АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ

СВЕРДЛОВСК, 1979

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Вып. 125 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1979

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ

СВЕРДЛОВСК

УДК 577.4+591.5

Биоценотическая роль консументов. Сб. статей. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В сборнике рассматриваются различные аспекты воздействия животных-фитофагов (насекомых, грызунов) на древесную и травянистую растительность. Обсуждаются реальные размеры потерь, наблюдающихся в естественных сообществах, ущерб, наносимый кормовым растениям при различных размерах нагрузки и в различных условиях внешней среды, а также восстановление растительности после снятия нагрузки. Приводятся новые методики оценки воздействия грызунов на растительность; прослеживается опосредованное влияние деятельности фитофагов на кормовое растение и их воздействие на другие компоненты биогеоценоза.

Сборник рассчитан на специалистов-биологов широкого профиля, аспирантов, студентов и преподавателей биологических специальностей.

Ответственный редактор Н. Н. Данилов

© УНЦ АН СССР, 1979. Б $\frac{21008-943}{055(02)7}$ 16—1979.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ 1979

И. А. БОГАЧЕВА

ВЕЛИЧИНА ЕСТЕСТВЕННОГО ИЗЪЯТИЯ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТОГРЫЗУЩИМИ НАСЕКОМЫМИ В УСЛОВИЯХ ЛЕСОТУНДРЫ ЮЖНОГО ЯМАЛА

Роль листогрызущих насекомых в биогеоценозах заключается прежде всего в прямом изъятии ими части фотосинтезирующей поверхности. Эти потери в первую очередь отражаются на самом кормовом растении, а воздействие изъятия зависит от его размеров. Размер изъятия, выражаемый чаще в процентах от суммарной площади листовой поверхности,— важный показатель, характеризующий роль листогрызущих насекомых в биогеоценозах.

При рассмотрении фауны насекомых тундры многие авторы (Кузнецов, 1937; Панфилов, 1966; Медведев, Чернов, 1969; Downes, 1962, 1964, 1965) отмечают ведущую роль сапрофагов; насекомых, питающихся вегетирующей растительностью, там мало. Однако это не означает, что в тундре нет сложных группировок растительноядных насекомых. Такие группировки находят на мытнике, дриаде, ивах, астрагале, голубике, ольхе, березе извилистой (Фридолин, 1936; Oliver и др., 1964).

Количественные же оценки изъятия фитомассы насекомыми в тундре совершенно отсутствуют, а выводы о незначительной роли фитофагов базируются чаще всего на экстраполяции данных по видовому составу.

В течение 1970—1977 гг., работая в приобской лесотундре (на стационаре «Харп» Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, в пос. Лабытнанги и его окрестностях) и в горах Полярного Урала, мы уделяли особое внимание изучению степени изъятия листовой массы древесных растений листогрызущими насекомыми. В 1970 г., в начале работ на стационаре «Харп», отмечалось, что ивы из всех древесных пород наиболее повреждаемы. Для исследований были выбраны четыре стационарные площадки: две на типичных тундровых участках и две в кустарниковых (ивовых) зарослях по берегу ручья Тоу-Пугол. Метод определения изъятой площади листьев в процентах (Богачева, 1974) трудоемок и неудобен для обработки большого материала, поэтому изучалась только ивовая консорция.

Таблица 1

Изъятие листовой поверхности ивы в различных сообществах приобской лесотундры, %

Год	Тундровые сообщества		Кустарниковые заросли	
	1*	2	3	4
1970	2,1	1,5	5,2	—
1971	1,7	1,5	7,9	11,4
1972	1,4	0,7	3,1	5,2
Среднее	1,7	1,2	5,1	8,3

*Номер площадки.

Полученные данные, характеризующие изъятие листовой поверхности суммарно по всем видам ив, приведены в табл. 1.

В 1973 г. нами в небольших масштабах впервые был применен метод быстрой оценки изъятой площади листьев в полевых условиях. На Полярном Урале, в долине р. Соби, таким способом оценивалось потребление листвы ивы филиколистной *Salix phylicifolia*, березы извилистой *Betula tortuosa* и ольхи кустарниковой *Alnus fruticosa*. Эти величины оказались равны соответственно 10,7; 1,4 и 1,8%.

Доказав, что метод имеет достаточную точность (Богачева, 1979), мы произвели оценку изъятия листовой поверхности листогрызущими насекомыми у нескольких древесных пород. Кроме изучавшихся нами ранее ив филиколистной *S. phylicifolia* и мохнатой *S. lanata* (Богачева, 1974), была исследована ива шерстистопобегая *S. dasyclados* (высотой до 4—5 *м*), не встречающаяся на стационаре «Харп», но составляющая основной компонент пойменных ивовых «лесов» в долине р. Соби, а также береза извилистая, ольха кустарниковая, березка карликовая *Betula nana* и смородина шершавая *Ribes hispidulum* (табл. 2). Из полученных данных видно, что в приобской лесотундре и в горах Полярного Урала ивы — наиболее повреждаемая древесная порода. Об этом сообщают также и другие исследователи (Фридолин, 1936; Медведев, Чернов, 1969; Чернов, 1972; *Oliver* и др., 1964). И в более низких широтах ива известна как одно из самых повреждаемых растений и, видимо, особенно благоприятна для заселения насекомыми (Southwood, 1961). Поэтому в тундре, где ивы распространены повсеместно, а в некоторых сообществах даже играют роль эдификаторов, с ними связан целый комплекс видов насекомых, а ивовые консорции — самые сложные.

Не все виды ив потребляются одинаково. Листогрызущие насекомые в большей степени объедают ивы филиколистную и мохнатую (Богачева, 1975), тогда как сизую *S. glauca* — в мень-

Таблица 2

Изъятие листовой поверхности у различных древесных пород, %

Древесная порода	Место исследований			
	пос. Лабытнанги	окрестности пос. Лабытнанги	Полярный Урал, долина р. Соби	Полярный Урал, горы
Salix phylicifolia	—	5,4	9,2	—
S. lanata	—	11,5	9,7	5,8
S. dasyclados	—	—	2,7	—
Betula tortuosa	4,5	4,7	1,2	2,2
B. nana	—	1,8	2,6	0,7
Alnus fruticosa	—	—	—	1,1
Ribes hispidulum	—	—	1,5	—

шей степени. Более слабо повреждается и ива шерстистопобегая (см. табл. 2), что, вероятно, обусловлено химизмом листвы. Наиболее сильно после ивы поражается береза извилистая; о высокой потребляемости насекомыми этого вида в тундре сообщают и другие исследователи (Tenow, 1963). Слабее воздействуют насекомые на карликовую березку, ольху кустарниковую, смородину шершавую. У таких пород, как синяя жимолость *Lonicera coerulea*, шиповник *Rosa acicularis*, рябина *Sorbus glabrata*, повреждаемость еще ниже (по визуальной оценке).

Интересно отметить, что потребление листвы ивы насекомыми в кустарниковых сообществах как в приобской лесотундре, так и на Полярном Урале достигает высокого уровня (до 10% и более), обычного для лиственных лесов средней полосы. Так, Качмарек (Kaczmarek, 1967) сообщает, что в сосновом и сосново-дубовом лесу изымается 3,4—4,0% листовой продукции, в сосново-дубово-ольховом — 9,2%. Суммарное потребление биомассы листьев орешника пяденицами равно 1—6% (Smith,1972). Для различных древесных пород изъятие листовой поверхности составляет 3,2—15,0% (Bray, 1961). В вязово-ясеневом лесу этот показатель достигает 8% (Lindquist; цит. по Bray, 1964), в дубовом лесу — 7% (Rotacher и др., 1954). Р. И. Злотин и К. С. Ходашова (1973) указывают, что даже в год массового размножения дубовой листовертки она съедает не более 10% растительной массы. Вероятно, 5—10% обычны для потребления листовой продукции в лесу; только некоторые авторы (Kitazawa, 1967) называют более высокие значения. Таким образом, изъятие зеленой массы в некоторых тундровых сообществах может находиться на таком же высоком уровне, как и в лесах средней полосы.

Колебания величины потребления листвы по годам (см. табл. 1) незначительны. Рассматривая изменения этой величины в зависимости от места произрастания в один и тот же год (см. табл. 2), можно заметить, что у карликовой березки и ивы

мохнатой в горах, на верхнем пределе распространения, повреждаемость заметно выше, чем в долине (различия достоверны). Казалось бы, этот факт легко объяснить более суровыми климатическими условиями в горах, которые вызывают исчезновение одних видов листогрызущих насекомых и уменьшение численности других. Однако на верхнем пределе распространения ива и карликовая березка уже не образуют плотных зарослей, а встречаются в виде отдельно стоящих растений. Это сам по себе достаточно мощный фактор; его действие отчетливо видно при сравнении ив одного и того же вида, растущих на тундровых участках (невысокие редко расположенные кустики) и в прибрежных зарослях (высокий плотный кустарник). В 1977 г. при изучении ивы шерстистопобегой мы брали пробы листьев в пойменных зарослях, где этот вид доминировал, и рядом, на территории бывшего поселка, где ива встречалась в виде редких, далеко отстоящих друг от друга кустов; на двух этих участках изъятие листовой поверхности составило соответственно 4,9 и 1,6% (различия достоверны). Наоборот, при изучении древостоев одинаковой плотности (например, березы извилистой) на разных высотах уменьшения повреждаемости с высотой не наблюдали; изъятие листовой поверхности составило в долине 1,2%, в горах 2,2% (см. табл. 2).

Выводы

1. Наиболее повреждаема из всех древесных пород ива, менее — береза извилистая, остальные поражаются насекомыми еще меньше.

2. Потребление листвы в кустарниковых сообществах (ивняках) достигает высоких величин, характерных для лесов средней полосы.

3. Ива мохнатая и карликовая березка в горах, на верхнем пределе их распространения, поражаются заметно меньше, чем в долинных зарослях, что обусловлено климатическими факторами, действующими, возможно, не через угнетение насекомых-фитофагов, а через разрежение древостоев.

ЛИТЕРАТУРА

Богачева И. А. Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых ивы в тундровых биогеоценозах.— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 88. Свердловск, 1974.

Богачева И. А. Листогрызущие насекомые ив приобской лесотундры и их роль в биогеоценозе. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1975.

Богачева И. А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми.— Применение количественных методов в экологии. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 119. Свердловск, 1979.

Злотин Р. И., Ходашова К. С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота.— Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.

Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 5, вып. 1. Л., 1938.

Медведев Л. Н., Чернов Ю. И. Новый вид листоеда рода Chrysomela (*Coleoptera, Chrysomelidae*) — важный компонент биоценозов Таймыра.— Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 4.

Панфилов Д. В. Географическое распространение функционально-биоценотических групп насекомых на территории СССР.— Зональные особенности населения наземных животных. М., «Наука», 1966.

Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин.— Биоценотические исследования 1930—1935 гг. Труды Кольской базы им. С. М. Кирова АН СССР, вып. 3. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1936.

Чернов Ю. И. Принципы и методы биогеоценологического изучения беспозвоночных тундровой зоны.— Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., «Наука», 1972.

Bray J. R. Measurements of leaf utilisation as an index of minimum leve of primary consumption.— Oikos, 1961, vol. 12, N 1.

Bray J. R. Primary consumption in three forest canopies.— Ecology, 1964, vol. 45, N 1.

Downes J. A. What is an Arctic Insect? — Canad. Entomol., 1962, vol. 96, N 2.

Downes J. A. Arctic insect and their environment.— Canad. Entomol., 1964, vol. 96, N 2.

Downes J. A. Adaptations of insects in the arctic.— Ann. Rev. Entomol., 1965, vol. 10.

Kaczmarek W. Elements of organisation in the energy flow of forest ecosystems (preliminary notes).— Secondary productivity of terrestrial ecosystems, vol. 2. Warszawa — Krakow, 1967.

Kitazawa Y. Common metabolism of soil invertebrates in forest ecosystems of Japan.— Там же.

Oliver D. R., Corbet P. S., Downes J. A. Studies on Arctic Insects: the Lake Hazen project.— Canad. Entomol., 1964, vol. 96, N 1—2.

Rothacher J. S., Blow F. E., Potts S. M. Estimating the quantity of tree foliage in oak stands in the Tennessee Valley.— J. Forestry, 1954, N 52.

Smith P. H. The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice.— J. Anim. Ecol., 1972, vol. 41, N 3.

Southwood T. K. The number of species of insects associated with various trees.— J. Anim. Ecol., 1961, vol. 30, N 1.

Tenow O. Leaf-eating insects on the mountain birch of Abisko (Swedish Lapland) with notes on bionomics and parasites. Uppsala, 1963.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ 1979

В. Н. ОЛЬШВАНГ, С. Л. ЯНКИН

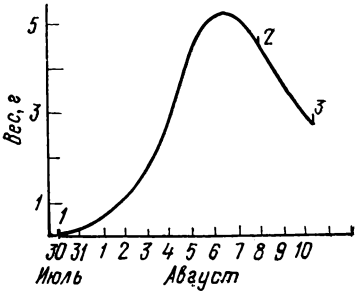
ПИТАНИЕ ГУСЕНИЦ ПОДМАРЕННИКОВОГО БРАЖНИКА *Celerio gallii Rott.* (Lepidoptera, Sphingidae) НА ЮЖНОМ ЯМАЛЕ

Подмаренниковый бражник *Celerio gallii* Rott. имеет голарктическое распространение, встречается почти по всей Палеарктике и в Неарктике. Отмечены находки бабочек этого вида и за Полярным кругом, в Норвегии и на Лабрадоре (Pagenstecher, 1901). В июле 1977 г. гусеницы подмаренникового бражника обнаружены нами на иван-чае (*Chamaenerion angustifolium*) в пойме р. Хадыты на южном Ямале, т. е. на самой северной границе ареала. В качестве кормовых растений гусениц указываются подмаренник (*Galium*), кипрей (*Epilobium*), молочай (*Euphorbia*) и иван-чай (*Chamaenerion*) (Ламперт, 1913; Горностаев, 1970).

Гусеница подмаренникового бражника в Субарктике является самым крупным беспозвоночным животным (живой вес взрослых гусениц в среднем превышает 5 *г*), поэтому представлялось интересным проследить особенности их питания и выявить значение подмаренникового бражника как консумента в биоценозах южноямальской лесотундры.

Для исследований были взяты 19 гусениц последнего возраста, непосредственно после линьки. Гусеницы содержались по одной в стеклянных банках, куда ежедневно помещали навески свежих побегов иван-чая с листьями. Такие же навески этого растения взвешивали и высушивали до воздушно-сухого веса для определения содержания воды. Через сутки объеденные побеги также высушивали и взвешивали. Учитывая процент содержания воды в листьях, вычисляли разницу, которая рассматривалась как количество съеденного гусеницами корма (в *г* сухого веса). Как правило, листья съедались целиком; при небольших погрызах количество потребленного корма определяли по площади погрызов с помощью миллиметровой бумаги. Измерения веса тела, съеденного корма и экскрементов проводили один раз в сутки в 12—13 *ч*. Для оценки воздействия гусениц на ассоциацию кормовых растений определяли биомассу иван-чая и плотность гусениц.

Известно, что в последнем возрасте личинки насекомых потребляют до 90% всего съеденного за период развития корма. Нью (New, 1971) приводит данные для близкого к изучаемому вида *Celerio euphorbiae*: в последнем возрасте гусеница съедает 87% корма. Следовательно, значение гусениц как консументов должно проявляться прежде всего в последнем возрасте.



Изменение веса гусениц подмаренникового бражника в последнем возрасте.

1 — линька последнего возраста, *2* — прекращение питания, *3* — окукливание.

После линьки живой вес гусениц подмаренникового бражника составлял в среднем 0,97 *г*. За шесть-семь дней (период от линьки до окукливания длится 10 дней) гусеницы достигали в среднем 5,09 *г* живого веса, что соответствует 0,91 *г* в сухом весе (см. рисунок). За два-три дня до окукливания вес гусениц уменьшался примерно на 1 *г*, прирост биомассы составлял 0,38—2,26 *г* живого веса в сутки. Количество съеденного корма каждый день возрастало; на следующий день после линьки гусеницы съедали 0,47 *г* листьев, на пятый день — 0,84 *г* (в сухом весе).

В среднем за весь последний возраст гусеницы потребляли по 4 *г* (сухой вес) листьев иван-чая, что соответствует 4,64 *г* (сырой вес) на 1 *г* прироста (сырой вес). Принимая количество корма, съеденного в последнем возрасте, за 80%, можно полагать, что за весь период развития гусеницам требовалось около 5 *г* листьев, т. е. около 4,70 *г* (сырой вес) на 1 *г* прироста (сырой вес).

Для других видов бабочек известны более высокие значения этой величины. Гусеницы *Platysamia cecropia* (Saturnidae) потребляют 6,2 *г* корма на 1 *г* прироста (Schroeder, 1972), непарному шелкопряду *Lymantria dispar* (Orgyidae) требуется 8,8—9,0 *г* (Ильинский, 1959), тутовому шелкопряду *Bombyx mori* (Bombicidae) — 7 *г*; наиболее низкое потребление корма на 1 *г* прироста отмечено у лунки серебристой *Phalera bucephala* (Notodontidae) — 3—4 *г* (Carne, 1966).

При учете биомассы иван-чая были срезаны растения в конце вегетации с пяти площадок по 0,1 $м^2$. Среднее число побегов на 1 $м^2$ равнялось 136. Общая биомасса составляла 495,7 $г/м^2$ в сухом весе, в том числе на зеленые листья приходилось 148,0 $г/м^2$, на стебли и цветы — 223,7 $г/м^2$, на сухие листья — 25,6 $г/м^2$. При средней плотности гусениц в зарослях иван-чая 0,05 $экз/м^2$ им требовалось в среднем 0,25 *г* листьев с 1 $м^2$, т. е. 0,17% от биомассы листьев или 0,05% общей биомассы растений.

Очевидно, гусеницы бражника не оказывают сколько-нибудь существенного влияния на свое кормовое растение; могут пострадать лишь отдельные растения, которые иногда объедаются целиком.

ЛИТЕРАТУРА

Горностаев Г. И. Насекомые СССР. М., «Мысль», 1970.

Ильинский А. И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним. М., Гослесбумиздат, 1959.

Лампер т К. Атлас бабочек и гусениц Европы. СПб, 1913.

Carne P. B. Growth and food consumption during the larval stages of *Paropsis atomaria* (Col. Chrysomelidae).— Entom. exper. et appl., 1966, vol. 9, N 1.

New T. R. The consumption of *Euphorbia cyparissias* (Euphorbiaceae) by larvae of *Celerio euphorbiae* (Lepidoptera, Sphingidae).— Canad. Entomol., 1971, vol. 103, N 1.

Pagenstecher A. Fauna Arctica. Die Arktische Lepidopterofauna, Bd 2, N 2. Jena, 1901.

Schroeder L. A. Energy budget of cecropia moth, *Platysamia cecropia* (Lepidoptera, Saturnidae) fed lilac leaves.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, vol. 65, N 2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ • 1979

Ю. И. КОРОБЕЙНИКОВ, В. П. КОРОБЕЙНИКОВА

СЕЗОННЫЙ ХОД ПОТРЕБЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ НАСЕКОМЫМИ-ФИТОФАГАМИ В ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВАХ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Среди беспозвоночных — обитателей травяного яруса — существенная роль в функционировании экосистем принадлежит растительноядным насекомым, из которых в трофо-энергетическом отношении преобладают листогрызущие формы (Чернов, Руденская, 1975). В обычных условиях насекомые-фитофаги потребляют относительно небольшую часть продукции растений (до 10%), но при этом влияют на скорость ее формирования, видовое разнообразие и устойчивость растительных сообществ (Злотин, Ходашова, 1973; Злотин, 1975; Chew, 1974; Mattson, Addy, 1975). Влияние консументов на видовое разнообразие надземной растительности зависит от видовых особенностей поведения животных, свойств растений-доминантов и времени выедания растительной продукции (Chew, 1974).

Для выяснения величины зоогенных потерь и ее изменения в течение сезона роста в 1977 г. были проведены исследования в центральной части Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина. Объектом послужили две луговые ассоциации: снытьево-злаковая и злаково-клеверная. Подобные луговые сообщества, имеющие вид лесных полян, широко распространены в заповеднике; они возникли на месте сведенного леса и часто выкашиваются. Их краткая характеристика приведена в табл. 1.

В выбранных луговых сообществах заложили по одной пробной площади (10 $м^2$ каждая). Запасы биомассы растений определяли четыре раза за сезон роста с учетных площадок размером $^1/_{16}$ $м^2$ в двадцатикратной повторности. Срезанные растения разбирали по видам, высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Массу растений, потребленную фитофагами, учитывали по методике, впервые использованной И. А. Богачевой (1975) при изучении тундровых сообществ. Следуя этой методике, погрызы, обнаруженные на растениях, измеряли с помощью миллиметровки. Был установлен средний вес 1 $см^2$ листа наиболее поврежденных растений. По общей площади погрызов

Характеристика изученных

Ассоциация	Рельеф	Микрорельеф	Окружение	Увлажнение
Снытьево-злаковая	Довольно ровная площадка, с небольшим понижением на юго-восток	Кочковатый	Смешанный сосново-березовый лес	Неравномерное, иногда наблюдается переувлажнение
Злаково-клеверная	Ровная площадка	Кочковатый	Разнотравно-злаковые луга и березняк с примесью осины	Неравномерное, иногда наблюдается иссушение

и среднему весу 1 $см^2$ листовой поверхности определялся ущерб, нанесенный растениям насекомыми.

Для сравнения сезонного изменения биомассы растений и ее отчуждения насекомыми-листогрызами рассчитывалась скорость нарастания зеленой биомассы и интенсивность ее потребления. Скорость нарастания биомассы ($г/м^2$ в сутки) определялась как отношение разницы между запасами биомассы в конце и начале наблюдения ко времени наблюдения, интенсивность потребления биомассы насекомыми-листогрызами — как отношение разницы между количествами растительной массы, съеденной в конце и начале наблюдения, ко времени наблюдения. Полученные таким образом данные о скорости нарастания зеленой массы и интенсивности ее потребления будут приблизительными, поскольку не учитывается доля растительного вещества, ушедшая с опадом. При определении численного и весового соотношения основных групп беспозвоночных в травостое был использован метод кошения энтомологическим сачком (диаметр кольца 30 *см*, глубина сачка 70 *см*, длина ручки 1,5 *м*). Укосы проводились утром один раз в декаду в десятикратной повторности. Каждая проба соответствовала 25 взмахам сачка. Отловленные животные разбирались по группам, подсчитывались и взвешивались.

В результате установлено, что изучаемые луговые сообще-

Таблица 1

луговых сообществ

Почва	Травостой			
	Колич. видов	Проективное покрытие, %	Высота, *см*	Доминанты
Дерново-луговая среднесуглинистая	44	70—80	60/80	*Dactylis glomerata* L., *Phleum pratense* L., *Aegopodium podagraria* L. *Calamagrostis arundinacea* (L.) *Roth*, *Polygonum bistorta* L., *Trollius europaeus* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Poa pratensis* L., *Melica nutans* L., *Agrostis tenius Sibth.*
Дерново-луговая легкосуглинистая	32	80—90	50—60	*Trifolium medium* L., *Dactylis glomerata* L., *Phleum pratense* L., *Festuca pratensis* Huds., *Poa nemolalis* L., *Agropyron repens* (L.) P. B., *Tanacetum vulgare* L.

ства различаются как по видовому составу — показатель сходства между ними составлял 67% (Sorensen, 1948), так и по условиям местообитания — влажность почвы на снытьево-злаковом лугу более высока. Однако общий ход динамики запасов растительной биомассы и ее максимальные значения (390 *г/м*^{2} в снытьево-злаковом и 412 *г/м*^{2} в клеверно-злаковом луговых сообществах) были близки (табл. 2). Количество отчужденной растительной массы возрастало в течение сезона роста, и максимальные величины отмечены в последний срок наблюдения — 27 июля. В целом количество потребленной продукции было невелико и составляло 0,13—4,1 *г/м*^{2} в снытьево-злаковом и 0,13—2,1 *г/м*^{2} в злаково-клеверном сообществах, или 0,2—1,5 и 0,3—0,7% от общих запасов растительной биомассы соответственно.

