистой	111—117	Довольно сухо	Моренный хрящевой элювий, есть маломощный гумусовый горизонт	120	30—35	4	60—80		<i>Betula nana</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Racomitrium</i> , <i>Dicranum elongatum</i> , <i>Pleurozium Schreberi</i> , эпифиты <i>Parmelia septentrionalis</i> , <i>Hypogymnia physodes</i> , <i>Cetraria pinastri</i>

Почва на бугорках — торфяно-глеевая иллювиально-гумусовая супесь, в микропонижениях — торфянисто-глеевая супесчаная.

A_0 0—4 см.	(На бугорке). Мохово-лишайниковый слой слабо разложившийся, коричневый.
A_0 0—5 см.	(В понижении). Коричневый, оторфованный, густо переплетен корнями, полуразложившийся.
A_0^* 5—9 см.	Сильно разложившийся перегной, пронизан корнями.
B_h 9—16 см.	Светло-коричневый, супесь, много корней, бесструктурный, рыхлый, влажный, с пятнами гумуса.
B_g 16—35 см.	Бурая с сизыми пятнами и линзами глея у края бугорка (линзы опоясывают бугорок) супесь. Уплотнен, пятна гумуса, влажный, переход ясный по цвету.
BC_g 35—52 см.	Коричнево-бурый с пятнами ржавчины и глея средний суглинок, ясно комковатый, переход ясен по цвету.
C_g 52—70 см.	Коричневый, темнее BC, пластинчато-комковатый тяжелый суглинок, пористый, уплотнен, влажный.

Общее покрытие растительностью 90—100%.

Весь кустарниковый ярус (пять видов) приурочен к бугоркам, полог сомкнут неравномерно. Ерник высотой от 25 до 60 см. Багульник (высота до 25 см) в микропонижениях вегетирующий, на кочках — плодоносящий. Изредка встречаются ивы высотой от 20 до 40 см, в угнетенном состоянии одиночные всходы *Larix sibirica* высотой 5—10 см.

Травяно-кустарниковый ярус включает 23 вида (покрытие от 20 до 60%). Все травянистые растения разбросаны отдельными экземплярами по площади, но чаще все-таки приурочены к микропонижениям.

Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 90—100%) представлен 10 видами; толщина живого слоя 3—4, мертвого — 2—3 см. Почти всю поверхность почвы золотисто-желтым ковром покрывают мхи, лишайников до 21 вида.

Ерники морошково-сфагновые с багульником (описания пробных площадок 5₁, 5₂, 5₃) располагаются у подножия больших торфяных бугров с характерной полигональностью. Микрорельеф выражен, много морозных трещин. Почва болотно-тундровая торфянисто-глеевая, аллювиальный гумусовый средний суглинок.

A_{01} 0—4 см.	Очес.
A_0 4—8 см.	Подстилка коричневая, рыхлая, состоит из корней и разложившегося торфа, переход ясный.
A^1 18—19 см.	Темно-коричневый разложившийся торф с остатками мхов, осок.
B_h 19—21 см.	Коричневый гумусированный средний суглинок, мелкокомковатый, сырой, переход ясный.
B_g 21—36 см.	Охристо-бурый сырой, бесструктурный, вязкий.
G 36—58 см.	Сизый, с охристыми пятнами, глинистый, бесструктурный, сырой.
C 58 см.	Плотный мерзлый горизонт.

Общее покрытие растительностью до 90%. Кустарниковый ярус сомкнут неравномерно (4 вида). Ерник развит хорошо (высота до 25 см); багульник высотой до 15—20 см создает пятна, вершинки часто обмерзшие.

Травяно-кустарниковый ярус и в видовом отношении (8 видов) и по обилию не богат (покрытие 30—40%).

Вся растительность располагается на моховой подстилке из различных

видов *Sphagnum* и *Dicranum*, покрытие мохового яруса 80—90%; толщина живого слоя 3—4 см. Лишайников всего три вида (см. табл. 1).

Ерники кустарничково-мохово-лишайниковые с морошкой (описания 8, 4₂, 78^a, 8₁) располагаются по берегу р. Тоу-Пугол среди ерников-зеленомошников и осоково-сфагновых болот. Почва подзолисто-торфянисто-глеевая, иллювиальный гумус.

A_0 0—4 см.	Очес живой мохово-лишайниковый.
A_0A_1 4—7 см.	Коричневого цвета минерализованный горизонт.
A_2 7—11 см.	Линзами и сплошным слоем белесая супесь, бесструктурная, сырая, переход ясный.
B_{gh} 11—28 см.	Сизо-бурый со множеством охристых пятен, равномерно прокрашенная гумусом супесь, сырая, бесструктурная, переход ясный.
G с 28 см.	Сизый, оглеенно-супесчаный, бесструктурный, сырой, тиксотропен.

Общее покрытие растительностью 90%. Кустарниковый ярус высотой от 10 до 50 см представлен шестью видами, сомкнут неравномерно; травяно-кустарниковый ярус (покрытие 30—60%) 18 видами (см. табл. 1).

Мохово-лишайниковый ярус (покрытие до 90%) в видовом отношении не очень богат (26 видов); толщина живого слоя 2—4 см. Мхи представлены восемью видами, лишайников встречается до 18 видов.

Ерники кустарничково-мохово-лишайниковые с розой и глостой (описания пробных площадок 22, 22₁) приурочены к юго-восточным сторонам моренных гряд. Обычно окружены пятнисто-мохово-лишайниковыми и щепинистыми кустарничково-дриадовыми тундрами. Микрорельеф слабо выражен, есть пятна оголенного грунта. Довольно сухо, вода стекает с бугра.

Почва в основном — моренный хрящевой элювий, но на склоне уже начинает формироваться почвенный профиль, в котором отчетливо выделяется маломощный гумусовый горизонт, густо переплетенный корнями. Лежащая ниже толща дифференцируется в основном по степени увлажнения.

Общее покрытие растительностью 60—80%. Кустарниковый ярус представлен тремя видами, покрытие неравномерное; травяно-кустарниковый (покрытие 20—35%) — 13 видами, слабо развит, растения разбросаны на желтом ковре мхов и голых пятнах щебня.

Мохово-лишайниковый ярус развит хорошо (покрытие 70—80%) и насчитывает 19 видов; толщина живого слоя 1,5—3, мертвого — 1—2 см. Лишайников много, особенно хорошо развиты эпифиты (см. табл. 1, 2).

МЕТОД ОРДИНАЦИИ

При исследованиях использовали метод ординации с перпендикулярными осями, предложенный Орлоци (Orloci, 1966). По существу он является усовершенствованным вариантом одной из методик ординации растительности Висконсинской школы (Bray, Curtis, 1957). Подобные способы анализа применяются для изучения тропических лесов (Ashton, 1964), а также флоры Арктики и Субарктики (Larsen, 1965).

Метод ординации, примененный нами при изучении ерников стационара «Харп», основывается на матрице евклидовых дистанций (табл. 3), которая отражает пространственные взаимоотношения между изучаемыми объектами (описания проб). Ординированные фитоценозы рассматриваются как точки в многомерном пространстве, проекция которых с меньшим количеством измерений, чем исходное (природная среда), дает упрощенную

Матрица различий (Д)

С	2	2 ₁	2 ₂	2 ₃	3	3 ₁	3 ₂	3 ₃	5 ^a	26	27	4	4 ₁
2	2 ₁	3,97	3,95	3,8	5,72	5,96	5,68	6,23	5,69	5,07	5,97	5,27	5,45
		3,02	3,99	3,96	6,29	6,01	6,19	6,44	5,55	5,24	6,17	5,35	6,64
	2 ₂				6,29	6,28	6,12	6,74	5,56	5,38	6,09	5,11	5,67
		2 ₃			6,17	6,17	6,03	6,64	5,81	5,57	5,93	5,25	5,89
			3		2,74	2,47	3,1	6,33	5,71	7,59	6,65	6,56	
				3 ₁		1,97	2,88	6,01	5,71	7,53	6,57	6,35	
					3 ₂		3,09	6,2	5,71	7,62	6,6	6,42	
						3 ₃		6,4	6,05	7,71	6,93	6,57	
							5 ^a		5,37	6,15	5,0	4,04	
								26		4,83	4,26	4,08	
									27		3,33	5,11	
												4 ₁	5
													5

геометрическую модель. Если P_j и P_h фитоценозы с видовыми характеристиками $(x_{1j}, \dots, x_{Nj})$ и $(x_{1h}, \dots, x_{Nh})$, то расстояние между ними определяется на основе теоремы Пифагора (эвклидова дистанция):

$$D_{jh} = \left[\sum_{i=1}^N (x_{ij} - x_{ih})^2 \right]^{\frac{1}{2}} \quad (1)$$

Первая ординационная ось определяется двумя наиболее отдаленными друг от друга фитоценозами R_1 и R_2 ($D_{R_1 R_2} = D_{\max}$). Проекция точек на этой оси находят простым арифметическим решением, используя расстояния от R_1 и R_2 . Основным является формула

$$D_{2j}^2 = D_{1j}^2 + D_{12}^2 - D_{1j} D_{12} \cos \alpha_{2j},$$

по которой

$$\cos \alpha_{2j} = \frac{D_{1j}^2 + D_{12}^2 - D_{2j}^2}{2 D_{1j} D_{12}},$$

и проекции точек на первой оси получаем решением прямоугольного треугольника ($R_1 P_j R_2$) по формуле

$$x_{1j}^1 = D_{1j} \cos \alpha_{2j} = \frac{D_{1j}^2 + D_{12}^2 - D_{2j}^2}{2 D_{12}}.$$

Величина x_{1j}^1 является координатой объекта P_j на первой ординационной оси. Самый отдаленный от первой оси объект (R_3) определяет вторую ординационную ось.

между пробными площадками

Таблица 3

5	25	28	29	78	5 ₁	5 ₂	5 ₃	8	4 ₂	78 ^a	8 ₁	22	22 ₁
5,27	6,12	5,54	7,37	5,68	6,01	6,01	6,03	5,72	5,63	5,96	5,31	5,75	5,75
5,38	5,96	4,81	7,1	5,16	5,55	5,88	5,74	5,55	5,91	5,38	5,01	6,12	6,12
5,1	5,88	5,38	6,94	5,27	6,12	6,28	6,07	5,71	5,97	5,83	5,56	5,37	5,37
5,22	6,2	5,72	6,71	5,65	6,21	6,29	6,14	5,23	5,31	5,48	5,45	5,23	5,32
6,08	4,19	6,47	6,79	6,07	5,34	5,24	5,43	6,05	6,35	6,01	6,28	5,99	6,0
6,22	4,43	6,2	6,88	5,88	5,78	5,95	6,03	5,72	6,4	5,77	5,94	6,29	6,38
6,13	4,53	6,57	6,88	6,01	5,53	5,71	5,71	6,0	6,35	6,14	6,26	6,16	6,18
6,38	4,65	6,51	7,08	6,21	5,71	5,88	5,96	5,72	6,24	6,01	5,98	6,45	6,51
4,84	5,15	6,08	6,22	4,78	6,27	6,36	6,12	5,47	5,59	4,85	5,61	6,16	5,94
5,49	4,8	4,71	6,1	5,01	5,95	6,27	5,97	4,96	4,66	5,03	5,13	5,96	5,84
6,16	6,97	5,11	6,34	5,72	8,04	8,21	8,06	5,62	5,15	5,7	5,59	6,09	5,35
5,32	5,58	4,54	5,47	4,78	6,89	7,11	6,8	5,05	4,15	4,61	4,41	5,77	5,86
5,67	5,52	5,08	5,76	4,8	6,59	6,65	6,5	5,34	4,87	5,0	4,76	5,84	5,73
	5,25	5,89	6,41	5,33	5,84	6,01	5,77	5,41	5,55	5,47	5,5	5,17	5,25
25		5,99	6,33	5,32	4,52	4,95	5,03	5,65	5,74	5,73	6,0	5,54	5,63
	28		6,2	4,62	6,5	6,82	6,54	5,4	4,96	4,88	4,97	6,34	6,3
		29		5,96	6,64	6,73	6,63	5,94	5,72	6,06	6,36	6,47	6,52
			78		6,21	6,21	6,12	5,29	5,34	2,74	4,76	5,93	6,01
				5 ₁		2,31	6,13	6,13	6,45	6,15	6,45	6,51	6,65
					5 ₂	2,12	6,44	6,51	6,21	6,74	6,51	6,58	
							2,12	6,28	6,12	5,97	6,67	6,39	6,45
								8	4,75	4,87	4,13	5,78	5,71
											3,53	5,93	6,17
											22	6,13	6,37
												22 ₁	1,82

Координаты точек на второй оси определяются по формуле

$$x_{2j} = \frac{U_j^2 + h_{\max}^2 - D_{3j}^2}{2 \cdot h_{\max}},$$

где $U_j^2 = h_j^2 + (X_{1j}^1 - X_3^1)^2$, а $h_{\max}$ — расстояние от первой ординационной оси. Расстояние любого объекта (описания) от плоскости (X_1, X_2) можно определить как

$$q_j = (D_{1j}^2 - X_{1j}^{12} - X_{2j}^{12})^{\frac{1}{2}}.$$

Описание с максимальным значением является точкой (R_4), которая определяет третью ординационную ось. Координаты на оси X_3^1 можно найти из

$$X_{3j}^1 = q_{\max} - [D_{4j}^2 - (X_{1j}^1 - X_{14}^1)^2 - (X_{2j}^1 - X_{24}^1)^2]^{\frac{1}{2}}.$$

Применяемая нами ординация основывается на матрице дистанции между группировками (1). Все значения $X_1^1, h_j, X_2^1, q, X_3^1$ даны в табл. 4.

ОРДИНАЦИЯ ЕРНИКОВЫХ СООБЩЕСТВ

Между 27 описаниями ерников было определено расстояние путем вычисления эвклидовой дистанции (1). Полученные расстояния трансформировались таким образом, что при расчете положения каждого ерника по отношению к трем осям ординации выявилось различие между ними.

Таблица 4

Таблица координат по трем осям ординации

Номер пробной площадки	X_1^1	h_j	X_2^1	q	X_3^1	Номер пробной площадки	X_1^1	h_j	X_2^1	q	X_3^1
2	4,07	4,36	19,9	4,52	23,32	25	5,57	4,19	30,2	8,58	31,51
2 ₁	4,31	4,31	28,1	7,61	32,28	28	2,82	4,21	60,2	58,6	63,70
2 ₂	3,96	4,52	5,1	2,34	6,21	29	3,79	5,08	78,1	76,4	94,24
2 ₃	3,83	4,52	5,1	2,34	6,21	78	3,74	4,32	45,4	43,2	47,22
3	5,94	4,62	49,3	46,97	52,66	5 ₁	7,72	2,24	8,02	7,69	8,40
3 ₁	5,40	5,24	75,5	73,60	29,03	5 ₂	0	0	93,1	89,4	91,23
3 ₂	5,64	5,02	62,3	60,10	66,21	5 ₃	7,78	2,10	7,1	6,78	69,26
3 ₃	5,61	5,28	76,1	74,23	31,02	8	3,50	4,39	52,8	50,9	55,12
5 ^a	3,94	4,62	53,8	51,68	56,41	4 ₂	3,13	4,09	48,4	46,6	50,12
26	3,13	3,67	35,6	33,64	37,70	78 ^a	3,74	4,29	44,6	42,4	46,36
27	0	0	97,9	97,89	97,89	8 ₁	3,24	4,55	64,8	62,1	88,47
4	1,70	2,86	46,8	45,91	81,99	22	3,75	4,76	63,0	60,0	87,94
4 ₁	3,00	4,13	52,4	50,73	54,33	22 ₁	3,92	4,99	71,5	69,7	16,12
5	4,21	4,49	45,1	42,79	47,05						

На рисунке а и б показано расположение ерников в двух плоскостях, т. е. по отношению к осям $X_1^1 X_2^1$ и $X_1^1 X_3^1$. В обоих случаях ерники располагаются вдоль одной из осей, выявляя преимущественный градиент состава: на одном конце оси расположены ерники 2₃, 5₁, на другом — 27, 29, 5₃.

Правда, местоположение по отношению друг к другу несколько изменяется. Среднюю часть оси в первом случае занимают десять ерников (78^a, 5, 78, 4₂, 2₂, 3, 4, 8, 5^a, 4₁) с подзолистыми иллювиально-гумусовыми почвами, довольно сухими; покрытие растительностью 90—100%; в видовом отношении не богаты (см. табл. 1, 2).

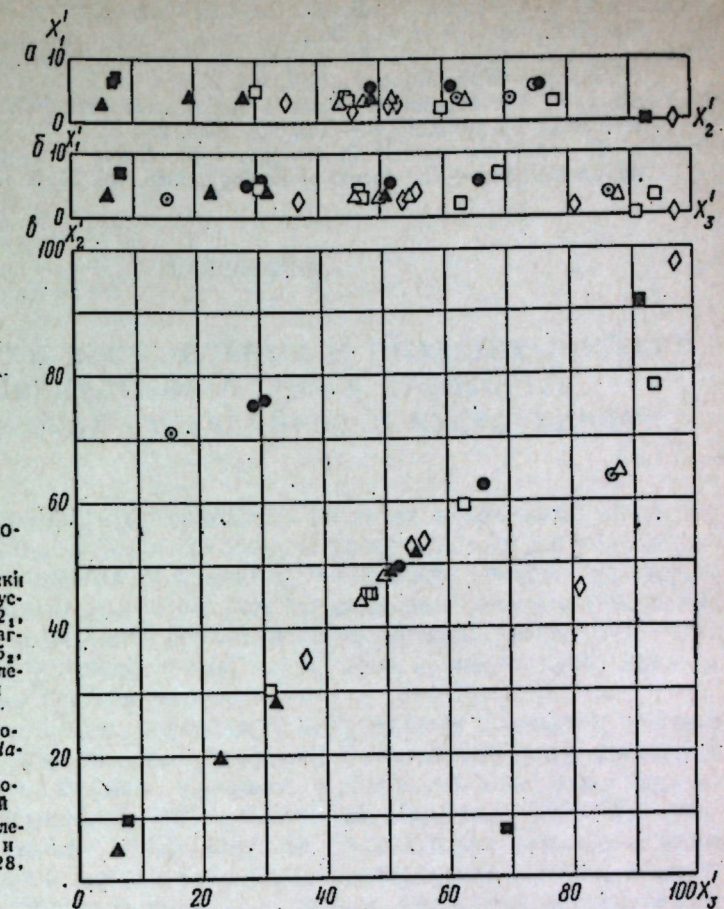
В плоскости $X_1^1 X_3^1$ центральная группа примерно такая же, за исключением ерника кустарничково-осоково-зеленомошного с лишайниками (пробная площадь 4), который сдвинут несколько правее и примыкает к крайней группе описаний на оси X_3^1 .

Вариация различия на оси X_1^1 сравнительно небольшая как в плоскости $X_1^1 X_2^1$, так и в плоскости $X_1^1 X_3^1$, что указывает на значительное сходство всех изученных ерников.

Пробные площадки на плоскости $X_2^1 X_3^1$ обнаруживают примерно одинаковую вариацию по осям X_2^1 и X_3^1 . Как видно из рисунка (в), изученные ерники располагаются преимущественно по диагонали плоскости $X_2^1 X_3^1$. Ряд точек, которые на первых двух плоскостях расположены близко друг к другу, здесь занимают отдаленные позиции. Так, ерники 3₁ и 3₃, а также 22 резко сдвинуты в левый верхний угол, а 5₃, 4, 22 и 8₁ занимают места справа от диагонали.

Анализ местообитаний ерников, расположенных в крайних точках ординации в этой плоскости, позволяет сделать вывод, что взаимное расположение ерников зависит от уровня вечной мерзлоты и увлажненности местообитания. В левом нижнем углу расположены ерники, занимающие сухие участки со сравнительно глубоким уровнем мерзлоты, а в правом верхнем углу — ерники на влажных участках с высокой мерзлотой.

Если в первых двух плоскостях ординации ($X_1^1 X_2^1$ и $X_1^1 X_3^1$) точки не образуют каких-либо ясно выраженных скоплений (за исключением сред-



Ординация ерниковых сообществ.

Ерники: ● — зеленомошник (3, 3₁, 3₂, 3₃); ▲ — бруснично-лишайниковые (2, 2₁, 2₂, 2₃); ■ — морошково-сфагновые с багульником (5₁, 5₂, 5₃); ○ — кустарничково-зеленомошные с лишайниками (5^a, 26, 27, 4, 4₁); ⊙ — кустарничково-мохово-лишайниковые с *Rosa acicularis* (22, 22₁); △ — кустарничково-мохово-лишайниковые с морошкой (8, 4, 78^a, 8₁); □ — зеленомошные с багульником и кустарничками (5, 25, 28, 29, 78).

них частей на осях X_2^1 и X_3^1), то в данной плоскости (см. рисунок) можно выделить по меньшей мере три скопления: ерники 22, 3₁, 3₃; группа в средней части диагонали (78^a, 5, 78, 4₂, 2₂, 3, 4₁, 8, 5^a) с одинаковыми условиями среды; ерники 2, 2₁, 25 и 26 с достаточным увлажнением и покрытием растительностью 90—100%. Центральная группа из девяти точек (78^a, 5, 78, 4₂, 2₂, 3, 4₁, 8, 5^a) выделяется во всех плоскостях, однако на плоскости $X_1^1 X_2^1$ к ней примыкает пробная площадь 3₃, которая, по-видимому, занимает промежуточное положение между правой и центральной группой.

Ряд промежуточных описаний, вытянутость «роя» по диагонали (resp. по отдельным осям), а также отсутствие ясно выраженных скоплений точек в ординационном пространстве приводят к выводу, что среди ерников, подвергнутых анализу, нет четко разграниченных единиц.

Проведенный анализ позволяет утверждать, что изученные ерники образуют непрерывный ряд изменчивости по флористическому составу. Градиент состава ерниковых сообществ хорошо согласуется с комбинированным воздействием таких факторов среды, как глубина вечной мерзлоты и увлажненность местообитания.

ЛИТЕРАТУРА

- Норин Б. Н. О синузальном сложении растительного покрова лесотундры. — Бот. ж., 1965, т. 50, № 6.
Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, вып. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.

- Ashton P. S. Ecological studies in the mixed dipterocarp forests of Brunei State.—
Oxf. For. Mem., 1964, vol. 25.
Bray J. R., Curtis J. T. An ordination of upland forest communities of Louthern
Wisconsin.—Ecol. Monogr., 1957, vol. 27.
Larsen J. A. The vegetation of the Ennadai Lake area N.W.T.: Studies in subarctic
and arctic bioclimatology.—Там же, 1965, vol. 35.
Orłoci L. Geometric models in ecology. I the theory and application of some ordi-
nation methods.—The Journ. of Ecology, 1966, vol. 54, N 1.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

Н. И. АНДРЕЯШКИНА

О СООТНОШЕНИИ ВЕСА ЗЕЛЕННЫХ И ОПАВШИХ ЛИСТЬЕВ
ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ОПАДА У НЕКОТОРЫХ
ГИПОАРКТИЧЕСКИХ КУСТАРНИКОВ И КУСТАРНИЧКОВ

При изучении динамики органического вещества необходимо знать величину листового опада. В условиях тундры уловители опада в виде сит не применимы для кустарничков из-за малого размера или стелющейся формы последних. Опад листьев можно вычислить, если определить соотношение сухого веса зеленых и опавших листьев и знать биомассу зеленых листьев в конце вегетации, а у вечнозеленых, кроме того, — какая часть зеленых листьев в среднем за год отмирает.

Литературные сведения о соотношении веса зеленых и опавших листьев разноречивы. Некоторые авторы принимают биомассу зеленых листьев в конце вегетации равной биомассе опавших («Программа и методика биогеоценологических исследований», 1966; Молчанов, Смирнов, 1967). По данным других (Bray, Gorham, 1964), опавшие листья весят намного меньше зеленых. В литературе изложены результаты исследований хвойных и лиственных пород умеренного и тропического поясов. Аналогичные сведения по кустарникам и кустарничкам лесотундры найти не удалось.

Цель наших исследований — выяснить, какова разница между весом зеленых листьев в конце вегетации и весом опавших у некоторых гипоарктических растений (*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*), произрастающих в Приобской лесотундре (станция «Харп» Уральского научного центра АН СССР).

Сравнение среднего веса листьев, собранных с мохового покрова, со средним весом зеленых листьев приводит к ошибочным результатам: вес опада сильно завышается, так как отбирают листья больших размеров, а мелкие теряются.

Искомое соотношение можно выяснить, сравнивая средний вес одноразмерных зеленых и опавших листьев или средний вес дисков, высеченных из одноразмерных же зеленых и опавших листьев. При первом методе учитывается вес листа, усредняющий и толщину, и ширину при заданной длине. Метод дисков усредняет только толщину, при его использовании приходится отбирать относительно крупные листья, для того чтобы в них вписывался диск. Для игловатых листьев этот метод совсем не применим.

При использовании первой методики сделаны следующие допущения:

1. Длина высушенного зеленого листа непосредственно перед опадом равна длине того же листа после опада.

2. Все отмершие листья входят в состав опада. На самом деле часть их остается на побегах в виде ветоши, однако это справедливо в основном для стелющихся форм. Так как эти листья лежат на подстилке, они разлагаются, поэтому их тоже следует относить к опад.

Таблица 1
Соотношение веса одноразмерных зеленых и опавших листьев (1970 г.)

Березка				Голубика				Брусника			
l^*	P_z	P_o	d	l	P_z	P_o	d	l	P_z	P_o	d
8—9,9	5,0	4,18	-16,40	4—5,9	0,95	0,82	-13,68	4—5,9	2,38	2,20	-7,56
10—11,9	7,19	5,74	-20,17	6—7,9	1,69	1,32	-21,89	6—7,9	4,24	4,15	-2,12
12—13,9	9,48	7,33	-22,68	8—9,9	2,66	2,19	-17,67	8—9,9	7,04	6,53	-7,24
—	—	—	—	10—11,9	3,75	2,94	-21,60	10—11,9	9,38	8,87	-5,44

* l — длина листа, мм; P_z — средний вес зеленого листа, мг; P_o — средний вес опавшего листа, мг; d — разница в весе листьев, % к весу зеленого листа.

Таблица 2
Соотношение вида дисков, высеченных из зеленых и опавших листьев (1970 г.)

Растение	n	Вес дисков, мг		d^*	t
		зеленых	бурых		
Березка	100	$1,69 \pm 0,051$	$1,51 \pm 0,057$	-10,65	2,37
Голубика	100	$1,58 \pm 0,033$	$1,37 \pm 0,041$	-13,29	3,96
Брусника	300	$3,18 \pm 0,027$	$3,07 \pm 0,023$	-3,46	3,05

* d — потеря в весе, % к весу зеленых дисков; t — критерий Стьюдента.

В 1968 г. в конце вегетационного периода (первая половина августа) были собраны зеленые листья, а осенью (10 сентября) — желто-бурые листья при отряхивании побегов. Листья брусники, отнесенные к отмершим, были бурыми, с маленькими зелеными пятнышками и опадающими при затрагивании. Те и другие после высушивания разнесли по вариантам с классовым интервалом 2 мм. Листья, разнесенные по вариантам, взвешивали в абсолютно сухом состоянии и после просчета определяли средний вес в пределах того или иного классового промежутка. Потеря веса листа во всех случаях была незначительной и нечеткой. Вероятнее всего, собранные желто-бурые листья не были готовы к опадению.

В 1970 г. у летнезеленых растений для сравнения брали зеленые листья в конце вегетационного периода и бурые листья, собранные с поверхности мха. У брусники в качестве отмерших листьев были взяты полностью почерневшие с блестящей поверхностью листья. В период сбора опада осадков не было, т. е. вымывание веществ и элементов из листьев исключено. Подобрали по 100 зеленых и опавших листьев березки со средней длиной листа 9, 11, 13 мм, голубики и брусники — 5, 7, 9, 11 мм. Определили средний вес листа в каждой размерной группе (табл. 1).

Потеря веса опавших листьев березки и голубики составила в среднем 20% от веса зеленого листа, потеря отмершего (черного) листа брусники — до 7%.

Метод дисков применялся к листьям длиной 9—13 мм, собранным в 1970 г. Диаметр высечек у листьев березки и голубики 5,5 мм, у брусники 5,0 мм. Соотношение веса зеленых и бурых (черных) дисков дано в табл. 2. Если исходить из последних данных, то у березки опавшие листья по сравнению с зелеными весят на 10,7% меньше, у голубики — на 13,3%; черные листья брусники потеряли 3,5% от веса зеленых.

Различия в потере сухого веса, обнаруженные двумя методами, мо-

жно объяснить лишь следующим. Опавшие листья березки и голубики слегка подсохли, в зеленом состоянии размеры их были несколько больше. Подсохшие листья сморщились, поэтому площадь диска из опавшего листа не соответствует площади зеленого диска. Естественно, убыль в весе и получилась заниженной в сравнении с первым методом.

Опад листьев в тундровых сообществах можно определить, если знать биомассу зеленых листьев в конце вегетации (а у вечнозеленых кустарничков — какая часть листьев в среднем за год отмирает) и соотношение веса зеленых и опавших (отмерших) листьев. Последнее может быть определено как путем сравнения веса одноразмерных зеленых и опавших листьев, так и методом дисков. Однако второй метод менее надежен, так как высечки приходится делать из листьев с разной влажностью.

Сравнение среднего веса одноразмерных зеленых и опавших листьев дало уменьшение веса опавших листьев летнезеленых растений по сравнению с зелеными в среднем на 20%, а листья брусники при почернении потеряли до 7% в весе. Эти цифры, вероятно, будут колебаться по годам в связи с разными климатическими условиями. Отмеченная нами потеря в весе при опадении листа близка к потере в умеренной зоне.

ЛИТЕРАТУРА

- Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М., «Наука», 1967.
Программа и методика биогеоэкологических исследований. М., «Наука», 1966.
Bray J. R., Gorham E. Litter production in forests of the world.—Advances in Ecological Research, vol. 2, Ed. J. B. Gragg. L.—N. Y., 1964.

Н. И. АНДРЕЯШКИНА

ОПАД ЛИСТЬЕВ У *VACCINIUM VITIS-IDAEA* И *LEDUM PALUSTRE*
VAR. *DECUMBENS* В УСЛОВИЯХ ЛЕСОТУНДРЫ ЗАУРАЛЬЯ

В статье излагаются результаты определения опада листьев у *Vaccinium vitis-idaea* и *Ledum palustre* var. *decumbens*, произрастающих на территории стационара «Харп» в кустарничковой (с *Betula nana*) моховой пятнистой тундре.

Участок расположен на склоне моренной гряды, сильно обдуваемом ветром, с общим уклоном 3—5°, высота 118 м над ур. м. Пятна грунта с мелкой щебенкой разбросаны по участку равномерно и занимают 28,6% поверхности. Между пятнами хорошо развита мохово-лишайниковая дернина с кустарничками, кустарничками и травянистыми растениями.

Исследуемые нами вечнозеленые растения составляют значительную часть общей надземной фитомассы¹. Данные приводятся на единицу площади участка, покрытой растительностью. Вычисление опада листьев проведено тремя методами: а) по динамике биомассы листьев; б) путем подсчета числа листьев в поле; в) путем подсчета числа листьев и числа листовых рубцов на годовых приростах растений.

Для выявления динамики биомассы листьев проделано следующее:

1. Изучена структура надземной биомассы растений в каждый конкретный момент времени (под структурой биомассы подразумевается весовое соотношение различных частей растений.) За 100% принята масса побегов прошлых лет, а массу побегов текущего года выразили как надбавку к 100%. При такой форме расчета относительные величины структурных частей биомассы сравнимы во времени.

2. Для всех моментов исследований определена масса побегов прошлых лет.

3. Для каждого вида вычислена средневзвешенная биомасса побегов прошлых лет (по данным 1968—1970 гг.).

4. Путем перемножения средней арифметической на процент той или иной части надземной биомассы получены величины биомасс структурных элементов растений (в том числе листьев текущего года и прошлых лет) в каждый период работы в поле. Последние использовали при расчете опада листьев.

Пусть в первый год работы (в августе) биомасса листьев прошлых лет была равна A г на 1 м^2 , текущего года B г. На следующий год (в августе), если нет опада, биомасса всех листьев (уже прошлых лет) должна составить $(A+B)$ граммов. Но ее величина никогда не достигает $(A+B)$. Очевидно, причиной этого является опад. Тогда опад листьев можно вычислять как разность $(A+B)-C$, где $(A+B)$ — биомасса всех листьев (текущего года

Таблица I

Определение опада листьев у брусники и багульника по динамике их биомассы в августе (вес в абсолютно сухом состоянии, г/м²)

Год	Биомасса листьев			Опад листьев			
	текущего года	прошлых лет	всех лет	1967—1968 гг.	1968—1969 гг.	1969—1970 гг.	1967—1970 (в среднем за год)
Брусника							
1967	18,0	30,64	48,64	16,60			
1968	4,97	32,04	37,01		8,27		
1969	7,41	28,74	36,15			8,19	
1970	3,91	27,96	31,87				11,02
Багульник							
1967	12,13	9,90	22,03	10,09			
1968	9,74	11,94	21,68		10,90		
1969	7,43	10,78	18,21			7,80	
1970	4,55	10,41	14,96				9,60

и прошлых лет), определенная в предыдущий период, C — биомасса листьев прошлых лет, определенная в последующий год.

Для примера возьмем бруснику, используя данные за 1967—1970 гг. (табл. I). В августе 1967 г. биомасса листьев текущего года (приблизительно) была равна 18 г/м^2 , живых листьев прошлых лет — $30,64 \text{ г/м}^2$, т. е. биомасса всех листьев равнялась: $18,0+30,64=48,64 \text{ г/м}^2$. От этой биомассы к августу 1968 г. осталось всего $32,04 \text{ г/м}^2$, т. е. с августа 1967 г. по август 1968 г. на 1 м^2 опало $16,60 \text{ г}$ листьев.

