АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ПРИОБСКОГО СЕВЕРА

СВЕРДЛОВСК, 1981

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ПРИОБСКОГО СЕВЕРА

СВЕРДЛОВСК, 1981

УДК 577.4+581.5+591.5

Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981.— 122 с.

Материалы данного сборника освещают особенности функционирования биогеоценозов Приобского Севера в условиях пока еще слабых антропогенных воздействий, интенсивность которых будет резко возрастать в связи с быстрым формированием территориально-производственного комплекса. Описаны структура и продукционные процессы растительного покрова в целом и отдельных групп растений и характерные черты почвообразования. Рассмотрена динамика структуры и продукционные процессы различных групп наземных и водных животных, их роль в функционировании биогеоценозов.

Сборник адресован экологам, занимающимся проблемами охраны окружающей среды.

Ответственные редакторы
П. Л. Горчаковский, Н. Н. Данилов

©УНЦ АН СССР, 1981

С $\frac{21008—1088}{055(02)7}$ 18—1981

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ
ПРИОБСКОГО СЕВЕРА · 1981

Н. И. АНДРЕЯШКИНА

ЗАПАС И ПРИРОСТ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ ЗАУРАЛЬЯ

Из-за отсутствия методик до сих пор отрывочны сведения по продукции (приросту) тундровых фитоценозов. Имеются данные, полученные в основном расчетным путем, по Кольскому п-ву, Восточноевропейскому Северу, Западному Таймыру.

Особенностью тундровых фитоценозов Кольского п-ва является слабое развитие мохового покрова, поэтому основные продуценты органического вещества — цветковые и лишайники. Продукция надземной фитомассы в ерниково-лишайниковой и воронично-лишайниковой тундрах 45—57 г/м² (на долю лишайников приходится 18—23 %). Бóльшая надземная продукция создается в кустарниково-кустарничковой, вороничной и лишайниково-вороничной тундрах — 53—112 г/м² (лишайники 1—12 %). Самая высокая продукция отмечена в кустарниковых типах тундр — 191—224 г/м² (Манаков, 1972).

Тундровый тип растительности Восточноевропейского Севера характеризуется постепенным увеличением запасов фитомассы с севера на юг за счет развития мохового покрова и цветковых растений. В ерниково-моховой тундре в районе Воркуты (подзона кустарниковых тундр) ежегодно образуется приблизительно 94 г/м², причем на цветковые приходится 56, мхи 24 и злаки 11 % (Хантимер, 1970). Заметно выше, за счет мхов (172 г/м²), продукция ерниково-кустарничково-моховой тундры (231 г/м²) в зоне лесотундры (Игнатенко и др., 1973).

Данные по продукции тундровых сообществ Западного Таймыра относятся к подзоне типичных тундр. Для них характерно значительное накопление растительной массы, в формировании которой большую роль играют мхи. В районе устья р. Агапы самая низкая величина продукции получена в дриадово-моховой тундре, приуроченной к вершине водораздела (23 г/м²), а самая высокая — в кустарниково-пушицево-осоково-моховой заболоченной тундре (173 г/м²). Ежегодный прирост составлен при значительном, иногда до 50 %, участии мхов (Богатырев, 1976). Имеются также данные по продукции надземных

частей цветковых растений в дриадово-осоково-моховой (37—42 г/м²) и богаторазнотравно-злаковой и луговинной (114 г/м²) тундрах (Shamurin и др., 1972). На Таймыре, как и на Восточноевропейском Севере, бурно развиваются мхи. Основные продуценты среди цветковых на Таймыре — кустарнички и травянистые, тогда как на Восточноевропейском Севере — кустарники и кустарнички.

Для лесотундры Зауралья имеются данные по годичному приросту гипоарктических кустарников и кустарничков (Горчаковский, Андреяшкина, 1975). Участие мхов и лишайников в продуцировании органического вещества не принималось во внимание. В настоящей статье изложены экспериментальные материалы по суммарной продукции надземных частей растений ряда сообществ стационара «Харп» УНЦ АН СССР, полученные в 1974—1978 гг.

Методика исследований

В качестве объектов исследований было взято пять типов тундр. Щебнистые тундры (луазелеуриево-лишайниковая и арктоусово-кустарничковая) расположены на склоне гряды, сильно обдуваемом ветром, с общим уклоном 3—5° и высотой 120 м над ур. м. До 30 % площади луазелеуриево-лишайниковой тундры занято пятнами голого грунта. Во всех остальных типах тундр растительное покрытие составляет 100 %. Участки моховых типов тундр занимают ровные площадки, высота которых 100—109 м над ур. м. Участок ерниково-кустарничково-моховой тундры находится в 500 м от озера, ерниково-моховой с морошкой тундры окружен морошко-сфагновым болотом, багульниково-сфагновой тундры расположен на торфяном бугре.

Цветковые растения. Для учета надземной фитомассы был заложен участок 10×10 м, который разбили на ленты 1×10 м. На одной из них ежегодно в случайном порядке брали в ерниково-кустарничково-моховой и ерниково-моховой с морошкой тундрах по 40 учетных площадок (в 1977 г.— 16 площадок), в багульниково-сфагновой и щебнистых тундрах — 16 площадок размером 25×25 см. В моховых типах тундр надземная фитомасса отделялась от подземной по границе зеленой и бурой части мхов. В щебнистых типах тундр, где между побегами стелющихся кустарничков, богатыми ветошью, росли мхи и лишайники, а также находились листья и веточки, потерявшие связь с растениями, надземная фитомасса срезалась по поверхности почвы. От надземной фитомассы сразу же отделялись отмершие части растений.

Продукция гипоарктических кустарников и кустарничков определена методом раздельного учета продукции листьев и стеблей. Биомасса листьев и стеблей текущего года выявлена путем изучения структуры биомассы растения в период 1974—

1977 гг. Причем, определяя соотношения биомасс структурных частей (листья и стебли текущего года и прошлых лет), за 100 % принимали биомассу побегов прошлых лет (многолетнюю часть), а биомассу побегов текущего года выражали как надбавку к 100 %. Эта величина названа относительным приростом. Средний годичный прирост стеблей прошлых лет определен у карликовой березки и голубики. Обновление массы стеблей березки происходит медленно, голубики — быстро, что послужило причиной для определения у них возраста. Парциальные кусты в количестве 25—36 штук были срезаны на уровне бурой части мхов в конце сентября, после опада листьев. Средний годичный прирост стеблей прошлых лет рассчитан путем деления веса стеблей на их возраст.

Годичная надземная продукция травянистых растений принята равной весу зеленых ассимилирующих органов в конце вегетационного периода.

Мхи. Для учета биомассы мхов были взяты образцы дернины с площадок 10×10 см. Десятикратная повторность обеспечила статистическую ошибку, не превышающую 10 %. Продукция зеленых мхов определена прямым методом: ежегодно у 50—100 экз. (повторность пятикратная) отделяли прирост текущего года от многолетних частей и рассчитывали средний весовой прирост (в % от общей биомассы выборки). При разграничении годичных приростов были использованы морфологические критерии (Корчагин, 1960). Прирост сфагновых мхов изучали методом перевязок. Суммируя величину прироста стебельков у 50 экз. с 1/4 частью веса их головок (Базилевич и др., 1978), получили средний прирост за год. При расчете продукции моховой дернины был взят процент прироста доминантов и общая надземная биомасса мхов. Биомасса мхов в щебнистых тундрах мала, поэтому учитывалась на тех же площадках, что и цветковые растения, а продукция была рассчитана из процента прироста мхов в моховых типах тундр.

Лишайники. Биомасса лишайников определена по 40 площадкам размером 25×25 см. Средний годичный линейный прирост *Cladonia rangiferina, C. sylvatica* установлен путем деления длины живой части подеция на число колен (взято по 40—67 экз.). Средний годичный линейный прирост *Cetraria laevigata, C. cucullata, C. nivalis* определен методом отметок (по 13—78 экз.). Для установления прироста были взяты неповрежденные подеции, находящиеся на втором периоде существования (Андреев, 1954). Все линейные измерения проводились в предельно влажном состоянии подециев. Средний годичный линейный прирост в процентах соответствовал проценту весового прироста.

Результаты изучения продукции и их анализ

Биомасса побегов текущего года относительно биомассы побегов прошлых лет варьировала незначительно, поэтому с достаточно высокой точностью получены процентные соотношения. Самый высокий процент побегов текущего года наблюдали у арктоуса альпийского (60 %), самый низкий — у луазелеурии (11 %) и водяники (16 %). У ивы и голубики масса побегов текущего года составила в среднем 40 %. У брусники, багульника, андромеды, несмотря на сильную разницу в весе парциальных кустов в разных типах тундр, относительный прирост у одного и того же вида был примерно одинаковый и составил 24—35 %. У карликовой березки в ерниково-кустарничково-моховой и ерниково-моховой с морошкой тундрах, где представлена слабополегающая форма кустов высотой до 50 см, средняя величина прироста равнялась 23 %. У березки в багульниково-сфагновой тундре с ползучей формой кустов и высотой надземной части до 10 см на биомассу побегов текущего года приходилось в среднем 40 %.

Следовательно, в разных типах тундр у одного вида растений при одинаковой форме роста куста в структуре биомассы примерно один и тот же средний процент побегов текущего года. Замечено также, что в годы с интенсивным плодоношением у некоторых видов растений снижалась биомасса побегов текущего года. Так, у брусники в арктоусово-кустарничковой тундре биомасса побегов текущего 1974 г. (год интенсивного плодоношения) составила 15 %, в то время как в других типах тундр, где плодоношение отсутствовало,— 25—28 %.

Относительная величина прироста тесно связана с абсолютными показателями (табл. 1). Самая высокая биомасса побегов текущего года была в арктоусово-кустарничковой тундре (125,4 г/м² дернины), самая низкая — в луазелеуриево-лишайниковой тундре (41,8 г/м² с учетом площади пятен грунта).

В моховых типах тундр биомасса побегов текущего года была приблизительно одинаковой и составила 67—78 г/м². Во всех типах тундр ежегодно нарастающая биомасса на 87—94 % была представлена зелеными листьями.

Изучение прироста стеблей прошлых лет у березки и голубики в лесотундре Зауралья показало, что он соответственно равен 4 и 7 % от их массы. На Таймыре прирост у березки и ив в результате утолщения их надземных древесных частей составил 2—4 % (Поспелова, 1972). В ряде работ по кустарникам и кустарничкам принято, что ежегодный прирост у них слагается из 100 % возобновляемой листвы и 2—6 % веса древесины (Андреев, 1966; Лавренко и др., 1955; Bliss, 1962).

Основываясь на этих данных, прирост стеблей прошлых лет у растений в моховых типах тундр был принят равным 4 %, у

Таблица 1

Структура и годичный прирост надземной фитомассы в исследуемых типах тундр Зауралья (воздушно-сухой вес, г/м²) в 1974—1977 гг.

Структура и годичный прирост фитомассы	Луазелеурие-во-лишайниковая	Арктоусово-кустарничковая	Ерниково-кустарничково-моховая	Ерниково-моховая с мерзлотой	Багульниково-сфагновая
Кустарники и кустарнички					
Общий запас	387,5	774,2	418,5	445,2	292,3
Годичный прирост, в том числе:					
масса листьев текущего года	37,7	108,9	69,1	63,1	58,8
масса стеблей текущего года	4,1	16,5	9,0	4,3	12,1
средний годовой прирост стеблей прошлых лет	3,4	5,1	10,3	11,4	5,9
Травянистые					
Общий запас	0	0	31,1	21,6	19,7
Годичный прирост . . .	0	0	15,1	20,0	16,7
Мхи					
Общий запас (в том числе бурые части) . . .	36,6* (24,8)	29,3* (20,5)	320,0	315,9	241,6
Годичный прирост . . .	1,8	1,2	70,4	63,2	43,5
Лишайники					
Общий запас	204,8	26,4	26,1*	36,0*	76,8*
Годичный прирост . . .	12,7	2,2	3,0	4,1	8,8
Общий годичный прирост	59,7	133,9	176,9	166,1	145,8
Общий запас фитомассы	628,9	829,9	795,7	818,7	630,4

* Статистическая ошибка около 20%, в остальных случаях — до 10%.

растений щебнистых тундр, где доминируют такие долгоживущие кустарнички, как арктоус и луазелеурия, 2 %. При таких показателях средний годичный прирост стеблей прошлых лет (3,4—11,4 г/м²) сравним с биомассой стеблей текущего года (4,1—16,5 г/м²).

Участие травянистых растений в продуцировании органического вещества тундровых сообществ Зауралья невелико: в щебнистых тундрах они практически отсутствовали, в моховых типах тундр их биомасса не превысила 20 г/м².

Таблица 2

Прирост мхов в разных типах тундр Зауралья в 1977—1978 гг., % от биомассы выборки

Мхи	Тундра		
	ерниково-кустарничково-моховая	ерниково-моховая с морошкой	багульниково-сфагновая
Aulacomnium turgidum . . .	18,6 (cop.$_2$)*	18,7 (cop.$_2$)	20,9 (sp.)
Hylocomium splendens . . .	18,9 (sol.)	—	— (sol.)
Ptilium crista-castrensis . .	21,5 (sol.)	—	— (sp.)
Polytrichum commune . . .	31,0 (sp.)	36,4 (sp.)	— (sol.)
Polytrichum juniperinum . .	—	26,3 (cop.$_2$)	—
Dicranum spp.	18,7 (cop.$_1$)	20,2 (cop.$_1$)	22,3 (sol.)
Sphagnum balticum	—	—	18,0 (cop.$_3$)

* В скобках — обилие.

Изучение прироста мхов позволило сделать вывод, что у вида в одном и том же типе тундр в период 1977—1978 гг. наблюдалась незначительная изменчивость годичного прироста (15—24 %). Прирост в среднем за два года у одного и того же вида мха также был одинаков в разных типах тундр (табл. 2). У видов рода *Polytrichum* он составил 26—36 %, у остальных 19—22 %. При расчете общей продукции моховой дернины был взят следующий прирост доминантов, %: в ерниково-кустарничково-моховой тундре 19, ерниково-моховой с морошкой 22, багульниково-сфагновой 18. Более высокие темпы прироста мхов наблюдали на Западном Таймыре — 38 и в Карелии — 30—60 % от надземной биомассы (Богатырев, 1976; Елина, Кузнецов, 1977). Однако большинством исследователей Крайнего Севера продукция мхов принимается равной 20 % (данные по сосновым лесам Кольского полуострова приведены В. И. Левиной (1960). В моховых сообществах Зауралья, аналогично Восточноевропейскому Северу и Западному Таймыру, мхи — одни из основных продуцентов органического вещества.

Самые медленные темпы прироста были обнаружены у лишайников. Их средний годичный линейный прирост составил 2—4 мм. Относительный прирост был выше у кладоний (10,6—17,3 %), чем у цетрарий (5,6—8,9 %). Лишайники росли медленнее в луазелеуриево-лишайниковой тундре, чем в моховых типах тундр. Например, в луазелеуриево-лишайниковой тундре прирост *Cladonia rangiferina* составил 10,6 %, *Cetraria laevigata* 6,2 %, в моховых типах тундр соответственно 17,3 и 8,9 %. В моховых типах тундр влажность лишайников была выше, что и обеспечило бóльший прирост. Выравнивание процента

Таблица 3

Средние данные по структуре фитомассы в ерниково-кустарничково-моховой тундре, г/м² (воздушно-сухой вес)

Компонент	Побеги текущего года	Биомасса побегов прошлых лет	Масса отмерших частей	Всего
	1967—1970 гг.			
Кустарники и кустарнички	34,4	156,6	31,2	222,2
Травянистые	7,0	—	5,0	12,0
Мхи	—	—	—	377,0
Лишайники	—	—	—	54,0
	1974—1977 гг.			
Кустарники и кустарнички	78,1	281,5	58,9	418,5
Травянистые	15,1	—	16,0	31,1
Мхи	—	—	—	320,0
Лишайники	—	—	—	26,1

прироста лишайников в моховых типах тундр можно объяснить примерно одинаковой влажностью моховой дернины. Усреднив относительные величины прироста у исследуемых видов лишайников в разных типах тундр, получили следующие показатели: луазелеуриево-лишайниковая тундра 6,2, арктоусово-кустарничковая 8,4, моховые типы тундр 11,5. Такие низкие темпы прироста обеспечили невысокую продукцию лишайникового покрова (2,2—12,7 г/м²).

В тундровых сообществах Зауралья суммарная годичная продукция надземной фитомассы 60—177 г/м². Самая низкая величина продукции в луазелеуриево-лишайниковой тундре (59,7 г/м²), где преобладают растения с медленным темпом прироста. В арктоусово-кустарничковой тундре относительно большая продукция (133,9 г/м²) обеспечивалась арктоусом, для которого характерен высокий темп прироста побегов текущего года.

Моховые типы тундр, различающиеся по почвенным условиям и доминантной группе видов, обладают довольно сходной продукцией (146—177 г/м²).

Сделана также попытка сравнить данные по приросту надземной фитомассы в ерниково-кустарничково-моховой тундре за 1967—1970 и 1974—1977 гг. (табл. 3). Во втором из этих периодов продукция гипоарктических кустарников и кустарничков (88,4 г/м²) оказалась в 2,5 раза выше, чем в первом (34,4 г/м²). Отчасти различия в приведенных величинах объясняются неполным учетом прироста (прежде всего стеблей прошлых лет) в первый период. Однако неучтенный прирост слишком мал для того, чтобы объяснялись эти различия.

Процент побегов текущего года у кустарников и кустарничков был следующим:

	1967—1970 гг.	1974—1977 гг.
Кустарники и кустарнички	22,0	27,7
В том числе:		
березка	19,9	23,1
голубика	36,8	44,7
брусника	13,9	27,9

Видно, что во второй период произошло увеличение процента (значит, и биомассы) побегов текущего года у гипоарктических кустарников, кустарничков, а также биомассы травянистых растений. Кроме того, во второй период исследования проводились на участке, более богатом в видовом отношении и с большим проективным покрытием. Следует еще раз подчеркнуть, что суммарная продукция надземной фитомассы ерниково-кустарничково-моховой тундры равна 177 г/м², а величина 35 г/м², приведенная нами в ранних публикациях, является неполной продукцией надземных частей кустарников и кустарничков.

Анализ данных по Кольскому полуострову, Восточноевропейскому Северу, Зауралью, Западному Таймыру показал, что в тундровых сообществах на повышенных элементах рельефа годичная надземная продукция приблизительно равна 20—60 г/м². Когда доминируют кустарнички с высоким темпом возобновления биомассы побегов текущего года, например арктоус, продукция заметно увеличивается (130 г/м²). Основными продуцентами в таких сообществах являются чаще всего цветковые и лишайники. В моховых типах тундр продукция колеблется в пределах 70—180 г/м². В создании их органического вещества важна роль и цветковых, и мхов. Самая высокая продукция (до 224 г/м²) обнаружена в кустарниковых типах тундр. Закономерность увеличения продукции тундровых сообществ на плакорах по сравнению с повышенными биотопами наблюдается не только при анализе данных по тундровой зоне, но четко проявляется даже на таком маленьком участке, как «Харп». Отметим, что самыми продуктивными (до 400 г/м²) могут быть луговые (Пермякова, 1970; Пешкова, 1977) и болотные сообщества (Солоневич, 1970).

Выводы

В лесотундре Зауралья годичная продукция надземной фитомассы равна в луазелеуриево-лишайниковой тундре 60, в арктоусово-кустарничковой 134, в ерниково-кустарничково-моховой 177, в ерниково-моховой с морошкой — 163, в багульниково-сфагновой 146 г/м². Цветковые растения в щебнистых тундрах составили 76—98 %, в моховых типах тундр 59—64 %. Участие мхов в продуцировании органического вещества значительно в моховых типах тундр (30—40 %), мало в щебнистых тундрах

(1—3 %). Роль лишайников в создании органического вещества ощутима только в луазелеуриево-лишайниковой тундре (21 %). Относительно общих запасов надземной фитомассы годичная продукция в щебнистых тундрах составила 10—16 %, в моховых — 20—23 %.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования.— В кн.: Геоботаника, т. IX. Л., 1954, с. 9—74.

Андреев В. Н. Особенности зонального распределения надземной фитомассы на Восточноевропейском Севере.— Бот. ж., 1966, т. 51, № 10.

Базилевич Н. И., Титлянова А. А., Смирнов В. В. и др. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М., 1978. 18 с.

Богатырев Л. Г. Биологический круговорот в тундрах Западного Таймыра: Автореф. канд. дисс. М., 1976.

Горчаковский П. Л., Андреяшкина Н. И. Изучение первичной продуктивности сообществ лесотундры на стационаре «Харп» — В кн.: Ресурсы биосферы, вып. 1. Л., 1975, с. 25—33.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л. Биологическая продуктивность болот Южной Карелии.— В кн.: Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск, 1977, с. 105—122.

Игнатенко И. В., Норин Б. Н., Рахманина А. Т. Круговорот зольных элементов и азота в некоторых биогеоценозах восточноевропейской лесотундры.— В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан: Магадан. кн. изд-во, 1973, с. 335—350.

Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников.— Полевая геоботаника, т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 279—330.

Лавренко Е. М., Андреев В. Н., Леонтьев В. Л. Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням.—Бот. ж., 1955, т. 40, № 3.

Левина В. И. Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове.— Бот. ж., 1960, т. 45, № 3.

Манаков К. Н. Продуктивность и биологический круговорот в тундровых биогеоценозах Кольского полуострова. Л., 1972. 147 с.

Пермякова А. А. Луговые фитоценозы Среднеколымского района Якутской АССР, их продуктивность и динамика.— В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970, с. 57—59.

Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов.— В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 134—145.

Поспелова Е. Б. О годичном приросте надземной фитомассы некоторых тундровых кустарников.— Вестн. МГУ. Сер. биология, почвоведение, 1972, № 3, с. 50—56.

Солоневич Н. Г. Численность и фитомасса сфагновых мхов в болотных сообществах восточноевропейской лесотундры.— В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970, с. 60—62.

Хантимер И. С. Прирост надземной фитомассы в неосвоенной и освоенной тундре.— Там же, с. 84—86.

Bliss L. Net primary production of tundra ecosistems.— In: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart, 1962.

Shamurin V. F., Polosova T. G., Khodachek E. A. Plant biomass of the main plant communities at the Tareya Station (Taimyr).— In: Tundra Biom (IBR). Proced. IV. Intern. meeting on the biol. product. of tundra. Leningrad, USSR, Sweden, 1972.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ
ПРИОБСКОГО СЕВЕРА • 1981

Н. И. АНДРЕЯШКИНА, Ю. Г. АНДРЕЯШКИН

РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОДУКЦИИ НАДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ ЗАУРАЛЬЯ

Изучению разногодичной изменчивости (флюктуаций) растительных сообществ посвящено довольно много работ [1]. Практическое значение таких исследований очевидно: связь между продукцией фитоценозов и погодными условиями можно использовать для прогнозирования, но более важной задачей представляется использование данных по флюктуационным изменениям для изучения регуляции продукционного процесса в сообществах.

К настоящему времени накоплен довольно большой материал по флюктуациям продукции сообществ умеренной зоны. Данные по Крайнему Северу немногочисленны, хотя в тундровых сообществах из-за малого количества видов в них регуляторное значение флюктуаций может изучаться наиболее успешно.

В данной статье изложены результаты изучения разногодичной изменчивости биомассы побегов текущего года в сообществах гипоарктических кустарников и кустарничков.

Работа проведена на стационаре «Харп» УНЦ АН СССР в 1974—1977 гг. Характеристика погодных условий с мая по август дана в табл. 1. В качестве объектов исследования было взято три типа тундр. Участок луазелеуриево-лишайниковой тундры расположен на склоне моренной гряды, сильно обдуваемом ветром. Участок ерниково-кустарничково-моховой тундры находится на ровной площадке, в 500 м от озера. Участок багульниково-сфагновой тундры расположен на торфяном бугре.

Участки 10×10 м разбили на ленты 1×10 м, на одной из которых ежегодно в случайном порядке отбирали в ерниково-кустарничково-моховой тундре по 40 учетных площадок (в 1977 г. 16 площадок), в двух других типах тундр — по 16 площадок размером 25×25 см. Ежегодно у каждого типа растений отде-

[1] См.: Работнов Т. А. Изучение флюктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов.— В кн.: Полевая геоботаника, т. 4. М.: Наука, 1972.

Таблица 1

Характеристика погодных условий с мая по август 1973—1977 гг. по данным метеостанции Салехард

Год	Температура воздуха, °С					Колич. дней со средней температурой воздуха выше, °С				Колич. осадков, мм			
	Средняя за год	Среднемесячная											
		Май	Июнь	Июль	Август	0	5	10	15	Май	Июнь	Июль	Август
1973	—6,0	—1,0	9,2	12,3	12,8	115	90	55	20	24,6	37,2	90,7*	41,9
1974	—7,4	—4,2	5,6	16,4	11,2	92	79	49	31	22,2	15,8	32,2	20,3
1975	—6,5	—2,7	5,8	12,8	10,4	100	76	44	14	51,7	83,4	78,9	88,1
1976	—5,6	—0,4	9,2	14,5	13,5	107	88	61	34	27,4	54,4	44,3	30,4
1977	—6,4	3,9	12,4	14,7	11,3	127	107	71	29	37,9	50,9	41,8	24,3

* Из них 64,1 мм выпало 12—15 июля.

ляли отмершие части и находили соотношения биомасс структурных элементов (листья и стебли текущего года и прошлых лет). За 100 % принимали биомассу побегов прошлых лет (многолетнюю часть растений), а биомассу побегов текущего года выражали как надбавку к 100 % (эта величина названа относительным приростом; табл. 2). Биомасса побегов прошлых лет была усреднена по выборкам, взятым в разные годы; массы структурных частей в каждый момент исследования находили, перемножая величины усредненной биомассы и относительного прироста (см. табл. 2). Усреднение биомассы побегов прошлых лет по наблюдениям разных вегетационных периодов позволило значительно снизить статистическую ошибку, так как возросло число учетных площадок.

Для оценки изменения прироста во времени использовали средние значения отклонений от средней арифметической за годы наблюдений. Варьирование относительного прироста во времени представлено в табл. 3; здесь же приведены коэффициенты вариации, отражающие варьирование прироста в пространстве.

Чтобы оценить влияние погодных условий вегетационных сезонов и биомассы многолетних частей растений на прирост, был выполнен дисперсионный анализ полученных данных[2].

В качестве градаций погодных условий были использованы отдельные годы. Интервал биомасс многолетних частей растений разбивали на две-три градации, результативным признаком считали относительный прирост (табл. 4).

В процессе исследований были получены следующие результаты. Данные дисперсионного анализа (см. табл. 4) позволяют

[2] Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970.

Таблица 2

Относительный прирост и биомасса побегов текущего года у некоторых кустарников и кустарничков в трех типах тундр Зауралья

Растение	Часть растения	Относительный прирост, %				Биомасса, г/м²			
		1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.
Ерниково-кустарничково-моховая тундра									
Березка	Листья	23,4±1,5	23,4±1,4	19,0±0,7	20,2±1,8	43,7±4,0	43,7±4,0	35,5±2,8	37,7±4,3
	Стебли	1,0±0,2	1,1±0,4	0,9∓0,1	2,6±0,5	1,9±0,4	2,1±0,8	1,7±0,2	4,9±0,9
Голубика	Листья	40,8±2,5	41,2±1,0	33,8±1,0	26,2±1,5	17,4±1,5	17,6±1,2	14,4±1,0	11,2±0,9
	Стебли	10,4±0,8	9,6±0,4	8,9±0,3	8,1±0,7	4,4∓0,4	4,1±0,3	3,8±0,1	3,5±0,4
Брусника	Листья	25,5±2,3	28,1±2,2	29,8±1,3	10,4±0,9	8,5±0,9	9,4±0,9	10,0±0,8	3,5±0,4
	Стебли	5,6±0,7	5,9±0,5	4,5±0,3	2,0±0,2	1,9±0,3	2,0±0,2	1,5±0,1	0,7±0,1
Багульниково-сфагновая тундра									
Багульник	Листья	33,9±0,9	20,8±0,6	22,9±1,0	26,7±1,0	50,3±2,3	30,9±1,4	34,0±1,9	39,6±2,0
	Стебли	6,5±0,2	4,9±0,2	5,4±0,3	6,8±0,4	9,6±0,5	7,3±0,4	8,5±0,5	10,1±0,7
Брусника	Листья	21,3±1,1	21,4±1,2	25,3±1,4	20,6±0,6	9,8±0,7	9,9±0,7	11,7±0,8	9,5±5,5
	Стебли	4,2±0,3	3,5±0,2	3,8±0,3	3,2±0,2	1,9±0,2	1,6±0,1	1,8±0,2	1,5±0,1

Растение	Часть растения	Относительный прирост, %				Биомасса, г/м²			
		1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.
Андромеда	Листья	24,9±1,3	14,9±0,8	24,8±0,9	23,1±0,9	7,3±0,5	4,4±0,3	7,3±0,4	6,8±0,4
	Стебли	5,2±0,3	3,3±0,2	5,5±0,3	4,4±0,3	1,5±0,1	1,0±0,1	1,6±0,1	1,3±0,1
Березка	Листья	38,8±3,2	35,7±3,7	47,3±4,0	26,4±4,6	3,6±0,6	3,3±0,6	4,4±0,7	2,6±0,5
	Стебли	1,3±0,6	1,6±0,7	5,2±2,4	4,0±2,5	0,12±0,06	0,15±0,07	0,48±0,23	0,37±0,24
Луазелеуриево-лишайниковая тундра									
Луазелеурия	Листья	12,5±1,0	8,1±0,3	12,0±0,3	7,1±0,4	28,5±2,7	18,5±1,1	27,4±1,5	16,2±1,2
	Стебли	1,3±0,2	0,8±0,1	1,2±0,1	0,6±0,1	3,0±0,6	1,8±0,3	2,7±,03	1,4±0,3
Водяника	Листья	20,1±2,9	10,0±0,7	19,0±1,2	14,5±1,4	6,0±1,1	3,0±0,4	5,6±0,8	4,3±0,7
	Стебли	2,9±0,4	1,6±0,4	2,5±0,3	1,8±0,3	0,9±0,2	0,5±0,1	0,7±0,1	0,5±0,1
Брусника	Листья	24,7±2,1	26,8±1,7	37,5±2,6	20,9±2,0	4,0±0,4	4,3±0,4	6,1±0,6	3,4±0,4
	Стебли	3,5±0,3	4,2±0,2	4,1±0,2	2,1±0,1	0,6±0,1	0,7∓0,1	0,7±0,1	0,3±0,02
Андромеда	Листья	39,3±4,4	23,0±1,2	30,3±1,6	28,1±2,5	1,5±0,3	0,9±0,1	1,2±0,2	1,1±0,2
	Стебли	6,9±0,8	5,4±0,4	4,3±0,6	2,7±0,6	0,3±0,06	0,2±0,03	0,2±0,04	0,1±0,01
Багульник	Листья	31,8±4,1	12,8±1,2	17,6±2,7	21,0±3,2	2,4±0,5	0,9±0,1	1,3±0,3	1,6±0,1
	Стебли	4,9±0,7	2,2±0,2	3,3±0,5	3,6±0,7	0,4±0,09	0,2±0,04	0,2±0,05	0,3±0,08

Таблица 3

Пространственное (коэффициенты вариации) и временное (средние значения отклонений от средней арифметической) варьирование относительного прироста растений

Компоненты прироста	Коэффициенты вариации, %				Отклонения, %
	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.	
Ерниково-кустарничково-моховая тундра					
Березка	45,3	39,1	26,7	32,7	7,8
Голубика	40,0	17,3	20,3	23,3	14,0
Брусника	61,9	54,1	30,7	33,9	28,0
Надземная биомасса	31,9	34,4	29,0	23,0	7,9
Багульниково-сфагновая тундра					
Багульник	10,5	10,8	17,2	14,9	15,5
Брусника	19,5	23,1	21,4	12,4	6,2
Андромеда	21,1	21,7	15,1	15,9	15,7
Надземная биомасса	10,8	14,5	14,7	16,0	9,1
Луазелеуриево-лишайниковая тундра					
Луазелеурия	25,0	14,4	11,0	23,3	23,9
Водяника	48,0	26,4	25,1	20,0	22,7
Брусника	34,4	25,7	27,3	37,8	17,5
Андромеда	31,5	19,8	14,6	20,1	16,0
Багульник	31,4	21,5	51,7	43,4	26,3
Надземная биомасса	32,0	22,4	22,6	40,6	20,2

сделать вывод о том, что влияние биомассы многолетних частей растений на относительный прирост, как правило, значительно уступает влиянию погоды. Учтенные факторы объясняют значительную долю дисперсии ($\eta = 0{,}303—0{,}449$). Влияние года наименьшее в ерниково-кустарничково-моховой тундре, выше — в багульниково-сфагновой и луазелеуриево-лишайниковой. Влияние биомассы, наоборот, выше в первой из указанных тундр. Во всех случаях влияние года на суммарный прирост ниже, чем на прирост отдельных видов; особенно мало оно в ерниково-кустарничково-моховой тундре. Случайная дисперсия, как видно из таблиц 3 и 4, может быть объяснена в основном пространственным варьированием прироста, которое связано не столько с биомассой многолетних частей, сколько с другими факторами (рельефом, микроклиматом, почвой и т. д.).

Разногодичная изменчивость биомассы побегов текущего года изучалась только в течение четырех вегетационных сезонов, тем не менее можно составить представление о влиянии погодных факторов на прирост растений (см. табл. 1 и 2).

Березка и голубика в ерниково-кустарничково-моховой тунд-

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа влияния условий года и биомассы многолетних частей растений на относительный прирост отдельных видов и общей надземной биомассы (η^2 — показатель силы влияния, B — уровень значимости) в 1974—1977 гг.