При сравнении луговых сообществ по скорости нарастания зеленой массы оказалось, что характер сезонного изменения и максимальные величины различались незначительно (рис. 1, *а*). Более существенной была разница в интенсивности выедания растений. Так, максимальное значение этого показателя в злаково-клеверном лугу составило 0,046, а в снытьево-злаковом — 0,07 *г/м*^{2} в сутки (см. рис. 1, *б*). Кроме того, период интенсивного выедания растений на снытьево-злаковом лугу более растянут

Таблица 2

Динамика запасов растительной биомассы и ее отчуждение насекомыми-листогрызами в изученных ассоциациях

Дата	Снытьево-злаковая			Злаково-клеверная		
	Биомасса, $г/м^2$	Колич. отчужденной биомассы		Биомасса, $г/м^2$	Колич. отчужденной биомассы	
		$г/м^2$	%		$г/м^2$	%
17. V	58±3	0,13±0,03	0,22	45±4	0,13±0,03	0,28
17. VI	222±11	1,76±0,3	0,79	264±8	1,61±0,22	0,6
4. VII	390±31	3,04±0,4	0,77	412±29	2,02±0,15	0,49
27. VII	269±29	4,1±0,6	1,5	304±37	2,09±0,3	0,68

(с 17 мая по 4 июля), чем в другом сообществе (с 17 мая по 17 июня). Максимальные значения скорости нарастания зеленой массы и интенсивности ее потребления листогрызами совпадают во времени на снытьево-злаковом лугу и не совпадают на злаково-клеверном, где интенсивное выедание прекращается до того, как биомасса растений (прирост в сутки) достигнет максимума. Следует отметить, что в обоих сообществах в начале сезона при незначительной скорости нарастания зеленой биомассы потребление ее листогрызами мало́, а в конце, когда прирост фактически отсутствует, потребление растений насекомыми продолжается.

Изученные луга существенно различались по общему весу фитофагов (в снытьево-злаковом 0,6 и злаково-клеверном 2 *г* в среднем за сезон) и были сходны по его сезонным изменениям (см. рис. 1, *в*). Сопоставление интенсивности выедания растительной массы с весом ее потребителей показало, что в снытьево-злаковом лугу наибольшая интенсивность выедания наблюдается при меньшем весе фитофагов, в другом же сообществе при большем весе фитофагов отмечена низкая интенсивность выедания.

На долю фитофагов (без равнокрылых) приходилось 33—59% от общей численности беспозвоночных и 24—74% от их общего веса (табл. 3). Среди листогрызущих фитофагов преобладали прямокрылые, жесткокрылые и их личинки. Значительно меньше было личинок пилильщиков и гусениц бабочек. Если на снытьево-злаковом лугу в начале сезона, в мае, доминировали исключительно жесткокрылые, то в середине и конце сезона повышался удельный вес прямокрылых и гусениц бабочек (рис. 2). На злаково-клеверном лугу лишь в начале были многочисленны жесткокрылые, а в середине и конце периода наблюдений основная масса фитофагов приходилась на прямокрылых. В том и другом сообществах прямокрылые были представлены Acrididae (18 видов) и Tettigoniidae (4 вида); среди них основ-

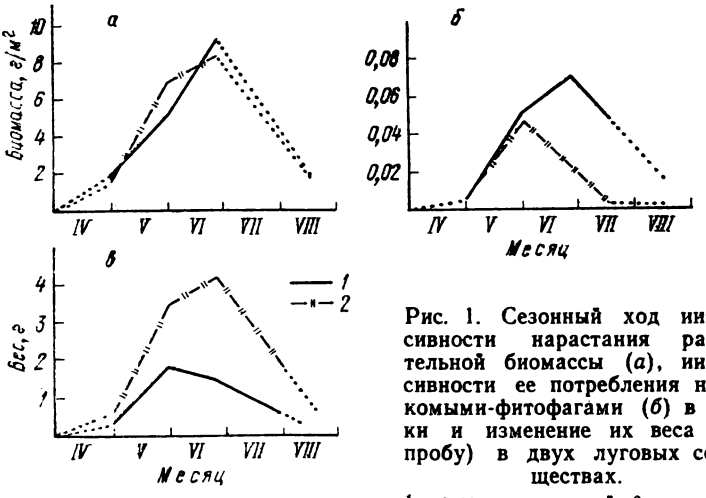


Рис. 1. Сезонный ход интенсивности нарастания растительной биомассы (*а*), интенсивности ее потребления насекомыми-фитофагами (*б*) в сутки и изменение их веса (на пробу) в двух луговых сообществах.

1 — снытьево-злаковый, *2* — злаково-клеверный луга.

ную массу составляли саранчовые. Доминировал *Chorthippus apricarius* L., численность которого в некоторых укосах достигала 70—75% от численности прямокрылых. Значительно меньшая численность на обоих лугах была у *Ch. parallelus* Lett. и у *Omocestus ventralis* Lett., а у *Ch. brunneus* Thund. — на злаково-клеверном лугу.

В кормовой рацион листогрызущих насекомых входили почти все виды растений, встречающиеся на изученных лугах. Большая часть погрызов была обнаружена на доминирующих видах растений: снyти, клевере, злаках. Среди предпочитаемых видов растений (помимо доминантов) следует отметить горец змеиный и альпийский (*Polygonum bistorta* L., *P. alpinum* All.) чемерицу (*Veratrum Lobelianum* Bernh.), клубнику (*Fragaria viridis* Duch.), осот (*Cirsium heterophyllum* (L. Hill.), манжетку (*Alchemilla atrifolia* Lameris.), дрему (*Melandrium album* (Mill.) Garcke.), таволгу (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), которые поедались главным образом личинками и имаго жесткокрылых, гусеницами бабочек, личинками пилильщиков. По сравнению с доминантами эти виды растений по биомассе и численности составляли на лугах незначительную часть, но погрызы обнаружены почти на каждом экземпляре. Общее число (А) и доля поврежденных побегов (Б) в двух луговых ассоциациях составили, *экз/м²*:

	А	Б
Снытьево-злаковая	757± 77	202±21 (27%)
Злаково-клеверная	846± 39	187±17 (22%)

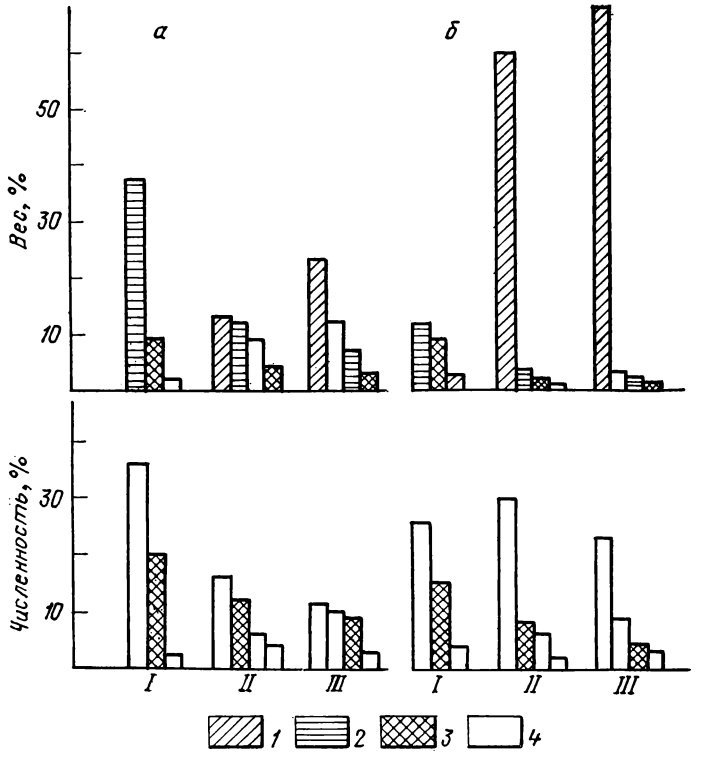


Рис. 2. Сезонное изменение веса и численности основных групп листогрызущих насекомых в снытьево-злаковом (*а*) и злаково-клеверном (*б*) луговых сообществах в начале (*I*), середине (*II*) и конце (*III*) сезона.

1 — прямокрылые (нимфы, имаго); *2* — жесткокрылые (имаго, личинки); *3* — перепончатокрылые (личинки пилильщиков); *4* — чешуекрылые (гусеницы).

Таким образом, согласно полученным данным, величина отчужденной насекомыми-листогрызами растительной массы незначительна (см. табл. 2), но существенно изменяется в течение сезона роста (см. рис. 1, *б*). В том и другом сообществе в начале весеннего отрастания при незначительном приросте зеленой массы потребляется лишь малая ее часть, главным образом благодаря небольшому числу личинок и взрослых жесткокрылых и гусениц бабочек (см. рис. 2). Наибольший ущерб растения испытывают в период активной вегетации, когда скорость нарастания зеленой биомассы достаточно высока, а ее отчуждение по сравнению с началом вегетации возрастает в 10 раз (см. рис. 1, *б*) за счет всех групп листогрызущих насекомых на снытьево-злаковом лугу и саранчовых — на клеверно-злаковом

Таблица 3

Соотношение трофических групп в изученных ассоциациях по численности (числитель) и весу (знаменатель), %

Группа	Снытьево-злаковая			Злаково-клеверная		
	Май	Июнь	Июль	Май	Июнь	Июль
Фитофаги	47,0 / 39,0	74,4 / 80,0	79,0 / 86,8	49,0 / 18,0	74,0 / 86,4	89,0 / 94,6
Хищники	53,0 / 61,0	25,3 / 20,0	21,0 / 13,2	51,0 / 82,0	26,0 / 13,6	11,0 / 5,4

(см. рис. 2). В разгар вегетации, когда прирост биомассы растений максимален, ее потребление на клеверно-злаковом лугу сокращается в два раза, а на снытьево-злаковом становится максимальным (см. рис. 1, *а, б*). В период, когда прирост зеленой массы на лугах прекращается и преобладает отмирание растений, интенсивность потребления снижается до первоначального уровня на злаково-клеверном лугу и достигает уровня отчуждения в период активной вегетации на снытьево-злаковом. Следовательно, в течение сезона роста наименьшее воздействие со стороны насекомых-листогрызов растения испытывают в начале и конце вегетационного периода и наибольшее — в период активной вегетации.

Как отмечают некоторые авторы (Петрусевич, Гродзиньский, 1973; Злотин, 1975; Злотин, Ходашова, 1976), значение фитофагов в биогеоценозах не ограничивается использованием части растительной массы, тем более что эта часть обычно незначительна по сравнению с запасами биомассы. Более важны изменения площади листовой поверхности, радиационного режима, минерального питания растений и др. Так, в изученных сообществах растительноядные насекомые потребляли 0,7—1% прироста зеленой массы, но при этом повреждалось от 22 до 27% растений на единице площади.

Выводы

1. В изученных луговых сообществах за счет листогрызущих насекомых, преимущественно нестадных саранчовых, жесткокрылых и гусениц бабочек, отчуждается незначительная часть биомассы растений (0,7—1,5%).

2. Интенсивность выедания растительной биомассы существенно изменяется в течение сезона роста. Относительно небольшая величина зоогенных потерь отмечалась в начале весеннего отрастания и в конце периода наблюдений и была сравнительно большой в период активной вегетации.

3. Величина зоогенных потерь зависела не столько от общего количества и веса насекомых-листогрызов, сколько от их качественного состава.

4. В кормовой рацион насекомых-листогрызов входили почти все виды растений, присутствующие на лугах, но наибольшее число погрызов было обнаружено на доминирующих видах растений.

ЛИТЕРАТУРА

Богачева И. А. Листогрызущие насекомые ив Приобской лесотундры и их роль в биогеоценозе. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1975.

Злотин Р. И. Оценка воздействия животных-фитофагов на первичную продукцию лугово-степного пастбища.— Роль животных в функционировании экосистем. М., «Наука», 1975.

Злотин Р. И., Ходашова К. С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота.— Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.

Злотин Р. И., Ходашова К. С. Географические особенности структуры и роли животного населения в биологическом круговороте наземных экосистем.— XXIII Международный географический конгресс. Секция 4. М., 1976.

Петрусевич К., Гродзиньский В. Значение растительноядных животных в экосистемах.— Экология, 1973, № 6.

Чернов Ю. И., Руденская Л. В. Комплекс беспозвоночных — обитателей травостоя как ярус животного населения.— Зоол. ж., 1975, т. 54, вып. 6.

Chew R. M. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics.— Ohio J. Sci., 1974, vol. 74, N 6.

Mattson W. J., Addy N. D. Phytophagous insects as regulators of forest primary production.— Science, 1975, N 190.

Sorensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plan Sociology.— Biol. skr., 1948, vol. 5.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ 1979

Ф. В. КРЯЖИМСКИЙ, Л. Н. ДОБРИНСКИЙ, Ю. М. МАЛАФЕЕВ

ВЛИЯНИЕ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК НА БАЛАНС CO_2 В ЛУГОВЫХ АССОЦИАЦИЯХ ЮЖНОГО ЯМАЛА

Важнейшая биогеоценотическая роль животных — их влияние на первичную продукцию (Шварц, 1967). Однако исследования в этом плане находятся на начальном этапе своего развития (Динесман, Ходашова, 1974). В работах, посвященных изучению потоков энергии через популяции мелких млекопитающих, показано, что грызуны потребляют весьма небольшую часть урожая растений, служащих им пищей (Golley, 1960; Odum и др., 1962; Gebszynska, 1969; Ryszkowski, 1975, и др.).

Воздействие консументов на первичную продукцию не исчерпывается только изъятием ее части, необходимой для удовлетворения их энергетических потребностей. Показано, что косвенное влияние (повреждения, причиняемые в процессе питания; зоогенная стимуляция роста растений; поедание частей, имеющих различную функциональную роль в развитии растений; воздействие через другие компоненты биогеоценоза) имеет также весьма существенное значение (Динесман, 1961; Динесман, Шмальгаузен, 1961; Злотин, Ходашова, 1974; Tahon, 1969; Ryszkowski, 1975). Кроме того, степень прямого и косвенного воздействия животных на фитоценоз зависит от конкретной экологической ситуации, что затрудняет или даже делает невозможными простые арифметические расчеты для оценки степени воздействия.

Важность проблемы становится еще более очевидной, если принять во внимание, что в настоящее время имеются основания для того, чтобы искать одну из причин изменений численности популяций грызунов в состоянии растительного покрова (Kalela, 1962; Schultz, 1964; Hansson, 1971а). Не только состояние кормовой базы определяет фазу динамики численности грызунов, но и последние, в свою очередь, существенно влияют на это состояние; таким образом, регуляция численности происходит через состояние растительности (Schultz, 1964; Hansson, 1971б).

Поэтому накопление данных, характеризующих взаимоотношения травоядных животных с растительным покровом в разных биомах при различных условиях, представляется весьма

полезным. Особое значение приобретает разработка и применение методов, позволяющих давать интегральные характеристики изменений растительных ассоциаций, происходящих как вследствие прямого, так и косвенного воздействия.

Материал и методика

В качестве объекта исследований была выбрана полевка-экономка, ее северный подвид *Microtus oeconomus chachlovi* Skalon. В 1977 г. экономки были многочисленны и доминировали в лугах центральной поймы р. Хадыты.

Для изучения их влияния на растительный покров на однородном участке осоково-вейникового луга с пятнами разнотравья было заложено несколько площадок размером 0,5 $м^2$. Изолировали площадки с помощью изгородей, изготовленных из четырех прямоугольных листов оргстекла размером 100×50 *см*, соединенных алюминиевыми уголками. С нижней стороны каждой изгороди прикреплялись полосы кровельного железа шириной 40 *см*, края которых подгибались внутрь под углом 90° и прижимались к почве с помощью металлических штырей, забиваемых в грунт. Квадрат почвы с растительностью, образовавшийся в центре огороженного участка, и был опытной площадкой. Покрытое железом пространство между краями площадки и прозрачными стенками изгороди засыпали слоем песка. Полевки, содержавшиеся на площадках, пытались подкапывать стенки загородки в ее углах, но под слоем песка встречали преграду из кровельного железа.

После окончания опыта изгороди снимали (для этого было достаточно выдернуть закрепленные штыри) и переносили на новое место. Контрольные (неповрежденные) площадки изолировали от животных канавками. В июле — августе исследовали влияние на растительность опытных площадок 24 животных разного пола, веса и возраста, содержавшихся на них от двух до шести суток. После удаления подопытных зверьков площадки окапывали канавками; восстановление растительности прослеживалось в течение 20 дней.

Для оценки общего (прямого и косвенного) влияния экономок на растительность опытных площадок применялась методика определения продуктивности растительных сообществ и влияния на нее мелких животных-фитофагов по динамике углекислотного баланса в этих сообществах (Добринский, Малафеев, 1975). Во время измерений баланса CO_2 опытные и контрольные площадки одновременно накрывали прозрачными камерами емкостью 0,333 $м^3$, изготовленными из оргстекла, и в течение трех минут ежеминутно брали пробы воздуха из-под камер. Концентрация CO_2 в каждой пробе определялась с помощью оптико-акустического газоанализатора ОА-5501. Разница в концентрациях углекислого газа в последовательно взятых пробах позво-

лила рассчитать интенсивность поглощения или выделения CO_2 растительностью данной площадки. Одновременно проводили измерения почвенного потока углекислого газа на участках, где растительность срезалась на уровне почвы (Гиршович, Кобак, 1967; Redmann, 1974). При расчетах баланса CO_2 в растительном покрове опытных и контрольных площадок учитывали значения почвенного потока, так что полученные данные по изменению концентрации углекислоты в пробах могли характеризовать видимый фотосинтез изучаемых участков растительности. Для того чтобы избежать влияния дыхания подопытных животных на получаемые значения углекислотного баланса, их удаляли с площадок за 1—1,5 *час* до проведения измерений и вновь высаживали после окончания измерений, если опыт продолжался.

Выражая воздействие полевок на растительные сообщества в показателях углекислотного баланса, мы ориентировочно оценили их значения в единицах биомассы растений по формуле $M=\overline{M}\cdot(1-C_1/C_2)$, где M — величина повреждений, *г* воздушно-сухого веса; $\overline{M}$ — среднее значение фитомассы на площади, равной площади опытного участка, *г* воздушно-сухого веса; C_1 и C_2 — интенсивность обмена CO_2 в опыте и контроле соответственно. Все величины, относящиеся к поглощению CO_2, выражали в процентах к контролю.

Результаты и обсуждение

Данные, полученные при проведении полевых экспериментов, показывают, что величина воздействия зеленоядных грызунов на растительный покров связана с весом животных (Добринский и др., 1978). Полевка весом около 36 *г* в среднем за сутки снижает интенсивность поглощения CO_2 на площадке на 15%, что в единицах фитомассы приблизительно равно 25 *г* воздушно-сухого веса. Согласно литературным данным (Башенина, 1967, 1977; Golley, 1961; Gebszynska, 1969), суточные потребности (усвоенная энергия) полевок такого веса равны приблизительно 16 *ккал*, что с учетом средней калорической значимости растительной массы с коэффициента усвоения пищи составляет норму потребления около 7 *г* сухой фитомассы в сутки. Таким образом, не используемая в пищу часть изъятой экономками растительной массы больше потребленной примерно в 2,5 раза, что соответствует данным, характеризующим воздействие полевок-экономок на растительные сообщества в Субарктике, полученным методом подсчета поврежденных растений (Смирнов, Токмакова, 1974; Токмакова, 1975).

Рассматривая связь таких величин, как изменение интенсивности поглощения CO_2 на опытных площадках и продолжительность воздействия полевок старшей возрастной группы (весом более 30 *г*), выяснили, что они достоверно коррелируют (r=0,65;

$p<0{,}05$), однако регрессионный анализ показал, что линейная модель этой связи недостоверна. Тем не менее связь величины, обратной проценту интенсивности видимого фотосинтеза на площадке (по сравнению с контролем), с величиной, обратной продолжительности опыта, вполне удовлетворительно описывается линейной моделью при $p<0{,}05$ (рис. 1). Это дает основание полагать, что зависимость воздействия подопытных животных на растительность от продолжительности опыта можно выразить кривой вида $y=\frac{x}{a+x}$, где y (величина воздействия) асимптотически приближается к значению, соответствующему снижению интенсивности поглощения CO_2 на площадке на 100%.

Величина снижения интенсивности фиксации углекислого газа растительностью при воздействии на нее животных старшей группы в пересчете на одни сутки с увеличением продолжительности эксперимента понижается: $r=-0{,}70$; $p<0{,}05$ (рис. 2).

На рис. 3 показан характер изменения снижения скорости фиксации CO_2 за сутки в зависимости от суммарной величины интенсивности поглощения при содержании на опытной площадке полевки весом 78 *г* в течение четырех суток (первая величина отражает суточную долю повреждений, вторая — общее изменение травостоя на площадке, вызванное жизнедеятельностью полевки).

Согласно рис. 3, воздействие уменьшается при снижении количества живой (фотосинтезирующей) фитомассы со скоростью, которая повышается по мере снижения количества фитомассы. Подобную зависимость можно объяснить либо работой компенсаторных механизмов, увеличивающих суммарное поглощение углекислого газа при повреждении растений, либо уменьшением наносимого экономкой ущерба при снижении количества живой растительности на площадке.

На нескольких площадках после удаления с них полевок был прослежен ход восстановления величины фиксации CO_2. Выявлено, что среднесуточная интенсивность восстановления при небольших значениях повреждений (10—20%) возрастает, а затем снижается. Подобная зависимость восстановления растительности от степени ее повреждения характерна для субарктических растительных сообществ (Смирнов, Токмакова, 1974; Smirnov, Tokmakova, 1972). В этом случае величина, равная логарифму отношения урона к восстановлению, хорошо коррелирует с величиной урона ($r=0{,}8$, $p<0{,}05$), и, как показал регрессионный анализ, связь этих величин достоверно ($p<0{,}01$) описывается линейной моделью (рис. 4). Проведя соответствующие преобразования, мы можем считать, что зависимость интенсивности восстановления скорости поглощения CO_2 от величины ее снижения в опыте достаточно удовлетворительно описывается функцией вида $y=ax\cdot e^{cx}$.

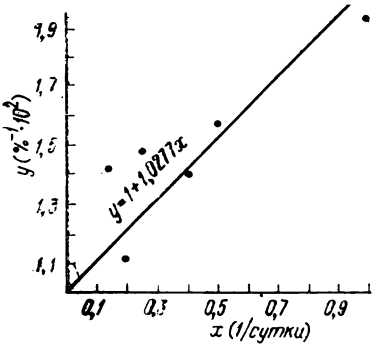


Рис. 1. Зависимость величины, обратной интенсивности поглощения CO_2 на опытных площадках, от величины, обратной продолжительности опыта.

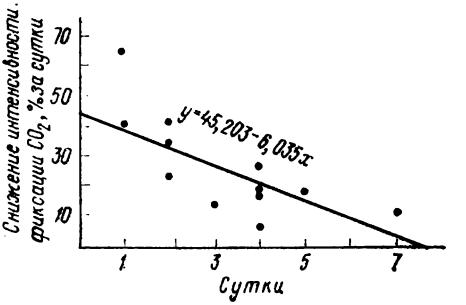


Рис. 2. Зависимость величины снижения интенсивности фиксации CO_2 растительностью опытных площадок от продолжительности опыта.

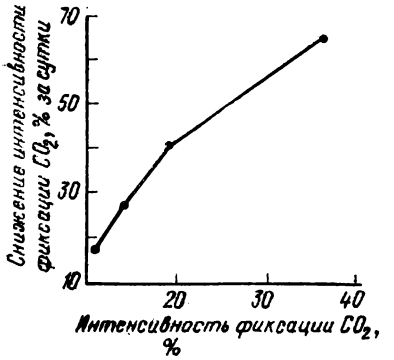


Рис. 3. Зависимость величины снижения интенсивности поглощения CO_2 растительностью опытной площадки от интенсивности поглощения.