Наличие сравнительно постоянной биомассы листьев прошлых лет в августе у вечнозеленых растений (см. табл. I) позволяет сделать вывод о том, что ежегодно в среднем опадает столько же листьев, сколько вырастает новых. Чтобы экспериментально проверить утверждение о равенстве количества опавших и вновь выросших листьев, в августе 1967 г. было заэтикетировано 59 ветвей брусники, и подсчет числа листьев проводился до 1970 г. За трехлетний период на 59 ветвях брусники приросло 728 листьев, опало 791. Как видно, наблюдаемые результаты согласуются с предположением о среднем ежегодном равенстве количества опавших и вновь выросших листьев.

Если это так, то массу опавших листьев можно определить, зная, какая часть их ежегодно в среднем опадает. Последнее может быть выяснено как подсчетом числа листьев на живом растении (в поле), так и подсчетом числа листьев и листовых рубцов на годовых приростах растений.

Подсчет числа листьев брусники в поле дал возможность определить частоту (индекс) опада по соотношению числа опавших за год (от августа предыдущего до августа последующего года) к исходному числу листьев (количество листьев предыдущего года). Частота опада листьев в среднем за год оказалась равной $0,3028$.

Пусть B_L — биомасса всех листьев (текущего года и прошлых лет) на единице площади. Принимая средний вес листа за единицу веса ($k=1$), получим $B_L=k \cdot n_L$, где n_L — число листьев на единице площади.

Тогда опад листьев брусники будет равен:

$$B_L \cdot 0,3028 = 35,74 \cdot 0,3028 = 10,82 \text{ г/м}^2,$$

где B_L — биомасса листьев, усредненная по наблюдениям 1968—1970 гг.

Чтобы определить частоту опада путем подсчета числа листьев и числа листовых рубцов на годовых приростах растений, в августе 1970 г. были

¹ Н. И. Андреяшкина. К методике определения надземной массы кустарничков и кустарничков лесотундры. «Экология», 1971, № 2.

Таблица 2

Частота опада листьев брусники и багульника у приростов разных лет

Показатель	1970 г.	1969 г.	1968 г.	1967 г.	1966 г.	1965 г.
Брусника						
Число годовых приростов	56	106	100	67	24	4
Сумма частот опада	0	11,494	36,851	38,143	22,433	4
Средняя частота опада ($P_{\text{ср}}$)	0	0,108	0,369	0,569	0,935	1
Багульник						
Число годовых приростов	—	—	30	30	30	30
Средняя частота опада	—	—	0	0,129	0,949	1,0

выбраны из мха моноподially растущие ветви брусники с приростами 1970 г. и без таковых. Эти ветви выросли из пазушных почек в основании материнской оси растения, которая к данному моменту отмерла и почти вся отпала; или они были продолжением подземного корневища, т. е. отобранные нами ветви представляли один из малых циклов развития брусники².

Исследования показали (табл. 2), что количества ветвей брусники с приростами последнего года и без них приблизительно равны. Поэтому было взято примерно одинаковое число тех и других (всего 106 ветвей разного возраста, от 3 до 6 лет) для подсчета числа листьев и числа листовых рубцов, оставшихся от опавших листьев, дифференцировано по годовым приростам (побегам), предшествовавшим вегетации 1970 г. При этом не учитывались очень маленькие пленчатые листочки, прижатые к оси основания годового побега, после опада которых остаются слегка выпуклые рубцы, а также рубцы от почечных чешуй, которые в отличие от листовых рубцов заметно шире и короче.

Для каждой ветви в отдельности в приростах 1965—1970 гг. были вычислены частоты опада

$$P = \frac{n_1}{n_2},$$

где n_1 — число опавших листьев (число рубцов), n_2 — исходное число листьев (сумма чисел неопавших листьев и листовых рубцов). В год отсутствия листьев, но наличия листовых рубцов на годовых приростах частота опада, очевидно, равна единице.

Частоты опада у приростов одного и того же года всех исследованных ветвей складывались. Разделив полученную сумму на число приростов,

Таблица 3
Распределение листьев брусники и багульника по продолжительности жизни

Растение	Частоты в зависимости от продолжительности жизни, лет				
	1	2	3	4	5
Брусника . . .	0,108	0,261	0,200	0,366	0,065
Багульник . .	0,129	0,820	0,051	—	—

определяли среднюю частоту опада ($P_{\text{ср}}$) для приростов 1965—1970 гг. Нетрудно заметить, что ряд $P_{\text{ср}}$ (см. табл. 2) представляет собой ряд накопленных частот распределения листьев брусники по продолжительности жизни (табл. 3). По этому ряду путем вычисления разностей смежных чисел вос-

становили само распределение. Аналогичная работа проведена по багульнику 5 сентября 1968 г. Было взято 30 моноподially растущих ветвей багульника (см. табл. 2 и 3).

Попробуем теперь ответить на вопрос: какая часть листьев опадает в течение текущего года? Допустим, первый прирост (вегетативный побег) появился в 1965 г. Ход опада листьев брусники можно представить матрицей M_1 :

	1965	1966	1967	1968	1969	1970	$\Sigma_{\text{стр}}$
M_1	0,000a 0,108a 0,261a 0,200a 0,366a 0,065a	0,000a 0,108a 0,261a 0,200a 0,366a 0,366a	0,000a 0,108a 0,108a 0,108a 0,108a 0,200a	0,000a 0,000a 0,000a 0,108a 0,108a 0,261a	0,000a 0,000a 0,000a 0,108a 0,108a 0,108a	0,000a 0,000a 0,000a 0,000a 0,000a 0,000a	1965 1966 1967 1968 1969 1970 1,000a
S	1,000a	0,935a	0,569a	0,369a	0,108a	0,000a	

Элементы матрицы есть произведение $l \cdot a$, где l — средняя частота в распределении листьев по продолжительности жизни за соответствующий год (см. табл. 3), a — средний годовой прирост. Столбцы и строки матрицы снабжены указателями годов. Сумма элементов столбца равна количеству опавших листьев приростов к августу 1970 г. Обозначим их буквой S (по годам соответственно S_{1965} , S_{1966}). Эти суммы приводятся в строчке под матрицей. Сумма элементов строки 1970 г. ($\Sigma_{\text{стр}}$) равна количеству листьев, опавших за этот год.

Как видно из данных матрицы, к августу 1970 г. приросло a листьев и в течение этого года опало тоже a листьев, т. е. выполнено вышеуказанное равенство.

Количество всех листьев, оставшихся на годовых приростах к августу 1970 г. (N), очевидно, может быть найдено из равенства:

$$N = (a - S_{1965}) + (a - S_{1966}) + \dots + (a - S_{1970}).$$

Так как $S_{1965} = a$ и $S_{1970} = 0$, получим

$$N = 5a - S_{1966} - S_{1967} - S_{1968} - S_{1969}.$$

Подставляя вместо S их значения из строки под матрицей, найдем, что

$$N = 5a - 0,935a - 0,569a - 0,369a - 0,108a = 3,019a.$$

Таким образом, на исследованных побегах средний возраст листьев был примерно равен трем годам.

Посмотрим матрицу опада листьев багульника:

	1965	1966	1967	1968	$\Sigma_{\text{стр}}$
M	0,000a 0,129a 0,820a 0,051a	0,000a 0,129a 0,129a 0,820a	0,000a 0,000a 0,129a 0,129a	0,000a 0,000a 0,000a 0,000a	1965 1966 1967 1968 1,000a
S	1,000a	0,949a	0,129a	0,000a	

Аналогично вычислили количество всех листьев багульника, оставшихся на годовых приростах ветвей к сентябрю 1968 г.: $N = 1,922a$.

Так как количество листьев всех возрастов, выросших, а также опавших за один год, равно $1a$, то средняя частота опада листьев брусники (от количества листьев, определенного 20 августа 1970 г.) будет равна $1a/3,019a (P')$. Частота опада листьев багульника (от количества листьев, определенного 5 сентября 1968 г.) будет равна $1a/1,922a (P'')$.

² А. К. Авдошенко. Биология северных брусничных. «Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена», 1949, т. 82.

Таблица 4
Результаты определения опада листьев
у вечнозеленых растений, полученные тремя
независимыми способами, г/м²

Растение	Подсчет числа листьев в поле	Подсчет числа листьев и листовых руб- цов на годич- ных приростах растений	По дина- мике биомассы листьев
Брусника	10,82	10,56	11,02
Багульник	—	11,27	9,60

Примечание. Потеря веса листьев при опаде не учтена.

где B_L — биомасса всех живых листьев в августе 1970 г.
Опад листьев багульника

$$O_L = B_L \cdot P' = 21,68 \cdot 0,5203 = 11,27 \text{ г/м}^2,$$

где B_L — биомасса всех живых листьев в августе 1968 г.

Сравнение результатов определения опада у вечнозеленых растений, полученных тремя независимыми методами, показало, что средние величины опада довольно близки (табл. 4). Это говорит об их близости к истинным величинам. Определение опада листьев подсчетом их числа в поле и по динамике биомассы требует не менее двух вегетационных периодов, а подсчетом числа листьев и числа листовых рубцов на годичных приростах растений может быть проведено в течение одного вегетационного периода. Полученные этим способом результаты ближе к многолетнему среднему опаду, так как ход опада листьев учитывается сразу за несколько лет.

Следовательно, изложенные три метода определения опада листьев у вечнозеленых растений дополняют друг друга.

Пусть B_L — биомасса всех живых листьев на единице площади. Приняв средний вес листа за единицу веса, получим $B_L = n_L$, где n_L — число листьев на единице площади.

Тогда опад листьев у брусники составит:

$$\begin{aligned} O_L &= B_L \cdot P' = \\ &= 31,87 \cdot 0,3312 = \\ &= 10,56 \text{ г/м}^2, \end{aligned}$$

Н. И. АНДРЕЯШКИНА

РАЗЛОЖЕНИЕ И НАКОПЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В ЛЕСОТУНДРЕ ЗАУРАЛЬЯ

Накопление и разложение растительных остатков — необходимое звено биологического круговорота веществ. Характер и скорость разложения отмерших частей растений зависят от многих факторов. При этом в разных условиях среды тот или иной фактор становится лимитирующим. Так, например, одним из главных условий разложения органических остатков в засушливых районах является влажность (Семенова-Тянь-Шанская, 1965; Madge, 1969). В переувлажненном теплом климате для микробиологической активности в подстилке более важна температура, чем влага (Witcamp, 1963; Witcamp, Olson, 1963). Иногда влага и температура в меньшей степени важны при разложении подстилки, чем свойства самой почвы (Maldague, 1967; Witcamp, Drift, 1961).

Разложение опавших листьев протекает наиболее быстро по сравнению с разложением остатков древесной растительности (сучья, пни, стволы). Кроме того, листья разных растений в связи с их физическими и химическими свойствами также разрушаются с разными скоростями (Шумаков, 1941; Утенкова, 1959; Broadfoot, Pierre, 1939; Shanks, Olson, 1961; Witcamp, 1966).

Наглядное представление о скорости разложения листьев можно получить на основании изменения их сухой массы в условиях, близких к природным. Для этой цели листья помещаются в сетчатые мешочки (капроновые, нейлоновые, проволочные, стеклянные), которые укладываются на поверхности почвы. Этот метод (litter-bag method) широко используется исследователями при изучении скорости разложения растительных остатков (Attiwill, 1968). Результат разложения тесно связан с размером ячеек мешочка, что подчеркивает важную роль почвенных беспозвоночных в данном процессе.

Использован этот метод и в нашей работе при выявлении потери веса опадающих листьев кустарников и кустарничков, произрастающих в кустарничковой (с *Betula nana* L.) моховой пятнистой и ерниковой (с кустарничками) моховой мелкопочечной тундрах на территории стационара «Харп» Уральского научного центра АН СССР.

Участок пятнистой тундры расположен на склоне холма, сильно обдуваемом ветром, уклон 3—5°, высота 118 м над ур. м. Мохово-лишайниковая дернина с кустарниками, кустарничками и травянистыми растениями занимает 71,4% поверхности. Почвенный покров задерживающих участков представлен тундровой торфянистой слабоподзоленной слабо развитой супесчаной почвой.

Участок мелкопочечной тундры расположен на ровной площадке, полого опускающейся к озеру. Высота 109 м над ур. м. Почва тундровая торфяная поверхностно-глеевая тяжелосуглинистая. Почвы на обоих участках характеризуются высокой кислотностью (рН ≈ 4).

Таблица 1

Потеря веса листьев в течение двух лет после опада в пятнистой и мелкокошкарной тундрах (абсолютно сухой вес)

Растение	31 августа 1967 г.	14 июня 1968 г.		31 августа 1968 г.		21 августа 1969 г.	
	Вес, г	Вес, г	% потери веса от первоначальной навески	Вес, г	% потери веса от первоначальной навески	Вес, г	% потери веса от первоначальной навески
Пятнистая тундра							
Березка . . .	9,02	7,62	15,5	7,15	20,7	6,48	28,2
Брусника . . .	11,88	9,75	17,9	9,37	21,1	7,70	35,2
Багульник . .	17,22	15,48	10,1	14,50	15,8	11,89	31,0
Мелкокошкарная тундра							
Березка . . .	8,23	6,76	17,9	6,09	26,0	5,31	35,5
Брусника . . .	7,58	5,53	27,0	5,04	33,5	4,01	47,1
Багульник . .	7,10	6,20	12,7	5,39	24,1	4,79	32,5

Собирали побуревшие листья непосредственно с растений отряхиванием. Листья растений (карликовой березки, голубики, брусники, багульника) в состоянии естественной влажности помещали в капроновые мешочки 10×15 см с размером ячеек около 1 мм. Мешочки были уложены в зеленый мох 31 августа 1967 г. Исходные навески свежего материала и убыль в весе в течение двух последующих лет пересчитаны на абсолютно сухой вес (табл. 1). Потеря в весе сухой массы листьев за первый год (31 августа 1967 г. — 31 августа 1968 г.) составила 16—34% от начального веса. Больше всего вещества убыло с 31 августа 1967 г. по 14 июня 1968 г. (10—27% от исходной навески). Эта потеря в основном носит немикробиологический характер и связана с промыванием листьев осенними дождями и весенними снеговыми водами (Кравков, 1908; Witcamp, Olson, 1963). К концу первого года после опада листья только побурели, форма же их сохранилась.

Как и следовало ожидать, потеря веса листьев в первый год после опада самая большая. Уже в течение второго года потеря веса от навесок августа 1968 г. составила 8—15%, а к концу года целлюлозный скелет листьев начал разрушаться; погрызы листьев свидетельствуют о проникновении в мешочки почвенно-подстильных животных. Потеря веса плотных листьев брусники во всех случаях оказалась большей по сравнению с потерей веса листьев остальных видов. В целом за два года в условиях лесотундры опадающие листья растений, помещенные в капроновые мешочки с размером ячеек до 1 мм, потеряли от 30 до 47% в весе.

По литературным данным можно судить, что органические остатки разных растений в разных местообитаниях умеренных широт разлагаются с различными скоростями, но нередко близкими к тем, которые обнаруживаются в лесотундре (Самойлова, 1962; Степанова, 1970). Скорость разложения листьев изучаемых нами кустарников и кустарничков в умеренной зоне (как и в тундре) ранее не исследовалась, поэтому вряд ли сейчас можно сказать, где быстрее разлагаются листья.

Потеря сухого веса листьев, полученная нами в условиях лесотундры, возможно, занижена. Во-первых, листья были заложены в мешочки в чистом состоянии, т. е. без примеси с другими листьями. Известно же, что смешение опавших листьев разных растений повышает скорость разложения (Словиковский, 1958). Во-вторых, сами мешочки ограничивают вход беспозвоночных, поэтому скорость разложения растительного материала

в мешочках должна быть ниже скорости, полученной на природном отмершем материале в поле (Wiegert, Evans, 1964).

В результате того, что опад, поступивший на поверхность почвы (мха), в течение года в условиях лесотундры полностью не разлагается, в подстилке имеются органические остатки за ряд лет. Запасы растительных остатков определены в ерниковой (с кустарничками) моховой мелкокошкарной тундре и на осоково-вейниковом заболоченном лугу.

Участок луга занимает плоское понижение в 200 м от небольшого озера. Высота его 102 м над ур. м. Почвенный покров представлен аллювиальной торфянистой болотной среднесуглинистой почвой. Участок избыточно влажный, даже в теплый сухой период времени года вода (рН которой ≈ 5) стоит на глубине 10 см.

На осоково-вейниковом лугу запасы растительных остатков (также и годичный прирост растений) определены на восьми площадках размером 50×50 см.

В мелкокошкарной тундре с целью определения запасов остатков кустарников и кустарничков были заложены площадки размером 100×100 см (1969 г.) и 100×125 см (1970 г.), которые делились на квадраты 25×25 см. С 35 квадратов размером 25×25 см срезаны ветви березки, голубики, брусники (на уровне бурой части мха) и вырезан весь слой мха (зеленая + бурая части) со всем содержимым. Из влажного мха были выбраны листья и их фрагменты, которые хотя бы частично сохранили целлюлозный скелет, также был выбран веточный опад. Отдельно учтена масса опавших листьев брусники и в сумме — листьев березки и голубики. Веточный опад взвешивался по каждому виду в отдельности.

Отношение массы веточного опада к фитомассе безлистных ветвей у брусники оказалось равным 1:2,6—2,9, у голубики — 1:3,9—6,9. Отношение массы опавших листьев к массе зеленых у березки и голубики близко к трем, у брусники несколько больше единицы.

Сравнивать массу неопавших надземных частей растений с массой опавших частей можно в том случае, если между ними существует тесная связь. Связь будет тесной, если большая часть опада остается на площадках, и менее тесной, если опад разносится ветром. Следовательно, необходимо определить величину корреляции между массами опавших и неопавших частей. Априорно здесь можно ожидать как линейную, так и нелинейную зависимость. Оказалось, что большая часть зависимостей нелинейна, поэтому для измерения тесноты связи был применен не пирсоновский коэффициент корреляции, а корреляционное отношение η .

Квадрат корреляционного отношения η^2 в дисперсионном анализе называется показателем силы влияния. Поэтому можно провести дисперсионный анализ полученных результатов, принимая за фактор массу неопавших частей растений, за результативный признак — массу опавших частей (табл. 2).

Проанализированы по всем 35 квадратам следующие влияния: фитомассы безлистных ветвей на массу опавших веточек и массы зеленых листьев на массу опавших листьев. Факторы по интенсивности были разбиты на 4—5 градаций. Группы имели численность от 3 до 20.

Показатель силы влияния $\eta_x^2 = \frac{C_x}{C_x + C_z}$ (где C_x — взвешенная сумма квадратов отклонений частных (внутригрупповых) средних от общей средней, соответствующая факториальному влиянию; C_z — сумма внутригрупповых квадратов отклонений от частных средних, соответствующая влиянию случайных, неорганизованных в данном комплексе факторов) рассчитан по алгоритмам, приведенным Н. А. Плохинским (1970). Показатель силы

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа влияния массы зеленых листьев на массу опавших листьев и массы безлистных ветвей на массу опавших веточек

Влияние	η	$\eta^2 \pm m_{\eta^2}$	Доверительные границы η^2 при $P=0,95$
Летнезеленые растения			
Массы зеленых листьев на массу опавших листьев (березка+голубика)	0,864	$0,746 \pm 0,034$	$0,664 \div 0,828$
Массы безлистных ветвей на массу опавших веточек	0,298	$0,089 \pm 0,055$	—
березка	0,845	$0,711 \pm 0,028$	$0,630 \div 0,792$
голубика			
Брусника			
Массы зеленых листьев на массу опавших листьев	0,909	$0,826 \pm 0,017$	$0,770 \div 0,882$
Массы безлистных ветвей на массу опавших веточек	0,943	$0,889 \pm 0,019$	$0,841 \div 0,937$

влияния случайных факторов $\eta^2 = 1 - \eta_x^2$. Доверительные границы η_x^2 рассчитаны перемножением двух величин: $m_{\eta^2} \cdot F_{0,95}$, где m_{η^2} — ошибка показателя силы влияния, $F_{0,95}$ — стандартное значение критерия Фишера при 95% уровне значимости.

В случае недостоверных влияний доверительные границы η^2 , естественно, теряют смысл.

Исследуемые связи оказались положительными и очень тесными, а прямолинейными только в одном случае (между фитомассой безлистных ветвей и массой опавших веточек у голубики).

Влияние случайных факторов на массу опавших листьев летнезеленых растений не превысило 34%, брусники — 23%, на веточный опад голубики и брусники также невелико (16—38%).

Недостоверно только влияние массы безлистных ветвей на массу опавших веточек у карликовой березки, что, по-видимому, связано с тем, что веточки березки долго не опадают, и величина площадки (25×25 см) для нее оказалась мала.

Таким образом, корреляционная связь между массой неопавших и опавших частей растений оказалась в большинстве случаев очень тесной ($\eta = 0,845—0,943$).

Выявленное соотношение масс на площадке 25×25 см (считаем, что оно сохраняется на всей площади участка) было использовано для расчета средней скорости разложения листьев и запаса отмерших растительных остатков на квадратный метр площади мелкоочкаровой тундры.

Масса отмерших листьев (в подстилке) в мелкоочкаровой тундре составила около 104 г/м^2 , масса веточного опада — около 125 г/м^2 .

Для определения средней годовой скорости разложения листьев гипарктических растений взяли отношение $\frac{L}{L+A}$, где L — ежегодный опад листьев, г/м^2 ; A — масса отмерших листьев (в подстилке), г/м^2 (Jeppu и др., 1949).

Тогда потеря веса листьев летнезеленых растений в среднем за год достигнет 26% ($\frac{28,4}{79,7+28,4}$), листьев брусники (необходимо учесть, что в течение года опадает только часть листьев) — до 18% ($\frac{5,4}{24,6+5,4}$).

Отсюда следует, что опавшие листья в условиях лесотундры сохраняются (до момента превращения их в порошистую массу) в течение 5—6 лет.

Это же отношение использовали для расчета средней годовой скорости разложения травянистых растений на осоково-вейниковом лугу. В данном случае L будет соответствовать биомассе зеленых растений, A — массе растительных остатков (ветошь+подстилка). В результате расчета получили, что в среднем за год разлагается около 34% ($\frac{355,5}{684,6+355,5}$) органических остатков травянистых растений, т. е. скорость разложения травянистых растений на осоково-вейниковом лугу несколько выше скорости разложения листьев в мелкоочкаровой тундре.

Для сравнения полученных результатов с данными других авторов взято отношение количества ежегодного опада (только листьев) к количеству растительных остатков (опавшие листья+веточный опад, но без учета мхов). В мелкоочкаровой тундре оно будет равно 1 : 6. Подобное отношение отмечено для соснового леса Среднего Приобья и Южного Урала, для дубравы солонцевой в южной лесостепи, для ельника-черничника Мурманской области (Абатуров, 1961; Игнатъева, 1968; Мананов, 1962; Минна, 1954).

На осоково-вейниковом лугу в условиях лесотундры отношение массы зеленых травянистых растений к массе растительных остатков (ветошь+подстилка) было равно 1 : 2. Подобное отношение наблюдалось в конце мая — начале июня на мелкозлаково-разнотравном лугу в Ленинградской области (Игнатенко и др., 1969).

Следовательно, исходя из величины отношения ежегодного опада к подстилке, можно сказать, что в целом скорость разложения остатков кустарников, кустарничков и травянистых растений в условиях лесотундры Зауралья близка к скорости разложения растительного материала ряда сообществ средних географических широт.

Итак, при исследовании разложения органических остатков растений были использованы два метода: 1) отобранное количество опавших листьев помещалось в капроновые мешочки, которые укладывались в зеленый мох; 2) определялось отношение ежегодного опада к сумме запасов растительных остатков и ежегодного опада.

Сравнение результатов показало, что величины разложения, полученные по первому методу, у березки и голубики несколько занижены, так как в первые годы скорость разложения листьев обычно самая высокая, а в нашем определении она равнялась средней годовой скорости. По данным второго метода потеря веса листьев в среднем за год составила 18—26%.

Скорость разложения травянистых растений на осоково-вейниковом лугу определялась только вторым методом. В результате исследования получили, что в среднем за год разлагается около 34% органической массы травянистых растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Ю. Д. Влияние сосновых и березовых лесов на почвы Южного Урала. — Почвоведение, 1961, № 6.
Игнатенко И. В., Кириллова В. П., Макаревич В. И. Динамика накопления и разложения фитомассы мелкозлаково-разнотравного луга. — Проблемы ботаники, т. 2. М.—Л., «Наука», 1969.
Игнатъева Л. А. Динамика органического вещества и роль растительности в биологическом круговороте в некоторых типах леса Среднего Приобья. Автореф. дисс. Новосибирск, 1968.
Кравков С. П. Материалы к изучению процессов разложения растительных остатков в почве. СПб, 1908.
Мананов К. И. Характеристика растительного опада в некоторых лесных насаждениях Мурманской области. — Бот. ж., 1962, т. 47, № 8.

Мина В. Н. Взаимодействие между древесной растительностью и почвами в некоторых типах дубового леса южной лесостепи.— Труды Ин-та леса АН СССР, 1954, т. 15.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.

Самойлова Е. М. О влиянии липы на лесорастительные свойства почвы.— Почвоведение, 1962, № 3.

Семенова-Тянь-Шанская А. М. Накопление и разложение опада на остепненных лугах.— Проблемы современной ботаники, т. 1. М.—Л., «Наука», 1965.

Словиковский В. И. К вопросу о разложении и выщелачивании листьев древесных растений.— Докл. АН СССР, 1958, т. 119, № 6.

Степанов Н. Т. Результаты опытов по распаду древесины и хвой под влиянием грибов в подзоне южной тайги.— Материалы отчетной сессии Ин-та экологии растений и животных за 1968 г. Экология растений и геоботаника. Свердловск, 1970 (Урал. фил. АН СССР).

Утенкова А. П. Результаты изучения разложения опада в дубовом лесу.— Труды Воронежского гос. заповедника, 1959, вып. 8.

Шумаков В. С. Динамика разложения растительных остатков и взаимодействие продуктов их разложения с лесной подстилкой.— Труды ВНИИЛХ, 1941, т. 1, вып. 24.

Attiwill P. M. The loss of elements from decomposing litter.— Ecology, 1968, vol. 49, N 1.

Broadfoot W. M., Pierre W. H. Forest soil studies. 1. Relation of rate of decomposition of tree leaves to their acid—base balance and other chemical properties.— Soil Sci., 1939, vol. 48, N 4.

Jenny H., Gessel S. P., Bingham F. T. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions.— Там же, 1949, vol. 68, N 6.

Madge D. S. Litter disappearance in forest and savanna.— Pedobiologia, 1969, Bd. 9, N 4.

Maldague M. E. Vitesse de decomposition de différents types de litières forestières.— Graff O., Satchell J. E. (ed.): Progress in Soil Biology. Amsterdam, 1967.

Shanks R. E., Olson J. S. First-year breakdown of leaf litter in Southern Appalachian forests.— Sci., 1961, vol. 134, N 3473.

Wiegert R. G., Evans F. C. Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in Southeastern Michigan.— Ecology, 1964, vol. 45, N 1.

Witcamp M. Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and composition.— Там же, 1963, vol. 44, N 2.

Witcamp M. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration.— Там же, 1966, vol. 47, N 2.

Witcamp M., Drift J. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors.— Plant and Soil, 1961, vol. 15, N 4.

Witcamp M., Olson J. Breakdown of confined and nonconfined oak litter.— Oikos, 1963, v. 14, N 2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

М. Г. НИФОНТОВА, В. Г. КОРОЛЕВ

СУТОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АССИМИЛЯЦИИ УГЛЕКИСЛОТЫ У НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ЛЕСОТУНДРЫ ЗАУРАЛЬЯ

В настоящее время широко развернуты работы по систематическому изучению фотосинтеза и продуктивности растений разных ботанико-географических зон СССР. В этом отношении растения Арктики и Субарктики изучены еще недостаточно, несмотря на то, что исследование эколого-физиологических особенностей этих растений началось в конце прошлого века (Kjillman, 1884). Накоплены довольно многочисленные, но нередко отрывочные и противоречивые данные (Костычев и др., 1930; Дадыкин, Григорьева, 1951; Швецова, Вознесенский, 1970а; Muller, 1928; Ungerson, Scherdin, 1962, 1964, и др.), лишь намечающие отдельные общие закономерности ассимиляционной деятельности растений.

В данной статье приводятся результаты изучения суточной динамики потенциальной интенсивности фотосинтеза некоторых растений лесотундры. Кроме того, проведены предварительные исследования продуктов фотосинтеза и темновой фиксации углекислоты этими растениями в суточном цикле. Работа проводилась на территории стационара «Харп». Изучали следующие виды растений: *Betula nana* L. (береза карликовая) — бореальный вид, образует обширные ерниковые ассоциации на всей территории стационара и является доминантом почти всех типов кустарничковых тундр; *Arctous alpina* L. (арктоус альпийский) — арктоальпийский вид, занимает хорошо дренированные места на возвышенностях, образуя латки, изредка создает пятна среди кустарничковых тундр; *Vaccinium vitis-idaea* L. (брусника) — бореальный вид, занимает открытые пространства, доминант кустарничковых и кустарниковых тундр; *Vaccinium uliginosum* L. (голубика) — гипоарктический лесоболотный вид северного полушария, часто встречается в кочкарной и моховой тундрах, на болотах; *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup. (водяника гермафродитная) — гипоарктический и горный вид, распространен по щебнистым и лишайниковым тундрам, на торфяных болотах, доминирует среди моховых и кустарничковых тундр; *Ledum palustre* L. (багульник болотный) — гипоарктический евроазиатский вид, распространен на болотах по вечной мерзлоте, повсеместно по кочкарной тундре, изредка создавая целые заросли; *Salix lanata* L. (ива мохнатая) — арктоальпийский вид, образует заросли по берегам ручьев и озер; *Carex chordorrhiza* Ehrh. (осока струннокоренная) — циркумбореальный вид, обитает в болотах с пониженной мерзлотой, на сплавинах и мочажинах плоско-бугристых болот; *Carex rotundata* Wahl. (осока кругловатая) — циркумполярный болотный арктический вид, обычен на болотах, образует заросли; *Larix sibirica* Ledeb. (лиственница сибирская) — сибирский вид, основная образующая порода лиственных редколесий, одиночные экземпляры встречаются в крупнобугристой тундре; *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb) Schwaerg. — эврибореальный вид, встречается повсеместно в лесотундре и тундре, преобладает в кустарничковых тундрах и

Таблица I

Освещенность и температура воздуха в дни проведения экспериментов

Часы суток	15—16 июля 1969 г.		6—7 августа 1969 г.	
	Температура воздуха, °C	Освещенность, тыс. лк	Температура воздуха, °C	Освещенность, тыс. лк
7	16,5	21,2	6,1	5,0
11	26,3	54,8	13,2	35,8
15	25,0	46,1	14,8	22,4
19	20,0	23,2	9,2	12,9
23	14,2	2,1	4,8	0,1
3	10,0	3,6	5,0	1,0

на буграх среди болот; *Sphagnum balticum* (Russ.) C. Jens. — голарктический вид, широко распространен в кустарничковых тундрах, в ерниках-зеленомошниках и в зарослях ивняков по берегам ручьев и озер.

Эксперименты проводили в июле — августе 1969 г. Растения находились в стадии плодоношения и вторичной вегетации. Климатические условия характеризуются следующими показателями: среднемесячная температура воздуха в июле +14,8°С, в августе +8,4°С; относительная влажность воздуха соответственно составляла 73 и 65%; в июле было 19 ясных и 11 пасмурных дней, в августе — 5 и 26 (по данным метеостанции г. Салехарда). Данные освещенности и температуры воздуха в дни проведения экспериментов (15—16/VII и 6—7/VIII) представлены в табл. 1.

Определения потенциальной интенсивности фотосинтеза в суточных опытах проводили каждые 4 ч радиометрическим методом на срезанных листьях в специальной камере (Мокронос, 1964). Листья получали 10-минутную экспозицию в атмосфере $C^{14}O_2$ с удельной активностью 2,0 Мкюри. Концентрация CO_2 в камере 1%, общее содержание углекислоты не лимитировало фотосинтез во время экспозиции. Интенсивность фотосинтеза определяли по стандартным порошкам (Вознесенский и др., 1965). Одновременно измеряли температуру воздуха и освещенность (люксметром Ю-16) на уровне камеры. Повторность в каждом определении 12—6-кратная. Продукты фотосинтеза и темновой фиксации углекислоты растениями изучали по методикам, описанным ранее (Мокронос, 1964). При этом в замкнутую камеру объемом 75 мл вводился меченый по углероду-14 углекислый газ активностью 1700 мккюри/л CO_2 .

Характер изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза в течение суток представлен на рис. 1. В обоих опытах у всех видов растений наблюдается одновершинная, реже двухвершинная кривая суточной ассимиляции CO_2 . Дневной максимум интенсивности фотосинтеза приходится на 11—15 ч, минимум ночной ассимиляции углекислоты находится между 23 и 3 ч утра. Аналогичный характер суточной динамики наблюдался и другими авторами (Костычев и др., 1930). Однако имеются сведения и о двух- и многовершинных кривых изменения интенсивности фотосинтеза в течение суток (Ungerson, Scherдин, 1964). В наших исследованиях ровный ход фотосинтеза в течение суток четко следует изменениям температуры воздуха и освещенности (см. табл. 1, рис. 1). Дневные депрессии фотосинтеза (при насыщающих значениях углекислоты) связаны, по-видимому, либо с понижением влажности, либо с перенасыщением листьев продуктами фотосинтеза и нарушением оттока ассимилятов.

Потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Заполярья колеблется в пределах 22—193 мг CO_2 /г·час (Швецова, Вознесенский, 1970а). Полученные нами результаты (см. рис. 1) сопоставимы с этими величинами.

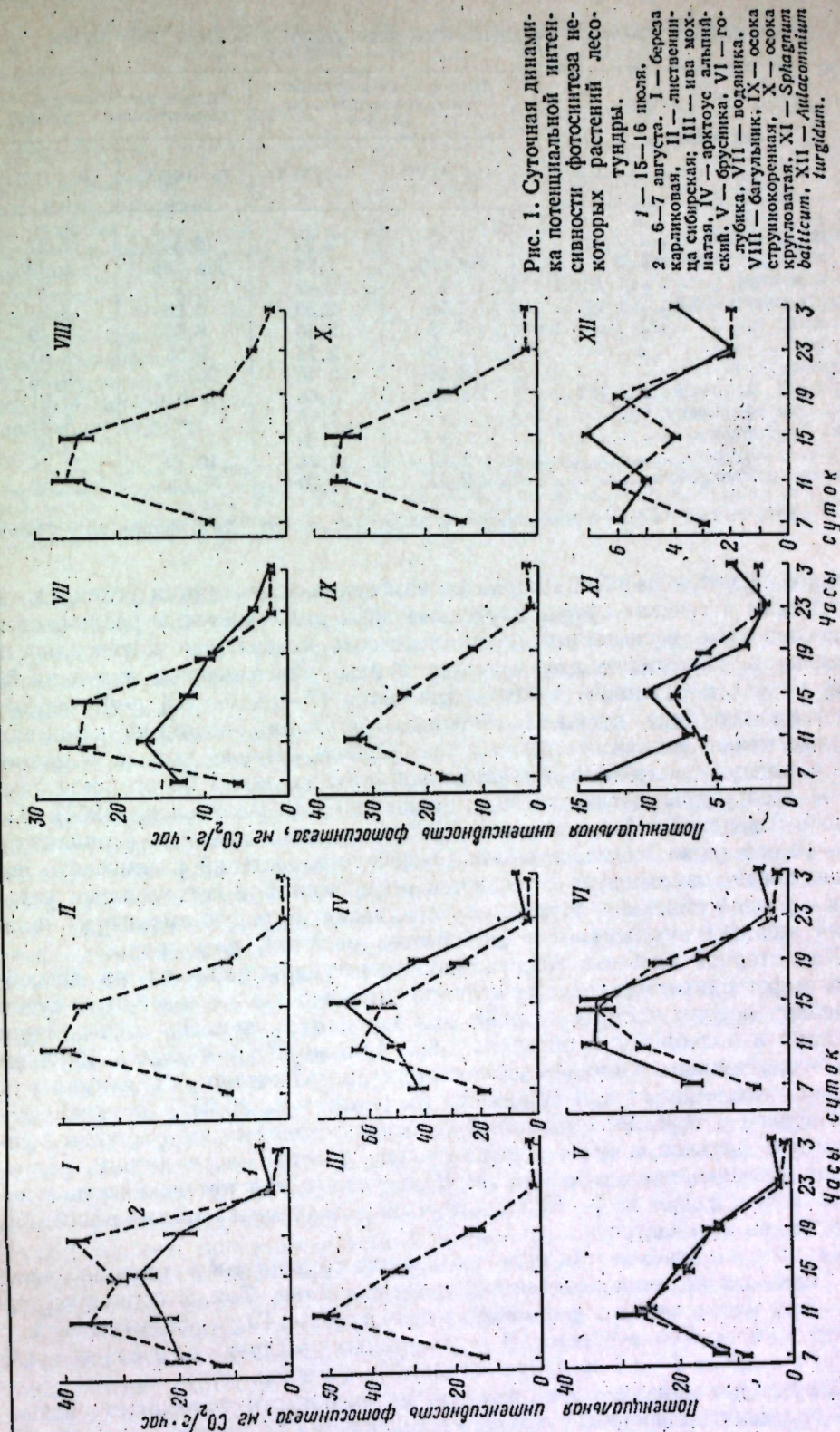


Таблица 2

Ассимиляция углекислоты растениями лесотундры в ночные часы суток

Вид растений	Потенциальная интенсивность фотосинтеза, мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$		Ночная интенсивность, % к максимальной дневной	
	15—16/VII	6—7/VIII	15—16/VII	6—7/VIII
Береза карликовая	1,67	2,52	12,58	7,24
Лиственница сибирская	Не опр.	1,94	Не опр.	5,30
Ива мохнатая	»	2,42	»	4,75
Арктоус альпийский	4,06	2,50	5,96	3,91
Брусника	2,38	2,10	8,63	7,40
Голубика	3,46	2,74	9,98	8,01
Водяника	3,48	2,40	20,98	9,58
Багульник болотный	Не опр.	3,66	Не опр.	13,91
Осока струннокоренная	»	1,46	»	4,24
Осока кругловатая	»	2,20	»	6,05
<i>Sphagnum balticum</i>	1,48	2,04	10,19	24,75
<i>Aulacomnium turgidum</i>	2,02	1,70	30,05	27,42

Примечание. Время определения интенсивности фотосинтеза — 23 ч, экспозиция — 10 мин.

Однако, несмотря на общий характер изменения ассимиляции углекислоты растениями в течение суток, изученные нами виды растений различаются интенсивностью ассимиляционных процессов: наибольшая интенсивность фотосинтеза характерна для арктоуса и ивы (максимальные значения 53 и 68 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$); наименьшая — для мхов (7—14 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$); береза, брусника, голубика, осоки, лиственница, багульник, водяника занимают промежуточное положение (25—38 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$). Наши данные о широкой амплитуде колебаний потенциальной интенсивности фотосинтеза растений лесотундры согласуются с данными О. В. Заленского (1954). По данным Швецовой и Вознесенского (1970б), значения видимого фотосинтеза в 2—10 раз ниже потенциального. Способности растений реализовать потенциальные возможности фотосинтеза проявляются в естественных условиях в разной степени и отчасти обуславливают широкую амплитуду колебаний величин интенсивности фотосинтеза растений лесотундры.

Характерной особенностью растений лесотундры является их способность к фотосинтетической ассимиляции углекислоты в ночные часы суток (в период летних полярных дней). Интенсивность «ночной» ассимиляции невелика и колеблется в пределах 1,64—4,06 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$ (табл. 2). При этом интенсивность «ночной» ассимиляции по сравнению с максимальной дневной составляет от 3,91 (у высших растений) и до 30,05% (у мхов).

В период летних полярных дней фотосинтез арктических растений продолжается круглосуточно (июльский опыт). Ночная ассимиляция возрастает с увеличением освещенности. В августе, когда интенсивность освещения ночью падает до 6—10 лк, интенсивность «ночной» ассимиляции CO_2 значительно снижается.

Характерно довольно быстрое достижение растениями в утренние часы максимальных величин интенсивности ассимиляции. Так, в период с 7 до 11 ч утра интенсивность фотосинтеза возрастает с 10 до 50,0 (июль) и с 7,6 до 65,0 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$ (август) — у высших растений и с 5,0 до 14,0 (июль) и с 3,0 до 7—8,0 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$ (август) — у мхов.

Полученные данные потенциальной интенсивности фотосинтеза позволяют определить величины суточного поглощения CO_2 растениями (табл. 3). Они колеблются у высших растений от 222,9 до 851,3 в июле и от 278,8 до

Таблица 3

Суточная ассимиляция углекислоты растениями лесотундры (потенциальные значения), мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{сутки}$

Вид растений	15—16/VII	6—7/VIII
Береза карликовая	396,68 ± 5,71	489,92 ± 4,80
Лиственница сибирская	Не опр.	409,28 ± 3,56
Ива мохнатая	»	468,72 ± 4,70
Арктоус альпийский	851,36 ± 6,24	685,36 ± 9,35
Брусника	309,72 ± 3,56	290,15 ± 4,15
Голубика	435,76 ± 4,31	382,52 ± 3,97
Водяника	222,92 ± 1,99	278,80 ± 3,58
Багульник болотный	Не опр.	296,16 ± 3,19
Осока струннокоренная	»	355,72 ± 3,36
Осока кругловатая	»	418,56 ± 3,80
<i>Sphagnum balticum</i>	155,12 ± 1,39	118,28 ± 2,30
<i>Aulacomnium turgidum</i>	116,24 ± 0,99	88,88 ± 1,89

Примечание. Суточное поглощение CO_2 определялось умножением величины потенциальной интенсивности фотосинтеза растений за час (средняя почасового определения интенсивности фотосинтеза в течение суток) на 24 ч. Полученные данные аналогичны результатам определения суточного поглощения CO_2 методом графического суммирования и определения площади, ограниченной суточной кривой интенсивности фотосинтеза (Ничипорович, 1956).

685,3 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{сутки}$ в августе, у мхов соответственно от 116,2 до 155,1 в июле и от 88,8 до 118,2 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{сутки}$ в августе.

Естественно, что продуктивность работы листового аппарата, помимо генетических особенностей растений, зависит как от интенсивности фотосинтеза в отдельные часы суток, а следовательно, и от внешних факторов, так и от продолжительности ассимиляции. И так же, как интенсивность фотосинтеза, суточное поглощение CO_2 у изучаемых растений сильно варьирует. Нами получены данные потенциально возможных величин суточного поглощения углекислоты растениями (при насыщающих значениях CO_2). Учитывая, что потенциальная интенсивность фотосинтеза в 2—10 раз выше реального фотосинтеза, можно сказать, что потенциальные значения суточного поглощения углекислоты растениями соответствуют величинам реального поглощения CO_2 растениями в течение суток, полученными рядом авторов для Западного Таймыра и северных районов (Швецова, Вознесенский, 1970а, б, и др.).

Суточная динамика продуктов фотосинтеза и темновой фиксации CO_2 была изучена у следующих видов растений: береза карликовая, арктоус альпийский, брусника, сфагнум.

На основании этих предварительных исследований нельзя дать подробной характеристики особенностей метаболических процессов фиксации углекислоты растениями. Однако хорошо прослеживается отчетливо выраженная углеводная направленность фотосинтеза изученных растений лесотундры (рис. 2). В дневное время 45—88% всего поглощенного растениями углерода-14 включается в сахарозу, глюкозу, фруктозу, олигосахара, маннит, при этом основной формой растворимых углеводов является сахароза. Незначительный синтез маннита наблюдается у березы карликовой. В ночное время суток до 55% углерода-14 включается в малат, аспартат, цитрат (см. рис. 2). Характерное преобладание углеводов у растений Крайнего Севера отмечалось и раньше (Гончарик, 1962; Russel, 1940; Mooney, Billings, 1965).

Таким образом, для фотосинтеза растений лесотундры Заполярья характерны довольно широкая амплитуда колебаний значений потенциальной интенсивности фотосинтеза и суточного поглощения углекислоты расте-

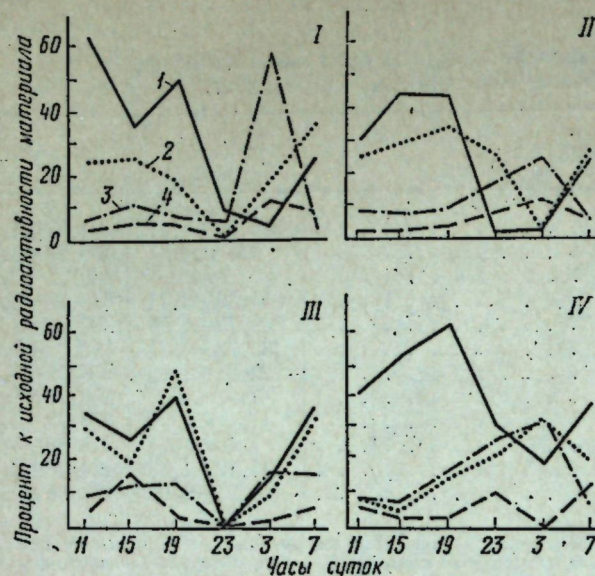


Рис. 2. Суточная динамика продуктов фотосинтеза и темновой фиксации CO_2 некоторыми растениями лесотундры (экспозиция в C^{14}O_2 10 мин, температура воздуха и освещенность — естественные).

1 — углеводы, 2 — фосфорные эфиры, 3 — органические кислоты, 4 — аминокислоты.
I — береза карликовая, II — арктоус альпийский, III — брусника, IV — *Sphagnum balticum*.

ниями, круглосуточный фотосинтез в течение летнего полярного дня. У изученных растений хорошо выражена углеводная направленность фотосинтетического метаболизма.

ЛИТЕРАТУРА

- Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семикатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.—Л., «Наука», 1965.
Гончарик М. Н. Влияние экологических условий на физиологию культурных растений. Минск, Изд-во АН БССР, 1962.
Дадыкин В. П., Григорьева В. Г. О фотосинтезе у растений Заполярья при круглосуточном освещении.— Докл. АН СССР, 1951, т. 80.
Заленский О. В. Фотосинтез растений в естественных условиях.— Вопросы ботаники, т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.
Костычев С. П., Базырина Е. Н., Чесноков В. А. Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне.— Изв. АН СССР, отд. физ.-мат. наук, 1930, № 7.
Мокроносов А. Т. Некоторые вопросы методики применения изотопа углерода-14 для изучения фотосинтеза.— Зап. Свердлов. отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1964, вып. 4.
Ничипорович А. А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев.— Тимирязевские чтения, вып. 15. М., Изд-во АН СССР, 1956.
Швецова В. М., Вознесенский В. Л. Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра.— Бот. ж., 1970а, т. 55, № 1.
Швецова В. М., Вознесенский В. Л. Интенсивность фотосинтеза некоторых растений, доминирующих в тундрах Центрального Таймыра.— Продуктивность биосферных Субарктики. Мат-лы симпозиума по изучению и рациональному использованию и охране воспроизводимых природных ресурсов Крайнего Севера СССР. Свердловск, 1970 (Урал. фил. АН СССР).
Kjellman F. Nordenskjöld studien und Forschungen veranlasst durch meine Reise in hohen Norden. Leipzig, 1884.
Muller D. Die Kohlenassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur.— Planta, 1928, vol. 6, N 1.
Mooney H. A., Billing W. D. Effects of altitude on carbohydrate content of mountain plants.— Ecology, 1965, vol. 46, N 6.
Russell R. S. Physiological and ecological Studies on an arctic vegetation.— J. Ecol., 1940, vol. 28.
Ungerson J., Scherдин G. Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese und der Atmung unter natürlichen Bedingungen in Subarctic (Finnisch—Lapland).— Ann. Bot. Soc. „Vanamo“, 1962, vol. 32, N 7.
Ungerson J., Scherдин G. Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese und der Atmung bei *Betula nana* L. in Fennoskandien.— Там же, 1964, vol. 45, N 3.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

С. Г. ШИЯТОВ

О РАСПРЕДЕЛЕНИИ КОЛИЧЕСТВА И БИОМАССЫ ШИШЕК В КРОНЕ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В УСЛОВИЯХ ЛЕСОТУНДРЫ

На лесотундровом стационаре «Харп» летом 1966 г. изучалось распределение количества и биомассы шишек урожая разных лет в пределах верхней, средней и нижней частей кроны лиственницы сибирской (*Larix sibirica*). Подобного рода данные необходимы для выяснения некоторых закономерностей формирования генеративных органов и разработки более точных методов учета количества и биомассы шишек.

В ерниково-зеленомошном лиственничном редколесье было взято 16 модельных деревьев лиственницы, которые представляли господствующее поколение в древостое. Таксационная характеристика моделей приведена в табл. 1.

Крона каждой модели делилась на три равные по протяженности части, в пределах которых собирались все шишки. По окраске, степени выветренности и наличию семян шишки разделили на следующие три возрастные категории: урожая 1965 г., 1963 г. и старые. Для каждой партии подсчитывалось количество шишек и определялась их биомасса в воздушно-сухом состоянии. В вес включался вес черешков, которые отрывались от по-

Таблица 1

Таксационная характеристика моделей лиственницы

№ модели	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Протяженность кроны, м	Площадь горизонтальной проекции кроны, м ²	Густота кроны
1	240	12,8	22	11,1	9,3	Средняя
2	186	10,0	19	8,4	9,3	Очень густая
3	185	10,8	21	9,1	10,9	Средняя
4	165	10,0	19	9,3	5,8	Густая
5	162	10,6	21	10,0	8,1	То же
6	160	8,8	18	7,9	10,6	Средняя
7	159	9,6	14	8,4	12,3	Густая
8	153	9,6	19	7,9	17,4	Редкая
9	152	11,7	21	10,0	7,2	То же
10	149	10,0	17	9,5	10,4	Густая
11	149	8,6	16	7,9	12,2	То же
12	148	9,5	19	8,5	7,9	»
13	147	10,0	19	8,8	9,1	Средняя
14	144	9,1	19	7,6	13,6	Густая
15	141	10,2	19	9,6	5,1	То же
16	140	10,6	18	9,2	7,3	Редкая
В среднем	161	10,1	19	9,0	9,8	—

Количество, биомасса и средний вес шишек различных возрастных категорий в кроне (в среднем на модель)

Полностью неурожайным был 1966 г., когда рубились модельные деревья. Лишь на некоторых встречались единичные недоразвитые шишки. Исключительно урожайным был 1965 г.: у всех моделей насчитывалось 14 399 шишек

143

Таблица 5
Отношение среднего веса шишек урожая 1965 г. к весу шишек урожая 1963 г., %

№ модели	Часть кроны			Вся крона
	верхняя	средняя	нижняя	
1	166	162	199	178
2	109	141	169	144
3	128	137	147	139
4	160	185	223	175
5	147	181	164	164
6	132	157	140	145
7	132	180	135	157
8	167	181	216	181
9	157	140	169	152
10	165	169	172	170
11	175	177	190	180
12	129	162	197	148
13	125	132	143	133
14	161	167	173	166
15	154	181	177	168
16	157	166	200	169
В среднем	145	162	172	159

В среднем по урожайности годы происходит пропорциональное изменение количества сформировавшихся шишек в пределах всей кроны.

Биомасса шишек. Воздушно-сухой вес шишек, собранных со всех моделей, оказался равным 46,9 кг. В пределах верхней части кроны биомасса шишек у отдельных моделей колебалась от 154 до 2575 г (в среднем 895 г), в средней части кроны — от 416 до 2665 г (в среднем 1314 г), в нижней части кроны — от 84 до 1763 г (в среднем 723 г), а в целом по кроне — от 725 до 7004 г (в среднем 2931 г) (табл. 3, 4). Процентное распределение биомассы шишек по частям кроны примерно такое же, как распределение их количества: верхней — 30%, средней — 45%, нижней — 25%; по отдельным возрастным категориям — существенно отличается (см. табл. 3). Это связано, во-первых, с постепенным выветриванием шишек по мере их старения и, во-вторых, с тем, что метеорологические условия вегетационного периода оказывают большое влияние на продуцирование биомассы шишек.

Средний вес шишек. Этот показатель определялся делением воздушно-сухого веса партии шишек на их количество. У всех без исключения моделей наиболее тяжелыми оказались шишки урожая 1965 г. (см. табл. 3), средний вес которых составил 1,42 г. У отдельных моделей он изменялся в пределах от 1,01 до 1,72 г. Шишки урожая 1963 г. оказались значительно более легкими — 0,89 г (от 0,56 до 1,12 г у отдельных моделей). Старые шишки, несмотря на большую степень их выветренности, были даже несколько тяжелее — 0,90 г (от 0,67 до 1,27 г у отдельных моделей).

Хорошо прослеживается изменение среднего веса шишек в пределах отдельных частей кроны. Наиболее тяжелые формируются в верхней части кроны, а наиболее легкие — в нижней (см. табл. 3). Разница в среднем весе между верхней и нижней частями кроны для урожая 1965 г. составила 9%, 1963 г. — 29%, для старых шишек — 18%.

Интересные данные получили при сопоставлении среднего веса шишек урожаев 1965 и 1963 гг. (табл. 5). В целом по всем моделям шишки урожая 1965 г. весили на 159% больше. Наименьшая разница оказалась в верхней части кроны (от 109 до 175% у отдельных моделей, в среднем на 145%),

самая большая — в нижней (от 135 до 223% у отдельных моделей, в среднем на 172%).

Влияние метеорологических факторов на урожайность и вес шишек. Выше уже отмечалось, что в 1964 и 1966 гг. лиственница в районе стационара «Харп» не плодоносила, причем на значительной территории (Полярный Урал, низовья р. Оби). Это наводит на мысль, что причиной неурожая являются внешние факторы, в частности метеорологические. Для выяснения этого был произведен анализ метеорологических данных по Салехарду за последние годы. Кроме того, использовались результаты наблюдений за развитием генеративных органов лиственницы в этом районе.

Наши наблюдения в течение 1960—1966 гг. свидетельствуют о том, что закладка генеративных почек у большей части плодоносящих лиственниц происходит ежегодно. Дальнейшая судьба урожая зависит от условий перезимовки этих почек, а также условий, в которых происходит цветение и рост молодых шишек.

Сопоставление графиков хода температуры воздуха в урожайные и полностью неурожайные годы показало, что имеются существенные различия в ходе температуры воздуха в весеннее время, когда происходит цветение лиственницы. В урожайные 1965 и 1963 гг. не наблюдалось возврата отрицательных температур воздуха с момента начала цветения. В неурожайные 1966 и 1964 гг. погода в период цветения лиственницы была неустойчивой: кратковременные потепления перемежались похолоданиями, когда температура воздуха падала до 3—4° ниже нуля. Заморозки в период цветения вызывают гибель генеративных органов. В этом отношении особенно показателен 1966 г., когда нам удалось проследить развитие генеративных органов с момента распускания почек. Весной этого года между 2 и 13 июня стояла теплая и солнечная погода. Средняя суточная температура воздуха поднималась до +12,4°, а максимальная до +16,8°. Генеративные почки лиственницы начали распускаться 9—10 июня, а полностью распустились 12 июня. Похолодание, наступившее 14 июня, продолжалось до 7 июля. Отрицательная температура воздуха была зарегистрирована 15, 16, 20, 23 и 28 июня. Кроме того, в течение периода похолодания почти все время дул сильный ветер. Все это привело к гибели генеративных органов лиственницы. Примерно такая погода была и весной 1964 г. Создается впечатление, что полностью неурожайные годы у лиственницы приурочены к годам с ранними веснами, когда возможность возврата холодов наиболее вероятна.

Значительная разница в среднем весе шишек урожаев 1965 и 1963 гг. у всех без исключения моделей обусловлена, по-видимому, различной теплообеспеченностью вегетационных периодов этих лет. В экстремальных для произрастания лиственницы условиях нет связи между величиной урожайности и весом шишек. Свидетельством этого является то, что в 1963 и 1965 гг. урожайность шишек была сравнительно одинаковой, в то время как средний вес шишек сильно отличался. Летний период 1965 г. был более теплым по сравнению с 1963 г. Сумма средних суточных температур воздуха за июль — август в эти годы составила, соответственно, 830 и 804°. К тому же в течение всего летнего периода 1965 г. вторжения холодных воздушных масс не происходило, в то время как в 1963 г. довольно сильное снижение температуры воздуха (до +2—4°) наблюдалось между 7—13 июля и 25 июля — 9 августа, т. е. в период наиболее интенсивного роста шишек.

И. Н. БРУСЫНИНА

О ВОЗРАСТНОЙ И РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИИ ОЗЕРНОГО ГОЛЬЯНА

Озерный гольян (*Phoxinus phoxinus*), найденный Палласом в Восточной Сибири, известен под названием мунда, мундушка. Он крупнее обыкновенного гольяна и в исключительных случаях достигает 15 см и веса до 100 г. Тело высокое, сжатое с боков, бока золотистые, покрытые мелкими резко очерченными пятнышками. Обитает в озерах, принадлежащих к бассейнам всех рек, впадающих в Северный Ледовитый океан, начиная от р. Колымы на запад до Северной Двины. Литературные данные о нем скудны, кратко об озерном гольяне упоминают Л. П. Сабанев (1965), Г. В. Никольский и др. (1947), А. С. Новиков (1966) и П. А. Дрягин (1963).

В течение 1967—1971 гг. нами был исследован гольян из озер в восточных предгорьях Полярного Урала, которые удобны для изучения как модель, так как не подвергаются воздействию промысла. В исследуемых озерах гольян — единственный представитель ихтиофауны (если не считать трех экземпляров девятиглавой колюшки, пойманных летом 1971 г., и четырех экземпляров речного гольяна, зашедших по ручьям в период весеннего паводка из р. Ханмей), отличается коротким жизненным циклом. Для характеристики структуры популяции гольяна были изучены 2010 экз., собранных в 1967—1971 гг. (из них 1000 экз. взяты на массовый анализ). Возраст определен по чешуе. Отлов производился бутылочными ловушками и при помощи мелкоячеистого невода. Основными местами отлова служили озера Голубое, Лисье, Городкова и оз. МБП.

Существенной характеристикой популяции является возрастная структура. «Возрастной состав стада есть результат взаимодействия трех процессов: пополнения (урожайности), роста и убыли. От соотношения этих трех взаимосвязанных процессов и зависят изменения возрастной структуры как популяции в целом, так и ее половозрелой части» (Никольский, 1965, стр. 121). Популяция гольяна в изучаемых нами водоемах состоит из

Таблица 1
Возрастной состав гольяна в оз. Городкова,
% от общего числа добытых

Год	Возраст					n
	1+	2+	3+	4+	5+	
1967	5,6	27,0	47,2	18,0	2,2	89
1968	1,3	16,0	57,3	22,7	2,7	75
1970	6,5	47,7	32,7	11,2	1,9	107
1971	7,8	57,4	28,7	6,1	—	115

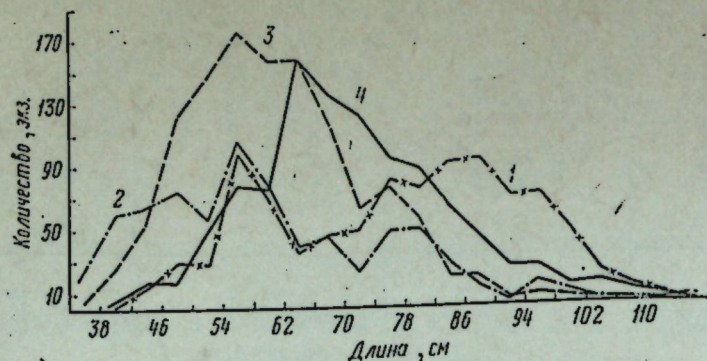
шести возрастных групп, основную массу составляют особи 2—3 лет (табл. 1). Наибольший размер встреченного нами гольяна был 13,1 см, вес 26,8 г. Сеголетки и годовики имеют высокую численность, но они не попадают в ловушки из-за малых размеров.

Гольян отличается ранним половым созреванием. Самцы созревают раньше самок, на втором, в массе на третьем

Таблица 2

Размерный и весовой состав гольяна из оз. Городкова

Год	Возраст	n	Размер, см			Вес, г			Индекс печени
			Колебания	М	С	Колебания	М	С	
1967	1+	3	5,5—5,5	5,5	—	1,7—2,0	1,86	—	—
	2+	21	5,1—8,9	7,5±0,22	13,7	1,5—8,8	5,14±0,48	43,2	97,0±12,80
	3+	44	8,3—11,0	9,6±0,10	7,1	5,7—19,5	11,10±0,45	26,8	101,5±7,08
	4+	15	9,7—12,8	10,9±0,22	7,8	11,7—23,5	16,10±0,96	23,1	110,5±10,1
	5+	2	11,2—13,1	12,2	—	16,9—26,8	21,87	—	—
1968	1+	2	5,1—5,5	5,3	—	1,4—1,6	1,52	—	—
	2+	10	5,5—9,8	7,4±0,4	16,9	1,6—8,4	4,25±0,67	49,6	81,51±0,87
	3+	43	7,9—11,3	9,5±0,12	8,1	4,7—15,2	9,30±0,40	27,2	80,75±4,68
	4+	17	9,9—11,7	10,9±0,13	5,0	10,3—16,5	12,7±0,51	16,6	67,9±5,90
	5+	—	—	—	—	—	—	—	—
1970	1+	7	4,6—6,0	5,4	—	1,1—2,4	1,80	—	109,25±11,42
	2+	51	4,7—8,9	6,8±0,16	16,3	1,0—8,1	3,52±0,26	52,6	80,4±6,21
	3+	34	6,6—10,1	8,5±0,15	10,3	2,4—11,4	7,1±0,43	35,3	76,4±6,79
	4+	12	10,2—12,0	11,0±0,13	4,2	9,9—18,3	13,9±0,63	15,7	92,3±9,99
	5+	2	11,2—11,7	11,4	—	16,3—17,4	16,9	—	—



Размерный состав гольяна по годам (оз. Городкова и Лисье).
1 — 1967 г., 2 — 1968 г., 3 — 1970 г., 4 — 1971 г.

году жизни при длине тела 45—48 мм. Самки созревают на год позднее.

Жизненный цикл самцов короткий, в возрасте 2+ лет соотношение самцов и самок 1:1. В возрасте 3+ лет самки количественно преобладают над самцами: 1967 г. — 80 и 20; 1968 г. — 83,3 и 16,7; 1970 г. — 71 и 29%, соответственно. До 4+ и 5+ лет доживают только самки (за весь период был встречен один самец в возрасте 4+ лет).

Размерный и весовой состав гольяна варьирует по годам (см. рисунок и табл. 2): амплитуда изменчивости в популяции наиболее велика у особей в возрасте 2+ лет, т. е. у той возрастной группы, которая доминирует по численности. Коэффициент вариации S длины и веса у этой возрастной группы почти вдвое выше, чем у особей 3+ и 4+ лет.

Д. Ф. Замахеев (1964) также отмечает, что особи одного поколения на первом году жизни обычно отличаются большой вариативностью размеров, которая с возрастом уменьшается.

В 1968 г. по сравнению с 1967 г. в возрасте 2+ лет средняя длина гольянов не изменилась (табл. 2), снизился только вес, в 1970 г. заметно снижение и веса, и длины тела. То же самое наблюдается у гольянов в возрасте 3+ и 4+ лет. Такое закономерное изменение размерного и весового состава, по-видимому, объясняется повышением численности гольяна в 1968 г. и ухудшением условий жизни. Это видно и по весу печени, который снижается вместе с уменьшением веса рыбы.

Таблица 3

Приведенный вес тела гольяна из системы озер Лисье и Городкова (июнь — сентябрь)

Год	1+		2+		3+		4+		5+
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
1967	11,15	—	11,86	11,11	11,68	12,06	12,1	12,3	11,8
1968	—	—	9,66	9,75	9,76	10,50	—	9,9	—
1970	10,97	—	10,30	11,10	10,17	11,20	—	10,9	9,4
1971	10,10	11,4	9,5	11,2	9,3	10,9	—	9,8	—

Повышение численности, а затем и ухудшение условий жизни привели в 1968 г. к усилению изменчивости размерно-весовой структуры популяции гольяна. В табл. 3 дан приведенный вес $\frac{Q}{L^3} \cdot 1000$ (где Q — вес тела, г; L — длина тела, см). Самки всегда имеют больший приведенный вес, чем самцы. Наибольший приведенный вес имели особи в 1967 г., самый низкий — в 1968 г., в год высокой численности.

Учет численности популяции гольяна проведен методом мечения (прижиганием при помощи тока), который позволил не только определить численность гольяна, но и выявить пути его миграций и рассредоточения по системе озер. В 1968 г. в оз. Городкова было помечено и выпущено 2087 гольянов, возврат осенью этого года составил 2,58% (54 экз.). В 1970 г. возврат рыб, помеченных в 1968 г., составил 1,1%, отловили 13 экз. В этом же году поместили 655 гольянов, возврат осенью составил 1,8%. Определение абсолютной численности при помощи мечения основано на допущении, что численность популяции так относится к числу помеченных, как количество пойманных рыб (улов) относится к числу пойманных меченых рыб. Этот метод был предложен еще Петерсеном в 1896 г. Обозначим: N — общая численность популяции, M — число помеченных рыб, m — число пойманных рыб с метками, C — улов. Из этого следует, что

$$\frac{N}{M} = \frac{C}{m}, \text{ откуда } N = \frac{M \cdot C}{m}.$$

Таким методом была подсчитана численность популяции гольяна за ряд лет: 1967 г. — 2484 экз., 1968 г. — 38 223 экз., 1970 г. — 13 752 экз.

Данные подсчетов показывают, что численность не остается постоянной, наибольшая была в 1968 г. Снижение численности гольяна в последующие годы связано с неблагоприятными гидрологическими условиями — резкий спад воды, промерзание озер.

ЛИТЕРАТУРА

- Дрягин П. А. Рыбные ресурсы Якутии. — Труды Совета по изучению производительных сил, 1963, вып. 5.
Замахеев Д. Ф. К вопросу о влиянии роста первых лет жизни рыбы на ее последующий рост. — Труды ВНИРО, 1964, т. 50.
Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Наука», 1965.
Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И., Пикулева В. А. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М., 1947 (МОИП).
Новиков А. С. Рыбы реки Колымы. Новосибирск, 1966 (Якутский фил. СО АН СССР).
Сабанеев Л. П. Жизнь и ловля пресноводных рыб. Киев, «Урожай», 1965.

В. Н. ОЛЬШВАНГ

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ СТАЦИОНАРА «ХАРП»

Основу зоомассы в северных биоценозах составляют беспозвоночные, хотя в тундре процент биомассы позвоночных животных выше, чем в других широтах. Позвоночные составляют 5% биомассы, беспозвоночные — 95% (Чернов и др., 1967), среди которых большая часть — дождевые черви и примерно одна четвертая часть — насекомые и пауки. Очевидна исключительная важность комплекса беспозвоночных в биогеоценозах тундры.