Компоненты прироста	Влияние							
	года		биомассы		межфакторное		факториальное	
	η^2	B	η^2	B	η^2	B	η^2	B
Ерниково-кустарничково-моховая тундра								
Березка	0,037	—	0,074	0,99	0,011	—	0,122	0,93
Голубика	0,161	0,999	0,079	0,99	0,002	0,999*	0,242	0,999
Брусника	0,191	0,999	0,098	0,999	0,022	—	0,311	0,999
Надземная биомасса	0,016	—	0,205	0,999	0,082	0,99	0,303	0,999
Багульниково-сфагновая тундра								
Багульник	0,608	0,999	0,029	0,95	0,017	—	0,654	0,999
Брусника	0,032	—	0,067	0,95	0,098	0,9	0,197	0,9
Андромеда	0,502	0,999	0,003	—	0,091	0,99	0,596	0,999
Надземная биомасса	0,141	0,95	0,011	—	0,028	—	0,181	0,95
Луазелеуриево-лишайниковая тундра								
Луазелеурия	0,614	0,999	0	0,999*	0,029	—	0,643	0,999
Водяника	0,483	0,999	0,092	0,99	0,041	—	0,616	0,999
Брусника	0,345	0,999	0,014	—	0,020	—	0,379	0,99
Андромеда	0,444	0,95	0,019	—	0,125	0,9	0,588	0,99
Багульник	0,148	—	0,048	—	0,006	0,999*	0,202	—
Надземная биомасса	0,381	0,999	0,066	0,99	0,002	0,95*	0,449	0,999

* Влияние достоверно малое, (—) — влияние не достоверно.

ре дали максимальный прирост в относительно сухой, умеренно теплый сезон 1974 г. и сырой холодный сезон 1975 г., когда температуры в июне были невысокими; в эти годы у березки наблюдали также интенсивное плодоношение.

В багульниково-сфагновой тундре незначительное увеличение прироста березки было в сухой и теплый (с высокой температурой июня) 1976 г. По-видимому, продуктивность вида в разных сообществах корректируется ценотическими отношениями (березка в ерниково-кустарничково-моховой тундре — доминант, в багульниково-сфагновой — содоминант). Когда березка — доминант, погодные условия влияют на ее прирост меньше.

Выделилась группа вечнозеленых растений (багульник, андромеда, водяника) с минимальным приростом в сыром холодном 1975 г. Величина прироста у них зависела от средней температуры июля и количества дней с температурой выше 15°.

Таблица 5

Разногодичная изменчивость биомассы побегов текущего года в тундровых сообществах Зауралья, г/м²

Показатель	Год	Кустарники и кустарнички	Травянистые	Всего
Ерниково-кустарничково-моховая тундра				
Биомасса побегов текущего года	1974	80,2±5,6	13,8±0,8	94,0±5,7
	1975	88,4±6,5	14,1±1,0	102,5±6,6
	1976	74,3±5,1	13,4±1,0	87,7±5,2
	1977	69,5±5,4	18,9±1,9	88,4±5,7
Биомасса побегов прошлых лет	1974—1977	281,5±15,3	—	281,5±15,3
Масса отмерших частей	1974—1977	58,9±4,9	16,0±0,6	74,9±4,9
Багульниково-сфагновая тундра				
Биомасса побегов текущего года	1974	84,1±3,3	21,9±0,5	106,0±3,3
	1975	58,6±2,6	16,5±1,1	75,1±2,8
	1976	69,3±3,2	13,9±1,1	83,2±3,4
	1977	71,8±3,4	14,6±1,4	86,4±3,7
Биомасса побегов прошлых лет	1974—1977	233,5±7,0	—	233,5±7,0
Масса отмерших частей	1974—1977	29,4±2,0	3,2±0,3	32,6±2,0
Луазелеуриево-лишайниковая тундра				
Биомасса побегов текущего года	1974	49,6±4,6	0	49,6±4,6
	1975	36,3±2,6	0	36,3±2,6
	1976	50,8±3,6	0	50,8±3,6
	1977	30,5±3,1	0	30,5±3,1
Биомасса побегов прошлых лет	1974—1977	290,4±12,8	—	290±12,8
Масса отмерших частей	1974—1977	55,3±4,3	—	55,3±4,3

У луазелеурии (аркто-альпийский вид) максимальный прирост был в теплые вегетационные сезоны 1974 и 1976 гг., низкий — в холодный сезон 1975 г. и в сухой (сильно просохла почва) и теплый сезон 1977 г. (это был год максимального плодоношения).

Самый низкий относительный прирост брусники (см. табл. 2) наблюдали в ерниково-кустарничково-моховой тундре в 1977 г., когда подсох моховой покров. Незначительное увеличение прироста брусники отмечено в луазелеуриево-лишайниковой тундре в 1976 г., в целом четко выраженная зависимость прироста брусники от погоды отсутствовала, что позволяет сделать предполо-

жение о существенном влиянии на прирост брусники межвидовых взаимоотношений.

Травянистые растения в ерниково-кустарничково-моховой тундре (преобладает по биомассе осока арктосибирская) повысили продукцию в сезон 1977 г., когда заметно снизилась продукция голубики и брусники (табл. 5).

Во всех типах тундр отмечена тенденция к стабилизации суммарной продукции сообществ (см. табл. 4, 5). Это явление лучше выражено в ерниково-кустарничково-моховой тундре, а хуже — в луазелеуриево-лишайниковой. В первом типе тундр биомасса побегов текущего года варьировала в пределах 94—102,5 г/м², во втором — 30,5—50,8 г/м². Среднее значение отклонений относительно средней биомассы за годы наблюдений составило 5,5 и 20,1 % соответственно. Флюктуации продукции отдельных видов растений также были ниже в первом из указанных типов тундр и выше — во втором. Эти различия, по-видимому, можно объяснить различиями в способе регуляции продуктивности фитоценозов.

В луазелеуриево-лишайниковой тундре, находящейся в нестабильных условиях, не только продукция отдельных видов растений, но и суммарная продукция находятся в сильной зависимости от погоды в отдельные вегетационные сезоны. Здесь должны быть слабые межвидовые связи, которые не препятствуют отдельным видам растений изменять темп продуцирования при резких колебаниях климатических факторов. Так как размах колебаний величины продукции здесь велик, биогенные элементы в отдельные годы используются неполностью.

В ерниково-кустарничково-моховой тундре и биотоп, и основной ценозообразователь — березка — стабилизуют среду. Суммарная продукция здесь должна сильнее зависеть от межвидовых взаимоотношений, прежде всего от конкуренции за биогенные элементы. При уменьшении прироста какого-либо вида растений из-за неблагоприятной погоды или иных внешних воздействий появляется избыток биогенных элементов в почве, который используется другими видами.

Багульниково-сфагновая тундра занимает в этом отношении промежуточное положение. Отсутствие сильного доминанта ослабило межвидовые взаимоотношения. Из-за преобладания вечнозеленых растений, чувствительных к теплу, влияние погоды оказалось довольно высоким. Но существенное влияние (во всяком случае более высокое, чем в луазелеуриево-лишайниковой тундре) должна оказать и межвидовая конкуренция, которая стабилизует суммарный прирост.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ
ПРИОБСКОГО СЕВЕРА 1981

О. Н. МИНЕЕВА

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ОДНОЛЕТНИХ ПОБЕГОВ КУСТАРНИКОВ И КУСТАРНИЧКОВ ЛЕСОТУНДРЫ ЗАУРАЛЬЯ

Особенности роста и развития растений в специфических условиях Крайнего Севера останутся непонятными без изучения сезонного ритма роста растений в зависимости от факторов внешней среды. Общей закономерностью для них является произрастание в сравнительно узком (до нескольких сантиметров) слое приповерхностного воздуха и почвы (Андреев, Вахтина, 1959; Тихомиров, 1963, и др.). Однако максимальная высота стеблей одних и тех же видов, в разные по метеоусловиям годы и в разных местообитаниях значительно колеблется. В первую очередь это объясняется влиянием температуры (Тихомиров, 1963). Величины годичных приростов древесных растений возрастают при переходе от мест с низкой температурой почвы к местам с более высокой (Тыртиков, 1955). Позднее С. Г. Шиятовым (1965) было показано, что на величины годичных приростов влияет совокупное воздействие температуры и влажности почвы. Те же особенности, но касающиеся характера роста и величин годичных приростов кустарников и кустарничков, были выявлены параллельно с изучением биологии их размножения и ветвления (Полозова, 1966; Солоневич, 1970; Жуйкова, 1970а; Поспелова, 1972, и др.). Более детально рост растений в связи с условиями среды изучался Блиссом (Bliss, 1956) в арктических тундрах северной Аляски и в горных тундрах Скалистых гор. Было выяснено, что темп роста варьирует не только у особей разных видов, но и в пределах одного вида. Продолжительность роста стеблей больше, чем период развертывания и рост листьев. Более угнетенными оказываются растения на обдуваемых участках. Кроме того, у арктических видов степень корреляции между приростом стебля и температурой воздуха и почвы больше, чем у альпийских. Исследование особенностей роста растений Таймырского биогеоценологического стационара позволило А. Д. Виталь (1978) выделить несколько групп растений с учетом начала их развития: весенние кустарники и кустарнички, поздневесен-

ние травянистые растения, раннелетние растения, среднелетние травянистые растения, средне-позднелетние травянистые растения и позднелетние травянистые растения. Короткому и более теплому вегетационному периоду 1971 г. соответствовал более быстрый темп роста растений, тогда как растянутому и прохладному периоду 1972 г.— замедленный. У одних и тех же видов в один год исследования продолжительность периода роста была больше на более увлажненных участках. По годам разница в продолжительности периода роста варьировала от 1—5 до 9—12 дней. Значительней зависимость роста от температуры была в холодные сезоны.

Настоящая работа проводилась в лесотундре Зауралья на территории Салехардского стационара «Харп» Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, в течение вегетационных периодов 1973—1974 гг.

Непосредственные наблюдения велись в трех тундровых ассоциациях: пятнистой луазелеуриево-лишайниковой (I), кустарничково-ерниково-моховой (II) и ерниково-морошково-моховой (III). Ассоциация I находилась на северо-восточном склоне щебнистого холма с мелкобугорковым микрорельефом, II — на равнинном участке с небольшим юго-западным уклоном в сторону озера, а III — в ложбине, между участками морошково-сфагнового болота, щебнистым холмом и ручьем. Микрорельеф в двух последних был мелкокочкарный.

Влажность почвы в тундре I характеризовалась отсутствием застойной влаги, а во II и III водный режим непрерывного типа с постоянным избыточным увлажнением. Максимальная глубина оттаивания вечной мерзлоты в тундре I превышала 1 м, во II составляла 0,90—0,94 м, а в III — 0,36—0,40 м. От I к III ассоциациям было отмечено возрастающее оглеение почвы и увеличение закислых форм железа и подвижного Al, повышающих токсичность почв.

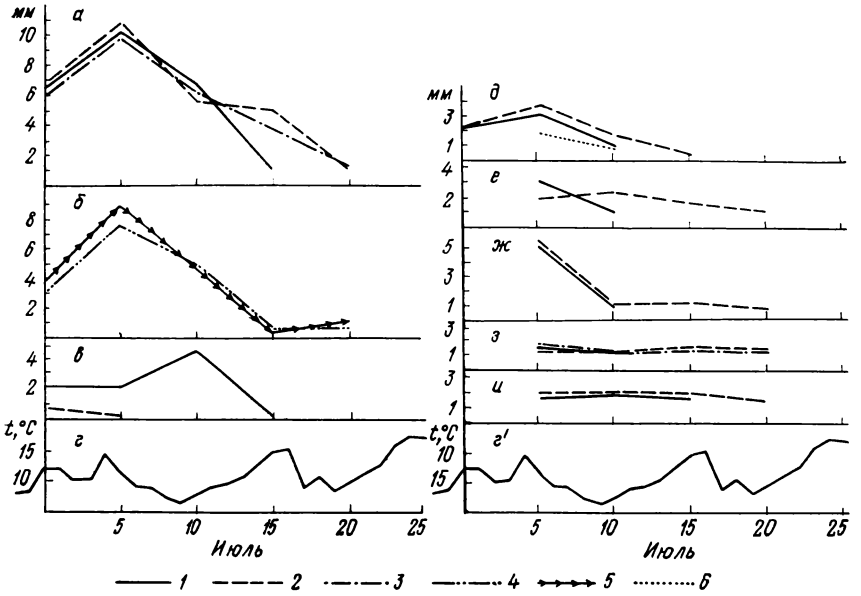
Вегетационный период в 1973 г. был несколько длиннее и теплее, чем в 1974 г. Однако погодные условия в июле, месяце наиболее активного роста и развития большинства растений, в 1974 г. были благоприятнее: при более высокой температуре воздуха (на 4,1°) выпало на 11,5 мм больше осадков.

Непосредственными объектами нашего исследования были *Betula nana*, *Salix glauca*, *phylicifolia*, *nummularia*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum vitis-idaea* ssp. *minus*, *Empetrum hermaphroditum*. Для измерения прироста у каждого из указанных видов брали по 15—20 вегетативных побегов (у кустарников из верхней части кроны) с 10—15 особей. Измерения производили через пять дней. Одновременно отмечали фенологическое состояние растений. Сроки начала вегетации и роста, продолжительность периода роста побегов приведены в таблице. Кривые изменения средних приростов стеблей побегов сопоставлялись с ходом

Даты наступления фенологических фаз, сроки начала и окончания роста, а также общая продолжительность роста однолетних приростов побегов

Вид	Ассоциация	Начало вегетации	Начало и конец цветения	Начало роста побегов	Срок окончания роста побегов			Продолжительность роста побегов, дней	Начало вегетации	Начало роста побегов	Конец роста побегов	Общая продолжительность роста побегов, дней
					ранний	средний	поздний					
		1973 г.							1974 г.			
Betula nana	I	Июнь 16	26.VI—3.VII	Июнь 22	Июль 5 (10)	Июль 10 (40)	Июль 15 (50)	23	Июнь 25	Июль 1	Июль 20	19
	II	18	29.VI—6.VII	24	10 (10)	15 (35)	20 (55)	26	26	3	25	22
	III	18	29.VI—6.VII	24	10 (10)	15 (35)	20 (55)	26	26	3	25	22
Salix glauca	II	15	15.VI—27.VI	23	10 (10)	15 (40)	20 (50)	27	25	3	25	22
Salix phylicifolia	II	16	17.VI—3.VII	23	10 (5)	15 (35)	20 (60)	27	25	2	25	23
Salix nummularia	I удл.	17	22.VI—8.VII	24	5 (15)	10 (40)	15 (45)	21	28	3	20	17
	ук.	17	—	24	30.VI (45)	—	5 (55)	11	—	—	—	—
Ledum decumbens	I	17	3.VII—16.VII	24	Июль 5 (50)	—	10 (50)	16	27	5	20	15
	II	19	8.VII—23.VII	28	5 (10)	10 (35)	15 (55)	22	1 июля	7	25	18
Vaccinium uliginosum	I	16	1.VII—17.VII	22	5 (55)	—	10 (45)	18	Июнь 25	1	15	14
	II	18	3.VII—22.VII	26	5 (10)	10 (30)	15 (60)	20	27	3	20	17
Empetrum hermaphroditum	I	17	14.VI—21.VI	24	5 (10)	10 (35)	15 (55)	21	27	3	20	17
	II	20	16.VI—28.VI	25	5 (5)	15 (30)	20 (60)	25	30	6	25	19
Andromeda polifolia	I	17	6.VII—22.VII	24	5 (50)	—	10 (50)	16	28	2	15	13
	II	20	8.VII—27.VII	29	10 (20)	15 (30)	20 (50)	21	30	4	20	16
Vaccinium vitis-idaea ssp. *minus*	I	18	7.VII—3.VIII	24	5 (55)	—	10 (45)	16	28	2	15	13
	II	21	10.VII—7.VIII	29	5 (10)	15 (40)	20 (50)	21	Июль 1	4	20	16
	III	21	11.VII—7.VIII	29	5 (5)	15 (35)	20 (60)	21	1	4	20	16
Arctous alpina	I	16	19.VI—3.VIII	22	5 (65)	—	10 (40)	18	25 июня	30	15	16

Примечание. В скобках — количество побегов, %; удл. — удлиненные, ук. — укороченные.



Динамика прироста однолетних побегов *Betula nana(а), Salix glauca, phylicifolia(б), Salix nummularia(в), Vaccinium uliginosum, Arctous alpina(д), Andromeda polifolia(е), Ledum decumbens(ж), Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus(з), Empetrum hermaphroditum(и)* в течение вегетационного периода 1973 г.

г, г' — ход температуры; *1* — динамика прироста побегов в I ассоциации; *2* — динамика прироста побегов во II ассоциации; *3* — динамика прироста побегов в III ассоциации; *4* — динамика прироста побегов *Salix phylicifolia*; *5* — динамика прироста побегов *Salix glauca*; *6* — динамика прироста побегов *Arctous alpina.*

температуры воздуха (см. рисунок). По нашим данным, к началу наблюдений в 1973 и 1974 гг. к 10 июня снег стаивал в I ассоциации и лежал большими пятнами во II и III. Более возвышенное положение I тундры позволяет косвенно судить о том, что приземный слой воздуха прогревался там быстрее, чем в двух других. Как уже указывалось, оттаивание вечной мерзлоты в I тундре за одни и те же сроки происходило на бóльшую глубину, чем во II и III. В соответствии с этим начало вегетации и роста побегов изучавшихся видов в I ассоциации было отмечено раньше в оба года исследований: в 1973 г. вегетация соответственно с 16—19 июня, рост с 22—24 июня, а в 1974 г.— с 25—28 июня и 1 июля (30 июня) — 5 июля. Во II и III ассоциациях начало вегетации и роста побегов сдвигалось на более поздние сроки, примерно на 1—5 дней.

Весной в оба года раньше всех начинали вегетировать (с 16 по 25 июня) и расти в I ассоциации побеги у видов *Betula nana, Vaccinium uliginosum* (22 июня, 1 июля) и *Arctous alpina* (22 июня и 30 июня), тогда как во II, помимо двух первых, еще

и *Salix glauca* и *Salix phylicifolia*. Начало вегетации у указанных видов во II и III ассоциациях было приурочено к 15—16 (18) июня в 1973 г. и к 25—26 июня в 1974 г., а начало роста — соответственно к 23—24 июня и ко 2—3 июля. У остальных видов как начало вегетации, так и роста оказались сдвинутыми на более поздние сроки, как в I, так и во II и III ассоциациях. В 1973 г. эти явления в I тундре были отмечены соответственно 17—18 и 24 июня, а в 1974 г.— 27—29 июня и 2—5 июля(*Salix nummularia, Ledum decumbens, Empetrum hermaphroditum, Andromeda polifolia, Vaccinium vitis-idaeda* ssp. *minus*). Во II ассоциации начало вегетации и роста запаздывало и по сравнению с I на 2—3 (5) дня. Эти же виды характеризовались более медленным увеличением размеров почек и их последующим развертыванием.

В 1973 г. рост побегов у изучавшихся видов был отмечен до 10—20 июля, а в 1974 г. до 15—25 июля, что связано с более прохладной и затяжной весной 1974 г. Несмотря на это, общая продолжительность периода роста побегов у всех видов и во всех типах тундр в 1973 г. была больше. Разница в продолжительности периода роста составила по годам для изученных видов в I тундре 1—4 дня, а во II и III — 3—6 дней.

Наибольшая продолжительность периода роста отмечена у кустарников *Betula nana, Salix glauca, phulicifolia* (в 1973 г.— 23—27 дней и в 1974 г.— 19—23 дня). Чуть меньше период роста был у кустарничка *Empetrum hermaphroditum* (21—25 дней в 1973 г. и 17—19 дней в 1974 г.), у остальных видов — не более 16—22 дней в 1973 г. и 13—18 дней в 1974 г.

Сравнение продолжительности периода роста одних и тех же видов, но в разных местообитаниях показало, что в сухом он был короче (I ассоциация), чем в местообитании с обильным (II ассоциация) или избыточно обильным увлажнением (III ассоциация). Разница в продолжительности периода роста составила в 1973 г. для *Betula nana* 3 дня, *Vaccinium uliginosum* 2 дня, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Andromeda polifolia*, *Empetrum hermaphroditum* 4 дня и *Ledum decumbens* 6 дней, а в 1974 г. почти для всех видов 3 дня, за исключением *Empetrum hermaphroditum* (2 дня). Следовательно, в более прохладном и сыром 1973 г. различия были существеннее, чем в 1974 г., когда во II и III ассоциациях за июль существенно подсохла почва. Особо выделяется вид *Salix nummularia*, у которого отмечены существенные различия в длительности периода роста у удлиненных и укороченных побегов (21 и 11 дней).

Самые ранние сроки окончания роста побегов у видов из I ассоциации в 1973 г. приходились на 5 июля, за исключением *Salix nummularia* (30 июня), во II и III ассоциациях у большинства видов — также на 5 июля, за исключением *Betula nana, Salix glauca, phylicifolia* и *Andromeda polifolia*, у которых самое раннее окончание роста побегов было отмечено 10 июля.

Самые поздние сроки окончания роста побегов отмечены в I ассоциации у большинства видов 10 июля, а у *Betula nana*, *Salix nummularia*, *Empetrum hermaphroditum* 15 июля, тогда как во II и III у большинства видов — 20 июля, а у *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens* — 15 июля.

При этом в I ассоциации процент побегов, завершивших рост к самому раннему сроку, был больше, чем в двух других, а к самому позднему — соответственно меньше (на 5—15 %). Это свидетельствует о более высоком темпе роста побегов у всех видов в I ассоциации. У всех изучавшихся видов основная масса стеблей побегов завершила рост в длину к середине июля, т. е. в первую половину вегетационного периода. Подобное же явление отмечалось раньше для растений Таймырского биогеоценологического стационара (Полозова, Деева, 1978).

Сопоставление фенологических фаз с продолжительностью роста побегов позволило разделить виды на две группы:

1. Растения, заканчивающие рост после цветения: *Betula nana*, *Salix glauca*, *phylicifolia*, *nummularia*, *Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*.

2. Растения, заканчивающие рост до окончания цветения: *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*.

По нашим наблюдениям, стебли всех побегов *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* и *Ledum decumbens* не заканчивали рост до начала цветения, как указывалось Т. Г. Полозовой и Н. М. Деевой (1978). Сопоставление кривых прироста стеблей побегов с температурой воздуха выявило увеличение приростов у видов *Betula nana*, *Salix glauca*, *phylicifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens* с повышением температуры. Последующее уменьшение температуры сопровождается уменьшением приростов побегов. У остальных видов не было отмечено связи между величинами годичных приростов побегов и температурой воздуха. У *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Empetrum hermaphroditum* колебания величин приростов очень незначительны: отсюда графики изменения приростов побегов в течение периода роста приближаются к прямой линии. Ранее это явление наблюдалось И. В. Жуйковой (1970б).

Заключение

Таким образом, рост и вегетация всех изученных видов (кустарников и кустарничков) в оба года исследований (1973 и 1974) раньше начинались в местообитании, где быстрей таивал снег (пятнистая луазелеуриево-лишайниковая тундра), а значит, быстрее прогревался приземный слой воздуха и почвы благодаря более возвышенному положению в рельефе. Темп роста побегов всех видов снижался от пятнистой луазелеуриево-лишайниковой, к кустарничково-ерниково-моховой и ерниково-

морошково-моховой, так как с уменьшением высоты места увеличивается содержание застойной влаги в почве, уменьшается глубина оттаивания вечной мерзлоты, а значит, и температура почвы. В соответствии с этим в двух последних ассоциациях период роста побегов более растянут, а в целом продолжительность периода роста в оба года не превышала четырех недель. Рост и вегетация несколько раньше (на один-два дня) начинались у кустарников. Для них же был характерен и более длительный период роста. Для большинства видов не было отмечено четкой зависимости между изменениями температуры воздуха и величинами годичных приростов побегов. Исключение составляют виды *Betula nana*, *Salix glauca*, *phylicifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*, что можно объяснить расположением их крон в более высоком ярусе, а значит, и большей подверженностью температурным колебаниям. Интенсивному развитию кустарников и кустарничков лесотундры соответствует интенсивный рост.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н., Вахтина П. В. Влияние приземного климата на фенологию растений в Субарктике.— Природа, 1959, № 6, с. 96—97.

Виталь А. Д. Сезонная динамика прироста арктических растений по наблюдениям на западном Таймыре.— В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 58—71.

Жуйкова И. В. Морфогенез и ветвление побегов.— В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры, ч. I. Л.: Наука, 1970а, с. 212—227.

Жуйкова И. В. Особенности ритма роста и накопление фитомассы основных доминантов растительных сообществ в различных поясах Полярного Урала.— В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970б, с. 29—30.

Полозова Т. Г. К биологии и экологии карликовой березки (*Betula nana*) в восточноевропейской лесотундре.— В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. Л.: Наука, 1966, с. 166—225.

Полозова Т. Г., Деева Н. М. Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах Таймырского биогеоценологического стационара.— В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 144—165.

Поспелова Е. Б. Сезонная динамика прироста некоторых тундровых кустарников.— Биол. науки, 1972, № 10, с. 66—70.

Солоневич Н. Г. Эколого-биологическая характеристика растений.— В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1970, с. 145—212.

Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 153 с.

Тыртиков А. П. Рост надземных органов деревьев на северном пределе лесов.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1955, т. 60 (1), № 1.

Шиятов С. Г. Рост лиственницы в высоту в течение вегетационного периода на верхней границе леса в горах Полярного Урала.— В кн.: Физиология и экология древесных растений. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1965, с. 249—253.

Bliss L. C. A comparison of plant development in microenvironments of Arctic and Alpine tundras.— Ecol. Monogr., 1956, vol. 26, N 4, p. 263—337.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ПРИОБСКОГО СЕВЕРА · 1981

Н. В. ПЕШКОВА

ЗАПАС НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ КУСТАРНИКОВ И ЕГО СТРУКТУРА НА ТЕРРИТОРИИ СТАЦИОНАРА «ХАДЫТА»

Для Приуральского сектора Субарктики и, в частности, для территории Хадытинского стационара (п-ов Ямал, подзона южной тундры) типичные кустарниковые сообщества — низкорослые ивняки (из ивы сизой), ерники и заросли багульника и высокорослые ивняки (из ивы шерстистопобегой) и ольшаники (из ольхи кустарниковой). Высокорослые кустарниковые заросли сконцентрированы в прирусловой пойме, низкорослые — в центральной, но могут выходить и на плакор.

Определение запасов надземной фитомассы кустарников в чистых зарослях и ее структуры проводилось в 1974—1977 гг. методом пробных площадок (величина учетной площадки — 1 м^2 в высокорослых и 0,25 м^2 в низкорослых зарослях, повторность 4—19-кратная). Выделялись следующие фракции: листья, живые побеги (в некоторых случаях — с подразделением на годичные и многолетние), стволы (у высокорослых ивы и ольхи), мертвые побеги и сухостой. Взвешивание проводилось при воздушно-сухом состоянии фитомассы, структура запаса оценивалась как процентное соотношение различных компонентов фитомассы. Результаты учетов приведены в табл. 1—4. Для зарослей высокорослых кустарников наряду с площадочными оценками структуры фитомассы были получены и оценки для каждого отдельного экземпляра — они послужили исходным материалом для установления связи (путем расчета корреляционного отношения) между компонентами биомассы (см. табл. 2 и 3).

«Среднее» дерево ольхи кустарниковой весит (в воздушно-сухом состоянии) 772 г; 77,4 % биомассы заключено в стволе, 16,2 % — в побегах и 6,4 % — в листьях.

«Среднее» дерево ивы шерстистопобегой весом 996 г состоит соответственно на 78,5 % из биомассы ствола, на 11,5 % — многолетних побегов и 1,5 % — годичных побегов и на 8,5 % — листьев. На другом (не рассматриваемом здесь) участ-

Таблица 1

Структура запаса надземной фитомассы высокорослых кустарников

Компонент фитомассы	Средний запас фитомассы	
	г/м² (воздушно-сухой вес)	%
Ольха кустарниковая		
Листья	235,7±52,4	5,6
Живые побеги .	643,8±153,7	15,2
Стволы	3100±560	73,3
Мертвые побеги и сухостой . . .	251,6±46,2	5,9
Ива шерстистопобегая		
Листья	437,1±49,9	7,6
Годичные побеги	77,8±12,2	1,3
Живые многолетние побеги . .	631,3±84,3	10,8
Стволы	3920±920	67,0
Мертвые побеги и сухостой . . .	780,7±241,9	13,3

ке ивняка, где вес «среднего» дерева вдвое выше, соотношение компонентов биомассы примерно такое же, %: листья 7,3, годичные побеги 1,5, многолетние побеги 7,7, ствол 83,5. Хотя доля стволовой биомассы в общем запасе на втором участке чуть выше, соотношение между массой коры и древесины практически одинаково: кора 20—23, древесина 77—80 % от массы ствола.

Возраст ольхи и ивы шерстистопобегой в чистых зарослях, как правило, не превышает 20 лет, а высота 5—7 м, хотя вне зарослей встречаются единичные довольно старые экземпляры.

Основу запаса составляет стволовая фитомасса (см. табл. 1), доля листьев невысока и с возрастом уменьшается. По предварительным оценкам, годичный прирост близок к 10, а истинный прирост 2—3 %. Между компонентами биомассы существует взаимосвязь (см. табл. 2 и 3), т. е. величина запаса одного компонента определяется запасом другого. Таким образом, рассматриваемые виды растений можно считать хорошо приспособленными к условиям своего существования благодаря соответствию между структурой запаса биомассы и функционированием сообществ. Следует отметить, что интразональный вид — ива шерстистопобегая — дает больший прирост биомассы, чем ольха.

Если сравнить долю прироста биомассы у двух видов ивы — шерстистопобегой и сизой,— то у низкорослого кустарника она больше (см. табл. 4). По доле листьев в общем запасе надземной фитомассы ива сизая приближается к зимнезеленому кустарнику — багульнику болотному (см. табл. 4) — и обнаруживает связь запаса биомассы годичных побегов с запасом биомассы многолетних побегов ($\eta=0{,}78$; $t=8{,}35$) и листьев ($\eta=0{,}94$; $t=36{,}60$).

На двух участках ерника доля листьев в общем запасе надземной фитомассы несколько различается, но при разнице абсолютных запасов фитомассы более чем в два раза эти различия несущественны. Они к тому же сглаживаются, если за

Таблица 2

Связь между компонентами надземной биомассы ольхи кустарниковой в пойменном ольшанике

Компонент биомассы	n_1	$\overline{X}_1$	n_2	$\overline{X}_2$	n_3	$\overline{X}_3$	n_4	$\overline{X}_4$	n_5	$\overline{X}_5$	n_6	$\overline{X}_6$	η	t
Классы, выделяемые по запасу биомассы стволов ($\overline{X}=600$ г)														
Листья	12	14,3	8	36,8	5	53,3	7	55,3	6	64,4	6	90,6	0,84	21,0
Побеги		40,8		94,2		176,0		160,3		128,5		249,0	0,69	8,6
Классы, выделяемые по запасу биомассы побегов ($\overline{X}=125{,}3$ г)														
Листья	13	13,7	8	39,0	8	54,0	7	61,6	8	85,7	—	—	0,85	21,2
Стволы		200		500		700		600		1000		—	0,61	6,8
Классы, выделяемые по запасу биомассы листьев ($\overline{X}=46{,}4$ г)														
Побеги	13	33,8	7	111,5	9	117,6	8	167,2	7	270,9	—	—	0,79	13,2
Стволы		200		500		500		1000		1100		—	0,84	21,0

Таблица 3

Связь между компонентами надземной биомассы ивы шерстистопобегой

Компонент биомассы	n_1	$\overline{X}_1$	n_2	$\overline{X}_2$	n_3	$\overline{X}_3$	n_4	$\overline{X}_4$	η	t
Классы, выделяемые по запасу биомассы листьев ($\overline{X}=85{,}5$ г)										
Годичные побеги	4	1,1	6	7,3	4	13,0	5	38,0	0,93	31,0
Многолетние побеги		4,0		61,2		134,5		250,9	0,87	17,4
Стволы		40		420		930		1670	0,86	14,3
Классы, выделяемые по запасу биомассы годичных побегов ($\overline{X}=15{,}3$ г)										
Листья	4	7,4	6	45,8	4	82,5	5	197,8	0,93	31,0
Многолетние побеги		4,0		61,2		134,5		250,9	0,87	17,4
Стволы		40		420		930		1670	0,86	14,3
Классы, выделяемые по запасу биомассы многолетних побегов ($\overline{X}=114{,}5$ г)										
Листья	4	7,4	6	49,3	6	97,9	3	237,0	0,95	47,5
Годичные побеги		1,1		8,1		16,8		45,4	0,94	31,3
Стволы		40		400		1120		1820	0,85	14,2
Классы, выделяемые по запасу биомассы стволов ($\overline{X}=780$ г)										
Листья	7	22,7	6	65,6	6	178,5	—	—	0,85	14,2
Годичные побеги		3,5		10,3		33,9		—	0,85	14,2
Многолетние побеги		24,3		92,0		242,3		—	0,87	14,5

Таблица 4

Структура запаса надземной фитомассы низкорослых кустарников

Компонент фитомассы	Средний запас фитомассы		Компонент фитомассы	Средний запас фитомассы	
	г/м² (воздушно-сухой вес)	%		г/м² (воздушно-сухой вес)	%
Багульник			Ерник (I участок)		
Листья	62,0±6,4	16,9	Листья	27,6±4,0	8,9
Живые побеги . .	235,6±22,4	64,1	Живые побеги . .	242,4±39,2	78,1
Мертвые побеги	70,7±18,0	19,0	Мертвые побеги	40,4±7,2	13,0
Ива сизая			Ерник (II участок)		
Листья	156,0±26,8	15,9	Листья	84,0±17,2	10,3
Годичные побеги	24,8±4,4	2,5	Годичные побеги	11,2±3,2	1,3
Живые многолетние побеги . .	682,0±105,2	69,1	Живые многолетние побеги . .	647,2±115,2	79,2
Мертвые побеги	123,2±31,6	12,5	Мертвые побеги	74,4±10,8	9,2

100 % принять только биомассу (10,2 и 11,3 %). Варьирование структуры биомассы ерника по площадкам (участок II) выражено более заметно, чем у ивы сизой, при довольно близких общих запасах. Так, доля листьев у ерника составляет 7,8—21,4, годичных побегов 0,56—4,76, многолетних побегов 73,8—91,1 %; у ивы сизой соответственно 10,1—22,3, 1,0—4,4 и 71,9—88,9 %. Особого внимания заслуживает то обстоятельство, что (как показано нами на ернике и иве шерстистопобегой) соотношение между компонентами биомассы носит сходный характер на разных участках чистых зарослей в различные годы. Это, по-видимому, может рассматриваться как выражение оптимальной для существующих климатических и экологических условий структуры сообществ, в значительной мере определяющей их продуктивность.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ
ПРИОБСКОГО СЕВЕРА 1981

Н. В. ПЕШКОВА, Г. В. ТРОЦЕНКО

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РАВНИННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ПРИУРАЛЬСКОГО СЕКТОРА СУБАРКТИКИ

Анализ структуры надземной биомассы основных интразональных и плакорных сообществ района исследований (Южный Ямал) и выявление связей между запасом биомассы растений разных ярусов, хозяйственных или биоморфологических групп привели авторов к заключению о возможности выделения на основе выявляемых связей наиболее важных в функциональном отношении компонентов сообществ. Об усложнении структуры и повышении функционального совершенства сообществ — от луговых к лиственничному редколесью через ерники и разные типы тундровых сообществ — свидетельствуют нарастание числа связей и постепенный переход от преобладания односторонних зависимостей к двусторонним. К аналогичному заключению, по-видимому, можно было бы прийти и на основе анализа других показателей, но мы сочли удобным и достаточным рассмотрение структуры биомассы, поскольку запас ее — наглядный и первостепенный результат функционирования сообщества.

