

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

КРАХИМСКИЙ
Федор Викторович

ОПЫТ ОЦЕНКИ ВЛИЯНИЯ ГРИЗУНОВ НА ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ
ПО ДИНАМИКЕ БАЛАНСА CO_2 В РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЯХ

03.00.16 - экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск, 1980

Диссертационная работа выполнена в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Научный руководитель:
доктор биологических наук Л.Н.ДОБРИНСКИЙ

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук А.Т.МОКРОНОСОВ,
кандидат биологических наук Б.Д.АБАТУРОВ.

Ведущее предприятие:
Институт биологии Казанского ФАН СССР.

Автореферат разослан "___" 1980 г.

Задита состоится "___" 1980 г. в час.
на заседании специализированного совета Д-002.05.01 по за-
щите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук
при Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР по
адресу: 620008, г.Свердловск, ул. 8 марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке
Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Ученый секретарь
специализированного
совета, кандидат
биологических наук

М.Г.НИФОНТОВА

Актуальность проблемы. Влияние растительноядных животных на формирование первичной продукции – их важнейшая биогеоэкологическая роль. Поэтому проблема взаимоотношений фитофагов с растительным покровом остается одной из центральных в экологии.

При изучении функционирования биогеоценозов большое значение имеет познание относительной роли процессов, происходящих на уровне экосистем и на популяционном уровне, поэтому актуальными являются исследования взаимосвязей процессов, происходящих в популяциях доминирующих видов животных – потребителей фитопродукции с их влиянием на развитие растительности.

Кроме того, наиболее распространенные методы оценки воздействия фитофагов на растительный покров обладают рядом ограничений, в связи с чем возникает необходимость разработки новых методов интегральной оценки влияния консументов на продуктивность фитоценозов.

Цель и задачи работы. Основной целью работы являлось изучение влияния полевок рода *Microtus* (важнейших потребителей растительных кормов) на продуктивность луговых ассоциаций Субарктики и Зауралья. Работа включала в себя три основных направления: 1) оценка продуктивности растительных сообществ *in situ* в отсутствие воздействия на них грызунов; 2) количественная оценка влияния полевок разного веса, возраста и пола на интенсивность накопления органического вещества растительности, а также величины отторгаемой ими фитомассы с помощью полевых экспериментов; 3) исследования динамики и структуры населения полевок-экономок на экспериментальном участке луга одновременно с наблюдениями за продуктивностью растительности. Такой подход требовал применения методик, позволяющих следить за изменениями продуктивности одних и тех же участков растительности без ее нарушений. Поэтому одной из задач работы являлась отработка метода, который бы позволил проводить подобные наблюдения.

Научная новизна. В работе получены оригинальные данные о динамике обмена CO_2 в различных растительных ассоциациях Южного Яиала и предлесостепного Зауралья, оценена их фотосинтетическая продуктивность и вклад в кислородно-углеродистый режим атмосферы. Впервые с помощью газообменного метода, позволяющего судить об интенсивности протекания продукционных процессов в растительном покрове, количественно описана зависимость отторгаемого серыми полевками растительного материала от массы их

тела и оценено соотношение потребленной фитомассы и зоогенного опада. Получены новые сведения об интенсивности накопления органического вещества растительностью в зависимости от степени нагрузки со стороны фитофагов, а также выявлены сезонные изменения компенсаторных реакций растительного покрова на воздействие растительноядных животных. Установлена связь характера использования территории грызунами с изменениями продуктивности растительного покрова, вызванными их жизнедеятельностью и оценено экологическое значение этой связи.

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 10 печатных работ.

Апробация работы. Результаты работы докладывались на отчетных сессиях зоологических лабораторий Института экологии растений и животных УНЦ АН ССР в 1977, 1978, 1979 гг., на конференциях молодых ученых Института экологии растений и животных УНЦ АН ССР в 1977, 1978, 1979 гг., на Школе-семинаре по экологии животных памяти Д.Н.Кашкарова (Свердловск, 1978 г.), на УШ Симпозиуме по биологическим проблемам Севера (Апатиты, 1979 г.), на конференции "Млекопитающие Уральских гор" (Свердловск, 1979 г.), на УП Всесоюзной зоогеографической конференции (Москва, 1980 г.).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 323 наименования. Работа изложена на 199 страницах, включая 39 таблиц и 40 рисунков.

