

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

КОРОБЕЙНИКОВА
Валентина Павловна

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ
ГОРНО-КЛЮЧЕВЫХ ЛУГОВ ОДНОГО УРАЛА
И МЕТОДИКА ЕЕ ОЦЕНКИ

03.00.05 – ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск

1975

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

КОРОБЕЙНИКОВА
Валентина Павловна

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ
ГОРНО-КЛЮЧЕВЫХ ЛУГОВ ЮЖНОГО УРАЛА
И МЕТОДИКА ЕЕ ОЦЕНКИ

03.00.05 - ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск
1975

Работа выполнена в Ильменской биогеоценологической лаборатории Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Научный руководитель - доктор биологических наук, профессор П.Л.Горчаковский.

Официальные оппоненты:

лауреат Гос. премии д.б.н., профессор В.Н.Андреев,
д.б.н., А.А.Горшкова.

Ведущее учреждение - Кафедра геоботаники Биологического факультета МГУ.

Автореферат разослан "8" сентября 1975 г.

Задача диссертации состоится "14" октября 1975 г. в
"14" часов на заседании Ученого Совета Института экологии
растений и животных УНЦ АН СССР (620008, Свердловск, Л-8, ул.8
Марта, 202, Институт экологии растений и животных УНЦ АН
СССР).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института.

Ученый секретарь Совета
кандидат биологических наук

М.Г.Нифонтова

В В Е Д Е Н И Е

Одна из основных задач ботанической науки на современном этапе – разработка обоснованных рекомендаций по рациональному использованию естественного растительного покрова Земли. Исследования в этом направлении проводились в рамках Международной Биологической программы и далее будут проводиться в рамках более длительной программы "Человек и Биосфера".

Луга умеренной зоны Земного шара представляют один из наиболее интересных и удобных объектов изучения продуктивности наземных биогеоценозов (экосистем). Это объясняется не только большим хозяйственным значением, но и рядом характерных особенностей луговых биогеоценозов и прежде всего – сокращенным циклом нарастания, отмирания и разложения надземной растительной массы, что облегчает выявление закономерностей биологического круговорота.

В настоящее время в литературе накоплен обширный материал о запасах фитомассы в растительных сообществах различных местообитаний и зон Советского Союза. В 1965 году вышла монографическая сводка Л.Е.Родина и Н.И.Базилевич, посвященная этому вопросу; авторы обобщили по единой системе материалы, опубликованные различными исследователями как в Советском Союзе, так и за рубежом. Однако биологическая продуктивность луговой растительности в этой работе не нашла своего отражения, очевидно, как производный тип растительности. Между тем исследование ее представляет несомненный теоретический и практический интерес.

Целью настоящей работы, проводившейся в Ильменском гос. заповеднике им. В.И.Ленина в течение 1972–1974 гг. – было выявление закономерностей нарастания (чистая первичная продукция), отмирания (опад) и разложения надземной растительной массы некоторых луговых сообществ.

Задачи сводились к следующему:

1. Охарактеризовать запасы надземной и подземной фитомассы.

2. Проследить изменение запасов надземной фитомассы (ли-

вой и мертвый) в течение сезонов роста.

З. Дать оценку интенсивности нарастания (чистая первичная продукция), отмирания (опад) и разложения надземной растительной массы.

В процессе исследования было произведено сопоставление эффективности некоторых методов определения чистой первичной продукции, опада и скорости разложения растительной массы. Применительно к изученным луговым сообществам была разработана усовершенствованная методика определения этих показателей.

Диссертация состоит из введения, 6 глав, обсуждения результатов и выводов, изложена на 121 страницах машинописного текста. Список литературы включает 170 русских и 49 иностранных авторов. Работа иллюстрирована 21 таблицей и 12 рисунками и фотографиями.

Приношу свою искреннюю благодарность научному руководителю доктору биологических наук, профессору П.Л.Горчаковскому за постоянную помощь в выполнении этой работы, а также сотрудникам Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР доктору биологических наук В.П.Фирсовой и кандидатам биологических наук Е.А.Шуровой и Г.В.Троценко за помощь в описание почвы и растительности.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Ильменский государственный заповедник им. В.И.Ленина расположен на восточном склоне Южного Урала и находится в елово-бересковой подзоне таежно-лесной природной зоны, на ее границе с лесостепной зоной. Климат заповедника - умеренно-континентальный. Среднегодовая температура воздуха +1,8⁰С. Среднегодовое количество осадков - 454 мм.

Территория заповедника включает в себя вытянутую почти меридионально, систему Ильменских гор и их предгорий, представляющую собой крайнюю цепь гор северной части Южного Урала. Рельеф Ильменских гор носит типичный низкогорный характер. Основными элементами его является Главный Ильменский

хребет с наибольшей высотой в 747 м и несколько менее высоких хребтов, долин и котловин, горных и предгорных озер. Наиболее распространенным типом почв в заповеднике являются лесостепные: темносерые и серые. Луговые почвы, развитые на достаточно увлажненных участках, представлены черноземовидным и влажнолуговыми вариантами.

Преобладающей растительной формацией в заповеднике является лесная. Основные лесообразующие породы – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и береза бородавчатая и пушистая (*Betula verrucosa*, *B. pubescens*). Значительно реже распространены лиственничники, липняки и ольшанники. Степная и луговая растительность встречается небольшими участками, но тем не менее является важным элементом ландшафта заповедника. Луга большей частью образовались на месте сведенного леса и растительность их представлена разнотравьем. Только к склонам Ильменских гор приурочены "горно-ключевые" луга, где значительное увлажнение, создаваемое грунтовыми водами, препятствует произрастанию древесной растительности.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследований были избраны три сообщества: манжетково-лютиковый, разнотравно-манжетковый и разнотравно-вейниковый луг. Это горно-ключевые луга, располагающиеся в ложбинах и по западинам рельефа, где имеется дисперсный выход грунтовых вод на дневную поверхность. Луга несут отпечаток антропогенных воздействий (расчистка от кустарников, вырубка деревьев, сенокошение). Пробные площади были заложены в южной части Ильменского заповедника в 5 км от озера Большое Миассово, близ впадающего в это озеро ручья Няшевка. Для изученных ассоциаций характерна достаточная влагообеспеченность: они располагаются в низине, у подножья горных склонов, неподалеку от ручья. Увлажнение почвы возрастает от первой ассоциации к третьей. Во второй и третьей ассоциациях наблюдается оглеение почвы, причем застой влаги наблюдается во второй ассоциации, где на глубине 14 см находится глинистый горизонт. Моховой покров во всех ассоциациях почти не выражен. Краткая

характеристика изученных луговых сообществ приведена в табл. I.