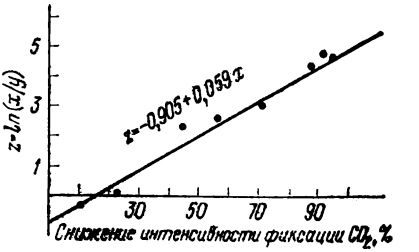


Рис. 4. Зависимость логарифма отношения снижения интенсивности поглощения CO_2 в опыте к величине ее восстановления от величины снижения интенсивности видимого фотосинтеза на площадках за время проведения опыта.

Изменение веса полевок-экономок во время опытов

Вес до опыта, *г*	Вес после опыта, *г*	Изменение веса, %	Продолжительность опыта, сутки	Снижение интенсивности фиксации CO_2 во время опыта, % от контроля
11	12	+8	6	44
12,5	12,5	0	6	85,0
22	22	0	1	30,0
35	34	—3	4	21,9
52	50	—4	4	42,0
65	64	—2	2	40,0
71	64	—10	7	70,5
78	71,5	—8	5	91,2

Простые расчеты показывают, что если восстановление интенсивности обмена CO_2 на опытных площадках происходит в соответствии с описанной выше закономерностью, то, принимая интенсивность повреждений одинаковой в течение всего опыта, нельзя получить кривую, сходную с той, которая изображена на рис. 3. (полное уничтожение растительности должно происходить значительно быстрее). Можно предположить, что на ограниченной небольшой территории полевки по мере уменьшения биомассы растений в процессе их жизнедеятельности снижают степень ее изъятия. Это может происходить в результате более «экономного» использования доступного корма (например, за счет употребления в пищу ранее сгрызенных растений и ветоши) или за счет снижения потребления корма.

Молодые животные не теряют в весе после пребывания на опытной площадке даже в течение шести дней (см. таблицу), однако и степень повреждения, причиняемого ими растительному покрову, меньше той, которая наблюдалась на площадках, где находились старшие животные. В среднем экономки весом 15,17±3,45 *г* изымали 12,5± ±3,5 *г* сухой фитомассы с площадки в сутки, а среднесуточная величина снижения интенсивности поглощения углекислого газа растениями на площадке, куда высаживалась молодая самка весом 11 *г*, даже увеличивалась с уменьшением общей величины видимого фотосинтеза на площадке (рис. 5). Вес животного при этом увеличивался на 8%.

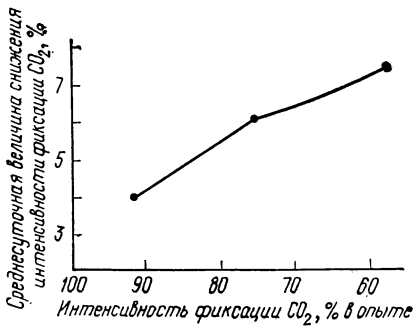


Рис. 5. Зависимость величины снижения интенсивности поглощения CO_2 растительностью опытной площадки от изменения этой интенсивности в опыте.

Возможно, при определенной степени разреженности

травостоя взрослые полевки сокращают повреждение растительности; молодые, которым нужно постоянно удовлетворять энергетические затраты, связанные с быстрым ростом, «избавлены» от такой необходимости, так как восстановление растительности компенсирует их деятельность в большей степени. Это, однако, относится к искусственно ограниченному участку; в природных условиях животные старших возрастов, по-видимому, могут и не повреждать травостой в такой степени за счет расширения кормовых участков. Для понимания возможной связи интенсивности воздействия грызунов на травостой с уровнем разреженности растительного покрова важно, что последний служит не только источником пищи, но и представляет для этой экологической группы животных среду обитания (Birney и др., 1976; Башенина, 1977).

Связь величины индивидуальных участков мышевидных грызунов с кормообеспеченностью — хорошо известный факт (Blair, 1943; Andrzejewski, Mazurkiewicz, 1976; Шилов, 1977, и др.). Дальнейшее изучение изменений степени влияния грызунов на растительность в зависимости от изменений ее биомассы может, по нашему мнению, пролить свет на механизмы возникновения этой связи. В решении проблемы большую роль должны сыграть экспериментальные исследования в условиях, близких к природным, с применением методов, не нарушающих течение процессов развития растительного покрова под воздействием пресса грызунов.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. Опыт количественной оценки энергетических затрат у мелких грызунов.— Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., «Наука», 1967.

Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М., «Наука», 1977.

Гиршович Ю. Е., Кобак К. И. Исследование фотосинтетической деятельности агрофитоценоза.— Труды Главной геофизической обсерватории, вып. 229. Л., Гидрометеоиздат, 1968.

Динесман Л. Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Динесман Л. Г., Шмальгаузен В. И. Роль лосей в круговороте и превращении веществ в лесном биогеоценозе.— Сообщения Лаборатории лесоведения, вып. 5. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Динесман Л. Г., Ходашова К. С. Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза.— Программа и методика биогеоценологических исследований. М., «Наука», 1974.

Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Методика изучения суточного баланса углекислого газа в биоценозах.— Количественные методы в экологии и биогеоценологии животных суши. Л., «Наука», 1975.

Добринский Л. Н., Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М. Использование оптико-акустических газоанализаторов в биогеоценологических исследованиях.— Использование оптико-акустических газоанализаторов в эколого-физиологических и биогеоценологических исследованиях. Свердловск, 1978.

Злотин Р. И., Ходашова К. С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., «Наука», 1974.

Смирнов В. С., Токмакова С. Г. Изменение продуктивности тундровых фитоценозов под влиянием консументов.— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных, вып. 88. Свердловск, 1974.

Токмакова С. Г. Реальные и расчетные величины потребления корма грызунами.— Количественные методы в экологии и биогеоценологии животных суши. Л., «Наука», 1975.

Шварц С. С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах.— Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 5.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., Изд-во МГУ, 1977.

Andrzejewski R., Mazurkiewicz M. Abundance of food supply and size of the bank vole's home range.— Acta Theriol., 1976, vol. 21.

Birney E. C., Grant W. E., Baird D. D. Importance of vegetative cover to cycles of Microtus populations.— Ecology, 1976, vol. 57.

Blair W. F. Population of deer-mouse and associated small mammals in the mesquite association of southern New Mexico.— Contrib. laborat. vertebr. biology, 1943, vol. 21.

Golley F. B. Energy dynamics of a food chain of an old-field community.— Ecol. Monogr., 1960, vol. 30.

Golley F. B. Energy values of ecological materials.— Ecology, 1961, vol. 42.

Gebszynska Z. Some parameters of *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) energetics.— Energy flow through small mammals populations. Warszawa, 1969.

Hansson L. Estimates of the productivity of small mammals in a south Swedish spruce plantation.— Ann. Zool. Fenn., 1971a, vol. 8, N 1.

Hansson L. Habitat, food and population dynamics of the field vole *Microtus agrestis* (L.) in south Sweden.— Viltervy, 1971в, N 8.

Kalela O. On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology.— Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. Biol., 1962, vol. 4, N 66.

Odum E. P., Connell C. E., Davenport L. B. Population energy flow of three primary consumer components of old-field ecosystem.— Ecology, 1962, vol. 43.

Redmann R. E. Photosynthesis, plant respiration and soil respiration measured with controlled environment chambers in the field. II. Plant CO_2 exchange in relation to environment and productivity.— Matador Project Techn. Rpt, N 49, Saskatoon, 1974.

Ryszkowski L. The ecosystem role of small mammals.— Ecol. Bull., 1975, N 19.

Smirnov V. S., Tokmakowa S. G. Influence of consumers on natural phytocenosis production variation.— IBP Tundra Biome, Stokholm, 1972.

Schultz A. M. The nutrient-recovery hypothesis for Arctic microtine cycles.— Grazing in terrestrial and marine environments. Oxford, 1964.

Tahon J. Non related criteria between food consumption of small rodents and waste caused to vegetation.— Energy flow through small mammals populations. Warszawa, 1969.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ 1979

Н. В. ПЕШКОВА

ВОССТАНОВЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ CYPERACEAE ПОСЛЕ ЗООГЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ПОВРЕЖДЕНИЙ

Представители семейства Cyperaceae — осоки и пушицы — широко распространены в тундровой зоне. Они не только входят в состав фоновых сообществ, но и образуют самостоятельные группировки (обычно чистые заросли) по переувлажненным микро- и мезодепрессиям рельефа. Осоковые как источник зеленых кормов для северного оленя (Игошина, 1937) имеют большое хозяйственное, а также ценотическое значение: они первыми восстанавливаются на горевших участках (Wein, Bliss, 1973). Как известно, наиболее сильному воздействию фитофагов подвергаются травянистые сообщества (Chew, 1974), в том числе и травяной покров тундровых полигонов; трофические связи в биоценозах тундры осуществляют главным образом лемминги (Геллер, 1974). Влияние популяций диких животных относится к числу основных факторов воздействия на растительность тундры (Андреев, 1973).

Рассмотрим характер повреждения копытным леммингом и ход восстановления зарослей осок и пушиц на тундровых полигонах в условиях стационара «Хадыта» (южная тундра Ямала). Здесь в весенне-раннелетний период 1973 г. надземная биомасса кормовых растений копытного лемминга при пике его численности, достигавшей 200 *особей/га* [1], была почти полностью уничтожена животными. На участке в несколько гектаров было найдено три полигона с ненарушенным осоковым (*Carex globularis*) покровом, с цветущими и плодоносящими растениями; на всех других полигонах побеги этого вида были полностью съедены. В пушицевом (*Eriophorum polystachyon, E. russeolum*) покрове повсеместно отмечались следы погрызов, были повреждены практически все побеги, количество объеденных листьев у обоих видов достигало 70%. Однако основания побегов *Eriophorum polystachyon,* содержащие резервные углеводы (Shaver, Billings, 1976) и расположенные в самом верхнем слое почвы, оставались неповрежденными.

[1] Численность леммингов определена С. С. Шварцем.

Таблица 1

Характеристика травяного покрова пушицевых полигонов в годы пика (1973 г.) и депрессии (1974 г.) численности леммингов

Средний показатель	*Eriophorum polystachyon*		*E. russeolum*	
	1973 г.	1974 г.	1973 г.	1974 г.
Число побегов на 1 $м^2$	388±20	236±28	652±32	332±32
Число листьев на 1 $м^2$	1444±88	776±96	1880±104	916±96
Запас надземной биомассы (воздушно-сухой вес), $г/м^2$	27,28±2,32	12,00±3,04	14,32±1,46	9,68±2,52
Вес побега, *мг*	70	50	22	29
Вес листа, *мг*	19	15	8	11
Число поврежденных листьев на 1 $м^2$	960±80	—	1336±108	—
Запас биомассы поврежденных листьев (воздушно-сухой вес), $г/м^2$	17,40±1,80	—	9,82±1,76	—
Число неповрежденных листьев на 1 $м^2$	484±36	—	544±52	—
Запас биомассы неповрежденных листьев (воздушно-сухой вес), $г/м^2$	9,88±1,23	—	4,41±0,78	—
Вес поврежденного листа, *мг*	18	—	7	—
Вес неповрежденного листа, *мг*	20	—	8	—

Благодаря этому, а также вследствие базального роста листьев восстановление надземной биомассы пушиц не было связано с изменением числа побегов и протекало интенсивно (табл. 1). Этому способствовали и погодные условия, и то, что отрастание поврежденных листьев происходило в период, наиболее благоприятный для роста отавы, который у *Eriophorum polystachyon* в условиях Субарктики приурочен к концу июня — первой половине июля (Матвеева, 1974). Тем не менее на следующий год число побегов (они у пушицы многолетние) резко сократилось, видимо, из-за отмирания в зимний период тех, которые истощили на отрастание листьев запас резервных питательных веществ и не успели его восполнить; меньше, чем в предыдущем году, был и запас надземной биомассы. Эти явления хорошо вписываются в теорию луговодства (Андреев, 1974; Мовсисянц, 1976).

В 1973 г., после массовой потравы одного из основных в Хадытинской тундре кормовых растений копытного лемминга *Carex globularis*, наблюдалось значительное (на 86%) восстановление исходного числа побегов и заметно меньшее (на 46%) — запаса биомассы. Это связано не только с динамикой численности, но и с различающимся вдвое средним весом побега.

Таблица 2

Восстановление травяного покрова осоковых (*Carex globularis*), нарушенного копытным леммингом

Средний показатель	Ненарушенный покров, 1973 г. (контроль)	Восстановившийся покров	
		1973 г.	1974 г.
Число побегов на 1 $м^2$	1220±132	1056±88	628±84
Запас биомассы (воздушно-сухой вес), $г/м^2$	19,04±1,12	8,84±0,85	10,18±2,12
Вес побега, *мг*	16	8	16

Восстановление покрова из *C. globularis* происходило за счет роста новых побегов, не успевающих пройти полный цикл развития и к тому же менее обеспеченных необходимыми на первых этапах роста питательными веществами, так как отчуждение надземных органов прерывает накопление запасных веществ (Работнов, 1974). В 1974 г. число побегов на полигонах с восстановившимся покровом составило около половины от контроля 1973 г. (табл. 2), потому что запас почек возобновления был израсходован годом раньше, а новые почки не были окончательно и в достаточном количестве подготовлены, поскольку побеги фотосинтезировали неполный вегетационный период и не обеспечили нормального накопления запасных веществ. Поэтому, несмотря на восстановление исходного среднего веса побега, запас биомассы лишь несколько превышал половину контрольного запаса 1973 г.

В результате специального опыта, имитировавшего антропогенное воздействие, была получена характеристика восстановления после сплошного срезания другого вида осоки (*Carex aquatilis*), широко распространенного в Субарктике:

	Число побегов на 1 $м^2$	Запас биомассы, $г/м^2$
1974 г.		
Период максимального запаса биомассы (контроль)	360±32	306,8±21,6
Период интенсивной вегетации	324±52 *	72,4±14,8
	272±28	63,6±8,8
Фаза зацветания	324±20	180,4±21,6
	300±40	35,2±3,2
1977 г.		
Период максимального запаса биомассы	368±18	201,6±12,8
	304±30	21,2±1,6

* В числителе — исходные данные, в знаменателе — после восстановления.

Так как резервные углеводы у этого растения содержатся в корневищах (Chaver, Billings, 1976), то в год сплошного срезания побегов, почти независимо от его сроков, исходная численность побегов восстанавливается более чем на 80%. Темпы нарастания надземной биомассы, подчиняясь известной закономерности (Мовсисянц, 1976), замедляются от первого срока срезания (около 4 *г/м*^{2} в сутки) ко второму (2 *г/м*^{2} в сутки) примерно вдвое, и суммарная биомасса в обоих опытных вариантах ниже контрольной. В течение двух последующих лет выстриженные в 1974 г. профили выделялись на основном фоне сообщества мелкими, слабыми, исключительно вегетативными побегами. Лишь в 1977 г. покров участка полностью выровнялся. Среднее число побегов на 1 *м*^{2} в 1977 г. достигло уровня 1974 г., но запас биомассы был примерно на треть ниже, что было обусловлено разногодичной изменчивостью (учетные профили 1974 и 1977 гг. не совпадали).

Сравнивая регенерационные способности осоки и пушицы, можно видеть, что пушицевые травостои после повреждений отрастают лучше: даже на выгоревшем участке тундры запас биомассы *Eriophorum vaginatum* полностью восстановился за два вегетационных периода (Wein, Bliss, 1973). Пушица (*E. polystachyon*), корни которой обновляются ежегодно (Shaver, Billings, 1975), а листья через 25—30 дней после срезания достигают нормальной длины, свойственной виду в данных экологических условиях (Солоневич, 1956), на полигонах хадытинской тундры почти достигла исходного уровня запаса надземной биомассы в год массовой потравы. Однако на следующий год у пушицы произошло снижение числа побегов и запаса биомассы, так же как и у *Carex globularis*. Истинное восстановление, показателем которого является возвращение популяции к численности и биомассе, близким к исходным величинам, но с учетом амплитуды разногодичной изменчивости, зависит прежде всего от восполнения запаса резервных веществ. Этот процесс в условиях стационара «Хадыта», по косвенным оценкам, требует не менее трех лет.

Изучение *Dupontia fischeri* в арктической тундре (Mattheis и др., 1976) показало, что интенсивное срезание или выкашивание приводит к уменьшению содержания углеводов примерно на 50%, что не может не повлиять на динамику биомассы в дальнейшем. В других природных зонах интенсивное скашивание вызывает на следующий год уменьшение и числа побегов, и продуктивности в чистых злаковых травостоях, например, в травостоях *Andropogon gerardi* (Owensby и др., 1974) и *Phragmites communis* (Mochnacka-Lawacz, 1974), причем в последнем сообществе суммарная биомасса трех укосов за сезон намного меньше контрольной биомассы. С этими данными совпадают и результаты опытов, проведенных с *Carex aquatilis* на стационаре «Хадыта».

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. Изучение антропогенных воздействий на растительность тундры в связи с общим направлением развития тундрового биома.— Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973.

Андреев Н. Г. Луговодство. М., «Колос», 1974.

Геллер М. Х. Взаимоотношения в системе хищник — жертва тундровых биогеоценозов.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов, вып. 1). Якутск, 1974.

Игошина К. Н. Пастбищные корма и кормовые сезоны в оленеводстве Приуралья.— Сов. оленеводство, 1937, вып. 10.

Матвеева И. П. Влияние сроков отчуждения надземной фитомассы у пушицы узколистной и арктофилы на их продуктивность в низовьях реки Колымы.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов, вып. 3). Якутск, 1974.

Мовсисянц А. П. Использование сеяных и естественных пастбищ. М., «Колос», 1976.

Работнов Т. А. Луговедение. М., Изд-во МГУ, 1974.

Солоневич Н. Г. Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков.— Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, вып. 2. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1956.

Chew R. M. Consumers as regulators of ecosystem: an alternative to energetics.— Ohio J. Sci., 1974, vol. 74, N 6.

Mattheis P. J., Tieczen L. C., Lewis M. C. Responses of *Dupontia fischeri* to simulated lemming grazing in an Alaskan Arctic tundra.— Ann. Bot., 1976, vol. 40, N 166.

Mochnacka-Lawacz H. The effects of mowing on the dynamics of quantity, biomass and mineral contents of reed (*Phragmites communis* Trin.).— Pol. arch. hydrobiol., 1974, vol. 21, N 3—4.

Owensby C. E., Rains J. R., McKendrick J. D. Effects of one year of intensive clipping on big bluestem.— J. Range Management, 1974, vol. 27, N 5.

Shaver G. R., Billings W. D. Root production and root turnover in a wet tundra ecosystem, Barrow, Alaska.— Ecology, 1975, vol. 56, N 2.

Shaver G. R., Billings W. D. Carbohydrate accumulation in tundra graminoid plants as a function of season and tissue age.— Flora, 1976, vol. 165, N 3.

Wein R. W., Bliss L. C. Changes in Arctic *Eriophorum* tussock communities following fire.— Ecology, 1973, vol. 54, N 4.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ 1979

Н. И. АНДРЕЯШКИНА, Н. И. ИГОШЕВА

РЕАКЦИЯ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ЛЕСОТУНДРЫ НА УДАЛЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ ОРГАНОВ

Влияние многократного удаления фотосинтетического аппарата на последующее продуцирование органического вещества в тундровых сообществах изучено недостаточно (Аврамчик, 1939; Котелина, 1970; Савкина, 1970; Хантимер, 1970; Богачева, 1973; Братенкова, 1974; Матвеева, 1974; Галактионова и др., 1976). Усилившееся антропогенное воздействие ускорило исследования в этом направлении. Так, в связи с разработкой нефтяных месторождений и прокладкой нефтепровода развернута широкая программа по изучению восстановления разрушенного растительного покрова в тундрах Аляски (Sage, 1970). Очевидно, что работы по регенерации растений и восстановлению растительного покрова должны проводиться и на других территориях тундровой зоны.

В предлагаемой работе изложены результаты изучения регенерации листьев карликовой березки, побегов вейника Лангсдорфа и осоки прямостоячей после искусственного их удаления.

Методика

Работа проведена на стационаре «Харп», на территории которого луга занимают небольшую площадь (Горчаковский, Троценко, 1974). Они располагаются по берегам озер и речек в низких местах, затопляемых после таяния снега или после обильных дождей. Травостой осоково-вейникового луга представлен в основном *Calamagrostis langsdorffii* и *Carex stans*; проективное покрытие около 90%, высота травостоя 70 *см*. Ерниково-кустарничково-моховая тундра, где в качестве объекта исследования взята *Betula nana*, занимает на стационаре бо́льшую площадь. Карликовая березка достигает в высоту 40 *см*, проективное покрытие 50%.

На исследуемых участках луга и тундры размером 10×10 *м* для каждого варианта опыта и контроля были заложены площадки 1×3 *м* (луг) и 1×2,5 *м* (тундра), которые делили на более мелкие площадки (25×25 *см*). Такой подход при 40—48-

кратной повторности позволил получить результаты со статистической ошибкой 10% на лугу и не выше 15% в тундре. На осоково-вейниковом лугу было заложено три варианта опыта: растения срезали на уровне поверхности почвы два (I вариант), три (II вариант) и пять (III вариант) раз за вегетационный сезон 1973 г., включая срезание при завершении опыта. В контроле растения удаляли только в конце сезона. После срезания у осоки прямостоячей отрастали поврежденные листья, а также появлялись молодые из почек корневищ; отава вейника Лангсдорфа формировалась за счет образования новых побегов из почек зоны кущения и почек корневищ.

С карликовой березкой проведено два опыта. В первом опыте 26 июня 1973 г. удалили 50 и 100% листьев, не повреждая почек, заложенных на побегах в текущем году. Почки дали новую генерацию листьев, масса которых была учтена в конце вегетационного сезона (4 августа). Во втором опыте 26 июня 1973 г. были удалены все листья, однолетние стебли и почки текущего года. К концу вегетационного сезона появились новые побеги из спящих почек, заложенных в прошлые годы. Контролем служил участок, где листья березки удалили только в конце вегетационного периода (5 августа).

Результаты и обсуждение

Повторное отрастание надземных частей травянистых растений до высоты 5—7 *см* происходило через две недели. В 1973 г. у осоки прямостоячей при дву-пятикратном срезании продукция была приблизительно такой же, как в контроле. У вейника Лангсдорфа при двукратном срезании (в начале и конце вегетационного сезона) она уменьшилась на 35%, при пятикратном — на 70% по сравнению с контролем (табл. 1). В год срезания не наблюдалось значительного изменения числа побегов на площадках и отсутствовали генеративные побеги.

В течение вегетационного периода 1974 г. в III варианте опыта на одной половине площадки 1×3 *м* было получено еще пять отав, т. е. на этой площадке в течение двух лет проведено 10 укосов (см. табл. 1). Суммарная продукция осоки прямостоячей была ниже на 63%, вейника Лангсдорфа — на 93% по сравнению с контролем, причем заметно снизились число побегов на единицу площади и их средний вес (особенно у вейника). В I и II вариантах опыта, а также на половине площадок в III варианте в 1974 г. растения срезали только в конце вегетационного периода (табл. 2). У осоки прямостоячей в I варианте опыта число побегов приблизительно равнялось контрольному, но их вес уменьшился в два раза, что привело к двукратному снижению продукции. Во II и III вариантах вес одного побега был таким же, как в I, но число побегов возросло, что способствовало увеличению продукции, хотя и не сравнявшейся с конт-

Таблица 1

Прирост отавы на осоково-вейниковом лугу (площадка 25×25 *см*)

Колич. укосов	Запас биомассы в 1973 г.					Всего
	24.VI	8.VII	21.VII	30.VII	14.VIII	
1 (контроль)	—	—	—	—	3,20	3,20
	—	—	—	—	6,60	6,60
2	0,74 *	—	—	—	2,33	3,07
	0,84	—	—	—	3,60	4,44
3	0,75	0,35	—	—	2,10	3,20
	1,10	0,23	—	—	2,18	3,51
5	0,86	0,50	0,47	0,50	0,40	2,73
	0,88	0,40	0,30	0,30	0,17	2,05

Колич. укосов	Запас биомассы в 1974 г.					Всего
	23.VI	9.VII	17.VII	5.VIII	19.VIII	
1 (контроль)	—	—	—	—	6,53	6,53
	—	—	—	—	10,66	10,66
5	0,57	0,30	0,37	0,70	0,12	2,46
	0,28	0,06	0,11	0,13	0,04	0,75

* В числителе — осоки, в знаменателе — вейник, *г* воздушно-сухого веса.