ВЛИЯНИЕ ГРЫЗУНОВ НА ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ И МЕТОДЫ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ (обзор литературы)

За последнее время накоплено много данных, указывающих на то, что грызуны потребляют весьма небольшую часть потенциально доступных им запасов корма (Пузаченко, 1967; Golley , 1960; Grodzinski , 1971; Rybickowski , 1975 и др.). Тем не менее, последствия воздействия фитофагов на растительность могут быть весьма различными - от стимуляции накопления фитомассы (Смирнов,-Токмакова, 1974; Kaul , Зарги , 1973; 1974 и др.) до сильного снижения первичной продукции (Разумовский, 1967; Засгин, Ходамова, 1974; Тайон, 1969).

По данным и прочих авторов численность грызунов коррелирует с урожайностью растений (Фориозов, 1948; Наумов, 1948; Гладкина, Поляков, 1956; Zejda, 1962, 1964, 1976; Taast, Kalela, 1971 и др.). В настоящее время существует ряд гипотез, призванных объяснить механизмы этой связи (Kalela, 1962; Нансон, 1971; Schultz, 1964; Freeland, 1974), однако данные, приводимые в их поддержку, часто противоречивы.

Существующие методы изучения суммарного влияния фитофагов на развитие растительности основаны на сравнении состояния (биомассы) растительности на повреждаемых и неповреждаемых растительноядными животными участках (Программа и методика биогеоценологических исследований, 1974). Они обладают рядом ограничений, так как в процессе отбора значительного количества проб растительность нарушается, что не позволяет детально проследить за динамикой взаимодействий фитофагов с растительным покровом на одних и тех же участках.

Исходя из представлений о фотосинтезе и дыхании, как элементах единого продукционного процесса (Иванов, 1941; Ничипорович, 1965; Гортинский и др., 1975; Титлянова, 1977), исследователи, работающие в области физиологии растений, часто оценивают первичную продуктивность по динамике газообмена растений (Кобак, 1970; Лайск и др., 1971; Куперман, Хитрово, 1977; Redmann, 1974). Для оценки продуктивности растительных ассоциаций используются преимущественно два метода: микрометеорологический (Карпушкин, 1966; Гиршович, Кобак, 1968; Inoue et al., 1958; Lemon, 1960; Monteith, 1962; Ripley, Baumgier, 1974; Соулье, Kelley, 1975) и метод малых камер (Masgrave, Moss, 1961; Redmann, 1973; Mayo et al., 1973). Последний в принципе позволяет выработать такую его модификацию, которая может быть применена для оценки влияния фитофагов на первичную продуктивность.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в течение летних месяцев 1974-77 гг. в предлесостепном Зауралье (Талицкий р-н Свердловской обл., 57° с.ш.) и на южном Ямале (среднее течение р.Хадыта, 67° с.ш.). Для изучения влияния серых полевок на растительность

мугов было поставлено 45 полевых экспериментов. На 33 опытных площадках проводили наблюдения за ходом изменений интенсивности поглощения CO_2 после прекращения воздействия полевок на растительность. Суточный ход углекислотного обмена прослеживали на 25 контрольных (изолированных) площадках от I до 3 раз за вегетационный период. В процессе работы помечено 348 полевок и проведено более 1000 их отловов.

Методика определения динамики баланса CO_2 в растительных ассоциациях предусматривала применение оптико-акустического газоанализатора ГА-5501, питание которого осуществлялось от передвижной электростанции мощностью 1 кВт. Изучение обмена CO_2 в растительных ассоциациях проводилось с помощью переносных герметических камер из органического стекла объемом 0,333 m^3 и 0,200 m^3 . Отбор проб воздуха из-под камер (для определения концентрации углекислого газа на газоанализаторе) производился ежеминутно в течение трех минут. В этом случае, как показал опыт, в ход обмена CO_2 не вносится существенных нарушений, вызванных изменениями условий под камерой. Таким образом определялась скорость поглощения или выделения CO_2 участком растительности, заключенным под камеру.

Для определения почвенного потока CO_2 и его последующего вычленения из суммарного углекислотного баланса, аналогичные измерения проводились на участках со срезанной до уровня почвы растительностью.

Для определения степени влияния полевок разного веса, возраста и пола, зверьков по одиночке высаживали на площадки с естественной растительностью (размером 0,5 m^2), огороженные листами железа или органического стекла. До выпуска животных на площадку измеряли интенсивность поглощения CO_2 (нетто-фотосинтез) травостоем одновременно с подобными измерениями на сходной по составу и густоте растительности контрольной площадке. Если скорости фиксации углекислого газа на опытной и контрольной площадках оказывались различными, то в дальнейшие расчеты вносились соответствующая поправка. По окончании опыта зверька удаляли, и снова измеряли видимый фотосинтез в опыте и контроле. Величина повреждений, наносимых зверьками травостою, в дальнейшем ориентировочно выражалась в единицах биомассы (исходя из пропорциональности скорости поглощения CO_2 надземной фитомассе).