Методика

В основу изучения первичной продуктивности лугов (надземная часть сообществ) был положен метод парных площадок (Wiegert and Evans, 1964; Jankowska, 1967; Lomnicki a.o.th., 1968), в несколько измененном нами виде. Общая схема опыта такова. В срок t_0 с первой площадки осторожно собирают мертвую растительную массу (ветошь и подстилку), оставляя живые растения. В срок t_1 с этой площадки срезают ча уровень почвы живые растения и собирают накопившийся за это время мертвый растительный материал h (опад). В это же время рядом с первой площадкой закладывают вторую, с которой собирают всю мертвую массу, оставляя живые растения с тем, чтобы учесть опад за следующий срок. В таком же порядке эта процедура повторяется в течение всего сезона роста. Чистая первичная продукция (y) рассчитывается по формуле (I): $y = h + \Delta b$, где Δb – разница между биомассой растений в конце и начале периода наблюдений. При расчетах масса, потребляемая гетеротрофными организмами нами во внимание не принималась.

В каждой из трех луговых ассоциаций было заложено по одной пробной площади размером 10 x 10 м. Сбор фитомассы проводился с мая по ноябрь через определенные временные интервалы (большей частью через 15 дней) с круглых учетных площадок размером по $1/16 \text{ м}^2$ каждая, которые закладывались методом случайной выборки на основных профильных площадях. Собранная фитомасса (живая, разобранныя по видам, и мертвая) взвешивалась до воздушно-сухого состояния и взвешивалась.

Опытным путем было установлено, что для определения запаса надземной фитомассы со статистической ошибкой не выше 15% необходимо закладывать в разных ассоциациях от 12 до 30 учетных площадок, что и было осуществлено.

Запасы подземной фитомассы определялись в период максимального развития травостоя методом монолитов, на каждой пробной площади ежегодно бралось по 10 монолитов размером 25 x 25 см, высота монолитов соответствовала глубине проникновения корней. Отмытые образцы подземной фитомассы (без разбора на

Таблица 1

Противная характеристика изученных луговых сообществ

Ассо- циация	Положение в релье- фе	Микро- рельеф	Окру- жаю- щее окру- жение	Узаки- нение	Почва	Проекти- рованное покрытие, внес- тое, преодоле- ние видов и их обилие	Травостой		
							1	2	3
1	Министко- во-игри- ковый луг	Очень по- склонные се- веро-вос- точные сплош- ные	Сладко- вире- лен- ные	Сметан- ный сос- ново-де- ревозный лес	Дерно- вой-лу- говая мерное лесно- сторон- ний	58 75-85%; h =50-60 см; cop. 2- 3- Ranunculus polyanth- mus, cop. 2- Alchemilla atrif- olia, cop. 1- Polygonum bis- torta, sp. - Trollius europa- eus, Galium boreale, Poten- tilla erecta, Geum rivale, Geranium pratense, Lysimachia vulgaris, Sanguisorba offici- nalis, Pulmonaria mollissima, Betonica officinalis, Carex canescens, Phlomis tuberosa	58	75-85%; h =50-60 см; cop. 2- 3- Ranunculus polyanth- mus, cop. 2- Alchemilla atrif- olia, cop. 1- Polygonum bis- torta, sp. - Trollius europa- eus, Galium boreale, Poten- tilla erecta, Geum rivale, Geranium pratense, Lysimachia vulgaris, Sanguisorba offici- nalis, Pulmonaria mollissima, Betonica officinalis, Carex canescens, Phlomis tuberosa	57
2	Разно- травно- министко- вой луг	Слегка пологий восточ- ный	Кочко- вяжущий	Разно- травные луга и сосново- дерезо- вяжущий	Дерно- вой-лу- говая мерное лесо- вый луг.	80-90%; h =60-70 см; cop. 2- 3- Alchemilla atrifolia, cop. 1- Filipendula ulmaria, Geranium pratense, sp. - Bur- dock	80-90%; h =60-70 см; cop. 2- 3- Alchemilla atrifolia, cop. 1- Filipendula ulmaria, Geranium pratense, sp. - Bur- dock	57	80-90%; h =60-70 см; cop. 2- 3- Alchemilla atrifolia, cop. 1- Filipendula ulmaria, Geranium pratense, sp. - Bur- dock

Продолжение таблицы I

1	2	3	4	5	6	7	8	9
на вос- точ- ной стороне	застой- влаги в верх- них го- ризон- тах (с глубиной 14 см – глина)	тая, гле- вая	leurum aureum, Betonica of- ficinalis, Potentilla erec- ta, Cirsium heterophyllum, Polygonum bistorta, Lathy- rus pisiformis, Poa palust- ris					
3	Разно- травно- войни- коный шуг	Слегка пологий шго-вос- точный склон	Кочко- ватый	Сосново- березово- вой лес, на юго- востоке придер- жные за- росли черемухи и ивы в долине ручья	Обиль- но раз- ное, номе- ральное востоке придер- жные за- росли черемухи и ивы в долине ручья	Дерно- вой-лу- говая, также могут прису- щая с призна- ками позво- ночного- го от- деления	52 80–95%; h = 60–80 см; корп. “2- 3” – Calamagrostis arun- dinacea, корп. – Filipendula ulmaria, Alchemilla strifo- lia, Polygonum bistorta, sp. – Sanguisorba officinalis, Geranium pratense, Pulmona- ria mollissima, Cirsium he- terophyllum, Potentilla erecta	

живую и мертвую части) высушивались до воздушно-сухого состояния и взвешивались. В дальнейшем расчленение подземной фитомассы на живую и мертвую производилось ориентировочно путем расчетов, исходя из предположения, что ежегодно отмирает приблизительно 1/3 корней и корневищ.

Скорость разложения растительного материала (r) определяли опытным и расчетным путем. В опытах образцы растительного материала (смесь видов или отдельный вид, навеска 5 г в воздушно-сухом состоянии) в капроновых мешочках помещались на поверхность почвы между стеблями растений. Изменение веса образцов фиксировалось в разные временные интервалы в пятикратной повторности.

Расчет скорости разложения велись по формуле (2): $r = \frac{h}{h+w}$ (Jenny a. oth., 1949) и по предложенной нами формуле (3):
 $r = \frac{w_0 - g + h}{w_0 + h}$, где h – опад за год, w_0 – мертвая растительная масса (веточки и подстилка) в начале периода наблюдений, g – то же в конце периода наблюдений. Подстилочно-опадный коэффициент (K) вычисляется по формуле (4): $K = \frac{h}{n}$. Расчет количества разложившегося растительного материала за год (d) производился по формуле (5): $d = h + (w_0 - g)$.