Материал и методика

Нами была предпринята попытка анализа связи между запасом надземной биомассы основных компонентов ряда сообществ Приуральского сектора Субарктики. В анализ включены данные по шести луговым интразональным и восьми плакорным сообществам, типичным для данной территории. Материал был собран на стационарах Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР «Харп» (Горчаковский, Троценко, 1974; Троценко, 1972, 1974) и «Хадыта» (Пешкова, 1973, 1977).

В зависимости от особенностей состава и структуры исследуемых сообществ основными учетными компонентами при оценке запаса биомассы были ярусы или жизненные формы (плакорные сообщества), отдельные виды цветковых растений

Таблица 1

Связь между запасом надземной биомассы компонентов травостоя аллювиальных пижмово-хвощово-злаковых лугов (площадки по 0,25 м²)

Компонент травостоя	n_1	$\overline{X}_1$	n_2	$\overline{X}_2$	n_3	$\overline{X}_3$	n_4	$\overline{X}_4$	n_5	$\overline{X}_5$	η	t
Классы, выделяемые по запасу биомассы злаков ($\overline{X}=26{,}4$)												
Хвощ	14	13,8	9	30,5	13	22,6	7	17,4	10	15,9	0,30	2,4*
Разнотравье		19,8		15,2		5,4		7,1		17,5	0,32	2,6*
Классы, выделяемые по запасу биомассы хвоща ($\overline{X}=19{,}6$)												
Злаки	19	28,0	15	27,7	9	20,9	10	26,1	—	—	0,12	0,9
Разнотравье		18,3		11,9		7,9		11,2		—	0,22	1,8
Классы, выделяемые по запасу биомассы разнотравья ($\overline{X}=13{,}4$)												
Хвощ	10	15,1	14	31,0	12	16,3	8	20,2	9	11,1	0,37	3,1**
Злаки		31,5		25,3		31,6		22,1		20,7	0,26	2,0

* Уровень значимости 0,05.
** Уровень значимости 0,01.

(вейниково-осоковый и подмаренниково-вейниковый луга) или на вейниково-разнотравном и аллювиальных лугах доминантные виды в сочетании с хозяйственно-ботаническими группами. При выявлении зависимостей рассматривались все возможные сочетания компонентов. В качестве показателя тесноты связи употреблялось корреляционное отношение (Леонтьев, 1966; проверка на значимость — Меркурьева, 1970), поскольку нас интересовал не вид связей, а их наличие или отсутствие.

Для учетов запаса биомассы в разных сообществах использовались площадки разного размера (в луговых сообществах от 0,1 до 0,25 м², в плакорных — 1/16 м²; приведение исходных данных к единой величине учетной площадки для настоящего анализа нецелесообразно и поэтому не было выполнено. Оценки запаса биомассы даны в граммах воздушно-сухого веса на площадку указанных в таблицах размеров.

Интразональные (луговые) сообщества

Аллювиальные луга

Анализ связей между компонентами биомассы травостоя пижмово-хвощово-злаковых лугов выявил отсутствие эдификаторной роли несомненного доминанта хвоща полевого — от величины запаса его биомассы запас биомассы дру-

Таблица 2

Связь между запасом надземной биомассы компонентов травостоя аллювиальных лугов

Компонент травостоя	n_1	$\overline{X}_1$	n_2	$\overline{X}_2$	n_3	$\overline{X}_3$	η	t
Пижмово-мятликово-хвощовый луг (площадки по 0,1 м²)								
Классы, выделяемые по запасу биомассы хвоща ($\overline{X}$=8,6)								
Разнотравье . . .	4	9,2	5	2,9	7	6,6	0,46	2,3*
Злаки		1,0		3,5		2,5	0,63	4,2**
Классы, выделяемые по запасу биомассы разнотравья ($\overline{X}$=5,9)								
Хвощ	5	7,4	6	10,0	5	8,2	0,38	1,8
Злаки		3,8		2,6		0,8	0,42	2,1
Классы, выделяемые по запасу биомассы злаков ($\overline{X}$=2,4)								
Хвощ	4	7,5	5	8,5	7	9,4	0,39	1,9
Разнотравье . . .		11,8		3,8		4,4	0,63	4,2**
Пижмово-хвощово-костровый луг (площадки по 0,1 м²)								
Классы, выделяемые по запасу биомассы хвоща ($\overline{X}$=4,8)								
Злаки	4	4,6	4	5,8	8	5,3	0,29	1,3
Разнотравье . . .		1,9		2,2		4,1	0,41	0,2
Классы, выделяемые по запасу биомассы злаков ($\overline{X}$=5,3)								
Хвощ	6	4,6	5	5,0	5	4,9	0,09	0,4
Разнотравье . . .		4,5		1,7		2,7	0,47	2,3*
Классы, выделяемые по запасу биомассы разнотравья ($\overline{X}$=3,1)								
Злаки	5	4,7	6	6,2	5	4,7	0,47	2,5*
Хвощ		4,4		4,0		6,1	0,79	3,3**

*, ** То же, что в табл. 1.

гих компонентов не зависит (табл. 1). Обнаружена слабая односторонняя связь ($P=0,05$) между запасом биомассы хвоща и злаков (здесь и далее биомасса первого члена пары зависит от второго). Связь средней тесноты (см. табл. 1) характерна для запаса биомассы разнотравья и злаков ($P=0,05$), хвоща и разнотравья ($P=0,01$).

Рассмотрим еще два аллювиальных луговых сообщества, отличающихся от первого главным образом тем, что в группе злаков четко доминирует или вообще представлен единственный вид, имеющий высокое обилие.

На пижмово-мятликово-хвощовом лугу наибольший запас биомассы формирует хвощ. И разнотравье ($P=0,05$), и злаки ($P=0,001$) показывают связь средней тесноты с запасом биомассы хвоща, что подтверждает его несомненную эдификаторную роль. Низкий запас биомассы злаков, возможно, обусловлен тем, что в данном сообществе хвощ, благодаря высокому обилию и большому запасу биомассы, выступает в роли и доминанта, и эдификатора.

Участок пижмово-хвощово-кострового луга обследовался в годы с высоким (1976) и низким (1978) запасом биомассы. В оба года в составе биомассы преобладали злаки и структура запаса была идентичной. В благоприятный год, с высокой продуктивностью, была выявлена только одна ($P=0,01$) зависимость — запаса биомассы хвоща от запаса биомассы разнотравья. В год с менее благоприятными для роста условиями, при общем низком запасе биомассы, видимо, взаимоотношения между видами были напряженными, что проявилось в возникновении двусторонней ($P=0,05$) связи между запасом биомассы злаков и разнотравья (табл. 2). Теснота связи между запасом биомассы хвоща и разнотравья повысилась ($\eta=0,79$) по сравнению с 1976 г. ($\eta=0,57$).

Интересно, что в этом сообществе хвощ, несмотря на относительно высокий запас биомассы, не влияет на другие компоненты травостоя и, по-видимому, не является эдификатором, как и на более сложных по составу пижмово-хвощово-злаковых лугах.

Вейниковые луга

Вейниковые луга, в отличие от аллювиальных, занимают участки с уже сформировавшимися почвами.

На вейниково-осоковом лугу какая-либо зависимость между запасом надземной биомассы основных компонентов травостоя — осоки и вейника — отсутствует (табл. 3). Этот факт может свидетельствовать о том, что при данном уровне продуктивности, в общем невысоком и, по-видимому, далеком от экотопически обусловленного предела, конкурентные связи в сообществе между его ценозообразователями не выражены.

Таблица 3

Связь между запасом надземной биомассы компонентов травостоя вейниковых лугов

Компонент травостоя	n_1	$\overline{X}_1$	n_2	$\overline{X}_2$	n_3	$\overline{X}_3$	n_4	$\overline{X}_4$	η	t
Вейниково-осоковый луг (площадки по 1/16 м²)										
Классы, выделяемые по запасу биомассы вейника ($\overline{X}=10,8$)										
Осока	7	9,2	5	6,5	6	6,9	—	—	0,25	1,2
Классы, выделяемые по запасу биомассы осоки ($\overline{X}=7,7$)										
Вейник	5	10,5	7	10,4	6	11,7	—	—	0,13	0,6
Вейниково-разнотравный луг (площадки по 1/16 м²)										
Классы, выделяемые по запасу биомассы вейника ($\overline{X}=7,0$)										
Разнотравье	5	5,4	6	10,7	5	13,2	—	—	0,52	2,8*
Классы, выделяемые по запасу биомассы разнотравья ($\overline{X}=10,7$)										
Вейник	6	6,4	5	7,1	5	7,7	—	—	0,27	1,2
Подмаренниково-вейниковый луг (площадки по 0,1 м²)										
Классы, выделяемые по запасу биомассы вейника ($\overline{X}=14,2$)										
Хвощ . . .	5	2,1	7	1,5	4	2,5	—	—	0,18	0,8
Княженика		1,3		2,7		0,6		—	0,33	1,5
Подмаренник . . .		5,2		2,9		1,7		—	0,59	3,7**
Классы, выделяемые по запасу биомассы хвоща ($\overline{X}=1,9$)										
Вейник	3	17,1	7	12,6	6	14,5	—	—	0,27	1,2
Княженика		0,9		1,9		2,2		—	0,17	0,7
Подмаренник		1,0		4,0		3,1		—	0,46	2,3*
Классы, выделяемые по запасу биомассы княженики ($\overline{X}=1,7$)										
Вейник	3	23,2	4	9,7	5	10,7	4	16,1	0,81	10,1***
Хвощ . . .		0,9		3,3		0,9		2,7	0,49	2,6*
Подмаренник . . .		2,2		3,8		3,8		2,3	0,32	1,4
Классы, выделяемые по запасу биомассы подмаренника ($\overline{X}=3,1$)										
Хвощ . . .	4	3,0	6	6,1	6	2,0	—	—	0,37	1,7
Вейник		19,5		13,7		11,1		—	0,53	2,9*
Княженика		1,0		3,3		0,7		—	0,58	3,6**

*, ** То же, что в табл. 1.
*** Уровень значимости 0,001.

Таблица 4

Связь между запасом надземной биомассы растений разных биоморфологи (площадки по 1/16 м²)

Выделение классов	Тундра					
	багульниково-пушицево-моховая с кустарничками (n=24)		багульниково-моховая с кустарничками (n=32)		кустарничково-моховая с осокой (n=32)	
	η	t	η	t	η	t
Кустарники						
По мхам	0,53	3,66**	0,38	2,54*	0,20	1,19
По травянистым	0,45	2,77*	0,46	3,34**	0,38	2,53*
По кустарничкам	0,28	1,49	0,34	2,19*	0,35	2,30*
По лишайникам	0,28	1,49	—	—	—	—
Кустарнички						
По мхам	0,09	0,44	0,46	3,33**	0,19	1,13
По травянистым	0,42	2,49**	0,39	2,64*	0,24	1,45
По кустарникам	0,53	3,63**	0,56	4,65***	0,05	0,29
По лишайникам	0,09	0,44	—	—	—	—
Травянистые						
По мхам	0,11	0,55	0,21	1,25	0,41	2,81**
По кустарникам	0,33	1,82	0,53	4,24***	0,33	2,11*
По кустарничкам	0,23	1,19	0,29	1,81	0,23	1,38
По лишайникам	0,42	2,51*	—	—	—	—
Мхи						
По кустарникам	0,24	1,25	0,26	1,59	0,22	1,32
По кустарничкам	0,54	3,78**	0,33	2,11**	0,20	1,19
По травянистым	0,51	3,41**	0,50	3,81***	0,26	1,59
По лишайникам	0,40	2,34*	—	—	—	—
Лишайники						
По мхам	0,41	2,41*	—	—	0,39	2,63*
По кустарникам	0,33	1,82	—	—	0,52	4,08***
По кустарничкам	0,46	2,86**	—	—	0,54	4,34***
По травянистым	0,37	2,10	—	—	0,37	2,44*

*, ** То же, что в табл. 1.
*** То же, что в табл. 3.

ческих групп в тундровых сообществах

Тундра			
мелкокочкарная кустарничково-моховая с ерником (n=32)		пятнистая кустарничково-моховая (n=32)	
η	t	η	t
0,26	1,59	0,24	1,46
0,36	2,37*	—	—
0,51	3,90***	0,22	1,32
0,26	1,59	0,23	1,38
0,76	10,07***	0,12	0,69
0,53	4,21***	—	—
0,42	2,91**	—	—
0,42	2,89**	0,35	2,28*
0,49	3,71***	—	—
0,35	2,27*	—	—
0,46	3,36**	—	—
0,46	3,33**	—	—
0,28	1,73	—	—
0,45	3,21*	0,21	1,25
0,24	1,45	—	—
0,37	2,45*	0,64	6,40***
0,50	3,80***	0,45	3,21**
0,41	2,82**	—	—
0,47	2,45*	0,33	2,12*
0,72	8,54***	—	—

На вейниково-разнотравном лугу обнаружена (P=0,05) односторонняя связь, средняя по тесноте, между запасом биомассы разнотравья и вейника.

Запас биомассы вейника оказался независимым от запаса биомассы разнотравья, что позволяет считать его эдификатором данного сообщества, несмотря на то, что по биомассе он не преобладает над разнотравьем.

Подмаренниково-вейниковый луг характеризуется двусторонней зависимостью средней тесноты между запасом биомассы подмаренника и вейника — видов, составляющих основу травостоя этого сообщества и связанных, очевидно, конкурентными отношениями. Выявлено еще четыре односторонних связи: запас биомассы подмаренника зависит от запаса биомассы хвоща (P=0,05) и влияет на запас биомассы княженики (P=0,01), которая, в свою очередь, оказывает влияние на запас биомассы хвоща (P=0,05) и вейника (P=0,001). Все связи — средней тесноты.

Плакорные сообщества

Анализу плакорных сообществ (табл. 4 и 5) целесообразно предпослать обзорную характеристику ценотических связей растений различных биоморфологических групп.

Таблица 5

Связь между запасом надземной биомассы растений основных биоморфологических групп в ерниках и лиственничном редколесье (площадки по 1/16 м²)

Выделение классов	Ерник кустарничково-зеленомошный (n=16)		Ерник мохово-кустарничковый (n=32)		Лиственничное редколесье (n=32)	
	η	t	η	t	η	t
Кустарники						
По мхам	0,67	4,93***	0,60	5,37***	0,73	8,85***
По кустарничкам . . .	0,19	0,79	0,41	2,79**	0,61	5,50***
По травянистым . . .	0,42	2,05	0,17	1,00	0,45	3,21**
По лишайникам . .	0,58	3,50**	—	—	0,56	4,65***
Кустарнички						
По мхам	0,62	4,05**	0,57	4,84***	0,57	4,78***
По кустарникам . . .	0,07	0,28	0,51	3,98***	0,48	3,57**
По травянистым . . .	0,68	5,09***	0,11	0,63	0,47	3,46**
По лишайникам . . .	0,22	0,93	—	—	0,55	4,51***
Травянистые						
По мхам	0,49	2,58*	0,49	3,70***	0,04	0,23
По кустарникам . . .	0,69	5,26***	0,31	1,96	0,20	1,19
По кустарничкам . . .	0,64	4,30***	0,33	2,12*	0,18	1,06
По лишайникам . .	0,59	3,62**	—	—	0,16	0,96
Мхи						
По кустарникам . . .	0,67	4,82***	0,41	2,79**	0,65	6,42***
По кустарничкам . .	0,33	1,48	0,21	1,25	0,49	3,66***
По травянистым . . .	0,55	3,15**	0,17	1,00	0,34	2,20*
По лишайникам . . .	0,51	2,75*	—	—	0,48	3,54**
Лишайники						
По мхам	0,30	1,32	—	—	0,48	3,56**
По кустарникам . . .	0,09	0,36	—	—	0,42	2,92**
По кустарничкам . .	0,12	0,49	—	—	0,67	6,87***
По травянистым . . .	0,58	3,52**	—	—	0,39	2,55*

*, **, *** То же, в предыдущих таблицах.

Кустарники. Запас биомассы кустарников связан двусторонними зависимостями с запасом биомассы мхов (ерники, лиственничное редколесье), кустарничков (ерник мохово-кустарничковый, лиственничное редколесье, багульниково-моховая и мелкокочкарная тундры), травянистых растений (багульниково-моховая, кустарничково-моховая с осокой и мелкокочкарная тундры), лишайников (лиственничное редколесье). Кустарники влияют на запас биомассы кустарничков (багульниково-пушицево-моховая тундра), травянистых растений (ерник кустарничково-зеленомошный), лишайников (кустарничково-моховая с осокой и мелкокочкарная тундры). На запас биомассы кустарников влияют мхи (багульниковые тундры), кустарнички (кустарничково-моховая тундра с осокой), травянистые растения (лиственничное редколесье, багульниково-пушицево-моховая тундра), лишайники (ерник кустарничково-зеленомошный).

Кустарнички. Отмечены двусторонние связи между запасом биомассы кустарничков и травянистых растений (ерник кустарничково-зеленомошный, мелкокочкарная тундра), кустарничков и мхов (багульниково-моховая и мелкокочкарная тундры), кустарничков и лишайников (лиственничное редколесье, мелкокочкарная и пятнистая тундры). Одностороннее влияние кустарничков на запас биомассы кустарников обнаружено в кустарничково-моховой тундре с осокой, на запас биомассы травянистых растений — в ернике мохово-кустарничковом, на запас биомассы мхов — в лиственничном редколесье и багульниково-пушицево-моховой тундре, на запас биомассы лишайников — в багульниково-пушицево-моховой тундре и кустарничково-моховой тундре с осокой. На величину запаса биомассы кустарничков влияют мхи (ерники и лиственничное редколесье), кустарники (багульниково-пушицево-моховая тундра) и травянистые растения (лиственничное редколесье и багульниковые тундры).

Травянистые растения. Запас биомассы травянистых растений связан двусторонней зависимостью с запасом биомассы мхов (ерник кустарничково-зеленомошный), кустарников (багульниково-моховая, кустарничково-моховая с осокой и мелкокочкарная тундры), кустарничков (ерник кустарничково-зеленомошный, мелкокочкарная тундра), лишайников (ерник кустарничково-зеленомошный, багульниково-пушицево-моховая и мелкокочкарная тундры). Одностороннее влияние травянистых растений на запас биомассы кустарников выявлено в лиственничном редколесье и багульниково-пушицево-моховой тундре, на запас биомассы кустарничков — в тех же сообществах и багульниково-моховой тундре, на запас биомассы мхов — в трех указанных сообществах, на запас биомассы лишайников — в лиственничном редколесье и кустарничково-моховой тундре с осокой. На величину запаса биомассы травянистых растений влияют кустарники (ерник кустарничково-зе-

леномошный) и мхи (ерник мохово-кустарничковый, кустарничково-моховая с осокой и мелкокочкарная тундры).

Мхи. Почти во всех сообществах, где есть лишайники (их нет в ернике мохово-кустарничковом и тундре багульниково-моховой), запас биомассы мхов и лишайников связан, как правило, двусторонней зависимостью, что говорит о функциональном единстве лишайниково-мохового яруса. Кроме того, двусторонней зависимостью мхи связаны с кустарниками (ерники, лиственничное редколесье), кустарничками (багульниково-моховая и мелкокочкарная тундры), травянистыми растениями (ерник кустарничково-зеленомошный). Запас биомассы мхов испытывает одностороннее влияние со стороны кустарничков (лиственничное редколесье, багульниково-пушицево-моховая тундра) и травянистых растений (лиственничное редколесье, багульниковые тундры). Мхи в свою очередь оказывают влияние на запас биомассы кустарников (багульниковые тундры), кустарничков (ерники и лиственничное редколесье), травянистых растений (ерник мохово-кустарничковый, кустарничково-моховая и мелкокочкарная тундры), лишайников (кустарничково-моховая тундра).

Лишайники. В рассматриваемых сообществах лишайники представлены незначительно (до 4 % от общего запаса биомассы). Тем не менее группа имеет максимум ценотических связей — как двусторонних, так и односторонних. Следовательно, этот компонент сообществ не является ценотически нейтральным — он не только испытывает влияние со стороны всех других (лиственничное редколесье, кустарничково-моховая с осокой и мелкокочкарная тундры) или некоторых (ерник кустарничково-зеленомошный, багульниково-пушицево-моховая и пятнистая тундры) компонентов, но и сам влияет на них. Так, с запасом биомассы лишайников связан запас биомассы кустарников (ерник кустарничково-зеленомошный, лиственничное редколесье), кустарничков (лиственничное редколесье, мелкокочкарная и пятнистая тундры), мхов (во всех сообществах, где есть лишайники, кроме пятнистой тундры), травянистых растений (ерник кустарничково-зеленомошный, багульниково-пушицево-моховая и мелкокочкарная тундры).

Рассмотрев спектры ценотических связей растений разных биоморфологических групп, перейдем к анализу связей внутри сообществ.

Тундровые сообщества

Тундровые сообщества можно подразделить на три группы: с преобладанием двусторонних связей (багульниково-моховая и мелкокочкарная тундры), с преобладанием односторонних связей (багульниково-пущицево-моховая и кустарничково-моховая тундра с осокой) и, наконец, с почти полным отсутствием связей (пятнистая тундра).

Итак, наименьшее число связей между запасом биомассы растений различных биоморфологических групп обнаружено в пятнистой тундре, что говорит об относительной автономности структурных компонентов (см. табл. 4). Здесь выявлены только две двусторонние связи (односторонние отсутствуют): между запасом биомассы кустарничков и лишайников, а также мхов и лишайников. Травянистых растений в этом сообществе нет, а кустарники, из-за незначительного их участия (3,4 % от общего запаса биомассы), ценотически нейтральны — они не испытывают влияния со стороны других компонентов и сами не влияют на них.

В багульниково-пушицево-моховой и кустарничково-моховой тундре с осокой преобладают односторонние связи. В первом из рассматриваемых сообществ двусторонняя связь имеется только между запасом биомассы мхов и лишайников, а также лишайников и травянистых растений, во втором сообществе взаимосвязаны запасы биомассы кустарников и травянистых растений. В багульниково-пушицево-моховой тундре травянистые растения (8 % от общего запаса) заметно влияют на все другие ярусы, кустарнички — на лишайники и мхи, мхи — на кустарники, кустарники — на кустарнички. В кустарничково-моховой тундре с осокой запас биомассы лишайников незначительный (0,5 % от общего запаса), контролируется всеми другими компонентами сообщества. Другие односторонние зависимости в этом сообществе следующие: кустарники — кустарнички, травянистые растения — мхи. Таким образом, мхи при очень высоком относительном запасе биомассы (81 %) влияют только на лишайники и травянистые растения.

В багульниково-моховой и мелкокочкарной тундрах преобладают двусторонние связи, что можно рассматривать как показатель хорошо выработанной структуры этих сообществ. Общие для них двусторонние связи отмечены для запаса биомассы кустарников и кустарничков, кустарничков и травянистых растений; в мелкокочкарной тундре, кроме того, взаимосвязаны запасы биомассы лишайников (в первом сообществе эта группа не представлена) и мхов, лишайников и кустарничков, лишайников и травянистых растений. Односторонней зависимостью связаны кустарники — мхи, кустарнички — мхи (эдификаторная роль мхов), мхи — травянистые растения в багульниково-моховой тундре, травянистые растения — мхи, лишайники — кустарники — в мелкокочкарной тундре.

На рассмотренной совокупности тундровых, в общем, сложных и более стабильных, чем луговые, сообществ показано, что не сам тип структуры (многоярусность), а взаимосвязи между компонентами в первую очередь влияют на функционирование сообщества — чем больше связей (в том числе двусторонних), тем более совершенно сообщество в функциональном отношении и в нем ценотический контроль превышает экотопический.

Ерники

Структурно (выражены все ярусы) и функционально (преобладают двусторонние связи) ерник кустарничково-зеленомошный, несомненно,— более прогрессивное сообщество по сравнению с ерником мохово-кустарничковым. В обоих сообществах взаимосвязаны запасы биомассы кустарников и мхов — основных структурных компонентов. Но если в ернике мохово-кустарничковом имеется еще только одна двусторонняя связь (между запасом биомассы кустарников и кустарничков), то в кустарничково-зеленомошном их больше: между запасом биомассы кустарничков и травянистых растений, мхов и травянистых растений, лишайников и травянистых растений. Общая для двух типов ерников односторонняя зависимость — кустарнички — мхи, другие односторонние связи — кустарники — лишайники и травянистые растения — кустарники в ернике кустарничково-зеленомошном, травянистые растения — мхи и травянистые растения — кустарнички в ернике мохово-кустарничковом (см. табл. 5).

Лиственничное редколесье

Все ярусы этого сообщества (древесный в анализ не включался), кроме травянистого, находятся в состоянии взаимного контроля продукционного процесса. Травянистые растения, при в общем незначительном (4 %) запасе биомассы, влияют на все компоненты сообщества, при этом показывая независимое от других ярусов накопление надземной биомассы. Зависимость между запасом биомассы кустарников и мхов двусторонняя. Такой же зависимостью запас биомассы кустарников связан с кустарничками и лишайниками. Взаимосвязаны запасы биомассы кустарничков и мхов. Все это можно рассматривать как свидетельство существенной роли всех компонентов в функциональной организации данного сообщества, во всех отношениях наиболее совершенного. Односторонние связи — кустарники — травянистые растения, кустарнички — мхи, мхи — травянистые растения, кустарнички — травянистые растения, лишайники — травянистые растения. Односторонние связи травянистых растений позволяют прогнозировать возможность «отравянивания» нижних ярусов лиственничного редколесья.

Сравнение простых по составу и структуре интразональных луговых сообществ и достаточно сложных плакорных фитоценозов Приуральского сектора Субарктики показало, что они могут быть расположены в ряд, показывающий появление и возрастание числа функциональных связей между структурными компонентами:

1. Вейниково-осоковый луг (отсутствие связи).
2. Вейниково-разнотравный луг.

3. Аллювиальные луга.
4. Подмаренниково-вейниковый луг.
5. Пятнистая тундра.
6. Кустарничково-моховая с осокой и багульниково-пушицево-моховая тундры, ерник мохово-кустарничковый (преобладание односторонних связей).
7. Багульниково-моховая и мелкокочкарная тундры, ерник кустарничково-зеленомошный, лиственничное редколесье (преобладание двусторонних связей).

Последовательность интразональных сообществ (1—4) в этом ряду совпадает с усложнением структуры; на плакорные сообщества (5—7) эта закономерность практически не распространяется. Возрастание в ряду числа связей и переход доминирования от односторонних связей к двусторонним свидетельствует о повышении функционального совершенства сообществ.

Выводы

1. Травянистые интразональные сообщества Приуральского сектора Субарктики отличаются простотой структуры, слабо выраженным взаимным контролем продуктивности их компонентов. Свойственная им выраженность разногодичной изменчивости продуктивности (Пешкова, 1976, 1978) связана с преобладанием экотопического контроля над ценотическим. По мере увеличения числа компонентов возникают ценотические взаимосвязи, однако в целом рассматриваемые сообщества функционируют недостаточно эффективно, не достигая верхнего экотопически обусловленного уровня продуктивности.

2. Плакорные сообщества — тундры, ерники и особенно лиственничное редколесье — сложны по составу (это, как правило, полночленные ценозы), их компоненты функционально взаимосвязаны. Вследствие этого продукционный процесс сообществ в целом и большинства их компонентов находится преимущественно под ценотическим контролем.

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. Растительность стационара «Харп».— В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974, с. 49—60.

Леонтьев Н. Л. Техника статистических вычислений. М.: Лесная промышленность, 1966. 249 с.

Меркурьева Е. К. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1970. 423 с.

Пешкова. Н. В. Продуктивность травянистой растительности поймы среднего течения реки Хадыты.— В кн.: Тезисы докладов Уральской конференции молодых ученых «Человек и биосфера». Свердловск, 1973, с. 48—50.

Пешкова Н. В. Пространственная и разногодичная изменчивость среднего запаса надземной биомассы травянистых сообществ Хадытинского

стационара.— В кн.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976, с. 5.

Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов.— В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 134—145.

Пешкова Н. В. Влияние ценотических и погодных условий на разногодичную изменчивость травянистых сообществ поймы р. Хадыты (Южный Ямал).— В кн.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978, с. 22—23.

Троценко Г. В. Запасы фитомассы в некоторых типах тундр Приобского Севера.— Экология, 1972, № 5, с. 90—93.

Троценко Г. В. Состав, структура и продуктивность основных растительных сообществ лесотундры Приобского Севера (стационар «Харп» УНЦ АН СССР): Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1974. 27 с.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ
ПРИОБСКОГО СЕВЕРА 1981

С. Г. ШИЯТОВ

КЛИМАТИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННЫЕ КОЛЕБАНИЯ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРИОБСКОМ СЕВЕРЕ

Климатические условия оказывают большое влияние на величину годичного прироста древесных растений, произрастающих на полярной границе леса. Лимитирующим фактором здесь является недостаток тепла в течение вегетационного периода. Об этом свидетельствуют высокие значения коэффициента корреляции ($r=0{,}6—0{,}8$) между индексами прироста деревьев и такими характеристиками термического режима, как температура июля, температура летних месяцев, сумма активных температур и т. д. (Erlandsson, 1936; Giddings, 1941; Hustich, 1945; Mikola, 1962; Полозова, Шиятов, 1975). Влияние температуры воздуха на прирост древесины особенно значительно на Приобском Севере, поскольку для этого района характерна сильная изменчивость температуры. Так, в районе г. Салехарда за последние 80—85 лет эти колебания были очень велики (Рубинштейн, Полозова, 1966).

Колебания термического режима оказывают большое влияние не только на прирост древесных растений, но на рост и развитие других жизненных форм растений, а также на животный мир. Кроме того, термический режим во многом определяет величину сезонного протаивания почвы, ледовые условия на реках и озерах и ряд других жизненно важных природных процессов. В связи с этим становится понятной необходимость изучения закономерностей колебаний термического режима, особенно в связи с разработкой сверхдолгосрочных прогнозов развития экосистем.

Однако имеющиеся по Приобскому Северу данные инструментальных метеорологических наблюдений сравнительно кратковременны (в Салехарде с 1882 г.) и явно недостаточны для изучения долговременных циклических колебаний климата. В связи с этим большой интерес представляет реконструкция термических условий за последние несколько сотен лет на основе анализа изменчивости радиального прироста у ныне живущих старых деревьев.

Таблица 1

Краткая характеристика дендрохронологических рядов

№ ряда	Вид древесного растения	Тип условий местообитания	Колич.		Длительность ряда		Коэффициент чувствительности
			моделей	годичных колец	Годы	Лет	
37	Л	Св	8	2116	1609—1967	358	0,35
38	»	П	7	1798	1634—1966	333	0,38
39	»	Сх	7	1667	1656—1967	312	0,31
40	»	Св	14	3239	1692—1973	282	0,39
41	»	З	8	1845	1705—1966	262	0,36
37—41	»	В	44	10665	1609—1973	365	0,32
42	Е	Св	9	2236	1650—1967	318	0,22
43	»	Св	12	2401	1727—1973	247	0,30
44	»	З	4	676	1743—1965	223	0,28
42—44	»	В	25	5315	1650—1973	324	0,23
45	»	Св	5	1296	1630—1964	335	0,24
46	Л	П	12	2378	1535—1963	429	0,40
47	»	Св	9	2008	1627—1964	338	0,38
46—47	»	В	21	4386	1535—1964	430	0,36

Примечание. Принятые условные сокращения видов древесных растений: Л — лиственница сибирская, Е — ель сибирская; типов условий местообитания: П — проточно и обильно увлажненные, Св — свежие, Сх — сухие, З — заболоченные, В — все типы.

Таблица 2

Характеристика циклов в дендрохронологических рядах, выявленных при помощи скользящего осреднения

№ ряда	Цикл								
	вековой			хэловский			11-летний		
	*N**	*L*	*A*	*N*	*L*	*A*	*N*	*L*	*A*
37	4	71	27,4	15	21,7	26,4	33	10,6	27,6
38	4	80	14,1	14	22,1	21,8	30	10,6	31,3
39	4	66	21,5	13	21,4	24,4	28	10,5	26,1
40	3	70	13,9	11	21,6	27,0	26	10,4	26,8
41	3	68	22,6	11	22,2	22,5	24	10,3	25,8
37—41	4	68	21,2	15	21,7	22,4	34	10,5	26,1
42	3	81	17,9	10	25,3	14,3	26	11,9	17,6
43	2	80	13,5	8	24,9	19,0	20	11,3	22,6
44	2	77	17,1	7	25,4	15,7	18	11,8	23,3
42—44	3	81	15,4	10	25,3	16,7	26	11,8	17,8
45	3	62	21,2	12	24,3	15,6	30	11,1	15,7
46	6	66	17,4	18	22,6	21,4	41	10,1	30,5
47	5	64	23,0	13	23,2	25,0	32	10,0	28,9
45—47	6	66	16,7	18	22,4	22,5	41	10,2	26,1

* *N* — количество полных циклов, шт.; *L* — средняя длительность цикла, лет; *A* — средняя амплитуда цикла, %.

Для проведения дендрохронологического анализа было взято два вида древесных растений — лиственница сибирская (*Larix sibirica*) и ель сибирская (*Picea obovata*), прирост которых четко реагирует на изменение термического режима. Кроме того, они имеют хорошо различимые годичные кольца и являются самыми долгоживущими в этом районе (до 300—450 лет).

Отбор модельных деревьев и взятие с них спилов древесины производились в 1960—1973 гг. в низовьях рек Соби, Ханмея, Харбея, Лонгот-Югана, Хадыта-Яхи и Полуя. Модельные деревья брались в различных типах условий местообитания — сухих (лишайниковые редколесья), свежих (мохово-кустарниковые редколесья), проточно и обильно увлажненных (разнотравные редколесья) и заболоченных (отдельные деревья по болоту). Для построения дендрохронологических рядов было взято 95 модельных деревьев (табл. 1).