рольной. У вейника Лангсдорфа во всех вариантах опыта вес одного побега по сравнению с контролем снизился приблизительно в два раза, и увеличение количества укосов сопровождалось уменьшением числа побегов и величины суммарной продукции.

Таблица 2

Регенерация травостоя на осоково-вейниковом лугу в 1974 г. (площадка 25×25 *см*)

Показатель	Контроль	Вариант опыта		
		I	II	III
Осока				
Продукция	6,53	3,10	4,30	4,80
Число побегов	26	24	33	37
Вес побега	0,25	0,13	0,13	0,13
Вейник				
Продукция	10,66	6,40	5,10	2,50
Число побегов	70	90	67	44
Вес побега	0,15	0,07	0,08	0,06

Примечание. Продукция и вес побега выражены в *г* воздушно-сухого веса.

Визуальная оценка травостоя в конце вегетационного сезона 1977 г. показала, что растительный покров в I и II вариантах опыта за три сезона восстановился и не отличался от контрольного. В III варианте на той половине площадки, где срезание проводилось только в 1973 г., высота растений была несколько меньше, чем в контроле, но генеративные побеги у изучаемых растений были обильны. На другой половине площадки (укос 1973 и 1974 гг.) изредка встречались вегетативные побеги только осоки прямостоячей, а вейник отсутствовал вообще.

Листья карликовой березки были удалены в момент полного развертывания листовой пластинки (26. VI. 1973 г.). Полное развертывание листьев новой генерации произошло через 40 дней из почек, заложенных в текущем году. Эти листья имели нормальную по площади, но более тонкую, чем в контроле, листовую пластинку. Была и третья генерация листьев (к 26 августа), но масса их оказалась очень малой. При удалении листьев в 1973 г. прирост их у карликовой березки составил по годам, % от ее многолетней части:

	1973 г.	1974 г.
Контроль (5.VIII) . .	12,7±0,8	22,1±1,5
100%-ное удаление листьев	8,1±0,5	13,6±1,8
50%-ное удаление листьев	8,3±1,0	32,3±3,0

Таким образом, при полном удалении листьев в начале сезона продукция текущего года снизилась по сравнению с контролем. При 50%-ном изъятии оставшиеся на побегах листья не достигли веса контрольных (соответственно 5,1 и 6,1 *мг*); число вновь образовавшихся листьев составило всего 8% от исходного. Продукция в этом варианте также была ниже, чем в контроле. В следующем после срезания 1974 г. в варианте опыта с полным удалением листьев продукция была в два раза ниже, а в варианте с 50%-ным удалением — на 10% выше, чем в контроле. Это увеличение связано с образованием большего числа удлиненных побегов текущего года (удлиненные побеги несут пять-семь листьев, укороченные — три). При 100%-ном удалении листьев, однолетних стеблей и почек, закладываемых в текущем году, к концу вегетационного сезона образовывались немногочисленные порослевые побеги, а на следующий год было отмечено усыхание большей части кустов карликовой березки. Усыхание кустов наблюдали также после двухлетнего непрерывного полного удаления листьев.

Наши данные аналогичны результатам, полученным другими исследователями в зоне тундры и лесотундры. По данным Н. С. Котелиной (1970), максимальная продукция травянистых растений наблюдается при одно-двукратном срезании во вто-

рой половине июля — первой половине августа. Суммарная продукция летнего травостоя (4 августа) и поздней отавы (19 сентября) примерно равна продукции осеннего травостоя (21 сентября); суммарная продукция раннелетнего травостоя (8 июля) и отавы (4 августа) значительно меньше продукции контрольного участка (4 августа) (Аврамчик, 1939). По данным И. С. Хантимера (1970), двукратное скашивание при влажной погоде и дополнительной подкормке минеральными удобрениями может способствовать получению бóльшего урожая, чем в контроле.

Растения по-разному реагируют на срезание. Продукция пушицы узколистной (Матвеева, 1974) и осоки прямостоячей при двукратном срезании (в начале и в конце вегетационного периода) равнялась контрольной, а продукция арктофилы (Матвеева, 1974) и вейника Лангсдорфа снизилась на 34%. Продукция осоки прямостоячей даже при пятикратном срезании не снизилась, вейника Лангсдорфа — уменьшилась на 70%. Многократное двухлетнее скашивание снизило продукцию осоки прямостоячей на 80% и привело к исчезновению вейника из состава травостоя.

Двукратный и тем более многократный укос в течение вегетации значительно снижает продукцию следующего года. Так, при четырехкратном срезании травостоя мелкозлаково-мелкоосоково-разнотравного луга (с 25 июня) на следующий год урожай снизился на 62%, при трехкратном (с 5 июля) — на 45% (Братенкова, 1974). При пятикратном укосе осоково-вейникового луга продукция следующего года уменьшилась на 50%, при дву-трехкратном — на 45% по сравнению с контролем. Такой же эффект оказывает ежегодное одноразовое кошение травостоя в июне, июле или в августе. После трехкратного срезания в августе продукция пушицы узколистной и арктофилы рыжеватой снизилась до 50% по сравнению с контролем (Матвеева, 1974; Галактионова и др., 1976). Вейник Лангсдорфа из-за особенностей вегетативного и почти полного отсутствия семенного возобновлений при ежегодном кошении в течение пяти-семи лет выпадает из состава травостоя (Савкина, 1970; Работнов, 1974).

Согласно полученным результатам, удаление 25% листьев в начале и середине вегетационного сезона практически не отражается на продукции в текущем и будущем годах (Вахтина, 1964). Удаление 50% листьев березки в фазе полного развертывания листовой пластинки, по данным Т. В. Вахтиной (1964), снижает продукцию текущего и будущего года на 50 и 40% соответственно, при 100%-ном удалении ни к концу данного сезона, ни на следующий год развития листьев не наблюдалось. По данным М. Н. Аврамчика (1939), после полного удаления листьев в начале сезона новый прирост появился только к концу сезона, но масса его была очень мала. По-видимому, в описанных опытах были удалены, кроме листьев, и почки, заложенные на побегах в текущем году. Если бы почки сохранились, то образовалась бы

вторая генерация листьев, которая частично компенсировала бы потери. При искусственном удалении (14—16 июля) 50% листьев у ивы мохнатой (Богачева, 1973) потери не возмещаются и продукция годичных побегов на 22—30% меньше, чем в контроле.

Таким образом, любые описанные повреждения растений сопровождаются обычно уменьшением или, в лучшем случае, сохранением величины продукции, что находится в контрасте с явлениями, сопровождающими эксплуатацию популяций. Известно, что при нагрузках на популяцию, не превышающих некоторых пределов, продукция повышается за счет увеличения рождаемости (деления, семенного размножения) и уменьшения смертности. При срезании побегов травянистых растений или удалении листьев кустарников происходит их регенерация, которая является свойством особи, а не популяции.

В. О. Казарян (1969) на многочисленных примерах показал, что при любых нарушениях нормального соотношения между потребляющими и продуцирующими органами физиологические реакции растений направлены на восстановление этого соотношения. При этом используются как энергетические резервы растения, так и вновь поступающая энергия. В наших опытах нарушенное соотношение может быть восстановлено и путем регенерации ассимилирующих органов, и путем отмирания продуцирующих (усыхание побегов). Предпосылки возможного увеличения продукции растений при удалении органов основываются, во-первых, на гиперфункции, прежде всего, листьев, во-вторых, на том, что растение, используя резервные вещества, увеличит листовую поверхность. Действительно, гиперфункция хлоропласта наблюдается, но это временное состояние (Мокроносов, Иванова, 1971). Любые органы могут работать некоторое время с бóльшими нагрузками, нежели обычно. Но невозможно заставить какой-либо из них работать с постоянной перегрузкой. Высокий темп продуцирования органических веществ с помощью вновь образованных ассимилирующих органов должен быть обеспечен не только энергией, но и веществом, например, внесением минеральных удобрений. Во всех случаях, перечисленных выше, для регенерации были, по-видимому, использованы резервные вещества. Увеличение числа генеративных побегов осоки прямостоячей и вейника Лангсдорфа через три года после пятикратного срезания также указывает на ухудшение общего физиологического состояния растений, что служит косвенным свидетельством уменьшения количества запасных веществ.

Заключение

В тундре и лесотундре отава травянистых растений отрастает до пяти раз за сезон, но максимальная продукция получена при одно-двукратном срезании. Следовательно, эксплуатация лугов

должна базироваться на одноукосном использовании при соблюдении сенокосооборотов, так как ежегодное скашивание лугов сопровождается выпадением из состава травостоя ценных видов растений. Для получения более богатого питательными веществами корма допустимо и двукратное использование лугов. Чтобы предотвратить значительное уменьшение продукции на этих лугах в следующие годы, необходимо вносить удобрения.

Аналогичные выводы можно сделать относительно использования кустарников. Самая большая ежегодная продукция наблюдается на участках, где листья в течение сезона не удалялись. В любом случае потеря листьев кустарников не должна превышать 50% от их наличия в кроне куста.

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н. Отавность у некоторых кормовых растений на тундровых пастбищах.— Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, сер. Оленеводство, вып. 4. Л., 1939.

Богачева И. А. Листовая продукция ивняков тундры Южного Ямала и ее возобновление.— Тезисы докладов Уральской конференции молодых ученых «Человек и биосфера». Свердловск, 1973.

Братенкова Е. С. Пастбищное использование лугов в лесотундре.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов), вып. 3. Якутск, 1974.

Вахтина Т. В. Динамика урожайности и использование листьев некоторых кормовых кустарников тундры в оленеводстве.— Проблемы Севера, вып. 8. М.— Л., «Наука», 1964.

Галактионова Т. Ф., Егорова А. А., Захарова В. И., Матвеева И. П., Неустроева А. И. Биологические особенности кормовых ценозообразователей в нижнем течении реки Колымы.— Биология кормовых растений в зоне вечной мерзлоты. Новосибирск, «Наука», 1976.

Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. Растительность стационара «Харп».— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 88. Свердловск, 1974.

Казарян В. О. Старение высших растений. М., «Наука», 1969.

Котелина Н. С. Биологическая продуктивность лугов лесотундры.— Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970.

Матвеева И. П. Влияние сроков отчуждения надземной фитомассы у пушицы узколистной и арктофилы на их продуктивность в низовьях реки Колымы.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов), вып. 3. Якутск, 1974.

Мокроносов А. Т., Иванова Н. А. Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений.— Физиология растений, 1971, т. 18, вып. 4.

Работнов Т. А. Луговедение. М., Изд-во МГУ, 1974.

Савкина З. П. Пойменные луга северных рек, особенности их освоения, использования и улучшения.— Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970.

Хантимер И. С. Производство корма в тундре путем ее залужения.— Там же.

Sage L. Oil and Alaskan ecology.— New Sci., 1970, vol. 46, N 698.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ 1979

И. А. БОГАЧЕВА

РЕАКЦИЯ ИВЫ *SALIX LANATA* НА ИЗЪЯТИЕ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩЕЙ ПОВЕРХНОСТИ И РОЛЬ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ В ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Листогрызущие насекомые, изымая часть фотосинтезирующей поверхности, воздействуют и на само растение, и на весь биогеоценоз. Разнообразные косвенные влияния часто превосходят прямое воздействие, хотя и не могут быть выражены в единицах потребленной энергии (Шварц, 1957; Чернов и др., 1967; Тихомиров, 1970; Петрусевич, Гродзиньский, 1973; Varley, 1967). Изменяются сложившиеся в биогеоценозе радиационный и температурный режимы, влажность воздуха, водный режим почвы, минеральное питание растений, скорость естественных биологических циклов (Иерусалимов, 1967; Злотин, Ходашова, 1973). Повреждение основной породы верхнего яруса приводит к осветлению и более интенсивному развитию ярусов, расположенных ниже, воздействует на зоокомпоненты биогеоценоза (Tenow, 1963; Nuorteva, 1972), способствует усилению абиогенного и биогенного разрушения опада (Гиляров, 1971; Злотин, Ходашова, 1973). Сильное повреждение основной породы в течение нескольких лет может вызвать крупные сдвиги в биогеоценозе, когда повреждаемая порода заменяется неповреждаемой («Программа и методика...», 1966).

Рассмотрим один из важнейших аспектов деятельности листогрызущих насекомых в биогеоценозах — их воздействие на повреждаемое растение. Это воздействие, несомненно, зависит от размеров изъятия. Некоторые авторы указывают, что при небольших потерях листвы какие-либо изменения в состоянии растений неуловимы (Wilkinson и др., цит. по Franklin, 1970). Иногда отмечается даже стимулирующий эффект (Franklin, 1970; Harris, 1972), обусловленный изреживанием верхней части полога и осветлением нижней, где соответственно нарастает фотосинтез (Рафес, 1970; Varley, 1967), либо улучшением минерального питания растений за счет попадания в подстилку экскрементов листогрызущих насекомых (Стебаев, Гукасян, 1963; Гиляров, 1971), либо стимуляцией фотосинтетической активности

хлоропластов (Рафес, 1972; Рафес и др., 1972). Однако даже сравнительно небольшие потери листвы при определенных условиях могут быть важны для растения и отражаются на его приросте (Luitjes, Minderman, 1959). Даже при 25%-ном изъятии хвои сосны часть деревьев гибнет, правда, на неблагоприятных для вида затененных участках (Beal, цит. по Kulman, 1971).

Хорошо изучена реакция растений на потери большой части фотосинтезирующей поверхности, в частности, смертность деревьев. Полное потребление хвои пилильщиком *Neodiprion rugifrons* вызывает гибель сосны на следующий год (Wilkinson, цит. по Franklin, 1970). При удалении хвои с лиственниц *Larix laricina* в течение двух лет отмирает 50% деревьев (Ives, Nairn, цит. по Franklin, 1970), а при изъятии листвы с березы *Betula tortuosa* погибло 12% растений (Tenow, 1963). В результате двухлетнего полного объедания дубов различных видов непарным шелкопрядом отпад составлял от 41 до 84% (Kegg, 1973). О гибели деревьев из-за потери фотосинтезирующей поверхности сообщают и другие авторы (Churchill и др., 1964; Horman, 1974; Witter и др., 1975). Деревья погибают не только от объедания; их ослабление чаще всего служит причиной последующего разрушения от стволовых вредителей, засухи и др.

Другой хорошо изученный показатель ущерба — уменьшение прироста дерева, вертикального и по диаметру. При одинаковых размерах повреждения оно зависит от времени их нанесения, расположения повреждений в кроне, вида деревьев, состояния их в предыдущие годы, погодных условий текущего года, хотя в общем потери прироста пропорциональны потерям листвы (Kulman, 1971). Так, при частичной потере кроны прирост дуба по диаметру уменьшается на 37—41%, при полной — на 66—75% (Турчинская, 1963). По данным Е. Г. Мозолевской и Н. Г. Марушиной (1976), уменьшение прироста дуба составляет 6—28% в зависимости от степени повреждения. При объедании пилильщиками 40—50% хвои прирост следующего года уменьшается на 50%, а при объедании свыше 85% его может не быть совсем (Моисеенко, Кожевников, 1963). Максимальное объедание молодой сосны пилильщиком *Neodiprion sertifer* вызывает снижение радиального прироста на 90% и несколько менее влияет на прирост в высоту (Wilson, цит. по Franklin, 1970). Прирост осины после сильного повреждения *Malacosoma disstria* уменьшается на 90% (Churchill и др., 1964).

Реже обсуждается в литературе другое последствие повреждения — значительное сокращение биомассы листьев на следующий год (Рафес, 1964, 1968; Embree, цит. по Franklin, 1970; Drooz, цит. по Танскому, 1975). При потере большой доли листовой поверхности и при неблагоприятных для растения условиях такой эффект может наблюдаться в течение нескольких лет. После вспышки массового размножения пяденицы *Oporinia autumnaria* на березе извилистой, наблюдавшейся в 1955 г. в

Абиско, даже к 1961 г. листопродукция составляла менее половины от листопродукции перед вспышкой (Tenow, 1963).

Менее изучены физиологические и биохимические изменения у поврежденных деревьев (Вержуцкий и др., 1971; Иерусалимов, 1974; Петрова, Березовская, 1977; Hori, 1973), хотя вполне возможно, что эти изменения и имеют отношение к прекращению вспышки массового размножения вредителя (Танский, 1975).

Данные по воздействию листогрызущих насекомых на повреждаемое растение разнородны и противоречивы. Кроме того, результаты, полученные в средней полосе, могут быть неприменимы к условиям Севера. Поэтому в условиях Приобской лесотундры мы попытались изучить этот вопрос на примере одного вида древесных растений — ивы мохнатой. Она — одно из самых повреждаемых растений в районе (Богачева, 1974), широко распространена и имеет крупные листья, что удобно с практической точки зрения.

Методика

Воздействие листогрызущих насекомых изучают, используя в качестве контрольных либо те же повреждаемые растения, наблюдая за ними в течение нескольких лет до вспышки массового размножения вредителей; либо слабо повреждаемые растения; либо растения, огражденные от повреждения инсектицидами. Если первый из этих методов не вызывает нареканий, то второй часто и справедливо критикуют (Kulman, 1971). Действительно, вряд ли необъедаемые деревья могут служить контролем, так как те же факторы, которые обусловили их неповреждаемость, могли повлиять на рост и смертность деревьев. Инсектициды сами по себе представляют дополнительный фактор, который может повлиять на изучаемые процессы.

Некоторые стороны влияния насекомых на растительность можно изучить, искусственно моделируя естественные процессы изъятия фитомассы листогрызущими насекомыми (Franklin, 1970). Листву удаляют с деревьев вручную, имитируя объедание ее насекомыми. Несмотря на приблизительность такой аналогии (насекомые удаляют листву постепенно и не вызывают 100%-ной дефолиации, так как какие-то обрывки листьев на растении остаются), искусственная и естественная дефолиации не различаются по многим показателям, в частности по такому важному, как поглощение CO_2.

Летом 1973 г. на стационаре «Харп» был поставлен эксперимент для выяснения следующих вопросов: возмещается ли утраченная растением фотосинтетическая поверхность и за счет каких механизмов и какой ущерб причиняют эти повреждения растению. На площадке в долине ручья Тоу-Пугол, покрытой невысокими кустами ив филиколистной *Salix phylicifolia*, мохнатой *S. lanata* и сизой *S. glauca*, было выбрано 60 примерно одинаковых кустов ивы мохнатой высотой 50—60 *см*. Кусты обрабаты-

вали целиком, но подсчеты производили только на произвольно выбранной в проекции куста площадке размером 25×25 *см*: на такую площадку и приводятся все данные в таблицах.

Проведено шесть вариантов опыта: I — полное удаление листвы в ранний срок, во время наиболее интенсивного питания листогрызущих насекомых; II — полное удаление листвы в поздний срок, когда массовые виды листогрызущих насекомых исчезали с ивы; III — полное двукратное удаление листьев; IV — раннее 50%-ное удаление (через лист); V — раннее 50%-ное удаление (удаляли половину каждого листа); VI — контроль (без удаления листьев). Каждый вариант был заложен в десяти повторностях. Результаты опыта учитывали в конце вегетационного сезона (16—19 августа): подсчитывали листья, определяли их вес на единицу площади (в *г* и *мг* сырого веса), а также считали побеги текущего года и измеряли их длину.

На следующий год, убедившись, что результаты опыта в IV и V вариантах практически одинаковы (табл. 1) и, следовательно, способ изъятия не имеет значения, мы в 1974 г. оставили листву в IV варианте нетронутой, а в V обработали так же, как и в предыдущем году. Во время цветения ивы (29 июня 1974 г. и 22 июня 1976 г.) подсчитывали число цветущих растений; в конце вегетационного сезона (15—18 августа 1974 г. и 17—20 августа 1976 г.) учитывали отдаленное влияние изъятия фотосинтезирующей поверхности (табл. 2). Листопродукция в пятом варианте опыта обусловлена влиянием обработки предыдущего и текущего годов, и поэтому данные не приводятся в таблице.

В 1976—1977 гг. были поставлены новые опыты с целью изучения реакции растения на повреждения в зависимости от различных условий среды. В 1976 г. на Полярном Урале, на станции Красный Камень, заложили две площадки: в долине р. Соби (четыре варианта опыта по десять повторностей) и в горах, на верхнем пределе распространения ивы (три варианта опыта по десять повторностей). Методически постановка опытов оставалась такой же, как и на «Харпе»; результаты учитывали в конце каждого вегетационного сезона (табл. 3 и 4). В 1977 г. на Красном Камне заложили еще по одному варианту опыта в десяти повторностях на двух площадках (табл. 5).

Результаты и обсуждение

Механизмы возмещения потерь листвы. Единственный механизм, который удалось обнаружить в экспериментах,— возникновение новых облиственных побегов из почек будущего года. Этот механизм действует при удалении 100% листвы и не действует при удалении 50% вне зависимости от способа удаления (см. табл. 1). Вероятно, он «включается» в какой-то точке интервала между 50 и 100%. Установить эту точку в своих опытах

Таблица 1

Влияние удаления листьев ивы на их восстановление, побегообразование и рост побегов в текущем году («Харп», 1973 г.)

Показатель	Дата удаления	Степень удаления					
		полное, ранний срок	полное, поздний срок	полное двукратное	50%-ное (через лист)	50%-ное (половина каждого листа)	нулевое (контроль)
Вес листьев, *г* на площадку	13—15.VII	12,70	—	14,08	5,90	6,14	—
	2—3.VIII	—	14,12	3,34	—	—	—
	16—19.VIII	5,16	0,00	0,35	7,80	7,23	17,41
Число листьев	13—15.VII	172,6	—	228,2	153,8	181,5	—
	2—3.VIII	—	199,0	117,8	—	—	—
	16—19.VIII	147,0	—	57,0	194,0	181,0	211,0
Средний вес листа, *мг*	13—15.VII	73,8	—	61,7	76,7	67,6	—
	2—3.VIII	—	71,0	28,4	—	—	—
	16—19.VIII	37,4	—	6,2	85,0	82,0	86,0
Общий прирост, *мм*	16—19.VIII	581	492	403	418	460	593
Число побегов	16—19.VIII	32,0	18,4	18,7	20,2	22,6	24,7
Средняя длина побега, *мм*	16—19.VIII	18,2	26,7	21,6	20,7	20,4	24,0

Таблица 2

Отдаленное влияние удаления листьев ивы на их восстановление, побегообразование и цветение (стационар «Харп»)

Показатель	Год	Степень удаления					
		полное, ранний срок	полное, поздний срок	полное двукратное	50%-ное (через лист)	50%-ное (половина каждого листа)	нулевое (контроль)
Вес листьев, *г*	1974	9,94	9,77	8,04	10,07	—	14,30
	1976	13,32	15,33	9,21	13,68	12,43	16,44
Число листьев	1974	181,8	189,3	172,2	149,2	—	188,4
	1976	111,1	155,2	91,2	114,8	158,6	164,5
Средний вес листа, *мг*	1974	57,7	52,2	47,2	69,5	—	78,3
	1976	119,9	98,8	101,0	119,2	78,4	99,9
Общий прирост, *мм*	1974	509	566	485	441	548	539
	1976	709	701	411	492	484	607
Число побегов	1974	24,7	23,2	21,5	19,1	19,6	21,0
	1976	14,6	18,2	10,1	14,0	19,1	19,7
Средняя длина побега, *мм*	1974	24,4	23,8	20,9	23,1	28,2	28,1
	1976	48,6	38,5	40,6	35,1	25,3	30,8
Цветущие растения, %	1974	0,0	30,0	0,0	20,0	30,0	57,0
	1976	0,0	45,0	0,0	10,0	56,0	57,0

Таблица 3

Влияние удаления листьев ивы на листопродукцию, побегообразование и цветение (Красный Камень, нижняя площадка)

Степень и срок удаления	Год	Дата удаления	Вес листьев, *г*	Число листьев	Средний вес листа, *мг*	Общий прирост, *мм*	Число побегов	Средняя длина побега, *мм*	Цветущие растения, %
Полное, ранний срок	1976	28.VI	12,98	208,0	62,4	—	—	—	—
		8—10.VIII	7,53	260,2	28,9	—	—	—	—
	1977	1—2.VIII	6,24	114,0	54,7	325	16,6	19,6	0,0
Полное, поздний срок	1976	18.VIII	16,50	180,9	91,2	—	—	—	—
		8—10.VIII	0,60	31,2	19,2	—	—	—	—
	1977	1—2.VIII	4,27	109,4	39,0	448	17,1	26,2	10,0
50%-ное, поздний срок	1976	19.VII	7,82	94,7	82,6	—	—	—	—
		8—10.VIII	8,37	104,4	80,3	—	—	—	—
	1977	1—2.VIII	8,97	138,0	65,0	444	17,1	26,0	20,0
Нулевое (контроль)	1976	8—10.VIII	15,50	168,4	92,0	—	—	—	—
	1977	1—2.VIII	10,06	152,4	66,0	568	22,1	25,7	10,0

Таблица 4

Влияние удаления листьев ивы на листопродукцию, побегообразование и цветение (Красный Камень, верхняя площадка)

Степень и срок удаления	Год	Дата удаления	Вес листьев, *г*	Число листьев	Средний вес листа, *мг*	Общий прирост, *мм*	Число побегов	Средняя длина побега, *мм*	Цветущие растения, %	Вес сухих побегов, *г*
Полное, поздний срок	1976	19—20.VII	9,97	146,2	68,2	—	—	—	—	—
		11.VIII	1,95	66,6	29,3	—	—	—	—	—
	1977	3.VIII	5,43	130,5	41,6	291	18,4	15,8	0,0	5,92
50%-ное, поздний срок	1976	19—20.VII	6,10	93,3	65,4	—	—	—	—	—
		11.VIII	6,49	97,2	66,8	—	—	—	—	—
	1977	3.VIII	7,76	166,8	46,5	317	20,9	15,2	30,0	2,95
Нулевое (контроль)	1976	11.VIII	9,31	146,2	63,7	—	—	—	—	—
	1977	3.VIII	8,40	131,5	63,9	315	16,1	19,6	20,0	1,88

Таблица 5

Влияние условий увлажнения на восстановление листвы ивы (Красный Камень, 1977 г.)