Фенологические наблюдения велись в 1973 году по методике И. Н. Байдеман (1954) через 5–7 дней над всей совокупностью растений на основных пробных площадях. Влажность почвы определялась по общепринятой методике четыре раза в течение сезона роста 1973 года. Теплотворная способность растительного материала определялась в лаборатории с помощью калориметра.

В ходе исследования продуктивности луговых сообществ запас надземной фитомассы определен на общей площади 69 м^2 , опад – на площади 45 м^2 , запас подземной фитомассы на площади $3,7 \text{ м}^2$. Для учета разложения на лугах было выложено 185 капроновых мешочеков, общий вес растительного материала в них 925 г.

В работе использовали терминологию основных понятий, относящихся к продуктивности растительных сообществ и биологическому круговороту в них.

Фитомасса (растительная масса) – масса органического ме-

щества, заключенного в растениях или их сообществах, включая как живое вещество, так и отмершее, не утратившее внешних признаков принадлежности к растениям.

Биомасса растений (урожай в поле, на корню) – количество живого органического вещества в надземной и подземной сферах растений или их сообществ.

Отмершая или мертвая растительная масса (мертвый растительный материал) – сумма органического вещества, заключенного в отмерших частях растений (ветошь), а также накопившегося в подстилке.

Опад – количество органического вещества, заключенного во всех ежегодно отмирающих частях надземной и подземной сфер сообщества, а также в оообоях или отдельных частях их, отмерших в процессе старения; выражается в единице веса на единицу площади в единицу времени.

Чистая первичная продукция – интенсивность создания живого вещества в процессе видимого фотосинтеза, выражаемая в единицах веса на единицу площади в единицу времени.

РИТМИКА СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ТРЕХ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ

В общих чертах фенологическая ритмика изученных сообществ сходна. Это сходство проявляется в том, что во всех этих сообществах прослеживаются одни и те же фенологические периоды. Сроки начала, окончания и продолжительности периодов примерно одинаковы. Но, в то же время, из сопоставления сезонной ритмики разных луговых сообществ вытекает ряд особенностей в их развитии, которые в основном сводятся к следующему: 1) на манжетково-литиковом лугу преобладают растения, цветущие в начале и середине лета; цветение происходит более быстро, алогий развития достигается раньше; 2) на разнотравно-манжетковом лугу преобладают растения, цветущие в середине лета; число цветущих видов нарастает постепенно, период массового цветения растянут, спад цветения также постепенный; 3) на разнотравно-вейниково-литиковом лугу преобладают растения, цветущие в середине и конце лета. В начале сезона роста цветение выражено слабо, максимум цветения достигается более постепенно, период массового цвете-

тения растянут.

ЗАПАСЫ ФИТОМАССЫ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ИХ

I. Запасы фитомассы

Общие представления о запасах растительной массы в изученных луговых сообществах в период максимального развития травостоя (конец июля – август) дает таблица 2. Как видно, запас живой надземной растительной массы (биомассы) относительно невелик в первой ассоциации (в среднем за два года 291 г/м²), несколько выше во второй (384 г/м²) и еще выше в третьей (393 г/м²). В значительно большей степени различия изученных ассоциаций выявляются при сопоставлении мертвой надземной массы (ветошь и подстилка): по запасам мертвой массы второе сообщество превосходит первое, а третье – все остальные. Такое же соотношение изученных ассоциаций выявляется при сопоставлении их суммарных запасов надземной фитомассы (живой и мертвой).

Хотя манжетково-лютиковая ассоциация уступает другим по запасам надземной биомассы, она превосходит их по запасам подземной (в среднем 1356 г/м²). Второе место по запасам подземной биомассы занимает разнотравно-вейниковая, а третье – разнотравно-манжетковая ассоциация. Вероятно, большее развитие подземной массы в манжетково-лютиковой ассоциации связано с особенностями экологического местообитания (меньшая относительная влажность почвы).

Общие запасы биомассы (как надземной, так и в подземной части сообществ) наиболее велики в третьей ассоциации (1660 г/м²) несколько ниже в первой (1647 г/м²) и еще ниже во второй (1479 г/м²). Такое же соотношение изученных ассоциаций наблюдается и при сопоставлении общих запасов всей фитомассы (живой и мертвой, как надземной, так и подземной).

Среднее отношение надземной фитомассы к подземной в трех изученных сообществах (соответственно 1:4, 1:2,5, 1:2) отражает их распределение в экологическом ряде возрастания влажности почвы (подземная часть фитоценоза наиболее развита в относительно менее влагообеспеченном местообитании и наименее – в самом увлажненном).

Таблица 2

Запас фитомассы в луговых сообществах (г воздушно-сухого вещества на 1 м²)

Ассоциация	Год наблюдения	Наземная часть		Подземная часть		Общий (наземная и подземная		Отношение подземной фитомассы к ползенной
		Итак	Мертвая	Всего живая	Мертвый	Всего живой	Мертвый	
Маннеково-литовский луг	1972	281	220	501	1107	853	2560	1073
	1973	301	262	563	1005	503	1508	1306
	Среднее за 2 года	291	241	532	1256	678	2034	1647
Разногорянко-маннековский луг	1972	403	270	673	1288	643	1931	1691
	1973	366	367	733	901	450	1351	1267
	Среднее за 2 года	384	318	703	1094	546	1641	1479
Разногорянко-вейниковый луг	1972	400	660	1060	1624	812	2436	2024
	1973	386	460	846	910	455	1365	1296
	Среднее за 2 года	393	560	953	1267	633	1900	1660

Теплотворная способность отдельных компонентов фитомассы колеблется от 4,1 до 4,4 ккал на 1 г абсолютно-сухого вещества. Существенных различий в калорийности отдельных компонентов не наблюдается. В ряде случаев отмечена более высокая калорийность подземной массы по сравнению с надземной и мертвой надземной (ветвью и подстилка) по сравнению с живой. Наиболее значительные запасы энергии сосредоточены в подземной части изученных сообществ. Более высокой общей энергоемкостью, а также энергоемкостью живого и мертвого надземного компонента отличается разнотравно-вейниковый луг.