С каждой модели делался круговой спил на высоте 20—50 см от поверхности земли. Измерение ширины годичных колец производилось по двум противоположным радиусам с точностью 0,025 мм. Затем определялась средняя ширина годичных колец и на основе этих данных строился график для каждой модели. При помощи графиков осуществлялись относительная и абсолютная датировка годичных колец и вычисление индексов прироста по методике, предложенной ранее (Шиятов, 1972). Всего было измерено и обработано 21662 годичных кольца прироста.

Обобщенные дендрохронологические ряды получали путем усреднения индексов прироста по календарным годам. Для построения обобщенного ряда использовался лишь один вид древесного растения, произрастающий в одном типе условий местообитания. Поскольку образцы древесины собирались в пределах довольно обширного района (200 км длиной и 100 км шириной), то обобщенные ряды были получены отдельно для правобережья р. Оби (низовья р. Полуя — ряды 40 и 43), левобережья р. Оби (низовья рек Соби, Ханмея, Харбея и Лонгот-Югана — ряды 37, 38, 39, 41, 42, 44) и Южного Ямала (р. Хадыта-Яха — ряды 45, 46, 47). Всего было построено 11 обобщенных рядов, из них 7 по лиственнице и 4 по ели. Каждый ряд обеспечен 4—14 модельными деревьями (см. табл. 1).

В связи с тем, что обобщенные ряды, полученные для различных типов условий местообитания, оказались очень сходными (коэффициент синхронности составляет для лиственничных рядов 82—89 %, для еловых 79—80 %), то было произведено их дальнейшее усреднение. В результате этого были получены генерализированные ряды, т. е. ряды для всех типов условий местообитания. Для таких рядов была создана двойная нумерация, которая показывает, из каких обобщенных рядов был получен генерализованный ряд. Всего было построено три гене-

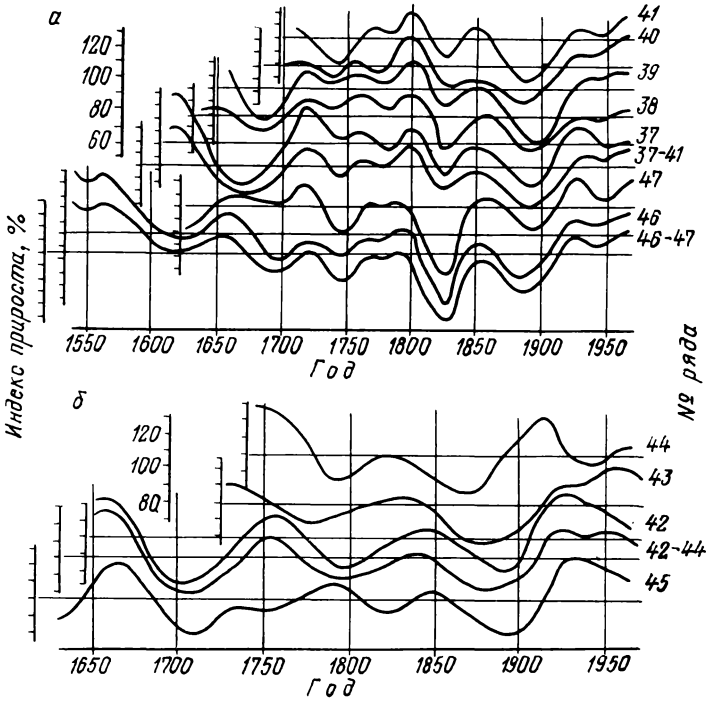


Рис. 1. Вековой цикл в колебаниях индексов прироста лиственницы сибирской (*а*) и ели сибирской (*б*).
Цифрами обозначены номера рядов.

рализированных ряда: два по лиственнице (ряд 37—41 для окрестностей Салехарда и ряд 46—47 для Южного Ямала) и один по ели (ряд 42—44 для окрестностей Салехарда). Длительность полученных обобщенных и генерализированных рядов составила 223—430 лет (см. табл. 1).

Выявление наиболее значимых циклов в дендрохронологических рядах производилось при помощи скользящего осреднения по методике, предложенной Г. Е. Коминым (1970). Поскольку нас интересовали в основном лишь наиболее длительные циклы, то разложение рядов на циклические составляющие производилось до 11-летнего цикла включительно. В связи с тем, что при использовании метода скользящего осреднения происходит уменьшение амплитуды циклов, то производилось восстановление истинной амплитуды при помощи существующей функциональной зависимости между амплитудой цикла, с одной стороны, периодом осреднения и длительностью цикла, с другой (Брукс, Карузерс, 1963).

Вековой цикл. Сглаживание индексов прироста при помощи 30-летней средней скользящей позволило выявить цикл,

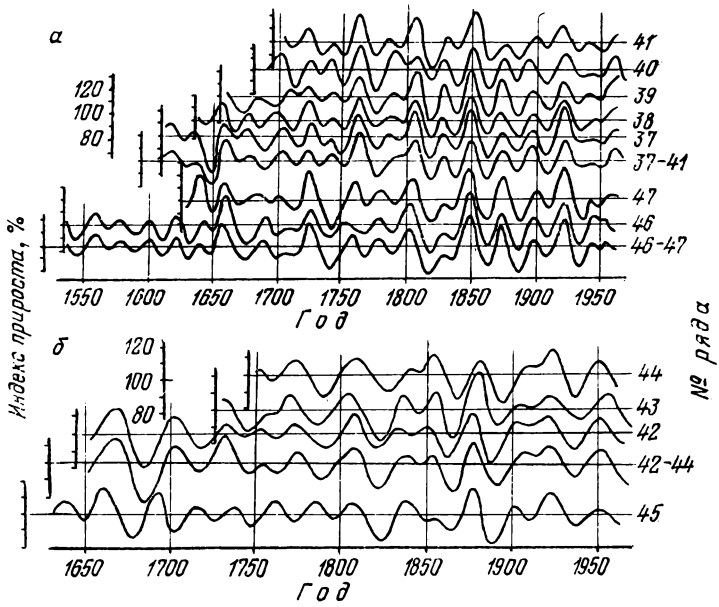


Рис. 2. Хэловский цикл в колебаниях индексов прироста лиственницы сибирской (*а*) и ели сибирской (*б*).
Цифрами обозначены номера рядов.

длительность которого равна длительности векового цикла (рис. 1). В табл. 2 приведены основные характеристики этого цикла для каждого ряда. В зависимости от длины ряда количество полных циклов, определенных по минимумам, колебалось от 2 до 6 шт. Средняя длительность цикла изменялась от 62 до 81 года. Все циклы имели один максимум. Исключение составляет цикл 1740—1820 гг. у лиственничных рядов, который имеет два максимума (состоит из двух 40-летних циклов). Амплитуда векового цикла довольно большая — от 13,5 до 27,4 % (см. табл. 2). Ошибка в определении как средней длительности, так и средней амплитуды векового цикла большая, поскольку количество его повторений в рядах невелико.

Характерна регулярность и синхронность проявления векового цикла у лиственничных рядов (см. рис. 1, *а*). Синхронность колебаний индексов прироста несколько нарушается лишь в пределах тех отрезков рядов, которые обеспечены небольшим количеством модельных деревьев (один-три). Несколько другую картину мы наблюдаем, когда рассматриваем ход векового цикла у еловых рядов (см. рис. 1, *б*). У них наблюдается некоторый сдвиг фаз векового цикла, особенно между рядом 45 (Южный Ямал) и рядами, полученными для окрестностей

Салехарда. Следует отметить, что ход векового цикла у елового ряда 45 очень сходен с ходом этого цикла у лиственничных рядов 46 и 47, полученных для того же района (Южный Ямал).

Последний минимум векового цикла наблюдался в 40-х годах текущего столетия. Минимум был высоким и слабо выраженным, особенно у еловых рядов. Самые глубокие минимумы были в начале и конце XIX в. При этом у одних рядов более глубоким был первый минимум, а у других — второй. Минимумы векового цикла наблюдались также в 1740, 1690 и 1620 гг., максимумы — в 1960, 1920, 1850, 1790, 1720, 1650 и 1560 гг. Последние два максимума векового цикла (20-е и 60-е годы текущего столетия) были наиболее высокими, в то время как максимум в середине XIX в. был одним из наиболее низких. Вообще прирост деревьев в течение почти всего XIX в. был очень незначительным.

Хэловский цикл. После исключения векового цикла из рядов было произведено сглаживание индексов прироста при помощи 15-летней средней скользящей. При этом выявлен Хэловский (или 22-летний) цикл (рис. 2). Средняя длительность этого цикла колеблется незначительно (от 21,4 до 25,4 года) и практически одинакова как у лиственничных, так и у еловых рядов (см. табл. 2). Однако Хэловский цикл у лиственничных рядов имеет значительно большую амплитуду (от 21,4 до 27,0 %), чем у еловых (от 14,3 до 19,0 %). Поскольку повторность Хэловского цикла у изученных рядов довольно большая (от 7 до 18 штук), то его средние характеристики были определены с большей точностью, чем характеристики векового цикла.

У лиственничных рядов Хэловский цикл проявляется очень синхронно (см. рис. 2, *а*). Сдвиг фаз наблюдается только у некоторых циклов, в частности, между ямальскими и салехардскими рядами. Особенно синхронны циклы, которые имеют высокие максимумы и глубокие минимумы. У еловых рядов Хэловский цикл также проявляется в целом синхронно (см. рис. 2, *б*). Лишь у ряда 45 (Южный Ямал) в течение XVIII в. синхронность отсутствовала.

Между лиственничными и еловыми рядами большинство максимумов и минимумов Хэловского цикла совпадают. Но имеются и несовпадения. Так, последний минимум этого цикла у лиственничных рядов был в 50-х годах текущего столетия. У еловых рядов этот минимум совсем не выражен.

11-летний цикл. Остаточный ряд индексов прироста, полученный после исключения Хэловского цикла, затем был сглажен при помощи 50-летней средней скользящей. При этом выявился 11-летний цикл, длительность которого у отдельных рядов колеблется от 10,0 до 11,9 лет (рис. 3, табл. 2). У еловых рядов длительность этого цикла получилась несколько большей (от 11,1 до 11,9), чем у лиственничных (от 10,0 до 10,6). Это

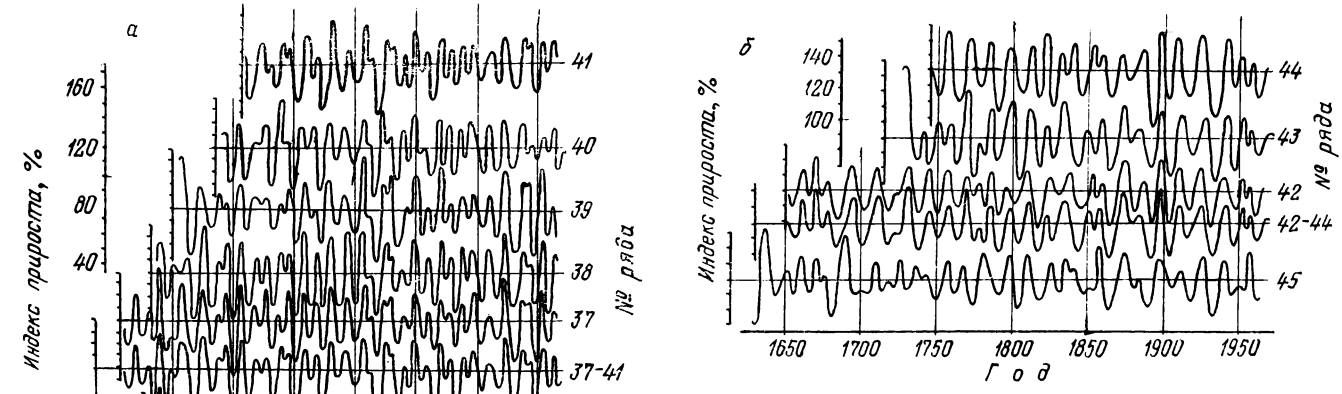


Рис. 3. 11-летний цикл в колебаниях индексов прироста лиственницы сибирской (*а*) и ели сибирской (*б*).
Цифрами обозначены номера рядов.

связано с тем, что некоторые максимумы и минимумы, выявленные у лиственничных рядов, не проявились у елóвых рядов.

Количество полных 11-летних циклов в рядах довольно большое — от 18 до 41 шт., поэтому средние его характеристики определены с высокой степенью точности. Амплитуда этого цикла гораздо больше у лиственничных рядов (от 25,8 до 31,3 %), чем у еловых (от 15,7 до 23,3 %). В целом амплитуда 11-летнего цикла выше, чем у векового и Хэловского циклов (см. табл. 2).

Обращает на себя внимание очень высокая синхронность хода 11-летнего цикла (см. рис. 3). Все максимумы и минимумы цикла совпадают, например у лиственничных и еловых рядов, полученных для окрестностей Салехарда. Небольшие различия наблюдаются лишь при сопоставлении ямальских рядов с салехардскими, но и также лиственничных рядов с еловыми.

Выводы

1. Анализ многолетних колебаний индексов прироста лиственницы сибирской и ели сибирской на Приобском Севере показал хорошую выраженность таких циклических составляющих, какие наиболее часто выявляются при изучении динамики самых различных природных процессов (метеорологических, гидрологических, гелиогеофизических). Дендрохронологические ряды подтвердили реальность существования векового, Хэловского и 11-летнего циклов для этого района.

2. Высокая синхронность циклов в дендрохронологических рядах, полученных для разных видов древесных растений и разных типов условий местообитания, свидетельствует о том, что в этом районе на прирост древесины оказывает влияние общий лимитирующий фактор (термический режим вегетационного периода).

3. Лиственница четче реагирует на изменение термического режима, чем ель. Об этом свидетельствуют более высокие значения коэффициентов синхронности и чувствительности, а также большие величины амплитуд циклов у лиственничных рядов. На наш взгляд, это обусловлено различиями в эколого-биологических свойствах этих видов.

4. В пределах изученного района многолетние колебания индексов прироста очень сходны. Однако в отдельные промежутки времени у ямальских рядов наблюдается сдвиг фаз циклов по отношению к салехардским рядам. Это свидетельствует о том, что в отдельные периоды между этими районами проходит климатический рубеж, ранг которого является не очень высоким.

ЛИТЕРАТУРА

Брукс К., Карузерс Н. Применение статистических методов в метеорологии. Л.: Гидрометеоиздат, 1963. 413 с.

Комин Г. Е. Цикличность в динамике прироста деревьев и древостоев сосны таежной зоны Западной Сибири.— Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. науки, 1970, вып. 3, № 15, с. 36—44.

Полозова Л. Г., Шиятов С. Г. Влияние термического режима на радиальный прирост деревьев в различных условиях их местообитания.— Экология, 1975, № 6, с. 30—35.

Рубинштейн Е. С., Полозова Л. Г. Современное изменение климата. Л.: Гидрометеоиздат, 1966. 267 с.

Шиятов С. Г. Дендрохронологическое изучение ели сибирской в низовье реки Таза.— В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас, 1972, с. 76—81.

Erlandsson S. Dendro-chronological studies. Stockholms Högskolas Geokromol. Inst., Data 23, Uppsala, 1936, 119 p.

Giddings J. L., Jr. Dendrochronology in northern Alaska. Univ. Alaska, Publ. 4, 1941. 107 p.

Hustich I. The radial growth of pine at the forest limit and its dependence on the climate.— Soc. Sci. Fennica, Commentationes Biol., 1945, vol. 9, N 11, p. 1—30.

Mikola P. Temperature and tree growth near the northern timber line.— In: Tree growth/Ed. T. T. Kozlowski. N.Y., 1962, p. 265—274.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ
ПРИОБСКОГО СЕВЕРА 1981

В. С. ДЕДКОВ

ФАКТЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЙ РЕЖИМ ПОЧВ ПРИОБСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ

Окислительно-восстановительные условия — один из параметров, определяющих направление и интенсивность трансформации органических и минеральных составляющих почвы, типы химических и биохимических реакций, устойчивость и подвижность вторичных производных почвы. Наиболее распространенным способом характеристики окислительно-восстановительного режима является потенциометрическое определение окислительно-восстановительного потенциала (F_h).

Почвоведами разработана детальная классификация окислительно-восстановительных условий в почвах, в основе которой лежит поиск «граничных значений ОВП». И. П. Сердобольский (1940, 1950, 1965) указывал, что потенциал хорошо аэрируемых почв имеет 600—800 мв. Величина редоксипоказателя rH_2 таких почв равна 28—34 (Сердобольский, 1965; Csapo и др., 1972). Рубеж перехода от окислительных условий к восстановительным определяется потенциалом 400 мв ($rH_2 = 27$). При более низкой величине потенциала в почве развиваются восстановительные процессы, а при величине $E_h = 200$ мв ($rH_2 = 20$) — явные признаки оглеения: сизая окраска и восстановление железа.

Патрик и Магарата (цит. по Bohn, 1971) предложили пять пределов редоксиусловий в почвах. При pH = 7 окисленные почвы имеют редокс-потенциал выше 400 мв, умеренно восстановленные — от 100 до 400 мв; восстановленные — от 100 до 200 мв; сильно восстановленные — от —100 до —300 мв. Необходимо учитывать, что формальное применение классификации «граничных состояний» к почвам, отличающимся по генезису и свойствам, может привести к ошибочным выводам.

Более объективной основой для классификации окислительно-восстановительных условий было бы сопоставление величины ОВП исследуемой почвы с потенциалами элементарных систем, существование которых в ней наиболее вероятно. Сведения о потенциалах элементарных систем имеются в ряде публикаций. Так, по

данным Боона (Bohn, 1971), в почве с нейтральной реакцией раствора нитраты восстанавливаются при E_h 225 мв, марганец — при 200 мв, железо — при 120 мв, сульфаты — при 150 мв. Величина E_h, равная 270 мв, является границей восстановительных условий для азота, марганца и железа. По данным Баухампх (Beauchamp, 1973), восстановление нитратов и нитритов при pH = 7 происходит соответственно при 200 и 138 мв. Персалл (Pearsall, 1950) приводит более высокий потенциал (E_h = 350), характеризующий восстановление нитратов и железа.

Следовательно, одна и та же величина ОВП для почв, отличающихся набором и активностью редокс-систем, может свидетельствовать о их различном окислительно-восстановительном состоянии.

Особые трудности представляет интерпретация смешанных потенциалов, полученных в системах с различной концентрацией водородных ионов. Известно, что активность окисленных и восстановленных элементов в редокс-системах — функция не только E_h, но и pH (Михаэлис, 1936; Крюков, Авсеевич, 1938; Сердобольский, 1950, и др.).

В этой связи А. И. Перельман (1966) указывает, что для окисления Fe^2, Cr^3, Mn^2 в кислых почвах тайги нужен более высокий потенциал, нежели в нейтральных. Непосредственные наблюдения показывают, что в почвах северной тайги признаки оглеения появляются уже при E_h = 400 мв (Кауричев, 1967; Фролова, 1964).

По сведениям Г. Булла (1949), в системах с высокой концентрацией водородных ионов восстановленные соединения в форме анионов, присоединяя водород, теряют потенциалопределяющие свойства. Поэтому сдерживается возрастание активности восстановленных соединений, а следовательно, и снижение потенциала.

Для сравнения окислительно-восстановительных условий в системах с различной кислотностью их редокс-потенциалы приводят к pH = 7. В отечественной почвенной литературе более распространен пересчет величины E_h в редоксипоказатель Кларка;

$$rH_2 = \frac{E_h}{29} + 2\text{pH},$$

где 29 — коэффициент, равный половине отношения E_h:pH в окислительно-восстановительной системе при температуре 10—25 °С.

Зависимость окислительно-восстановительного режима почв от условий почвообразования в настоящее время хорошо изучена. Установлено, что наибольшее влияние на ОВП оказывают температура и влажность почв, активность микрофлоры, содержание гумуса, степень аэрации почв (Геллер, 1952; Гречин, Курлыкова, 1962; Канивец, 1973; Кауричев, 1967; Csapo и др., 1972; McKeague, 1965; McKenzie, Ericson, 1954, и др.) В мерзлотных почвах из экологических факторов особое влияние приобретает отрицатель-

Таблица 1

Зависимость (каналы связи) между ОВП (А) и влажностью

Влажность, %	ОВП, мв (А)					Частота		Информативность $T(A/\delta_j)$, бит
	<450	450—500	500—550	550—600	600—650	δ_j	$P(\delta_j)$	
Органогенные горизонты (Б′)								
<52	+ 0,222	+ **0,444**	0,111	0,222	0	9	0,237	0,340
52—62	+ 0,167	0,167	+ 0,333	**0,333**	0	6	0,158	0,230
63—73	0,090	0,182	0,090	+ **0,636**	0	11	0,289	0,661
>74	0,083	0,250	0,083	0,250	+ **0,333**	12	0,316	0,056
a_i	5	10	5	14	4	38	—	—
$P(a_i)$	0,132	0,263	0,131	0,369	0,105	—	1,000	—
Минеральные горизонты (Б)								
<18	0,057	+ 0,171	+ 0,429	0,228	+ **0,114**	35	0,297	—0,103
19—20	0	0,125	+ **0,500**	+ 0,312	0,063	48	0,407	0,286
21—22	0	0,150	0,300	+ **0,450**	+ 0,100	20	0,169	0,154
>24	+ **0,200**	+ 0,200	0,333	0,267	0	15	0,127	0,029
	5	18	50	36	9	118	—	—
	0,042	0,153	0,424	0,305	0,076	—	—	—

H (А) = 1,937 бит, H (Б) = 1,869 бит, T = 0,142 бит, $K_{эпи}$ = 0,076

ная температура почв, что рассмотрено нами ранее (Дедков, 1974). Исследование экологических особенностей формирования окислительно-восстановительного режима почв проводили в автономных почвах Приобской лесотундры: торфянистых криогенных глеевых, оторфованных и остаточных криогенных глееватых.

В почвах проведено сопряженное измерение мощности торфяного горизонта, температуры, влажности, содержание гумуса, кислотности и окислительно-восстановительного потенциала. Сезонная динамика ОВП в исследуемых почвах хорошо выражена и обнаруживает ясную зависимость от перечисленных свойств почв (факторов).

Таблица 2

Зависимость (каналы связи) между ОВП (А) и температурой (В)

Температура (В)	ОВП, мв (А)					Частота		Информативность $J(A/\delta_j)$, бит
	<450	450—500	500—550	550—600	600—650	B_j	$P(\delta_j)$	
<1	0	0,171	**0,429**+	0,286	0,114+	35	0,215	0,250
1—5	0,075+	**0,209**+	0,269	0,328+	0,119	67	0,410	—0,0713
5—10	0,049	0,146	0,317	**0,390**+	0,098	41	0,252	0,081
>10	**0,150**+	0,150	**0,450**+	0,200	0,050	20	0,123	0,064
a_j	10	29	55	52	17	163	—	—
$P(a_j)$	0,061	0,178	0,337	0,319	0,104	—	1,000	—

H (A) =2,0835 бит, H (B) =1,877 бит, T =0,0518 бит, $K_{эпи}$=0,0276

Таблица 3

Зависимость (каналы связи) между ОВП (А) и кислотностью (Г)

Кислотность, ед. pH (Г)	ОВП, мв (А)					Частота		Информативность $J(A/\Gamma_j)$, бит
	<450	450—500	500—550	550—600	600—650	Γ_j	$P(\Gamma_j)$	
3,0—4,0	**0,133**+	0,266+	0,067	0,356+	0,178	45	0,287	—0,055
4,1—5,0	0,014	0,145	**0,507**+	0,217	0,116+	69	0,439	0,249
5,1—6,0	0,023	0,140	0,349	0,465+	0,023	43	0,274	0,276
a_i	8	28	53	51	17	157	—	—
$P(a_i)$	0,051	0,178	0,338	0,325	0,108	—	1,000	—

H (A) =2,075 бит, H (Г) =1,550 бит, T =0,1691 бит, $K_{эпи}$=0,109

Для количественной оценки связи между факторами и ОВП (явлением) применен информационно-логический анализ в модификации Ю. Г. Пузаченко (Пузаченко, Мошкин, 1969; Пузаченко и др., 1970). Связь между изучаемым явлением и каждым фактором, а также их совокупностью оценивается по величине информации, передаваемой от фактора явлению. В табл. 1—5 характеризуется зависимость (каналы связи) между ОВП (явление А) и следующими факторами: влажностью органогенных горизонтов

Таблица 4

Зависимость (канал связи) между ОВП (А)и мощностью органогенных горизонтов (Д)

Мощность горизонта, A_0A_1, см	ОВП, мв (А)					Частота		Информативность, $J(A/g_j)$, бит
	<440	450—500	500—550	550—600	600—650	g_j	$P(g_j)$	
0	0,064	0,170	**0,425**+	0,277	0,064	47	0,090	0,119
5	0,056	0,167	0,315	**0,352**+	0,111+	54	0,333	0,025
10	0,082	0,229+	0,328	0,246	0,115+	61	0,377	—0,026
a_i	11	31	57	47	16	162	—	—
$P(a_i)$	0,068	0,191	0,352	0,290	0,099	—	1,000	—

H (А)=2,098 бит, H (Д)=1,577 бит, T=0,033 бит, $K_{эпи}$=0,021

Таблица 5

Зависимость (канал связи) между ОВП (А) и содержанием гумуса (Е)

Содержание гумуса, % (Е)	ОВП, мв (А)					Частота		Информативность $J=(A/e_j)$, бит
	<450	450—500	500—550	550—600	600—650	e_j	$P(e_j)$	
>2,1	**0,115**+	0,269+	0,192	0,288+	0,135+	52	0,338	—0,127
1,1—2,0	0,040	0,160	**0,520**+	0,160	0,120+	25	0,162	0,116
0,6—1,0	0,042	0,125	0,417	**0,375**+	0,042	24	0,155	0,190
<0,5	0,057	0,170	**0,453**+	0,226	0,226+	53	0,345	0,111
a_i	11	30	57	40	16	154	—	—
$P(a_i)$	0,071	0,195	0,370	0,259	0,104	—	1,000	—

H (А)=2,106 бит, H (Е)=1,901 бит, T=0,0435 бит, $K_{эпи}$=0,022 3

(факторов Б′) и минеральных горизонтов (Б), температурой (В), кислотностью (Г), мощностью органогенных горизонтов (Д) и содержанием гумуса (Е).

В выборку каждой пары (фактор — явление) включены результаты их сопряженного определения. Выборки разбиты на ранги: ОВП — на пять рангов с шагом в 50 мв.

Рассмотрим схему анализа на примере зависимости между влажностью и ОВП в минеральных горизонтах (см. табл. 1). В таблице приведены частоты встречаемости каждого ранга ОВП (А) в каждом ранге влажности (Б) $\frac{na_i}{\delta_j}$ и во всей выборке влажности — na_i. Затем рассчитана условная вероятность появления каждого ранга ОВП в каждом ранге влажности $Pa_i\delta_j = \frac{na_i/\delta_j}{n\delta_j}$ и во всей выборке влажности $Pa_i = \frac{na_i}{N}$, где N — общее число сопряженных определений. Например, частота встречаемости ранга ОВП 500—550 мв в ранге влажности 19—20% равна 24, данный ранг влажности встречается в выборке из 118 определений 48 раз. Следовательно, условная вероятность появления ОВП в ранге влажности 19—20% равна $Pa_i/\delta_j = \frac{24}{48} = 0{,}500$. Условная вероятность встречаемости ранга ОВП 500—550 мв во всей выборке влажности $Pa_i = \frac{50}{118} = 0{,}424$. Сопоставление этих величин показывает, что вероятность появления ОВП 500—550 мв в ранге влажности 19—20% выше, чем во всей выборке, т. е. при знании ранга фактора определенность суждения возрастает.

Величина информации, передаваемая от фактора явлению, равна уменьшению общей неопределенности явления, которое происходит, если известно состояние фактора.

$$I(\text{А}/\delta_j) = \text{H}(\text{А}) - \text{H}(\text{А}/\delta_j),$$

где H(А) условная неопределенность ОВП, определяемая по формуле

$$\text{H}(\text{А}) = \sum P(a_i) \cdot \log_2 P(a_i),$$

где $\text{H}(\text{А}/\delta_j)$ — условная неопределенность ОВП при известном состоянии влажности, определяемая по формуле

$$\text{H}(\text{А}/\delta_j) = \sum P(a_i/\delta_j).$$

Имея величину информации для каждого ранга влажности (см. табл. 1), можно оценить общую информативность связи явления с данным фактором:

$$T(\text{А}/\text{Б}) = \sum P(\delta_j) \cdot I(\text{А}/\delta_j),$$

где $T(\text{А}/\text{Б})$ — общая информативность связи. От влажности к ОВП передается информация, равная 0,1422 бит (см. табл. 1).

Для определения степени зависимости явления от данного фактора общая информативность связи сопоставляется с неопределенностью фактора:

$$K_{\text{эпи}} = \frac{T(\text{А}/\text{Б})}{\text{H}(\text{Б})},$$

где $K_{\text{эпи}}$ — коэффициент эффективности передачи информации от фактора явлению, H(Б) — общая неопределенность фактора Б

(влажность). Коэффицент эффективности передачи информации от влажности к ОВП равен 0,076.

По величине $K_{эпи}$ можно сделать вывод о том, что изменение ОВП в органогенных горизонтах поверхностно-глеевых почв определяется прежде всего их влажностью ($K_{эпи}=0{,}166$). Затем по мере уменьшения степени влияния следует кислотность ($K_{эпи}=0{,}109$), температура ($K_{эпи}=0{,}0276$), содержание гумуса ($K_{эпи}=0{,}0223$) и мощность органогенных горизонтов ($K_{эпи}=0{,}021$). В минеральных горизонтах потенциалопределяющим фактором является кислотность. Зависимость ОВП от влажности выражена слабее. Влияние температуры на содержание гумуса и мощность органогенных горизонтов примерно равное и сравнительно невелико.

По условным распределениям в таблицах «каналов связи» рассчитаны коэффициенты связи. На примере влажности $C=\frac{P(a_i/\delta_j)}{P(a_i)}$, где C — коэффициент связи, $P(a_i/\delta_j)$ — условная вероятность каждого ранга явления по каждому рангу фактора, $P(a_i)$ — общая вероятность явления по данному фактору.

Величина коэффициента связи вскрывает специфические отношения, т. е. устанавливает ранг явления, наиболее характерный для данного ранга фактора, отражая прямую зависимость, которая имела бы место при влиянии только данного фактора.

Связь считается направленной от фактора к явлению, если $C>1$. Для соответствующих рангов явления в табл. 1—5 положительная связь отмечена знаком плюс. Специфические состояния явления с максимальным значением C подчеркнуты.

Зависимость между ОВП и влажностью в минеральных горизонтах обнаруживает следующие закономерности (см. табл. 1): рангу влажности менее 18% соответствует наибольшая величина потенциала — выше 650 мв. Однако отмечается направление связи в область пониженных значений ОВП 450—500 мв. Первое характеризует окислительное состояние в средних горизонтах почв пятнистого микрокомплекса, второе — слабовосстановительную обстановку верхнего горизонта остаточно-глееватых почв в летнее время. С возрастанием влажности до 19—20% величина потенциала снижается на 100 мв, в области средних значений влажности стабилизируется с некоторой тенденцией к повышению. Одновременное возрастание влажности (в ранге 21—22%) и ОВП (в ранге 550—600 мв) характерно для средних горизонтов почв пятнистого микрокомплекса летом, когда с осадками в почву вносится много кислорода, а также надмерзлотных горизонтов торфяно-поверхностно-глеевых почв, имеющих устойчивое окислительное состояние. Избыточное увлажнение минеральных горизонтов (ранг влажности 24%) сопровождается интенсивным развитием восстановительных процессов и снижением ОВП до 380—450 мв.

Такая зависимость отмечена в поверхностно-глеевых почвах

преимущественно весной и осенью. Таким образом, в минеральных горизонтах поверхностно-глеевых почв наблюдается обратная нелинейная зависимость между влажностью и ОВП, которая ранее установлена для почв южных регионов (Сердобольский, 1940, 1950; Кауричев, 1967; Люжина, 1972, и др.). Исключение составляют минеральные горизонты глееватых почв пятнистого микрокомплекса, которые переувлажнены богатыми кислородом атмосферными осадками.

В органогенных горизонтах по распределению специфических отношений выявляется прямая линейная связь между влажностью и ОВП: возрастание влажности от 52 до 74 % сопровождается повышением ОВП от 450 до 650 мв (см. табл. 1). Такая зависимость объясняется окислительной ролью кислорода атмосферных осадков, которые являются основным источником увлажнения органогенных горизонтов (Volk, 1938; Рабинович, 1955; Ливеровский, Дзедевич, 1967).

Распределение специфических отношений между температурой и ОВП выявляет отсутствие линейной зависимости (см. табл. 2). Надмерзлотные горизонты с температурой, близкой к нулю, характеризуются слабоокислительной обстановкой. При этом мерзлые горизонты имеют ОВП 500—550 мв, надмерзлотные с температурой (0 °С) — 600—650 мв. В горизонтах с температурой 1—5 °С специфической является величина потенциала 450 мв, что наблюдается в периоды осеннего и особенно весеннего анаэробиозиса. Установлен также и второй центр распределения в область высоких ранговых значений ОВП, характерный для нижних почвенных горизонтов.

Горизонты с температурой 5—10 °С (A_0, A_{01}, верхняя часть B_{gt}) характеризуются высокой энергией окислительно-восстановительных процессов, а при более высокой температуре интенсифицируются восстановительные процессы.

Коэффициент ЭПИ от температуры к ОВП оказался очень низким. Поэтому в дальнейшем влияние температуры на ОВП почв исключено из формулы логической функции.

Распределение специфических отношений между кислотностью и ОВП (см. табл. 3), а также между валовым содержанием гумуса и ОВП (см. табл. 5) показывает, что характер взаимодействия между обоими факторами и явлением принципиально не отличается. В кислых и гумусированных органогенных горизонтах наряду со специфическим распределением связи в область низких рангов значений ОВП (350—450 мв) наблюдается направление связи в область высших ранговых значений. Первое характерно для горизонта A_{01}, где наиболее активно протекают биохимические процессы, второе — для подстилок.

В результате неопределенности распределения данные ранги факторов неинформативны. В минеральных горизонтах снижение содержания гумуса и кислотности сопровождается воз-

растанием ОВП. Искажение линейной зависимости между содержанием гумуса и ОВП наблюдается только в малогумусированных ($C<0{,}5$ %) надмерзлотных горизонтах и связано со снижением биохимической активности почв при близкой к нулю температуре.