Тем не менее фауна беспозвоночных Севера изучена еще недостаточно. Н. Я. Кузнецов (1938) указывал на необходимость изучения их на стационарах. В последнее время комплексные биоценологические исследования беспозвоночных в тундре проводил Ю. И. Чернов (1962).

Настоящая статья представляет собой предварительное сообщение о фауне беспозвоночных (главным образом насекомых) стационара «Харп». В наших исследованиях (1970—1971 гг.) основное внимание уделялось высшим насекомым (Pterygota). Низшие насекомые Apterygota, а также дождевые черви, энхитреиды и клещи специально не рассматривались.

По предварительным данным, состав насекомых Pterygota стационара насчитывает около 500—600 видов из 14 отрядов, которые распределяются в процентном отношении примерно так: Diptera — 35, Coleoptera — 20, Hymenoptera — 25, Lepidoptera — 10, Trichoptera — 6, Homoptera — 5, Hemiptera — 1, остальные отряды — 8.

Из них около 150 видов являются многочисленными, встречаются повсеместно. Остальные редки или попадают на небольших участках.

Наиболее богаты видами двукрылые. Из комаров-долгоножек доминируют *Tipula excisoides* Alex., *T. lackschoewitzii* Mg., *Prionocera turcica* Fabr. На лугах нередки лимониды *Limonia halterata* O.—S. и *Limnophila fasciata* L. Кровососущие комары представлены родом *Aedes* (*A. impiger* Walk., *A. excrucians* Walk., *A. hexodontus* Dyar.). Весной встречаются *Culiseta alaskensis* Lud. Очень многочисленны комары-звонцы *Chironomidae*. Из короткоусых двукрылых наиболее обычны *Syrphidae* (*Syrphus ribesii* L., *S. tarsatus* Zett., *Platychirus immarginatus* Zett., *Helleniella nigra* Zett. и др.), *Scatophagidae* (*Cordilura ustulata* Zett., *Scatophaga suilla* F.), а также *Empididae* и *Muscidae*. Из последнего семейства довольно обычен на территории стационара вид *Spilogona aestuarii* Huck., в фауне Советского Союза обнаружен впервые; из *Calliphoridae* — *Cynomia mortuorum* L. и *Phrotophormia terranodae* R.—D.

Для жуков характерны жужелицы; *Carabus henningi* F.—W., *C. nitens* L., *C. truncaticollis* polaris Popp., *Pterostichus brevicornis* Kby., *Pt. vermiculosus* Men., *Dromius linearis* Ol., *Amara alpina* F. Многими видами представлено семейство *Staphylinidae*. На плакорах из последнего семейства встречаются жуки родов *Stenus*, *Mycetoporus*, *Quedius*, на пойменных лугах обыкновенны *Olophrum helleni* Scheer. и *O. rotundicollis* C. Sahlb.

Из других семейств отряда Coleoptera особенно многочисленны *Podabrus lapponicus* Gyll. из сем. *Cantharidae*, листоеды *Phytodecta pallida* L. и *Phyllodecta polaris* Scheid. Нередок мертвоед *Thanatophylus lapponicus* F.

Перепончатокрылые в большинстве своем представлены наездниками и пилильщиками. Пилильщики принадлежат к двум семействам: *Cimbicidae* (*Trichiosoma jakovlevi* Kopow и *Tr. opacum* Kopow) и *Tenthredinidae*, из которого наиболее многочисленны виды рода *Nematus*. Из жалящих очень обычны шмели *Bombus pyropigus* Friese и *Bombus lapponicus* F., оса *Vespa norvegica* F., из муравьев — *Formica picea* L. и *Leptothorax acervorum* F.

Большинство наездников (около 100 видов) относится к семействам *Braconidae* и *Ichneumonidae*, последние в основном паразиты пилильщиков. *Chalcididae* представлены всего несколькими видами.

Бабочки на территории стационара представлены примерно 70 видами. Это бархатницы *Erebia rossii* Curt., *E. disa* Thnb., *Oeneis bore* Hb., перламутровки *Brenthis aphirape* Hb. и *Br. freja* Thnb., пяденицы *Cidaria polata* Dup. и *Psodos alpinata* Sc., совки *Anctadina hyperborea* Zett. и *Anarta zetterstedti* Staud. Изредка встречаются стеклянница *Synantiaedon polaris* Stgr., медведица *Hyporaja festiva* Bkh.

Из Homoptera наиболее обычны северный пластинчатый червец *Arctothiza cataphracta* Shaw., мушкетер *Puto borealis* Borgsch. в моховой дернине, цикадки *Batysmatophorus reuteri* J. Sahlb. на иве, *Diplocolenus limbatellatus* Zett. — на лугах. На иве очень многочисленны медяницы *Psylla palmeni* Söw.

Из клопов Hemiptera самые обычные виды — *Psallus aethiops* Zett. на иве и карликовой березе и *Labops sahlbergi* Fall. и *Actinocorus signatus* Reut. на лугах. Остальные отряды насекомых, кроме ручейников, представлены единичными видами.

Из других беспозвоночных наибольшее значение имеют пауки (семейства *Licosidae*, *Lynephiidae*, *Araneidae*) и дождевые черви, главным образом *Eisenia nordenskiöldi*. Дождевые черви и энхитреиды составляют основу зоомассы тундры (Чернов и др., 1967). Многоножки представлены одним видом *Lythobius* sp.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ ОБЗОР ФАУНЫ

Биомасса является показателем, более точно характеризующим население животных, чем численность (Станчинский, 1931; Второв, 1963), поэтому при количественной оценке фауны мы в большей степени используем единицы биомассы.

Наземная зоомасса беспозвоночных Севера, по данным из различных районов тундры, достигает величины 10 г/м² (Чернов, 1962; Чернов и др., 1967). Биомасса насекомых и пауков 1—2 г/м². Эта величина сильно варьирует в зависимости от растительности и гидротермических условий (Чернов, 1962).

На территории стационара биомасса насекомых и пауков составляет величину в среднем 800—900 мг/м². На плакорных участках эта величина снижается до 600 мг/м², а на лугах, в пойме реки и по берегам озер достигает 2—2,5 г/м². Биомасса ногохвосток и клещей составляет примерно 1200—1500 мг/м², а дождевых червей до 5 г/м² и более.

Основная биомасса беспозвоночных сосредоточена в подстилке. Во влажных местах и болотах она образована главным образом пауками и северным пластинчатым червцем. Биомасса червеца достигает 300 мг/м² при численности 200—300 особей на 1 м², пауки — 150—200 мг/м², к концу сезона их становится больше.

Для сырых лугов (не залитых водой) характерны высокая численность и биомасса *Staphylinidae* (до 100 мг/м² при численности 50—60 особей на

1 м²). Высокой биомассой обладают личинки двукрылых, обитающих в подстилке, — до 300 мг/м² (в основном типулиды), на сухих местах она ниже. Пауки — до 100, *Staphylinidae* — 50, червецы — 50—80 мг/м². Количество жужелиц увеличивается до 100 мг/м² (*Amara brunnea* Gyll., *Pterostichus brevicornis* Kby., *Pt. vermiculosus* Men., *Pt. haematopus* Kby., *Pelophila borealis* Pk.)

На участках с тонким моховым покровом очень велика биомасса личинок двукрылых — до 700—800 мг/м². В подстилке кустарниковых тундр и в редколесье характерны личинки мягкотелки *Podabrus lapponicus* Gyll. В редколесье большая численность многоножек *Lythobius* sp. (до 250 мг/м² при численности 25 особей на 1 м²).

Интересно отметить соотношение хищных и растительноядных групп. В некоторых местах биомасса хищников равна или превышает биомассу фитофагов. Это явление отмечалось для некоторых тундровых районов (Фридолин, 1936; Берман, 1967). Большую часть хищников составляют пауки, которые часто разрешают проблему пищи в каннибализме. Мы не раз наблюдали, как крупные пауки пожирали более мелких. Пауки могут служить пищей крупным жужелицам. В садках жужелицы *Carabus hennigi* F.—W. ели крупных пауков семейства *Lycosidae*. Обилие пауков оправдано и тем, что мелкие из них питаются коллемболами (из личных наблюдений). Ночные часы с низкой температурой воздуха многие насекомые проводят сидя на растениях (на ивах). Пауки сохраняют активность и охотятся ночью, хватая оцепеневших мух и комаров.

В тундровых биоценозах наблюдается редукция ярусности растительного покрова (Тихомиров, 1959). Также уменьшается ярусность в распределении биомассы беспозвоночных. В кустарниковых тундрах выделяются ярусы: мохово-лишайниковый, травяно-кустарничковый и кустарниковый. Население разных растительных ярусов определяется В. А. Догелем (1924) как герпетобий и бриобий — обитатели подстилки и прикорневых частей растений, филлобий — обитатели травостоя и листов; антобий — посетители цветов, аэробий — комплекс летающих насекомых. Ярусное распределение биомассы насекомых хорошо заметно на войничково-разнотравном лугу (данные 1971 г., конец июля). Биомасса насекомых и пауков в первом ярусе, образованная герпетобием и бриобием, представляет величину порядка 500—800 мг/м². Из них около 30% приходится на пауков и сенокосцев (200—250 мг/м²), остальное на *Arctothezia cataphracta* — до 30%, жуков — до 15%, личинок двукрылых — до 17%. Среди жуков преобладают *Staphylinidae*. Биомасса насекомых травостоя луга (с невысокими кустиками ивы) равна в среднем 200—300 мг/м² (местами до 700). Среди них 40% ручейников, 20% — личинки пилильщиков (на ивах), около 20% — мухи, главным образом *Syrphidae* и *Muscidae*, и 10% — *Chironomidae*. Пауков мало, менее 1% (сем. *Tetragnathidae*). Биомасса антобии и аэробии (посетители соцветий дягиля и дудника) в среднем составляет 50 мг на 1 м² луга. На одном соцветии общая биомасса насекомых равна 2000 мг. Большая половина посетителей цветов состоит из мух (*Syrphidae*, *Calliphoridae*, *Muscidae*, *Catopagidae*), около одной трети составляют осы *Vespa norvegica* F. (до 11 экз. на 1 соцветие) и шмели, около 3% — наездники, бабочки (*Cidaria polata* Dup., *Brenthis aphirape* Hb., *Synantædon polaris* Stgr). Общая биомасса членистоногих луга в среднем 1100 мг/м², хотя местами может достигать 3 г/м².

Биомасса разных ярусов в течение сезона не остается постоянной. Весной, в начале сезона, она почти вся сосредоточена в подстилке. Это пауки, жужелицы, личинки двукрылых, червецы, коконы пилильщиков, куколки бабочек и листоедов. Летом биомасса герпетобия (см. таблицу) уменьшается с 600—800 до 200—300 мг/м² (хотя в местах скопления червецов или личи-

Динамика биомассы герпетобия, мг/м²

Тип тундры	Дата замера	1970 г.	1971 г.
Мелкокочкарная ерничково-кустарниковая	III декада июня	744	634
	Середина июня	560	285
	I декада августа	609	631
Крупнобугристая багульниково-березово-кустарниковая	III декада июня	922	795
	Середина июля	550	395
	I декада августа	760	917

нок двукрылых, например, может оставаться высокой, до 800 мг/м²). К середине июля пилильщики, листоеды, часть пауков покидают подстилку и перебираются в верхние ярусы. Выходят из яиц личинки пилильщиков и листоедов. Происходит массовый вылет долгоножек и выход из куколок мягкотелок *Podabrus lapponicus* Gyll., и биомасса кустарникового яруса заметно увеличивается. Уже в первой декаде августа начинается обратная миграция в подстилку. Окукливаются пилильщики и листоеды. На берегах водоемов в подстилку в массе выходят личинки плавунцов (*Dytiscus lapponicus* L.). Биомасса филлобии и антобии, наоборот, возрастает и достигает наибольших значений во второй половине июля. Основу ее в этом ярусе составляют личинки листоедов *Phytodecta pallida* L. и пилильщиков. Прирост биомассы происходит главным образом за счет развития этих личинок. В биомассе филлобии важную роль играют насекомые, вышедшие из воды, — ручейники и комары (*Culicidae* и *Chironomidae*), а также некоторые сирфиды.

Биомасса насекомых и пауков филлобии достигает в момент кульминации 2—3 г/м² и более.

В течение суток насекомые совершают всевозможные вертикальные и горизонтальные миграции. Биомасса в одном и том же месте в разные часы суток различна. При исследовании динамики биомассы на войничково-осоковом лугу и в кустарниковой тундре обнаружилась зависимость изменения биомассы насекомых травостоя от температуры воздуха. Меньше всего насекомых и наименьшая биомасса наблюдаются в 3 ч ночи. В это время температура воздуха была +3°. С повышением температуры увеличивалась и биомасса. В самое теплое время суток, в 15—18 ч, в травостое биомасса насекомых наивысшая — до 700 мг/м². Безусловно, существует также зависимость от влажности воздуха, но с продвижением на север — животные находятся в большей зависимости от дефицита температуры, чем от дефицита влажности (Чернов и др., 1967). В наиболее холодное время суток насекомые перемещаются в кустарники. В эти часы наблюдается очень высокая плотность насекомых в кустах ивы. Так, на отдельных ветвях плотность хирономид достигает до 10 особей на 1 лист (до 3000 особей на 1 м²).

В настоящей статье представлена самая общая картина качественного и количественного состава беспозвоночных стационара «Харп». Дальнейшие исследования позволят в большей мере выяснить структуру и динамику этого комплекса животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Берман Д. И. Население животных и некоторые черты трофической структуры биоценозов юго-восточного Алтая. Автореф. дисс., 1967.
Второв П. П. Об оценке значимости организмов в природных комплексах. — Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, т. 76, Зоология, 1963, вып. 1.

- Догель В. А. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе.— Русск. зоол. ж., 1924, т. 4, № 1—2.
- Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1938, т. 5, № 1.
- Станчинский В. В. О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов.— Ж. общ. экол. и биоцел., 1931, № 1, вып. 1.
- Тихомиров Б. А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.
- Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин.— Труды Кольской базы им. С. М. Кирова АН СССР, 1936, вып. 3.
- Чернов Ю. И. Наземные беспозвоночные мезофауны в биоценозах тундровой зоны. Автореф. канд. дисс. М., 1962.
- Чернов Ю. И., Ходашева К. С., Злотин Р. И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения.— Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОМАССА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСОТУНДРЕ • 1974

И. А. БОГАЧЕВА

ПОТОК ЭНЕРГИИ ЧЕРЕЗ СООБЩЕСТВО
ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ ИВЫ
В ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Переход энергии через трофические уровни изучался в районе стационара «Харп» на листогрызущих насекомых ивы. Работы проводили в летний период 1970—1971 гг. Ива (различные виды рода *Salix*) повсеместно встречается в районе стационара как на тундровых, так и на прибрежных участках и была выбрана как объект, с которым связаны самые сложные сообщества насекомых в тундре (Oliver и др., 1964).

При изучении энтомокомплекса ивы нами было установлено, что ивой питается значительное число видов насекомых из различных отрядов и семейств (табл. 1).

Кроме того, на ивах постоянно встречаются личинки сирфид, вероятно, питающиеся тлей, а в начале августа также и мягкотелки. Цветы ивы посещают многие насекомые (чаще двукрылые, пилильщики и шмели) не только из-за нектара и пыльцы, но и потому, что цветы ивы представляют собой хорошее убежище от ветра при низких температурах.

Основное внимание было уделено массовым листогрызущим видам, к которым относятся несколько пилильщиков рода *Nematus* и листоед *Phytodecta pallida* L. Гусеницы, личинки клопов и мух встречаются на ивах очень редко, а тли и медяницы, хотя и достигают значительной численности, но ввиду крайне малого веса особи производят ничтожную биомассу. Практически можно считать, что вся биомасса насекомых, питающихся ивой, представлена личинками пилильщиков и листоеда. Это и есть биомасса второго трофического уровня. Оценка ее производилась раз в 4—5 дней, начиная с момента распускания листьев и до конца августа. Вся созданная за лето биомасса листогрызущих насекомых была приблизительно опре-

Таблица 1

Видовой состав насекомых ивы на различных участках

Отряд, семейство	Тун- дровые	Прибреж- ные (ивняки)	Отряд, семейство	Тун- дровые	Прибреж- ные (ивняки)
Homoptera			Lepidoptera		
Psyllidae	1	1	Noctuidae	1—2	Не опр.
Надсем. Aphidoidea	1	1	Geometridae	—	1—2
Heteroptera	—	1	Orgyidae	—	1
Miridae	—	1	Arctiidae	2	2
Coleoptera	1	3	Psychidae	—	1
Chrysomelidae	1	3	Tortricidae	—	1
Hymenoptera	—	2	Diptera	1	1
Cimbicidae	—	2			
Tenthredinidae	5—10	10—20			

делена путем подсчетов по изменению численности и среднего веса личинок. Из-за громоздкости данных подсчетов они не приводятся в настоящем сообщении.

Первый трофический уровень представлен ивами трех видов — *Salix phylicifolia*, *S. lanata* и *S. glauca*. Определение биомассы ивы проводилось незадолго до начала листопада, в середине августа, на тех же учетных площадках, где все лето определяли численность и биомассу листогрызущих насекомых. Две площадки размером 10×10 м были расположены в типичной мелкопочечной тундре, и еще две такого же размера — в ивовых зарослях по берегу ручья. Все площадки имели свои особенности. На первой, тундровой, представлены примерно поровну два вида ив: *S. phylicifolia* и *S. glauca*, распределенные равномерно по площадке и не дающие сомкнутого покрова. Вторая площадка была расположена также в мелкопочечной тундре, но на берегу озера. Ивы *S. phylicifolia*, *S. lanata* и *S. glauca* высотой 15—20 см встречаются здесь примерно в равных количествах, образуя несомкнутый покров. На третьей, расположенной в ивовых зарослях на берегу ручья, ивы высотой 50—70 см образуют сомкнутый покров. Здесь представлены виды *S. phylicifolia* (около 70%), *S. lanata* (30%), в виде одиночных растений *S. glauca*. Четвертая площадка была выбрана в высоких зарослях ивы, высотой 1,5—2,0 м. Ива *S. phylicifolia* составляла здесь до 50% общей биомассы, *S. lanata* — до 30% и около 20% приходилось на какой-то неопределенный вид ивы (может быть, гибрид).

Одновременно с определением общей биомассы листьев ивы, производимой в течение вегетационного сезона на единицу площади, измерялась и биомасса, съеденная за это время листогрызущими насекомыми. Ко времени определения, т. е. к середине августа, личинки пилильщиков оставались на ивах лишь единично, а личинки листоедов исчезали с кустов полностью. Пик численности тех и других приходится на середину июля, а наивысшую биомассу они дают около 25 июля. Можно считать, что вся биомасса листогрызущих насекомых к середине августа уже создана, и без большой ошибки определять в это время потребление фитомассы.

Методика определения потребленной фитомассы была обычной. С десяти квадратов (размером 1 м² для тундровых участков и 1/4 м² для ивовых зарослей) срезалась вся ива, отбирались поврежденные листья и площадь выедания подсчитывалась на миллиметровке. Однако следует учесть, что при таком подсчете площадь выедания оказывается несколько завышенной, так как участок, выгрызенный с листа, еще не закончившего рост, в дальнейшем увеличивается по площади пропорционально росту самого листа. Чтобы ввести поправку на этот фактор, был поставлен специальный опыт. Листья ив *S. phylicifolia* и *S. lanata* были измерены трижды: в середине июля, в начале массовых повреждений листьев; в последних числах июля, в конце массовых повреждений; в середине августа, перед определением уничтоженной фитомассы. При этом оказалось, что с середины июля до середины августа лист увеличился в 1,4, а с конца июля до середины августа — в 1,2 раза. В среднем мы принимаем, что поврежденный лист до момента определения размера его повреждения увеличился примерно в 1,3 раза. Поэтому выеденную площадь, определенную путем измерений, следовало поделить еще на 1,3, чтобы установить фактически выеденную площадь. Так и было сделано. Затем был определен средний вес 1 см² листа, и съеденная площадь листа была переведена в съеденную биомассу.

Результаты определения биомассы обоих трофических уровней приведены в табл. 2. Данные таблицы показывают, что B_I , C и B_{II} выше в прибрежных зарослях ивы, чем в тундровых сообществах. Это естественно и не требует специального обсуждения. Гораздо интереснее тот факт, что превышение C и B_{II} выражено не только в абсолютных величинах (г/м²), но

Таблица 2
Биомасса I и II трофических уровней на различных экспериментальных участках

Биомасса	Тундра				Приручевой ивняк	
	1*		2		3	4
	1970 г.	1971 г.	1970 г.	1971 г.	1971 г.	
Листьев ивы (B_I), г/м ²	5,0	6,3	7,9	10,4	48,6	120,0
Потребленная биомасса листьев (C), г/м ²	0,105	0,105	0,120	0,155	3,840	13,760
% от B_I	2,4	1,9	1,7	1,7	8,8	12,9
Листогрызущих насекомых (B_{II}), г/м ²	0,014	0,012	0,016	0,018	0,400	0,950
% от B_I	0,28	0,20	0,17	0,17	0,82	0,79
Потребленная на 1 г веса консументов (C/B_{II})	7,8	8,4	7,5	8,6	9,6	14,5

* Номер площадки.

и в относительных: процент потребленной биомассы листьев ивы и произведенной биомассы листогрызущих насекомых в 4—5 раз выше в приручевом ивняке. Это показывает, что продукция первого трофического уровня гораздо лучше используется консументами второго трофического уровня в кустарниковых зарослях, чем в тундре.

При более глубоком изучении данных по биомассе I и II трофических уровней оказывается, что биомасса личинок пилильщиков увеличивается пропорционально увеличению биомассы ивы на участке. То есть на всех участках пилильщики потребляют примерно одинаковое количество ивы (1,5—2,5% от общей ее биомассы). Однако в ивовых зарослях потребление возрастает до 9 и даже 13% за счет личинок листоеда. Пилильщики, очевидно, являются нормальным компонентом тундровых биоценозов (Downes, 1964; MacLean, Pitelka, 1971; Чернов и др., 1971). В районе стационара «Харп» они встречаются повсеместно. Листоед *Phytodecta pallida* — массовый вид в окрестностях стационара, но он целиком ограничен прибрежными зарослями ивы. Трудно объяснить это пищевым фактором, так как ива обильна и на тундровых участках и представлена теми же видами, что и в прибрежных зарослях. Впрочем, листоед и не связан с каким-либо одним видом ивы, хотя и предпочитает *S. phylicifolia*. Вероятно, в зарослях создаются благоприятные условия для развития и зимовки листоеда. Можно считать, что чем сложнее сообщество (а тундровые сообщества действительно много проще кустарниковых, см. табл. 1), тем более полно используется в нем продукция, создаваемая на первом трофическом уровне.

ЛИТЕРАТУРА

- Чернов Ю. И., Ананьева С. И., Хаюрова Е. П. Комплекс почвообитающих беспозвоночных в пятнистых тундрах Западного Таймыра. — Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., «Наука», 1971.
Downes J. A. Arctic insects and their environment. — Canad. Entomol., 1964, vol. 96, No. 1—2.
MacLean S. F., Pitelka Jr. a. F. A Seasonal patterns of abundance of tundra arthropods near Barrow. — Arctic, 1971, vol. 24, No. 1.
Oliver D. R., Corbet Philips S., Downes J. A. Studies on arctic insects: The Lake Hazen Project. — Canad. Entomol., 1964, vol. 96, No. 1—2.

Н. Н. ДАНИЛОВ

ПТИЦЫ И ЧЛЕНИСТОНОГИЕ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ СТАЦИОНАРА «ХАРП»

В 1970 г. были начаты исследования роли птиц и членистоногих в биогеоценозах тундры Ямало-Ненецкого округа. На протяжении арктического лета наблюдения вели на стационаре «Харп» и на фактории Хадыта. Целью исследования было определение продуктивности этих групп животных, роли их в потоке энергии и функционировании экосистемы.

На стационаре «Харп» ежедневно на протяжении всего сезона учитывали членистоногих, обитающих в верхнем слое почвы, на почве и на растительности. Почвенные пробы брали биоценометром со сторонами 25×25 см, высота вырезанного слоя почвы равнялась 10 см. Одновременно с этой площадки забиралась вся низкорослая растительность. В 1971 г. членистоногих травяного яруса учитывали также специальным сачком на косе, смонтированным В. Н. Олышвангом. Малоподвижных личинок насекомых и неподвижных во время похолоданий насекомых на кустарниках подсчитывали на модельных кустах и срезанных ветвях. В 1970 г. не учитывали *Collembola*, а в 1971 г. брали все группы членистоногих без исключения. Пробы в 1970 г. разбирали вручную в полевой лаборатории, в 1971 г. для этой цели использовали сконструированный В. Н. Олышвангом батарейный термоэлектрод, в который одновременно помещалось 16 проб. После термоэлектрора пробы просматривали под лупой и извлекали оставшихся в них животных. Всех извлеченных из проб членистоногих подсчитывали и взвешивали. Для изучения перемещений некоторых насекомых (шмелей, жуков, личинок пилильщиков и листоедов) метили цветными метками. Перемещения их устанавливали при наблюдениях за животными и отловом ловушками (врытыми в почву стеклянными банками).

Наблюдения над птицами захватили конец пролета, периоды гнездования и послегнездовых кочевок. Регулярно на участке площадью 48 га проводили учеты. Определяли ход размножения и его эффективность, смертность потомства и ее причины. У массовых видов (краснозобого и лугового коньков, лапландского подорожника) устанавливали количество кормлений птенцов в сутки, картировали места сбора корма и, накладывая на шею птенцов перевязку по методу Мальчевского и Кадочникова, определяли видовой состав и количество корма, приносимого им родителями.

Во внегнездовое время питание изучали по содержанию желудков отстрелянных птиц. Для точного определения количества корма, необходимого для воспитания птенцов, пытались в 1971 г. перевести птиц на питание личинками насекомых (мучными червями) из кормушек, которые размещали близ гнезд. Но птицы их не использовали и предпочитали собирать корм в природных условиях. Поэтому в некоторых гнездах часть птенцов выкармливали искусственно мучными червями и измельченными вареными яйцами. Клювы их после кормления перевязывали, чтобы родители не могли их кормить. Другие птенцы в этих же гнездах выкармливались

самими птицами и служили контролем. Кроме того, определяли количество поедаемого корма и его энергетическую стоимость у содержащихся в экспериментальных клетках отловленных птиц. На фактории Хадыта материал собирался не по полной программе. Изучали численность птиц, ход и эффективность их размножения на участке площадью 73 га. Численность и биомассу насекомых определяли только один раз в середине сезона размножения птиц. Энергетические потребности рассчитывали по формулам энергетических расходов животных (Gere, 1957; Hemmingsen, 1950; Ken-deigh, 1969).

Приводим данные по стационару «Харп». Численность и биомасса членистоногих, обитающих в верхнем горизонте почвы, на почве и травянистой растительности, оставались в 1970 г. примерно одинаковыми от конца весны до осени, хотя соотношение групп и особенно появление их на поверхности и уход в почву менялись. Средняя численность их составляла 1 575 000 экз. на 1 га, а биомасса 5,610 кг. Кроме того, на 1 га плакорной тундры имелось 11,900 кг дождевых червей.

Из членистоногих по биомассе преобладали хищники (56,4%), а по численности их было 40,2%. Наиболее многочисленными были пауки, биомасса которых в среднем равнялась 1,587 кг на 1 га (359 000 экз.). Наблюдения показали, что основным кормом мелким паукам служили *Collembola*, а крупным — двукрылые и в некоторой степени мелкие пауки. Второе место среди хищников занимали жужелицы и их личинки — 1,138 кг и 73 000 экз. на 1 га. На долю многоножек, стафилин, личинок кантаридид и муравьев приходилось 7,8% биомассы всех членистоногих и 12,7% их количества. Из группы сапрофагов и фитофагов наиболее многочисленными были червецы (0,852 кг и 73 000 экз. на 1 га), затем шли личинки типулид (0,650 кг и 28 000 экз.), гусеницы бабочек (0,448 кг и 11 000 экз.), личинки пилильщиков (0,129 кг и 28 000 экз.). На долю остальных приходилось 4,1% биомассы и 2,2% количества. В середине июля на кустах ив появились личинки пилильщиков из кладок этого года, достигали наибольшей биомассы 0,300 кг на 1 га в конце месяца и стали уходить на зимовку в почву в августе.

Более богатым было население членистоногих по берегам озер, небольших рек и ручьев. Общая биомасса их составляла в среднем 9,529 кг и численность 1 856 000 экз. на 1 га, кроме того, 18,642 кг дождевых червей. Из членистоногих преобладали хищники (56,8%), но по биомассе на их долю приходилось всего 29,1%. Из них на первом месте пауки (1,476 кг и 642 000 экз.), затем шли жужелицы и их личинки (0,647 кг и 117 000 экз.), стафилины (0,476 кг и 323 000 экз.). Из группы фитофагов и сапрофагов доминировали личинки типулид (3,478 кг и 80 000 экз.), значительно уступали им червецы (0,686 кг и 558 000 экз., т. е. меньше, чем в плакорной тундре). В четыре раза больше по сравнению с плакорной тундрой было в почве личинок пилильщиков, биомасса которых была 0,533 кг, а численность 20 000 экз. В конце июля здесь на ивах появилось много личинок пилильщиков и листоедов. Биомасса их достигла 6,500 кг на 1 га, т. е. в 22 раза больше, чем в плакорной тундре.

Таким образом, биомасса членистоногих почвы, травяного и кустарникового ярусов достигала 16 кг. В это число не вошли летающие насекомые и насекомые, развивающиеся в водоемах, численность и биомасса которых значительны. Так, например, в 1971 г. на берегах водоемов были определены численность и биомасса вылетевших хирономид, которые в большом количестве поедаются птицами. Их приходилось около 40 кг на 1 га береговой полосы. Из этого видно, какое большое значение в функционировании биогеоценозов тундры имеют водоемы. Можно без преувеличения сказать, что без водоемов не существовало бы тундры в ее современном виде.

Численность птиц за 10 дней предгнездового периода в среднем 1,7 особи на 1 га. Всего за это время отмечено 12 видов. Видовой состав и особенно численность у птиц все время изменялись, и поэтому численность и биомассу вычисляли по результатам ежедневных учетов. Средняя биомасса равна 0,093 кг. Гнездились в тундре 12 видов, но состав их отличался от предгнездового исчезновением хищников, уменьшением числа куликов и увеличением воробьиных. Количество взрослых гнездящихся птиц равнялось 1,7 особи на 1 га, биомасса — 0,054 кг, вылетевших птенцов на пару гнездящихся птиц суммарно по всем видам тундровых птиц составляло 3,44, т. е. численность и биомасса в результате размножения возросли на 170%, достигнув 6,59 особи на 1 га тундры. Биомасса увеличилась на 0,092 кг и стала 0,146 кг. Гибель яиц и птенцов составила 25%. Причинами смертности были неблагоприятные метеорологические условия, на долю которых приходилось 32% гибели, дефекты развития («болтуны» и выплывшие слабыми птенцы, которые вскоре погибали) — 29% и уничтожение хищниками (горностаем) — 39% от числа погибших.

В послегнездовой период многие птицы держались около водоемов, где были лучше защитные условия и больше корма. За 20 дней августа в плакорной тундре были отмечены только три вида. В среднем численность равнялась 1,1 особи на 1 га, биомасса — 0,22 кг.

Установлено потребление листогрызущими насекомыми (личинками пилильщиков, а по берегам водоемов также и листоедов) вегетативных частей ив. В тундре ими было повреждено 19—24% листьев, уничтожено 4,62—5,37 кг сырой массы листьев на 1 га, что составило 2,4—3,3% от общего их количества. На берегах водоемов было повреждено 43% листьев ив, съедено 44,35 кг, или 5,2% их сырой массы.

Питание птиц в период наблюдений было различным: изменялся видовой состав кормов от сезона к сезону, а также предпочтительность кормов в связи с их обилием и пищевой ценностью. Изменялось оно и вследствие изменения видового состава птиц. Так, в предгнездовой период 20% птиц составляли кулики, поедавшие почти исключительно личинок типулид, а также дождевых червей. В гнездовое время количество их сократилось, в послегнездовое они в плакорной тундре не встречались. В начале гнездования наиболее массовыми кормами воробьиных птиц были пауки, хирономиды и мухи, во второй половине июля — личинки пилильщиков. После гнездования, в августе, на первом месте по количеству съеденных особей были личинки пилильщиков — 73%, на втором пауки — 10% и затем комары и мухи — 8%. Заметных различий в составе кормов у разных видов воробьиных птиц, несмотря на отличия в способах их добывания, обнаружено не было. В то же время имелись различия у разных особей и пар одних видов, объясняемые не только неодинаковым количеством и составом членистоногих на гнездовых участках, но и индивидуальным предпочтением тех или иных насекомых и мест сбора корма.

Биомасса обычно используемых птицами и доступных им членистоногих составляла в тундре около 2,900 кг на 1 га (в конце июля 3,200 кг), близ водоемов 5,800 кг (в конце июля около 12 кг). В предгнездовое время птицам, питавшимся беспозвоночными, требовалось в сутки 59 г корма, т. е. около 2% от имеющегося запаса доступной пищи. Во время гнездования взрослым птицам требовалось 38 г корма в сутки, а во второй половине июля, когда птенцы были достаточно большими, 103 г, т. е. от 1,5 до 3% доступного и используемого корма. В действительности потребление его в тундре было меньше, так как многие птицы летали за кормом на берега водоемов. После гнездования суточная потребность в корме равнялась 25 г. Общая потребность птиц в корме за 10 дней предгнездового периода, 30 дней гнездового и 20 дней послегнездового составила 3,340 кг.