2. Сезонная динамика надземной фитомассы

Сезонные изменения запасов надземной фитомассы (с подразделением на живую и мертвую) показывают рис.1, 2.

a. Динамика живой растительной массы

Как видно (рис.1 и 2), изменение запасов биомассы в различных луговых сообществах идет по-разному. В манжетково-лютиковой ассоциации, травостой которой сложен преимущественно растениями раннелетнего и среднелетнего цветения, запасы биомассы относительно быстро нарастают в начале сезона роста. В разнотравно-манжетковой и разнотравно-вейниковой ассоциациях, где преобладают растения средне- и позднелетнего цветения, запасы надземной биомассы обычно нарастают несколько медленней, но более продолжительное время и максимальные значения достигаются позднее (в третьей ассоциации 30-31 июля, а во второй 30 июля - 21 августа).

Во всех рассматриваемых луговых ассоциациях на долю доминирующих видов (если принимать во внимание по 4 доминанта и субдоминанта в каждой ассоциации) приходится большая часть (от 45 до 80%) надземной биомассы. Сезонная динамика изменения массы доминантных видов в целом совпадает с динамикой всей надземной биомассы.

б. Динамика опада

Анализ диаграмм (рис.3), показывающих сезонную динамику опада (в 15-дневных интервалах), в трех изученных луговых сообществах вскрывает существенные колебания этого показателя в разные годы. В 1972 году лишь во второй ассоциации максимум-

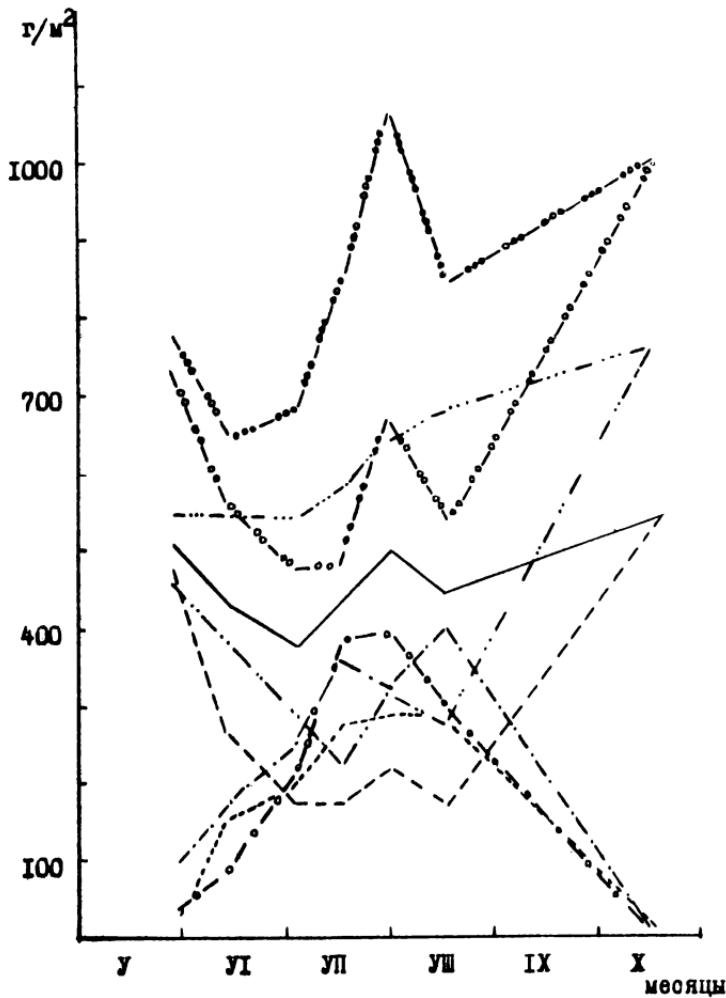


Рис. I. Динамика запаса надземной фитомассы луговых сообществ в течение сезона роста 1971 г. (воздушно-сухой вес). Ассоциации: 1- манжетково-лотниковая, 2- разнотравно-манжетковая, 3- разнотравно-вейниковая; а- общий запас фитомассы, б- живая, в- мертвая (ветвь и подстилка).

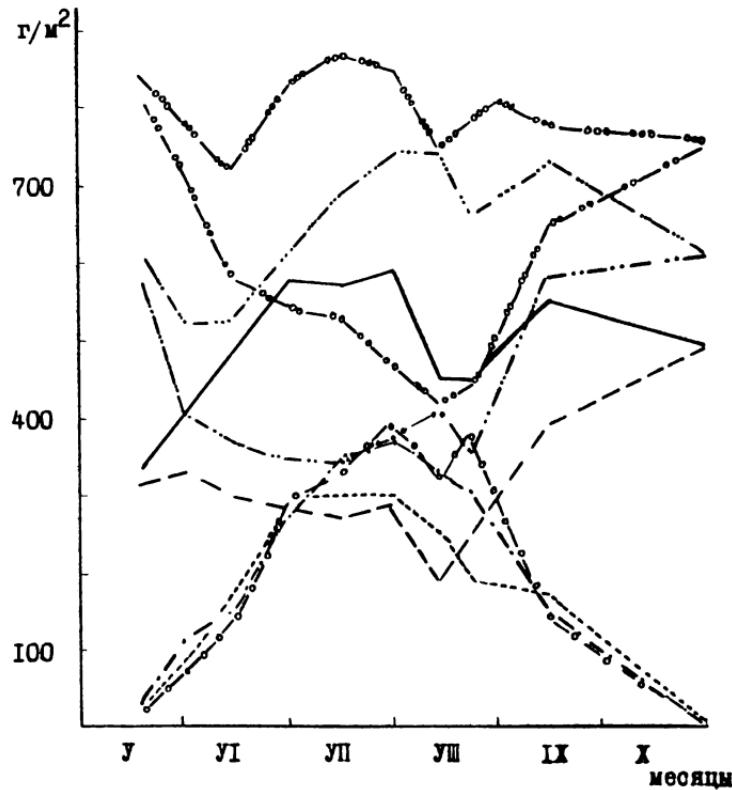


Рис.2. Динамика запаса надземной фитомассы луговых сообществ в течение сезона роста 1973 г. (воздушно-сухой вес). Условные обозначения те же, что на рис.1.