Прямая линейная зависимость ОВП от кислотности, выявленная по распределению специфических отношений, хотя и не соответствует теоретической обратной зависимости E_h от pH в элементарных окислительно-восстановительных системах, но в оглеенных почвах встречается довольно часто (Сюта, 1962; Канивец, 1973). Установлено, что направление изменения pH почв при оглеении зависит от биохимической природы кислотности (Канивец, 1973), а также от развития сопутствующих оглеению процессов (Ливеровский, Дзедевич, 1967).

Зависимость ОВП от мощности органогенных горизонтов обнаруживает следующие закономерности: для остаточно-глеевых почв пятен, не имеющих органогенных горизонтов, характерно окислительное состояние с величиной ОВП 500—550 мв; в оторфованных поверхностно-глеевых почвах пятнистого микрокомплекса с маломощными (до 5 см) органогенными горизонтами энергия окислительно-восстановительных процессов еще более возрастает. С увеличением мощности органогенных горизонтов до 11—13 см зависимость ОВП становится неоднозначной: наряду с восстановительным состоянием в минеральной толще интенсифицируются окислительные процессы в подстилках.

Изложенное свидетельствует о том, что процессы пятнообразования существенно снижают интенсивность оглеения исследуемых почв.

Для выявления зависимости между рядом факторов и явлением, а также связи между факторами применены функции многозначной логики (Пузаченко и др., 1970).

В логических функциях от нескольких факторов (аргументов) отношения между ними определяются степенью влияния на явление и логическим характером взаимодействия. На первом месте по степени влияния стоит аргумент с наибольшим коэффициентом эффективности передачи информации, за ним следуют прочие. В исследуемом случае А=Б (Г(Б(ЕД))).

Логическая форма связи определяется сопоставлением по рангам каждого фактора специфических отношений с величиной информативности.

Логическая связь влажности органогенных горизонтов с остальной частью функции (см. табл. 1) тяготеет к форме нелинейного логического произведения: минимальная информативность соответствует рангу влажности выше 24 % с направлением связи в наибольшее ранговое значение ОВП. В рангах влажности с большей информативностью связь направлена в область наименьших ранговых значений ОВП, что соответст-

вует логической функции конъюнкции. Но наибольшей информативностью обладает ранг влажности 63—67 % с направлением связи в наибольшее ранговое значение ОВП. Поэтому необходимо допустить возможность как нелинейной, так и конъюнктивной связи, а в дальнейшем эмпирически подбирать из них наиболее соответствующую логической функции.

Кислотность связана с остальными аргументами по форме логической функции — дизъюнкции. Минимальную информацию несет ранг кислотности с направлением связи в область наименьших ранговых значений ОВП, а максимальную — ранг кислотности с направлением связи в область наибольших значений ОВП (см. табл. 3).

Влажность в минеральных горизонтах связана с содержанием гумуса и мощностью органогенных горизонтов наиболее неопределенно (см. табл. 1). Наименьшую информативность имеет ранг влажности с направлением связи к наибольшим значениям ОВП. С возрастанием информативности в рангах влажности направление связи смещается в сторону как наименьших ранговых значений ОВП (менее 450 мв), так и повышенных (550—600 мв). Наибольшую информацию несет ранг влажности с направлением связи в средние ранговые значения ОВП.

Учитывая изложенное, а также отрицательное значение информации от ранга влажности менее 18 % и наличие второго центра распределения в область средних значений ОВП, можно предположить, что в данном случае связь по форме нелинейного логического произведения искажается конъюнктивной связью в результате сильной взаимной зависимости факторов.

Связь между содержанием гумуса и мощностью органогенных горизонтов осуществляется по логической функции дизъюнкции: наименьшую информацию несут ранги содержания гумуса с направлением связи к минимальным значениям ОВП, наибольшую — ранги с направлением связи к максимальным значениям ОВП.

Логическая функция, описывающая зависимость окислительно-восстановительного потенциала от всех рассматриваемых факторов, будет иметь следующий вид:

$$А = Б' \boxtimes (Г \vee (Б \boxtimes (Е \vee Д))), \quad \text{или}$$
$$А = Б' \wedge (Г \vee (Б \wedge (Е \vee Д))).$$

Сопоставление вычисленных и наблюдаемых значений ОВП показало большую приемлемость первого варианта логической функции.

Приведем пример решения логической функции. Требуется определить ОВП органического горизонта торфянистой поверхностно-глеевой почвы с влажностью 72 %, кислотностью pH=3,2, содержанием гумуса 5 % и мощностью горизонта

A_0 4 см. По табл. 1—5 находим соответствующие номера рангов ОВП, специфичные для каждого ранга факторов, и подставляем в формулу:

$$А = Б' \boxtimes (Г \vee (Е \vee Д)),$$
$$А = 4 \boxtimes (1 \vee (1 \vee 4)),$$
$$А = \frac{4+4}{2} = 4 \text{ ранг.}$$

Окислительно-восстановительный потенциал торфянистого горизонта равен 550—600 мв.

Сопоставление вычисленных значений ОВП с измеренными в почвенных монолитах показало, что наибольшая ошибка распознавания не превышает 50 мв.

Таким образом, с помощью информационного анализа определена степень зависимости ОВП исследуемых почв от каждого из рассмотренных факторов, определены состояния факторов, в наибольшей степени определяющие изменение ОВП, вскрыта специфика связи. С помощью функций многозначной логики выявлена связь окислительно-восстановительного состояния почв с суммой факторов. Приведенное логическое высказывание, объективно отражая характер взаимодействия ОВП с рядом факторов, позволяет, зная параметры последних, прогнозировать возможное изменение окислительно-восстановительного состояния почв.

ЛИТЕРАТУРА

Булл Г. Б. Физическая биохимия. М.: Изд-во иностр. лит., 1949. 411 с.

Геллер И. А. О влиянии культурных растений на окислительно-восстановительный режим почвы.— Почвоведение, 1952, № 10, с. 920—927.

Гречин И. П., Курлыкова М. В. Динамика окислительно-восстановительного потенциала в дерново-подзолистой почве в зависимости от аэрации.— Докл. ТСХА, 1962, вып. 76, с. 27—35.

Дедков В. С. О методике определения окислительно-восстановительного потенциала в мерзлотных почвах.— В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974, с. 66—72.

Канивец В. И. О мобилизации алюминия в кислых оглеенных почвах.— Почвоведение, 1973, № 7, с. 51—60.

Кауричев И. С. Подзолообразование и поверхностное оглеение почв.— Изв. ТСХА, 1967, вып. 2.

Крюков Г. А., Авсеевич Г. П. О гидролизе и окислительно-восстановительном потенциале системы ферри-ферро.— Труды Ленингр. отд. ВИУА, 1938, вып. 17, с. 47—54.

Ливеровский Ю. А., Дзедевич Г. А. Глеевые почвы некоторых геохимических ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1967. 36 с.

Люжина Н. А. О взаимосвязи режимов влажности температуры и окислительно-восстановительных условий в дерново-подзолистых почвах.— Зап. Ленингр. с-х. ин-та, 1972.

Михаэлис Л. Окислительно-восстановительные потенциалы. М.: Изд-во иностр. лит., 1936, 346 с.

Перельман А. И. Геохимия ландшафта. М.: Высшая школа, 1966. 311 с.

Пузаченко Ю. Г., Мошкин А. В. Информационный метод изучения распространения заболеваний.—В кн.: Итоги науки, сер. медико-географическая. М.: ВИНИТИ, 1969, вып. 3.

Пузаченко Ю. Г., Карпачевский Л. О., Взнуздаев Н. А. Возможности применения информационно-логического анализа почвы на примере ее влажности.— В кн.: Закономерности пространственного варьирования свойств почв и информационно-статистические методы их изучения. М.: Наука, 1970.

Рабинович В. А. О зависимости ОВП почвы от жизнедеятельности микрофлоры.— Докл. АН СССР, 1955, т. 103, № 2 с. 305—309.

Сердобольский И. П. Влияние влажности на окислительно-восстановительные процессы в подзолистых почвах.— Почвоведение, 1940, № 7, с. 47—58.

Сердобольский И. П. Окислительно-восстановительные и щелочно-кислотные условия глееобразования.— В кн.: Работы по химии и агрохимии почв, т. 31. М.: Изд-во АН СССР, 1950.

Сердобольский И. П. Методы определения pH и окислительно-восстановительного потенциала при агрохимических исследованиях.— В кн.: Агрохимические методы исследования почв. М.: Наука, 1965, с. 195—247.

Сюта Я. Влияние восстановительных процессов и подкисления на растворимость минеральных соединений почвы.— Почвоведение, 1962, № 5, с. 62—73.

Фролова Л. Н. О динамике окислительно-восстановительных процессов на вырубках еловых лесов северной тайги.— Докл. ТСХА, 1964, вып. 99, с. 53—61.

Beauchamp E. G. Effects of temperature on NO_3 and NO_2 — reduction, nitrogenous gas production, and redox potential in a saturated soil.— Can. J. Soil Sci., 1973, vol. 53, N 2, p. 213—218.

Bohn H. L. Redox potentials.— Soil Sci., 1971, vol. 112, N 1, p. 39—45.

Csapo M. I., Dobai R., Muresan D. Potential de oxido-reducere al unor soluri cu exces de umiditate.— Sti. Sol., 1872 vol. 10, N 1, p. 35—41.

McKeague J. A. A laboratory study of gleying.— Canad. J. Soil Sci., 1965, vol. 45, N 2, p. 199—207.

McKenzie L. J., Ericson A. E. The use of redox potentials in studies of soil genesis.— J. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1954, vol. 18, N 4.

Pearsall W. H. The investigation of wet soils and agricultural inplications.— Empire J. experimental agriculture. Oxford, 1950, vol. 18, N 72.

Volk N. J. Oxudation and reduction potentials as related to soil characteristics and Plant growth.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1938, vol. 3, N 4.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ
ПРИОБСКОГО СЕВЕРА 1981

Н. Н. ДАНИЛОВ, В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ, В. К. РЯБИЦЕВ

ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СТАЦИОНАРОВ «ХАРП» И «ХАДЫТА»

Длительное время орнитологические исследования велись путем маршрутных обследований обширных районов, в ходе которых не могла быть выявлена динамика населения птиц и изменения численности отдельных видов. Этот метод имеет свои преимущества, позволяя получить общую картину распределения птиц и состава фауны отдельных природных районов. Определить же стабильность выявленных особенностей фауны и факторы, регулирующие ее состав и характерные черты, позволяет только тщательное изучение изменений состава и численности птиц на стационарных участках в течение многих лет. В силу этого стационарные работы в последнее время получают все большее распространение. Однако пока сведения о динамике численности населения и отдельных видов птиц, основывающиеся на долговременных непрерывных наблюдениях, представляют большую редкость.

Совершенно необходимы данные о динамике населения и изменениях численности видов при биогеоценологических исследованиях. Без них не обойтись при установлении роли птиц в энергетическом обмене экосистем. Кроме того, только таким путем можно выяснить сложный и малоизученный вопрос о гомеостазе экосистем, пределах изменений их функциональных свойств, в частности энергетического и материально-вещественного обмена, и условий, влияющих на эти процессы. Наконец, такие материалы служат одним из важнейших аргументов при решении вопроса о регуляторных процессах в биогеоценозах. Поскольку функциональные их свойства зависят от состава и численности основных групп компонентов, то механизмы их регуляции определяют и регуляторные особенности биогеоценозов. Хотя у разных групп организмов они имеют специфические черты, наиболее общие их проявления должны иметь общий характер.

Наблюдения за изменениями состава и численности гнездящихся птиц по годам велись на двух стационарных участках

Таблица 1

Количество гнездившихся пар птиц на стационаре «Харп»

Вид	Год								
	1970	1971	1972	1973	1974	1976	1977	1978	1979
Белая куропатка	2	2	2	1	2	2	1	1	—
Сизая чайка	—	—	—	1	1	—	—	1	—
Полярная крачка	2	4	4	4	4	2	—	1	—
Длиннохвостый поморник	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Золотистая ржанка	3	3	3	3	7	7	3	4	7
Хрустан	—	2	—	—	2	2	1	1	—
Галстучник	—	1	1	1	1	—	—	—	—
Фифи	6	12	10	17	12	19	24	10	9
Щеголь	—	—	—	—	—	2	1	1	—
Круглоносый плавунчик	8	19	25	10	2	5	2	5	—
Турухтан	6	5	6	13	1	7	6	9	1
Белохвостый песочник	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Обыкновенный бекас	—	1	1	1	—	1	—	—	—
Азиатский бекас	1	1	1	—	4	2	1	?	?
Гаршнеп	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Средний кроншнеп	2	1	1	2	1	—	1	—	3
Лапландский веретенник	—	1	—	—	1	—	1	—	—
Болотная сова	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Рогатый жаворонок	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Белая трясогузка	1	1	1	1	1	—	1	2	1
Желтая трясогузка	20	27	24	31	28	34	22	41	35
Желтоголовая трясогузка	—	—	1	1	—	—	—	1	1
Краснозобый конек	102	87	108	33	118	59	30	82	56
Луговой конек	18	42	22	35	26	29	16	10	5
Варакушка	20	17	13	16	21	20	16	22	24
Каменка	1	3	—	—	2	—	1	1	—
Рябинник	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Камышевка-барсучок	—	5	1	—	2	1	3	8	31
Пеночка-весничка	57	20	20	15	16	32	25	32	29
Пеночка-таловка	1	—	2	3	—	1	—	—	1
Овсянка-крошка	6	14	8	21	29	23	15	18	20
Полярная овсянка	—	—	—	—	—	—	—	5	—
Камышевая овсянка	3	3	4	3	9	4	3	6	7
Лапландский подорожник	12	5	8	4	9	10	14	21	13
Чечетка	5	12	8	1	2	8	2	1	10
Всего	276	289	274	222	302	271	189	288	253

Примечание. В 1977 г. — учет проведен на 160 га, в 1979 г. на 260 а.

в Ямало-Ненецком автономном округе. Стационар «Харп», расположенный в районе пос. Лабытнанги, близ границы лесотундры и северных редколесий, имеет площадь 380 га, из которых на наземные местообитания птиц приходится 330 га. Стационар «Хадыта» находится в 160 км от предыдущего и имеет площадь 77 га. Учеты гнездящихся птиц на «Харпе» прово-

Таблица 2

Количество гнездившихся пар птиц на стационаре «Хадыта»

Вид	Год								
	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979
Белая куропатка	1	2	4	1	3	—	1	—	1
Длиннохвостый поморник	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Золотистая ржанка . . .	2	1	3	1	1	2	3	1	1
Фифи	2	2	6	1	—	1	1	4	3
Щеголь	1	—	—	—	—	1	—	—	1
Круглоносый плавунчик	—	1	1	—	—	—	—	—	—
Турухтан	2	1	2	1	1	—	2	?	2
Белохвостый песочник	—	2	1	—	—	1	—	2	—
Средний кроншнеп . . .	—	1	—	—	—	1	—	—	2
Лапландский веретенник	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Белая трясогузка . . .	—	2	1	—	—	—	—	—	—
Желтая трясогузка . . .	2	6	12	3	8	17	2	13	16
Желтоголовая трясогузка	—	—	1	1	—	—	—	—	—
Краснозобый конек . . .	44	31	23	11	19	33	9	60	27
Луговой конек	3	8	14	1	2	4	4	11	1
Сибирский конек	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Варакушка	5	6	7	1	4	4	5	4	6
Каменка	1	1	—	—	—	—	—	—	1
Пеночка-весничка . .	4	9	4	1	4	3	5	6	2
Овсянка-крошка	2	8	12	1	2	5	1	2	2
Камышевая овсянка	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Лапландский подорожник	1	3	3	1	1	5	1	5	4
Чечетка	1	2	5	—	3	5	—	4	1
Всего . . .	71	88	99	24	48	82	34	107	72

Примечание. В 1974 г. учет проводился во второй период гнездования, когда в гнездах были птенцы. Поскольку хищники, размножившиеся в предыдущем, 1973 г. при вспышке численности леммингов, питались главным образом птицами, значительная часть гнезд была уничтожена в начале гнездования. Действительное число гнездившихся птиц было значительно больше.

дились с 1970 г., а на «Хадыте» — с 1971 г. (кроме того здесь с 1970 по 1973 г. проводились учеты на постоянном маршруте, но они в данном случае не рассматриваются).

Сведения о количестве учтенных на стационарных участках пар птиц приведены в табл. 1 и 2. Всего гнездилось без гагар и уток на «Харпе» 35 видов, на «Хадыте» 26 видов, из них постоянно 14 и 12 видов. Если единичные из них в отдельные годы не встречались непосредственно на стационарных участках, то неизменно держались близ их границ. Нерегулярно на «Харпе» гнездились 21, на «Хадыте» 14 видов. На втором стационаре из-за меньших его размеров в их число вошли белохвостый песочник и средний кроншнеп, регулярно встречавшиеся на прилежащих территориях. В эту группу вошли и

случайные для выбранных мест виды: рогатый жаворонок, рябинник, полярная овсянка на «Харпе» и сибирский конек на «Хадыте». Они на прилежащих территориях не были обнаружены. После единичных случаев гнездования на участках они исчезали, не задерживаясь более одного сезона.

Обычных видов, гнездившихся с плотностью более одной пары на 1 км², было по 11 на обоих стационарах. Состав их был тождественным. Пять видов встречались часто, с плотностью более 10 пар на 1 км².

Средняя за 9 лет плотность гнездования на обоих стационарах была почти одинаковой: около 90 пар/км² на «Харпе» и около 91 пар/км² на «Хадыте». Колебания плотности по годам на «Харпе» были двукратными. На «Хадыте» данные учетов 1974 г. следует признать неполноценными, поскольку они относятся ко второй половине гнездового периода, когда в большинстве гнезд были птенцы. После массового размножения леммингов в предыдущем 1973 г. увеличилось количество хищников, постоянно посещали участок песцы, которые питались почти исключительно птицами. Детальные наблюдения за гнездами на «Харпе» показали, что из-за деятельности хищных млекопитающих птенцы вывелись только в 40 % имевшихся гнезд. На Мысе Каменном были уничтожены 95 % гнезд куликов, у воробьиных птиц благополучно закончили развитие только 21 % птенцов от числа отложенных яиц. Несомненно на «Хадыте» гнездилось значительно больше пар, а учтены были только сохранившиеся к этому времени. Без учета данных 1974 г. изменения численности на «Хадыте» были трехкратными.

Больший размах колебаний на «Хадыте» был связан с тем, что эти места служат зимними пастбищами северных оленей. В зависимости от количества оленей и длительности их пребывания растительный покров повреждался в разной степени. Распределение поврежденных участков также зависело от высоты снежного покрова и распределения снега по поверхности. Возвышенные места, с которых снег выдувался ветром, повреждались в разной степени почти ежегодно. Наиболее сильно был поврежден растительный покров в немногоснежную зиму 1976—1977 гг. Птицы избегали заселять поврежденные участки, последствием этой зимы была минимальная численность гнездившихся в 1977 г. птиц.

Изменения численности в разные годы на «Харпе» и «Хадыте» не совпадали, а чаще были противоположными. Они коррелируют с весенними условиями — со средней температурой июня (особенно первой его половины), когда происходит прилет и формирование гнездового населения птиц. На «Хадыте» зависимость была положительной, т. е. плотность увеличивалась в годы с более ранней и теплой весной и уменьшалась в поздние и холодные весны. Коэффициент корреляции со средней температурой июня на «Хадыте» равнялся +0,45.

Из постоянно гнездившихся птиц у белой куропатки количество гнездившихся пар на «Харпе» мало изменялось, и только в 1979 г. они не были обнаружены. На «Хадыте» колебания были заметно выражены и наибольшая численность была в 1973 г., в год пика леммингов.

Изменения числа гнездящихся золотистых ржанок на обоих стационарах происходили несинхронно: на «Харпе» заметное увеличение происходило в 1974, 1976 и 1979 гг., а на «Хадыте» — в 1973 и 1977 гг. Турухтаны с невысокой плотностью гнездились на стационаре «Хадыта» и в прилежащей тундре. Заметных изменений количества не было замечено в годы наблюдений. На «Харпе» колебания были более выражены, заметное увеличение произошло в 1973 и 1978 гг., а минимальное число отмечено в 1974 и 1979 гг. Фифи в хадытинской тундре были немногочисленны, увеличение их числа наблюдалось в 1973 и 1978 гг. На «Харпе» плотность обычно была примерно такой же, но в отдельные годы (1971, 1973, 1976 и особенно 1977 гг.) она заметно возрастала, и они встречались почти всюду, где имелись пригодные для гнездования места.

Количество желтых трясогузок на «Харпе» постепенно увеличивалось от первых к последним годам наблюдений. В целом то же можно сказать и о «Хадыте», за исключением заметных спадов в 1974 и 1977 гг., о причинах которых уже было сказано. Но численность восстанавливалась на следующий же год.

Самым массовым видам — краснозобым конькам — на обоих стационарах были свойственны значительные колебания количества, причем они не были синхронными. Совпадения в характере изменений наблюдались два года, были противоположными — пять сезонов. На «Харпе» увеличение численности наблюдалось в 1970, 1972, 1974 и 1978 гг., уменьшение — в 1971, 1973, 1976 и 1979 гг., на «Хадыте» увеличение в 1971, 1976 и 1978 гг., сокращение — в 1973, 1974, 1977 и 1979 гг. У луговых коньков изменения количества совпадали по направлению на обоих стационарах три года, были противоположными — четыре года. На «Харпе» высокая численность была в 1971, 1973, 1976 и 1977 гг., минимальная — в 1978 и 1979 гг., на «Хадыте» повышенной в 1972, 1973 и 1978 гг., минимальной в 1974 и 1979 гг. Если сравнивать ход изменений численности луговых и краснозобых коньков, то на «Харпе» они были противоположными на протяжении шести сезонов и синхронными — два года, а на «Хадыте» противоположными четыре сезона и совпадали — пять.

Количество гнездившихся варакушек на «Хадыте» было почти стабильным, за исключением 1974 г., а на «Харпе» снижалось в 1972 г. до наименьшего числа.

Условия обитания пеночек-весничек были более благоприятными на «Харпе», и они здесь были более многочисленны. Максимальное количество их было отмечено в 1970 и 1977 гг.,

минимальное — в 1973 и 1974 гг. На «Хадыте» значительное увеличение числа гнездящихся в тундре весничек наблюдалось в 1972 г. Это было вызвано местным перераспределением птиц, так как основные места гнездования в пойме реки затоплены необычайно высоким паводком. Наименьшее число отмечено в 1974 и 1979 гг., в другие годы колебания были небольшими.

У овсянки-крошки на «Харпе» рост плотности наблюдался в 1971 г., высокая численность в 1973, 1974, 1976, 1977 гг., затем небольшой спад и снова увеличение в 1979 г. На «Хадыте» значительное увеличение количества произошло в 1972 г., что, вероятно, связано с выселением части птиц из затопленной поймы, еще более в 1973 г., а затем резко упало и вновь заметно возросло в 1976 г. В другие годы они были малочисленны. Камышевая овсянка постоянно гнездилась на «Харпе» в небольшом числе. Заметное увеличение наблюдалось в 1974 и 1978 гг. На «Хадыте» они не гнездились в тундре, но были обычны в пойме реки. Единственный раз одна пара гнездилась в 1972 г. Это была несомненно переместившаяся из затопленной поймы пара.

Максимальное количество лапландских подорожников на «Харпе» наблюдалось в 1978 г., а минимальное — в 1971 и 1973 гг., в другие годы колебания были небольшими. На «Хадыте» увеличение их числа было в 1976, 1978 и 1979 гг.

Численность чечеток очень сильно колебалась по годам. На «Хадыте» прослеживается некоторая связь с температурными условиями, поскольку чаще увеличения количества происходили в годы с ранней теплой весной, но были и исключения, 1974 и 1977 гг. Максимум гнездящихся здесь отмечался в 1973, 1976 и 1978 гг. На «Харпе» картина изменений численности была обратной: здесь их больше всего гнездилось в 1972, 1973, 1976 и 1979 гг.

Что касается видов, не гнездившихся на участках постоянно, то только у пеночки-таловки прослеживается четкая связь появлений с теплой ранней весной. Другие, как белая и желтоголовая трясогузки, галстучник, щеголь, каменка, нерегулярно появлялись, гнездились иногда один год, иногда несколько лет подряд, а затем вновь исчезали. Лапландских веретенников в отдельные годы не было, в другие они появлялись весной, некоторое время держались парами и токовали, а затем к середине июля исчезали или оставались гнездиться единичные пары. И только в 1973 г., хотя на участках их и не было, в окрестных тундрах они были обычны на гнездовье и местами образовывали нечто вроде диффузных колоний. Камышевка-барсучок на «Харпе» нерегулярно гнездилась в небольшом числе, но в 1979 г. произошло вселение большого числа этих птиц, и в этом году она вошла в число многочисленных видов. Хищники — длиннохвостый поморник, болотная сова — гнездились только в годы массового размножения леммингов или

при обилии грызунов в пойме реки. В известной мере это можно отнести и к сизой чайке. Наконец, некоторые птицы (рогатый жаворонок, полярная овсянка, сибирский конек) случайно появлялись на гнездовье и на другой год исчезали.

Рассмотрение приведенных материалов показывает, что, как правило, нельзя назвать с полной определенностью ни одного вида птиц, который заселял бы пригодную для гнездования территорию длительное время с плотностью, близкой к предельной. Это можно бы было посчитать за процесс, предупреждающий истощение пищевых ресурсов при высоком уровне их потребления. Но этому противоречит небольшой процент использования птицами наличного запаса кормов[1]. Против этого свидетельствует и то, что колебания численности всех птиц гораздо меньше, чем изменения количества отдельных видов. При очень сходном питании основных групп птиц в тундре «нагрузка на кормовые объекты» меняется незначительно.

В основе всех изменений количества птиц отдельных видов лежат популяционные процессы. Как правило, наблюдавшиеся изменения не были связаны с эффективностью размножения в предыдущие годы. Например, после гибели большей части потомства в 1974 г. из-за хищников, состав и численность птиц восстановились на следующий год, как и после нарушения растительного покрова тундры северными оленями в 1977 г. Мечение птиц показало, что в тундре, как и в других ландшафтных зонах, имеются территориально консервативные особи, возвращающиеся из года в год на прежние места гнездования. Вместе с тем имеется значительное количество особей того же вида (возможно, впервые приступающих к гнездованию), которые широко перемещаются по территории и служат резервом, замещая погибших, или при вселении на не занятую ими ранее территорию, значительно увеличивая численность вида в районе. Наконец, есть виды, как чечетки, хищники и, очевидно, некоторые другие, которые вообще широко перемещаются и в зависимости от условий погоды или кормовых условий появляются в отдельных районах в значительном числе, в другие годы могут отсутствовать.

Важна связь, хотя и не всегда строгая, изменений численности некоторых видов и всего населения птиц с температурными условиями весны. Это позволяет как бы предварять увеличение продуктивности прочих звеньев биогеоценоза и заранее «отрегулировать» роль птиц в энергетическом и вещественно-материальном обмене. В таком виде популяционные механизмы включаются в число регуляторных биогеоценотических механизмов, обеспечивая определенное пропорциональное отношение птиц с другими компонентами биогеоценоза.

[1] Данилов Н. Н. Роль животных в биогеоценозах Субарктики.— В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 3—33.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ
ПРИОБСКОГО СЕВЕРА • 1981

В. Д. БОГДАНОВ

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ МОЛОДИ ЧИРА И ТУГУНА Р. СОБИ

Рост рыбы, как и другие видовые признаки,— приспособление, обеспечивающее единство вида и среды (Никольский, 1974). Особенно наглядно это проявляется в скорости роста молоди как показателе биологического состояния в течение всего вегетационного периода, ее изменении во времени и различии у отдельных групп рыб. Одной из характерных особенностей роста многих видов рыб выступает периодичность, т. е. резкое изменение скорости роста, закономерно происходящее у особей данного вида или популяции на определенном этапе онтогенеза. Вместе с тем известно, что характер периодичности и форма ритмов подвержены межвидовой, межпопуляционной и внутрипопуляционной изменчивости (Мина, Клевезаль, 1976). Специфика роста на отдельных этапах развития (до достижения половой зрелости) изучена слабо.

Сиговые рыбы привлекают внимание как объекты рыборазведения и акклиматизации. Объемы рыбоводных работ расширяются с каждым годом. Успех мероприятий во многом зависит от знаний экологии молоди. Нарушение каких-либо определенных экологических условий, свойственных личинкам и малькам определенного вида, может отрицательно сказаться на результатах. По мнению некоторых авторов (Замахаев, 1964; Рыжков, 1976), первый год жизни — доминирующий и направляющий весь дальнейший рост, однако сведения об экологии молоди сигов в этот период немногочисленны. Имеющиеся литературные данные отражают в основном развитие, рост, питание, поведение личинок и мальков в условиях рыбопитомников и аквариумов. Работ, освещающих различные аспекты личиночного и малькового периода развития чира *Coregonus nasus* (Pall.), *Coregonus tugun* (Pall.), обитающих в естественных водоемах, нет.

Цель настоящего сообщения — установить видовую и внутрипопуляционную специфику роста и развития молоди чира и тугуна р. Соби в течение первого года жизни. Сравнительный анализ этих близкородственных видов интересен еще и тем, что

чир представляет собой длинноцикловую, полупроходную рыбу, а тугун — короткоцикловую, туводную.

Отлов молоди производился в р. Соби и ее сорах (Пом-Лор и Урьях-Лор) в течение вегетационных сезонов и зимовки 1976—1977 гг. Это маловодные годы с разной длительностью сезона вегетации. В личиночный период развития пробы брались с промежутком в два дня, а с переходом на мальковый — через пять и 10 дней. Изучение личинок проводилось на материале, фиксированном в 4 %-ном растворе формалина спустя пять-семь суток после фиксации, а мальков — сразу после вылова. Длина тела личинок измерялась от конца рыла до окончания хорды, мальков — до конца чешуйного покрова. Количество собранного материала было следующим, экз.:

	Чир	Тугун
	1976 г.	
Личинки	189	1913
Мальки	319	1170
	1977 г.	
Личинки	1360	2950
Мальки	1092	2120

Видовая принадлежность определялась по комплексу признаков. За основу принималось количество туловищных миомеров (у тугуна 33—35, у чира 40—43), пигментация и размеры тела на конкретных стадиях развития.

В качестве сравнительного показателя роста использовались значения скорости роста, определенные по формуле $K = \sqrt[t]{\frac{l^t}{l^0}}$, где l^0 и l^t — длина тела младших и старших по возрасту особей, t — интервал времени (Смирнов и др., 1972).

Приведенный вес (коэффициент упитанности) вычислен по формуле $W/l^3 \cdot 1000$ см^3, где W — вес тела, г, l — длина тела, см (Поляков, 1959).

Мнения исследователей о начале личиночного периода у сигов разделяются. Одни считают, что эмбриональное развитие сиговых рыб заканчивается с выходом зародыша из яйца (Европейцева, 1949; Андреев, Статова, 1954; Щелканова, 1960; Ковалев, 1962; Волкова, 1965; Анпилова, 1967; Лебедева и Мешков, 1967; Богданова, 1972; Подболотова, 1974; Маненкова, 1974; Лебедева, 1976), другие — с началом активного питания (Смольянов, 1957, 1966; Черняев, 1968, 1973).

В личиночный период развития у исследованных видов рыб нами отмечено пять этапов, что не противоречит данным большинства авторов. Наиболее характерные морфологические признаки на каждом из них следующие:

I этап — эндогенное питание — от выклева до начала внешнего питания.

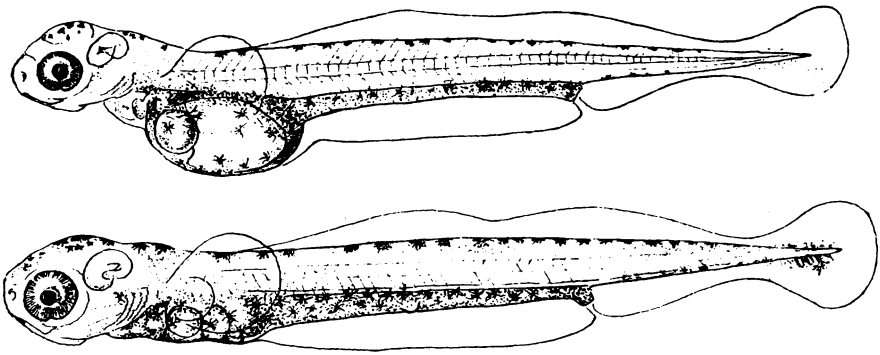


Рис. 1. Покатные личинки чира на этапе эндогенного питания.

II этап — смешанное питание — от начала активного питания до полной резорбции желтка. Значительных морфологических отличий по сравнению с I этапом не наблюдается.

III этап — полное экзогенное питание — с момента резорбции желточного мешка до образования зачатков лучей непарных плавников и полного разделения плавниковой складки на спинной и жировой отделы. Жировая капля исчезает в середине этапа.

IV этап — дифференциация непарных плавников — от появления лучей в спинном, анальном и хвостовом плавниках до выхода их за края каймы. На этом этапе развития тело личинки покрывается иридоцитами, содержащими гуанин, обусловливающий серебристую окраску.

V этап — дефинитивное формирование — от сформирования лучей во всех плавниках до момента появления чешуи и исчезновения прианальной плавниковой складки. Личинка приобретает черты взрослой рыбы. На этом этапе личиночный период заканчивается.

Термины «стадия», «этап», «период» употребляются в работе в соответствии с определениями, разработанными В. В. Крыжановским и другими (1953) и В. В. Васнецовым (1953а). Длительность этапов и периодов развития чира и тугуна определяется по модальной группе.

Наблюдения за скатом личинок чира проводились в районе верхних нерестилищ р. Соби. Отлов производился конической ловушкой из мельничного газа.

Замечено, что вылупление и скат личинок начинается с появлением заберегов, подъемом уровня воды и длится около 15 дней. Учитывая снос личинок течением сразу после выклева и небольшую протяженность нерестилищ, можно сказать, что уловы ловушек состояли из одновозрастной молоди.

Размеры личинок чира в течение ската изменяются незначительно и колеблются в одних и тех же пределах. Среднесуточ-

Таблица 1

Средняя продолжительность этапов развития личинок в 1977 г., сутки

Этап развития	Чир	Тугун
I	Период ската	Период ската
II	5	7
III	6	13
IV	12	7
V	8	10
Личиночный период . .	31	37

ная длина покатной молоди варьирует от 11,8±0,06 до 12,5±0,05 мм (наименьшая 10,5, наибольшая 13,5 мм).