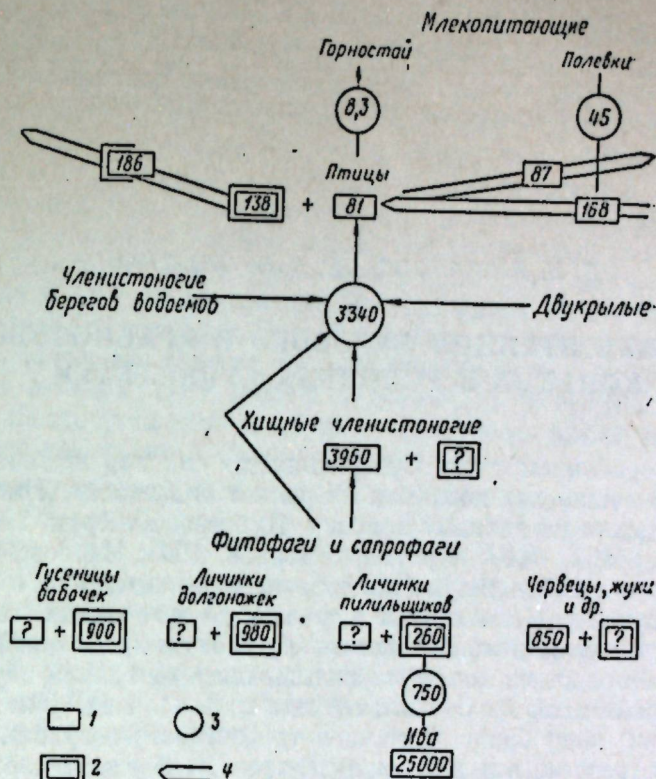


Схема участия птиц и членистоногих в потоке энергии (кг/кал) на тундровом участке в 1970 г.

1 — энергии биомассы, 2 — энергии производимой биомассы, 3 — энергия, заключенная в корме, 4 — прилет и отлет.

беспозвоночных с 1 га. Но сюда входят насекомые, собираемые близ водоемов, и неучтенные, развивающиеся в водной среде. В общем, птицы имели корма более чем достаточно, и воздействие их на членистоногих было незначительным. Это подтверждают специально поставленные опыты, в которых выяснялась роль птиц в уменьшении количества личинок пилильщиков. Между кустами ив, закрытыми сеткой и недоступными птицам, и незащищенными кустами не было обнаружено значительных отличий в количестве личинок. Неблагоприятная погода заметно снижала их численность.

Хищные птицы держались только в предгнездовое время. Рассчитанная потребность их в корме за 10 дней равнялась 1 полевке с 1 га. Из хищников на птиц влияли только горностаи. За гнездовое время от них погибло 6% взрослых птиц и 10% яиц и птенцов. Может, причиной этого была очень низкая численность грызунов летом 1970 г.

На основании полученных данных была составлена схема потока энергии на тундровом участке стационара в 1970 г. Наиболее полно в ней отражены энергетические связи птиц. Для членистоногих представлена энергетическая стоимость биомассы, и только для личинок пилильщиков определена потребляемая с кормом энергия. Это вызвано тем, что для большинства групп не известны продуктивность и количество поедаемого корма.

ЛИТЕРАТУРА

- Gere G. Productive biologic grouping of organisms and their role in ecological communities.—Ann. Univ. Sci. Budapest, Roland Eötvös nom., Sect. Biol., 1957, N 1.
Hemmingsen A. M. The relation of standard (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms.—Rep. Steno. Mem. Hosp., 1950, 4.
Kendeigh Ch. S. Tolerance of cold and Bergmanns Rule, Auk, 1969, 86, N 1.

В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ, В. Н. ОЛЬШВАНГ

ПИТАНИЕ ПТЕНЦОВ ЛУГОВОГО И КРАСНОЗОБОГО КОНЬКОВ В УСЛОВИЯХ СУБАРКТИКИ

Питание воробьиных птиц Субарктики до сих пор недостаточно изучено, хотя это важно для познания их роли в биоценозах. Имеются лишь отдельные сведения по данному вопросу (Дунаева, Кучерук, 1941; Михеев, 1939; Чернов, 1962, 1967; Кречмар, Чернов, 1963; Чернов, Успенский, 1962; Сосин и др., 1970). В этих же работах содержатся некоторые данные по питанию птенцов. Нами собран в течение двух полевых сезонов 1970 и 1971 гг. материал по питанию птенцов лугового и краснозобого коньков.

При изучении состава корма мы пользовались методикой перевязки пищевода, разработанной А. С. Мальчевским и Н. П. Кадочниковым (1953). Первые порции пищи брали у птенцов трехдневного возраста. Перевязки осуществляли шерстяными нитями диаметром 2—3 мм. После взятия одной порции пищи нить развязывали, птенца кормили мелкорубленным куриным яйцом, затем снова перевязывали и брали еще одну порцию корма. Число порций пищи, взятых у одного птенца, постепенно увеличивали до пяти, взвешивали на торсионных весах и разбирали. Членистоногих стремились определить до вида.

За время работы у 12 выводков краснозобого конька взято 450 проб корма, а у 7 выводков лугового — 142 пробы.

Для определения кормовой активности применяли актографы, построенные на основе суточных гигрографов. Запись производили на бумажной ленте с помощью электроотметчика. Электроконтакт устанавливали перед гнездом таким образом, чтобы фиксировались только прилеты птиц. Ранее

такие регистраторы активности в районе работ были применены В. Ф. Сосиным (Сосин и др., 1970). Продолжительность кормления взрослыми птицами птенцов представлена в табл. 1.

Начало и конец кормовой активности, а также продолжительность кормового дня в течение исследованного периода подвержены значительным колебаниям, обусловленным в основном условиями погоды. Исследования, проведенные на дуплогнезниках лесной зоны (Промптов, 1940), показали некоторую зависимость частоты кормления от погоды. Птицы летают за кормом и в дождь, но реже. То же самое было показано на лапландском подорожнике А. В. Михеевым (1939). По нашим наблюдениям, погода влияет и на начало кормового дня. В холодное туманное утро птицы начинают летать за кормом позднее, что обусловлено не только необходимостью обогрева птенцов, но и низкой активностью насекомых. Несомненно, что на активность птиц влияют также освещенность, время окончания предыдущего кормового дня и индивидуальные отличия.

Связи между возрастом птенцов и продолжительностью кормового дня, видимо, нет, но есть зависимость числа прилетов родителей от возраста птенцов (Сосин и др., 1970). С возрастом увеличивается количество корма, полученного птенцом за один раз (рис. 1). Птенцы трех-четырёхдневного возраста получают в пищу мелких мух, пауков и гусениц пяденицы *Cidaria polata*. Крупных мух и пауков коньки обычно расчлениают и дают птенцам по частям. Но уже в корме пятидневных птенцов встречаются пауки *Lycosidae* весом до 200 мг. Одновременно увеличивается и количество насекомых в одной порции корма.

По данным некоторых авторов (Титаева, Поливанов, 1953; Королькова, 1963; Москвитин, 1967), состав пищи птенцов лесных воробьиных с возрастом почти не изменяется. Для птенцов лугового и краснозобого коньков характерны значительные возрастные изменения в составе корма.

В первые дни выкармливания доля гусениц пяденицы *Cidaria polata* составляет около 20% от общего числа насекомых в пробах. Но уже через неделю после вылупления (13—14/VI 1971 г.) гусеницы в корме не встречаются, так как окукливаются в подстилке. В начале выкармливания в корме встречаются пилильщики-имаго, в середине периода появляются их личинки, доля которых в корме неуклонно возрастает, достигая у краснозобых коньков перед вылетом из гнезда 65% от числа насекомых в пробах.

Таблица 1

лих птиц в период выкармливания птенцов

Краснозобый № 3			Луговой		
Начало	Конец	Всего	Начало	Конец	Всего
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
3 час 30 мин	23 час 00 мин	19 час 30 мин	4 час 30 мин	23 час 00 мин	18 час 30 мин
—	—	—	3 » 30 »	22 » 00 »	18 » 30 »
3 » 00 »	21 » 30 »	18 » 30 »	3 » 30 »	22 » 00 »	18 » 30 »
3 » 30 »	21 » 30 »	18 » 00 »	—	—	—
5 » 00 »	22 » 00 »	17 » 00 »	—	—	—
1 » 30 »	21 » 30 »	20 » 00 »	—	—	—
			—	—	—

ния конька					
Краснозобый № 3			Луговой		
Начало	Конец	Всего	Начало	Конец	Всего
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
3 час 30 мин	23 час 00 мин	19 час 30 мин	4 час 30 мин	23 час 00 мин	18 час 30 мин
—	—	—	3 » 30 »	22 » 00 »	18 » 30 »
3 » 00 »	21 » 30 »	18 » 30 »	3 » 30 »	22 » 00 »	18 » 30 »
3 » 30 »	21 » 30 »	18 » 00 »	—	—	—
5 » 00 »	22 » 00 »	17 » 00 »	—	—	—
1 » 30 »	21 » 30 »	20 » 00 »	—	—	—
			—	—	—

Примечание. I. — личинка; im. — имаго; Р. — куколка; (—) — не встречается; (+) — встречается.

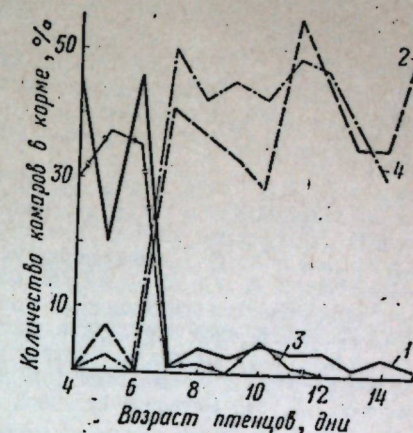


Рис. 2. Встречаемость комаров в корме птенцов разного возраста.
Конек краснозобый: 1 — кровососущие,
2 — хириномиды; конек луговой:
3 — кровососущие, 4 — хириномиды.

Таким образом, длительность кормления птенцов взрослыми птицами подвержена некоторым колебаниям: происходит постепенное увеличение разового количества пищи; изменяется состав корма, однако закономерного преобладания в нем какой-либо группы беспозвоночных не выявлено.

- Дунаева Т. И., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала.— Материалы к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол., 1941, вып. 4 (19).
- Королькова Г. И. Влияние птиц на численность вредных насекомых. М., «Наука» 1963.
- Кречмар А. В., Чернов Ю. И. Материалы по трофическим связям некоторых птиц-энтомофагов в тундрах Западного Таймыра.— Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1963, т. 76, вып. 6.
- Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., Изд-во ЛГУ, 1959.
- Мальчевский А. С., Кадочников Н. П. Методика прижизненного изучения питания птенцов насекомоядных птиц.— Зоол. ж., 1953, т. 32, вып. 2.
- Михеев А. В. К биологии лапландского подорожника.— Зоол. ж., 1939, т. 18, № 5.
- Москвитин С. С. Суточная активность и питание некоторых дроздовых в гнездовой период.— Проблемы экологии, 1967, т. 1. (Томский ун-т).
- Промптов А. Н. Изучение суточной активности птиц в гнездовой период.— Зоол. ж., 1940, т. 19, № 1.
- Сосин В. Д., Рыжановский В. Н., Новоженев Ю. И. Изучение трофических связей птиц и беспозвоночных в биоценозах тундры.— Экология, 1970, № 2.
- Титаева Н. Н., Поливанов В. Н. О методике изучения питания мелких насекомоядных птиц в гнездовой период.— Бюлл. МОИП, 1953, т. 58, вып. 2.
- Чернов Ю. И. О кормовой базе тундровых птиц-энтомофагов в гнездовой период.— Вопросы экологии, т. 4, М., «Высшая школа», 1962.
- Чернов Ю. И. Трофические связи птиц с насекомыми в тундровой зоне.— Орнитология, вып. 8, М., Изд-во МГУ, 1967.
- Чернов Ю. И., Успенский С. М. Роль насекомых в питании некоторых арктических птиц.— Бюлл. МОИП, 1962, т. 67, № 4.

В. Н. БОЙКОВ

К ВОПРОСУ О МЕТОДИКЕ УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ
ПРИ ДОЛГОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

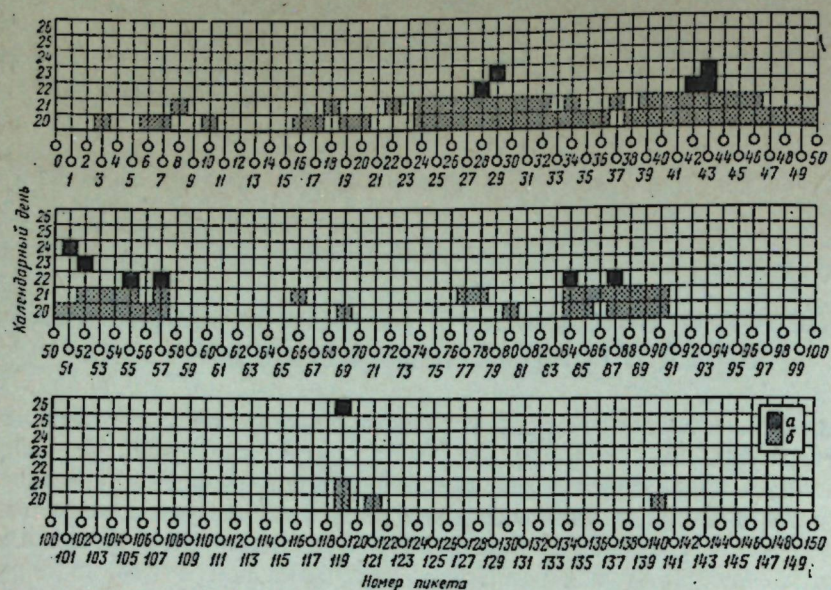
Применение автоматических устройств долговременного учета численности грызунов на стационарных участках (см. статью В. С. Смирнова в настоящем сборнике) требует предварительной разведки участков для более рациональной расстановки приборов. После их установки в выбранных пунктах необходимо не только иметь представление о процессах, протекающих там, но и контролировать состояние популяций на окружающей территории. Необходимо знать, каково соотношение площадей, интенсивно заселенных (на них устанавливаются приборы), заселяющихся и свободных от грызунов. В качестве вспомогательного средства, позволяющего охватить учетом обширные территории, прилегающие к району работ, используется раскладывание приманок на линейных маршрутах с последующим учетом их поедания. Летом 1968 г. была проверена эффективность этого метода.

Учетный маршрут длиной 300 м располагался за пределами стационарной территории в 1,5 км и пересекал заболоченную мелкопочвенную тундру. Приманка выкладывалась с соблюдением тех же требований, что и при разведочном учете на самой территории стационара: расстояние между колышками с приманкой — 2 м, каждому присвоен соответствующий номер.

Исследование проводили с 20 по 26 июля. В первые два дня учитывали поедаемость приманки, в остальные 5 дней животных вылавливали давилками, расставленными по пикетам учетной линии. Осмотр давилки и восстановление приманок проводили раз в сутки (см. рисунок).

Из рисунка видны время и места поедания приманок. Приманка поедалась два дня подряд у пикетов 24—32 (протяженность участка сплошного поедания 16 м), № 39—46 (14 м), № 52—58 (12 м), № 84—90 (12 м), а также на № 34 и 119; однократно — очень часто в начале опытного маршрута и на участках двойных поеданий. На последних 120 м отмечены только два однократных поедания. Распределение поеданий приманок достаточно хорошо характеризует неравномерность заселения участка. Можно предположить, что участки сплошного поедания в течение двух дней и заселены животными более плотно. Однако проведенные опыты не дают возможности определить, какому количеству животных соответствуют эти поедания. Более определенно позволяет говорить об этом следующий пятидневный вылов.

Все 12 выловленных грызунов были полевыми Миддендорфа. Места их вылова совпадают с двукратными поеданиями приманки. У пикетов № 28 и 29 добыты размножавшиеся самец и самка, у № 42 и 43 — размножавшиеся самец и самка и молодой самец, у № 51—57 — пара размножавшихся и две молодые полевки, № 84 — молодой самец, № 87 — размножавшаяся самка. Наконец, у № 119 добыта молодая самка. Пол и возраст отловлен-



Отлов грызунов на экспериментальном участке (июль 1967 г.).
а — поедание приманки, б — попадание в ловушки.

ных животных позволяют считать принадлежащими к одной семье каждую группу полевков, добытую в зоне сплошного двухдневного поедания приманок. Таким образом, можно считать, что участки сплошного поедания — это семейные участки. На опытном маршруте их четыре, протяженностью по 12—16 м каждый. Кроме них, судя по поеданиям, намечается еще шесть мест концентрации поеденных приманок, но уже не по два, а по одному. Поскольку индивидуальные участки имеют довольно большой поперечник, не менее 12 м, то, естественно, некоторые пересечены маршрутом не посередине, а по касательной и захватил он только периферию, куда животные наведываются реже. Поэтому из четырех участков только на одном попался грызун (молодая самка у № 119).

Из 12 животных, добытых за пять дней отлова, на первый день приходится 7, на второй — 3, на третий и пятый — по одному. Характер изменения числа попаданий в дни отлова свидетельствует о быстрой убыли животных в зоне наблюдения.

Можно ориентировочно оценить количество оставшихся полевков. Из вероятностных предположений следует, что число добываемых по дням отлова может убывать скорее всего в геометрической прогрессии. В первый и второй день добыто соответственно 7 и 3 полевки. Добыча второго дня составляет 42,8% от первого. В таком случае можно ожидать, что в третий день добыча составит такую же часть от второго дня (1,28 экз.), в четвертый день ожидаемое число — 0,55, а в пятый — 0,23. Естественно, реальные попадания дискретны. Мы видим, что в третий день расхождение с ожидаемым результатом составило 0,28 экз., сумма добытых за 4 дня отличается от ожидаемого на 0,83 экз., а сумма добытых за все пять дней отлова — только на 0,06. Таким образом, отклонения от ожидаемого очень невелики. Распределение попаданий по дням отлова вполне удовлетворяет условию геометрической прогрессии. Если мы правы в этом предположении, то дальнейший отлов уже ничего не мог дать — все оседлые обитатели участка выловлены.

Сопоставляя результаты наблюдений за поедаемостью приманок с данными, полученными путем вылова, можно заключить следующее. Характер

распределения поеденных приманок на маршрутной линии дает представление не только о наличии или отсутствии грызунов. Эти данные могут быть использованы и для оценки распределения грызунов, размера семейного участка и количества таких участков на единицу длины учетной линии. Поскольку становится известным диаметр участка, его можно сопоставить с шириной полосы, на которой проведен учет. А если известен средний состав семьи, то может быть вычислена и плотность заселения.

В. С. СМЕРНОВ, С. Г. ТОКМАКОВА

ИЗМЕНЕНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ ТУНДРОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ КОНСУМЕНТОВ

Рациональное использование биологических ресурсов невозможно без знания экономики природы. «Среди взаимосвязей между организмами, входящими в состав определенных БГЦ, основное значение имеют пищевые связи. В цепях питания мы видим наиболее типичные формы зависимостей» (Шмальгаузен, 1969). Ч. Элтон (1960) тоже относит пищевые взаимоотношения к интегрирующим факторам, поддерживающим целостность экосистемы. Такой же точки зрения придерживаются и другие исследователи (Воронов, 1959, 1969; Макфедьен, 1965; Одум, 1968; Петрусевиц, 1967; Рафес, 1968; Тихомиров, 1966; Шварц, 1967; Динесманн, 1966).

Исследование пищевых связей позволяет учитывать природные ресурсы и возможности их восстановления и использования, а также открывает широкие перспективы для сознательного увеличения продуктивности.

Существует несколько трофических уровней, из них уровень травоядных человек использует особенно интенсивно. Однако работ по этому вопросу недостаточно, и мнения разных исследователей о воздействии грызунов на растительность очень противоречивы. Полностью отсутствуют количественные исследования по восстановлению растительности и изменению ее под влиянием грызунов. По мнению одних авторов, мышевидные грызуны играют очень существенную роль во всех зонах без исключения, входя в основную группу животных, играющих ведущую роль в природных процессах (Формозов, Воронов, 1939; Шварц, 1963; Ходашева, 1966; Gross, 1970). Другие считают, что влияние мышевидных грызунов даже в годы их высокой численности незначительно (Андрушко, 1939; Чернявский, 1970; Summerhayes, 1941; Krebs, 1964; Lennart, 1971).

Противоречия обнаруживаются даже при оценке роли одного и того же вида. Это особенно бросается в глаза при сопоставлении работ, посвященных роли лемминга в тундровых фитоценозах. Еще Ф. Д. Плеске (1887), а позднее Экман (Ekman, 1931), М. А. Насимович (Насимович и др., 1948), Ф. Б. Чернявский (1970) и Krebs (1964) считали кормовые ресурсы лемминга неограниченными, и даже в годы массового размножения, по их мнению, лемминги лишь незначительно повреждают растительные сообщества тундры. Мнение других авторов (Кошкина, 1961, 1970; Kalela, 1949; Pitelka, 1957; Schultz, 1964) сводится к тому, что лемминги очень сильно подрывают свою кормовую базу, уничтожая до 80—90%, а в некоторых случаях до 100% надземной массы. Даже когда речь идет, казалось бы, об одном и том же конкретном этапе динамики численности — о пике, разные авторы однозначно оценивают действие этого грызуна на растительность при разной фактической плотности популяции. У Т. И. Кошкиной (1970), например, при пике численности плотность популяции 250 экз. на 1 га, а у Шульца (Schultz, 1964) — 105, но оба автора оценивают ущерб, нанесенный леммингами растительности, в эквивалентном количестве.

Такого рода противоречия в оценке влияния одних и тех же видов травоядных на растительность вскрыты в обширной литературной сводке у А. М. Андрушко (1939). Эти разногласия происходят от того, что почти во всех работах отсутствуют точные количественные данные и конкретные эксперименты, и правы те исследователи, которые утверждают, что без количественной оценки невозможно выяснение роли и места животных в природных процессах и круговороте веществ.

Одум (1968) о вспышках численности пишет: «В случае экосистемы, по-видимому, еще неизвестно, что такое крайность: перевыпас определенно считается вредным, но что представляет собой перевыпас в различных экосистемах, до сих пор не выражено в единицах миграции энергии». К этому нужно добавить, что неизвестно и что такое оптимум — понятие, не менее важное в изучении экосистем, энергетических связей между разными звеньями.

Строго говоря, необходимо ввести понятия оптимальной, максимальной и минимальной численности консументов для каждого фитоценоза, каждое из которых должно подразумевать определенное число особей данного вида грызунов на единицу площади фитоценоза.

Приступая к исследованиям, мы исходили из следующих теоретических предпосылок. Оптимальная плотность, в нашем понимании, — это такая численность консумента, при которой растительное сообщество создает максимальное количество органических веществ на единицу площади без последующего снижения его продуктивности. Что касается максимальной и минимальной численности, то из сопоставления с данным выше определением ясно, что при минимальной и максимальной плотности потребителя органическое вещество будет создаваться в меньшем количестве. Нагрузку на фитоценоз в ходе ее увеличения можно представить схематически в таком виде.

При полном отсутствии потребителей растительность возобновляется лишь в той мере, в какой имеется естественный отход в силу различных климатических воздействий. Фитомасса в таких условиях может быть очень высокой, но по причине незначительного отхода и, соответственно, слабого возобновления продуктивность ее низкая. При умеренном потреблении растений животными (грызунами, насекомыми, копытными) и растения возобновляются интенсивнее. Хотя общая фитомасса в этом случае и оказывается сниженной по сравнению с исходным вариантом, продуктивность (количество органического вещества, производимого растениями за вегетационный сезон) повышается. Более интенсивное потребление растений животными приведет уже к тому, что даже самое напряженное возобновление не сможет полностью компенсировать ущерб, и суммарная продукция органического вещества окажется меньшей. В дальнейшем проявятся нарушения не только количественного, но и качественного характера: часть видов растений не сможет противостоять столь интенсивному уничтожению и должна будет уступить место более стойким или менее поедаемым растениям; начнется зоогенная сукцессия. В таком случае, максимальной плотностью потребителя для данного растительного сообщества можно считать ту предельную плотность, превышение которой приведет к зоогенной сукцессии.

Что касается определения минимальной численности потребителей, то прежде всего в этот разряд попадает случай полного их отсутствия: на воздействие, равное нулю, растительное сообщество никак не реагирует. Но в такой же мере безразличным для сообщества может оказаться выедание, например, 5—10 растений с каждого квадратного метра при их плотности 1,5—2 тыс. Поэтому минимальной мы вправе считать такую численность консумента, при которой растительное сообщество еще никак не

Таблица 1
Динамика плотности растений на контрольных участках, шт/м²

Показатель	1968 г.	1969 г.	1970 г.	1971 г.
Плотность растений				
весна	1308	1092	1140	1260
осень	1780	1612	1767	1990
Прирост	410	520	627	730

максимальная продукция органического вещества. По данному выше определению, такой максимум наступит при оптимальной численности грызунов, уровень которой определится целым комплексом факторов. Следует также полагать, что если продуктивность растений будет максимальной, то близкой к максимуму будет и вторичная продуктивность. Более того, мы предполагаем, что в условиях ненарушенного биоценоза виды как растений, так и животных приспосабливаются к тому, чтобы регулировать плотность, приближая ее к оптимальному уровню. Механизмы, регулирующие численность грызунов, какими бы они ни были, обеспечивают выход численности на этот уровень, и только изменения погодных условий и воздействие антропогенных и других факторов нарушают сложившиеся в природе оптимальные соотношения.

В качестве одного из вариантов проверки высказанных нами соображений можно представить исследование при разной создавшейся естественным путем численности грызунов. Надо иметь в виду, что в таком случае наблюдения пришлось бы проводить либо в разных пунктах, где имеются различия в численности, либо в одном пункте, но в годы с разной численностью. В обоих вариантах не может быть найдено достаточно хорошего контроля, т. е. участков, в которых растительность находилась бы в совершенно таких же условиях, как и на опытных участках, но без воздействия грызунов. На наших контрольных участках, не заселенных грызунами, к концу вегетационного сезона в 1968 и 1969 гг. фитомасса оказалась заметно разной (см. табл. 1). Будь это участки с разной заселенностью грызунами, мы могли бы предполагать, что различия в фитомассе есть результат воздействия грызунов.

Во избежание подобного рода ошибок пытаемся исключить влияние погодных и других факторов, искусственно создавая разные плотности грызунов на разных участках одного и того же фитоценоза. Отклонения от контроля, не считая чисто случайных, могут быть только результатом прямого (поедание) и косвенного (удобрение, прореживание и т. д.) воздействия грызунов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на территории стационара «Харп» с 1968 г. Был выбран однородный осоково-пушицево-сфагновый участок в несколько гектаров, расположенный близ озера. Доминирующими видами на этом участке являются осока кругловатая (*Carex rotundata*) и пушица средняя (*Eriophorum medium*), а также сплошной сфагнум высотой около 10—12 см. Очень незначительна примесь сабельника болотного (*Comarum palustre*) и осоки длиннокорневищной (*Carex chordoriza*). Последняя встречается в количестве 1—2 экз. на 1 м².

реагирует на нанесенный ущерб («не замечает» этого ущерба и поэтому не стремится восстановить первоначальную плотность).

Разумеется, границы между названными тремя плотностями имеют широкую зону переходных состояний.

Наша задача состоит в том, чтобы найти те условия, при которых осуществится макси-

В течение четырех лет вели наблюдения за продуктивностью, фенологией цветения и плодоношения доминирующих видов и изменением этих показателей под влиянием полевых Миддендорфа (*Microtus middendorffi*) и экономки (*M. oeconomus*).

По литературным данным (Дунаева, 1948; Шварц, 1959; Карасева, Ильенко, 1957; Кошкина, 1970), пища этих полевых состоит в основном из осоки, пушицы и злаков.

Были заложены экспериментальные площадки по 200 м² (10×20) каждая и расположенные между ними контрольные по 100 м² (5×20). Площадки огорожены мелкоячеистой сеткой: верхний край сетки — на высоте 30 см над уровнем грунта, нижний на 5—7 см углублен в грунт. Чтобы грызуны не перелезали через ограждение, над верхним краем сетки на изоляторах (пластинки полистирола) натянута алюминиевая проволока, на которую от батарей подается ток напряжением 240 в. Такого напряжения при большой силе тока было бы достаточно, чтобы убить полевку. Во избежание этого ток на сетку подается не прямо от батарей, а от конденсатора емкостью 20 мкф. Конденсатор заряжается от батарей через сопротивление в 100 ком. Коснувшись провода, грызун спрыгивает обратно, а если он этого не успевает сделать достаточно быстро, то по мере разряда конденсатора сила тока ослабевает. Даже после полного разряда конденсатора он успевает снова зарядиться через 5 сек, так что ограждение практически постоянно находится под током. Расход энергии на ограждение ничтожен. Приходится только тщательно следить, чтобы растения не касались провода. Иначе напряжение на проводе, особенно в дождливую погоду, может упасть до значений, не отпугивающих грызунов, и повысится расход тока.

В электрическую цепь ограждения последовательно включается электромагнитное реле, и все импульсы (результаты прикосновений грызунов к проводу) регистрируются на самописце, переделанном из термографа. Такого рода регистрация не только служит для контроля за попытками животных преодолеть ограждение, но может использоваться и для контроля за численностью грызунов на каждом заселенном ими участке: число регистраций приблизительно пропорционально численности. Выпуская грызунов на такие изолированные площадки, можно создать желаемую плотность.

На контрольных и опытных участках до начала опытов изучалось состояние растительного покрова: определена надземная и подземная фитомасса, количество растений на 1 м², соотношение вегетативных и генеративных побегов.

В ходе опыта внутри участков было размечено по пять контрольных полос (рядом с ограждением, чтобы не входить на участок) размером 5×0,05 м. Для удобства наблюдений и дальнейшей статистической обработки каждая полоса подразделялась на отрезки 1,5 м. На них подсчитывалось общее количество растений, число сгрызенных и частично поврежденных.

Выгрызается этиолированная, скрытая в толще мха часть растения. Мы имели возможность определить длину выгрызенной части стебля. Благодаря наличию густого травостоя и мохового покрова в изучаемой ассоциации (до 1900 растений на 1 м²), уже будучи погрызенными осоки и пушицы остаются в вертикальном положении. Такие растения через несколько дней желтеют, и их легко отличить от неповрежденных. Раздвигая около них мох, можно измерить длину выгрызенной части стебля — измерить расстояние между несгрызенной частью стебля и частью, висющей над ней. Длина этого отрезка составляет $2,32 \pm 0,09$ см, а вес, судя по весу таких же частей растения, взятых неповрежденными, 0,01 г.

Для определения фитомассы мы внесли некоторые изменения в методику Л. Е. Родина и др. (1968). Они предлагают срезать растения поверх мха, затем вместе со мхом. В этом случае трудно заметить изменения, происходящие с растениями под влиянием погрызов полевок. В нашем варианте с площадок размером $0,5 \times 0,5$ м сначала вычесывается весь живой сфагнум; бурый, начинающий разлагаться, остается нетронутым. Затем срезаются все растения, включая побеги, которые были целиком скрыты в толще мхового покрова. Пробы разбираются по видам, взвешиваются, фиксируются в парах спирта, и подсчитывается количество растений. Очень густой травостой с большим количеством экземпляров в каждой пробе и однообразное распределение по участку позволяют ограничиться 6—8 повторностями: при определении фитомассы статистическая ошибка составляет около 5%.

При незначительных повреждениях фитоценоза полевками (5—6%), как показал наш опыт, очень трудно уловить разницу по фитомассе между контрольным и опытным участками. Об этом же пишут и другие исследователи. Schultz (1964) и Thompson (1955) показали, что трудно уловить разницу даже в 40 кг на гектар. При изучении воздействия грызунов на растительность принимали во внимание не фитомассу, а количество растений на единицу площади. Этот метод, к которому мы пришли экспериментальным путем, позволяет уловить даже незначительное воздействие грызунов (до 1%). Бросая произвольно проволоочный квадрат $0,25 \text{ м}^2$ на опытный участок, выбираем сгрызенные растения и подсчитываем оставшиеся в этом квадрате. Таким способом получаем большое количество информации, не повреждая участок, т. е. не уничтожая растения и мох в больших количествах. Вмешательство человека сводится к минимуму. Но не только в этом преимущество подсчета растений перед срезанием (и взвешиванием). Срезая квадраты весной и осенью, получаем лишь средние данные, при большом числе повторностей — об увеличении фитомассы. Всегда можно найти квадраты весеннего учета, в которых фитомасса больше, чем на квадратах такого же размера осенью. Причина — в случайном варьировании. Поэтому в некоторых квадратах опытного участка, несмотря на выедание растений грызунами, фитомассы может случайно оказаться больше, чем на контроле. Здесь случайные причины могут создать видимость обратного эффекта: фитомасса с весны к осени в действительности увеличилась, или в контроле больше по сравнению с опытом, но единичные наблюдения покажут обратное. Поэтому и требуется большое количество повторных проб. Но и это условие при небольших изменениях дает недостоверные различия между двумя сравниваемыми оценками. Если мы подсчитываем поврежденные растения и техническая ошибка в подсчете исключена, то даже одно, два, три таких растения на учетную площадку — величина вполне реальная. Мы сравниваем число сгрызенных растений с числом уцелевших, и в этом варианте никак не может получиться минусовых значений.