Площадка	Дата удаления	Вес листьев, *г*	Число листьев	Средний вес листа, *мг*
Сухая	3.VII	10,73	192,9	55,6
	16.VIII	2,89	121,0	23,9
Влажная	29—30.VI	10,45	159,9	65,4
	16.VIII	4,44	114,3	38,8

мы не пытались; скорее всего, она определяется конкретными погодными условиями, состоянием растений и т. д.

В природе появление на иве дополнительных летних побегов наблюдалось нами дважды. В 1975 г. при невысоком общем фоне повреждения отдельные кусты ивы мохнатой, потерявшие значительную долю листовой поверхности, развивали к началу августа небольшое число новых побегов. В 1977 г. это явление у ив мохнатой и сизой было обычным. Поврежденность растений листогрызущими насекомыми была невелика, однако ивы интенсивно поражались ржавчиной, что также исключило из фотосинтеза большую площадь листовой поверхности. Действие других механизмов возобновления листовой поверхности: возникновение поросли, увеличение оставшихся на побегах листьев (Аврамчик, 1939) — нами не наблюдалось.

Влияние срока изъятия листвы на листопродукцию и прирост. Удаление 100% листовой поверхности приводит к различным результатам в зависимости от времени удаления. Мы старались придерживаться либо ранних, либо поздних фенологических сроков. Согласно полученным результатам, при изъятии листвы в начале сезона она замещается другой (см. табл. 1, 3, 5). Новые листья могут быть даже более многочисленны (до 125%), чем прежние (см. табл. 3), но они всегда мельче и составляют по площади максимум 59% от прежних. Новая биомасса листьев, созданная растением к концу вегетации, не составляет ни в одном варианте и 50% от контроля. Чем позднее удаляется листва, тем меньше новых листьев, тем они мельче и тем меньше биомасса, создаваемая в итоге растениями. Если листва удаляется за две-три недели до начала пожелтения (см. табл. 1), то растения не продуцируют новой листвы. Видимо, процесс накопления питательных веществ к этому времени уже закончен, и нет необходимости в образовании новой фотосинтезирующей поверхности.

Период, когда растение особенно активно восстанавливает утраченную фотосинтетическую поверхность,— это период развертывания листьев и еще некоторый срок после того, как лист достигнет своих окончательных размеров. В условиях Севера

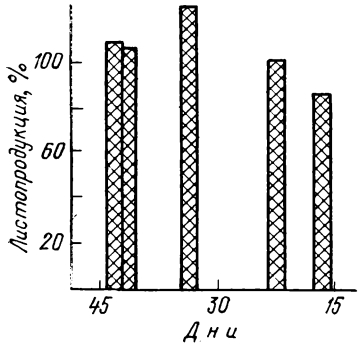


Рис. 1. Суммарная листопродукция ивы при однократном полном удалении листьев в разные сроки (указано количество дней до конца вегетационного сезона).

он длится всего несколько недель (Вахтина, 1964). Если листья удаляли с растений в это время, а вновь образовавшиеся — в конце сезона, то сумма снятой биомассы превышала контроль. Превышение было наиболее велико, если в первый раз удалялись листья, почти достигшие своей конечной величины, т. е. за пять-шесть недель до конца вегетационного сезона. Результаты, полученные в разные годы и в разных местах исследований, представлены на рис. 1. Листопродукцию выражали в процентах к контролю с поправкой на число листьев в данном варианте.

На следующий год после повреждения растения дают меньшую массу листвы, чем контрольные (см. табл. 2), так как листья поврежденных растений заметно мельче (Богачева, 1975). Листовая масса растений, подвергавшихся двукратному ощипыванию, в 1974 г. достигала только 56% от контроля; растения, подвергавшиеся однократному ощипыванию, дали 64—70% листвы от контроля.

Изучение состояния растений, проведенное в 1976 г., показало, что листовая масса и через три года после двукратного ощипывания достигает лишь 55% от контроля. Однако листья продуцируются нормальных размеров. Уменьшение листопродукции обусловлено отмиранием части побегов прошлых лет (см. табл. 4). В результате поврежденные растения дают меньше побегов текущего года, чем контрольные. Этот процесс слабее выражен у растений, подвергавшихся однократному ощипыванию, а в варианте, где листва была удалена в конце сезона (см. табл. 2), листопродукция практически не отличалась от контроля.

В качестве показателя состояния растений после повреждения использовали также вертикальный прирост. Чаще всего он мало отличается от контроля, но может и отставать от него, если на данном участке или в данный год условия для развития растений были неблагоприятными (см. табл. 3). Наименьший прирост дают растения, на которых проводилось раннее и особенно двукратное удаление листвы.

Надежный показатель состояния растений — их цветение. Растения, подвергшиеся раннему удалению листвы, не цвели ни на следующий, ни на третий год после повреждения (см. табл. 2, 3). При позднем отчуждении листвы часть растений может цвести (Богачева, 1975).

Влияние величины изъятия на листопродукцию и прирост. Как уже указывалось, растения не возмещают утраченную фотосинтезирующую поверхность, если потери превышают 50% площади листвы (см. табл. 1, 3, 4), причем способ и время изъятия не имеют значения (Богачева, 1973). Однако на следующий год такие растения уступают контрольным по многим показателям — цветению, продуцируемой массе листьев, их числу и приросту (см. табл. 2, 3). Показатели выравниваются только через два года после повреждения.

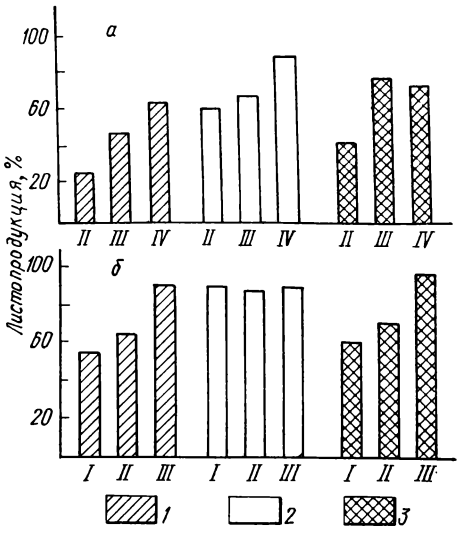


Рис. 2. Вторичная листопродукция ивы после удаления листьев на нижней (*а*) и верхней (*б*) площадках в процентах к уровню предыдущего года.

1 — общий вес листьев, *2* — число листьев, *3* — средний вес листа; I—IV — варианты опыта.

Как известно (Kulman, 1971), уменьшение прироста в общем пропорционально потере листвы. В наших опытах растения, с которых удаляли 100% листьев, имели более низкие показатели, чем растения, потерявшие только 50% листвы (см. табл. 3, 4); однако прирост такой тенденции не обнаруживает (Богачева, 1975).

Влияние условий произрастания на листопродукцию и прирост. Реакция растений на потерю листвы зависит от окружающих условий: погоды в год повреждения и предшествующие годы, степени благоприятности биотопа и т. д. При неблагоприятных условиях растения болезненнее реагируют на отчуждение листвы: резко уменьшается прирост, возрастает усыхание побегов, часть растений погибает.

Предполагая, что неблагоприятные условия создаются для растений в горах, на верхнем пределе их распространения, мы взяли для сравнительного изучения иву мохнатую, произрастающую в долине р. Соби и на горе Сланцевой, на 500—600 *м* выше. На верхнем пределе распространения ива не создает сплошных зарослей, а встречается в виде отдельных кустов высотой 30—70 *см*. Растения отличаются от долинных рядом особенностей: более мелкими листьями, более короткими побегами и т. д. (см. табл. 3 и 4). Было установлено, что в год повреждения растения на верхней площадке при удалении 100% листвы вновь распускают бóльшее число листьев (45,2% от начального количества), чем на нижней (17,4%), причем новые листья у первых крупнее

(соответственно 45,8% и 20,8% от контроля). К концу сезона горные растения вновь создают листовую массу, равную 21,0% от контроля, а равнинные — лишь 3,6%.

На следующий год растения на равнине чувствовали себя хуже, чем в горах (рис. 2). Этот неожиданный, на первый взгляд, результат легко объясним. Летние месяцы 1976 и 1977 гг. были необычайно сухими для Севера: по нескольку недель не выпадало дождей. Условия увлажнения оказались более благоприятными на площадке в горах, где растения получают конденсационную влагу, а толстый моховой покров предохраняет почву от пересыхания. Видимо, в некоторые годы растения в горах могут получать преимущество по сравнению с равнинными, несмотря на то, что находятся в более суровых климатических условиях.

Влияние условий увлажнения специально исследовалось в эксперименте, проведенном в 1977 г. На прежней площадке в долине р. Соби было отобрано еще 10 растений (см. табл. 5), кроме того, выделили новую площадку в сходном биотопе, но с достаточным увлажнением. При удалении 100% листвы ива, растущая на сухой площадке, к концу сезона выбросила листья в количестве, составляющем 62,8% от исходного; на влажной площадке — 71,3%. Вес нового листа на сухой площадке составил 43,0% от веса удаленных листьев, на влажной — 61,2%. В результате ивы на площадке с недостаточным увлажнением создали листопродукцию, равную 27,0% от снятой в начале сезона, а на влажной — 42,6%.

Заключение

Судя по результатам наших экспериментов, большие потери листвы у ивы мохнатой возмещаются за счет распускания побегов будущего года. В случае раннего изъятия растения к концу сезона способны возместить часть потерь в то же лето, так что суммарная листовая масса, созданная растением, превышает контроль. Однако фотосинтезирующая поверхность функционирует в течение значительно меньшего времени, и растение не может накопить достаточное количество запасных питательных веществ. Поэтому на следующий год сильно поврежденные растения не цветут и дают меньшую листовую массу (иногда почти вдвое); прирост также уменьшается, но менее заметно. Гибели растений в течение трех лет практически не наблюдалось.

В случае потребления меньшей (до 50%) части листовой поверхности растения не возмещают потери, так же как и при утрате большой доли фотосинтезирующей поверхности к концу вегетационного сезона. На следующий год они отстают от контрольных по листопродукции, хотя и в меньшей мере, и закладывают меньше генеративных побегов; к третьему году различия сглаживаются. Прирост у таких растений практически не отли-

чается от контроля. В неблагоприятных условиях среды (недостаточное увлажнение) растения хуже переносят повреждения, что наиболее заметно сказывается на листопродукции текущего и следующего годов и в меньшей степени — на приросте.

Как было показано ранее (Богачева, 1974), на Приобском Севере все листогрызущие насекомые — члены ивовой консорции — потребляют в среднем около 10% потенциальных запасов корма в ивняках и около 2% в тундровых сообществах, хотя отдельные растения бывают повреждены значительно более сильно. Кусты, листва с которых была объедена почти целиком, встречались в 1971 г. на «Харпе» и в 1977 г. на Полярном Урале. Последствия повреждений у отдельных растений должны исчезать в промежутке от одного массового размножения листогрызущих насекомых до другого. У основной массы растений повреждения не должны вызывать ощутимых последствий. Поэтому листогрызущих насекомых в биогеоценозах Севера нельзя считать «вредителями». Это члены биогеоценозов, производящие перераспределение органической материи, созданной на первом трофическом уровне, и ускоряющие круговорот веществ в естественных циклах тундровых биогеоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н. Отавность у некоторых кормовых растений на тундровых пастбищах.— Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, сер. Оленеводство, вып. 4. Л., 1939.

Богачева И. А. Листовая продукция ивняков тундры Южного Ямала и ее возобновление.— Тезисы докладов Уральской конференции молодых ученых «Человек и биосфера». Свердловск, 1973.

Богачева И. А. Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых в тундровых биогеоценозах.— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 88. Свердловск, 1974.

Богачева И. А. Отдаленное влияние удаления листвы на иву *Salix lanata* в зоне лесотундры.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1975.

Вахтина Т. В. Динамика урожайности и использование листьев некоторых кормовых кустарников тундры в оленеводстве.— Проблемы Севера, вып. 8. М.— Л., «Наука», 1964.

Вержуцкий Б. Н., Докийчук Т. А., Животова М. М. Биохимические изменения в хвое лиственничного подроста, поврежденного пилильщиком *Pristiphora wesmaeli* (Tischb.), и значение этих изменений для хвоегрызущих насекомых.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., № 10, вып. 2. Новосибирск, 1971.

Гиляров М. С. Роль почвенных животных в круговороте веществ в биогеоценозах.— Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценологических стационаров, ч. 1. Л., 1971.

Злотин Р. И., Ходашова К. С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота.— Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.

Иерусалимов Е. Н. Влияние объедания верхнего полога листогрызущими насекомыми на некоторые элементы лесного биогеоценоза. Автореф. канд. дисс. М., 1967.

Иерусалимов Е. Н. О содержании крахмала и жиров в повреждавшихся сосновым шелкопрядом деревьях сосны обыкновенной.— Вопросы защиты леса, вып. 65. М., 1974.

Мозолевская Е. Г., Марушина Н. Г. Влияние лунки серебристой на состояние и прирост дуба.— Изв. высш. учебн. завед., Лесной ж., 1976, № 3.

Моисеенко Ф. П., Кожевников А. М. Потери прироста в сосняках, поврежденных пилильщиками.— Лесное хозяйство, 1963, № 9.

Петрова В. П., Березовская Н. М. Динамика флавоноидов, растворимых углеводов и общего азота в листьях дуба при повреждении дубовой листовой филлоксерой.— Ж. общ. биол., 1977, т. 38, № 1.

Петрусевич К., Гродзиньский В. Значение растительноядных животных в экосистемах.— Экология, 1973, № 6.

Программа и методика биогеоценологических исследований. Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М., «Наука», 1966.

Рафес П. М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе.— Защита леса от вредных насекомых. М., «Наука», 1964.

Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М., «Наука», 1968.

Рафес П. М. Принципы определения ущерба, наносимого насекомыми лесу.— Труды МОИП, отд. биол., 1970, т. 38.

Рафес П. М. О взаимоотношениях между листогрызущими насекомыми и кормовым растением.— Докл. АН СССР, 1972, т. 207, № 2.

Рафес П. М., Гниненко Ю. И., Соколов В. К. О взаимодействиях дерева и листогрызущих насекомых.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, № 6.

Стебаев И. В., Гукасян А. Б. Прямокрылые насекомые (*Tettigonioidea* и *Acrididae*) как стимуляторы микробиологических процессов распада и минерализации растительной массы в луговых степях Западной Сибири.— Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 2.

Танский В. И. Оценка роли кормового режима в динамике численности насекомых с точки зрения общей теории системы.— Ж. общ. биол., 1975, т. 36, № 5.

Тихомиров Б. А. Особенности зоокомпонента биогеоценозов тундры. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1970.

Турчинская И. А. Влияние объедания листьев непарным шелкопрядом и другими листогрызущими вредителями на рост дуба.— Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 2.

Чернов Ю. И., Ходашова К. С., Злотин Р. И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения.— Ж. общ. биол., 1967, т. 48, № 2.

Шварц С. С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозе.— Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 5.

Churchill G. B., John H. H., Duneon D. P., Hodson A. C. Long-term effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar.— Ecology, 1964, vol. 45.

Franklin R. T. Insect influences on the forest canopy.— Ecol. Stud., 1970, vol. 1.

Harris P. Insects in the population dynamics of plants.— Insect/Plant Relationships: Symp., London, 1971. Oxford, 1972.

Hori K. Studies on the feeding habits of *Lygus disponsi* Linnavouri (Hemiptera: Miridae) and the injury to its host plant. IV. Amino acids and sugars in the injured tissue of sugar beet leaf.— Appl. Entomol. and Zool., 1973, N 3.

Horman D. M. Regeneration of foliage in European larches, *Larix decidua* Mill., after attack by the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* Htg. in Maryland.— Chesapeake Sci., 1974, vol. 15, N 1.

Kegg J. D. Oak mortality caused by repeated gypsy moth defoliation in New Jersey.— J. Econ. Entomol., 1973, vol. 66, N 3.

Kulman H. M. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees.— Ann. Rev. Entomol., 1971, vol. 96, N 1—2.

Luitjes J., Minderman C. De spinselblattwesp van de lariks.— Nederl. bosbouw.-tijdschr., 1959, vol. 31, N 9.

Nuorteva P. A three-year survey of the duration of development of *Cynomyia mortuorum* (L.) (Dipt., Calliphoridae) in the conditions of a subarctic fell.— Ann. Entomol. Fenn., 1972, vol. 38, N 2.

Tenow O. Leaf-eating insects on the mountain birch of Abisko (Swedish Lapland) with notes on bionomics and parasites. Uppsala, 1963.

Varley G. C. The effect of grazing by animals on plant productivity.— Secondary productivity of terrestrial ecosystems, vol. 2. Warszawa-Krakow, 1967.

Witter J. A., Mattson W. Y., Kulman H. M. Numerical analysis of a forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) outbreak in northern Minnesota.— Can. Entomol., 1975, vol. 107, N 8.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ 1979

В. А. ДАВЫДОВ

ЗНАЧЕНИЕ ПОЛЕВОК В ПОДДЕРЖАНИИ СТАБИЛЬНОСТИ И ВЫСОКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛУГОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Проведенные в последнее время комплексные биологические исследования в плане Международной биологической программы выдвинули по актуальности на одно из первых мест в современной экологии и биогеоценологии проблему взаимоотношений растений и растительноядных животных.

Деятельность животных в функционировании растительных сообществ оценивается неоднозначно. Несмотря на положительную роль в некоторых биогеоценотических процессах, травоядные животные заметно снижают продукцию растений, угнетая развитие поедаемых видов. По-видимому, конечный итог их деятельности может проявляться по-разному и определяется многими факторами.

В данном исследовании мы попытались выяснить конкретные механизмы фитоценотических перестроек лугов умеренной зоны, возникающих под воздействием наиболее распространенных (в указанных биотопах) грызунов. С этой целью был выбран район Ильменского заповедника, где самым массовым грызуном (доминантным консументом), населяющим луга, оказалась пашенная полевка *Microtus agrestis* Linnaeus (Гашев, 1974). Методы и отдельные результаты работы, проводимой с 1972 по 1976 гг., опубликованы (Давыдов, Коробейникова, 1974; Давыдов, 1978). Суть экспериментов сводилась к тому, что разгороженный стеклом на секции однородный участок разнотравно-снытьевой ассоциации горно-ключевого луга в разной степени (от 10 до 80%) стравливался полевками. Площадки с ненарушенной растительностью служили контролем. По данным картирования растений до запуска и после изъятия животных судили о предпочитаемости тех или иных растений. Биомассу растений и величину потребления определяли по укосам в опытных (с полевками) и контрольных секциях, площади которых в разные годы не перекрывались. На площадках произрастало более 50 видов цветковых растений; доминировали сныть (*Aegopodium podagraria* L.) и клевер (*Trifolium medium* L.), которые давали

50—60% всей биомассы растений. Сравнивая состав укосов с опытных (после изъятия полевок) и контрольных секций, установили, что доминанты и составляли основную часть рациона животных (более 50%).

Результаты исследований, проведенных в 1972 г. (Давыдов, 1978), показали, что воздействие полевок приводит к определенной депрессии поедаемых растений и в то же время к увеличению общей продукции за счет разрастания непоедаемых, но более продуктивных видов.

Летом 1973 г. на той же луговине были заложены (загорожены стеклом) еще три площадки, с 4 по 9 июля растительность на них была стравлена полевкам по несколько измененной схеме: 0 (контроль), 10, 20, 40 и 80% потравы.

В следующем году после потравы на начальных этапах вегетационного периода (15 мая) вегетирующая растительность была представлена следующими видами: лютиком золотистым, манжеткой темнолистной, медуницей мягчайшей, купальницей европейской, снытью, клевером средним, первоцветом крупночашечным, горцем змеиным, лабазником вязолистным, бодяком широколистным, фиалкой собачьей, побегами злаков и осок. Но в контроле и опытных секциях степень развития растений оказалась неодинаковой. Если в контроле бутоны купальницы только начинали формироваться, то в секциях с 80%-ной потравой они были вполне сформированы и начинали раскрываться. В этот период в контроле наблюдалось цветение отдельных растений медуницы, а большая их часть имела нераспустившиеся бутоны. В опытных секциях с 80%-ной потравой цветущие экземпляры медуницы преобладали, а некоторые растения сныти достигали высоты 12—14 *см*, т. е. оказались намного больше контрольных (2—5 *см*). Скорость развития растений в опыте с 40%-ной потравой также оказалась выше, чем в контроле. Однако в секциях с 20 и 10% потравы и в контроле различий в фенологии не оказалось, и общая ритмика развития растений была сходной. Проведенные укосы дали следующее распределение биомассы и отмершей растительности по вариантам (табл. 1).

Максимальная биомасса (в 2,5—3 раза выше, чем в контроле) наблюдалась в варианте, где в предшествующее лето было стравлено 80% всей растительности. Достоверные различия по запасам биомассы отмечены также между контролем и вариантами опыта с 40 и 20%-ной потравой и лишь между вариантом с 10%-ной потравой и контролем разница недостоверна. В общем фенология развития растений коррелировала с запасами биомассы по вариантам. Минимальная величина отмершей растительности (в три раза меньшая, чем в контроле) отмечена в варианте с максимальной потравой, что можно было заметить и визуально. Меньше, чем в контроле, было подстилки и в варианте с 40%-ной потравой. Максимальная ее величина (113%)

Таблица 1

Запас биомассы и мертвой растительной массы на площадках через год после воздействия полевок, $г/м^2$ воздушно-сухого веса

Показатель	Степень потравы, %				
	80	40	20	10	0 (контроль)
Середина мая					
Биомасса	87±6,4	72±10	49±3,4	37±2,2	38±1,6
Мертвая растительная масса	181±8,3	377±34,6	477±18,5	533±7,5	470±8,1
Середина июля					
Биомасса	312±7	347±10	320±10	323±11	292±7
Мертвая растительная масса	184±12	136±14	131±11	114±12	110±9
Первая декада августа					
Биомасса	326±111	382±14	342±12	339±10	307±7
Мертвая растительная масса	124±11	112±11	87±9	95±9	86±9

наблюдалась в секциях, где предшествующим летом было стравлено 10% растительности.