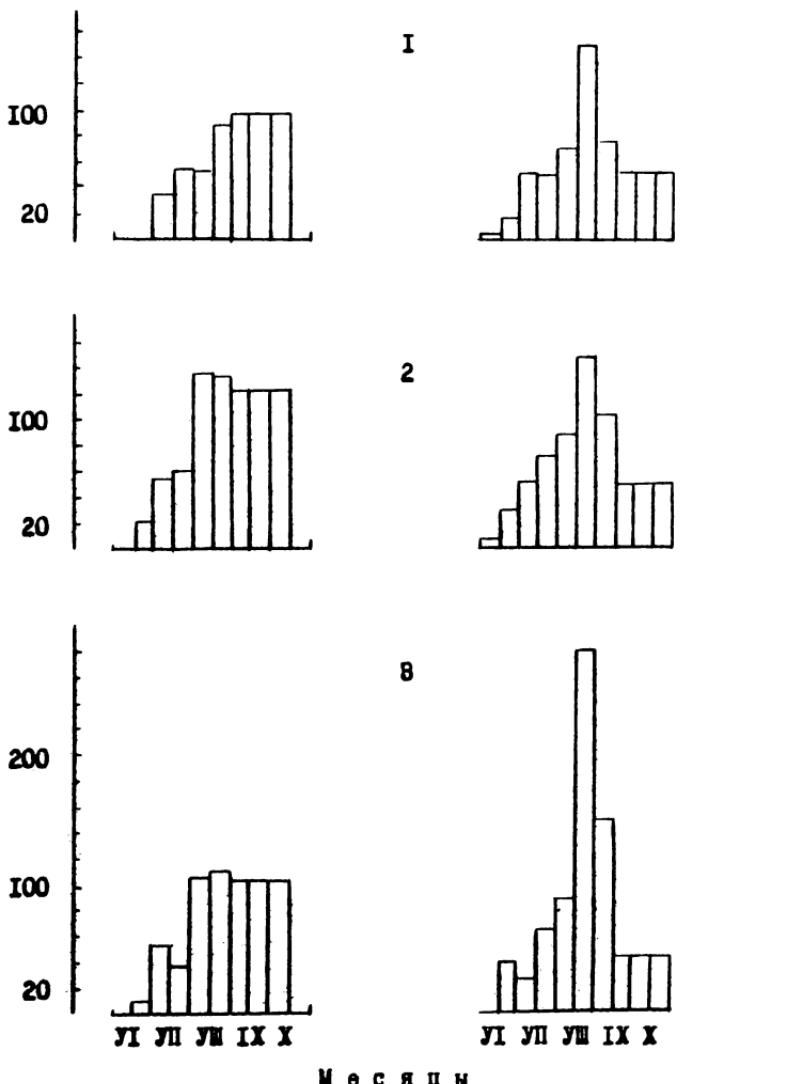


Рис.3. Динамика отмирания надземной биомассы (опад) в течение двух сезонов роста (г/м² за 15 дней). I, 2, 3 – то же, что на рис. I.

ный опад наблюдался в августе, в остальных ассоциациях он сопадал с более поздними сроками (сентябрь - первая половина октября). В 1973 году во всех ассоциациях максимальный опад наблюдался во второй половине августа, в последующие месяцы величина опада была значительно меньше. Эти различия обусловлены неодинаковой метеорологической обстановкой двух лет наблюдений. Решающим фактором, определяющим сезонную динамику опада, является термический режим: в 1972 году с его более теплым летом интенсивный опад сдвинулся на конец сезона роста (сентябрь - первая половина октября), тогда как в более прохладное лето 1973 года он был приурочен ко второй половине августа. Различия в режиме атмосферных осадков, по-видимому, менее существенны, так как недостаток атмосферной влаги компенсируется грунтовым увлажнением.

в. Динамика запасов мертвой фитомассы

Мертвая растительная масса в изучаемых луговых сообществах подвержена большим колебаниям, по сравнению с зеленой массой, как в течение одного вегетационного периода, так и в разные по погодным условиям годы (рис. I и 2). Ритмичность в изменении запасов мертвой фитомассы обусловлена соотношением двух противоположных процессов: интенсивности отмирания растений и скорости разложения отмерших частей. Один из этих процессов ведет к увеличению мертвой растительной массы, другой - к ее уменьшению. В зависимости от преобладания того или иного процесса, мертвая фитомасса увеличивается или уменьшается.

Как видно из рис. I и 2 изменение мертвой растительной массы в сообществах имеет общие черты. В начале вегетационного периода количество ее намного превосходит зеленую массу растений. С мая примерно до середины июля, проходит уменьшение мертвой растительной массы, что объясняется интенсивно идущими процессами разложения и незначительным по величине опадом. Значительное увеличение мертвой растительной массы начинается приблизительно со второй половиной августа и продолжается до конца вегетационного периода. В это время отмечается интенсивное отмирание растений (рис. 3), количество ветоши и подстилки увеличивается, накопление мертвой растительной

массы преобладает над процессами ее разложения.

Изменение мертвых фитомассы луговых сообществ наряду с общими чертами имеет и некоторые особенности. Так, в разнотравно-вейниковом сообществе количество мертвой массы всегда выше, по сравнению с двумя другими сообществами, причем не только в начале и конце вегетационного периода, но и в середине его. Такое отличие разнотравно-вейникового луга от других можно было бы объяснить большим количеством зеленой массы, которая здесь создается, однако это отличие не так велико, по крайней мере это справедливо в отношении разнотравно-манжеткового сообщества. Следовательно, основной причиной, обуславливающей большее количество мертвой растительной массы в этом сообществе, являются замедленные темпы ее разложения.

г. Динамика общих запасов надземной фитомассы (живая и мертвая часть)

Запас надземной фитомассы состоит из значений двух выделенных категорий - живой и мертвой растительной массы. Соотношение этих составных частей не остается постоянным. Если в начале и конце вегетационного периода основная доля в общих запасах фитомассы принадлежит мертвой массе (свыше 90%), то в середине лета она снижается до 50%. Иногда в это время зеленая масса превышает мертвую, как это наблюдается в манжетково-льтиковом сообществе.

В разных луговых сообществах количество надземной растительной массы не одинаково. Первостепенную роль в этом отличии играет количество мертвых растительных остатков, т.к. по количеству биомассы луговые сообщества отличаются меньше.

В течение вегетационного периода запасы надземной фитомассы изменяются (рис. I и 2). Было замечено, что изменение надземной фитомассы зависит от ее составных частей. Если изменение мертвой и живой массы идет в одном направлении, т.е. живая и мертвая массы одновременно или увеличиваются или уменьшаются, то в том же направлении происходит и изменение общих запасов фитомассы. Когда изменение зеленой и мертвой массы происходит в противоположных направлениях, то общая фитомасса изменяется в соответствии с более интенсивным измене-

ием одной из составных частей. Горизонтальные участки на кривой изменения общих запасов надземной фитомассы вызваны одинаковой интенсивностью противоположно идущих изменений живой и мертвых масс.

ЧИСТАЯ ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ

При полевых исследованиях к оценке чистой первичной продукции существует несколько подходов: 1) определение биомассы растений в разгар вегетации; 2) суммирование максимальных биомасс отдельных видов; 3) учет всех отмирающих в течение сезона роста надземных частей растений; 4) оценка по методу разницы биомасс.