Безусловно, этот метод, при большей чувствительности, не даст нам представления об энергетике в количественном выражении. Необходимо учитывать фитомассу в граммах сухого веса на единицу площади и калорийность этих растений. Мы считаем обязательным учитывать подземную биомассу наравне с надземной. Для этого вырезается монолит размером $0,25 \times 0,25$ м и на всю глубину корневых систем (15—20 см). Корни и корневища отмывают, живые отделяют от мертвых, взвешивают, фиксируют в спиртовых парах, чтобы в дальнейшем в лабораторных условиях провести определение воздушно-сухого веса и калорийности. Калориметрирование проб, взятых в разное время вегетационного сезона с контрольного и опытного участков, проводить обязательно, так как данные о воз-

Таблица 2

Изменение растительной ассоциации под воздействием консументов

Показатель, шт/м ²	1968 г.		1969 г.			1970 г.				1971 г.	
	1*	2	1	2	3	1	2	3	5	1	3
Биомасса											
весна	1320	1200	817	1115	1102	1215	1041	1128	1140	1259	1152
осень	1134	1718	1592	1593	1602	1844	1624	1530	1783	1070	1979
Сгрызенные растения											
количество	646	84	—	58	55	—	102	322	137	960	—
процент	51,2	6,4	—	5,1	5	—	9,8	29	12	79	—
Прирост растений	460	538	771	536	555	629	685	724	780	771	827

* Номер площади.

душно-сухом весе не могут достаточно полно отражать истинную продуктивность. Не может быть уверенности, что быстро растущие (в начале лета) и уже закончившие рост растения имеют одинаковую калорийность. Наличие минеральных веществ, в частности большого количества кремния в осоках, не может рассматриваться как свидетельство биологической продуктивности.

Под биологической продукцией растений следует понимать органические вещества, созданные посредством фотосинтеза, даже если в дальнейшем эти растения съедены грызунами. Учет одной надземной массы может создать неверное представление о продуктивности. В начале вегетации надземные части растений бурно увеличивают массу; быстро возрастает их калорийность. Но это не результат фотосинтеза органических веществ, а в значительной мере лишь переход пластических веществ из подземных частей. Осенью же, перед пожелтением надземных частей, пластические вещества переходят вновь в корневища, создавая базу для бурного роста следующей весной. Собственно продуктивностью за вегетационный сезон следует считать разницу между числом калорий во всей фитомассе на 1 м² весной и осенью (в начале и в конце опыта), независимо от того, в каких частях растения эта энергия сосредоточена. Однако для предварительной оценки получаемых результатов мы используем число растений на 1 м² и их воздушно-сухой вес.

На площадках создавали различную численность полевок. Всего было проведено 9 экспериментов. Полевок подсаживали 10—15 июля ежегодно и держали там до тех пор, пока они не съедали определенную долю растительности (табл. 2). Площадки были заселены следующим образом: в 1968 г. — № 1 (19 экономок) и № 2 (6 экономок); в 1969 г. — № 2 (6 экономок) и № 3 (6 полевок Миддендорфа); в 1970 г. — № 2 (4 экономки), № 3 (12 экономок), № 4 (14 полевок Миддендорфа), № 5 (5 экономок); в 1971 г. половина площадки № 1 (16 экономок).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Растительность на разных участках была выедена грызунами на 5,1; 6,4; 9,8; 29; 51 и 79% от числа побегов весной. Проследив восстановление растительности на этих участках, заметили, что ущерб в 5, 6 и 9,8% восстанавливается в этом же году; при выедании 29 и 51% побегов исходная численность полностью восстанавливается к следующей осени. При еще более сильном повреждении растений этот процесс не завершается даже в течение следующего года. На участках, где растительность была повреж-

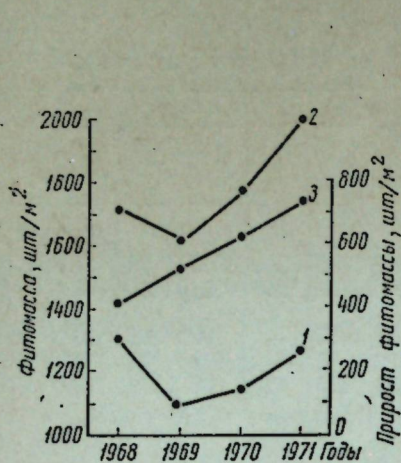


Рис. 1. Динамика численности растений на контроле:
1 — весна, 2 — осень, 3 — прирост.

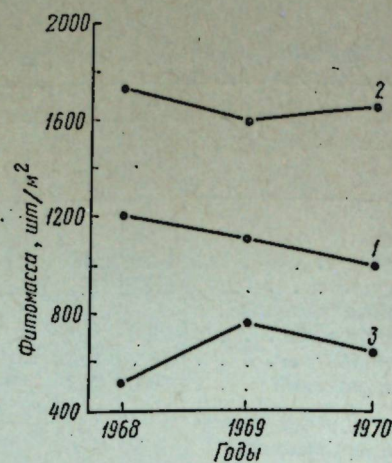


Рис. 2. Динамика численности растений на участке № 2.
1 — весна, 2 — осень, 3 — прирост.

дена на 5—10 и даже на 29% изменений состава растительного сообщества не произошло. На участке же, где растительность была повреждена на 51%, проявились существенные изменения. Грунт под дорожками полевых оттаивал глубже, возобновление осок увеличилось в 1,5 раза, улучшилось их генеративное состояние (они стали обильнее цвести), увеличилась кустистость.

У пушицы увеличилось количество семян в головке, цветение было более обильным, чем в контроле. Результаты наблюдений за возобновлением растительного сообщества дают нам представление о темпах восстановления растительности от ущерба различной градации.

В дальнейшем будем рассматривать изменения растительной ассоциации под воздействием только полевки-экономки, так как полевка Миддендорфа, взятая в некоторых опытах, наносит растительности повреждения другого характера. Если экономка питается в основном осокой, то полевка Миддендорфа предпочитает пушицу — вид, занимающий по фитомассе второе место.

Рассмотрим изменение фитомассы на контрольных участках (рис. 1), с которыми нам придется сравнивать результаты экспериментов. Число растений на 1 м² весной — от 1092 до 1308 шт., а осенью — от 1612 до 1990. Прирост числа растений за вегетационный период составил от 410 (1968 г.) до 730 шт. (1971 г.). Причины этих изменений по годам не ясны, но весенние отклонения от среднего уровня совпадают с осенними, свидетельствуя о том, что уровни по годам отличаются. На наш взгляд, это может быть частью многолетнего цикла динамики численности. На экспериментальном участке № 2 (рис. 2), где начиная с 1968 г. слабая, но ежегодно повторяющаяся нагрузка оказывала довольно равномерное воздействие (выедалось 6,4; 5,1 и 9,8% побегов), количество растений при осеннем учете оказывалось чуть ниже, чем на контрольном участке (в среднем 96,9%). Увеличение числа растений за вегетационный сезон составило 538, 536 и 685 экз/м². Несмотря на пониженную осеннюю численность, прирост на этом участке был выше, чем на контрольном, и составлял 130, 103 и 109%.

На участке № 1 интенсивное воздействие на растительность было только летом 1968 г., когда грызунами был выеден 51% растений. В дальнейшем наблюдали восстановление растительности. Грызуны уничтожили 646 растений на 1 м², но к осени число растений снизилось с 1320 только

до 1134, на 186 экз. Следовательно, на участке вместе с уничтоженными побегами к осени могло оказаться 1780 экз. против 1718 на контрольном. За счет усиленного возобновления появилось дополнительно по 62 растения на 1 м². Кроме того, в моховом покрове появилась густая щетка молодых побегов, высота которых не превышала 1 см² над бурой частью мха и не учитывалась нами.

В следующий вегетационный сезон прирост составил уже 817 экз., на 297 экз. больше, чем в контроле. В результате интенсивного восстановления

уже к концу этого сезона плотность травостоя на контрольном и опытном участках сравнялась. Однако продолжали сохраняться некоторые качественные различия. Отмечено более обильное цветение пушицы; у осоки увеличилось количество колосков (контроль — 1—2, опыт — 3—4), а также дочерних побегов (кустистость).

Еще через год, в 1970 г., этот участок не отличался по возобновлению, а различия от контроля по количеству растений весной и осенью (больше на 75 и 77 побегов) возникли в результате лучшего их сохранения зимой. В этом одна из важных особенностей восстановительного процесса. Пока участок не восстановится полностью, растения не только интенсивнее возобновляются, но и зимняя гибель оказывается уменьшенной. Так, за зиму 1968/69 гг. на контрольном участке число побегов снизилось на 626 экз., № 2 — на 603, № 1 — только на 317.

Как и следовало ожидать, по истечении некоторого времени растительность полностью восстанавливается, хотя и за различное время. Однако ввиду того, что в конце процесса различия между контролем и опытом ничтожны, невозможно точно оценить момент, когда на фоне случайных колебаний последний раз проявляются закономерные сдвиги. Для выявления оптимальных соотношений между продуцентом и консументом нужен иной подход. Как и в любом асимптотическом процессе, здесь наиболее заметные по величине изменения происходят на начальных этапах. Чтобы сопоставить интенсивность восстановления после разных нагрузок, нужно сравнивать изменения, протекающие за равные и относительно небольшие отрезки времени сразу после нанесения ущерба. Для сравнения взяли время с начала опыта до конца вегетационного периода (рис. 3). По оси абсцисс откладывается нагрузка на фитоценоз, выраженная числом сгрызенных растений на 1 м²; а по оси ординат — разница между контролем и опытом в числе побегов, появившихся за лето, которая есть не что иное, как показатель повышения продуктивности на единицу площади. Полученная кривая имеет четко выраженный максимум при выедании от 100 до 250—300 растений на 1 м² дополнительно к тому, что имеется на контрольном участке.

Этот прирост оказывается значительно меньшим в зоне минимальных повреждений, стремясь к нулю при полном отсутствии таковых: прирост за лето равен приросту в контроле. При нагрузках от 600 до 1000 выеденных побегов на 1 м² суммарный эффект восстановления растительного сообщества тоже оказывается заметно ослабленным.

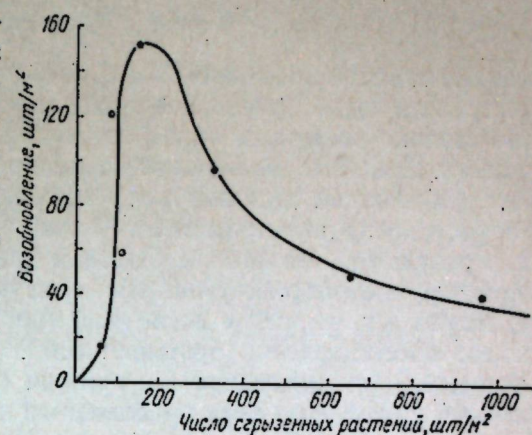


Рис. 3. Увеличение продуктивности осоково-пушицево-сфагновой ассоциации под воздействием полевых.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Любое растительное сообщество, находящееся в равновесном состоянии, т. е. существующее длительное время, производит в неизменных условиях ровно столько биомассы, чтобы компенсировать ее убыль по естественным причинам. При этом оно имеет некоторый резерв способности к воспроизводству, необходимый для покрытия избыточного отхода. Необходимость в усиленном воспроизводстве может возникнуть как при гибели части растений в результате стихийных бедствий или отклонения погодных условий от средних многолетних уровней в худшую сторону (вымокание, вымерзание, засуха и т. п.), так и после выедания растительными животными. Процесс восстановления протекает асимптотически: чем больше растений уничтожено, тем интенсивнее стремится сообщество компенсировать причиненный ущерб, а по мере приближения к свойственной сообществу норме интенсивность возобновления ослабевает. Этот процесс должен укладываться в общезвестный закон логического роста: $\frac{dN}{dt} = rN(K - N)$.

Полученные нами данные по возобновлению растительности на участках с различной степенью выедания грызунами свидетельствуют о том, что существует криволинейная зависимость между степенью выедания и интенсивностью возобновления растений в расчете на единицу площади. Среди испытанных нами разных уровней потребления растительности выявлены такие, при которых растительное сообщество дает максимальный прирост по числу растений на единицу площади, и уровни, при которых прирост оказывается заметно меньшим, хотя и продолжает оставаться выше интенсивности возобновления на контрольных участках. Максимальным оказывается прирост при умеренном выедании, свидетельствуя тем самым об оптимальном соотношении продуцента и консумента. Этот максимум охватывает зону нагрузок на растительное сообщество примерно от 5 до 12% от общего числа произрастающих растений (от 100 до 250 экз. на квадратный метр при осенней численности на контрольном участке от 1600 до 2000 экз.).

Может показаться, что полученные результаты находятся в противоречии с высказанным выше положением об усилении воспроизводства пропорционально нанесенному ущербу. Однако надо принять во внимание, что на участках, подвергавшихся интенсивному выеданию, вся нагрузка по возобновлению приходилась на меньшее число растений, чем в контроле и в опытах с незначительным выеданием. Даже при самом напряженном возобновлении здесь суммарный прирост оказывается меньшим. Если же вычислить количество вновь образованных дочерних побегов в расчете на 100 материнских, то оказывается, что чем интенсивнее нагрузка (выедание), тем интенсивнее и возобновление (рис. 4). Так, в 1970 г. на 100 материнских побегов в контроле появилось 55 дочерних, при нагрузке в 9,8% — 72, в 12% — 78 и при 29% — 90 (см. рис. 4). Следовательно, зависимость интенсивности возобновления в расчете на 100 растений криволинейна. При слабых нагрузках она пропорциональна величине ущерба, но имеет свойственный виду максимум и не может превзойти его. Именно поэтому интенсивное выедание приводит к снижению продуктивности. Само по себе это утверждение не содержит принципиальной новизны, ибо известно, что чрезмерная эксплуатация пастбищ или сенокосных угодий, а также излишне высокая численность диких растительноядных животных снижают продуктивность. Здесь мы показали, что наимыгоднейшее соотношение продуцентов и консументов может быть найдено экспериментальным путем.

Для изучаемого нами сообщества оптимальным можно считать выедание 100—200 растений на квадратный метр. Это суточная норма потребле-

ния одной полевки. Следовательно, средняя годовая плотность населения полевки в 30—50 экз. на 1 га и является оптимальной. Не располагая данными о плотности населения экономки в пике численности в условиях, близких к нашим (для осоково-пушицевых ассоциаций), мы в состоянии сравнить наши результаты лишь с данными по леммингу, который населяет сходные места обитания. Плотность населения лемминга в 105 экз/га (Schultz, 1964), безусловно, выше оптимальной, но если такой плотности достигнет экомка, это не будет еще катастрофической ситуацией для растительной ассоциации. Даже численность в 250 экз/га (Кошкина, 1970), если она держится не круглый год, а лишь несколько месяцев, тоже не должна быть катастрофичной. Таким образом, создается впечатление, что при реально возникающих в природе ситуациях перенаселение вообще не создается. Действительно, если представить даже выедание 100% растений, то, судя по ходу полученной нами кривой (см. рис. 3), растительное сообщество может восстановить нанесенный ущерб. В таком случае возникает вопрос, возможно ли вообще катастрофическое повышение численности грызунов, способное разрушить растительное сообщество.

По-видимому, такая ситуация все-таки возможна. При выедании растений грызунами в течение целого лета можно уничтожить не только материнские, но и дочерние побеги. Для этого достаточно, чтобы скорость выедания оказалась выше скорости возобновления растительности. Если при выедании 79% материнских растений скорость возобновления составила 90 дочерних побегов на 100 материнских, то при выедании 100% скорость возобновления, по-видимому, окажется близкой к 100. Уничтожение и этих растений грызунами будет достаточным для разрушения растительного сообщества. Таким образом, уничтожение 200% от весенней численности растений недопустимо. И если эти количества перевести в численность полевки, то получим величину, в 20—30 раз превосходящую оптимальную численность грызунов — около 600—1000 экз/га при круглогодичном заселении.

Результаты, полученные нами, относятся к определенному растительному сообществу, и найденные числовые показатели не должны переноситься на иные условия. Однако нам представляется, что общая схема, отражающая оптимальные соотношения консумента и продуцента, остается неизменной не только применительно к другим консументам и растительным сообществам, но и к любым географическим зонам. В роли консумента может выступать любой потребитель растительности. Решающую роль в определении оптимального соотношения играет способность растений восстанавливать нанесенный ущерб.

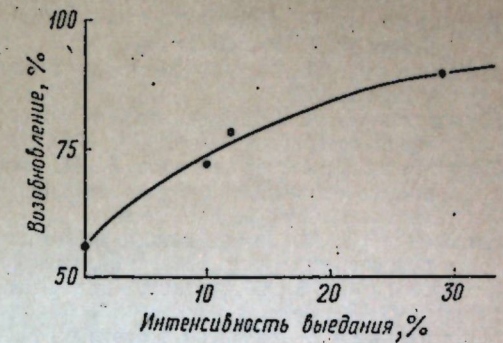


Рис. 4. Зависимость скорости возобновления осоки от интенсивности выедания ее полевками.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрушко А. М. Деятельность грызунов на сухих пастбищах Средней Азии. Л., Изд-во ЛГУ, 1939.
Воронов А. Г. Взаимоотношения животных и растений в различных географических зонах. — Уч. зап. МГУ, Биogeография, 1959, вып. 189.

- Воронов А. Г. Биогеографическая характеристика природных зон Советского Союза, ч. 1. М., 1969.
- Динесманн Л. Г. Программа и методика биоценологических исследований. М., «Наука», 1966.
- Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевков Ямала.— Труды Ин-та географии АН СССР, 1948, т. 41.
- Карасева Е. В., Ильенко А. И. Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изученные методом мечения зверьков.— Фауна и экология грызунов, вып. 5. М., Изд-во МГУ, 1957.
- Кошкина Т. В. Новые данные по питанию норвежского лемминга.— Бюлл. МОИП, нов. сер., отд. биол., 1961, т. 66, вып. 6.
- Кошкина Т. В. О факторах динамики численности леммингов.— Там же, 1970, вып. 45.
- Макфедьен Э. Экология животных. М., «Мир», 1965.
- Насимович А. А., Новиков Г. А., Семенов-Тяньшанский О. И. О норвежских леммингах.— Фауна и экология грызунов, вып. 3. М., 1948 (МОИП).
- Одум Е. Экология. М., «Просвещение», 1968.
- Петрусович К. Основные понятия в исследованиях вторичной продукции.— Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 1.
- Плеске Ф. Д. Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова. СПб., 1887.
- Рафес П. М. Экология животных и биогеоценология.— Бюлл. МОИП, 1968, т. 6073 (1).
- Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., «Наука», 1968.
- Тихомиров Б. А. Программа и методика биогеоценологических исследований. М., «Наука», 1966.
- Формозов А. Н., Воронов А. Г. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Казахстана и ее хозяйственное значение.— Уч. зап. МГУ, сер. зоол., 1939, вып. 20.
- Ходашева К. С. Зональные особенности населения наземных животных. М., «Наука», 1966.
- Чернявский Ф. Б. Особенности и возможные механизмы регуляции численности лемминговых популяций.— Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970 (Урал. фил. АН СССР).
- Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих.— Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Труды Салехардского стационара, 1959, вып. 1.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике.— Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1963, вып. 33.
- Шварц С. С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах.— Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 5.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М., «Наука», 1969.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М., ИЛ, 1960.
- Ekmán. Die Wirbeltiere der arctischen und subarctischen Hochgebirgszone im nordlichen Schweden.— Naturw. Untersuch. Sarekgeeb., 1931, Bd. 4.
- Gross J. E. The role of small herbivorous mammals in the functioning of the Grassland ecosystem. IBP Grassland ecosystem, 1970.
- Krebs C. J. The lemming cycle of Baker. Lake, Northwest territories during 1959—1962.— Arctic Inst. North. America, 1964, vol. 15.
- Kalala O. Über Fieldlemming— invasionen und andere reguläre Tierwanderungen mit einer Übersicht der Kleinnagergradationen in Finnisch— Lapland 1900—1948. Ann. Zool., Soc. Zool. et Bot. Fennice. "Vanamo", 1949, vol. 13, N 5.
- Lennart H. Estimates of the productivity of small mammals in the South Swedish spruce plantation.— Ann. Zool. fenn., 1971, vol. 8, N 1.
- Pitelka F. A. Some characteristics of microtine cycles in the arctic Eighteenth. Annual Biology Colloquium: Arctic Biology Corvallis, Oregon, 1957.
- Summenhayes V. S. The effect of voles (*Microtus agrestis*) of vegetation.— J. Ecol., 1941, vol. 29.
- Schultz A. M. The nutrient—recovery hypothesis for arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to arctic microtine cycles. "Grazing Terrestrial and Marine Environments". Oxford, Blackwell Scient. Pubs., 1964.
- Thompson D. Q. The role of food and cover in population fluctuations of the brown lemming at Point Barrow, Alaska. Trans. N. Amer. Wildl. Conf., 1955, vol. 20.

В. С. СМЕРНОВ

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АВТОМАТИЧЕСКИХ УСТРОЙСТВ ДЛЯ УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Существует много различных методов оценки численности мелких млекопитающих. Чтобы результаты учетов были сопоставимы, особенно при сравнении данных разных авторов, необходима предельная стандартизация учетных работ. Стационар «Харп» организован для проведения исследований по Международной биологической программе, поэтому естественно было бы ожидать, что должны применяться стандартные методы учета («Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems», 1967; Gentry и др., 1968). Но так как местные условия несколько необычны, можно подобрать другие апробированные методы. Нами предлагается принципиально новое решение вопроса. Поэтому необходимо остановиться на тех недостатках существующих методов, которые не позволили ими воспользоваться. Эти недостатки сказываются не только в условиях лесотундры, где мы ведем работу, но и в других местах (Смирнов, 1964; Smirnov, 1967).

В популяционной экологии изучаются популяции в целом. Но невозможно себе представить, чтобы их можно было изучать иначе, чем через изучение отдельных особей. Представление о динамике численности может быть получено путем сопоставления плотностей населения. Последняя — качество, присущее популяции в целом. Но и этот показатель мы оцениваем через отдельные особи.

Все методы учета абсолютной численности мелких млекопитающих, в частности мышевидных грызунов, независимо от того, каким способом ведется подсчет, основываются на отлове отдельных животных. Можно дать такую обобщающую схему принципа, на котором основано определение абсолютной численности: оценивается количество животных на единице площади. В свою очередь, точность получаемых оценок прямо пропорциональна квадратному корню из количества регистраций. Под регистрацией следует понимать каждого пойманного грызуна или каждого меченого, попавшего повторно, или любого другого зарегистрированного при учете. В простейшем случае, когда вероятность попадания любого из животных есть величина постоянная, а фактическое попадание того или другого животного — явление случайное, не определенное однозначно самими условиями способа отлова (иначе не потребовалось бы проводить отлов, чтобы животное зарегистрировать), то величина статистической ошибки результата учета находится в таком же соотношении с определяемой величиной, как квадратный корень из числа отловленных с самим числом отловленных. Иначе говоря, чтобы определить численность с точностью в 10%, достаточно поймать 100 зверьков, а для достижения точности в 1% потребуется выловить уже 10 000 особей. Но для достижения высокой точности потребовалось бы основные усилия затрачивать только на отлов животных для учета. Ранее обращалось внимание на то, что результаты учета могут оказаться подчас очень неточными (Smirnov, 1967).

Вариабельность биологических явлений очень велика, а количественные оценки, используемые при учетах численности, особенно.

Любой количественный критерий, получаемый при исследованиях, может выражаться числами, и в каждом отдельном случае с определенной степенью вероятности можно ожидать осуществления любого из многих возможных вариантов. При учетах же численности возможны всего лишь два варианта: либо животное будет зарегистрировано, либо нет. Возможны только самые крайние значения численно выраженного результата. Отсюда и вариабельность результатов учета максимально высокая. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить коэффициенты вариации, скажем, для веса тела, индекса сердца, количества детенышей в помете и т. п. с коэффициентами вариации результатов учета. Даже по тем единичным случаям, когда отыскивалась вариабельность оценок численности, видно, что результаты учета варьируют по закону Пуассона. Коэффициент вариации при этом равен $\frac{\sqrt{M}}{M} \cdot 100$. Если средняя арифметическая меньше единицы,

то коэффициент вариации больше 100%. По прочим биологическим показателям он обычно равен 5—10, редко 20—30%. Это и обуславливает наиболее высокие требования к количеству наблюдений при учетах численности. Если для получения морфометрических или физиологических характеристик достаточно выборки в десятки или немногие сотни экземпляров, то для достижения такой же точности в учетных данных требуются многие сотни и даже тысячи наблюдений. Выловив сотню животных и имея из них всего лишь десяток беременных самок, можно определить среднюю плодовитость с меньшей ошибкой, чем среднюю плотность населения. Как бы точно ни были определены такие показатели, как средняя плодовитость, число пометов, процент самок, участвовавших в размножении, тем не менее представление о динамике численности будет приближенным именно из-за недостатка данных о численности исследуемых видов. Следовательно, помимо наблюдений над состоянием популяции, надо получить дополнительно большое количество информации для оценки численности.

В условиях стационарных исследований на ограниченной территории недопустимо изъятие большого количества животных, так как этим мы изменим динамику численности, создадим искусственное разрежение популяции. Это вызовет изменение среднего числа детенышей в помете и процента размножающихся самок, а в конечном счете будет изменена не только общая численность, но и возрастная структура популяции. Будет изучаться не свободно живущая популяция, а ее реакция на интенсивное истребление. Конечно, может быть использован какой-нибудь из методов учета, не сопряженный с уничтожением животных, например, отлов животных живоловками с последующим мечением и выпуском (оценка численности по индексу Линкольна) и т. п. Но даже в подобных случаях воздействие на популяцию не исключается. Зверьки, попавшие в ловушки, будут часами отсиживать в ловушках, в условиях, отнюдь не аналогичных естественным; будет израсходовано большое количество кормов для приманки и поддержки животных за время пребывания их в живоловках, следовательно, кормовой рацион окажется измененным.

В разных методах учета затраты труда на получение одной регистрации различны. Так, затраты на отлов одного грызуна при использовании линии ловушек не равны затратам на отлов одного меченого животного: чтобы поймать одно такое животное, надо предварительно пометить некоторое количество их. Преимущество одного метода над другим определяется общими затратами труда для достижения результата одинаковой точности. Если ставится вопрос о значительном увеличении количества регистраций, вопрос о затратах труда становится решающим. Возникает необхо-

димость в корне пересмотреть уже не методы, а принципы, с которыми мы подходим к методикам оценки численности.

Учитывая все сказанное, мы пришли к заключению, что необходимо принципиально изменить технику учета. Наблюдения проводить, не внося заметных изменений в состояние и структуру популяции, но получать значительно больше информации, свести к минимуму затраты труда на производство учетных работ. Для этого нужно применить какие-нибудь автоматические устройства, которые регистрировали бы животных без постоянного вмешательства человека, и только результаты такой регистрации собирались бы для оценки численности.

ПРИНЦИП РАБОТЫ

Проблема, которую мы пытаемся ставить, имеет несколько аспектов. С одной стороны, необходимо решить, какой принцип взять за основу для оценки численности. Необходимо применить метод, принципиально отличный от всех, так как ни одно автоматическое устройство, каким пользуются зоологи в настоящее время, не сможет, вероятно, смоделировать приемы отлова животных, мечения и их последующего распознавания среди регистрируемых. С другой стороны, надо найти наиболее эффективный путь переработки получаемой информации, обоснованные математические приемы, которые позволили бы с максимальной полнотой и наименьшими физическими затратами преобразовать эту информацию в данные о плотности населения изучаемого вида или группы видов. При этом мы не исключаем необходимость проводить прямые наблюдения над самими животными: изучать половой и возрастной состав, сроки и интенсивность размножения, количество и качество потребляемого корма и эффективность использования его животными; изучать взаимоотношения между особями в популяции и межвидовые связи. Только большинство этих вопросов может решаться путем исследования сравнительно небольшого числа животных.

Далеко не во всех случаях биологи для оценки численности, биомассы, продуктивности регистрируют животных поштучно. Для учета мелких беспозвоночных, например зоопланктона, отыскивают лишь суммарный вес живых организмов в стандартном объеме воды.

Попадание определенного количества животных в сотню ловушек есть не просто показатель численности, оно отражает динамическую плотность популяции (Ральф, 1945). Можно провести параллель между динамической плотностью популяции и манометрическим давлением газа. Правда, давление газа изотропно распространяется в трех взаимно перпендикулярных направлениях во всем объеме, а «давление» в популяции — только в двух направлениях на площади. Для определения давления газа нужна воспринимающая поверхность; чтобы выявить динамическую плотность, достаточно иметь линию, воспринимающую «давление». Собственно, линейные способы получения информации уже получили достаточно широкое распространение: учитывают линиями ловушек (Юргенсон, 1937; 1939; Кучерук, 1963), ловчими канавками (Снигиревская, 1947), используют плуговые борозды (Кузякин, 1963), заборчики (Тупикова и др., 1963). Более того, чтобы надежно сосчитать животных на ограниченной территории, окружают ее забором (Орлов и др., 1939). Иначе говоря, ставят перед животными преграду и подсчитывают количество столкновений. Число попаданий зависит как от количества животных, проходящих на единицу площади и оказавшихся вблизи мест установки ловушек, так и от их подвижности. То же самое можно сказать и об отлове давилками и живоловками. Правда, в этом случае линия не сплошная, а прерывистая. Следовательно, мы имели бы аналогичный результат, если бы просто регистриро-

вали случаи, когда животные в своем перемещении сталкиваются с искусственно созданной преградой. Однако устраивать преграды для животных на их участках нежелательно, так как, с одной стороны, это нарушает естественный ход жизни животных, а с другой — запомнив преграду в определенном месте, животное перестает к ней подходить. Воспринимающее устройство не должно быть препятствием для самого животного, не должно представлять для него что-то необычное.

КОНСТРУКТИВНЫЕ СООБРАЖЕНИЯ

Известны попытки регистрировать следы мышевидных грызунов на пылевых дорожках, на закопченной бумаге или жести. Надо только заметить, что на учет таким способом затрачивается значительно больше времени, чем на отлов живоловками. Для того чтобы проверить определенные математические соображения, мы испытали описанные ниже устройства.

В принципе вся система должна состоять из трех основных узлов: датчика — преграды, не ощутимой для животных, но способной уловить приближение животных к ней; усилителя импульсов, поскольку датчик может выдать только очень слабый импульс; и наконец, записывающего устройства, способного фиксировать всю информацию и сохранять ее.

Испытано несколько вариантов датчиков. Наиболее эффективный и легко изготавливаемый — латунные ленты шириной 10—15 мм, подвешенные на изоляторах. Пробегаая через такую линию, животное замыкает лапами смежные ленты, и из одной в другую может протекать ток. Этот слабый импульс тока, не ощутимый для животного, проходит через усилитель и регистрируется на записывающем устройстве. Чтобы животные не могли пройти под лентами, под ними укладываются полуметровые дощечки. Расстояние между лентой и дощечкой 1—1,5 см, а между смежными лентами 0,5 см.

Используемый нами способ записи позволяет определить направление движения грызуна. Для этого устанавливаются три ленты: одна, средняя — токонесущая, две крайние принимают ток. Прохождение животного через линию создает два импульса противоположного направления, следующих один за другим с интервалом в десятые доли секунды. Очередность импульсов позволяет установить направление движения животного.

Возможен также датчик, построенный по принципу конденсатора. Два изолированных провода, подвешенных один над другим, представляют конденсатор небольшой емкости. Животное, проходя между проводами, увеличивает его общую емкость. Хотя прибора еще и нет, он обладал бы следующими преимуществами. Животное проходило бы, не касаясь проводов, и тем не менее регистрировалось. Особенно привлекательно было бы использовать такой прибор, оставив его под снегом, так как информация о зимней подснежной деятельности грызунов скудна и в большинстве своем лишь косвенна. Однако радиотехническая схема такого прибора значительно сложнее и, вероятно, потребует более квалифицированного обслуживания.

Все питание прибора, безусловно, должно быть батарейным, а расход энергии — минимальным. Это во многом предопределяет конструкцию усилителя, записывающего блока и даже датчика. Так, при первом знакомстве с поставленной задачей может показаться, что в качестве датчика лучше использовать фотоэлементы. Но рельеф местности не позволит пользоваться лучом большой длины. Значит, на каждые 1—2 м пришлось бы ставить фотоэлемент и, главное, постоянный источник света. Если подсчитать, сколько энергии потребуется хотя бы для 10—20 миниатюрных лампочек,

то станет ясно, что вдали от линии электропередачи фотоэлементы применить невозможно.

Для начала мы ограничились первой схемой — контактным датчиком, пригодным для летнего времени. Длина датчика может быть большой: при установке латунных лент на высококачественных изоляторах — до сотни метров, а возможно, и больше. Качество изоляторов имеет большое значение. Первая попытка использовать изолятором резину привела к тому, что в линии длиной 40 м сопротивление между латунными лентами составляло всего лишь сотни тысяч ом и было примерно равно сопротивлению тела грызуна. В сырую погоду оно снижалось до 20—40 тыс. ом. Переход грызуна уже не вносил никаких изменений, и импульс не формировался.

Усилитель может быть смонтирован по одной из стандартных схем, рекомендованных для подобных целей. На принципе работы записывающей части прибора следует остановиться. Самописцы с часовыми механизмами (термографы, барографы), даже рассчитанные на суточную запись, в которых бумага протягивается со скоростью 12 мм/час, для этой цели не годятся. Два импульса, следующие один за другим с интервалом в доли секунды, при такой записи совпадают, а нужно, чтобы расстояние между ними было по крайней мере в 0,5 мм. Но это значило бы, что за час должно протягиваться около 4 м бумажной ленты независимо от того, поступают ли импульсы или нет. Мы использовали другой способ записи. Поступление импульса приводит в движение не только перо самописца, но и протяжной механизм. Следующий импульс приходится со смещением в 1 мм. Остальное время бумажная лента остается неподвижной. Одна — две сотни регистраций умещаются на 20—40 см. Прибор может работать много дней без проверки. Параллельно с записью импульсов от датчика поступают также импульсы от часового механизма с интервалами в 1 час. Таким образом, за каждый час работы прибора импульсы регистраций животных располагаются между двумя смежными временными импульсами. Воспроизводится картина суточной активности.