Покатные личинки чира находились на разных стадиях развития, отличаясь друг от друга, помимо длины тела, величиной желточного мешка, жировой капли, количеством хвостовых гипуралий, степенью развитости челюстного аппарата и кишечной трубки (рис. 1). Более развитые личинки способны принимать пищу; посаженные в аквариум, заглатывают пузырьки воздуха и корм. Менее развитые личинки, с большим желточным мешком, пассивны. Покатные личинки находятся на этапе экзогенного питания. Личинки тугуна после выклева на I этапе имеют длину от 6,5 до 7,5 мм (сведений по скату нет). Попадая в сора, личинки переходят на этап смешанного питания, который заканчивается через пять-восемь дней. Длительность этапов развития у чира и тугуна различная (табл. 1) и меняющаяся в определенных, специфичных для вида, пределах, в зависимости от условий обитания молоди. Подобное явление неоднократно отмечалось в литературе для личинок карповых и окуневых рыб (Васнецов, 1953а; Ланге и др., 1975, и др.).

Массовое появление молоди на стадиях малька в 1976 г. отмечалось для чира 29 июня, для тугуна 12 июля, а в 1977 г. соответственно 16 и 22 июня. Продолжительность личиночного периода у чира в оба года оказалась одинаковой (30—31 суток), у тугуна в первый год наблюдений — 42—43, а во второй — 37 суток. Малек чира начинает формироваться при длине 32—33 мм, а тугуна 23—24 мм, причем особи, отстающие в росте, переходят с этапа на этап при меньших размерах в сравнении с модальными, а быстрорастущие, наоборот, при больших размерах, т. е. переход не зависит от длины и веса тела. Средние значения признака, при которых происходит переход, являются видоспецифичными.

Личинки нагуливаются на мелководьях, среди полузатопленной травянистой и кустарниковой растительности, где температура воды на 3—4° выше, чем на открытых участках соров, волнение значительно меньше и условия развития кормовых организмов более благоприятны.

У личинок на ранних этапах развития, содержащихся в искусственных условиях, отмечается заглатывание пузырьков воздуха (Смольянов, 1957; Черняев, 1968; Маненкова, 1974). Однако у личинок, нагуливающихся в естественной обстановке,

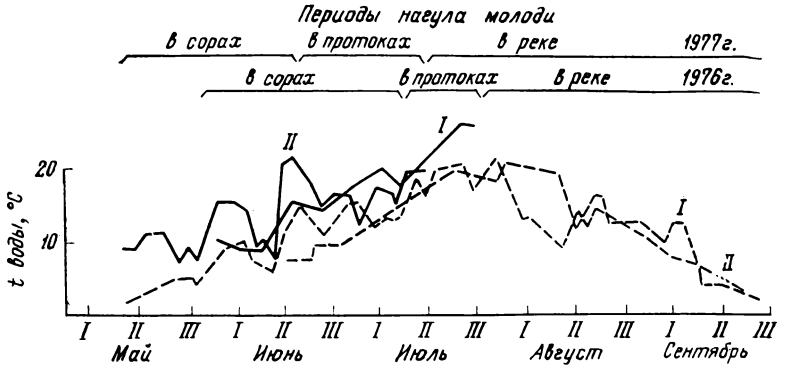


Рис. 2. Длительность периодов нагула молоди в зависимости от температурного режима соров (*сплошная линия*) и р. Соби (*штриховая*).
I — 1976 г., *II* — 1977 г.

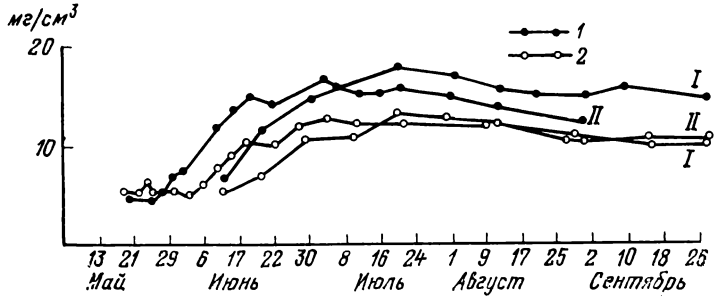


Рис. 3. Приведенный вес тела молоди чира (*1*) и тугуна (*2*).
I — 1976 г., *II* — 1977 г.

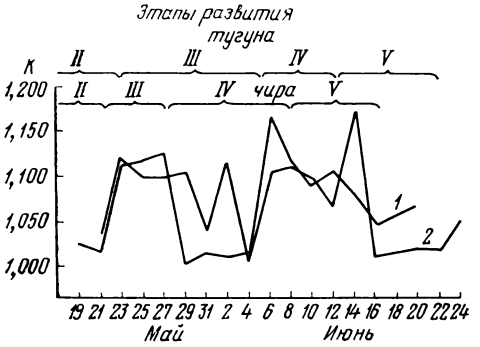


Рис. 4. Скорость роста (K) личинок чира (*1*) и тугуна (*2*) на разных этапах развития в зависимости от температуры среды.
Интервал времени (*t*) 2 суток.

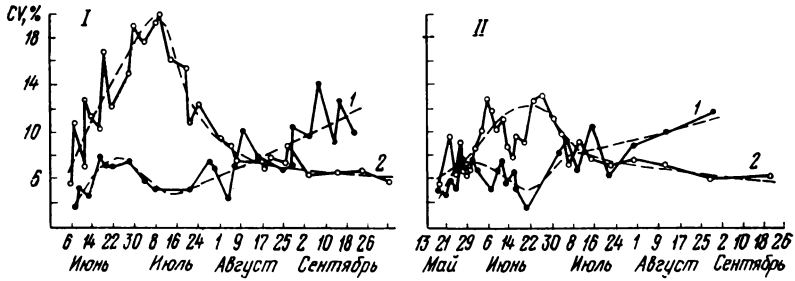


Рис. 5. Изменчивость длины тела сеголетков чира (*1*) и тугуна (*2*).
I — 1976 г., *II* — 1977 г.

этого нет, за исключением помещенных в аквариум, где они начинают заглатывать воздух из-за недостатка или недоступности корма.

Молодь чира покидает внутренние сора Соби почти за месяц до их пересыхания, когда вода прогревается до 20 °С и «зацветает». С этого времени сеголетки концентрируются в протоках устьевой зоны (рис. 2). Тогда же в Соби появляется молодь, скатывающаяся из соров Оби, расположенных выше по течению. В дальнейшем молодь нагуливается в пределах нижнего течения реки, на ямах.

В отличие от чира, тугун в р. Соби — это отдельная популяция, слабо смешиваемая с популяциями ближайших рек (Войкар, Сыня). Сеголетки тугуна покидают внутренние сора вместе с чиром, но остаются в их протоках, не спускаясь к устью. С полным пересыханием соров молодь тугуна начинает подниматься вверх по реке, концентрируясь на ямах, где и зимует.

В 1977 г. вегетационный период удлинился на полмесяца по сравнению с 1976 г. Благодаря этому абсолютные значения длины и веса тела молоди в одно календарное время значительно различались по годам. Так, средняя длина личинок чира 6 июня 1976 г. была 13,7 мм, а 1977 г.— 21,8 мм (табл. 2), у тугуна различия в длине были также высоки: в 1976 г. 8,6 мм, в 1977 г. 13,8 мм. К концу сезона роста различия по длине и весу тела в разные годы сохраняются и особенно велики у тугуна (табл. 3).

Наибольшие абсолютные приросты длины и веса тела молоди обоих видов отмечаются в период нагула в протоках. В речной период жизни рост сеголеток чира идет более интенсивно, чем у тугуна, что, вероятно, связано с различным характером питания.

С понижением температуры воды ниже 4—5 °С молодь прекращает рост. Так, сеголетки чира генерации 1976 г. в конце февраля имели длину тела 127,1 мм и вес 27,2 г., почти не отличаясь от таковых в конце сезона роста.

На рис. 3 представлены кривые изменения среднего приве-

Таблица 2

Линейный и весовой рост сеголетков чира р. Соби

Дата	1976 г.			1977 г.		
	Длина, см	Вес, г	*n*	Длина, см	Вес, г	*n*
17.V	—	—		1,22±0,01 1,10—1,35	—	145
31.V	—	—		1,82±0,02 1,50—2,10	0,042±0,002 0,023—0,068	37
6.VI	1,37±0,05* 1,20—1,45	—	5	2,18±0,01 1,90—2,40	0,110±0,002 0,058—0,160	93
12.VI	1,76±0,01 1,40—1,90	0,35±0,001 0,018—0,046	74	2,92±0,02 2,50—3,30	0,324±0,007 0,196—0,475	73
16.VI	2,05±0,02 1,80—2,22	0,79±0,003 0,054—0,116	50	3,29±0,03 3,00—3,70	0,516±0,013 0,400—0,714	34
20.VI	2,22±0,07 2,00—2,35	0,139±0,007 0,122—0,152	5	3,74±0,02 3,30—4,00	0,723±0,093 0,407—0,828	83
1.VII	3,59±0,06 3,10—4,04	0,651±0,027 0,408—0,965	41	4,90±0,06 4,20—6,20	1,930±0,160 1,100—6,600	56
20.VII	6,60±0,17 6,00—8,50	4,7±0,3 3,8—10,5	23	8,00±0,08 7,00—9,00	8,12±0,27 4,8—11,3	31
30.VII	8,50±0,15 7,00—9,30	9,8±0,5 5,3—12,8	17	9,20±0,26 8,20—10,60	11,8±1,08 7,8—17,5	9
10.VIII	9,50±0,11 8,50—11,00	12,8±0,37 8,8—20,2	60	10,20±0,05 7,80—13,60	13,5±0,24 5,2—32,5	144
30.VIII	10,70±0,14 8,90—12,40	17,9±0,65 8,5—27,4	34	11,10±0,06 8,70—16,00	16,9±0,4 8,0—53,5	256
20.IX	12,00±0,23 10,30—14,30	24,4±1,26 14,5—37,5	23	—	—	

* В числителе — средняя, в знаменателе — пределы колебаний.

Таблица 3

Линейный и весовой рост сеголетков тугуна р. Соби

Дата	1976 г.			1977 г.		
	Длина, см	Вес, г	*n*	Длина, см	Вес, г	*n*
17.V	—	—	—	0,74±0,00 0,65—0,85	0,002±0,000 0,002—0,003	110
31.V	—	—	—	0,11±0,01 0,80—1,30	0,008+0,003 0,003—0,018	264
6.VI	0,86±0,01* 0,70—0,95	—	87	1,38±0,01 0,80—1,60	0,015±0,0002 0,003—0,029	142
12. VI	0,11±0,01 0,80—1,30	0,008±0,0002 0,003—0,016	185	1,78±0,02 1,50—2,20	0,046±0,0019 0,022—0,108	76
16.VI	1,39±0,01 0,08—1,65	0,016±0,0004 0,003—0,035	198	2,11±0,03 1,40—2,40	0,095±0,0035 0,019—0,158	71
20.VI	1,47±0,02 0,80—1,70	0,003±0,0008 0,003—0,045	113	2,19±0,02 1,40—2,80	0,700±0,0029 0,019—0,250	198
1.VII	1,75±0,02 1,00—3,10	0,58±0,0003 0,007—0,354	498	3,20±0,02 2,10—3,60	0,417±0,012 0,098—0,600	192
11.VII	21,5±0,41 15,0—41,0	160±16,4 36,0—1050,0	133	41,5±0,24 33,0—52,0	856±20 370—1500	217
20.VII	4,30±0,03 2,40—5,50	1,04±0,02 0,16—2,5	406	5,10±0,03 4,00—5,80	167±0,04 0,8—2,9	107
30.VII	5,30±0,06 4,00—6,00	1,95±0,06 0,8—3,0	58	5,80±0,04 4,60—7,10	2,47±0,04 1,1—3,9	170
10.VIII	5,80±0,18 4,60—6,80	2,24±0,05 1,12—3,7	176	6,05±0,03 5,20—7,30	2,67±0,04 1,7—4,5	144
30.VIII	6,07—0,04 4,50—7,30	2,34±0,05 0,9—4,2	163	7,24±0,02 6,00—8,50	3,96±0,09 2,5—10,8	256
20.IX	6,52±0,42 5,50—7,50	2,8±0,03 1,7—4,3	94	7,26±0,03 6,00—8,50	4,15±0,05 2,1—6,1	193
20.X	—	—	—	7,43±0,04 6,30—8,70	4,2±0,04 2,6—6,85	289

* В числителе — средняя, в знаменателе — пределы колебаний.

Таблица 4

Скорость роста сеголетков чира и тугуна в течение сезонов роста 1976—1977 гг.

Дата измерения	Чир	Тугун	Чир	Тугун
	1976 г.		1977 г.	
Май				
21	—	—	1,04	1,13
31	—	—	1,43	1,41
Июнь				
10	1,38	1,35	1,45	1,51
20	1,25	1,44	1,42	1,30
30	1,69	1,30	1,31	1,46
Июль				
10	—	1,46	1,26	1,29
20	1,35	1,67	1,30	1,23
30	1,28	1,25	1,14	1,13
Август				
10	1,11	1,08	1,11	1,05
20	1,06	—	—	—
30	1,06	1,04	1,04	1,09
Сентябрь				
20	—	1,01	—	1,008
Октябрь				
20	—	—	—	1,001

Примечание. Интервал времени (t) 10 суток.

денного веса сеголеток чира и тугуна в течение вегетационного периода. Значительное увеличение показателей приведенного веса (усиление весового роста) отмечается на IV и V этапах личиночного периода развития, во время нагула на сорах, когда температура воды поднимается выше 12 °С (см. рис. 2). После выхода из соров и до конца вегетационного сезона показатели приведенного веса у молоди обоих видов уменьшаются, т. е. с этого времени усиливается линейный рост. Сеголетки тугуна генерации 1976 г. к концу сезона роста значительно мельче по сравнению с генерацией 1977 г., однако их упитанность, характеризуемая приведенным весом, одинакова (рыба к зиме «предпочитает» остаться мелкой, но достаточно упитанной). Анализ данных в целом показал, что приведенный вес молоди чира выше, чем тугуна.

Известно, что скорость роста — один из основных показателей биологического состояния организма (Смирнов и др., 1972; Шварц и др., 1976). На рост животных оказывает влияние множество внешних факторов и состояние самого организма, и выделить какой-либо один, независимо от других, невозможно. Видимо, как отмечает Н. Л. Дорфман (1975), следует в каждом конкретном случае отделить важные факторы от малознача-

щих или не имеющих значения для данного животного. Для рыб наиболее важны пища и температура среды. Как правило, темп роста рыб прямо коррелирует с изменением температуры (в определенных пределах) и уровня потребления пищи (Васнецов, 1953б; Никольский, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Рыжков, 1976).

Скорость роста сеголетков чира и тугуна подвержена определенным ритмам. В целом она постепенно уменьшается с возрастом (табл. 4). В первые два летних месяца скорость роста выше, затем рост замедляется и прекращается зимой. Максимальные значения отмечаются в конце личиночного периода развития. Скорость роста личинок тугуна несколько выше, чем чира, а у мальков наблюдается обратная картина.

В процессе развития личинок наблюдаются периодические увеличения и уменьшения скорости роста, связанные с этапностью развития (рис. 4). Несмотря на наличие «случайных» отклонений, в общих чертах проявляется определенная закономерность, специфичная для вида. У тугуна увеличение скорости роста происходит в начале каждого этапа и уменьшение — в конце. Минимальные значения признака отмечаются во время перехода с этапа на этап. У чира в начале этапов скорость роста меньше, чем в конце, за исключением V этапа, когда происходит увеличение скорости роста в середине. При переходе к мальковому периоду значения скорости роста вновь возрастают для обоих видов.

В течение всего периода исследований молодь в одновременной пробе находилась на разных стадиях развития, отличаясь друг от друга длиной и весом тела. Известно, что вариабельность размеров рыб на протяжении первых месяцев развития претерпевает существенные изменения. По мнению некоторых авторов (Морозов, 1951; Лебедев, 1959; Поляков, 1975), изменчивость возрастает от вылупления до конца сезона роста первого года жизни. Другие (Владимиров, 1974; Рыжков, 1976; Добринская, Беляев, 1978) отмечают, что изменчивость размеров и веса тела после вылупления снижается и с переходом на внешнее питание увеличивается, затем может изменяться в ту или другую сторону и к концу сезона роста не всегда бывает наибольшей. Установлено, что с ухудшением условий питания вариабельность размеров молоди увеличивается, что полезно для стада сеголетков, так как позволяет полнее и эффективнее использовать кормовую базу (Поляков, 1977).

По нашим данным, изменчивость размеров у выклюнувшихся личинок невелика. Коэффициент вариации длины тела личинок чира в период ската изменяется от 2,5 до 4,8 %. Учитывая растянутость выклева (около 20 суток), в первые дни нагула на внутренних сорах можно ожидать бóльшую изменчивость длины тела личинок, но она остается низкой, составляя у чира 4,0—4,7 %, у тугуна 5,3—5,9 %. Вероятно, это связано с тем, что

во внутренние сора попадают личинки, выклюнувшиеся перед ледоходом (когда сора заполняются водой и уровень воды поднимается до 3—4 м от минимального). А в начале ската (подъем воды гораздо меньше) все личинки сносятся в Обь. Поэтому разнокачественность молоди, возникающая в результате растянутого выклева, в условиях нагула в сорах Соби, почти не проявляется.

При последующем развитии личинок вариабельность длины и веса тела значительно увеличивается (рис. 5). Максимальных значений коэффициенты вариации длины и веса тела тугуна достигают в конце личиночного периода: 12,6 и 37,8 % (1977 г.), 18,5 и 70 % (1976 г.). При переходе к мальковому периоду развития вариабельность показателей резко уменьшается и достигает минимальных значений в конце вегетационного сезона. У личинок чира изменчивость размеров тела значительно меньше, но тоже непостоянная: она увеличивается в середине периода (7,8 % по длине и 26,4 % по весу тела в 1976 г. и соответственно 8 % и 32,4 % в 1977 г.) и уменьшается в конце. В мальковый период развития изменчивость возрастает и к концу сезона роста достигает наибольших значений: в 1977 г. 11,6 и 45,6 %, а в 1976 г. 13,7 и 49,2 % соответственно по длине и весу тела. Таким образом, направленность вариабельности признака у исследованных видов идентична в разные годы, а характер изменчивости видоспецифичен.

Распределение размерного состава сеголетков тугуна в течение двух лет обнаруживает неодинаковый характер. В первый год наблюдений отмечается «положительная» асимметрия кривых размерного состава уловов, причем она наибольшая в конце личиночного — начале малькового периодов развития. Иными словами, в одновременной пробе преобладают личинки, близкие к минимальным по размерам, весу тела, находящиеся на ранних этапах развития. Коэффициент асимметрии в середине личиночного периода составляет 0,34, а при переходе на мальковый — 0,80, что свидетельствует о явно выраженной асимметрии. В некоторых случаях наблюдается двувершинность кривой. В конце вегетационного сезона на стадиях оформившегося малька асимметрия сглаживается, мода сдвигается к середине. Во второй год наблюдений кривые распределения по размерным группам в течение всего периода роста соответствовали симметричному статистическому ряду (коэффициент асимметрии $<0{,}2$). У молоди чира асимметрии не обнаружено (в оба года наблюдений).

Как отмечает Г. Д. Поляков (1975, 1977), асимметрия кривых размерно-весового состава популяций молоди рыб — явление нередкое. Возникновение положительной асимметрии объясняется тем, что при ухудшении условий питания и замедлении скорости роста всего стада существенно замедляется рост особей модальных классов.

Установлено, что низкая скорость роста, большая продолжительность периодов развития, наличие положительной асимметрии, высокая вариабельность размеров при переходе с одного этапа и периода на другой — показатели неблагоприятных условий для развития рыб (Ланге, 1960; Никольский, 1974; Поляков, 1975; Следь, 1978). В связи с этим можно сказать, что условия роста и развития молоди тугуна в 1977 г. были лучше. В результате у сеголетков этого года выклева в конце сезона вес тела почти в два раза больше, чем в предыдущем году. Тем не менее, упитанность молоди тугуна оказывается одинаковой, т. е. ухудшение условий сказывается в первую очередь на росте и изменчивости, но не на упитанности. Это совпадает с данными Г. Г. Вундша (1937), Г. Д. Полякова (1959, 1960) и С. С. Шварца и других (1976). Сеголетки чира в целом растут одинаково, но в маловодный 1977 г. в конце сезона отмечена более низкая скорость роста, усиление изменчивости и снижение упитанности. Очевидно, увеличение времени нагула в реке, как следствие раннего обсыхания соров, отражается в большей степени на молоди чира, чем тугуна, интенсивность питания которого в речной период жизни ниже (Сальдау, 1949).

Таким образом, на изменение условий существования молодь популяции рыб реагирует изменением скорости роста и увеличением вариабельности размеров тела, причем эта реакция видоспецифична. Скорость роста сеголеток чира в начале сезона немного ниже, а в конце — выше, чем у тугуна. Сезонная ритмичность роста тугуна выражена сильнее. Рост практически прекращается в речной период жизни с началом миграций вверх по реке к местам зимовок. Специфика вида проявляется и в характере изменчивости. Максимальные значения коэффициента вариации размеров тела тугуна отмечаются в конце личиночного периода развития, а чира — в конце вегетационного сезона. В целом вариабельность тугуна выше.

Анализ приведенных материалов по скорости роста личинок исследованных видов рыб позволил выявить периодические изменения, связанные с этапностью развития. У тугуна закономерность проявляется в усилении скорости роста в начале каждого этапа и последующем замедлении ее к концу, у чира — в обратной последовательности.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев Н. Ф., Статова М. П. Морфогенез сига, выращиваемого в Молдавии.— Уч. зап. Кишинев. ун-та, сер. биол., 1954, т. 13, с. 85—92.

Анпилова В. И. Биология и разведение баунтовского сига *Coregonus lavaretus launt.*— Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 63, с. 74—123.

Богданова Л. С. О переходе на экзогенное питание личинок у сига-лудоги.— Вопросы ихтиологии, 1972, т. 12, № 3, с. 576—581.

Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР, 1953а, с. 207—217.

Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб.— Там же, 1953б, с. 218—226.

Владимиров В. И. Вариабельность размеров рыб на ранних этапах жизни и выживаемость.— В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза. Киев: Наукова думка, 1974, с. 227—284.

Волкова Л. В. Эколого-морфологические закономерности развития пеляди *Coregonus peled* Gm.: Автореф. канд. дисс. Минск, 1965. 22 с.

Вундш Г. Г. Питание, пищеварение и обмен веществ у рыб.— В кн.: Руководство по кормлению и обмену веществ сельскохозяйственных животных. М., 1937, т. 3. с. 582—663.

Добринская Л. А., Беляев В. И. Рост молоди карпа в выростных и экспериментальных прудах.— В кн.: Экологический анализ изменчивости роста сеголеток карпа и плотвы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 3—22.

Дорфман Н. Л. Обсуждение статьи «Факторы, влияющие на рост животных».— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 165—167.

Европейцева Н. В. Морфологические черты постэмбрионального развития сигов.— Труды лаборатории основ рыбоводства. Л.: ГОСНИОРХ, 1949, т. 2, с. 229—249.

Замахаев Д. Ф. К вопросу о влиянии роста первых лет жизни рыбы на ее последующий рост.— Труды ВНИРО, 1964, т. 50, с. 109—141.

Ковалев П. М. Постэмбриональное развитие чудского сига в природных условиях.— Вопросы ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 4, с. 664—676.

Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб.— Труды Ин-та морфологии животных, 1953, вып. 10, с. 3—138.

Ланге Н. О. Этапы развития кубанской и донской тарани *Rutilus rutilus heskeli* (Word) и воблы *Rutilus rutilus caspicus* (Jak.).— Труды Ин-та морфологии животных, 1960, вып. 25, с. 47—98.

Ланге Н. О., Дмитриева В. Н., Исламгазиева Р. Б. Особенности развития жереха *Aspius aspius* (Z.) нижнего течения р. Урал.— В кн.: Особенности развития рыб в различных естественных и экспериментальных условиях. М.: Наука, 1975, с. 3—33.

Лебедев Н. В. К вопросу о неопределенной изменчивости у рыб.— В кн.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. М.: Изд-во АН СССР, 1959, т. 1, с. 35—36.

Лебедева О. А. Сравнительная характеристика раннего онтогенеза сиговых рыб.— В кн.: Природа и хозяйственное использование озер Северо-Западной Русской равнины. Л., 1976, вып. 1, с. 30—57.

Лебедева О. А., Мешков М. М. Эколого-морфологические особенности эмбриогенеза сигов.— В кн.: Материалы III зоологической конференции педвузов РСФСР. Волгоград, 1967, с. 25—26.

Маненкова Г. М. Эмбриональное и личиночное развитие ладожского сига-лудоги.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1974, № 13, с. 20—29.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Морозов А. В. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения.— Зоол. ж., 1951, т. 30, вып. 5.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность, 1974. 444 с.

Подболотова Т. Н. Питание и этапы развития насоновской ряпушки.— В кн.: Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тезисы докл. на Всесоюз. конференции. Мурманск, 1974, с. 14—15.

Поляков Г. Д. Взаимосвязь линейного роста, увеличение веса, накопление веществ и энергии в теле сеголетков карпа, выращиваемых в разных условиях.— В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Томск. гос. ун-т, 1959, с. 101—108.

Поляков Г. Д. Приспособительные изменения размерно-весовой структуры одновозрастной популяции рыб в связи с условиями питания.— Вопросы ихтиологии, 1960, вып. 16, с. 11—33.

Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 1975. 158 с.

Поляков Г. Д. Изменчивость темпов индивидуального развития рыб как предпосылка приспособительной взаимосвязи разнокачественности состава популяций с условиями жизни.— В кн.: Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: Наука, 1977, с. 319—323.

Рыжков Л. П. Морфофизиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб. Петрозаводск: Карелия, 1976. 287 с.

Сальдау М. П. Питание рыб Обь-Иртышского бассейна.— Изв. ВНИОРХ, 1949, т. 28, с. 175—226.

Следь Т. В. Анализ изменчивости скорости роста сеголеток плотвы некоторых озер Южного Урала.— В кн.: Экологический анализ изменчивости роста сеголеток карпа и плотвы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 23—35.

Смирнов В. С., Божко А. М., Рыжков Л. П., Добринская Л. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб.— Труды СевНИОРХ. Петрозаводск: Карелия, 1972, т. 7. 168 с.

Смольянов И. И. Развитие белорыбицы *Stenodus leucichthys* (Guld), нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pall) и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka*.— Труды Ин-та морфологии животных, 1957, вып. 20, с. 232—293.

Смольянов И. И. Эмбриональное развитие муксуна *Coregonus muksun* (Pall).— Вопросы ихтиологии, 1966, т. 6, вып. 1, с. 59—70.

Черняев Ж. А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М.: Наука, 1968. 91 с.

Черняев Ж. А. Размножение и развитие байкальского озерного сига в связи с вопросом его искусственного разведения.— Вопросы ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 2, с. 259—274.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 152 с.

Щелканова А. Н. Морфологическая характеристика постэмбрионального развития байкальского омуля.— Труды Белорус. науч.-исслед. ин-та рыбного хозяйства, 1960, № 3, с. 169—181.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ПРИОБСКОГО СЕВЕРА · 1981

Л. А. ДОБРИНСКАЯ, А. С. ЯКОВЛЕВА, М. И. ЯРУШИНА, Е. Н. БОГДАНОВА, Т. В. СЛЕДЬ, В. М. ШИШМАРЕВ, А. В. ЛУГАСЬКОВ, В. Д. БОГДАНОВ, С. М. МЕЛЬНИЧЕНКО

К ВОПРОСУ ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВАХ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РЫБНЫХ ЗАПАСОВ УРАЛЬСКИХ ПРИТОКОВ НИЖНЕЙ ОБИ

В настоящее время основной рыбопромысловый район Сибири — Обь-Иртышский бассейн с его уникальными природными условиями и разнообразными (в том числе высокоценными) видами рыб. По сравнению с 1970 г. уловы по Тюменской области увеличились на 81 %, причем вдвое возрос вылов ценных видов рыб.

Уральские притоки Оби — Северная Сосьва, Сыня, Собь — имеют важное рыбохозяйственное значение, являются основными нерестовыми реками для полупроходных видов рыб: пеляди, чира, сига-пыжьяна, а также тугуна. Кроме того, в этих реках производители сиговых находят убежища от ежегодных зимних заморов на Оби.

Сопоставление условий естественного воспроизводства ценных промысловых видов рыб проведено с учетом особенностей гидрохимического и гидробиологического режимов отдельных притоков и эколого-биологического состояния ихтиофауны.

В настоящей статье представлены материалы, собранные ихтиологической экспедицией Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в июле-декабре 1971—1973 гг., 1976—1978 гг. на уральских притоках Нижней Оби: Северной Сосьве, Манье, Щекурье, Ляпине, Сыне, Соби, Харбее.

Гидрохимия

Материалы по гидрохимии водоемов бассейна р. Северная Сосьва очень скудны и разрозненны. Сборник «Гидрохимические данные по водоемам Сибири» (1970) содержит сведения лишь по самым низовьям этой реки (район Березово и Игрима), поэтому невозможно составить полное представление о сроках

Таблица 1

Данные гидрохимических анализов бассейна р. Хулги в 1972—1973 гг.

Дата	Река и место взятия проб	pH	O_2	Fe^{3+}	NH_4^+	Общая жесткость, мг·экв/л	Ca^{2+}, мг/л	SO_4^{2-}, мг/л	Общая окисляемость, мг O_2/л
		мг/л							
1972 г.									
30.X	Нея-Ю (устье)	6,8	7	5,4	0,7	2,1	21,3	3	6,6
2.XI	Нерка-Ю (устье)	7,0	10	0,5	0,1	3,0	28,7	1	5,0
3.XI	Янгота-Ю (устье)	6,6	8	4,3	0,9	2,3	22,0	4	7,8
5.XI	Хулга (Савинская изба)	6,8	9	2,1	0,4	2,2	24,0	3	6,0
15.XI	Хулга (пос. Ясунт)	6,8	4	5	0,8	2,4	28,0	2	5,8
Март	Северная Сосьва	6,6	—	1,0	0,3	1,6	20,0	15,2	10,5
1968 г.	Игрим	6,8	—	2,6	0,8	9,2	40,1		
	Березово	6,6		0,7	0,1	4,4	24,3	4,9	9,7
				0,9	0,7	5,2	32,0	52,6	10,4

Примечание. По р. Северной Сосьве данные СибрыбНИИпроекта «Гидрохимические данные по водоемам Сибири» (1970).

и местах возникновения, скорости и масштабах распространения заморных явлений в речной системе Северной Сосьвы. Важных с экологической точки зрения сведений по содержанию кислорода в воде на протяжении наиболее ответственного в жизни сиговых и других рыб зимнего подледного периода нет вообще.

Используя данные по низовьям р. Северной Сосьвы для сравнения, можно отметить, что в зимне-весенний период 1971 г. в р. Ляпине и осенне-зимний период 1972 г. в р. Хулге и ее притоках вода во многом отличалась по содержанию различных химических компонентов (табл. 1). В то время как реакция воды почти всюду в период наших наблюдений была близка к нейтральной, содержание окисного железа в устьевой части таких наиболее заморных притоков р. Хулги, как Нея-Ю и Янгота-Ю было большим (соответственно 5,4 и 4,3 мг/л). Вода этих рек содержала наибольшее количество ионов аммонийной группы.

Общая жесткость воды и содержание в ней кальция в середине зимы были невысокими (2,1—3,0 мг·экв/л). Низкой была также и окисляемость воды (5,6—7,8 мг O_2/л). Поскольку гидрохимическая обстановка в зимний период 1972—1973 гг. была благоприятной, т. е. замора вод не наблюдалось, то особенности гидрохимического режима р. Ляпин и ее притоков во время возникновения заморных явлений рассмотрены на примере зимнего периода 1970—1971 гг. (табл. 2).

Дефицит растворенного в воде кислорода на р. Ляпин в зимний сезон 1970—1971 гг., начавшийся в начале февраля, уже к 20—22 февраля достиг таких размеров, что полностью исключил возможность пребывания в этом районе осетровых и сиго-

Таблица 2

Данные гидрохимических анализов бассейна р. Ляпин (февраль 1971 г.)

Дата (число) взятия проб	Река и место взятия проб	pH	O_2	Fe^{3+}	NH_4^+	Общая жесткость, мг-экв/л	Ca^{2+}	SO_4^{--}	Общая окисляемость, мг O_2/л
			мг/л				мг/л		
12	р. **Большой Кемпаж**, устье р. **Ляпин**	6,6	<1	13	1,2	1,80	21,4	16	6,62
13	Пугорни	6,8	<1	2	0,7	—	14,3	—	7,82
14	Тарась-Рос	6,6	<1	1,5	0,4	—	21,4	—	6,78
15	Менкон-Рос	6,6	<2	1	0,4	1,40	21,5	—	—
16	Метленги	6,8	<2	1	0,4	—	21,5	12	—
17	Межи	6,6	<1	—	—	—	—	—	—
19	Метленги	6,6	<2	1	0,4	1,54	22,8	—	—
20	Метленги-Ари	6,4	<2	1	0,4	1,07	23,0	16	—
21	Нелк-Я	7,0	<4	2	0,4	—	—	—	—
21	Хурумпауль	6,8	<3	—	0,4	1,50	—	—	—
22	Хошлог	6,4	<3	1	0,7	1,07	21,5	—	—
	р. **Малый Кемпаж**								
22	Устье	6,8	<1	6	1,5	2,14	21,5	4	—
24	Ляпин, Саранпауль	6,8	<3	2	0,4	2,43	21,5	—	—
25	Манья, устье	6,8	<6	1	0,4	1,40	21,4	12	7,30

вых, и ощущался до начала мая. Замором был охвачен весь бассейн Ляпина за исключением его правых притоков — рек Щекурьи и Маньи, где в основном и проходила зимовка рыб в этот сезон.

Зимние заморы вод для среднего и особенно верхнего течения р. Ляпина можно с полным основанием считать явлением нерегулярным.

Весеннее освежение воды в верховьях р. Ляпин в 1971 г. проходило следующим образом. В марте содержание растворенного кислорода увеличивалось до 8—9 мг/л лишь в правых притоках р. Ляпина (Щекурье, Манье, Соимье).

В левых притоках р. Ляпина и в самой реке содержание кислорода в воде продолжало оставаться низким до середины апреля (1—2 мг/л), и только к концу месяца началось резкое освежение вод Ляпина в верхних его участках (в Хошлоге, Хурумпауле, до 6—8 мг/л). В дальнейшем обогащенная кислородом масса воды продвигалась к устью Ляпина, где к первым числам мая содержание кислорода поднялось до 7—8 мг/л.