Специально проведенное сопоставление расчетных величин надземной фитомассы на колониях узкочерепных полевок в Зауралье с величинами, полученными методом укосов, показало, что различия в оценках составляли 3-10%.

Определение суточной динамики баланса CO_2 в различных растительных ассоциациях проводили 6-8 раз в сутки. Параллельно регистрировали температуру воздуха на высотах 0, 10 и 50 см над уровнем почвы, а также температуру почвы на глубинах 5 и 10 см. Уровень освещенности измеряли с помощью люксметра D-16, взвешивание растительной массы проводили на весах ВЛКТ-500 г. Величины фитомассы выражали в пересчете на воздушно-сухой вес. Кроме того, проводились наблюдения за динамикой обмена CO_2 в луговых ассоциациях, подвергавшихся естественному воздействию грызунов.

Исследования численности, весо-возрастного состава и характера использования территории полевками-экономками на южном Яиале проводили с помощью метода мечения и повторных отловов (Наумов, 1951). Экспериментальные участки поименных лугов (площадями 1,13 га и 0,6 га) охватывали сетью деревянных ловушек оригинальной конструкции, расположенных на расстоянии 8 м одна от другой. Проверку ловушек проводили каждые 3-5 часов, серии отловов длились от 3 до 5 дней с интервалами 10-20 дней. Численность полевок рассчитывалась по методу, предложенномупольскими экологами (Janion et al., 1968).

Размеры индивидуальных участков определяли пограничным методом, методом минимальной границы, методом Танаки и методом Mazurkiewicz (Никитина, 1965; Stickel, 1954; Mazurkiewicz, 1969; Tanaka, 1972).

Для анализа интенсивности использования полевками разных частей экспериментального участка, для каждого квадрата, образованного четырьмя точками отлова (64 м^2), определялась доля площади, занятая индивидуальными участками, определенными по-граничным методом.

ДИНАМИКА УГЛЕКИСЛОТНОГО ОБМЕНА В РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЯХ СРЕДНЕГО ЗАУРАЛЬЯ И ЮЖНОГО ЯМАЛА И ИХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Суммарную величину фотосинтетической продуктивности растительного покрова трудно оценить по данным, полученным на отдельных растениях или их частях, без привлечения множества дополнительных сведений о структуре и архитектонике растительного покрова, а также о некоторых геофизических параметрах (Будыко, 1971; Лайск и др., 1971; Росс, 1975; Wit et al., 1970; Ross, 1970; Miller, Tieszen, 1972 и др.). В связи с этим представляется полезным сбор данных, характеризующих интегральные величины углекислотного баланса растительных сообществ в целом. Кроме того, исследования суточной и сезонной динамики их фотосинтетической продуктивности направлены на изучение того фона, на который накладываются изменения, вызванные жизнедеятельностью животных-фитофагов.

Как показали наблюдения за суточной динамикой углекислотного баланса в злаково-мелкотравных лугах предлесостепенного Зауралья, величина видимого фотосинтеза растительности в ясную и теплую погоду достоверно коррелирует с освещенностью ($r = -0,716$; $p < 0,01$), в то время как связь ее с температурой воздуха статистически недостоверна ($r = 0,291$; $p < 0,10$). В пасмурную погоду (при средней температуре воздуха в светлый период суток $13,3^{\circ}\text{C}$, освещенности 9,1 клю) скорость фиксации CO_2 связана как с освещенностью ($r = 0,859$; $p < 0,01$), так и с температурой воздуха ($r = 0,923$; $p < 0,01$). По-видимому, в ясные и теплые дни, когда температура воздуха на протяжении большей части суток близка к оптимальной для протекания процессов фотосинтеза, интенсивность поглощения углекислого газа лимитируется в основном количеством солнечной радиации.

Исследования суточного хода поглощения CO_2 , проведенные в тундровых, болотных и луговых ассоциациях на юном Ямале, показали, что прямая корреляция видимого фотосинтеза тундровых сообществ с освещенностью менее выражена, чем в луговых ($p < 0,05$), а анализ различных регрессионных моделей зависимости интенсивности фиксации CO_2 от величины освещенности показал, что для тундровых и болотных ассоциаций она описывается нелинейной моделью вида $Y = X/(aX + b)$ лучше, чем линейной вида $Y = aX + b$.