Как отмечают некоторые авторы, более правильную оценку дает суммирование пиков биомасс отдельных видов. Однако в нашей работе оказалось, что для получения данных о биомассе доминантов с ошибкой $\pm 15\%$ число учетных площадок нужно увеличить в некоторых случаях в 10 раз, что связано с огромными затратами труда и времени.

Поскольку в изученных луговых сообществах к концу сезона роста отмирают надземные части почти у всех растений, то можно предположить, что опад за год соответствует величине чистой первичной продукции, что составляет $524-786 \text{ г}/\text{м}^2$ (табл. 3). Статистическая ошибка при этом – 3-7%. Сбор отмершей растительной массы с предварительно очищенных площадок (см. гл. "Методика") позволяет считать, что в величину опада за тот или иной срок не входит растительная масса, отмершая в предыдущие сроки. Напротив, из сферы учета уходит та часть растительной массы, которая успела разложитьться между последовательными сборами фитомассы. Отсюда полученная величина чистой первичной продукции также будет несколько заниженной.

Получивший распространение в постледиэзе время метод разницы биомасс (метод парных площадок), выгодно отличается от других методов возможностью определения чистой первичной продукции за любой временной интервал в течение года (формула I).

Существенные колебания скорости накопления биомассы выявляются как при наблюдениях в течение одного сезона роста, так

Основные показатели интенсивности биологического круговорота в луговых сообществах

Ассоциация	Период наблюдения	Чистая первичная продукция (г/м ² в год), расчетная по Фортулье	Подстилочно-полый опад, опадный коффер- клиент (г/м ² в год)	Скорость разложения (%)		Масса разложившегося растительного материала, рассчитанная по формуле 3-5 (г/м ² в год)		
				По Фортулье	По опыту за сезон			
Наннетково-литниковый луг	У.1972-У.1973	574 ⁺²⁸	524 ⁺²⁷	I	26	52	68	679 ⁺⁴³
	У.1973-У.1974	643 ⁺²⁹	592 ⁺²⁵	0,8	27	64	68	628 ⁺⁴²
	Среднее за 2 года	608	558	0,9	26,5	58	68	653
Разнотравно-желтковый луг	У.1972-У.1973	799 ⁺⁵⁶	779 ⁺⁵⁵	I	36	63	67	825 ⁺⁴²
	У.1973-У.1974	701 ⁺³²	670 ⁺²⁹	0,9	37	62	63	681 ⁺⁵⁹
	Среднее за 2 года	750	724	0,9	36,5	62,5	65	753
Разнотравно-зеленниковый луг	У.1972-У.1973	654 ⁺³⁰	625 ⁺²⁹	I,6	18	46	47	638 ⁺⁶¹
	У.1973-У.1974	845 ⁺³⁰	786 ⁺²⁷	I	21	52	53	796 ⁺⁸⁵
	Среднее за 2 года	750	706	I,3	19,5	49	50	717

и при сопоставлении результатов наблюдений, произведенных в разные годы, что связано, вероятно, с различиями в метеорологической обстановке.

Как видно из таблицы 3, для манжетово-лютиковой ассоциации характерна относительно низкая годовая продукция (в среднем за два года $608 \text{ г}/\text{м}^2$), для двух других более высокая (в среднем за два года $750 \text{ г}/\text{м}^2$). Статистическая ошибка при этом не превышает 10%.

По мнению некоторых авторов в величину чистой первичной продукции должна входить масса растений, потребляемая гетеротрофами, причем, чем полнее будет учтена потребленная часть, тем более точной будет величина чистой первичной продукции.

Мы попытались дать количественную оценку использования биомассы растений одной группы растительноядных животных — серыми полевками (*Microtus agrestis*). Количество потребленной растительной биомассы определяли в специальных опытах. В результате получили, что в сутки одна особь потребляет около 3 г растительной массы (воздушно-сухой вес) и примерно столько же отторгает от растений, но не съедает. По приблизительным расчетам масса растений, потребленная за сезон роста равна $4,5 \text{ г}/\text{м}^2$. Это составляет незначительную прибавку к величине чистой первичной продукции, которую мы определяли выше описанными способами. Но в то же время, очевидно, что мы учли лишь часть потребленной биомассы, так как приняли во внимание только одну группу животных — фитофагов. В действительности же потребленная биомасса будет выше, следовательно выше будет величина чистой первичной продукции.

РАЗЛОЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МАТЕРИАЛА В ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВАХ

В нашей работе скорость разложения растительной массы определяли опытным и расчетным путем.

В опытах получили (табл. 3), что за сезон роста разлагается от 18 до 37% растительной массы (смесь видов). В более холодное время процессы разложения также идут довольно интенсивно, убыль веса отмершей массы составляет в этом случае 15–26%. Известно, что наиболее интенсивно разлагаются свежеотмершие

растительные остатки, в дальнейшем процесс разложения замедляется, в связи с увеличением доли веществ, доступных лишь небольшой группе бактерий и грибов. Поэтому количество растительной массы, разложившейся за год не намного превышает массу, разложившуюся за сезон роста. В целом за 1,5 года в капоновых мешочках разлагается от 42 до 48% мертвой растительной массы.

Разложение отделенных видов растений идет с неодинаковой скоростью. В изученных луговых сообществах быстрее всего разлагаются листья и стебли манжетки (*Alchemilla atrifolia*), и льтика (*Ranunculus polyanthemus*). За год эти растения разложились на 60-70%. Медленнее разлагаются более жесткие стебли и листья вейника (*Calamagrostis arundinacea*), и лабазника (*Filipendula ulmaria*). Убыль веса этих растений за год составила около 50% от исходной навески.

Как считают многие авторы, более точную оценку скорости разложения дают расчетные методы. В данной работе при расчетах среднегодовой скорости разложения использовали формулы 2 и 3 (см. гл. "Методика").

Как видно из табл. 3, скорость разложения растительной массы, рассчитанная по этим формулам, выше полученной в опытах. Согласно расчетам, в манжетково-льтиковом сообществе за год разлагается от 52 до 68% растительной массы, в разнотравно-манжетковом - от 62 до 67%, в разнотравно-вейниковом - от 46 до 53%. Результаты, полученные двумя расчетными методами, довольно близки между собой, поэтому можно предположить, что полученные с помощью этих расчетов данные о разложении растительной массы близки к истинным.

Определение количества разложившегося за год растительного материала проводили по формуле 5 (см. гл. "Методика"). В изученных луговых сообществах за год разлагается от 628 до 825 г/м² воздушно-сухой вес) отмершей растительной массы.