Известно, что отмершая растительность (опад, подстилка) отрицательно влияет на рост и развитие растений, особенно находящихся на начальных стадиях роста (Семенова-Тян-Шанская, 1960). Вероятно, именно это обстоятельство и обусловило различия в фенологии и, соответственно, в биомассе. Так, в варианте с максимальной подстилкой (10%-ная потрава) биомасса растений по средним значениям была даже несколько ниже, чем в контроле. Отрицательное влияние подстилки на рост и развитие растений определяется не только комплексом химических факторов (Винтер, 1964; Мороз, 1973; Гродзинский, 1974), но и затенением, которое оказывает отмершая растительность на проросток, лишая его в течение некоторого периода интенсивного освещения, а также ухудшением других микроклиматических условий. Например, температура, измеренная в полуденные часы солнечного дня (температура воздуха 23°) на поверхности почвы в разных секциях, имела обратную зависимость от величины (толщины) отмершей растительности:

Степень потравы, %	Температура, °С
0 (контроль)	9,5
10	7,8
20	9,2
40	11,2
80	13,4

Таблица 2

Зависимость влажности почвы от степени предшествующей потравы, %

Глубина почвы, *см*	Степень потравы, %				
	80	40	20	10	0 (контроль)
5	10,8	12,8	16,2	19,9	14,3
15	14,5	20,0	19,9	20,2	19,2
25	13,3	15,2	14,7	15,7	12,7
35	12,4	15,6	14,3	12,6	12,4

Наибольшая разница температур наблюдалась в вариантах опыта с минимальной и максимальной подстилкой, причем в варианте с наименьшей подстилкой температура верхнего слоя почвы была самой высокой. Следовательно, в весенний период отмершая растительность в определенной степени обусловливает температурный режим верхнего слоя непрогретой почвы, что сказывается на процессах роста и развития растений.

Если между величиной подстилки и температурой почвы наблюдалась обратная зависимость, то с влажностью почвы ее корреляция оказалась практически прямой (табл. 2). Однако пласт отмершей растительности оказал влияние на распределение влаги только в верхнем слое почвы (до 10 *см*), практически не затронув более глубоких слоев (15—35 *см*). Несомненно, подстилка влияет на ряд важных для роста и развития растений (особенно на начальных этапах вегетации) экологических факторов, таких, как освещенность, температура и влажность почвы.

В середине июля, в период интенсивной вегетации растений, на площадках снова был проведен учет биомассы и мертвой растительности (см. табл. 1). Если в мае максимальная биомасса наблюдалась в варианте с 80%-ной потравой, то в это время она оказалась наибольшей в секциях, где было стравлено 40% покрова. В этом варианте биомасса растений была на 60 *г/м*^{2} выше, чем в контроле. Изменилось и ее соотношение между контролем и вариантами с 10 и 20% потравы. В мае растения обладали практически одинаковой продукцией, а в середине июля она оказалась больше, чем в контроле, в вариантах с потравой: в секциях с 10% потравы на 30 *г/м*^{2}, а в секциях с 20% — почти на 40 *г/м*^{2}. В секции, где в предшествующее лето было стравлено 80% лугового покрова, в мае развитие растительности шло самыми быстрыми темпами и продукция растений была максимальной, но в июле она оказалась такой же, как в контроле.

Особый интерес представляет сравнение числа побегов на 1 *м*^{2} площади по вариантам. Так, в середине августа в вариан-

тах с нулевой и 10%-ной потравой этот показатель имел близкие значения (соответственно 1052±72 и 996±72), в вариантах с 20, 40 и особенно с 80%-ным предшествующим отчуждением травостоя понижался, достигая минимального значения в последнем варианте (соответственно 825±54; 764±84 и 731±66). Наблюдаемое изрежение растительности в двух последних секциях произошло на фоне увеличения доли крупностебельных растений.

Распределение подстилки в разных вариантах опыта к середине июля оказалось более равномерным (см. табл. 1). За прошедшие два месяца (с мая по июль) на площадках разложилась большая часть подстилки, и абсолютные ее значения уменьшились в 1,5—4 раза. Наибольшая скорость разложения отмершей растительной массы (по сопоставлению абсолютных величин) оказалась в вариантах с 10 и 20% потравы. Такое сопоставление для оценки темпов разложения нам представляется возможным, так как к этому периоду величина свежего опада от вегетирующих растений не превышала 10%. Несколько медленнее проходило разложение подстилки в вариантах с 40% потравы и в контроле, еще медленнее — в секциях с наибольшей потравой. Несмотря на то, что в последнем варианте воздействие полевок было максимальным, опад в значительной степени составляли стебли крупных растений, оставшихся после потравы (в основном непоедаемых видов, таких, как лабазник вязолистный), а также остатки сгрызенных, но не съеденных в свое время полевками растений, также крупностебельных. И хотя в секциях этого варианта величина подстилки весной была наименьшей, а предшествующее воздействие полевок наибольшим, малая скорость ее разложения, вероятно, определялась именно наличием значительной доли крупного стеблевого материала, разлагающегося более медленно, чем листья или стебли мелких растений.

Совпадение скоростей разложения подстилки в контроле и варианте с 40% потравы, по-видимому, вызвано тем, что подстилка в этих секциях оказалась «обогащенной» медленно разлагающейся фракцией, которая как бы замедлила общую скорость деструкции. Кроме того, в более толстом слое подстилки абсолютные темпы ее минерализации должны быть выше, так как в этом случае создаются более благоприятные условия для жизнедеятельности деструкторов, чем в тонком слое.

В первой декаде августа, в период максимального развития травостоя, снова был проведен учет запаса биомассы растений и подстилки (см. табл. 1). Количество отмершей растительной массы по вариантам варьировало меньше, чем в июле, однако о темпах ее разложения в различных секциях судить стало невозможно, так как к этому времени значительную часть подстилки уже составлял свежий опад. Величина укосов зеленой биомассы, как и ожидалось, оказалась наибольшей. В это вре-

Таблица 3

Восстановление некоторых видов растений через год после воздействия полевок

Степень потравы, %	Количество побегов до потравы			Количество побегов после потравы		
	Сныть	Клевер	Лабазник вязолистный	Сныть	Клевер	Лабазник вязолистный
0 (контроль)	98±6,9	61±6,3	3,6±0,8	104±7,5	76±8,3	3,0±0,5
10	86±6,4	58±6,9	4,0±1,1	72±5,1	54±6,7	5,6±0,6
20	78±7,0	73±7,2	2,6±0,3	50±4,9	41±6,5	4,6±1,2
40	93±7,7	66±5,5	4,0±1,1	44±5,0	26±4,2	6,6±1,1
80	81±6,3	60±5,8	3,6±0,66	42±4,8	38±5,5	6,3±0,8

Примечание. Для клевера и сныти количество побегов указано в расчете на 1 $м^2$, а для удлиненных и генеративных побегов лабазника вязолистного — на площадь секции 3,6 $м^2$.

мя на площадках была зарегистрирована максимальная фактическая первичная продукция (Гортинский и др., 1973).

Несмотря на то, что к этому времени запас надземной биомассы растений оказался несколько выше, чем в июле, ее соотношения по вариантам остались прежними: максимальная величина была отмечена в варианте с 40%-ной потравой, а минимальная — в контроле. Биомасса растений в секциях с 80%-ной потравой оказалась меньше, чем с 10 и 20%-ной, но не меньше, чем в контроле. Таким образом, даже экстремальное разовое воздействие грызунов на растительность (предыдущим летом была отчуждена большая часть лугового покрова), не превысило «уровень компенсации» фитоценоза (Работнов, 1973), так как в следующем году после воздействия снижения продукции не произошло.

Вероятно, в этой способности луговых ценозов и заключается один из важнейших эндогенно-детерминированных регуляторных механизмов, присущий фитоценозу как целостной биологической системе, направленной на поддержание определенного уровня продуктивности и позволяющей систематически использовать луга в хозяйственной деятельности. Увеличение продукции, как и в предыдущих опытах, существенным образом оказалось связанным с изменением соотношения видов на площадке (табл. 3). В первую очередь следует отметить резкое увеличение количества удлиненных и генеративных побегов таволги вязолистной. По сравнению с предыдущим годом их число в секциях, в которых предшествующим летом было стравлено 40 и 80% растительности, возросло в три-четыре раза. В этих секциях также увеличилось количество удлиненных вегетативных побегов чемерицы. Даже там, где полевки сгрызли 10 и 20% растений, произошла заметная перестройка видового состава по сравнению с прошлогодним и контролем. Заметно повыси-

Таблица 4

Высота и вес побегов сныти и клевера в период максимального развития травостоя через год после воздействия полевок

Степень потравы, %	Высота, *см*		Средний вес, *г* абсолютно сухого вещества	
	Сныть	Клевер	Сныть	Клевер
0 (контроль)	41±1,2	36±1,9	1,06	1,12
10	41±1,2	34±1,6	0,94	0,02
20	39±1,3	31±1,7	0,94	0,84
40	33±1,2	23±1,5	0,72	0,70
80	28±1,5	21±1,6	0,75	0,66

Примечание. Средний вес побегов вычисляли по 50 экз. растений каждого вида.

лось и число побегов бодяка разнолистного. Однако вследствие его неравномерного распределения на площадке в отдельных секциях с 40 и 80% потравой его биомасса оказалась в два — пять раз больше, чем в контроле. Напротив, количество и биомасса растений, составляющих основу рациона полевок — сныти и клевера, уменьшились, а также снизились их средний вес и высота побегов (табл. 4).

Несмотря на некоторые различия в цифровых показателях, картина изменений, происшедших в фитоценозе, совпала с картиной предыдущего опыта (Давыдов, 1978). Биомасса растений в опытных секциях увеличилась за счет непоедаемых, но более продуктивных видов, чем избирательно выедаемые виды растений (сныть, клевер). Подобное угнетение и даже полное выпадение сныти из травостоя под воздействием кабанов отмечают О. В. Смирнова и П. Ф. Голенкова (1975), а факты депрессии бобовых описаны многими авторами (Мусатова, 1939; Уолкер, Потер, 1974; Милторп, 1964, и др.).

Таким образом, даже разовое воздействие грызунов может существенным образом сказаться на видовом составе (соотношении видов) и продукции растительного сообщества. Механизм этого явления понятен в общих чертах и обусловлен тем, что растения в фитоценозе постоянно находятся в состоянии напряженной внутри- и межвидовой конкуренции (Сукачев, 1953; Раменский, 1971; Милторп, 1964), и поэтому сгрызание или повреждение фитофагами определенных растений снижает их конкурентную способность по сравнению с соседними интактными, и в последующем они могут быть элиминированы. Вытеснение предпочитаемых видов растений непоедаемыми отмечено многими исследователями (Злотин, Ходашова, 1974; Хлебникова, 1974, 1975а, б; 1976; Абатуров и др., 1975; Ракитина и др., 1975; Мирошниченко, 1975а, б).

Конкретные причины подобных флористических перестроек раскрываются в работах ботаников-луговедов, изучающих зако-

номерности возобновления многолетних луговых растений и последствия их сенокошения. Так, исследователями (Смелов, 1937; Смелов, Морозов, 1939; Танфильев, 1940; Братенкова, 1974; Качура, 1974; Фьюнес, 1974; Олереншоу, 1974) показаны отрицательные последствия срезания надземной части луговых растений на их последующие продукцию и возобновление[1]. Эти показатели у изученных видов находятся в обратной зависимости от частоты срезания. Срезание или стравливание растений изменяют существующие у них коррелятивные отношения (Синнот, 1963; Казарян, 1969; Кефели, 1973), что ведет к деградации корневой системы, уменьшению запасных веществ в подземных органах (Милторп, 1964) и в итоге к гибели растений, особенно в зимний период, или отрицательно сказывается на возобновлении и последующем развитии (Смелов, 1937; Танфильев, 1940; Ларин, 1960; Калинина, 1974). Избирательное выедание тех или иных видов вызывает их депрессию, что благоприятствует развитию и захвату территории непоедаемыми и наиболее конкурентоспособными видами растений.

Подобные довольно быстрые и значительные перестройки флористического состава, происходящие вследствие напряженной межвидовой конкуренции в фитоценозе, определяются также и условиями произрастания, что в совокупности обусловливает продолжительность, степень развития отдельных растений и их габитус (Харпер, 1964; Милторп, 1964). Ф. Милторп в работе, посвященной анализу межвидовой конкуренции у растений, замечает: «Преуспевание любого вида зависит от степени развития образовательной ткани, или меристемы, реакции на температуру, которая господствует в период возобновления роста, и величины фотосинтетического аппарата (площади листьев) в начале сезона вегетации. Эти факторы сильно влияют на рост в данный вегетационный период и возможность выживания и возобновления роста в следующий сезон вегетации. Сроки и интенсивность пастьбы изменяют существующие отношения, так как оказываются иными площадь листовой поверхности и расположение листьев, число и размер локализованных в определенных участках точек или зон роста и мощность корневой системы каждого вида» (1964, с. 428). При этом некоторые виды растений могут довольно быстро реагировать на благоприятные для себя фитоценотические изменения увеличением численности и переходом вегетативных побегов в генеративные. И. Г. Серебряков указывает, что длительность ювенильных и

[1] При ежегодном внесении соответствующих доз элементов минерального питания можно в течение длительного срока получать и отчуждать большое количество надземной биомассы растений (около 60 *ц/га*) без снижения продукции лугового ценоза (Cook, 1960, цит. по Работнову, 1967). Однако ясно, что сенокошение приводит к отбору определенных видов растений, которые менее других угнетаются указанной формой воздействия (Раменский, 1971; Работнов, 1974; Сукачев, 1975).

виргинильных периодов в жизни растений в значительной степени определяется спецификой окружающих условий, что «...на освободившихся местах ювенильные растения развиваются во много крат быстрее» (1952, с. 113).

По-видидмому, некоторые виды растений при изменении условий существования в благоприятную для них сторону могут почти синхронно реализовывать свои возможности, которые особенно очевидно проявляются на следующее лето. Подчеркивается вредность весеннего стравливания (Балюра, 1940; Танфильев, 1940), когда растения «еще не восполнили питательных веществ, израсходованных на образование побегов в первые дни их развития» (Ларин, 1960, с. 33).

Как отмечает А. Р. Чепикова (1940, 1948), молодые и отавные побеги летнего периода на начальных этапах своего развития практически полностью зависят от наличия питательных веществ материнского растения, и по своему типу питания они скорее являются гетеротрофами, чем автотрофами. Осенний отавный побег, обладая меньшей активностью ростовых процессов, в меньшей мере расходует энергосубстратные вещества.

Однако отрицательное воздействие потравы сказывается не только на балансе питательных веществ поврежденных растений. Почти все луговые растения — многолетники с однолетними монокарпическими побегами, возобновляющиеся, как правило, вегетативным путем из почек возобновления (Шенников, 1941; Раменский, 1971; Работнов, 1974). Как установлено обширными и детальными исследованиями И. Г. Серебрякова (1947, 1948, 1952, 1959, 1962) и его школы (Борисова, 1960; Денисова, 1959; Красникова, 1960), почка возобновления, из которой побег тронется в рост следующей весной, закладывается предыдущим летом. Согласно классификации И. Г. Серебрякова (1947), многолетние травянистые растения по особенностям формирования этих почек подразделяются на три группы:

1. Растения, у которых за вегетационный период в почках возобновления полностью формируются побеги будущего года, а также соцветия и цветки. С наступлением следующего вегетационного сезона у них происходят раскрытие, рост побега и цветение.

2. Растения, у которых в почках возобновления формируется вегетативная часть, а формирование соцветий и цветков происходит при его прорастании на следующий год.

3. Растения, у которых даже вегетативная часть формируется не полностью. Следующей весной происходит доформирование листьев, а затем соцветий.

Таким образом, становится понятным, почему растения, относящиеся по этим морфогенетическим признакам к разным группам, по-разному реагируют на отчуждение их надземной сферы. Вероятно, отрицательнее всего потрава и сенокошение сказываются на растениях до образования почек возобновле-

ния, а при прочих равных условиях — на растениях, относящихся к третьей группе, у которых за лето окончательно не формируется даже вегетативная часть будущих побегов. Следует заметить, что наиболее поедаемые полевками виды растений (сныть и клевер средний), согласно исследованиям О. В. Смирновой (1967) и Г М. Денисовой (1959) и собственным наблюдениям, относятся именно к последней группе и поэтому испытывают значительную депрессию даже после их одноразового сгрызания. Отчуждение надземной сферы растения, нарушающее коррелятивные отношения до сформирования им почек возобновления, не только уменьшает приток энергосубстратных веществ в неассимилирующие органы, но и может существенно отразиться на реализации эпигенетической программы роста и развития растения. В таких условиях почки возобновления, очевидно, могут не сформироваться.

Последствия воздействия животных-фитофагов на растительное сообщество определяются многими факторами. Из них, на наш взгляд, наиболее важны следующие: структура растительного сообщества, фаза развития растений в момент повреждения, некоторые биологические свойства предпочитаемых и непоедаемых растений (тип побегов, тип формирования почек возобновления, способность к регенерации повреждаемых растений, конкурентная способность и скорость размножения непоедаемых), численность животных (величина изъятия), пищевая специализация (поедание надземных или подземных частей, семян растений), а также ряд экологических факторов, в первую очередь влагообеспеченность растений. Показано (Танфильев, 1940; Смелов, 1937; Толебаев, 1971; Абатуров, Середнева, 1973; Братенкова, 1974; Инфанте, Лукас, 1974; Batzli, Pitelka, 1970; Braun, 1973), что наиболее отрицательно воздействие грызунов на растительность сказывается в засушливые сезоны или в аридных областях. Следует также отметить необходимость учета фитоценотических перестроек, происходящих в растительном покрове под воздействием фитофагов, и значение флористических перестроек.

Как было установлено (Давыдов, 1978), в среднем за сутки одна полевка отчуждает примерно 16 *г* биомассы растений в воздушно-сухом весе. Экстраполируя полученные данные на существующую плотность полевок, которая на изучаемых лугах в летний период в среднем за три года оказалась немногим более 100 особей на 1 *га* (Гашев, 1974), отметим, что они отчуждают около 4% чистой первичной продукции лугового покрова, и это хорошо согласуется с данными других авторов (Петрусевич, Гродзиньский, 1973; Злотин, Ходашова, 1974; Gebczynska, 1970; Hansson, 1974; Sawicka-Kapusta и др., 1975, и др.). Подобная нагрузка кажется незначительной и не должна существенно сказаться на растительном сообществе. Но здесь нужно учитывать некоторые особенности питания грызунов, во-первых,

существующую избирательность травоядных животных в поедании растений. Поэтому общая незначительная нагрузка на фитоценоз для отдельных видов растений может оказаться очень существенной.

Согласно исследованиям (Evans, 1973), у пашенной полевки одни и те же виды растений в разных местах обитания составляли разную долю в рационе, причем растения, составлявшие его основу, были доминантами и субдоминантами растительного покрова, а предпочитаемость полевками тех или иных видов не коррелировала с содержанием в них растворимых пепсином белковых фракций. Следовательно, стратегия питания доминантных консументов, вероятно, строится в основном на поедании наиболее многочисленных видов растений.

Во-вторых, несмотря на довольно большой индивидуальный участок полевок (несколько сотен квадратных метров), территория, на которой зверек кормится и проводит большую часть активного времени, может составлять всего несколько квадратных метров (Миронов, 1973; Литвин и др., 1975; Карулин и др., 1974; Карулин и др., 1976). Вероятно, растительность такого участка испытывает кормовую нагрузку до тех пор, пока на ней остаются предпочитаемые растения, удобные для поедания. Эта трофическая нагрузка, приводящая к определенной депрессии поедаемых видов, отрицательнее всего, как уже указывалось выше, сказывается на растениях, находящихся на ювенильной фазе развития, до сформирования ими почек возобновления. Однако наибольшая численность полевок на лугах наблюдается в конце вегетационного периода, когда большинство побегов многолетних растений завершают малые (летние) циклы развития. В этом, вероятно, проявляется тонкая настройка одного из механизмов, действующих между разными компонентами в сложившихся биогеоценозах. Увеличение пресса воздействия травоядных животных, следующее, как правило, в средних широтах от весенне-летнего периода к осеннему, в целом сопровождается снижением степени необратимых последствий в растительном сообществе, а также уменьшением относительной доли поедаемой биомассы растений. В противном случае происходили бы резкие колебания соотношения видового состава растительного покрова, приводящие к его неустойчивости и деградации всего биоценоза. Данный механизм действует между важнейшими компонентами биогеоценоза; характер и последствия их взаимосвязи во многом определяют функциональные особенности и дальнейшую судьбу многих членов сообщества (Шварц, 1971).

Таким образом, даже при невысокой плотности грызунов те или иные участки растительного сообщества попеременно испытывают незаметное, но преобразующее воздействие грызунов, благоприятствующее разрастанию непоедаемых или малопоедаемых растений, повышая тем самым их эдификаторную роль в

растительном сообществе. Это способствует повышению эквитабильности (Peet, 1974) и микромозаичности травостоя[2]. При наличии нескольких видов фитофагов, занимающих разные экологические ниши, или способности членов популяции доминантного консумента при фитоценотических перестройках адаптироваться к поеданию наиболее распространенных видов растений, существование такого механизма исключает значительное колебание видового состава фитоценоза и, вероятно, будет способствовать сохранению и повышению его разнообразия, но в определенных пределах, насколько этому благоприятствуют экологические факторы (эдафические и другие). Подобная взаимосвязь грызунов и растений не является ведущим фактором, способствующим флористическому богатству ценозов, а действует на фоне других, более мощных по своему проявлению, таких, как абиогенные экологические факторы («Постановление Первого всесоюзного симпозиума...», 1965) и собственно фитоценотические (Сукачев, 1953; Раменский, 1971; Работнов, 1975), но тем не менее жизнедеятельность полевок способствует нормальному функционированию лугового биогеоценоза. Такие отношения усложняют организацию всего биогеоценоза и повышают его стабильность. Их возникновение, очевидно, обусловлено длительной совместной эволюцией сопряженного звена в системе наземных биогеоценозов — автотрофного компонента и фитофагов.

Анализируя фактический материал и литературные данные, можно заключить, что полевки в травянистых сообществах способствуют как повышению продукции фитоценоза, так и его стабильности и являются важным фактором в структурно-функциональной организации луговых биогеоценозов.

Исходя из представлений о существующей в природе значительной гетерогенности разных членов популяций (микропопуляций) животных и общебиологической важности такого явления, определяющего в конечном счете широкие адаптивные способности и функциональное единство всей популяции (Шварц, 1969; Шварц и др., 1972; Майр, 1974), а также исходя из собственных наблюдений за питанием полевок в связи с обсуждаемой здесь проблемой можно предположить следующую гипотезу.

У разных членов популяции грызунов, населяющих какой-либо биотоп, например луговой, существует генетическая дифференциация, обусловливающая различную предпочитаемость тех или иных видов растений. Причем эта трофическая детерминированность находится в определенном пропорциональном отношении между численностью некоторых видов растений и количеством животных, предпочитающих эти растения, т. е. у боль-

[2] Взаимосвязь между мозаичностью и микрокомплексностью степного покрова и жизнедеятельностью животных отмечена Е. М. Лавренко (1952), однако нужно заметить, что ее возникновение он связывал с их роющей деятельностью.

шей части животных популяции основу рациона составляют растения-доминанты, у меньшей — субдоминанты и т. д. У животных, основу рациона которых составляют немногочисленные виды растений, размножение, вероятно, в определенной степени сдерживается кормовой базой. При изменении экологических факторов и в силу собственных фитоценотических перестроек годичные изменения флористического состава фитоценоза влекут за собой (путем миграции или разной скорости размножения) изменения в соотношении генофонда грызунов (по трофизму), населяющих данный биотоп; при этом общее колебание численности грызунов из-за их высокой потенциальной способности к размножению может быть незначительным. При существовании такого способа питания популяция грызунов становится «следящей системой» по отношению к видовому составу растительного сообщества, что позволяет ей рациональнее использовать кормовые ресурсы.

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров Б. Д., Середнева Т. А. Роль малого суслика в формировании биологической продукции в полупустыне.— Экология, 1973, № 6.

Абатуров Б. Д., Ракова М. В., Середнева Т. А. Воздействие малых сусликов на продуктивность растительности полупустыни Северного Прикаспия.— Роль животных в функционировании экосистем. М., «Наука», 1975.