Изменение числа регистраций в разные дни обнаруживает зависимость активности от погодных условий. Создается впечатление, что прибор работает скорее как регистратор активности, чем численности. По существу, полученные результаты в первоначальном виде действительно равноценны простой оценке относительной численности при отлове грызунов линиями ловушек. Количество регистраций можно так и рассматривать, если сравнивать результаты измерений за интервалы времени, не только равные по продолжительности, но и равноценные по уровню активности животных: сравнивать количество регистраций на единицу длины учетной линии за одни и те же часы суток в разных местах или в разные дни. Однако более глубокий анализ позволяет вычленил собственно численность. Основанием для такого анализа является то, что регистрируются не только переходы животных через линию, но и направление перехода.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ

Во всех методах учета, применяемых зоологами, основное внимание уделяется технике сбора данных; способы расстановки ловушек, время и порядок их проверки и т. п. Для количественной обработки данных считается достаточным вычислить среднюю арифметическую, в редких случаях еще и статистическую ошибку. При более глубокой математической обработке полученных данных можно повысить качество количественных оценок. Думается, однако, что препятствует этому не столько неумение пользоваться математическими приемами (при желании можно их освоить), сколько то обстоятельство, что первые же попытки применения матема-

тики ставят исследователя в неудобное положение. Он прежде всего обнаружит незаметное ранее обстоятельство, что статистические ошибки очень велики. Не имеет смысла проводить дальнейший анализ данных, оказавшихся очень приближенными. Вся система автоматической регистрации и направлена на то, чтобы обеспечить поступление информации в достаточном объеме. Только при этом условии имеет смысл вести дальнейшую обработку.

Наша задача состоит в том, чтобы отыскать пути преобразования первичных данных, полученных с помощью прибора, в показатель абсолютной численности.

При неизменной активности каждое животное в своем повседневном перемещении по индивидуальному участку проходит за единицу времени определенное расстояние. Если бы такие расстояния удалось многократно измерить, получилась бы средняя арифметическая, по мере увеличения количества измерений стремящаяся к постоянной величине. Ранее (Смирнов, 1965) мы обозначили эту величину как вектор перехода. Отнеся ее к интервалу времени в одни сутки, можно обозначить ее как вектор суточного перехода; расстояние, проходимое за 1 час, — часовой вектор перехода и т.д. Если животное в начале выбранного временного интервала находилось в точке *A*, а к концу окажется в точке *B*, то отрезок прямой, соединяющей эти две точки, и будет длиной вектора. Направление от *A* к *B* — направление вектора. Разумеется, животное проходит это расстояние не по прямой линии, и реально пройденный путь будет значительно больше. Но мы и не ставим своей целью проследить конкретный путь каждого отдельного животного или даже определить, какому животному соответствует тот или иной вектор. Будем оценивать только количество векторов противоположных направлений.

Линия датчика разделит обследуемую территорию на две зоны. Занимая индивидуальный участок, животное ограничивает свои перемещения только в его пределах. При установке прибора невозможно определить, в каком месте линия пересекает индивидуальные участки. На территории, свободной от животных, никаких регистраций не будет. Но и там, где линия проходит через участок, переход животного через линию — явление случайное. Если даже линия пересекает участок посередине, за взятый интервал времени животное может либо перейти из одной половины участка в другую, либо остаться до конца с той же стороны линии, где было до начала временного интервала. Так, если в начале этого интервала оно было в левой зоне, а к концу оказалось справа, переход через линию будет зарегистрирован. С равной вероятностью может произойти переход в противоположном направлении. Возможны и такие варианты, когда животное успеет перейти справа налево и затем вернуться назад или наоборот. В таких случаях начало и конец вектора окажутся в одной зоне. Хотя переход прибором регистрируется, для вычисления абсолютной численности он нам не потребуется.

Если вектор пересекает линию датчика слева направо, прибор может зарегистрировать единственный случай перехода, или же три, из них два слева направо и один справа налево, или, наконец, пять, семь или более переходов, но обязательно нечетное количество и в направлении вектора на один переход больше, чем в противоположном направлении. Вычитая из числа переходов одного направления переходы другого направления, мы обязательно получим единицу со знаком плюс или минус. Знак означает направление перехода. Сколько бы раз животное ни пересекало линию, иначе говоря, как бы оно ни было активно, но если это было единственным животным, то в результате вычислений мы больше чем единицу не получим.

Возможные варианты разностей при разном количестве векторов, пересекающих линию

Число векторов на линии	Возможные разности								Число равновероятных вариантов	Средняя разность между количеством пересечений разных направлений	Средний квадрат разностей
	0	1	2	3	4	5	6	7	8		
0	1									1	0
1		2								2	1,00
2			2							4	1,00
3				2						8	1,50
4		6			2					16	1,50
5			20		10		2			32	1,87
6		20		30		12		2		64	1,87
7			70		42		14		2	128	2,18
8		70		112		56		16		256	2,18

Сам факт регистрации вектора случаен. Если получено четное число пересечений, то вектор не регистрируется, а если нечетное — регистрируется. Случайно и направление вектора перехода. Если животное переходит через линию, то направление вектора обязательно будет меняться в следующих одно за другим наблюдениях. Мы не можем рассчитывать, что за один отрезок времени линию пересечет только единственный вектор, т. е. лишь одно животное переместится через линию датчика. При двух векторах случайность их ориентировки относительно линии датчика допускает возможность пересечения в четырех равновероятных вариантах. Оба вектора могут пересечь линию слева направо ($AB+AB$); оба пересекают справа налево ($BA+BA$); первый — слева направо, второй — справа налево ($AB+BA$); первый — справа налево, второй — слева направо ($BA+AB$). При многократных повторностях количество этих вариантов будет равно. Поскольку неизвестно количество векторов, при вычислении разностей можно лишь установить, равна ли разность двум или нулю. В половине возможных вариантов, когда векторы идут в противоположных направлениях и разность равна нулю, результат можно истолковать как отсутствие переходов животных из одной зоны в другую. Другая половина вариантов даст нам верный результат. И если теперь вычислить средний результат на основании многих повторностей, он окажется заниженным вдвое.

При трех векторах, пересекающих линию, будет восемь равновероятных вариантов: $AB+AB+AB$, $AB+AB+BA$, $AB+BA+AB$, $AB+BA+BA$, $BA+AB+AB$, $BA+AB+BA$, $BA+BA+AB$ и $BA+BA+BA$. В шести случаях разность между числом переходов получится равной единице, а в двух — трем. В среднем приходится лишь по 1,5 вектора на наблюдение вместо ожидаемых трех. Результат, как и в предыдущем варианте, занижен в два раза. Дальнейшее увеличение числа векторов на учетной линии резко увеличивает разнообразие равновероятных вариантов. Если при одном векторе их может быть два, при двух векторах — четыре, при трех — восемь, то при четырех — 16 и т. д. В общем, если число векторов обозначим через *n*, то количество вариантов равно 2^n . Мы не будем разбирать все возможные варианты при большом количестве векторов, а рассмотрим результат по таблице, составленной для случаев, когда линию пересекает от 0 до 8 векторов. Сопоставим результаты вычислений с исходной величиной, с количеством векторов.

Средняя разность равна количеству векторов только в двух случаях: когда ни один вектор не пересекает линию (переходы через линию могут быть, и даже не в единичном количестве, но обязательно переход направо компенсируется переходом налево) и когда линия пересекается только одним вектором. При двух и трех векторах средняя разность оказывается заниженной вдвое, при четырех и пяти — заниженной в 2,67 раза, при шести и семи — в 3,2, при восьми и девяти — в 3,67 раза. Таблицу можно продолжать неограниченно, и обнаружится, что при дальнейшем увеличении числа векторов, приходящихся на линию, разность все больше отстает от суммы. Средний квадрат разности совпадает с количеством векторов, приходящихся на линию датчика. Эта закономерность сохраняется во всех вариантах. Для определения количества векторов перехода, приходящихся на линию датчика, нужно иметь большое количество повторностей, для каждой вычислить разность между числом переходов в том и другом направлении, возвести каждую разность в квадрат, и среднее арифметическое из полученных величин покажет нам, сколько животных перешло через учетную линию в среднем за один интервал времени. Такой же результат будет получен, если учетная линия состоит из многих отрезков, запись с которых ведется независимо. Увеличение количества линий или разбивка на несколько отрезков позволяют сократить время на накопление данных для получения оценки с удовлетворительной точностью.

На линии большой длины сама плотность животных может оказаться различной. Если, например, на половине длины линии плотность равна шести векторам на целый отрезок, а на другой половине только двум, то анализ без разделения на зоны высокой и низкой численности даст усредненную оценку, в данном примере — четыре. Точно такой же результат будет и в том случае, если одна линия проходит целиком в зоне высокой плотности, а другая — в зоне низкой плотности. Вычисляя сумму квадратов разностей, мы получаем сумму векторов, пересекающих все анализируемые отрезки или во все интервалы времени. Не имеет значения, что в разные часы суток количество векторов будет различным. Круглосуточное наблюдение с часовыми интервалами отразит среднее количество переходов животных, приходящееся на час, так же, как если бы активность была равномерной.

Все высказанные здесь соображения не воспринимаются или не сразу воспринимаются читателем как бесспорная истина. Чтобы убедиться в правильности приведенных выкладок, лучше всего проверить их. Все, что до сих пор излагалось, можно смоделировать на бумаге. В качестве вектора можно использовать отрезок прямой, «иглу», как говорят математики. Можно взять действительно обычную иглу и наудачу бросать ее на лист бумаги. После того, как будет нанесено несколько сотен векторов, провести несколько (до десятка или больше) произвольно направленных прямых линий. Будут получены пересечения линий с векторами. Каждую из линий можно принять за результат регистрации в течение часа.

До сих пор мы не объясняли, на основании каких математических законов средний квадрат разности равен среднему числу векторов, пересекающих линию. Пересечение линии датчика векторами, как и отсутствие таковых, — величина случайная. Пусть слева направо линию пересекает в среднем M_1 векторов. Это — редкое явление: минимальный предел, 0 пересечений, находится вблизи среднего арифметического, а максимальный — ничем не ограничен. На остальных линиях модели может оказаться количество пересечений, превосходящее среднюю арифметическую в несколько раз. Путем статистической обработки результатов учета можно установить, что статистическое распределение подчиняется закону Пуассона. Основное следствие состоит в том, что дисперсия распределения пересечений

слева направо равна среднему арифметическому: $M_1 = \sigma_1^2$. Но и пересечения справа налево не только распределены по тому же закону, но и имеют ту же среднюю арифметическую, которую для удобства обозначим M_2 . Итак, $M_1 = M_2$ и $\sigma_1^2 = \sigma_2^2$. Вычитаем переходы справа налево из переходов слева направо. В среднем разность должна быть равной нулю. Однако каждое отдельное наблюдение отклоняется от среднего арифметического. Реальные разности не равны нулю. Они принимают положительные и отрицательные значения, которые можно представить в форме ряда распределения с присущей ему дисперсией и средним квадратическим отклонением. Это не будет распределением Пуассона хотя бы потому, что при средней разности, равной нулю, дисперсия не будет равной нулю. Существует правило аддитивности дисперсий: дисперсия суммы или разности случайных величин, функционально независимых, равна сумме дисперсий этих величин. Поэтому дисперсия разности переходов слева направо и справа налево равна сумме дисперсии этих же переходов. А поскольку каждая из дисперсий равна своей средней арифметической, то и дисперсия разности равна сумме переходов в том и другом направлении. Следовательно, отыскав дисперсию разностей между этими переходами, получим общую сумму переходов. Для отыскания дисперсии вычисляют отклонения единичных наблюдений от среднего арифметического, в нашем случае — от нуля. Значит, отклонения равны самим разностям, а дисперсия — среднему арифметическому из квадратов разностей. В данном случае дисперсия вычисляется делением суммы квадратов разностей на n , а не на $n - 1$, как это делается обычно в статистических расчетах. Такой способ вычислений не идет вразрез с общими правилами статистики. Делят на $n - 1$ в том случае, когда одна степень свободы теряется при вычислении средней арифметической. У нас же отклонения берутся не от средней арифметической, а от математического ожидания.

Поступление информации в большом количестве повторностей позволяет определить количество животных в зоне действия учетной линии. Но это еще не показатель плотности, так как нам известна только длина этой зоны (длина линии датчика), но ширина ее неизвестна. Это аналогично наблюдению при учете животных отловом линией ловушек: известна длина, но неизвестна ширина полосы, в которой ведется отлов. Число отловленных нельзя перевести в плотность животных. При использовании ловушек обходят это затруднение, расставляя ловушки многими параллельными рядами. Так, по методике, рекомендованной для учета численности по МБП, предлагается расставлять ловушки в 16 рядов, по 16 ловушек в ряду, с интервалами в том и другом направлении по 15 м. Мы могли бы пойти по этому же пути, разместив датчики в 16 параллельных линий. Но если увеличение числа ловушко-линий оправдано еще и тем, что большой объем работ позволит приблизиться к тому минимуму числа наблюдений, который желательно иметь, то для автоматически действующего прибора объем информации будет излишним. Ведь на каждый метр линии датчика может поступать объективная информация, тогда как при отлове информацией является попадание животных в ловушки, не создающие сплошной линии и проверяемые не ежечасно. При испытании прибора в условиях умеренной численности мы получали по одному пересечению линии примерно на каждый метр линии в сутки. Одна стометровая линия даст около сотни регистраций, десять — около тысячи. Приборы же предполагаются стационарными, устанавливаемыми на длительный срок. Десять дней работы прибора с тремя стометровыми датчиками дадут сведений о численности в большем объеме, чем 256 ловушек. Поэтому нет необходимости устанавливать больше трех-шести линий.

Будь нам известна длина вектора, можно было бы вычислить занимаемую животными площадь по формуле Формозова — Перелешина (Формозов, 1932; Перелешин, 1950). Хотя нам и неизвестна истинная протяженность вектора, принцип определения ширины зоны основан на исходных положениях этой формулы. Если зарегистрированы переходы животных через линию учетного маршрута, то животные находятся в полосе, ширина которой равна 0,637 длины наследа. Для нашего случая удобнее сформулировать эту зависимость так: в полосе, длина которой равна длине линии датчика, а ширина — длине вектора, учитывается 0,637 от числа животных, обитающих там. Но длина вектора не только неизвестна, но она еще варьирует в зависимости от времени суток, от погоды, изменяется в связи с сезонными изменениями активности (подвижности) животных. Поэтому длину вектора нельзя определить заранее. Она должна содержаться в той информации, которую мы получаем в момент учета.

Представим себе на местности полосу, ограниченную двумя параллельно расположенными линиями. Линии находятся на расстоянии, превышающем длину вектора, поэтому заведомо можно сказать, что на каждой из них регистрируются разные животные. Каждая линия дает независимую информацию о количестве пересекающих ее векторов. Можно вести вычисления разностей независимо для каждой линии, но можно представить их как одну линию вдвое большей длины. При этом разность можно вычислять, суммируя все переходы в одном направлении (к северу или к востоку) и вычитая из них все переходы другого направления. Но можно суммировать все переходы, направленные внутрь полосы, и вычитать переходы, направленные наружу. Результат вычислений будет одинаковым в пределах статистической ошибки. Половина зарегистрированных животных вошла внутрь полосы и к концу временного интервала находится там, другая половина была там к началу интервала, но вышла за пределы к концу его. Площадь полосы, ограниченной линиями, равна произведению длины линии на расстояние между ними. Количество же животных, находящихся на этой полосе, по меньшей мере равно числу вошедших. Но кроме вошедших есть еще животные либо вообще не пересекавшие ни одну из линий, либо выходившие, но к концу интервала обратно возвратившиеся туда. Начало и конец вектора перехода этих животных находятся внутри полосы, и мы их не обнаружим. Как бы мы после этого не увеличивали ширину полосы, число зарегистрированных животных при этом не увеличится. Количество же векторов, скрытых на полосе, будет возрастать пропорционально увеличению полосы. И наоборот, сближение линий приведет к уменьшению скрытых векторов, и при уменьшившейся площади количество зарегистрированных животных на единицу площади будет возрастать. Следовательно, при сближении линий будет уменьшаться погрешность за счет упомянутых скрытых векторов.

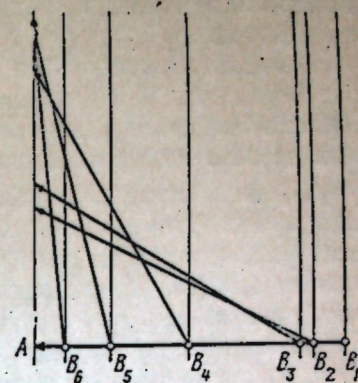
Уменьшая ширину полосы, можно сбить линии настолько, что некоторые из животных, войдя через одну из сторон, выйдут через другую. Ни в начале, ни в конце интервала животное не находилось внутри полосы и не будет учтено прибором, если разности вычислять по входам на полосу и выходам из нее. Если же вычислять разности для каждой линии отдельно, то никакого недоучета не будет. Результат будет таким же, как и при вычислениях на более широкой полосе. Это различие и послужит нам для определения истинного количества животных, находящихся на учетной полосе.

Рассмотрим этот процесс на схеме (см. рисунок). Расстояние между точками A и B_1 равно длине вектора. Одна из учетных линий — вертикаль, проходящая через точку A . Вторая линия поочередно перемещается, проходя через точки B_1, B_2, B_3 и т. д. Вектор начинается за пределами поло-

сы непосредственно вблизи линии. Если линия проходит через точку B_1 , ширина полосы точно равна длине вектора. Только вектор, направленный строго перпендикулярно линии, достигнет второй, неподвижной учетной линии, можно считать, что он пересечет ее. Но направление вектора варьирует во всех направлениях, поэтому пересечение обеих линий, если и может осуществиться, то лишь как редчайшее исключение. Практически все векторы не будут сквозными.

Точка B_2 удалена от точки A на 0,9 длины вектора. Если из нее выйдет вектор, перпендикулярный учетной линии, то он определенно окажется сквозным. И не только он, но и все другие векторы, направленные под углом от 0 до 26° . Остальные направления векторов (71% от всех возможных) не позволяют им выйти за пределы полосы. После смещения линии и вектора в точку B_3 , удаленную от точки A лишь на расстояние 0,87 длины вектора, не смогут пройти насквозь все векторы, имеющие угол больше 30° . Две трети векторов не могут ни при каких условиях пересечь полосу целиком. При ширине полосы вдвое меньшей, чем длина вектора, только треть векторов надежно закончится в ее пределах, а при ширине еще вдвое меньшей — только шестая часть. Эти соотношения вычисляются через синусы углов, но зависимость значительно сложнее. Вектор может начинаться не только непосредственно около правой линии, но и на различном удалении от нее. Даже при ширине, равной половине длины вектора, могут не быть сквозными векторы, перпендикулярные линиям, если они начинаются на расстоянии более половины своей длины за пределами полосы, в точке B_1 или дальше. Во всяком случае, при ширине полосы, ничтожно малой в сравнении с длиной вектора, пропорционально малым будет и число векторов, не проходящих насквозь.

Кроме этих векторов, могут быть и скрытые внутри полосы. Чтобы проследить за изменением их количества, воспользуемся той же схемой (см. рисунок). Если ширина полосы равна AB_1 , то вектор любого направления может целиком уместиться внутри полосы, кроме строго перпендикулярного, если он начинается в непосредственной близости от линии, но внутри полосы, а не снаружи, как мы разбирали вначале. Но уже при ширине в 0,87 треть векторов, ориентированная под углом в $0-30^\circ$, ни при каких обстоятельствах не может быть обнаруженной; при ширине в 0,5 — две трети; при ширине же в 0,25 лишь шестая часть векторов, начинающихся внутри полосы, может быть обнаруженной. Не давая строгой математической интерпретации, можно сказать, что по мере уменьшения ширины полосы процент скрытых векторов уменьшается, а сквозных увеличивается, и количество регистрируемых приближается к числу животных, находящихся на полосе к концу интервала времени. Но очень узкая полоса невыгодна тем, что будет зарегистрировано мало животных. Поэтому лучше найти некое среднее положение, взять ширину полосы близкой к половине длины вектора. При этом некоторое количество векторов будет скрыто на полосе, но их можно вычислить. При ширине полосы, равной длине вектора, как это следует из формулы Формозова, только 63,7% векторов регистрируются, а остальные 36,3% скрыты. При вычислении квадратов разностей для каждой из сторон полосы, т. е. для каждой линии датчика, получится именно это количество векторов, поэтому можно увеличить полученный результат в 1,57 раза и считать, что такое количество животных



Зависимость доли сквозных векторов от ширины полосы.

находится на площади, равной произведению длины учетной линии на длину вектора.

Вычисление количества животных, вошедших на реальную полосу (по разностям входов и выходов), даст другую, меньшую численность. Соотношение этого реального числа с количеством животных, зарегистрированных первым способом вычислений, и покажет, во сколько раз эта полоса уже. Теперь остается прибавить к полученному результату тот недостающий процент, те векторы, которые могут быть скрытыми на ней. Этот процент уменьшается по мере уменьшения ширины полосы по криволинейной зависимости, но кривизна линии не очень существенна, и можно представить зависимость прямолинейной, т. е. считать, что если ширина полосы, в n раз меньше длины вектора, то и процент пропуска тоже в n раз меньше того, какой наблюдается при равенстве ширины полосы и длины вектора. Так, если полоса вдвое уже, то мы будем считать, что к числу зарегистрированных векторов надо прибавить 22%: при половинной ширине скрыто 18% векторов, и наша оценка численности — не 100, а только 82%. При точных вычислениях получается, что в этом варианте недоучет составляет не 18, а только 16%, так что результат учета следовало бы увеличить в 1,19 раза, прибавить не 22, а 19%. Разница в 3% от числа учтенных, всегда сохраняющая один знак, уже не будет иметь такого значения, чтобы ради нее усложнить вычислительную работу.

Возникает вопрос, как определить при установке линий, на какую примерно длину вектора придется рассчитывать. Для этой цели целесообразно выставить три параллельные учетные линии на расстоянии 10—15 м одна от другой. Сопоставление результатов, получаемых со смежных (с 1 и 2-й, а также со 2 и 3-й) и крайних линий, позволит выбрать наиболее выгодный вариант вычислений. Менее всего желательно, чтобы ширина полосы была близка к длине вектора. С одной стороны, небольшие различия в результатах вычислений двумя описанными выше способами не позволяют более или менее точно определить истинную длину вектора, а соответственно — и поправку на скрытые векторы. Следует помнить, что результаты наблюдений, как и любые другие выборочные данные, варьируют по случайным причинам, и чем больше разница двух результатов, тем надежнее она определяется. Но есть и другая причина для такой предосторожности. Хотя длина вектора в каждый отдельно взятый момент в форме средней арифметической может рассматриваться как величина, близкая к постоянной (к своему математическому ожиданию), но в форме отдельных наблюдений она варьирует. Следовательно, даже при ширине полосы, равной или несколько больше длины вектора, будет небольшой процент сквозных векторов. Результат вычислений количества животных, вошедших на полосу, будет меньше количества животных, вообще пересекавших линии. Создастся впечатление, что вектор длиннее ширины полосы.

Линии датчика устанавливаются стационарно. Если длина вектора резко изменится, можно изменить продолжительность временного интервала. Здесь надо только заметить, что удвоение интервала не приводит к пропорциональному увеличению длины вектора. Пропорциональным это изменение было бы в том случае, если бы два смежных часовых вектора, образовавшие двухчасовой вектор, составляли бы прямую линию. Некоторые из них действительно удвоятся. Но большинство животных во второй час изменят направление, и некоторые даже пройдут почти весь прежний часовой путь в обратном направлении. Крайние варианты маловероятны, но в среднем длина вектора при удвоении временного интервала увеличится лишь в 1,27 раза. Четырехчасовой вектор длиннее часового в 1,61 раза, восьмичасовой — в 2,05, а 16-часовой — в 2,6 раза. Следовательно, укрупнение временных интервалов не дает особо большой выгоды для приведе-

ния длины вектора в наилучшее соответствие с шириной взятой полосы. Разбивка суток на большее число интервалов выгоднее: увеличив число интервалов, мы тем самым повысим надежность результатов. Возрастет и общее количество зарегистрированных векторов. Разумеется, дробление интервалов выгодно до определенного предела, пока каждый результат регистраций выражается числом, отличным от нуля, т. е. по меньшей мере будет единицей. Дальнейшая разбивка не даст ничего нового, кроме того, что появятся интервалы, за которые никакой регистрации не было. А интервал, не несущий положительной информации, никак не влияет на точность результатов вычислений. То же можно сказать и по поводу дробления длины линейных датчиков на более короткие отрезки. Нельзя предугадать, лучше ли иметь десяток десятиметровых датчиков с независимой записью регистраций вместо одного стометрового. Если на этот последний приходится по два-три вектора за час, то дробление приведет к тому, что по меньшей мере семь-восемь из десяти независимых записей не будут содержать никакой информации.

Рассмотренная нами схема вычислений даст правильный результат при условии, если объекты наблюдения перемещаются произвольно по отношению к линиям датчиков. Непременным условием является случайность, как угла пересечения их векторами, так и направления. Возможны такие специфические особенности поведения животных, которые проявятся как нарушения вероятностного процесса и отразятся на результатах вычислений, искажая истинную картину численности. Если векторы направлены преимущественно в одном направлении, то разные сочетания переходов в одном и другом направлении не будут равновероятными. Возрастет вероятность регистрации совпадающих векторов, снизится — противоположно направленных. Однако, если ведется учет входов и выходов для полосы наблюдения, то даже векторы, направленные преимущественно в одну сторону, с равной вероятностью будут как входами (через одну из сторон), так и выходами (через другую сторону). При подсчете же переходов через каждую линию средняя разность приблизится к количеству векторов, пересекающих такую линию, а средний квадрат разности покажет завышенный результат. Обнаружится значительное превышение дисперсии над средней арифметической. Чтобы проверить, не наблюдается ли подобного рода помеха, следует увеличить отрезок учетной линии вдвое (объединение записей по двум линиям датчика): сумма квадратов разностей удвоится соответственно удвоению количества зарегистрированных векторов. Если же все векторы направлены в одном направлении, то удвоится сумма разностей, а сумма квадратов разностей увеличится в четыре раза. Разумеется, не все животные окажутся мигрантами, и сумма квадратов разностей возрастет более чем в два, но менее чем в четыре раза. Такой анализ позволит определить процент мигрантов в популяции значительно точнее, чем обычными способами, путем сопоставления количества животных, попадающих в ловушки многократно и по одному, раз. Ведь, если мигранты не задерживаются на облавливаемой территории, то каждый следующий день отлова на их место приходят новые особи. Таким образом, зарегистрированные мигранты занимают территорию намного больше той, на которой ведется наблюдение.

Сходная ситуация может возникнуть и в том случае, когда животные имеют постоянные убежища и места кормежки. Правда, убежища в экологии, что линия датчика разделит всю территорию на два участка, один из которых находится убежища, в другой — места кормежки. В такой ситуации скорее может наблюдаться другое явление. При работе с короткими интервалами могут «попасть в резонанс» с ритмикой суточного поведения животных. Так, в середине дня животные могут быть неактивными, а в

живаться в убежищах. Если временной интервал начинается и оканчивается именно в это время (длительность его — ровно сутки), то при достаточно большом количестве зарегистрированных прибором переходов через линию датчика количество зарегистрированных векторов будет равно нулю. Чтобы исправить положение, нужно либо сдвинуть начало и конец временного интервала, либо раздробить его на более мелкие интервалы. Тот и другой прием резко увеличит количество зарегистрированных животных за счет увеличения длины вектора. При этом независимо от длины интервала численность, определенная по входам и выходам, останется неизменной. Увеличится объем информации, возрастет точность полученных оценок численности.

Реальный ход явлений, подлежащих изучению, многообразен и не поддается полному моделированию с помощью математических средств. Важно получить результат вычислений, близко совпадающий с конкретной численностью животных. При тех или иных специфических особенностях поведения животных изменится и форма связи между численностью животных и получаемыми числовыми характеристиками. В таких случаях следует более тщательно анализировать математические закономерности, выявляя форму этой связи. Все возможные варианты заранее предусмотреть невозможно, поэтому не следует рассматривать рекомендованные нами приемы вычислений как единственно возможные, стандартные для всех случаев. Рассмотренная схема является лишь наиболее вероятной, осуществляющейся в большинстве случаев.

СОГЛАСОВАНИЕ АВТОМАТИЧЕСКОЙ РЕГИСТРАЦИИ С ДРУГИМИ МЕТОДАМИ КОНТРОЛЯ ЗА ДИНАМИКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ

Стационарные исследования по динамике численности невозможно ограничить учетом, даже с большой точностью, в одной-двух точках. Площадь стационара под наблюдение составляет около 5 км², и нет уверенности в том, что повсеместно наблюдается та же картина, что и в пункте установки прибора. Обеспечить же регистрирующими приборами многие точки невозможно. Частая перестановка прибора тоже нерациональна. Отлов обычными ловушками значительно мобильнее, и, чередуя места их установки, легко обследовать участки, различные по плотности и видовому составу грызунов. Применение автоматических регистрирующих устройств следует совмещать с другими методами оценки характера распределения животных по разным станциям. Но такой дополнительный контроль должен быть предельно простым и нетрудоемким.

Мы применяем известный метод раскладывания приманок вдоль прямолинейного учетного маршрута с интервалом в 2 м. Маршрут прокладывается так. Выбирается исходная точка, и из нее определяется направление на какой-нибудь удаленный ориентир. Характер местности не учитывается. Маршрут ведется в направлении выбранного ориентира и представляет прямую линию. Только в том случае, когда дальнейшее продвижение в выбранном направлении становилось невозможным, выбиралось новое.

Получается ломаная линия, направление отрезков которой не согласовано с характером растительности, рельефом местности и гидрографической сетью. Только при выходах к открытому водоему приходилось менять маршрут. Смысл такого случайного способа прокладки маршрута в следующем. Как бы мы ни старались разместить маршруты, приспособивая их к разным фитоценозам или типам рельефа, никогда нельзя быть уверенным, что не остались необследованными участки, неотличимые для человеческого глаза от обследованных, но по каким-либо причинам представ-

ляющие для грызунов особый интерес, или, наоборот, особо неблагоприятные. Это различие может быть обусловлено зимними условиями, наличием хищников или иными причинами. Прокладывая маршруты случайным образом, мы имеем равные шансы попасть в любую точку. Если протяженность маршрутов большая, то они пройдут через все основные типы поселений пропорционально занимаемой ими площади.

При большой протяженности маршрута и достаточно полном охвате всего разнообразия станций наша задача состояла лишь в том, чтобы выявить, на каких участках грызуны встречаются весь период наблюдений, где появляются по мере расселения с наиболее заселенных участков и где не появляются даже в наиболее благоприятное время. Именно на основании таких наблюдений, выявив, какие участки представляют наибольший интерес для детальных наблюдений, и выбирается место установки автоматических регистрирующих приборов. Присутствие грызунов устанавливается по поеданию приманки. На отдельных участках приманки съедаются подряд в десятках или даже сотнях точек, тогда как на других участках они могут оставаться нетронутыми весь период наблюдений. После первого детального обследования всего маршрута в дальнейшем проверяются лишь отрезки маршрута, на которых зафиксированы границы заселяемых участков. В заселенной зоне нет смысла возобновлять приманки, поскольку и без того ясно, что они будут съедены. Разумеется, таким способом можно только зафиксировать наличие грызунов, но не их численность. Однако периодические (3—5 раз в месяц) маршрутные учеты дают довольно ясную общую картину как стационального распределения, так и перемещений животных в течение лета. Установлено, что распространение грызунов из станций зимнего переживания (лиственничное редколесье) на площади, поросшие ивняком и карликовой березкой, начинается после перехода молодняка первой генерации к самостоятельному существованию.

Все прочие наблюдения над животными, сопровождающиеся их уничтожением, были вынесены за пределы территории стационара. В его окрестностях достаточно мест, сходных с исследуемыми, а такие показатели, как срок начала размножения, процент размножающихся самок, половой и возрастной состав, для условий данного года достаточно стабильны, чтобы переносить их на животных, населяющих стационар.

Мы считаем возможным автоматическое фотографирование грызунов в момент перехода их через линию датчика. Такой способ контроля позволит, вероятно, обнаружить заметные различия в размерах животных, в отдельных случаях определить вид, а также зафиксировать, пересекают ли животные линию в одном или в разных местах.

Выводы

Сконструирован и прошел предварительные испытания прибор для автоматической регистрации животных, позволяющий установить количество и направление переходов животных через прямую линию, оборудованную воспринимающим устройством. Цель исследования — значительно увеличить количество информации для оценки численности и одновременно сократить затраты труда на ее получение.

Данные, которые служат для оценки численности животных, независимо от применяемого метода, обладают очень высокой вариационностью, значительно превышающей вариационность других используемых биологических показателей. Немногочисленные попытки исследовать численность в природе показывают, что для получения объема учетных работ, соответствующей численности, требуется значительное увеличение объема учетных работ, осуществляемых в нужном объеме существующими методами учета.

чески невозможно из-за большой трудоемкости, поэтому наряду с другими приемами исследований, имеющими удовлетворительную точность, приходится мириться с очень неточными количественными данными о численности. В результате этого обесцениваются и конечные результаты исследований, обобщающие всю проведенную работу.