($p < 0,001$). Для луговых же ассоциаций эта зависимость описывается линейной моделью лучше, чем нелинейной. Вероятно, при низких величинах освещенности растения тундр и болот связывают CO_2 относительно более эффективно, чем луговые, хотя абсолютная фотосинтетическая продуктивность луговых ассоциаций выше (табл. I). Данные проведенных в 1977 г. наблюдений за сезонными изменениями интенсивности фиксации CO_2 в болотных и луговых ассоциациях позволили заметить, что суточная продуктивность видимого фотосинтеза снижается к осени (табл. 2).

Таблица I
Суточная продуктивность видимого фотосинтеза растительных ассоциаций южного Ямала и предлесостепного Зауралья и доля почвенной углекислоты в общем ее количестве, поглощенном в процессе видимого фотосинтеза

Растительная ассоциация	Дата наблюдений	Поглощение CO_2 (г на м ² в сутки)	Выделение CO_2 почвой	
			г на м ² в сутки	% от поглощенного
Пушицево-сфагновое болото (южный Ямал)	17-18.7.77	9,2±0,6	6,9±0,3	75±15
Багульниково-сфагновое болото (южный Ямал)	17-18.7.77	6,8±0,4	5,8±0,7	85±12
Мохово-морошково-осоковая тундра (южный Ямал)	19-20.7.74	6,9	6,4	93
Заросли ерника (южный Ямал)	19-20.7.74	8,2	6,4	78
Пойменные луговые ассоциации (южный Ямал)	2-3.7.77	25,0±2,9	15,7±2,1	63±11
Аллювиальный хвоцево-вейниковый луг (южный Ямал)	19-20.7.74	17	10,8	64
Злаково-мелкотравный луг (предлесостепное Зауралье)	27-28.6.75	30,6±11,5	21,7±1,9	71±27

Таблица 2

Суточная продуктивность видимого фотосинтеза в растительных ассоциациях Южного Ямала (1977 г.)

Растительная ассоциация	Интенсивность фиксации CO_2 (мг на г в сутки)		
	2-3 июля	17-18 июля	31 июля - 1 августа
Багульниково-сфагновое болото с кустарничками	28,44±4,75	23,96±2,22	21,1 ±9,50
Пушицево-сфагновое болото с кустарничками	56,64±8,88	58,64±5,48	39,08±3,95
Луговые ассоциации центральной поймы	98,48±6,44	59,04±6,50	40,80±4,30

Принимая, что в процессе фотосинтеза продуцируется столько же кислорода, сколько поглощается CO_2 , и используя переводной коэффициент 0,36 ($1 \text{ г } \text{CO}_2 = 0,36 \text{ г } \text{O}_2$), можно ориентировочно рассчитать вклад изучавшихся растительных сообществ в кислородно-углекислотный режим атмосферы (табл.3).

Таблица 3

Количество кислорода, продуцируемого некоторыми растительными ассоциациями в середине лета

Ассоциации	Дата наблюдений за балансом CO_2	Количество выделившегося O_2 (кг на га за сутки)
Тундры Южного Ямала	19-20.7.74	24,7-29,4
Болота Южного Ямала	2.7.77-1.8.77	13,3-33,1
Луга Южного Ямала	2.7.77-1.8.77	49,7-100,0
Злаково-мелкотравные луга Среднего Зауралья	21.7-23.7.75	36,7-110,2

В лугах Южного Ямала величина почвенного потока CO_2 достоверно и положительно скоррелирована с температурой на поверхности почвы ($r = 0,399$; $p < 0,05$), в то время как корреляция с температурой почвы на глубине 5 см недостоверна и отрицательна ($r = -0,107$; $p > 0,90$). Величина Q_{10} , рассчитанная по уравнению Вант-Гоффа методом наименьших квадратов, равнялась 1,6, что близко к значениям, полученным другими исследо-

дователями (Witkamp, 1969; Kucera, Kirkham, 1971; Coops, Kelly, 1975).