Балюра В. Е. Результаты зимней пастьбы овец на естественных пастбищах.— Вестн. с.-х. науки, Кормодобывание, 1940, № 3.

Борисова М. А. Побегообразование у некоторых видов злаков Стрелецкой степи Курской области.— Вопросы биологии растений. Уч. зап. МГПИ, 1960, т. 57, вып. 4.

Братенкова Е. С. Пастбищное использование лугов в лесотундре.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов), вып. 3, Якутск, 1974.

Винтер А. Новые физиологические и биологические стороны взаимоотношений между высшими растениями.— Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.

Гашев Н. С. О смене доминирующих видов грызунов Ильменского заповедника.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных, ч. 2. Свердловск, 1974.

Гортинский Г. Б., Калинина А. В., Понятовская В. М. К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности.— Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.

Гродзинский А. М. Проблемы почвоутомления и аллелопатия.— Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах, вып. 5. Киев, «Наукова думка», 1974.

Давыдов В. А. Роль мышевидных грызунов в луговых биогеоценозах (на примере *Microtus agrestis*).— Биогеоценологические исследования на Южном Урале. Труды Ин-та экологии растений и животных, вып. 108. Свердловск, 1978.

Давыдов В. А., Коробейникова В. П. Экспериментальное изучение влияния грызунов на луговую растительность.— Экология, 1974, № 2.

Денисова Г. М. Побегообразование у *Trifolium medium*.— Бот. ж., 1959, т. 44, № 11.

Злотин Р. И., Ходашова К. С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., «Наука», 1974.

Инфанте Ф. П., Лукас Е. Частота скашивания и азотная фертилизация на четырех возделанных пастбищах.— XII международный конгресс по луговодству, ч. 1. М., 1974.

Казарян В. О. Старение высших растений. М., «Наука», 1969.

Калинина А. В. Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики (их структура и продуктивность). Л., «Наука», 1974.

Карулин Б. Е., Литвин В. Ю., Никитина Н. А., Хляп А. А., Зенькович Н. С., Альбов С. А. Изучение активности, подвижности и суточного участка обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) путем мечения зверьков радиоактивным кобальтом.— Зоол. ж., 1974, т. 53, № 7.

Карулин Б. Е., Литвин В. Ю., Никитина Н. А., Хляп Л. А., Охотский Ю. В. Изучение активности, подвижности и суточного участка полевки-экономки *Microtus oeconomus* на полуострове Ямал с помощью мечения радиоактивным кобальтом.— Зоол. ж., 1976, т. 55, № 7.

Качура Н. Н. Вопросы биологии некоторых доминирующих видов луговых сообществ Камчатки.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов), вып. 3. Якутск, 1974.

Кефели В. И. Рост растений. М., «Колос», 1973.

Красникова А. А. Побегообразование и ритм нивяника обыкновенного *Leucanthemum vulgare* Lam.— Вопросы биологии растений. Уч. зап. МГПИ, 1960, т. 57, вып. 4.

Лавренко Е. М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений.— Труды Бот. Ин-та АН СССР, сер. геоботаники, 1952, вып. 8.

Ларин И. В. Пастбищеоборот — система использования пастбищ и ухода за ним. М.— Л., Сельхозгиз, 1960.

Литвин В. Ю., Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Карасева Е. В., Хляп Л. А., Альбов С. А., Охотский Ю. В., Сушкин Н. Д. Активность, подвижность и суточный участок полевки экономки *Microtus oeconomus* (наблюдения за зверьками, меченными Co^{60}).— Зоол. ж., 1975, т. 54, № 3.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., «Мир», 1974.

Милторп Ф. Природа и анализ конкуренции между растениями разных видов. Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.

Миронов А. Д. Некоторые особенности внутривидовых территориальных взаимоотношений у рыжей полевки.— Вестн. Ленингр. гос. ун-та, сер. биол., 1973, № 15, вып. 3.

Мирошниченко Ю. И. Воздействие пастбищной дигрессии на продуктивность и химизм фитоценозов в аридных районах Северной Африки и Евразии.— Роль животных в функционировании экосистем. М., «Наука», 1975а.

Мирошниченко Ю. И. Влияние выпаса на структуру растительного покрова в Монголии.— Там же, 1975б.

Мороз П. А. Фитотоксические вещества в опавших листьях и корнях яблони и их роль в утомлении почвы.— Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах, вып. 4. Киев, «Наукова думка», 1973.

Мусатова К. М. Динамика массы, питательность веществ и отавность растительности основных типов пастбищ и сенокосов лесостепной зоны Западно-Сибирского края.— Бот. ж., 1939, т. 24, № 2.

Олереншоу Д. Г. Некоторое действие интенсивности дефолиации на рост и продуктивность плевела многолетнего (*Lolium perenne*) и плевела многоцветного (*Lolium multiflorum*).— XII международный конгресс по луговодству, ч. 2. М., 1974.

Петрусевич К., Гродзиньский В. Значение растительноядных животных в экосистемах.— Экология, 1973, № 6.

Постановление Первого всесоюзного симпозиума по физиолого-биохимическим основам формирования растительных сообществ (фитоценозов). М., «Наука», 1965.

Работнов Т. А. О биогеоценотическом подходе к разработке научных основ луговодства.— Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 5.

Работнов Т. А. Луга как биогеоценозы.— Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.

Работнов Т. А. Луговедение. М., Изд-во МГУ, 1974.
Работнов Т. А. О циклической изменчивости фитоценозов.— Экология, 1975, № 5.
Ракитина Е. К., Сидорова Т. С., Утехин В. Д. Влияние малых сусликов на структуру полупустынного фитоценоза.— Роль животных в функционировании экосистем. М., «Наука», 1975.
Раменский Л. Г. Избранные работы. Л., «Наука», 1971.
Семенова-Тян-Шанская А. М. Взаимоотношения между живой зеленой массой и мертвыми растительными остатками в лугово-степных сообществах.— Ж. общ. биол., 1960, т. 21, № 2.
Серебряков И. Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов.— Вестн. МГУ, сер. биол., 1947, № 6.
Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1948, т. 53, № 2.
Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Сов. наука», 1952.
Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования.— Вопросы биологии растений. Уч. зап. МГПИ, 1959, т. 57.
Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., «Высшая школа», 1962.
Синнот Э. М. Морфогенез. М., «ИЛ», 1963.
Смелов С. П. Вегетативное возобновление луговых злаков.— Бот. ж., 1937, т. 22, № 3.
Смелов С. П., Морозов А. С. О локализации запасных пластических веществ у луговых злаков.— Бот. ж., 1939, т. 24, № 2.
Смирнова О. В. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.).— Онтогенез и возрастной состав популяции цветковых растений. М., «Наука», 1967.
Смирнова О. В., Голенкова П. Ф. Зоогенные изменения в травяном покрове Воронежского госзаповедника.— Роль животных в функционировании экосистем. М., «Наука», 1975.
Сукачев В. Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях растений.— Бот. ж., 1953, т. 38, № 1.
Сукачев В. Н. Избранные работы, т. 3. Л., «Наука», 1975.
Танфильев В. Г. Влияние отчуждения надземной массы на состояние многолетних степных трав.— Вестн. с.-х. науки, Кормодобывание. 1940, вып. 4.
Толебаев А. К. Вредоносность грызунов на пастбищах Южного Прибалхашья.— Биокомплексы пустынь и повышение их продуктивности. Ашхабад, «Ылым», 1971.
Уолкер Б., Потер Д. Влияние интенсивности выпаса на популяцию растений тропических бобово-злаковых пастбищ.— XII международный конгресс по луговодству. М., 1974.
Фьюнес Ф. Частота скашивания *Gramineae*.— XII международный конгресс по луговодству. М., 1974.
Харпер Д. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений.— Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.
Хлебникова И. П. Воздействие северной пищухи на растительность таежных биогеоценозов в условиях Западного Саяна.— Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, «Наука», 1974.
Хлебникова И. П. Воздействие северной пищухи на растительность кедровых гарей Западного Саяна.— Роль животных в функционировании экосистем. М., «Наука», 1975а.
Хлебникова И. П. Роль северной пищухи в биогеоценозах Западного Саяна. Автореф. канд. дисс. Красноярск, 1975б.
Хлебникова И. П. Количество фитомассы, потребляемой и заготавливаемой северной пищухой на старых кедровых гарях Западного Саяна.— Экология, 1976, № 2.
Чепикова А. Р. Физиологические особенности побегов различных по-

колений у многолетних трав.— Вестник с.-х. науки, Кормодобывание, 1940, № 5.

Чепикова А. Р. О взаимоотношениях побегов различных поколений у многолетних трав.— Докл. АН СССР, 1948, т. 59, № 2.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Труды Ин-та экологии растений и животных, вып. 65. Свердловск, 1969.

Шварц С. С. Популяционная структура биогеоценоза.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1971, № 4.

Шварц С. С., Гурвич Э. Д., Ищенко В. Г., Сосин В. Ф. Функциональное единство популяции.— Ж. общ. биол., 1972, т. 33, № 1.

Шенников А. П. Луговедение. Л., Изд-во ЛГУ, 1941.

Batzli G. O., Pitelka F. A. Influence of meadow mouse populations on California grassland.— Ecology, 1970, vol. 51, N 6.

Braun H. M. Primary production in the Serengeti. Purpose, methods and some results of research.— Ann. Univ. Abidjan, 1973, E6, N 2.

Evans D. M. Seasonal variations in the body composition and nutrition of vole *Microtus agrestis*.— J. Anim. Ecol., 1973, vol. 42, N 1.

Gebczynska Z. Bioenergetics of a roat vole population.— Acta theriol., 1970, vol. 15.

Hansson L. Small mammal productivity and consumption in spruce forest and reforestriation in South Sweden.— Oikos, 1974, vol. 25, N 2.

Peet R. K. The measurement of species diversity.— Ann. Rev. Ecol. and Syst. (Palo Alto, Colif.), 1974, vol. 5.

Sawicka-Kapusta K., Dobroteska M., Drozdz A., Tertil R. Bioenergetic parameters of experimental groups of common voles [Microtus arvalis (Pall. 1779)].— Ecologia Polska, 1975, vol. 23, N 2.

В. А. ДАВЫДОВ

РОЛЬ ПОЛЕВОК В ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИИ ВЕЩЕСТВА, ЭНЕРГИИ И ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ В ЛУГОВОМ БИОГЕОЦЕНОЗЕ

Процессы обмена вещества и энергии между различными компонентами природных сообществ — важнейшие вопросы биогеоценологии и экологии (Сукачев, 1967; Одум, 1968, 1975). При изучении воздействия полевок на растительность (Давыдов, 1978) определенный интерес представляет оценка их энергетической роли в луговом биоценозе.

Величина чистой первичной продукции надземной массы растений за вегетационный период на лугах составляла 650 *г/м*^{2} воздушно-сухого вещества, а ее калорийность 4,2 *ккал/г* (Коробейникова, 1975). Зная продукцию растений и величину потребления, можно выразить распределение энергии по трофическим уровням. Летом за месяц в форме фотосинтетически активной радиации поступает 8 *ккал/см*^{2} (Ефимова, 1966). За период вегетации (150 дней) на 1 *м*^{2} луга приходится примерно 400 тыс. *ккал*, из них 2,7 тыс. *ккал* (0,68%) овеществляется растениями. Наши исследования показали, что при средней численности полевок в летние месяцы около 100 *особей/га* они за период вегетации отчуждают около 250 *кг* биомассы растений, т. е. 4% первичной продукции, или 1 млн. *ккал*. Но только треть этой энергии непосредственно используется грызунами, остальное уходит в детритные цепи.

Таким образом, энергия в луговом биогеоценозе с живущими там полевками схематически распределяется следующим образом, *ккал/м*^{2}:

В том числе:	
овеществляется растениями	~3000
отчуждается от растений полевками .	~ 100
используется полевками	~ 30
уходит в детритные цепи	~ 70

Участвуя в процессах перераспределения, полевки не только трансформируют энергию по трофическим уровням, но и наряду с другими организмами совершают биогеохимическую работу

Таблица 1

Содержание азота, фосфора и калия в основных кормовых растениях и тушках полевок

Элемент	Растение			Тушка полевки, вес, *г*		
	сныть	клевер средний	горец альпийский	новорожденной, 1,5	молодой, 7,2	взрослой, 21,4
Азот	22,9 / 8,9	26,4 / 9,3	38,1 / 19,4	27,6 / 41,4	31,4 / 226,5	37,2 / 805,8
Фосфор	1,0 / 0,6	1,0 / 0,88	1,9 / 0,55	2,6 / 3,9	3,0 / 21,35	3,3 / 72,4
Калий	40,0 / 76,1	17,8 / 16,8	26,0 / 40,0	2,5 / 3,75	2,7 / 19,7	2,8 / 59,9

Примечание. Содержание элементов в растениях, *мг/г* абсолютно сухого веса: в числителе — в листьях, в знаменателе — в стеблях; в тушках полевок: в числителе — на 1 *г* сырого веса, *мг/г*, в знаменателе — на всю тушку, *мг*.

по минерализации органического вещества и перемещению химических элементов в системе почва — растения. Принимая во внимание превалирующее значение растений в жизнедеятельности всего биогеоценоза, мы рассмотрели вопросы, связанные с перераспределением полевками заключенных в растительном веществе основных элементов минерального питания растений — азота, фосфора и калия. Эта сторона деятельности мелких мышевидных грызунов в литературе освещена слабо (Hagen, 1975).

Как установлено, взрослая полевка за сутки отчуждает в среднем около 16 *г* биомассы растений в воздушно-сухом весе. Зная величину потребления и содержание элементов минерального питания в основных кормовых растениях, можно оценить роль полевок в ускорении биогеохимических циклов этих элементов, например, сравнивая содержание азота, фосфора и калия в предпочитаемых растениях и тушках мышей (табл. 1). Растения для анализа собирали в середине июля; азот определяли по Несслеру, фосфор — с молибдатом аммония, калий — на пламенном фотометре ФПЛ-1.

Сразу отметим незначительную вариабельность содержания элементов в новорожденной, молодой и взрослой полевках в расчете на единицу веса, вернее, его небольшое удельное повышение по мере увеличения возраста животного. Вероятно, накопление этих элементов происходит почти пропорционально росту массы тела начиная с эмбрионального периода. Кроме того, в ежедневно съедаемой массе растений содержится почти столько азота, фосфора и калия, сколько их находится во всей

тушке взрослой полевки. Опуская процессы обмена веществ в организме животного, связанные с включением и выделением тех или иных атомов при обновлении различных клеточных структур, можно принять, что суммарно, с экскрементами, полевка выделяет то же количество указанных элементов, которое содержалось в съеденной пище. При численности в 100 *особей/га* в среднем за сутки на почву поступает с экскрементами и отходом около 30 *г* азота, 2 *г* фосфора и 40 *г* калия (Давыдов, 1978). Эти данные в расчете на одного зверька почти в три раза превышают величины, приводимые Хагеном (Hagen, 1975). Видимо, это несовпадение обусловливается не только разной оценкой суточной величины потребления, но и разным содержанием химических элементов в предпочитаемых растениях.

Только за летний период из первого трофического уровня на почву полевки переводят около 5 *кг* азота, 0,3 *кг* фосфора и 7 *кг* калия. Коэффициент ассимиляции корма у полевок составляет около 85% (Drozd, 1967). Значит, большая часть элементов, заключенная в моче и твердых экскрементах, находится почти в минерализованной форме и легко усваивается растениями. К тому же у млекопитающих основная часть азота выводится в форме мочевины (Проссер, Браун, 1967), которая, в отличие от нитратов, не требует редукции и легко усваивается растениями (Мокроносов, Ильиных, 1964; Mothes, 1961). Таким образом, полевки способствуют неоднократной реассимиляции элементов минерального питания растениями в течение одного вегетационного периода.

В жизнедеятельности лугового ценоза особое значение имеет баланс химических соединений, содержащих азот (Работнов, 1967). Через трофическое звено из 100 полевок за лето проходит столько азота, сколько его накапливают свободно живущие азотфиксаторы за это же время на площади 1 *га* (Мишустин, 1972). Кроме того, не все полевки доживают до той стадии, когда они могут быть зафиксированы при учете их численности, поэтому приводимые выше цифры по ускорению минерализации и обращаемости основных элементов минерального питания растений должны быть значительно больше.

При сопоставлении величин по перераспределению элементов с содержанием их в надземной биомассе растений (табл. 2) выясняется, что общее содержание того или иного элемента на единицу веса листьев варьирует незначительно (вариабельность содержания азота наименьшая, калия — наибольшая). Довольно много калия в сныти, причем в ее стеблях, а также в стеблях манжетки и горца змеиного калия на единицу веса оказалось почти в два раза больше, чем в листьях. Расчеты по общему содержанию основных элементов минерального питания в луговых растениях показывают, что в период максимального развития травостоя в надземной биомассе растений на 1 *га* луга находится около 40 *кг* азота, 2,5 *кг* фосфора и 80 *кг* калия, и

Таблица 2

Содержание основных элементов минерального питания в некоторых наиболее многочисленных луговых растениях Ильменского заповедника

Растение	Азот			Фосфор			Калий		
	1*	2	3	1	2	3	1	2	3
Сныть	22,9	8,9	16,7	1,0	0,60	0,84	40,0	76,1	61,8
Клевер средний	26,4	9,3	18,6	1,0	0,88	1,04	17,8	16,8	19,2
Горец змеиный	32,4	14,2	45,4	1,6	0,61	2,19	19,4	36,8	44,2
Манжетка . . .	22,9	4,6	7,4	1,1	0,62	0,45	18,8	33,5	12,9
Герань луговая	20,6	4,4	13,9	2,5	1,60	2,26	13,8	17,0	16,9
Буквица лекарственная . .	31,8	11,6	76,4	0,75	0,44	2,43	15,3	20,5	93,0
Лютик многоцветковый .	22,7	11,8	12,5	1,2	1,0	0,78	13,6	7,4	7,6
Вейник	12,6	9,2	9,0	0,44	0,27	0,26	17,5	14,8	13,5

* 1 — содержание элемента в листьях; 2 — в стеблях, *мг/г* сухого веса; 3 — во всей надземной части одного растения *мг/растение*.

эти значения совпадают с данными, приводимыми в обзоре А. А. Титляновой и Н. И. Базилевич (1975). За вегетационный период примерно $^1/_{10}$ этого количества проходит через трофическое звено одних только полевок. Кроме полевок, аналогичную работу по перераспределению элементов выполняют другие растительноядные животные и насекомые. Содержание азота, фосфора и калия по таким компонентам биогеоценоза, как почва (верхние 20 *см*), надземная биомасса растений в период максимального развития травостоя, полевки, распределяется так:

	Азот	Фосфор	Калий
Почва, *кг/га*	11200	400	112
Растения, *кг/га*	40	2,5	80
Тушки 100 полевок, *кг* .	0,08	0,007	0,006

Количество азота, фосфора и калия в тушках 100 взрослых полевок в четыре-пять раз ниже, чем в почве, и в три-четыре раза меньше, чем в растениях в период максимального развития травостоя. Вместе с тем полевки перераспределяют азота и фосфора примерно в 50 раз, а калия в 1 000 раз больше (соответственно 5; 0,3 и 7 *кг*), чем их содержится в тушках животных. Таким образом, объем выполняемой этими консументами биогеохимической работы только за летний период в 3 раза превышает величину накопления элементов в теле животных. Если в почве участков азота и фосфора содержится намного больше, чем в растениях, то в отношении калия этого не наблюдается. Вероятно, в данном биогеоценозе существует опре-

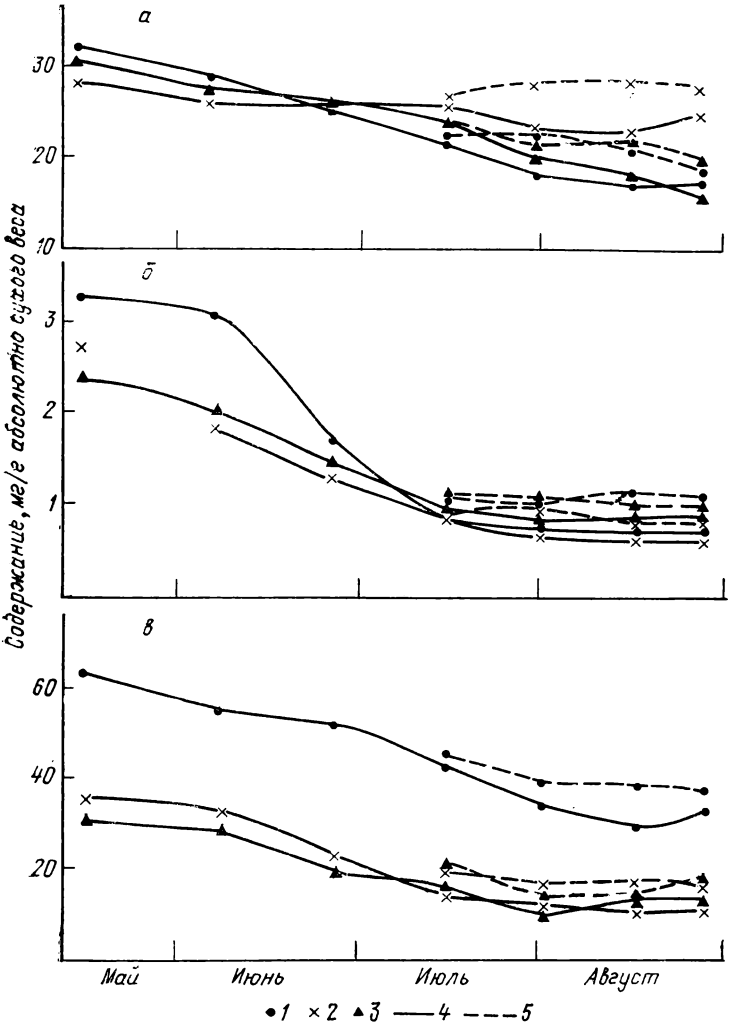
деленная напряженность в обеспечении растений калием. Следовательно, полевки способствуют не только повторной реассимиляции калия, но и более благоприятному обеспечению растений этим важным макроэлементом, что подтверждается содержанием указанных элементов в растениях контрольных и опытных секций (с 30%-ной потравой в начале июля), исследуемых в течение всего летнего периода (см. рисунок).

Уже через 10 дней после потравы содержание основных элементов минерального питания, особенно азота, в интактных растениях опытной секции возросло и стало больше, чем в контрольных. Увеличение количества азота обусловлено, видимо, не только снижением конкурентной напряженности оставшихся растений за поглощение азотсодержащих соединений. Мочевина, выделяемая полевками, является легко доступным и хорошо усваиваемым источником азота. Анализируя характер кривой, отражающей содержание этого элемента в течение исследуемого периода у клевера, можно видеть, что максимальные различия по содержанию азота в листьях клевера составили 6 *мг/г* абсолютно сухого веса (около 20%), т. е. оказались значительно меньше, чем у манжетки и сныти. Незначительное уменьшение этого элемента в клевере по сравнению с другими растениями связано, вероятно, с относительной независимостью бобовых от содержания азота в почве, «автономией», которая достигается жизнедеятельностью азотфиксирующих бактерий, населяющих ризосферу растений.

Изменение содержания фосфора и калия у клевера достигало гораздо больших значений, и в целом характер кривых (см. рисунок), отражающих динамику элементов у всех изучаемых растений, оказался сходным. По-видимому, деятельность полевок в какой-то мере стимулирует активность азотфиксирующих симбионтов, так как в конце летнего периода количество азота в листьях клевера на потравленном участке было выше, чем у манжетки и сныти. У интактных растений потравленного участка заметно возросло и содержание калия, что подтверждает предположение о высокой степени минерализации выделяемых полевкой соединений, содержащих калий, его подвижности и способности быстро включаться через корневые системы в метаболизм растений.

Меньше всего в растениях опытного варианта после потравы увеличилась доля фосфора, что, возможно, обусловлено низким содержанием его в растительной массе. Значительное количество фосфора поглощается почвенной микрофлорой — промежуточным звеном на путях перемещения химических соединений от фитофагов к растениям (Березова и др., 1965).