Зимой 1971—1972 гг. характер гидрохимического режима бассейна р. Ляпина был в основном предопределен метеорологическими условиями в этом районе. Нормальные условия льдообразования на Ляпине и притоках благодаря небольшим морозам (от —50 до —25°) и значительному снежному покрову в начале зимы позволили ручьевой и родниковой системе бассей-

на функционировать всю зиму (в отличие от предыдущего года).

Содержание кислорода, растворенного в воде р. Ляпина и его основных притоков, в феврале — апреле 1972 г. было следующим, мг/л:

	Февраль	Март	Апрель
Манья (устье)	9	8	9
Хулга (устье)	3	2	4
Щекурья (устье)	9	8	8
Кемпаж (устье)	1	менее 1	2
Ляпин (пос. Ясунт)	4	5	5
Ляпин (пос. Саранпауль)	6	6	6
Ляпин (пос. Хошлог)	6	7	6
Ляпин (пос. Хурумпауль)	6	6	6
Ляпин (пос. Ломбовож) выше устья р. Кемпажа	5	4	5
Ляпин (пос. Ломбовож) ниже устья р. Кемпажа	4	2	2

Воды рек Щекурьи и Маньи (основных притоков верхнего Ляпина) зимой были насыщены кислородом до 8—9 мг/л. Преобладающего влияния бедных кислородом вод рек Хулги и Кемпажа, как это имело место в прошлом году, в 1972 г. не отмечалось. Не было и вынужденных перемещений зимующей рыбы из нижних участков Ляпина в верхние.

По нашим сведениям, реки Хулга и Кемпаж — основные источники заморных вод в бассейне р. Ляпина в зимний период. Хулга с ноября по апрель выносит в Ляпин воды с содержанием растворенного кислорода не выше 2—4 мг/л, а вода р. Кемпаж в течение зимы содержит его не более 1 мг/л. Дефицит кислорода для нижнего участка р. Ляпина (от Ломбовожа до устья), по-видимому, следует считать обычным, так как, по данным анализов за 1970—1971 и 1972 гг. и опросным сведениям, этот участок р. Ляпина ежегодно подвергается заморным явлениям с февраля по апрель.

Общий баланс химических компонентов в водах притоков и в целом по бассейну р. Ляпина можно считать в зимний период этого года обычным для данных мест и условий. В отличие от зимы 1970—1971 гг. содержание растворенного в воде кислорода на участке Хурумпауль — Ясунт зимой 1971—1972 гг. не падало ниже 6 мг/л. Зимовка сиговых на участке Хошлог — Ясунт и в основных притоках — Хулге, Манье, Щекурье — прошла нормально.

Вода рек Маньи, Народы и Щекурьи отличается низкой минерализацией и относится к гидрокарбонатно-кальциевому классу. Предельные величины минерализации в реках составляют 90,1—93,7 мг/л. Результаты наших исследований показали, что в течение года больших изменений минерализации не наблюдалось. Вода в реках мягкая. Общая жесткость воды колеблется

Таблица 3

Газовый режим верховьев р. Маньи в 1978 г.

Место взятия проб	O_2		pH	CO_2, мг/л
	мг/л	%		
25.VI				
Выше Ярота-Шора	12,31	96,13	6,30	22,00
Ниже Ярота-Шора	11,68	93,07	6,30	22,00
Ниже Грубе-Шора	11,99	95,54	6,10	13,20
Золото-Шор-Устье	12,31	100,00	6,40	26,20
30.VI				
Выше Ярота-Шора	12,94	85,09	6,50	6,16
Ниже Ярота-Шора	10,42	77,24	6,30	9,68
Ниже Грубе-Шора	11,68	87,03	6,65	8,80
Ниже Золото-Шора	11,36	85,54	6,60	8,80
10.VII				
Выше Ярота-Шора	8,05	68,51	6,40	7,94
Ниже Ярота-Шора	10,10	89,22	6,60	7,04
Ниже Грубе-Шора	9,15	80,62	6,60	13,20
Ниже Золото-Шора	10,79	85,50	6,50	8,80
20.VII				
Выше Ярота-Шора	11,05	96,09	6,50	6,16
Ниже Ярота-Шора	10,73	94,54	6,80	6,11
Ниже Золото-Шора	10,10	83,33	6,80	7,04
30.VII				
Выше Ярота-Шора	11,36	93,27	6,60	7,92
Ниже Ярота-Шора	11,05	92,47	6,80	7,92
Ниже Золото-Шора	11,36	93,73	6,80	8,80
10.VIII				
Выше Ярота-Шора	10,73	93,22	6,65	7,04
Ниже Ярота-Шора	11,05	96,00	6,88	8,80
Ниже Золото-Шора	10,73	90,63	6,80	8,80
20.VIII				
Выше Ярота-Шора	11,68	91,68	6,69	7,92
Ниже Ярота-Шора	12,63	97,08	6,85	7,92
Ниже Золото-Шора	12,31	95,87	6,88	7,04
30.VIII				
Выше Ярота-Шора	11,68	91,68	6,88	7,92
Ниже Ярота-Шора	12,00	22,24	6,90	8,80
10.IX				
Выше Ярота-Шора	13,90	104,12	6,70	13,20
Ниже Ярота-Шора	14,22	108,22	6,80	13,20
Ниже Золото-Шора	13,90	104,98	6,80	12,20
20.IX				
Выше Ярота-Шора	12,31	90,32	6,65	13,20
Ниже Ярота-Шора	12,60	90,97	6,80	17,60
Ниже Золото-Шора	12,60	90,97	6,80	17,60
29.IX				
Выше Ярота-Шора	13,26	91,07	6,60	19,52
Ниже Ярота-Шора	13,26	91,07	6,70	13,20
Ниже Золото-Шора	13,26	92,08	6,70	13,20

Таблица 4

Газовый режим низовьев рек Маньи (перекат), Народы, Щекурьи в 1978 г.

Река	Дата	O_2, мг/л	O_2, %	pH	CO_2, мг/л	HCO_3^-
Манья	15.V	11,69	79,70	6,83	26,40	48,80
Народа		7,89	54,00	6,40	35,20	24,00
Манья	22.V	12,27	83,70	7,10	13,20	24,40
Народа		10,74	73,40	6,50	23,70	42,70
Щекурья		12,31	84,08	6,70	17,60	48,80
Манья	3.VI	12,79	87,80	6,83	13,20	24,40
Щекурья	30.V	12,63	89,96	6,50	17,60	30,50
Манья		12,27	94,80	6,83	8,80	24,40
Народа	10.VI	10,72	74,00	6,58	13,20	24,40
Щекурья		12,00	92,02	6,50	17,60	18,30
Манья	18.VI	11,69	93,80	6,70	8,80	18,30
Народа		11,06	88,60	6,43	8,80	18,30
Манья		10,33	85,10	6,6	8,80	18,30
Народа	29.VI	9,79	80,40	6,43	13,20	18,30
Щекурья		10,74	91,90	7,10	8,80	18,30
Манья		13,32	115,70	6,70	8,80	20,74
Народа	10.VII	9,48	86,30	6,50	13,20	20,74
Щекурья		10,01	91,80	7,10	8,80	20,74
Манья		10,58	89,50	6,90	2,64	18,30
Народа	20.VII	10,11	95,80	6,70	13,20	12,20
Щекурья		11,06	93,90	7,10	14,08	31,72
Манья		11,06	92,50	6,90	8,80	24,40
Народа	1.VIII	11,37	95,50	6,80	8,80	20,50
Щекурья		10,74	91,90	7,10	8,80	24,40
Манья		11,06	99,50	6,97	8,80	24,40
Народа	10.VIII	11,06	104,90	6,90	8,80	20,74
Щекурья		10,01	91,80	7,10	8,80	40,26
Манья		12,05	102,30	6,90	8,80	19,52
Народа	20.VIII	11,06	95,60	6,83	11,06	20,74
Щекурья		11,06	93,90	7,10	14,08	31,72
Манья (перекат)		11,06	93,00	6,83	8,80	11,50
Народа	31.VIII	11,06	94,30	6,58	7,80	12,20
Щекурья		11,69	98,90	6,90	52,80	31,70

Окончание табл. 4

Река	Дата	O_2, мг/л	O_2, %	pH	CO_2, мг/л	HCO_3^-
Манья (перекат)	10.IX	12,27	97,70	7,23	8,80	24,40
Народа		13,00	104,70	6,60	17,60	24,40
Щекурья		14,89	118,30	6,83	14,08	36,60
Манья (перекат)	22.IX	13,00	98,30	6,50	13,20	24,40
Народа		12,67	96,30	6,50	8,80	24,40
Щекурья		12,67	94,40	6,60	13,20	36,60
Манья (перекат)	30.IX	12,67	91,00	6,60	6,60	18,30
Народа		12,35	88,70	6,60	8,80	24,40
Щекурья		11,69	84,00	6,60	13,20	30,50
Щекурья	10.X	12,67	86,40	6,80	14,08	26,20
Манья (перекат)	20.X	12,35	84,20	6,60	11,43	12,20
Народа		12,67	86,40	6,70	14,08	30,50
Щекурья		13,00	88,60	6,60	17,80	26,20
Щекурья	1.XI	12,05	82,20	6,83	14,08	24,40
Манья (перекат)	6.XI	11,69	79,70	6,60	20,20	19,52
Народа		13,32	90,80	6,60	20,20	30,50
Щекурья		12,05	82,20	6,83	30,80	42,70
Манья (перекат)	20.XI	11,69	79,70	6,60	20,20	36,60
Народа		9,83	67,00	6,38	44,00	48,80
Щекурья		11,06	75,40	6,70	31,60	42,70

от 0,1 до 0,8 мг·экв/л. Малая жесткость обусловлена незначительным поступлением кальция и магния.

Показатели активной реакции (pH) воды в реках в течение года изменяются незначительно. Верховья Маньи характеризуются слабокислой реакцией воды, а в низовьях рек pH изменяется от слабокислой до слабощелочной (табл. 3 и 4). Весной величина pH понижается, а в межень, когда приток болотных вод уменьшается, смещается в щелочную сторону.

Кислородный режим в реках во все времена года благоприятный. Содержание кислорода в верховьях Маньи в течение года колеблется от 8 до 14,2 мг/л, а в низовьях рек — от 9 до 14,9 мг/л.

Перманганатная окисляемость воды, характеризующая количество легко минерализующихся органических веществ в водоемах, колеблется в широких пределах: от 1,5 до 15,4 — в верхо-

вьях р. Маньи; от 2,4 до 97 мг O_2/л — в низовьях рек Маньи, Народы и Щекурьи (табл. 5 и 6).

Наибольшие величины окисляемости отмечены в весенний паводок, что объясняется большим поступлением органического вещества с площадей водосбора. Несколько повышенное содержание органического вещества в воде на станции ниже Ярота-Шора, по сравнению с другими станциями в верховьях р. Маньи, объясняется в основном близостью населенного пункта и проведением горных работ в верховьях ручья.

Один из важнейших факторов биологической продуктивности водоема — содержание биогенных элементов. Его снижение в воде приводит к снижению общей биологической продуктивности, с которой тесно связана промысловая продуктивность.

Характерная черта для всех рек — незначительное содержание нитритов в воде как в верховьях, так и в низовьях водоемов (см. табл. 5 и 6). Наряду с этим отмечено более высокое содержание нитратов и аммонийного азота в верховьях р. Маньи, в то время как в низовьях рек они почти не прослеживались, что связано с повышенной деятельностью фитопланктона в низовьях рек.

Содержание фосфатов в летний период в обследованных реках было довольно близко. В верховьях р. Маньи оно в течение летнего периода изменялось незначительно, в то время как в низовьях рек весной отмечены максимальные величины — от 0,2 до 0,6 мг/л. Зимой в верховьях рек фосфаты не обнаружены, а в низовьях не превышали 0,1 мг/л (см. табл. 5 и 6).

Максимальные величины железа отмечены в весеннее время, а зимой увеличения не наблюдалось. Хорошо прослеживается вынос железа из ручьев Ярота-Шор, Грубе-Шор.

Воды Сыни относятся к гидрокарбонатному классу. В отдельные фазы водного режима увеличивается содержание сульфатов. В конце зимы минерализация возрастает до 200 мг/л, в весеннее половодье и в дождевые паводки — снижается до 20—30 мг/л.

Концентрация водородных ионов в течение всего зимнего сезона обладает относительной устойчивостью и редко переходит через предел нейтральной реакции.

Содержание железа (общего) в районе расположения нерестилищ и зимовальных угодий колебалось в течение всей зимы от 0,3 до 0,7 мг/л. Общая жесткость в начале зимнего периода не превышала 2,50 мг/экв, как в водах Сыни, так и в водах притоков. Отмечено заметное увеличение перманганатной окисляемости от ноября к декабрю и вниз по течению реки. Содержание CO_2 в то время и в тех же условиях не превышало 26,4 мг/л. Наличие сероводорода в водах Сыни обнаружено не было.

Влияние химических компонентов на рыб может быть прямым или косвенным. К числу факторов прямого химического

Таблица 5

Содержание биогенных элементов и окисляемость в воде р. Маньи в 1978 г.

Место взятия проб	Окисляемость, мг O_2/л	P	NH_4	NO_3	Fe
		мг/л			
25.VI					
Выше Ярота-Шора	6,970	0,003	0,010	0,200	0,030
Ниже Ярота-Шора	10,770	0,003	0,070	0,300	1,180
Ниже Грубе-Шора	12,310	0,006	0,080	0,400	1,180
Золото-Шор-устье	13,310	0,006	0,030	—	0,130
30.VI					
Выше Ярота-Шора	5,020	0,002	0,080	0,100	0,040
Ниже Ярота-Шора	15,370	0,005	0,740	0,300	0,700
Ниже Грубе-Шора	9,410	0,003	0,330	0,200	0,100
Ниже Золото-Шора	9,100	0,003	0,550	0,200	0,080
10.VII					
Выше Ярота-Шора	—	0,007	—	—	0,040
Ниже Ярота-Шора	9,100	0,008	—	0,200	0,090
Ниже Грубе-Шора	13,800	0,002	—	0,300	1,000
Ниже Золото-Шора	6,900	0,002	—	0,300	0,160
20.VII					
Выше Ярота-Шора	2,530	0,010	0,050	—	0,050
Ниже Ярота-Шора	5,230	0,004	0,100	0,200	0,020
Ниже Золото-Шора	4,910	0,006	0,090	—	0,020
30.VII					
Выше Ярота-Шора	3,880	0,004	0,050	—	—
Ниже Ярота-Шора	5,280	0,004	0,110	—	0,060
Ниже Золото-Шора	3,920	0,007	0,100	—	0,020
10.VIII					
Выше Ярота-Шора	2,060	0,008	0,020	0,100	0,040
Ниже Ярота-Шора	4,440	0,003	0,140	0,200	0,420
Ниже Золото-Шора	4,280	0,002	0,110	0,200	0,060
20.VIII					
Выше Ярота-Шора	6,810	0,003	0,030	0,200	0,150
Ниже Ярота-Шора	6,810	0,007	0,030	—	0,070
Ниже Золото-Шора	6,340	0,004	0,040	—	0,200
10.IX					
Выше Ярота-Шора	2,080	0,004	0,040	0,200	0,020
Ниже Ярота-Шора	7,520	0,004	0,030	0,300	0,160
Ниже Золото-Шора	3,360	0,004	0,040	0,200	0,020
20.IX					
Выше Ярота-Шора	3,040	0,003	0,040	0,200	0,004
Ниже Ярота-Шора	9,600	0,004	0,090	0,200	0,300
Ниже Золото-Шора	4,640	0,003	0,070	0,100	0,060
29.IX					
Выше Ярота-Шора	1,480	0,003	0,040	0,100	0,080
Ниже Ярота-Шора	3,630	0,001	0,050	0,100	0,080
Ниже Золото-Шора	3,300	0,001	0,050	0,100	0,220

Таблица 6

Содержание биогенных элементов и окисляемость воды в реках Манье (перекат), Народе, Щекурье в 1978 г.

Река	Дата	Окисляемость, мг O_2/л	P	NH_4	Fe
			мг/л		
Манья	15.V	4,600	0,024	0,031	0,200
Народа	13.V	3,500	0,016	0,026	0,960
Манья	22.V	4,400	0,022	0,037	0,240
Народа		10,000	0,034	0,080	1,760
Щекурья		9,280	0,004	0,023	0,500
Манья	3.VII	19,600	0,065	0,013	0,480
Щекурья	30.V	23,760	0,004	0,022	0,280
Манья	9.VI	—	0,022	0,362	0,140
Народа		—	0,035	0,039	0,380
Щекурья		22,750	0,003	0,027	0,260
Манья	18.VI	35,300	0,039	0,116	0,220
Народа		97,700	0,039	0,132	1,040
Манья	29.VI	36,100	0,001	0,008	0,030
Народа		36,700	0,002	0,024	0,070
Щекурья		34,700	0,002	0,011	0,070
Манья	10.VII	4,100	0,004	0,024	0,030
Народа		7,920	0,006	0,020	0,050
Щекурья		6,330	0,005	0,019	0,050
Манья	20.VII	3,930	0,009	0,030	0,060
Народа		4,300	0,005	0,054	0,200
Щекурья		5,840	0,006	0,020	0,320
Манья	1.VIII	4,390	0,007	0,005	0,140
Народа		7,520	0,006	0,024	0,240
Щекурья		18,400	0,006	0,006	0,240
Манья	10.VIII	1,840	0,004	0,004	0,060
Народа		2,900	0,004	0,011	0,420
Щекурья		18,400	0,007	0,008	0,250
Манья	20.VIII	4,230	0,006	0,031	0,070
Народа		4,300	0,005	0,054	0,200
Щекурья		5,840	0,007	0,062	0,150

Окончание табл. 6

Река	Дата	Окисляемость, мг O_2/л	P	NH_4	Fe
			мг/л		
Манья	31.VIII	4,160	0,011	0,025	0,080
Народа		3,840	0,010	0,048	0,340
Щекурья		4,800	0,009	0,051	0,120
Манья	10.IX	3,360	0,016	0,010	0,060
Народа		4,400	0,017	0,011	0,400
Щекурья		3,600	0,009	0,023	0,040
Манья	22.IX	5,250	0,009	0,125	0,100
Народа		6,470	0,010	0,120	0,440
Щекурья		9,270	0,014	0,079	0,120
Манья	30.IX	2,360	0,012	0,078	0,080
Народа		2,600	0,015	0,093	0,500
Щекурья		3,580	0,018	0,302	0,100
Щекурья	10.X	4,340	0,011	0,086	0,210
Манья	20.X	7,160	0,018	0,056	0,180
Народа		6,860	0,006	0,047	0,460
Щекурья		4,920	0,007	0,070	0,240
Щекурья	1.XI	5,070	0,006	0,038	0,280
Манья		5,820	0,009	0,030	0,120
Народа	6.XI	4,730	0,006	0,039	0,360
Щекурья	7.XI	6,520	0,010	0,037	0,340
Манья	20.XI	2,560	0,007	0,064	0,340
Народа		4,200	0,008	0,016	0,960
Щекурья		5,280	0,016	0,020	0,280

воздействия относится прежде всего содержание растворенного в воде кислорода.

Из результатов предшествующих исследований известно, что низовья Сыни ежегодно в зимний сезон охватываются заморными явлениями вследствие недостаточной проточности и преобладающего участия в стоке болотных вод.

Таблица 7

Химический состав воды р. Соби

Дата взятия проб	Местонахождение створа	Плавающие примеси, сухой остаток	Взвешенные вещества (органический остаток)	Осадок после прокаливания, мг/л	pH	БПК-5	Растворенный кислород, мг/л	Окисляемость, мг O_2/л
			1976 г.					
26.II	Пос. Катравож	—	—	—	5,00	—	—	3,50
	Выше пос. Катравож	116,00	83,00	33,00	6,00	2,16	—	6,72
6.V	Ниже пос. Харп	94,00	26,00	68,00	5,00	—	—	1,60
	Выше р. Харпа	—	—	—	5,00	0,8	—	0,96
23.XII	Ниже пос. Харп	110,00	77,00	33,00	5,00	—	—	0,08
	Выше пос. Харп	310,00	146,00	164,00	5,00	—	5,00	2,16
			1977 г.					
17.IV	Ниже пос. Харп	33,00	22,00	11,00	5,00	—	—	0,10
4.V	пос. Харп, водозабор на р. Соби	109,00	42,00	67,00	6,00	—	—	8,48
	Напротив базы ГСМ пос. Харп	—	—	—	—	—	—	18,40
5.V	Ниже пос. Харп, ниже завода ЖБИ	78,00	26,00	52,00	6,00	—	—	7,04
1.VI	Устье	58,00	41,00	17,00	5,00	—	11,36	8,40

Р. Собь по ионному составу воды относится к гидрокарбонатному классу. В отдельные фазы водного режима увеличивается содержание сульфатов.

Активная реакция воды нейтральная, pH колеблется в пределах 5,0—7,0 (обычно 6,0). Наименьшим pH бывает в зимний период, подо льдом, в связи с нарушением аэрации и накоплением в воде свободной углекислоты. После вскрытия ото льда pH начинает повышаться. Наибольшей величины достигает в летне-вегетационный период.

Количество растворенного в воде кислорода зависит от ряда факторов (температуры воды, окислительно-восстановительных процессов и т. д.). Поэтому кислородный режим р. Собь изменчив. Наибольшая насыщенность воды кислородом приходится на летний период (в июле 18,2 мг/л). В зимние месяцы содержание кислорода снижается до 4,5 мг/л (табл. 7).

Величина окисляемости воды является основной характеристикой бедности или богатства водоема органическим веществом. В исследуемом нами бассейне эта величина колеблется от 0,8 до 8,5 мг O_2/л.

Максимальное количество нитратного азота обнаружено весной — 0,2 мг/л, а в летнее время он не найден. Наибольшее содержание железа зафиксировано в конце зимы и весной — до

Аммиак и соли аммония, мг/л	Общая жест., мг·экв/л	Сульфаты	Хлориды	Кальций	Магний	Железо	HCO_3^-	O_2	Нефтепродукты
				1976 г.					
Не обн.	—	—	—	—	—	0,60	48,80	—	1,60
—	1,25	8,00	19,50	15,03	6,08	1,00	85,40	6,00	0,60
—	2,30	11,40	1,24	20,04	16,80	0,40	—	4,00	0,40
—	—	—	—	—	—	0,20	—	4,00	Не обн.
—	2,65	77,07	4,13	36,07	10,33	0,20	—	10,00	3,20
—	5,65	101,26	10,66	44,09	41,90	0,40	—	10,00	2,60
				1977 г.					
—	1,90	14,00	5,10	13,02	15,20	Не обн.	—	2,00	0,10
0,08	6,10	2,07	4,10	42,08	48,64	0,40	40,00	2,00	0,66
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00
0,08	4,30	2,07	2,50	50,01	21,88	0,80	80,00	1,80	3129,00
—	1,20	9,80	4,10	6,01	10,94	0,60	—	6,00	0,30

1,0 мг/л, а самое меньшее — в летнее время. Содержание кремния в воде от 0,2 до 10,0 мг/л.

Обращает на себя внимание постоянное присутствие нефтепродуктов в анализах воды 1976—1977 гг. Так, в устье р. Собь их содержание 0,3 мг/л.

По результатам анализов 1977 г., р. Собь соответствует категории «грязная», а 1976 г.— «чистая» (окисляемость от 0,08 до 1,6 мг O_2/л). По остальным показателям вода соответствует допустимым концентрациям.

По имеющимся данным, химизм вод уральских притоков р. Оби достаточно разнообразен, что особенно сказывается в различиях по минерализации. При преобладании гидрокарбонатно-кальциевых вод в отдельные периоды времени наблюдается частичное замещение гидрокарбонатов сульфатами.

Вследствие недостаточной проточности и преобладающего участия в стоке болотных вод низовья большинства рек ежегодно в зимний период подвержены заморным явлениям.

Гидробиология

В гидробиологическом отношении уральские притоки р. Оби до сих пор мало изучены. В связи с этим приводим полученные нами результаты, которые позволяют составить некоторое пред-

ставление о качественном составе и запасах кормовой базы в водоемах.

По данным Д. Л. Венглинского (1976), в русловых и прирусловых участках низовьев р. Северной Сосьвы, а также в пойме р. Шайтанки количественно преобладали коловратки (72 993 и 81 031 экз/м³), которые были самыми многочисленными и в соровой системе левобережья Алта-Тумпа (в среднем 18 210 экз/м³). Обширные пространства Нитенпаульского и Анеевского соров изобиловали разными видами и формами ветвистоусых рачков (в среднем 72 254 и 234 640 экз/м³ соответственно). Веслоногие рачки в большом количестве отмечались лишь в нагульных угодьях р. Шайтанки (до 24 547 экз/м³).

Общая численность зоопланктона в различных частях р. Шайтанки и Нитенпаульского сора была примерно одинаковой (97 661 и 99 273 экз/м³ соответственно), в Анеевском сору она достигала максимальной величины (267 493 экз/м³).

По общей плотности зоопланктона (в среднем более 120 тыс. экз/м³) водоемы нижнего течения р. Северной Сосьвы не имеют себе равных среди подобного типа водоемов Обского бассейна. Это свидетельствует о большом рыбохозяйственном значении рассматриваемой части бассейна с точки зрения обеспечения кормами туводных и полупроходных рыб, потребляющих зоопланктон.

В верховьях р. Маньи изучен видовой состав и продуктивность фитопланктона. На участке от Ярота-Шора до Золота-Шора фитопланктон р. Маньи отличается бедностью видового состава. Всего обнаружено 35 видов и разновидностей, из которых диатомовые представлены 26 видами и разновидностями, синезеленые — пятью, десмидиевые — тремя, вольвоксовые — одним.

Диатомовые водоросли, составляющие основной фон в планктоне реки, являются типичными представителями горных рек и ручьев. При этом ведущая роль принадлежит бентическим формам, что вполне закономерно, так как обследованный участок представляет сплошные перекаты с очень большой скоростью течения реки.

Весной встречаются единичные организмы диатомовых водорослей. Наибольшего видового разнообразия фитопланктон достигает в июле — августе, в основном за счет развития диатомовых, заметно снижаясь к осени.

Различия видового состава прослеживаются и в территориальном отношении. В течение всего вегетационного сезона синезеленые водоросли не были обнаружены на станции ниже Ярота-Шора, что можно объяснить их повышенной чувствительностью к содержанию взвесей в воде.

Анализ полученных данных показал, что продуктивность фитопланктона на этом участке р. Маньи невысокая (табл. 8). Наибольшая продуктивность водорослей отмечена в июле-августе, что связано с особенностями климатических условий

Таблица 8

Динамика биомассы и плотность водорослей верхней Маньи в 1978 г.

Место взятия проб	Июнь		Июль		
	25	30	10	20	30
Динамика биомассы, мг/м³					
Выше Ярота-Шора . . .	40,402	80,304	3,188	84,247	0,436
Ниже Ярота-Шора . . .	Ед.	Ед.	Ед.	15,082	528,945
Ниже Грубе-Шора . . .	Ед.	107,437	46,507	—	—
Ниже Золото-Шора . . .	—	489,281	36,147	33,707	33,382
Плотность, тыс. клеток/л					
Выше Ярота-Щора . . .	37,0	58,8	5,4	145,6	0,4
Ниже Ярота-Шора . . .	Ед.	—	Ед.	22,8	342,0
Ниже Грубе-Шора . . .	Ед.	104,0	68,4	—	—
Ниже Золото-Шора . .	—	495,2	49,0	24,0	43,8

Место взятия проб	Август			Сентябрь		
	10	20	30	10	20	30
Динамика биомассы, мг/м³						
Выше Ярота-Шора . . .	2,266	32,510	25,97	15,233	10,559	10,427
Ниже Ярота-Шора . . .	330,8	75,006	172,180	1,908	Ед.	9,840
Ниже Грубе-Шора . . .	—	—	—	—	—	—
Ниже Золото-Шора . . .	23,322	132,207	13,235	6,100	9,880	24,280
Плотность, тыс. клеток/л						
Выше Ярота-Шора . . .	5,1	152,0	249,2	10,4	10,2	20,4
Ниже Ярота-Шора . . .	200,0	46,2	107,8	23,4	Ед.	6,0
Ниже Грубе-Шора . . .	—	—	—	—	—	—
Ниже Золото-Шора . . .	31,5	38,4	22,5	4,5	13,6	20,2

Севера. Высокие биомассы водорослей до 0,5 г/м³ обусловлены развитием диатомовой водоросли *Geratoneus arcus* и ее разновидностей. Интенсивного развития они достигали в июне на станции ниже Золото-Шора, а в июле и августе на станции ниже Ярота-Шора; на станции выше Ярота-Шора этот вид встречался в течение всего сезона, но высокой вегетации не достиг. Повышенная плотность *C. arcus* var. *linearis* на этих станциях обусловлена выносом водорослей из ручьев, так как основное место обитания этой водоросли — горные ручьи и водопады.

По сравнению с 1977 г. продуктивность фитопланктона в августе и сентябре на этом участке р. Маньи в 1978 г. была значительно выше.

В зимних пробах в верховьях р. Маньи зоопланктеры не обнаружены. Весенний и летний зоопланктон очень

беден как в количественном, так и в качественном отношении. Всего на этом отрезке р. Маньи обнаружено 18 видов, относящихся к двум классам— Grustacea и Rotatoria.

Различий на разных станциях в видовом составе не выявлено. Все отмеченные виды встречены в единичных экземплярах. В основном это олигосапробные формы. Такая картина характерна для горных рек и ручьев. Нормальное существование зоопланктона начинается при скорости воды, не превышающей 0,5 м/сек. В верховьях горных рек и ручьев происходит вынос организмов прежде, чем они успевают размножиться.

Гидробиологическая характеристика бассейна р. Соби дана в основном по самому крупному в бассейне Пом-Лорскому сору.

В зоопланктоне установлены четыре систематические группы водных беспозвоночных (табл. 9). Из кладоцер доминирует *Holopedium gibberum* (до 77,1 % количества и 97,2 % биомассы). *Copepoda* по плотности стоят на втором месте.

Общая численность зоопланктона Пом-Лорского сора 2682 экз/м^3, биомасса 64 мг/м^3. При этом необходимо учитывать, что 1977 г. отличался маловодностью. Полное обсыхание Пом-Лора произошло в начале третьей декады июля.

Зообентос представлен пятью систематическими группами — Nematoda, Chironomidae, Oligochaeta, Mollusca, Trichoptera (табл. 10). Нематоды, преобладая численно (1228 экз/м^3), уступают по весу олигохетам. На долю последних приходится 43,8 % от биомассы донных беспозвоночных. Доля хирономид по численности и биомассе бентоса примерно одинакова (38,8 и 33,6 % соответственно). Ручейники встречаются единично. Моллюски также малочисленны.

Учитывая полученные гидробиологические данные, качественный и количественный состав ихтиофауны Пом-Лора, можно сказать, что запас кормовых организмов в данном водоеме достаточен для питания сиговых рыб в период нагула.

Планктон р. Харбея, как и всякой горной реки, очень беден, поскольку формирование планктонного комплекса невозможно из-за высокой скорости течения. Это неоднократно освещалось в литературе для рек разных широт (Грезе, 1957; Зверева, 1969, и др.). В протоке обнаруживаются единичные экземпляры планктонных или смытых со дна организмов, чаще всего мелкие личинки хирономид. Наибольшее количество (19 экз. в пробе) отмечено 16 июля после сильных дождей. В сентябрьских пробах зоопланктона нет.

Зоопланктон Харбейского сора не отличается богатством состава. Зарегистрировано всего 28 видов планктонных бионтов. Наиболее разнообразны Cladocera (16 видов), Rotatoria (8 видов) и Copepoda (4 вида). Среди них типичные северные виды: *Daphnia middendorphiana, Limnosida frontosa, Bipalpus hudsoni, Kellicottia longispina, Heterocope appendiculata.*

Таблица 9

Плотность и биомасса основных групп зоопланктона Пом-Лорского сора в 1977 г.

Группа	29 мая	10 июня	26 июня	Среднее для сора
Cladocera	143 (30,8)* / 12,6 (45,8)	526 (29,4) / 31,8 (28,4)	268 (4,5) / 23,6 (44,6)	312 (11,6) / 22,7 (35,4)
Copepoda	229 (49,4) / 1,5 (5,4)	911 (50,4) / 6,6 (5,9)	610 (10,2) / 3,8 (7,2)	583 (21,7) / 4,0 (6,2)
Rotatoria	10 (2,2) / 0,04 (0,04)	210 (11,6) / 0,1 (0,1)	5090 (85,3) / 25,4 (48,1)	1704 (63,5) / 8,5 (13,3)
Conchostraca	86 (18,5) / 0,3 (1,1)	62 (3,4) / 0,3 (0,2)	—	49 (1,8) / 0,2 (0,3)
Iuv. sp.	5 (1,1) / 13 (47,7)	100 (5,5) / 73 (65,2)	—	34 (1,3) / 28,7 (44,7)
Общее колич. зоопланктона	464 (100) / 27,5 (100)	1809 (100) / 111,8 (100)	5970 (100) / 52,8 (100)	2682 (100) / 64,1 (100)

* В числителе — плотность, экз/м³, в знаменателе — биомасса, мг/м³. В скобках — соответственно те же показатели, %.

Таблица 10

Плотность и биомасса бентофауны Пом-Лорского сора в 1977 г.

Бентофауна	10 июня	26 июня	14 июля	Среднее для сора
Хирономиды	70 (4,3)* / 53,0 (8,9)	128 (4,54) / 4,40 (9,8)	2775 (87,1) / 39,65 (90,8)	991 (38,8) / 16,45 (33,6)
Олигохеты	515 (31,3) / 46,75 (79,3)	363 (12,9) / 15,6 (35,1)	45 (1,4) / 2,1 (4,8)	307 (12,1) / 21,48 (43,8)
Нематоды	1035 (62,9) / 3,50 (5,9)	2290 (81,1) / 3,45 (19,0)	360 (11,3) / 0,55 (1,3)	1228 (48,1) / 4,14 (8,5)
Моллюски	25 (1,5) / 3,40 (5,7)	40 (1,42) / 5,85 (13,2)	5 (0,2) / 1,35 (3,1)	23 (0,9) / 3,53 (7,2)
Ручейники	—	3 (0,1) / 10 (22,5)	—	1 (0,04) / 3,38 (7,0)
Итого	1645 (100) / 58,45 (100)	2822 (100) / 44,45 (100)	3185 (100) / 43,65 (100)	2550 (100) / 49,1 (100)

* То же, что в табл. 9.