Как опытные, так и расчетные данные показывают, что интенсивность распада мертвой фитомассы в разных сообществах неодинакова. В манжетково-льтиковом и разнотравно-манжетковом сообществах процессы разложения идут быстрее, чем в разнотравно-вейниковом. В разные годы скорость разложения растительной

массы на лугах отличается незначительно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По ритмике сезонного развития изученные луговые сообщества относятся к следующим группам: манжетково-лытниковое к ранне-среднелетней группе; разнотравно-манжетковое к среднелетней, разнотравно-вейниковое к средне-позднелетней группе. Это обусловлено различием экологических условий, из которых важную роль играет степень прогревания корнеобитаемого слоя, что в свою очередь обуславливается режимом увлажнения и особенностями строения почвы изученных сообществ.

Динамика надземной фитомассы исследованных лугов имеет как черты сходства, так и различия. Во всех луговых сообществах с весны до середины лета идет интенсивное новообразование вещества и разрушение старой ветоши и подстилки, отмирание растений в это время незначительно. После достижения максимальных значений и до конца сезона роста биомасса растений начинает убывать, а мертвая растительная масса увеличиваться. Это связано с отмиранием растений и накоплением подстилки и ветоши.

Общая надземная фитомасса (живая и мертвая) изменяется в соответствии с изменением составляющих ее компонентов. В начале и конце вегетации основная доля в общих запасах надземной фитомассы приходится на ветошь и подстилку (до 90%), в середине лета запасы живой и мертвой фитомассы становятся приблизительно одинаковыми. Преобладание мертвой растительной массы над живой в начале и конце сезона роста в луговых и степных сообществах неоднократно отмечалось и другими авторами.

На первом месте по запасам надземной фитомассы стоит разнотравно-вейниковое сообщество ($953 \text{ г}/\text{м}^2$ в среднем за два года), меньшая надземная фитомасса в разнотравно-манжетковом (в среднем $703 \text{ г}/\text{м}^2$) и в манжетково-лытниковом (в среднем $532 \text{ г}/\text{м}^2$). Такое отличие разнотравно-вейникового луга от других происходит в основном за счет мертвой массы, которая представлена здесь жесткой листвой вейника, разлагающейся медленно.

леннее стеблей и листвьев разнотравья.

По запасам подземной фитомассы выделяется манжетово-льтиковое сообщество (в среднем за два года 2034 г/м²), где несколько большая сухость и хорошая аэрация почвы способствуют усиленному росту корней. В более влажных, с более тяжелой по механическому составу почвой - разнотравно-вейниково-разнотравно-манжетковом сообществах запас подземной массы меньше (1900 и 1641 г/м² соответственно).

Во всех изученных лугах большая часть общего запаса фитомассы приходится на его подземный компонент. Общие запасы фитомассы (как в надземной, так и в подземной части сообществ) наиболее велики в третьей ассоциации (в среднем 2853 г/м², несколько ниже в первой (2566 г/м²) и еще ниже во второй (2344 г/м²).

Результаты двухлетних наблюдений показывают, что запасы фитомассы (надземной и особенно подземной) подвергены значительной погодичной флуктуации. В 1972 году на пробных площадях зарегистрированы большие запасы биомассы, чем в 1973 году. Установлено, что в местных условиях решающим фактором, определяющим погодичную флуктуацию запасов биомассы, являются различия в термическом режиме (в годы с теплым летом запасы биомассы выше), тогда как различия в количестве атмосферных осадков имеют второстепенное значение, поскольку в изученных луговых сообществах на небольшой глубине залегают грунтовые воды.

Полученные данные о запасах фитомассы в изученных луговых сообществах входят в размах колебаний фитомассы, полученных для других луговых сообществ Советского Союза.

Калорийность отдельных компонентов фитомассы колеблется от 4,1 до 4,4 ккал на 1 г абсолютно-сухого вещества. Это согласуется с данными, полученными другими авторами. Более высокой энергоемкостью отличается разнотравно-вейниковое сообщество, что связано как с большей величиной фитомассы, так и с большей калорийностью растительного материала.

Чистая первичная продукция оценивалась несколькими способами. Наименьшие значения чистой первичной продукции полу-

чается, когда ее приравнивают к максимальной биомассе травостоя.

Более точное значение чистой первичной продукции дает метод суммирования максимальных биомасс отдельных видов. Однако в нашей работе число площадок (от 10 до 30, размером по 0,06 м²), оказалось недостаточным для получения максимума биомассы того или иного вида. Для получения данных о биомассе доминантов с точностью +15% число площадок в некоторых случаях нужно увеличить более чем в 10 раз. Это связано с большими затратами труда и времени, но при этом, как отмечал В.И. Голубев (1963), не учитывается фитомасса, формирующаяся до и после достижения растением максимума биомассы, т.е. полученные с помощью этого метода данные о чистой первичной продукции также будут занижены.

Применение метода парных площадок позволило нам получить данные об опаде и об изменениях биомассы растений в тот или иной промежуток года. Это в свою очередь позволило оценить чистую первичную продукцию еще двумя способами: по интенсивности отмирания растений и по формуле (I). Данные, полученные этими двумя способами, довольно близки между собой. Величина ошибки при этом не выше 10%. Недостаток метода парных площадок в несколько заниженной оценке опада, так как часть его в виде подстилки разлагается в период между сборами фитомассы. Отсюда и данные о чистой первичной продукции оказываются несколько заниженными. Но поскольку величина опада определялась в течение периода вегетации в большинстве случаев через 15 дней, т.е. за сравнительно короткий срок, то потери, вероятно, будут незначительными.

В течение сезона роста интенсивность нарастания биомассы растений не остается постоянной, что связано как с особенностями компонентов, слагающих эти сообщества, так и с погодными условиями. Сезонные колебания чистой первичной продукции в отдельные годы не совпадают по времени, что связано с колебаниями режима тепла и влаги. Сопоставление динамики прироста биомассы с результатами метеорологических наблюдений за 1972 и 1973 год показывают, что максимумы прироста совпадают с более

теплыми периодами лета, а депресии с более прохладными. Сезонные колебания количества выпадающих атмосферных осадков оказывают менее существенное влияние на прирост биомассы. Повидимому, это связано с тем, что изученные сообщества в кратковременные засушливые периоды не испытывают дефицита увлажнения, так как получают дополнительную влагу за счет ключевых вод.

Потребление растительной массы одной группой животных фитофагов (*Microtus agrestis*) незначительно (около 4,5 г/м² за сезон роста), поэтому мы не принимали во внимание эту величину при расчетах чистой первичной продукции.