Предположение о вероятной активизации азотфиксирующих симбионтов благодаря деятельности полевок, безусловно, представляет значительный интерес, но еще большего внимания заслуживает факт возможной стимуляции свободноживущих азот-



Динамика содержания азота (*а*), фосфора (*б*) и калия (*в*) в листьях растений в течение вегетационного периода в контроле и опыте (секция с 30%-ной потравой).

1 — сныть, *2* — клевер, *3* — манжетка, *4* — контроль, *5* — опыт.

фиксаторов. Он важен для выявления глубокой функциональной взаимосвязи всех компонентов в сложившихся биогеоценозах и общего положительного итога жизнедеятельности разных членов сообщества. Влияние деятельности полевок на усиление активности свободноживущих азотфиксаторов проверялось ацетиленовым методом путем инкубирования почвы из контрольных

и опытных секций, взятой через 10 дней после воздействия полевок. Мы не стремились дать точное количественное выражение исследуемого процесса, а попытались получить данные, позволяющие в принципе судить о его тенденции. Содержание этилена, прямо коррелирующее с активностью фиксации молекулярного азота микрофлорой почвы, значительно увеличилось в пробах, инкубированных из секции с потравленной растительностью, причем в отдельных образцах его концентрация превышала контрольный уровень в два-четыре раза.

Таким образом, деятельность полевок в луговых биогеоценозах, с одной стороны, приводит к перераспределению вещества и энергии по трофическим уровням с соответствующим ускорением биогеохимических циклов элементов минерального питания и их неоднократной реассимиляции растениями в течение периода вегетации, а с другой стороны, способствует усилению фиксации молекулярного азота азотфиксаторами. Это свидетельствует о глубокой функциональной взаимосвязи разных членов сообщества и интегральной положительной тенденции развития всего биогеоценоза.

ЛИТЕРАТУРА

Березова Е. Ф., Сорокина Т. А., Кочунова Т. А. и др. Значение микрофлоры корневой системы в жизни растений.— Роль микроорганизмов в питании растений. Л., «Колос», 1965.

Давыдов В. А. Роль мышевидных грызунов в луговых биогеоценозах (на примере *Microtus agrestis*).— Биогеоценологические исследования на Южном Урале. Свердловск, 1978.

Ефимова Н. А. Фотосинтетически активная радиация на территории СССР.— Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966.

Коробейникова В. П. Первичная продуктивность горно-ключевых лугов Южного Урала и методика ее оценки. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1975.

Мишустин Е. И. Азот в природе и плодородие почв.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1972, № 1.

Мокроносов А. Т., Ильиных З. Г. Усвоение мочевины — C^{14} растениями картофеля.— Докл. АН СССР, 1964, т. 154, № 6.

Одум Е. П. Экология. М., «Просвещение», 1968.

Одум Е. П. Основы экологии. М., «Мир», 1975.

Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М., «Мир», 1967.

Работнов Т. А. О биогеоценотическом подходе к разработке научных основ луговодства.— Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 5.

Сукачев В. Н. Биогеоценология и ее современные задачи.— Там же.

Титлянова А. А., Базилевич Н. И. Циклы химических элементов в экосистемах луговых степей и лугов.— Почвоведение, 1975, № 9.

Drozd A. Food preference, food digestibility and the natural food supply of small rodents.— Secondary productivity of terrestrial ecosystems, vol. 1. Warszawa — Krakow, 1967.

Hagen A. Small rodents role in mineral cycling.— Ecol. Bull., 1975, N 19.

Mothes K. The metabolism urea and ureides.— Canad. J. Bot., 1961, vol. 39.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ 1979

Н. И. АНДРЕЯШКИНА, Г. В. ТРОЦЕНКО

АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ АНТРОПОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ В СТРУКТУРЕ И ПРОДУКТИВНОСТИ ТУНДРОВОГО ФИТОЦЕНОЗА

Одно из следствий антропогенного воздействия, на которое обратили внимание геоботаники,— так называемое отравянивание тундры в результате чрезмерных пастбищных нагрузок. Оленями съедаются и выбиваются кустарники, кустарнички и лишайники, которые в последующем замещаются травянистыми растениями (Уткин, 1974; Greller и др., 1974). Процесс отравянивания оценивается противоречиво. Исчезновение ягельников, с одной стороны, явление отрицательное, ибо это основной зимний корм оленей (Белый, 1973; Беляева, 1975), с другой стороны, ягель как корм неполноценен (Машистова, 1974), поэтому его замена более питательными травянистыми растениями может в определенной степени компенсировать снижение запасов лишайников (Уткин, 1974).

В последнее время антропогенные нагрузки на тундру стали разнообразнее и интенсивнее (Андреев, 1973; Папернов, 1975; Хохряков, Мазуренко, 1975; Babb, Bliss, 1974; Rickard, Brown, 1974). Отравянивание может наступить вследствие пожаров, вытаптывания умеренной по интенсивности «инженерной эрозии» и других причин. Для экологической оценки этого процесса необходимы его всесторонние характеристики: интенсивность нагрузки на фитоценозы, скорость их восстановления, видовой состав и продуктивность как первичных, так и возникших на участках с нарушенным растительным покровом сообществ.

В настоящей работе сделана попытка оценить влияние вытаптывания на ерниково-кустарничково-моховую тундру, занимающую наибольшую площадь в районе наших исследований на стационаре «Харп» УНЦ АН СССР. В 1973 г. на участке 10×10 *м*, имеющем очень незначительный наклон, проводились работы по изучению динамики органического вещества. Рядом с этим участком была выделена площадка 2×4 *м*, по которой ежедневно с 15 июня по 15 августа ходили три участника исследований. В результате все надземные части растений были сло-

маны и втоптаны в почву. В конце вегетационного сезона цвет площадки был бурым, уровень ее поверхности оказался ниже по сравнению с соседними участками, почва уплотнилась. Площадку огородили, чтобы предохранить ее от дальнейшего вытаптывания. В последующие годы здесь сформировалось сообщество с преобладанием травянистых растений.

В 1977 г. на этом участке была определена структура фитомассы. Годичный прирост цветковых растений и массу лишайников учитывали на площадке 1×1,5 *м* (24 квадрата по 25×25 *см*), массу мхов — на пяти квадратах того же размера (моховой покров был равномерным). В качестве контрольных использовались данные, полученные в 1974—1977 гг. на участке 10×10 *м* (160 квадратов по 25×25 *см*). В результате получена сравнительная флористико-ценотическая характеристика контрольного и опытного участков ерниково-кустарничково-моховой тундры:

Названия растений	Контроль	Опыт
Кустарники		
Betula nana	cop.$_1$	sp.
Salix glauca	sp.	—
S, phylicifolia	sp.	sol.
Кустарнички		
Empetrum nigrum	sp. —gr.	—
Vaccinium uliginosum	cop.$_1$	sp.
V. vitis — idaea	sp.—cop.$_1$	sp.
Травянистые		
Calamagrostis neglecta	sol.	sp.
Carex hyperborea	sp.	cop.$_1$
Eryophorum polystachyon	—	sp.
Festuca cryophila	sol.	sp.
F. supina	sol.	—
Pedicularis cederi	sol.	—
Polygonum bistorta	sol.	—
P. viviparum	sol.	—
Stellaria peduncularis	sol.	—
Зеленые мхи		
Aulacomnium palustre	—	cop.$_1$
A. turgidum	cop.$_2$	sol.
Dicranum congestum	cop.$_1$	—
D. elongatum	—	cop.$_2$
Drepanocladus aduncus f. pseudofluitans	—	sp.
D. uncinatus	—	sp.
Mnium pseudopunctatum	—	sol.
Pleurozium schreberi	cop.$_2$	sol.
Ptilium crista — castrensis	sol.	sol.
Sphagnum balticum	sp. — gr.	—
Sph. rubellum	sp. — gr.	—

Печеночные мхи		
Ptilidium ciliare	cop.$_1$	cop.$_1$
Aplozia spp.	—	cop.$_1$
Lophozia spp.	—	cop.$_1$
Лишайники		
Cetraria cucullata	sol.	—
C. hiascens	sp.	sol.
Cladonia amaurocraea	sp.	—
C. rangiferina	sp.	—
C. sylvatica	sp.	—
Nephroma arctica	sol.	sol.
Parmelia pinastri	cop.$_1$	—

Таким образом, при вытаптывании резко меняются состав и структура (покрытие, ярусность) растительного покрова. Целый ряд видов выпадает полностью, численность других резко снижается или, наоборот, заметно возрастает. Следует отметить полное исчезновение разнотравья, увеличение обилия осоки (*Carex hyperborea*) и появление ранее отсутствовавшей *Eriophorum polystochyon*. Изменяется и состав мохового покрова. Как известно (Шенников, 1941), главный экологический фактор в распределении мхов — увлажнение. На опытном участке полностью исчезли сфагновые мхи вследствие смены застойного увлажнения и усиления аэрации; по тем же причинам *Dicranum congestum* замещается *D. elongatum*. Появились *Drepanocladus aduncus* и *Aulacomnium palustre* — мхи, поселяющиеся на временно затопляемых участках. Из печеночных мхов отмечены *Aplozia* и *Lophozia*, вырастающие обычно на обнаженных или пониженных, насыщенных водой участках первыми. Лишайники почти полностью исчезли.

Существенно различалась и структура фитомассы контрольного и опытного участков (см. таблицу). Доля мхов в фитомассе контрольного участка оказалась сравнительно небольшой (40%). Биомасса травянистых растений составляла 15,1 *г/м*^{2}, из них 98% приходилось на долю осоки. На опытном участке было отмечено резкое преобладание травянистых растений (119,4 *г/м*^{2}), причем злаки составили 6%, пушица — 4%, осока северная — 90%. У осоки средний вес одного побега был таким же, как в контроле (0,06 *г*), но число побегов на 1 *м*^{2} увеличилось в девять раз. Значительно возросло и число генеративных побегов на 1 *м*^{2} (7 в контроле и 241 в опыте). Генеративные побеги встречались и у злаков; у пушицы было 17 зачатков генеративных побегов на 1 *м*^{2}.

Восстановление кустарников и кустарничков шло медленно: их фитомасса на опытном участке составила около 6% от контрольной. Биомасса мхов уменьшилась в два раза. Восстановление мохового покрова на опытном участке шло довольно быстро благодаря наклонной поверхности участка, обусловив-

Структура фитомассы ерниково-кустарничково-моховой тундры, $г/м^2$ воздушно-сухого веса

Компоненты фитомассы	Годичный прирост	Биомасса побегов прошлых лет	Запас биомассы	Масса отмерших частей
		Контроль		
Кустарники и кустарнички	78,1±4,4	281,5±15,3	359,6±15,9	58,9±4,8
Травянистые	15,1±1,2	—	15,1±1,2	16,0±0,6
Мхи	—	—	320,0±13,0	—
Лишайники	—	—	26,1±5,8	—
		Опыт		
Кустарники и кустарнички	8,0±1,4	13,0±2,9	21,0±3,2	0,3±0,2
Травянистые	119,4±5,0	—	119,4±5,0	94,9±5,3
Мхи	—	—	150	—
Лишайники	—	—	0,24	—

шей повышенное увлажнение. На контрольной площадке мох высох (1976—1977 гг.). Очень медленно восстанавливались лишайники; через четыре года после вытаптывания их биомасса составляла 1% от контрольной. Запас биомассы на опытном участке (291 $г/м^2$) был почти в 2,5 раза меньше, чем в контроле (721 $г/м^2$), но суммарный прирост цветковых растений (127,4 $г/м^2$) превышал контрольный (93,2 $г/м^2$).

Следовательно, ерниково-кустарничково-моховая тундра весьма чувствительна к любым нагрузкам, вызывающим уплотнение почвы и нарушение растительного покрова. На опытном участке ежедневное вытаптывание в течение двух месяцев полностью уничтожило надземную фитомассу.

В течение четырех лет запас биомассы не восстановился, а годичная продукция достигла прежнего уровня за счет травянистых растений.

Моховой покров восстановился быстро, что подтверждает высказанную ранее мысль о том, что связь мхов с определенными растительными сообществами и участие их в миграционных процессах, которые осуществляются под влиянием климатических смен и других факторов. Наиболее медленно восстанавливаются лишайники. Судя по структуре прироста, восстановление зонального фитоценоза, вероятно, будет длиться не один десяток лет. Описанные процессы характерны для участков с сохранившейся почвой и, разумеется, не могут быть перенесены на участки, где наблюдается почвенная эрозия.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. Изучение антропогенных воздействий на растительность тундры в связи с общим направлением развития тундрового биома.— Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973.

Белый Н. Ф. Оленеемкость и изменения оленьих пастбищ Чукотки под влиянием выпаса.— Там же.

Беляева Н. В. Состояние оленьих пастбищ в Ольском районе Магаданской области.— Проблема охраны природной среды Северо-Востока СССР. Магадан, 1975.

Машистова П. А. Биологические основы улучшения оленьих пастбищ.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов). Якутск, 1974.

Паперное И. М. Антропогенные изменения тундр Чукотки в результате применения водно-тепловых мелиораций при открытых горных работах.— Проблема охраны природной среды Северо-Востока СССР. Магадан, 1975.

Уткин В. В. Многолетние изменения оленьих пастбищ на Печорском Севере под влиянием выпаса.— Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Основные факторы разрушения растительного покрова на северо-востоке и борьба с ними.— Проблема охраны природной среды Северо-Востока СССР. Магадан, 1975.

Шенников А. П. Луговедение. Л., Изд-во, ЛГУ, 1941.

Babb T. A., Bliss L. C. Susceptibility to environmental impact in the Queen Elizabeth Islands.— Arctic, 1974, vol. 27, N 3.

Greller A. M., Goldstein M., Marcus L. Snowmobile impact on three Alpine. tundra plant communities.— Environ. Conserv., 1974, vol. 1, N 2. Alpine. tundra plant communities.— Environ. Conserv., 1974, vol. 1, N 2.

Rickard W. E., Brown J. Effects of vehicles on Arctic tundra.— Там же, N 1.

СОДЕРЖАНИЕ

И. А. Богачева. Величина естественного изъятия листовой поверхности листогрызущими насекомыми в условиях лесотундры Южного Ямала 3

В. Н. Ольшванг, С. Л. Янкин. Питание гусениц подмаренникового бражника *Celerio gallii* Rott. (Lepidoptera, Sphingidae) на Южном Ямале 8

Ю. И. Коробейников, В. П. Коробейникова. Сезонный ход потребления продукции растений насекомыми-фитофагами в луговых сообществах Ильменского заповедника 11

Ф. В. Кряжимский, Л. Н. Добринский, Ю. М. Малафеев. Влияние полевок-экономок на баланс CO_2 в луговых ассоциациях Южного Ямала 19

Н. В. Пешкова. Восстановление некоторых Cyperaceae после зоогенных и антропогенных повреждений 27

Н. И. Андреяшкина, Н. И. Игошева. Реакция некоторых растений лесотундры на удаление фотосинтезирующих органов 32

И. А. Богачева. Реакция ивы *Salix lanata* на изъятие фотосинтезирующей поверхности и роль листогрызущих насекомых в тундровых биогеоценозах 39

В. А. Давыдов. Значение полевок в поддержании стабильности и высокой продуктивности луговых биогеоценозов 52

В. А. Давыдов. Роль полевок в перераспределении вещества, энергии и элементов минерального питания растений в луговом биогеоценозе 68

Н. И. Андреяшкина, Г. В. Троценко. Анализ некоторых антропогенных изменений в структуре и продуктивности тундрового фитоценоза 75

УДК 634.0.45

Величина естественного изъятия листовой поверхности листогрызущими насекомыми в условиях лесотундры Южного Ямала. Богачева И. А. «Биоценотическая роль консументов». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Приводятся величины изъятия листовой поверхности у некоторых древесных пород, определенные в разные годы и в разных местах произрастания. Установлено, что в кустарниковых сообществах (ивняках) потребляется в среднем около 10% листвы, что соответствует величинам, характерным для лесов средней полосы. Меньше потребляется береза извилистая (до 4—5%), еще меньше — другие породы (1—2%). В горах, на верхнем пределе распространения, растения повреждаются слабее, чем в долинных зарослях.

Табл. 2. Библиогр. 21 назв.

УДК 591.134 : 595.788

Питание гусениц подмаренникового бражника *Celeruo gallii* Rott. (Lepidoptera, Sphingidae) на Южном Ямале. Ольшванг В. Н., Янкин С. Л. «Биоценотическая роль консументов». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Приводятся данные по питанию гусениц подмаренникового бражника последнего возраста на Южном Ямале: взрослые гусеницы достигают 5,09 *г* в живом весе, съедают за весь период развития 24,0 *г* листьев иван-чая. Приводятся данные по запасам кормового растения и плотности гусениц.

Иллюстраций 1. Библиогр. 7 назв.

УДК 591.538

Сезонный ход потребления продукции растений насекомыми-фитофагами в луговых сообществах Ильменского заповедника. Коробейников Ю. И., Коробейникова В. П. «Биоценотическая роль консументов». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Приводятся результаты исследований динамики скорости нарастания растительной биомассы, интенсивности ее потребления листогрызущими насекомыми и изменения их веса в двух луговых сообществах Ильменского заповедника. Показано, что за счет нестадных саранчовых, жесткокрылых и гусениц бабочек потребляется незначительная часть (0,7—1,5%) биомассы растений, однако она существенно изменяется в течение сезона роста: максимум — в период активной вегетации, минимум — в начале и конце вегетации.

Табл. 3. Иллюстраций 2. Библиогр. 9 назв.

УДК 577.48+578.084+591.53

Влияние полевок-экономок на баланс CO_2 в луговых ассоциациях Южного Ямала. Кряжимский Ф. В., Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. «Биоценотическая роль консументов». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Описаны результаты полевых экспериментов по выяснению воздействия полевок-экономок на травостой с помощью методики, позволяющей давать интегральную оценку этого воздействия по изменению интенсивности обмена CO_2 в растительном покрове. Величина урона, наносимого растительности, зависит от веса (возраста) подопытных зверьков и превышает нормы

потребления в три-четыре раза. На искусственно изолированных кормовых участках полевки старших возрастов снижают, в отличие от молодых животных, величину воздействия по мере разрежения травостоя.

Табл 1. Иллюстраций 5. Библиогр. 28 назв.

УДК 574.4

Восстановление некоторых Cyperaceae после зоогенных и антропогенных повреждений. Пешкова Н. В. «Биоценотическая роль консументов». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Приведены результаты учета численности и биомассы отдельных видов осок и пушиц в конце вегетационного периода в год массового повреждения (в конце весны — начале лета) копытным леммингом при пике его численности, а также на следующий год, при отсутствии зоогенных повреждений. Показано, что у *Carex globularis* — осоки с однолетними побегами — восстановление уничтоженного грызунами травостоя связано с изменением числа побегов, среднего веса побега, и хотя число побегов восстанавливается на 86%, биомасса — только на 46%. У пушиц, вследствие их биологических особенностей, характер восстановления несколько иной — он не связан с изменением численности, запас биомассы к концу сезона почти полностью восстанавливается. На следующий год у обоих видов отмечалось, несмотря на отсутствие зоогенных повреждений, снижение и числа побегов, и запаса биомассы. Специальный опыт с другим видом осоки — *Carex aquatilis* — показал, что почти независимо от срока отчуждения численность побегов восстанавливается более чем на 80%, однако суммарная биомасса каждого из опытных вариантов оказалась меньше контрольной.

Табл. 2. Библиогр. 15 назв.

УДК 581.524.1

Реакция некоторых растений лесотундры на удаление фотосинтезирующих органов. Андреяшкина Н. И., Игошева Н. И. «Биоценотическая роль консументов». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Сделана попытка выявить реакцию растений лесотундры на удаление фотосинтезирующих органов. Для этого на стационаре «Харп» УНЦ АН СССР проведено искусственное удаление листьев карликовой березки, побегов вейника Лангсдорфа и осоки прямостоячей. Травянистые растения срезаны на уровне поверхности почвы два, три, пять раз за вегетационный сезон 1973 г. В опыте с карликовой березкой 26 июня 1973 г. удалено 50 и 100% листьев, причем не были повреждены почки, заложенные на побегах в текущем году. К концу вегетационного сезона они дали новую генерацию листьев. Максимальная продукция травянистых растений получена при одно- двукратном срезании. У карликовой березки самая большая продукция была на участках, где листья в течение сезона не удалялись.

Табл. 3. Библиогр. 14 назв.

УДК 634.038 : 581.145 : 591.5

Реакция ивы *Salix lanata* на изъятие фотосинтезирующей поверхности и роль листогрызущих насекомых в тундровых биогеоценозах. Богачева И. А. «Биоценотическая роль консументов». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Потребление большой массы листвы ивы мохнатой на Севере в начале вегетационного сезона вызывает появление вторичной листвы через две-три недели. В сумме за сезон может быть создана листопродукция, превышающая контроль, но в последующие несколько лет растения дают меньшую (иногда почти вдвое) массу листьев, меньший прирост и не цветут. При потерях листвы в конце сезона и небольших (до 50%) потерях в начале сезона растения не продуцируют вторичную листву. Даже сильно объеденные насекомыми растения должны возвращаться к норме до следующего массового размножения листогрызущих насекомых, у основной же массы растений повреждения не вызывают ощутимых последствий.

Табл. 5. Иллюстраций 2. Библиогр. 38 назв.

УДК 599.32+581.55

Значение полевок в поддержании стабильности и высокой продуктивности луговых биогеоценозов. Давыдов В. А. «Биоценотическая роль консументов». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Поедая многочисленные (доминантные) виды растений, полевки повышают эдификаторную роль других видов в фитоценозе, способствуя эквитабильности и микромозаичности растительного сообщества. Такая взаимосвязь во многом определяет функциональные особенности и дальнейшую судьбу развития лугового биогеоценоза и направлена на усложнение его организации и повышение стабильности. Деятельность полевок может приводить к повышению продукции фитоценоза и свидетельствует о положительной роли мышевидных грызунов, естественно вошедших в состав исторически сложившихся биогеоценозов.

Табл. 4. Библиогр. 75 назв.

УДК 599.32+581.55+581.133

Роль полевок в перераспределении вещества, энергии и элементов минерального питания растений в луговом биогеоценозе. Давыдов В. А. «Биоценотическая роль консументов». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Схематически представлено распределение энергии по трофическим уровням в луговом биогеоценозе. Роль полевок непосредственно как накопителей элементов минерального питания растений незначительна по сравнению с тем количеством, которое они перераспределяют. Установлено, что в полевках, населяющих гектар луга (около 100 особей), содержится 0,08 *кг* азота, 0,007 *кг* фосфора и 0,006 *кг* калия, а за летний период они перераспределяют соответственно 5; 0,3 и 7 *кг*.

Ускоряя миграцию практически всех элементов, находящихся в поедаемых растениях, полевки способствуют их неоднократной реассимиляции растениями в течение одного вегетационного периода. Представленный материал свидетельствует о глубокой функциональной взаимосвязи разных членов лугового биогеоценоза и интегральной положительной тенденции его развития.

Табл. 2. Иллюстраций 1. Библиогр. 15 назв.

УДК 581.524.3

Анализ некоторых антропогенных изменений в структуре и продуктивности тундрового фитоценоза. Андреяшкина Н. И., Троценко Г. В. «Биоценотическая роль консументов». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Сделана попытка оценить влияние вытаптывания на ерниково-кустарничково-моховую тундру (стационар «Харп» УНЦ АН СССР). В 1973 г. надземные части растений были сломаны и втоптаны в почву. В последующие годы сформировалось сообщество с преобладанием травянистых растений. Изменились состав и структура растительного покрова. В 1977 г. отмечено резкое преобладание травянистых растений, медленное восстановление лишайников, биомасса мхов восстановилась до контрольной.

Табл. 1. Библиогр. 13 назв.

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ

Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 125

Утверждено к печати Редакционно-издательским советом Уральского научного центра АН СССР

Редакторы **В. Б. Белоусова, Т. П. Бондарович**
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Корректоры **И. М. Мигачева, В. С. Симакова**

РИСО УНЦ № 943—16(79). Сдано в набор 3.01.79. НС 12242. Подписано к печати 7.12.79. Усл.-печ. л. 5,25. Уч.-изд. л. 5,5. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типографская № 1. Заказ 78. Тираж 800. Цена 55 коп.

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