Автоматическая регистрация животных позволяет получить данные в нужном объеме; при этом изучаемая популяция остается в том естественном состоянии, в каком она находится и за пределами взятого под наблюдение участка.

Математический анализ результатов регистрации позволяет установить плотность населения, активность животных, определить количество мигрантов, дальность перемещения. Получаемые оценки являются усредненными. Для контроля за состоянием отдельных особей необходимо получать информацию дополнительными методами, посредством отлова, но в небольшом количестве.

ЛИТЕРАТУРА

- Кузякин А. П. Использование плуговых борозд для учета мелких млекопитающих. — Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Кучерук В. В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек. — Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Орлов Е. И., Лысенко С. Е., Лонзингер Г. К. К методике изучения численности размещения лесных *Microtus* на изолированных площадках. — Вопросы экологии и биоценологии, вып. 5—6. Л., 1939.
- Перелешин С. Д. Анализ формулы для количественного учета млекопитающих по следам. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1950, т. 55, вып. 3.
- Ралль Ю. М. Динамическая плотность грызунов и некоторые методы ее изучения. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1945, т. 50, вып. 6.
- Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1964, вып. 39.
- Смирнов В. С. Математико-статистическая оценка методов учета численности млекопитающих. Автореф. дисс. Свердловск, 1965.
- Сингиревская Е. М. Материалы по биологии размножения и колебания численности землероек в Башкирском заповеднике. Труды Башкирского гос. заповедника, 1947, вып. 1.
- Тупикова Н. В., Заклинская В. А., Евсеева В. С. Учет численности и массовый отлов мелких млекопитающих при помощи заборчиков. — Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Формозов А. Н. Формула для количественного учета млекопитающих по следам. — Зоол. ж., 1932, т. 11, вып. 2.
- Юргенсон П. Б. Количественный учет мышевидных грызунов и динамика их численности в различных типах леса. Труды Центрального лесного гос. заповедника, 1937, вып. 2.
- Юргенсон П. Б. К методике учета мышевидных грызунов в лесах. — Науч.-метод. зап. Главного упр. по заповедникам, 1939, вып. 4.
- Gentry J. B., Golley F. B., Smith M. H. An evaluation of the proposed International Biological Program census method for estimating small mammal populations. — Acta theriol., 1968, vol. 13.
- Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems. Warszawa, 1967.
- Smirnov V. S. The estimation of animal numbers based on the analysis of population structure. — Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems. Warszawa, 1967.

В. Н. БОЙКОВ

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ХИЩНИКА НА ЧИСЛЕННОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В БИОЦЕНОЗАХ ЛЕСОТУНДРЫ ПРИБОЬЯ

Характер и степень влияния хищника на мелких млекопитающих лесотундровых биоценозов остаются еще невыясненными. Неизвестна и структура самих биоценозов. Для большинства видов хищников не выяснены динамика численности, характер расселения и перемещения по территории, возрастной и половой состав расселяющихся и остающихся на местах размножения животных. В нашей работе на модели влияния хищника на численность мелких млекопитающих мы попытались выяснить ряд вопросов.

Влияние хищника имитировалось абсолютным выловом животных на четырех участках с частичной естественной изоляцией. Площадь каждого из них составляла 7—8 га. Первый — заболоченная тундра, вклинившаяся в редколесья, три остальных — та же тундра, но на границе редколесий (вокруг участков — крупнокочкарниковая ерниковая тундра). На первом участке периодически с весны до осени осуществляли полный вылов животных, на втором весной были добыты все перезимовавшие и осенью — все пришельцы. С третьего, где вылов проводился в начале июля, изъяли перезимовавших животных и их первую генерацию, осенью был произведен полный отлов. На четвертом участке (контрольном) поздней осенью отловили всех животных. Вылов производился ловчими конусами, давилками, капканами.

Первый участок. В конце апреля здесь добыто 33 особи, представленные шестью видами (см. таблицу). В отловах доминировала полевка Миддендорфа (20). Второй отлов в начале июля показал, что, за исключением экономки и узкочерепной полевки, участок вновь заселили те же виды, но общая численность не восстановилась. Было выловлено всего 17 особей, доминировала по-прежнему полевка Миддендорфа. При третьем вылове в конце второй декады июля добыто только пять животных: пашенная (4) и узкочерепная (1) полевки. Отсюда видно, что приток новых особей с прилегающей территории резко сократился. Вероятно, весенне-летнее истребление зверьков на опытном участке подорвало их численность и в его внешнем приграничном районе. К тому же массовое размножение животных еще только начиналось. В августе истребление не проводилось.

Вылов в первой половине сентября показал, что участок, как и в начале июля, вновь заселен теми же видами. Массовое размножение, активное расселение молодых, месячный перерыв в добыче грызунов привели к увеличению численности и плотности по сравнению с весной. Число животных, добытых на участке, выросло в три раза (91 экз.). Доминантом наравне с полевкой Миддендорфа становится и экомка. Возросла численность землероек. Пашенная полевка, этот относительно немногочислен-

График абсолютного отлова мелких млекопитающих на различных участках
(с апреля по октябрь 1967 г.)

Вид	Время добычи					
	23/IV— 3/V	4—8/VII	16—20/ VII	9—16/IX	23/IX— 2/X	12—14/X
Первый участок						
Полевка						
Миддендорфа	20	9	—	25	5	3
узкочерепная	2	—	1	5	—	1
экономка	3	—	—	25	1	—
пашенная	3	4	4	12	2	—
красная	4	3	—	9	—	—
Землеройка	1	1	—	14	9	3
Ласка	—	—	—	1	—	—
Итого	33	17	5	91	17	7

Второй участок						
Полевка						
Миддендорфа	15					48
узкочерепная	1					2
пашенная	1					1
красная	6	Отлов не производился				10
Землеройка	—					5
Ласка	—					1
Итого	23					67

Третий участок						
Полевка						
Миддендорфа	Отлов не произ- водился	43				50
экономка		—				1
красная		4	Отлов не производился			4
Землеройка		—				5
Итого		47				60

Четвертый участок						
Полевка						
Миддендорфа						47
красная						4
Землеройка		Отлов не производился				4
Итого						55

ный в лесотундре вид, после истребления в течение всего лета вновь заселяла участок, поддерживая относительно постоянную численность. В конце сентября — начале октября было добыто всего 17 животных. Ясно, что расселение в это время еще продолжалось, но темп его значительно снизился. Можно полагать, что массовое расселение мелких млекопитающих в лесотундре заканчивается не позже конца августа — начала сентября. В отловах были представлены только четыре вида. Доминировали землеройки, за ними по численности следует полевка Миддендорфа.

При последнем контрольном отлове в середине октября на участке отмечены только три вида (всего 7 экз.): полевка Миддендорфа, узкочерепная и землеройка. Можно полагать, что расселение заканчивается полностью к концу сентября — началу октября.

На втором участке ранней весной были выловлены все перезимовавшие животные. Было добыто 23 особи четырех видов. Доминировала по численности, как и на первом участке, полевка Миддендорфа (15 экз.), отмечена довольно высокая численность красной полевки (6 экз.). В дальнейшем до осени вылов не производился.

При контрольном отлове в середине октября добыто 67 животных, но представлены они были уже 6 видами. Доминировала, как и раньше, полевка Миддендорфа (48 экз.), за ней, как и весной, следует по численности красная полевка (10 экз.). Появились ранее не отмеченные землеройки.

Таким образом, на этом участке, несмотря на то, что истребление не проводилось ни в течение всего лета, ни осенью, численность животных возросла только в три раза при незначительном изменении видового состава.

На третьем участке в начале июля были выловлены все перезимовавшие животные и их первая генерация (47 экз.). В отловах отмечено только два вида: господствовала полевка Миддендорфа (43 экз.), красная полевка была представлена всего 4 экз.

Октябрьский, контрольный, вылов показал, что существенных изменений по сравнению с началом июля на этом участке также не произошло, несмотря на увеличение числа видов с 2 до 4 и числа добытых особей с 47 до 60.

На контрольном, четвертом, участке животные вылавливались только в середине октября. Отсутствие истребительной нагрузки не привело к более высокой, чем на предыдущих двух участках, численности, она была даже несколько ниже (добыто 55 экз.). Доминировала та же полевка Миддендорфа, в небольшом числе (по 4 экз.) присутствовали в отловах красная полевка и землеройка.

Из приведенного материала видно, что относительно полное изъятие из биотопа перезимовавших животных или перезимовавших и их первой генерации не ведет к снижению в нем их численности перед зимой. В октябре численность уходящих под снег зверьков на 2, 3, 4-м участках была почти одинакова. Этот вылов не отразился и на видовом составе. Число видов, обитавших здесь до создания вакуума, даже увеличилось, но на всех доминантом оставалась полевка Миддендорфа. Красная полевка и землеройка занимали второстепенное положение. Экономка и пашенная полевка отмечены как одиночные экземпляры.

Несколько иное наблюдали на первом участке. Здесь истребительная нагрузка с ранней весны и до середины лета привела к постепенному снижению в биотопе численности пришельцев. Массовое размножение и расселение животных привело в дальнейшем к заполнению вакуума с большей плотностью и численностью. Позднеосеннее истребление может свести численность особей в биотопе до нуля.

Пол и возраст расселяющихся животных проследили по зверькам, добытым на первом участке. Ранней весной особи всех видов были взрослыми перезимовавшими животными. Соотношение полов — равное. В начале июля большинство пришельцев — самцы, из 17 добытых особей только 4 самки. В начале сентября почти у всех видов численно продолжают преобладать самцы. По видам их численное соотношение с самками таково: полевка Миддендорфа 16 : 9, экономка 16 : 9, красная полевка 8 : 1, узкочерепная полевка 4 : 1, пашенная полевка 6 : 6, землеройки 8 : 5. Далее на участок в сентябре продолжали приходить преимущественно самцы, но из семи выловленных в октябре животных пять были самками.

Из приведенных данных видно, что свободная территория в первую очередь осваивается самцами. В силу своей большей активности они, возможно, и обуславливают соотношение полов в поселении. Вероятно также, что

Предисловие	3
В. С. Дедков. Рельеф, стратиграфия, почвообразующие породы, гидрология станции «Харп»	4
С. Г. Шиятов. Климат станции «Харп»	9
В. П. Фирсова, В. С. Дедков. Почвы станции «Харп»	13
Ю. Л. Мартин. О лишенофлоре станции «Харп»	28
Г. В. Троценко. Флора мхов и сосудистых растений станции «Харп»	30
П. Л. Горчаковский, Г. В. Троценко. Растительность станции «Харп»	49
Н. Н. Данилов, В. Н. Бойков. Наземные позвоночные животные станции «Харп»	61
В. С. Дедков. О методике определения окислительно-восстановительного потен- циала в мерзлотных почвах	66
Г. А. Кулай, Н. Ф. Ищенко. Состав и динамика микрофлоры почв лесотундры	72
Н. Ф. Ищенко. О бактериях, восстанавливающих железо, в некоторых почвах лесотундры	87
Н. Т. Степанова, Л. К. Казанцева. Новые материалы к флоре базидиальных грибов лесотундры (Полярный Урал)	92
Л. К. Казанцева, А. В. Сирко. Сумчатые грибы как компоненты некоторых ра- стительных сообществ Полярного Урала	95
А. Ф. Гашева. Запасы фитомассы некоторых сообществ станции «Харп»	106
Г. В. Троценко, Ю. Л. Мартин. Количественное изучение ерниковых сообществ станции «Харп»	108
Н. И. Андреяшкина. О соотношении веса зеленых и опавших листьев при опре- делении опада у некоторых гипоарктических кустарников и кустарничков	121
Н. И. Андреяшкина. Опад листьев у <i>Vaccinium vitis-idaea</i> и <i>Ledum palustre</i> var. <i>decumbens</i> в условиях лесотундры Зауралья	124
Н. И. Андреяшкина. Разложение и накопление растительных остатков в лесо- тундре Зауралья	129
М. Г. Нифонтова, В. Г. Королев. Суточные изменения ассимиляции углекислоты у некоторых растений лесотундры Зауралья	135
С. Г. Шиятов. О распределении количества и биомассы шишек в кроне листвен- ницы сибирской в условиях лесотундры	141
И. Н. Бруснынина. О возрастной и размерной структуре популяций озерного гольяна	146
В. Н. Ольшванг. Членистоногие станции «Харп»	150
И. А. Богачева. Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых ивы в тундровых биогеоценозах	155
Н. Н. Данилов. Птицы и членистоногие в биогеоценозах станции «Харп»	158
В. Н. Рыжановский, В. Н. Ольшванг. Питание итенцов лугового и краснопозобого кошечков в условиях Субарктики	162
В. Н. Бойков. К вопросу о методике учета численности грызунов при долговре- менных исследованиях	167
В. С. Смирнов, С. Г. Токмакова. Изменение продуктивности тундровых фитоце- нозов под влиянием консументов	170
В. С. Смирнов. Использование автоматических устройств для учета численности мелких млекопитающих	181
В. Н. Бойков. Моделирование влияния хищника на численность мелких млекопи- тающих в биогеоценозах лесотундры Приобья	197

при непровоцированном освоении территории численное соотношение по-
лов в биоценозах лесотундры или равно, или самок только незначительно
меньше. Это подтверждают данные, полученные со 2, 3, 4-го участков.
Наиболее четко это прослеживается на массовом виде — полевке Мидден-
дорфа. Так, на втором участке, где производился только ранневесенний
вылов, осенью было добыто 27 самцов и 21 самка, на контрольном — 23 и 24,
на третьем же, где животные вылавливались летом, соотношение полов
осенью было уже значительно нарушено — 31 и 19, соответственно.

По мере истребления животных на участке они вновь занимались сна-
чала перезимовывавшими животными (до июля включительно), затем моло-
дыми особями первой, второй и последующих генераций. В случае занято-
сти гнездовых участков более взрослыми зверьками молодые оттеснялись
на периферию. О том, как различная степень истребительной нагрузки
сказывается на возрасте вновь заселивших их животных, можно просле-
дить на примере полевки Миддендорфа. На первом участке из 33 добытых
в сентябре — октябре полевок только две особи от первой генерации
перезимовавших (вес тела 33,6 и 35,0 г), остальные — молодые более позд-
них генераций: средний вес самцов $17,8 \pm 0,74$, самок $15,9 \pm 0,96$ г. На
втором участке из 48 выловленных зверьков было только три особи от пер-
вой генерации перезимовавших, весом от 32,0 до 47,2 г, средний вес осталь-
ных: самцов $18,4 \pm 0,66$, самок $17,6 \pm 0,82$ г. Приблизительно то же наблю-
далось и на третьем участке. Из 47 животных, пойманных на четвертом
участке, семь особей от первой генерации перезимовавших весом от 29,7
до 46,9 г, средний вес более молодых самцов $19,2 \pm 0,71$, самок $18,9 \pm 0,79$ г.

Таким образом, уже по среднему весу животных видно, что на контроль-
ном участке остались на зимовку более взрослые животные. Последнее
подтверждают и некоторые интерьерные признаки. Так, у самцов млад-
шей возрастной группы с первого участка средний относительный вес
(в %): сердца $8,22 \pm 0,14$; почки $6,07 \pm 0,28$; тимуса $2,1 \pm 0,15$, а у самцов
младшей возрастной группы с контрольного участка $7,73 \pm 0,17$; $5,35 \pm 0,12$;
 $1,26 \pm 0,13$, соответственно. О том, что на контрольном участке более взрос-
лые животные, говорит и число участвовавших в размножении самок млад-
шей возрастной группы. Так, из 10 самок, добытых на первом участке в
сентябре — октябре, принимали участие в размножении только две, на
третьем — из 19 самок две, а на втором и четвертом из 21 и 24 самок раз-
множались 7 и 8, соответственно.

Молодостью животных, вновь заселивших первый участок, мы объяс-
няем и совместное проживание на нем в августе таких конкурирующих
видов, как полевка Миддендорфа и эконома.

На основании приведенного материала можно предположить, что
истребление хищником мелких млекопитающих на участках с частичной
естественной изоляцией до середины лета ведет к постепенному снижению
численности животных, вновь заселяющих эти участки. Возможно также,
что определенный ритм истребления, т. е. неоднократные отловы вплоть
до второй половины лета, создает предпосылки к увеличению численности
в период массового размножения и расселения.

Регулярная истребительная нагрузка в течение всего лета, а также
истребление всех перезимовавших и их первой генерации в начале июля
приводят к нарушению возрастной и половой структуры животных в по-
селениях. Освобожденные участки в большей степени заселялись самцами,
при этом из сеголеток их занимали более молодые особи.

Осеннее истребление, т. е. истребление после массового размножения и
расселения, может привести к полному исчезновению грызунов на участке.

УДК 577.4+581.5+591.5

Рельеф, стратиграфия, почвообразующие породы, гидрология стационара «Харп». Дедков В. С. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Стационар МБП «Харп» расположен в 13 км западнее пос. Лабытнанги. Район исследований имеет грядово-лощинный рельеф. Расчленение территории незначительное. Широко развиты криогенные формы микрорельефа. Четвертичные отложения представлены сложным комплексом льдovo-морских и ледниковых отложений; почвообразующими породами на большей части территории являются озерно-аллювиальные отложения (покровные суглинки), на повышенных элементах рельефа — слоистые песчано-суглинистые отложения. Почвообразующие и подстилающие породы повсеместно находятся в мерзлом состоянии. Глубина сезонного оттаивания многолетнемерзлых пород не превышает 50—150 см. Наблюдается ежегодное смыкание многолетней и сезонной мерзлоты. Степень дренированности территории незначительна.

Библиогр. 29 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Климат стационара «Харп». Шнятов С. Г. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Дается характеристика климатических условий в районе лесотундрового стационара «Харп» на основе использования данных наблюдений ближайшей метеостанции Салехард и литературных источников (формирование, характеристика климата по сезонам года, изменение его).

Таблиц 1. Библиогр. 7 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Почвы стационара «Харп». Фирсова В. П., Дедков В. С. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Почвенный покров стационара представлен поверхностно-глеевыми, болотно-тундровыми, глеево-подзолистыми и примитивными почвами. Изучены закономерности распада, валовой химический состав, кислотность, окислительно-восстановительный потенциал, содержание гумуса, азота, поглощенных оснований, подвижного железа, алюминия, фосфора, калия и др. Описаны основные почвенные микрокомплексы, связанные с криогенным микрорельефом. Подробно рассмотрено изменение свойств поверхностно-глеевых почв в связи с развитием процессов пятнообразования в пятнисто-медальонных участках лесотундры. Установлено, что основным почвообразовательным процессом, определяющим свойства почв, является глееобразование.

Таблиц 4. Библиогр. 29 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

О лишенофлоре стационара «Харп». Мартин Ю. Л. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Приводится список из 65 видов лишайников, которые впервые указываются для этого района. Господствуют виды с бореально-панбореальным и циркумполярно-голарктическим высокогорным типом ареала.

УДК 577.4+581.5+591.5

Флора мхов и сосудистых растений стационара «Харп». Троценко Г. В. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Приведен список 166 видов высших сосудистых растений, принадлежащих к 99 родам 42 семейств. Список полно охватывает флору стационара и прилегающую к нему полосу равнинных тундр и редколесий. Дан анализ состава и характера флоры стационара в систематическом отношении, по экологическим условиям, проведен анализ жизненных форм.

Приведен флористический список 84 видов мхов из 44 родов, принадлежащих к 25 семействам, 9 порядкам, 2 классам. Коллекция мхов собрана на территории стационара «Харп». Выделены наиболее крупные семейства и роды, дан анализ флоры в экологическом отношении.

Таблиц 1. Библиогр. 28 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Растительность стационара «Харп». Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Стационар «Харп» расположен близ северной окраины лесотундры Зауралья, для которой характерны лиственничные редколесья (доминант — *Larix sibirica*) в сочетании с тундрами и болотами. По данным проведенного картирования, площадь суши стационара распределяется по типам растительности следующим образом: лиственничные редколесья — 16,4%, заросли кустарников — 4,6%, тундра — 50,8%, прибрежно-водная растительность — 8,5%, болота — 14,0%, луга — 5,7%. Приведены характеристика отдельных ассоциаций, карта растительности. Флора стационара «Харп» довольно типична для лесотундры приуральского сектора Западной Сибири, хотя несколько отличается от смежных участков большим развитием прибрежно-водных и болотных сообществ, что связано с обилием озер.

Иллюстраций 6. Библиогр. 6 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Наземные позвоночные животные стационара «Харп». Данилов Н. Н., Бойков В. Н. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Приведены сведения о видовом составе, распределении и численности позвоночных животных на территории стационара. Отмечены 1 вид земноводных, 62 вида птиц и 14 видов млекопитающих.

УДК 577.4+581.5+591.5

О методике определения окислительно-восстановительного потенциала в мерзлотных почвах. Дедков В. С. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Сопоставлены полевой и лабораторный методы определения окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) мерзлотных почв. Обнаружено, что фазовые переходы воды при замерзании — оттаивании образцов сопровождаются резким изменением энергии ОВ-процессов. Установлено, что ОВП почвенных монолитов, несмотря на некоторое его искажение в связи с выемкой и транспортировкой, достаточно объективно характеризует энергию ОВ-процессов в почве.

Таблиц 2. Библиогр. 18 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Состав и динамика микрофлоры почв лесотундры. Кулай Г. А., Ищенко Н. Ф. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Исследования динамики микрофлоры поверхностно-глеевой тяжелосуглинистой и супесчаной подзолисто-иллювиально-железисто-гумусовой почв лесотундры показали глубокие различия в формировании микробных ценозов в них. Установлено также, что распределение микрофлоры неодинаково и по генетическим горизонтам, причем в поверхностно-глеевой почве численность микроорганизмов превышает более чем в 10 раз их количество в иллювиально-железисто-гумусовой.

Таблиц 7. Иллюстраций 5. Библиогр. 13 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

О бактериях, восстанавливающих железо, в некоторых почвах лесотундры. Ищенко Н. Ф. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Изучена роль микроорганизмов в процессах восстановления железа в поверхностно-глеевой тяжелосуглинистой и супесчаной подзолисто-иллювиально-железисто-гумусовой почвах стационара «Харп». Установлено, что наиболее активное восстановление трехвалентного железа происходит в почвах с низким показателем окислительно-восстановительного потенциала и высокой влажностью.

Иллюстраций 1. Библиогр. 10 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Новые материалы к флоре базидиальных грибов лесотундры (Полярный Урал). Степанова Н. Т., Казанцева Л. К. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Приводится систематический список 59 видов грибов-базидиомицетов, впервые отмеченных в лесотундре. Они относятся к 9 семействам и 38 родам. Для каждого вида указывается субстрат, местонахождение, время появления и некоторые биологические характеристики.

Библиогр. 13 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Сумчатые грибы как компоненты некоторых растительных сообществ Полярного Урала. Казанцева Л. К., Сирко А. В. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Приводятся многолетние данные по изучению грибов на Полярном Урале в девяти растительных сообществах, расположенных в трех растительных поясах. В результате исследований выявлено 85 видов сумчатых грибов, прослежена их приуроченность к определенным субстратам и биотопам. Видовой состав и обилие грибов, участвующих в разложении растительных остатков, зависят от количества и качества растительного опада и экологических условий. Большое разнообразие и обилие сумчатых грибов характерно для фитоценозов с участием ольхи. При продвижении вверх по растительным поясам количество грибов заметно уменьшается.

Таблиц 3. Библиогр. 30 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Запасы фитомассы некоторых сообществ стационара «Харп». Гашева А. Ф. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Приведены данные по запасам фитомассы 12 ассоциаций. Выяснено, что самые высокие запасы надземной фитомассы в ивняково-ерниковых зарослях и ерничково-кустарничковом редколесье, а среди тундровых участков — в крупнобугристой тундре; самые низкие — в пятнистой тундре. Из лугов наиболее продуктивные — веерничково-осоковые. Отношение надземной фитомассы к подземной варьировало от 1:2 (заросли колючих кустарников) до 1:9 (мелкобугристая кустарничково-пушицевая тундра, редколесье кустарничков с осокой).

Таблиц 1. Библиогр. 4 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Количественное изучение ерниковых сообществ стационара «Харп». Троценко Г. В., Мартин Ю. Л. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Анализ вариаций ерников проведен на 27 пробных площадях. Предварительно геоботанические описания были разделены на 7 групп, каждая из которых соответствует ассоциации. Для изучения вариаций ерниковых сообществ применялся метод ординации, предложенный Орлоци. Полученные данные позволяют утверждать, что ерниковые сообщества образуют непрерывный ряд изменчивости по флористическому составу, зависящий от комбинированного воздействия факторов среды (глубины слоя вечной мерзлоты, увлажненности местообитания).

Таблиц 4. Иллюстраций 1. Библиогр. 6 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

О соотношении веса зеленых и опавших листьев при определении опада у некоторых ги-поарктических кустарников и кустарничков. Андреев Н. И. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Определялось соотношение веса зеленых и опавших листьев у карликовой березки, голубики и брусники, произрастающих в Приобской лесотундре. Сравнение среднего веса опавших листьев по сравнению с зелеными в среднем на 20%, а листья брусники при почернении потеряли до 7% веса. Эти цифры, вероятно, будут колебаться по годам в связи с разными климатическими условиями.

Таблиц 2. Библиогр. 3 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Опад листьев у *Vaccinium vitis-idaea* и *Ledum palustre* var *decumbens* в условиях лесотундры Зауралья. Андреев Н. И. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Излагаются результаты определения опада листьев у брусники и багульника, произрастающих на территории стационара «Харп». Вычисление опада листьев проведено тремя методами: по динамике биомассы листьев, подсчетом числа листьев в поле, а также числа листьев и числа рубцов на годичных приростах растений. Средние величины опада, полученные этими способами, довольно близки.

Таблиц 4. Библиогр. 2 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Разложение и накопление растительных остатков в лесотундре Зауралья. Андреев Н. И. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

При исследовании разложения растительных остатков использованы два метода: отобранное количество материала помещалось в капроновые мешочки, которые укладывались в мох; определялось отношение опада к сумме подстилки и опада. В опыте с капроновыми мешочками листья кустарничков и кустарничков в тундровых сообществах в течение первого года после опада потеряли 16—34%, за два года — 30—47% от начального веса. По данным второго метода, потеря веса листьев в среднем за год составила 18—26%. На осоково-вейничковом заболоченном лугу в среднем за год разлагается 34% органической массы травянистых растений.

Таблиц 2. Библиогр. 24 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Суточные изменения ассимиляции углекислоты у некоторых растений лесотундры Зауралья. Нифонтова М. Г., Королев В. Г. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Приводятся результаты суточной динамики потенциальной (при насыщающих значениях CO_2) интенсивности фотосинтеза некоторых растений лесотундры (стационар «Харп» УНЦ АН СССР).

Для изученных растений характерна довольно широкая амплитуда колебаний потенциальной интенсивности фотосинтеза и суточного поглощения углекислоты, наблюдается круглосуточная ассимиляция CO_2 в течение летнего полярного дня.

Предварительные исследования продуктов фотосинтеза и темновой фиксации CO_2 показали хорошо выраженную углеводную направленность фотосинтетического метаболизма изучаемых растений.

Таблиц 3. Иллюстраций 2. Библиогр. 15 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

О распределении количества и биомассы шишек в кроне лиственницы сибирской в условиях лесотундры. Шиятов С. Г. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

На лесотундровом стационаре «Харп» (низовье р. Оби) изучали распределение количества и биомассы шишек лиственницы сибирской (*Larix sibirica*). Крона каждой модели делилась на три равные части, в пределах которых собирали и учитывали все шишки. Установлено, что в результате обильного и почти ежегодного плодоношения и наличия в кроне урожая разных лет общее их количество велико (в среднем 2699 шт. на одну модель). Около половины всего количества (44%) и биомассы (45%) шишек сосредоточено в средней части кроны.

В разные по урожайности годы наблюдается пропорциональное изменение количества и биомассы шишек в пределах различных частей кроны. Наиболее тяжелые из них формируются в верхней части, а наиболее легкие — в нижней. Большое влияние на вес оказывают термические условия вегетационного периода. Весенние заморозки во время цветения лиственницы могут привести к гибели ее генеративных органов.

Таблиц 5.

УДК 577.4+581.5+591.5

О возрастной и размерной структуре популяций озерного голяна. Брусныни И. Н. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Обсуждается вопрос о возрастной и размерной структуре озерного голяна из водоемов восточных предгорий Полярного Урала. Для учета численности использован ме-

тод мечения особей из разных популяций. Новые, интересные в теоретическом и практическом отношении сведения по биологии исследуемого вида сочетаются с ценными материалами по использованию метода морфофизиологических индикаторов при анализе его внутривидовой (на уровне популяций) изменчивости.

Таблиц 3. Иллюстраций 1. Библиогр. 6 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Членистоногие стационара «Харп». Ольшванг В. Н. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Дается краткий обзор наземных членистоногих, главным образом насекомых стационара «Харп» (лесотундра).

По предварительным данным, состав насекомых оценивается в 350—400 видов. Наибольшим числом представлены двукрылые и жуки. Биомасса насекомых и пауков в среднем составляет 800—900 мг/м², хотя в пойменных лугах, в кустарниках может достигать 2 г/м² и более.

Рассматривается распределение биомассы по растительным ярусам и ее сезонная и суточная динамика.

Библиогр. 9 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых ивы в тундровых биогеоценозах. Богачева И. А. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Сообщество насекомых, связанных с ивой, включает в Приобском Севере десятки видов, но более 90% их биомассы приходится на долю двух видов пилильщиков рода *Nematus* и листоеда *Phytodecta pallida* L. На открытых тундровых участках и на участках кустарниковых зарослей была определена продукция этих трех видов и потребленная ими за лето биомасса листьев ивы. Установлено, что на тундровых участках потребляется около 2% биомассы листьев; а на участках кустарниковых зарослей — 10% и более; продукция второго трофического уровня составляет соответственно около 0,2 и 0,8%. Таким образом, в более сложных сообществах продукция, создаваемая на I трофическом уровне, используется более плотно.

Таблиц 2. Библиогр. 4 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Птицы и членистоногие в биогеоценозах стационара «Харп». Данилов Н. Н. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Приведены данные о численности и биомассе членистоногих и птиц на участке стационара в 1970 г. На основании их рассчитаны энергетические отношения между разными группами. Наиболее полно они представлены для птиц.

Иллюстраций 1.

УДК 577.4+581.5+591.5

Питание птенцов лугового и краснозобого коньков в условиях Субарктики. Рыжановский В. Н., Ольшванг В. Н. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Материал собран на Полярном Урале в течение двух полевых сезонов. Продолжительность суточной активности взрослых птиц в период выкармливания птенцов колеблется от 17 до 20 час. Первый утренний вылет совершается от 1.30 до 5 час, последний вылет — с 20 до 23 час. С возрастом птенцов увеличивается количество корма, полученного ими за один прилет, и происходит изменение состава пищи.

По качественному составу питание лугового и краснозобого коньков почти не отличается; различия связаны с малочисленными группами позвоночных, доля которых в корме менее одного процента.

Таблиц 2. Иллюстраций 2. Библиогр. 13 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

К вопросу о методике учета численности грызунов при долговременных исследованиях. Бойков В. Н. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1973.

На пробной площадке проводился учет поедаемости мелкими грызунами приманок, размещенных по произвольно выбранным линиям, после трехдневного учета по этим же местам производился абсолютный отлов животных. Выяснено, что метод учета поеда-

мости приманок может показать места обитания мелких грызунов, величину гнездового участка и относительную численность животных.

Иллюстраций 1.

УДК 577.4+581.5+591.5

Изменение продуктивности тундровых фитоценозов под влиянием консументов. Смирнов В. С., Токмакова С. Г. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Предлагаемая в статье методика дает возможность выявить интенсивность возобновления растительности при различной степени повреждения ее травоядными (от 5 до 51%), а также определить оптимальную плотность грызунов (250—300 полевок на 1 га), при которой создается максимальное количество органического вещества.

Таблиц 2. Иллюстраций 4. Библиогр. 33 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Использование автоматических устройств для учета численности мелких млекопитающих. Смирнов В. С. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Статья представляет собой оригинальную разработку метода сбора первичных данных (автоматизация процесса) и их математической обработки. Воздействие на объекты учета окажется минимальным, и результаты не будут искажаться вмешательством исследователя. Автоматизация сбора и обработки первичных материалов позволит значительно высвободить время исследователя.

Таблиц 1. Иллюстраций 1. Библиогр. 15 назв.

УДК 577.4+581.5+591.5

Моделирование влияния хищника на численность мелких млекопитающих в биоценозах лесотундры Приобья. Бойков В. Н. «Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре». Свердловск, 1974.

Эксперимент проводился с весны до осени 1967 г. Влияние хищника имитировалось абсолютным выловом животных на 4 опытных участках. Установлено, что только беспрерывное истребление оказывает влияние как на структуру видового населения биотопов, так и на численность отдельных видов в них. Отмечены морфофизиологические различия у особей с контрольных и опытных участков.

Таблиц 1.

**БИОМАССА И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ
В ЛЕСОТУНДРЕ**

Труды Института экологии
растений и животных, вып. 88

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского научного центра АН СССР*

Обложка художника М. Н. Гарипова

Редактор К. И. Ушакова
Корректор Л. Н. Петленко

Техн. редактор Н. Р. Рабинович

РИСО УНЦ № 581—22(74). ИС 18230. Сдано в набор 3/VIII 1973 г.
Подписано в печать 20/VI 1974 г. Формат 70×103/16. Печ. л. 13. Уч.-изд. л. 19,13.
Бумага «Типографская № 3». Тираж 900 экз. Заказ 339. Цена 1 р. 91 к.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, К-49, Первомайская, 91
Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, проспект Ленина, 49.

1 р. 91 к.