Таким образом, применение различных подходов к оценке чистой первичной продукции позволяет получать данные лишь в большей или меньшей степени приближающиеся к истинной ее величине, полное же совпадение едва ли достижимо. При выборе того или иного метода большое значение имеет объем получаемой информации, затраты рабочего времени и точность определения искомой величины. С этих позиций наиболее удобен метод парных площадок. При использовании этого метода можно получить данные о динамике запасов надземной фитомассы и ее составных частей (живой и мертвый), интенсивности нарастания (чистая первичная продукция) и отмирания растений за год и за менее большие интервалы. Стандартная ошибка определения этих величин при бравнительно небольшом количестве учетных площадок (12-30) малого размера (по 0,06 м²) составляет ±10-15%.

Результаты определения скорости разложения растительной массы на лугах показали, что в капроновых мешочках за сезон роста разлагается около 1/3 растительной массы (шесть видов). Но как известно расчетные данные (Формулы 2 и 3), разложение растительной массы в изученных луговых сообществах идет быстрее.

При расчетах по формуле Джени и Джессела (2) исходят из предположения, что количество разложившейся за год растительной массы равно количеству опавшей. Однако наблюдения показывают, что в отдельные годы количества опавшей и разложившейся массы не совпадают, что связано с различиями метеорологической

обстановки. Расчеты по предложенными нами формулам 3 и 5 дают возможность получить более объективное представление как о скорости разложения, так и о количестве разложившегося растительного материала за год.

Важным показателем интенсивности биологического круговорота является величина отношения Подстилка опад, отражающая скорость разложения опада и освобождение химических элементов. Чем меньше это соотношение, тем быстрее идет круговорот веществ. В изученных луговых сообществах величина подстилочно-опадного коэффициента составляет 0,9-1,3 (табл.3), т.е. интенсивность биологического круговорота довольно высока.

Растительным сообществам вообще и луговым в частности свойственна как динамичность, так и относительная устойчивость. Известно, что в устойчивом растительном сообществе процессы нарастания, отмирания и разложения органического вещества сбалансираны. Это обеспечивает поддергивание на одном уровне количества химических элементов, необходимого для питания растений, а следовательно, и для устойчивой работы фитоценоза. Как видно из таблицы 3, в изученных луговых сообществах за год опадает и разлагается примерно столько же органической массы, сколько создается, что позволяет сделать вывод о сбалансированности биологического круговорота в этих сообществах.

ВЫВОДЫ

1. Сравнение некоторых методов оценки первичного производственного процесса выявило преимущество метода парных площадок, применявшегося нами в несколько измененном виде. Этот метод позволяет при сравнительно небольших затратах времени оценивать запасы фитомассы и их сезонную динамику, чистую первичную продукцию, опад и скорость разложения мертвого растительного материала.

2. Изученные сообщества горноключевых лугов отличаются по ритму сезонного развития; манжетково-макарниковый луг характеризуется ранне-среднелетним циклом развития, разнотравно-манжетковый - среднелетним, разнотравно-вейниковый - средне-позднелетним циклом развития. Наибольшие запасы живой надзем-

ной массы в течение сезона роста совпадают с периодом массового цветения основных компонентов травостоя.

3. Запасы живой надземной растительной массы меньше в манжетково-лытниковой ассоциации ($291 \text{ г}/\text{м}^2$) и несколько выше в разнотравно-манжетковой и разнотравно-вейниковой (384 и $393 \text{ г}/\text{м}^2$ соответственно). Третья ассоциация превосходит остальные по общим запасам фитомассы (надземной и подземной), а также по запасам мертвой надземной фитомассы (ветошь и подстилка).

4. Запасы живой надземной растительной массы достигают максимума во второй половине сезона роста; в это же время запасы мертвой растительной массы (ветошь и подстилка) снижаются до минимума. Осенние запасы мертвой массы превышают весенние, что свидетельствует о разложении растительного материала и после окончания сезона роста.

5. Вторая и третья ассоциации выделяются большей величиной чистой первичной продукции (в среднем приблизительно $750 \text{ г}/\text{м}^2$ в год) по сравнению с первой (в среднем $608 \text{ г}/\text{м}^2$ в год). Прослеживаются значительные колебания интенсивности накопления биомассы как в течение одного сезона роста, так и в разные годы. Максимумы прироста совпадают с более теплыми периодами лета, а депрессии с более прохладными.

6. В изученных луговых сообществах согласно расчетным данным, полный цикл разложения мертвого растительного материала происходит в течение 1,5-2 лет. Медленнее идет разложение в разнотравно-вейниковом сообществе, где отмершая растительная масса представлена в основном жесткой листвой вейника, разлагавшегося медленнее стеблей и листьев разнотравья.

7. Биологический круговорот в изученных луговых ассоциациях сбалансирован: различия между величинами опада, чистой первичной продукции и количеством разложившейся растительной массы в отдельных ассоциациях относительно невелики.

8. В изученных луговых ассоциациях погодичные и сезонные колебания запасов фитомассы, чистой первичной продукции и опада обусловлены, главным образом, различиями в термическом режиме; различия в количестве атмосферных осадков имеют второстепенное значение, так как нивелируются грунтовым увлажнением.

нием.

По материалам диссертации опубликованы
следующие работы:

1. Экспериментальное изучение влияния грызунов на лугово-
ую растительность. Экология, 2, 1974 (в соавторстве с В.А.
Давыдовым).

2. Влияние полевок на продукцию травяного покрова лугов
Ильменского заповедника. Растительные ресурсы Южного Урала и
Среднего Поволжья и вопросы рационального их использования
(тезисы докладов и сообщений). Уфа, 1974 (в соавторстве с В.А.
Давыдовым).

3. Продуктивность и динамика травостоя некоторых лугово-
ых сообществ Южного Урала. (Там же, в соавторстве с П.Л.Гор-
чаковским).

4. Первичная продуктивность некоторых луговых сообществ
Южного Урала. Экология, 3, 1975 (в соавторстве с П.Л.Горчаков-
ским).

5. К оценке первичной продукции некоторых луговых со-
обществ Ильменского заповедника. Экология, 5, 1975.

Материалы диссертации докладывались на конференции
"Растительные ресурсы Южного Урала и Среднего Поволжья и
вопросы рационального их использования", Уфа, 1974.

ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 14/УП 1975 г./ ФОРМАТ 60x84 1/16
ОБЕМ 20 ЛЕЧЛ.1 ТИРАЖ 120 ЗАКАЗ 1718
ЦЕХ № 4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ".
СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20