Таблица 11

Средняя плотность и биомасса зоопланктона Харбейского сора за сезон (июнь—август) в 1978 г.

Группа	Участок		Среднее для сора
	I	II	
Rotatoria	738 (30,4)* / 9,90 (6,6)	402 (15,6) / 4,70 (2,1)	570 (22,8) / 7,30 (3,9)
Copepoda	1028 (42,4) / 51,01 (34,2)	747 (29,1) / 23,68 (10,7)	888 (35,6) / 37,34 (20,2)
Cladocera	658 (27,2) / 88,04 (59,2)	1420 (55,3) / 193,36 (87,2)	1039 (41,6) / 140,70 (75,9)
Итого:	2424 (100) / 148,95 (100)	2569 (100) / 221,74 (100)	2497 (100) / 185,34 (100)

* То же, что в табл. 9.

Таблица 12

Линейно-весовые показатели чира Обского бассейна

Возраст, лет	Манья, 1971 г. (n=150)	Сыня, 1972 г. (n=255)	Щекурья, 1973 г. (n=256)	Собь, 1977 г. (n=330)	Харбей, 1978 г. (n=230)	Манья, 1978 г. (n=196)
4+	—	43,4 / —	45,3 / 1262	40,4 / 794	39,43 / 802	41,6 / 963
5+	46,1* / —	45,4 / —	48,5 / 1637	40,3 / 875	40,8 / 890	44,6 / 1138
6+	—	46,7 / —	49,9 / 1837	42,7 / 1059	43,4 / 1094	44,8 / 1150
7+	47,5 / —	47,9 / —	49,6 / 1824	45,9 / 1297	45,0 / 1231	45,3 / 1186
8+	51,8 / —	49,0 / —	49,3 / 1726	49,9 / 1827	46,6 / 1311	46,8 / 1281
9+	53,0 / —	52,1 / —	49,9 / 1785	52,0 / 2130	49,2 / 1614	47,7 / 1356

* В числителе — длина тела по Смитту, см, в знаменателе — вес тела, г.

Наиболее часто в пробах встречаются все виды веслоногих рачков и их молодь. Процент встречаемости в группе Rotatoria высок для *Asplanchna priodonta* (65,2 %) и *Bipalpus hudsoni* (52,5 %). Процент встречаемости *Bosmina obtusiroştris* выше — 78,3. По численности они особенно выделяются (среднее значение 427; максимальное 2000 экз/м^3); *A. priodonta* (соответственно 372 и 3575); *Bipalpus hudsoni* (соответственно 307 и 1830). По весу доминирует *Polyphemus pediculus* (36,98 мг/м^3).

Наблюдения над сезонной динамикой зоопланктона Харбейского сора показали, что короткий период открытой воды и низкие летние температуры ограничивают жизнедеятельность планктона и его развитие во времени. Относительно небольшая прозрачность воды также задерживает начало размножения зоопланктона до середины июня. Среднее значение биомассы в это время 3,39 мг/м^3, плотность 213 экз/м^3. В июле годовой и количественный состав зоопланктона увеличивается, в основном за счет кладоцер, достигая максимума в середине июля (4263 экз/м^3; 357,59 мг/м^3), что совпадает с наибольшей температурой воды (табл. 11).

При сопоставлении приведенных материалов выявлено, что верховья обследованных рек отличаются бедностью видового состава и низкой продуктивностью флоры и фауны. Кормовые ресурсы рыб в русловых и прирусловых участках рек многообразны и при определенных сочетаниях условий высококалорийны, что обеспечивает хороший рост молоди ценных видов рыб.

Краткие сведения по биологии важнейших промысловых рыб

Чир

Чир — самый крупный представитель сиговых рыб. По встречаемости в сетных уловах уступает только пеляди. Наибольшая концентрация чира приурочена к моменту размножения. В подледный период зимующие особи чира встречаются на ямах. С распалением льда большая часть их скатывается из рек Маньи и Ляпина в Северную Сосьву и Обь.

Линейно-весовые показатели чира Обского бассейна представлены в табл. 12. Наиболее крупный чир отмечен в р. Щекурье. Вес тела варьирует, по нашим данным, от 1020 до 3400 г, основную часть уловов составляют рыбы весом от 1000 до 2500 г. В остальных обследованных реках Обского бассейна размеры чира сходны (см. табл. 12).

Встречаемость в уловах особей старше 7+ лет заметно снизилась по сравнению с предыдущими годами. Если в 1962 (Матюхин, 1966), 1971 и 1973 (наши данные) гг. доля старшевозраст-

Таблица 13

Возрастной состав производителей чира Обского бассейна в разные годы по уловам, %

Река	Возраст, лет								
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	*n*
Манья, 1971 г.	—	1,0	9,0	25,0	48,0	16,0	1,0	—	150
Щекурья, 1973 г. . . .	—	1,9	7,0	31,2	31,9	17,9	6,8	2,7	263
Харбей, 1978 г.	0,4	3,5	32,0	38,1	16,5	7,3	2,2	—	231
Манья, 1978 г.	—	1,5	26,0	36,7	25,0	8,7	2,1	—	196

Таблица 14

Линейно-весовой рост чира из зимних сборов

Год наблюдений	Возраст, лет								
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
1976	13,3* 29,9	15,9 59,4	25,6 254,0	28,2 355,0	34,2 678,0	34,1 638,0	—	—	—
1977	13,9 28,2	19,6 86,2	25,1 176,5	29,7 265,1	37,8 756,4	41,3 935,0	43,8 1048,5	45,4 1187,0	46,4 1210,0

* В числителе — длина тела по Смитту, см, в знаменателе — вес тела, г.

Таблица 15

Линейно-весовой рост чира в летний период

Год наблюдений	Возраст, лет								
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
1976	—	38,2 670,7	40,4 848,7	43,9 1050,9	44,0 1094,7	—	—	—	—
1977	26,0* 217,6	30,4 349,9	31,8 596,2	39,6 805,9	43,8 1059,2	45,1 1159,2	47,1 1385,9	47,9 1456,6	52,0 1785,0

* То же, что в табл. 14

ных рыб в бассейне р. Северной Сосьвы составляла 15—27 %, то в 1978 г. только 11 %. Снижение вылова старшевозрастных особей чира в последние годы, по-видимому, обусловлено существенным усилением промысловой нагрузки в Обском бассейне (табл. 13).

Значительную часть нерестового стада чира в 1978 г. в реках Манье и Харбее составили впервые созревающие особи в возрасте 5+—6+ лет, соотношение полов 1,5:1 (♂ : ♀).

В 1978 г. основная масса производителей чира прошла на нерест в среднее и верхнее течения р. Маньи во время установления ледового покрова. Плодовитость самок чира в р. Манье находится в прямой зависимости не только от возраста, но также от длины и веса тела. Так, в 1971 г., по данным В. И. Кубышкина (1977,) средняя абсолютная плодовитость составляла 63 тыс. икринок, в 1973 г.— несколько снизилась за счет преобладания в нерестовом стаде более молодых особей и составила 59,4 тыс. икринок.

В р. Щекурью (Лугаськов, 1979) на нерест первыми заходят чиры, имеющие длину тела 52—54 см и вес 2,5—3,0 кг. В основном это рыбы в возрасте 5+—7+ лет. В начале подъема к местам нереста самцов значительно больше, чем самок. В ходе размножения чира соотношение полов и возрастной состав производителей меняются. Изменяется и размерный состав производителей. Так, рыбы с длиной тела 52 см в период подъема на нерест составляли 67,6, в период массового нереста 53, а в начале ската 28,8 % всех добытых рыб. Такие колебания средней длины тела производителей чира в ходе нереста позволяют заключить, что скат отнерестовавших крупных особей наступает значительно позже, чем рыб средних размеров, более растянут во времени и, возможно, часть крупных производителей остается на зимовку в р. Щекурье.

По данным ряда авторов (Москаленко, 1958, 1971; Петкевич, 1971; Дорминдонтов, 1971; Венглинский, 1974, и др.), часть отнерестовавших особей чира ежегодно остается на зимовку в верховьях нерестовых рек. Биологическое значение зимовки в нерестовых реках у сиговых Обского и Тазовского бассейнов заключается в том, что в условиях ежегодных зимних заморов на реках Оби, Тазе, Пуре сиговые, зимующие в незаморных нерестовых притоках этих рек, представляют собой резерв вида, способный восполнить потери популяции под воздействием тех или иных неблагоприятных условий среды.

В р. Соби чир по численности занимает одно из первых мест. Р. Собь ежегодно служит местом размножения, зимовки и нагула чира. В уловах во все сезоны года одновременно встречались как половозрелые особи, так и молодь.

В неводных уловах на зимовальных ямах в феврале — апреле 1976 г. неполовозрелые особи составляли до 8 %.

В 1977 г. отмечено увеличение прилова сеголетков и годовиков чира.

Средний вес чира в зимних сборах 1976 г. равен 347 г. при длине тела 28,2 см (по Смитту). Во второй год исследований эти показатели были значительно выше из-за присутствия старшевозрастных групп. Линейно-весовые показатели роста чира для зимнего периода приведены в табл. 14.

Распределение чира по реке в зимний период крайне неравномерно как в количественном, так и в качественном отношении. Рыбы, принимавшие участие в размножении, зимуют главным образом в среднем течении реки и скатываются в низовья реки во время распаления льда. На ямах нижнего течения реки зимуют в основном неполовозрелые рыбы и особи, пропускающие нерест в текущем году. Такое неравномерное распределение чира обусловлено организацией промысла на реке. Построенные осенью запоры препятствуют скату отнерестовавших рыб, поднявшихся по открытой воде вверх, а производители, идущие на нерест в поздние сроки, не могут преодолеть запоры и подняться выше по реке. В результате этого на отдельных ямах скапливается значительное количество рыбы разных видов, что, несомненно, ухудшает условия их зимовки.

В период летнего нагула в соровой системе нижнего течения р. Соби в неводных уловах молодь чира встречалась постоянно, но годовики и двухгодовики попадались реже, чем зимой. Размеры тела нагульных рыб одного возраста в 1976 г. были выше, чем в последующий год (табл. 15). Уменьшение средних размеров тела нагульного чира в 1977 г. объясняется менее благоприятными условиями питания: обсыхание соровой системы бассейна в этом году произошло на полмесяца раньше, до наступления оптимального прогрева воды, при котором происходит массовое развитие кормовых организмов. Аналогичное снижение размерных показателей в период нагула в 1977 г. наблюдалось и у других сиговых (пыжьяна, пеляди). Нерест чира в 1976 и 1977 гг. был значительно растянут. Большая растянутость во времени как подъема производителей чира к местам нереста, так и самого размножения — одна из характерных биологических черт этого вида.

Индивидуальная плодовитость чира была невысокой в 1976 — 1977 гг. Возможно, для чира северных нерестовых притоков Оби это характерная биологическая особенность, поскольку, по данным СибрыбНИИпроекта, снижение плодовитости чира в р. Войкаре по сравнению с р. Сыней, а последней в сравнении с Северной Сосьвой в 1974—1975 гг. закономерно.

По нашим данным, р. Собь ежегодно не только один из северных центров размножения обского чира, но также место нагула и зимовки молоди и взрослых особей, так как в условиях ежегодных заморов на Оби она служит важным резервом для сохранения численности обского чира. Учитывая это, для

Таблица 16

Средняя длина и вес чира в различных возрастных группах (июль—август)

Показатель	Возраст, лет						
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
Вес, г	236	340	566	822	1048	1236	1075
l_{sm}, см	26,9	30,1	35,3	40,0	42,9	45,3	44,7
$l_{пр}$, см	25,4	28,6	32,5	37,8	40,6	43,0	42,5
n	30	30	98	130	58	10	1

Примечание. Различия в росте самцов и самок незначительны.

Таблица 17

Средняя длина и вес производителей чира в различных возрастных группах (октябрь)

Показатель	Возраст, лет						
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Вес, г	715	802	890	1094	1231	1311	1614
l_{sm}, см	38,3	39,3	40,8	43,4	45,0	46,6	49,2
$l_{пр}$, см	36,1	37,1	38,5	41,0	42,6	44,1	46,7
n	1	8	74	88	38	17	5

Таблица 18

Размерно-весовые показатели тугуна из разных водоемов

Река	Год	Возраст, лет				n	Источник
		1+	2+	3+	4+		
Ляпин	1971	11,0*/16	13,7/35	16,1/64	—	100	Наши данные
Собь	1976	11,8/16	17,7/43	19,1/73	—	197	То же
Харбей	1978	12,7/22	14,1/31	15,3/44	—	58	»
Манья	1978	11,8/20	14,6/40	15,9/55	18,8/84	309	»
Северная Сосьва .	1961	13,9/—	15,9/—	16,9/—	—	75	Матюхин, 1966
Северная Сосьва .	1962	12,2/26	14,2/40	17,9/77	—	200	То же

* В числителе — промысловая длина тела, см, в знаменателе — вес тела, г.

повышения эффективности воспроизводства чира в бассейне р. Соби необходимо на научной основе перестроить промысел с соблюдением всех правил рыболовства.

В пределах бассейна р. Харбея чир также является доминирующим видом среди сиговых рыб, составляя 79,4—94,5 % от всеобщего их вылова как в период нагула в соровой системе, так и во время его подъема на нерест.

Средние линейные и весовые размеры чира бассейна р. Харбея представлены в табл. 16 и 17. Сравнивая эти показатели с аналогичными данными из других рек (см. табл. 12), можно отметить, что у харбейского чира длина и вес несколько ниже, чем у чира из бассейна р. Северной Сосьвы.

Нерестовая популяция чира р. Харбея состоит из семи возрастных групп (3+—9+). Главную роль в воспроизводстве запасов играют производители 5+ и 6+ лет, удельный вес которых в нерестовом стаде составляет по численности 70,1 %. Значение р. Харбея в воспроизводстве запасов чира в Обском бассейне невелико, хотя река и ее соровая система используются чиром для нагула, размножения и зимовки. По нашим наблюдениям, в маловодные годы заморные явления приводят к гибели отложенной икры и зимующей рыбы.

Тугун

Стадо тугуна р. Северной Сосьвы наиболее многочисленно (Москаленко, 1971). Численность его значительно выше численности других сиговых рыб этого бассейна. В воспроизводстве тугуна ведущую роль играет р. Ляпин и ее притоки. Начало подъема тугуна к местам нереста для нижнего течения р. Ляпина приходится на вторую декаду августа.

В нижнем течении р. Маньи сеголетки тугуна встречались в уловах с середины августа. Во второй половине августа осуществлялся заход производителей.

Места зимовки тугуна в р. Манье расположены в нижнем и среднем течении и обычно значительно выше мест его нереста. Во время нереста чира и пеляди отнерестовавший тугун в больших количествах постоянно находится на нерестилищах, поедая икру чира и пеляди. Поэтому высокая численность тугуна отрицательно сказывается на запасах других ценных видов сиговых, составляющих основу промысла этого бассейна.

Размерно-весовые показатели тугуна представлены в табл. 18. В р. Манье в 1978 г. в уловах преобладали особи длиной 11,5 и 14,3 см в возрасте 1+ (50 %) и 2+ (40 %).

Изменчивость эколого-биологических показателей тугуна реки Сев. Сосьва неодинакова в отдельные годы, что несомненно связано со степенью использования нерестилищ на разных участках реки в эти годы. Нерест тугуна на высокорасположенных нерестовых площадях реки имеет большое значение для

Таблица 19

Коэффициент зрелости $\left(\frac{R \cdot 100}{q}\right)$ самок тугуна в р. Манье (август—сентябрь, 1978 г.)

Месяц	Возраст, лет		
	1+	2+	3+
Август	4,7 (11)*	7,7 (9)	12,0 (8)
Сентябрь	13,9 (11)	16,3 (8)	18,8 (9)

* В скобках — *n*.

Таблица 20

Размерно-весовой состав нерестового стада тугуна р Соби, 1976—1977 гг.

Показатель	Возраст, лет				
	0+	1+	2+	3+	4+
1976 г.					
Длина тела по Смитту, см	—	11,8	17,7	19,1	20,2
Вес тела, г	—	16,3	42,8	72,9	84,2
n	—	92	70	20	15
То же, %	—	46,8	35,5	10,1	7,6
1977 г.					
Длина тела по Смитту, см .	10,5	12,8	15,3	16,1	19,8
Вес тела, г	17,0	22,1	39,2	38,3	77,5
n	1	112	64	8	1
То же, %	0,54	60,21	34,41	4,3	0,54

Таблица 21

Индивидуальная абсолютная плодовитость тугуна р. Соби в разные годы, тыс. шт.

Возраст, лет	1976 г.			1977 г.		
	n	Плодовитость	Лимиты	*n*	Плодовитость	Лимиты
0+	—	—		1	1470	—
1+	21	1338	942—1806	17	4158	1502—7852
2+	25	4079	1200—6762	21	5900	2797—12417
3+	13	6928	4080—11725	—	—	—
4+	17	9688	5130—13674	—	—	—
Итого .	76	5038	942—13674	39	5140	1470—12417

сохранения фонда отложенной икры, поскольку условия для развития икры наиболее благоприятны вследствие снижения пресса гидробионтов, лучшей аэрации и малой выедаемости икры рыбами.

Установлено, что коэффициент зрелости тугуна увеличивается от 13,9 у двухлеток до 18,8 у четырехлеток (табл. 19).

Плодовитость самок тугуна составляет у двухлеток 2270 (n=19 экз.), трехлеток 3620 (n=5 экз.), четырехлеток 6080 (n=6 экз.) икринок. Средняя плодовитость тугуна в р. Манье составляла 3,2 тыс. икринок.

В р. Соби тугун составляет отдельную популяцию. Молодь тугуна — самая многочисленная группа в соровой системе нижнего течения реки.

В зимний период 1976 г. возраст добытых рыб составлял 0+—3+ лет, преобладали рыбы в возрасте 1+—2+ лет при длине 10—14 см и весе 10—30 г. Зимой 1977 г. в уловах до 91,3 % было рыб в возрасте 0+—1+ лет.

В 1977 г. количество тугуна резко сократилось в связи со сбросом нефтепродуктов, концентрация которых на зимовальных ямах была губительной для тугуна (в 35—70 км от устья). Поэтому, если в 1976 г. в осенних уловах рыба встречалась в больших количествах, то осенью 1977 г. ее численность сократилась в 5—10 раз.

Массовый нерест тугуна в 1976 г. наблюдался во второй декаде сентября. В 1977 г. подъем тугуна на нерест был разрозненным. Снизились средние линейно-весовые показатели (табл. 20), уменьшилась численность тугуна. Нерест основной массы тугуна проходил в конце сентября на средних и верхних участках реки.

Несмотря на то, что в размножении принимали участие (1977 г.) особи 0+ — 2+ лет, средняя индивидуальная плодовитость популяции тугуна не уменьшилась (табл. 21).

Анализ биологических показателей тугуна р. Соби свидетельствует о благополучном состоянии этого вида. Немаловажную роль в этом сыграло отсутствие промысла. Но в 1977 г. в результате сильного загрязнения водоема из популяции тугуна выбыло большое количество рыбы и численность ее резко сократилась. Вследствие этого произошла перестройка размерно-возрастной структуры популяции.

В р. Харбее численность тугуна мала, и этот вид промыслового значения не имеет. Численность его лимитируется прессом хищников и заморами.

Пелядь

В бассейне р. Северной Сосьвы пелядь — основной промысловый вид сиговых рыб. Нагульные площади пеляди, по нашим данным (1971—1973 гг.) и данным Б. К. Москаленко (1958), располагаются в низовьях реки.

Таблица 22

Размерно-возрастные показатели пеляди р. Маньи, 1978 г.

Возраст, лет	Нерестовый период			Посленерестовый период			Среднее	
	Длина	Вес	*n*	Длина	Вес	*n*	Длина	Вес
2+	24,0	175,00	1	22,2	135,0	1	23,10	155,0
3+	25,90	238,73	15	29,5	374,0	4	26,63	267,94
4+	28,9	354,4	49	31,3	396,3	29	29,82	374,75
5+	31,3	473,6	42	31,6	454,2	43	31,44	467,00
6+	32,7	578,0	10	33,0	487,8	7	32,83	540,88
7+	39,4	1145,0	1	—	—	—	—	—
Итого .	—	—	118	—	—	84	—	—

Массовый подъем производителей к местам нереста осуществляется в начале августа, а массовый нерест проходит обычно в течение двух недель (конец сентября — первая половина октября). Основу нерестового стада в 1978 г. составляли особи в возрасте 4+—5+. В этом возрасте пелядь в бассейне р. Северной Сосьвы впервые созревает. Как и у других сиговых, у пеляди наблюдается неравномерное созревание одного и того же поколения. Ее размерно-возрастные показатели (табл. 22) в р. Манье свидетельствуют о замедленном темпе линейного роста, что может быть объяснено неблагоприятными гидрологическими условиями в предыдущие годы: 1976 и 1977 гг. были маловодными.

Абсолютная индивидуальная плодовитость пеляди р. Маньи в возрасте 4+ была равна 24—26,5 тыс. икринок, а в возрасте 5+ —27 тыс. икринок, т. е. несколько ниже по сравнению с 1961—1962 гг. (Матюхин, 1966), когда в среднем у пеляди абсолютная индивидуальная плодовитость составляла 32 тыс. икринок. В 1978 г. плодовитость пеляди была значительно ниже, чем в 1971 г. (в среднем 61 тыс. икринок) и в 1972 г. (в среднем 59 тыс. икринок), по нашим данным для бассейна р. Северной Сосьвы. Таким образом, замедление темпа роста пеляди в 1978 г. определило уменьшение ее плодовитости.

В р. Соби пелядь встречается круглый год, но количественный и качественный состав стада существенно отличается по сезонам. Число заходящих на нерест производителей в разные годы неодинаково. В 1974 г. выловлено 95,2 ц, в 1975 г.— в пять-шесть раз меньше, а в 1976 г. и особенно в 1977 г. в осенних неводных уловах пелядь встречалась лишь единично.

Распределение пеляди по ямам нижнего течения реки в зимний период крайне неравномерно. Чем выше по течению располагаются зимовальные ямы, тем меньше в них встречается молоди пеляди.

Таблица 23

Рост пеляди из разных водоемов

Река	*n*	Возраст, лет				
		3+	4+	5+	6+	7+
Манья* (1962 г.)	200	28,9**/353	31,2/458	32,9/556	35,3/699	—
Таз (1967 г.)	107	25,0/173	27,2/205	28,1/247	29,0/284	33,2/450
Пур (1968 г.)	200	18,0/65	21,0/103	23,0/140	25,0/193	—
Сыня (1972 г.)	470	28,5/—	31,5/—	33,6/—	36,1/—	37,6/—
Собь (1977 г.)	97	24,0/167	29,7/344	32,9/486	37,4/717	38,6/798
Манья (1978 г.)	202	26,6/268	29,8/375	31,4/467	32,8/541	—
Харбей (1978 г.)	189	24,7/226	28,8/379	31,1/468	35,0/663	37,2/730

* Данные В. П. Матюхина (1966), остальные — наши.
** В числителе — промысловая длина тела, см, в знаменателе — вес тела, г.

Таблица 24

Линейно-весовой рост сига-пыжьяна в обследованных водоемах

Река, дата	Возраст, лет					
	3+	4+	5+	6+	7+	*n*
Северная Сосьва, осень 1971 г.*	26,0**/270	28,8/310	29,9/402	32,0/505	38,0/820	200
Ляпин, осень 1971 г. . .	25,7/240	27,9/301	30,9/417	32,3/529	34,4/711	200
Сыня, 1972 г.	—	30,1/385	31,6/440	32,7/490	33,4/510	100
Манья, февраль 1978 г. .	—	—	31,4/408	33,8/491	—	27
Манья, май 1978 г. . . .	27,3/230	29,8/293	31,1/362	32,9/432	34,7/536	35
Манья, осень 1978 г. . .	27,2/260	29,0/336	31,0/413	32,9/485	33,3/488	97

*, ** — то же, что в табл. 23

В нагульный период в сорах и протоках нижнего течения р. Соби пелядь занимает по численности второе место после чира. А среди молоди рыб сеголетки и годовики пеляди к концу вегетационного периода — доминирующая группа.

Сравнение темпа роста пеляди из разных районов ее обитания (табл. 23) показывает, что в реках Соби (1977 г.) и Манье (Матюхин, 1966) пелядь отличается быстрым ростом, в реках Тазе и Пуре — тугорослая.

В период наших исследований в р. Собь заходило ограниченное количество пеляди. Подъем производителей к местам нереста начинался в середине сентября и был очень разрозненным. Пелядь, нерестующая в р. Соби, созревает в массе в 3+—4+ лет, незначительная часть — в трехлетнем (2+) возрасте.

Нами установлено, что по ряду важнейших биологических показателей пелядь бассейна р. Соби отличается от особей из других водоемов Севера. Необходимо улучшить условия ее воспроизводства и увеличить численность.

В р. Харбей пелядь в летний период не заходит. В Харбейском соре встречается вместе с чиром в июле и составляет 14,8 % от общего количества выловленной рыбы. В октябре отмечена очень низкая численность подъемной пеляди — 0,4 % от всех выловленных рыб. Пелядь, нагуливающаяся в Харбейском соре, впервые созревает в возрасте 4+—5+ лет.

Сиг-пыжьян

По численности в уловах сиговых рыб в бассейнах рек Маньи и Ляпина этот вид стоит на последнем месте, но встречается в неводных уловах регулярно. Анализ контрольных неводных уловов показал, что пыжьян для нагула использует не только соровые водоемы, но и отдельные участки русла р. Северной Сосьвы с притоками и Оби. Нерестовая миграция пыжьяна проходит или одновременно с пелядью или позже. Но основная масса сига к моменту ледостава поднимается на места нереста в верхнее течение р. Ляпина и в реки Манью, Щекурью, Хулгу.

Места размножения сиговых рыб отмечены в р. Манье на расстоянии 70 км от устья. Высокий осенний паводок способствовал использованию верхних, наиболее благоприятных для нереста участков реки.

Основу уловов в различные сезоны 1978 г. составляли особи с промысловой длиной 29—32 см в возрасте 5+—6+ лет. Вес тела рыб большинства добытых особей составлял 350—450 г. Несмотря на увеличение в уловах рыб с длиной тела выше 30 см, средние размеры по возрастным группам сходны с данными прошлых лет и близки в различные сезоны года (табл. 24).

Анализ данных табл. 24 свидетельствует о снижении весовых показателей у 7—8-летних рыб. Вероятно, это объясняется

Таблица 25

Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость сига-пыжьяна в разные годы, тыс. икринок

Возраст, лет	р. Северная Сосьва, 1962 г.*	р. Ляпин, 1971 г.	р. Манья, 1978 г.
3+	13,1	9,9	12,3
4+	16,6	12,8	15,1
5+	18,6	20,8	20,1
6+	20,0	24,3	20,9

* Данные В. П. Матюхина (1966).

неблагоприятными условиями нагула в предыдущие маловодные годы.

Сравнительный анализ индивидуальной абсолютной плодовитости сига-пыжьяна из рек бассейна р. Северной Сосьвы за 1962, 1971 и 1978 гг. не показал существенных отклонений по этому показателю в сборах 1978 г. (табл. 25).

В р. Соби сиг-пыжьян — один из наиболее многочисленных видов. Распределение по водоему и качественный состав скоплений пыжьяна в разные годы и по сезонам неодинаковы. В конце августа — начале сентября бóльшая часть пыжьяна поднимается в районы нерестилищ, расположенных в 30—80 км выше устья реки. Подъем половозрелого пыжьяна к местам нереста в 1976 г. продолжался и после установления ледового покрова. Массовый нерестовый ход в подледный период происходит 14—16 октября. В 1977 г. нерестовая миграция проходила по открытой воде (до 10 октября). Часть отнерестовавшего пыжьяна в ноябре — декабре скатывается на ямы, где и зимует вместе с неполовозрелыми особями. Весной, в период распаления льда, происходит массовый скат пыжьяна в заливающиеся сора нижнего течения Соби и в р. Обь. В этот период суточные уловы на одну сеть достигали 50—70 кг пыжьяна. Для нагула пыжьян использует соровую систему низовьев р. Соби. В летних сетных уловах в разные годы доля пыжьяна составляла от 2,9 до 10,1 %. Линейно-весовые показатели сига-пыжьяна в период нерестового хода, зимовки и нагула в разные годы существенно отличаются (табл. 26). В 1977 году, очень маловодном по сравнению с предыдущими, размерные показатели сига-пыжьяна в нагульный период были значительно ниже, что можно объяснить ранним обсыханием соровой системы. В разные годы наблюдений у одновозрастных рыб отмечались существенные расхождения в росте (см. табл. 26).

Возраст основной массы идущих на нерест половозрелых особей в 1975—1976 гг. составлял 5+—6+ лет, а в 1977 г.— 4+—5+ лет. Сроки начала нереста сига-пыжьяна в р. Соби

Таблица 26

Линейно-весовой рост пыжьяна в различные периоды наблюдений, р. Собь

Периоды наблюдений	Возраст, лет									
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Сентябрь 1975 г. .	—	—	—	—	30,8 295,0	32,5 385,4	34,0 437,7	36,0 533,7	37,3 666,0	37,6 630,0
Сентябрь 1976 г. .	—	—	—	—	30,9 342,1	31,5 377,2	33,1 451,4	37,4 717,0	—	—
Август — сентябрь 1977 г.	—	—	—	30,8 336,4	32,3 420,8	31,2 417,9	36,0 595,0	—	—	—
Февраль — апрель 1976 г.	11,3* 17,6	13,8 33,4	20,8 123,4	24,6 189,0	26,4 220,0	27,6 255,0	29,0 310	29,6 32,70	—	—
Февраль 1977 г. .	—	20,2 89,5	26,2 180,2	28,0 206,2	29,3 243,9	31,0 321,2	—	—	—	—
Июнь — июль 1976 г.	—	—	—	32,1 400,1	34,6 521,8	34,4 507,5	41,4 944,0	—	—	—
Май — июль 1977 г.	—	—	—	28,5 250,0	30,8 356,3	33,1 457,1	36,8 633,7	40,0 885,0		

* То же, что в табл. 24.

в разные годы различны и зависят, по-видимому, от уровня воды в реке. В многоводные 1975—1976 гг. нерест начался во второй декаде октября и продолжался до ноября. В маловодном 1977 г. размножение пыжьяна началось в конце сентября и к середине октября закончилось. Основные места нереста расположены на участках реки, начиная с 20 км от устья р. Соби и до впадения р. Ханмея.

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что с учетом особенностей экологических условий, состояния гидробионтов и их воспроизводства, уральские притоки Нижней Оби являются важным резервом поддержания численности ценных промысловых видов рыб всего Обского бассейна.

ЛИТЕРАТУРА

Венглинский Д. Л. Приспособления сиговых рыб к условиям существования в заморных водоемах Приобского Севера.— В кн.: Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974, с. 159—163.

Венглинский Д. Л. К изучению условий питания сиговых рыб в бассейне р. Северная Сосьва.— В кн.: Закономерности роста и морфологической особенности рыб в различных условиях существования. Свердловск, 1976, с. 3—26.

Гидрохимические данные по водоемам Сибири. Тюмень, 1970.

Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисея и их использование.— Изв. НИОРХ. Л., 1957, т. 41, с. 234.

Дормидонтов А. С. Характер покатной миграции сиговых в посленерестовый период.— Материалы симпозиума «Биологические основы управления поведением рыб в связи с применением рыбозащитных и рыбопропускных сооружений». М., 1971.

Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР. Л.: Наука, 1969. 279 с.

Кубышкин В. И. О структуре нерестового стада чира реки Манья (приток р. Северная Сосьва).— В кн.: Тезисы докладов Всесоюз. совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. М., 1977, с. 55—56.

Лугаськов А. В. Изменение некоторых биологических показателей обского чира во времени в условиях интенсивного промысла.— В кн.: Материалы по биологии некоторых видов рыб Обского бассейна. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1970, с. 3—14.

Матюхин В. П. К биологии некоторых видов рыб реки Северной Сосьвы.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 49, с. 37—45.

Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюменск. кн. изд-во, 1958. 250 с.

Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищевая промышленность, 1971. 182 с.

Петкевич А. Н. Биологические основы рационального хозяйства в Обь-Иртышском бассейне.— В кн.: Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. Тюмень, 1971, с. 3—60.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Н. И. Андреяшкина. Запас и прирост надземной фитомассы тундровых сообществ Зауралья 3
Н. И. Андреяшкина, Ю. Г. Андреяшкин. Разногодичная изменчивость продукции надземной биомассы тундровых сообществ Зауралья. 12
О. Н. Минеева. Особенности роста однолетних побегов кустарников и кустарничков лесотундры Зауралья. 20
Н. В. Пешкова. Запас надземной фитомассы кустарников и его структура на территории стационара «Хадыта». 27
Н. В. Пешкова, Г. В. Троценко. Структурно-функциональная организация равнинных фитоценозов Приуральского сектора Субарктики. 31
С. Г. Шиятов. Климатически обусловленные колебания радиального прироста древесных растений на Приобском Севере 45
В. С. Дедков. Факторы, определяющие окислительно-восстановительный режим почв Приобской лесотундры. 54
Н. Н. Данилов, В. Н. Рыжановский, В. К. Рябицев. Динамика населения птиц стационаров «Харп» и «Хадыта». 66
В. Д. Богданов. Особенности роста и развития молоди чира и тугуна р. Соби. 73
Л. А. Добринская, А. С. Яковлева, М. И. Ярушина, Е. Н. Богданова, Т. В. Следь, В. М. Шишмарев, А. В. Лугаськов, В. Д. Богданов, С. М. Мельниченко. К вопросу об экологических основах рационального использования рыбных запасов уральских притоков Нижней Оби. 87

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ПРИОБСКОГО СЕВЕРА

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и РИСО Уральского научного центра
АН СССР

Редактор **Т. П. Бондарович**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**
Корректоры **Н. И. Гладких, Е. М. Бородулина**

РИСО УНЦ № 1088—18 (81). Сдано в набор 20.03.81
Подписано к печати 30.11.81. НС 12270. Формат $60\times90^{1}/_{16}$.
Усл. печ. л. 7,5. Уч.-изд. л. 8. Тираж 600. Бумага типографская № 1. Заказ 165. Цена 80 коп.

РИСО УНЦ АН СССР, г. Свердловск, ГСП-169,
Первомайская, 91.
Типография изд-ва «Уральский рабочий»,
Свердловск, просп. Ленина, 49.