Углекислый газ, выделившийся из почвы, составлял значительную часть от его количества, связанного в процессе асимиляции (см.табл. I). При этом, как показали опыты по оценке интенсивности выделения CO_2 пробами почвы, не содержащими корневых частей растений, на долю собственно "дыхания почвы" приходится около 20% от общего количества CO_2 , выделяемого почвой. Расчеты же, сделанные на основании литературных данных об интенсивности дыхания почвенных беспозвоночных (Bogepoelisch, 1930) и их биомассе в районе наших исследований (Богачева, Ольшванг, 1977), дали оценку доли дыхания почвенной мезофауны в общем потоке почвенной углекислоты примерно в 3%. Таким образом, существенная (около 77%) часть почвенно-го потока CO_2 обусловлена дыханием корневых частей растений.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ЗЕЛЕНОЯДНЫХ ГРЫЗУНОВ НА БАЛАНС CO_2 В РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЯХ

В период наших исследований в предлесостепном Зауралье (1976 г.) в злаково-мелкотравных лугах доминировали узкочерепные полевки (*Microtus gregalis*), а на южном Ямале (1977 г.) фоновым видом в пойменных лугах являлись полевки-экономки (*Microtus oeconomus*). Эти виды и были выбраны в качестве модельных объектов для экспериментального изучения влияния зеленоядных грызунов на интенсивность поглощения CO_2 растительными сообществами.

Узкочерепные полевки весом в среднем 23 г за сутки снижали интенсивность видимого фотосинтеза растительности опытных площадок на 14%, что эквивалентно изъятию 15-16 г фитомассы. При плотности в среднем 100-200 экз. на га, полевки, таким образом, отторгают 16-31 г с 1 m^2 за 100 дней вегетации, то есть 7-14% от запаса фитомассы неповрежденных участков в конце июля (222 г на 1 m^2). Суточные потребности полевок такого веса в пище составляют, с учетом их энергозатрат, калорийности корма и коэффициента его переваривания, около 5 г (Башенина, 1967; Brodz, 1968, 1969; Gebczynska, 1969). Следовательно, количество съеденного, но не съеденного растительного материала

примерно вдвое превышает количество потребленной фитомассы.

Величина снижения фотосинтетической продуктивности травостоя под воздействием узкочерепных полевок достоверно и положительно скоррелирована с весом тела подопытных зверьков ($r = 0,693$; $p < 0,01$). Корреляция же величины снижения скорости фиксации CO_2 с продолжительностью опытов оказалась достоверно отрицательной ($r = -0,691$; $p < 0,01$). Это показывает, что скорость снижения интенсивности накопления органического вещества уменьшается по мере пребывания животных на опытных площадках.

В результате экспериментов с полевками-экономками, проведенными в 1977 г. в пойменных лугах на Южном Ямале, оказалось, что грызуны весом в среднем 42 г снижали интенсивность поглощения углекислого газа растительностью опытных площадок на 23% в сутки. Эта величина соответствует изъятию приблизительно 34 г растительной массы. Суточные потребности зверьков в пище составляют около 10 г, то есть и в данном случае величины зоогенного опада и потребленной фитомассы относятся как 2:1. Величина снижения продуктивности растительного покрова опытных площадок зависела от веса выпущенных на них экономок (табл.4); соответствующий коэффициент корреляции равнялся 0,43 ($p < 0,05$). В то же время величина снижения видимого фотосинтеза под воздействием полевок в пересчете на 1 г их веса уменьшалась по мере увеличения массы тела зверьков ($r = -0,45$; $p < 0,05$; табл.4).

Зависимость количества отторгаемого полевками растительного материала от веса тела животных удовлетворительно описывалась уравнением $Y = 3,364 \cdot X^{0,587}$, и значение аллометрического экспонента (0,587) достоверно отличалось от 0 ($p < 0,01$) и 1 ($p < 0,05$).

Для полевок старшей весо-возрастной группы (весом более 30 г) связь величины снижения фиксации CO_2 с продолжительностью опытов (в расчете на одни сутки) была достоверно отрицательной ($r = -0,828$; $p < 0,01$). Таким образом, интенсивность снижения фотосинтетической продуктивности травостоя площадок под влиянием деятельности крупных полевок по мере опыта уменьшалась, чего не наблюдалось в опытах с молодыми экономками (весом менее 20 г).

Таблица 4

Снижение интенсивности фиксации CO_2 растительностью
опытных площадок, подвергавшейся воздействию
полевок-экономок (южный Ямал, 1977 г.)

Группа полевок	n	Вес (г)	Снижение видимого фотосинтеза	
			% за сутки	% на 1 г веса в сутки
Старшие самцы	7	61,9 \pm 4,5	27,0 \pm 7,4	0,436 \pm 0,124
Старшие самки	5	43,4 \pm 5,9	22,2 \pm 8,9	0,511 \pm 0,216
Старшие самцы и самки	12	58,4 \pm 5,1	25,0 \pm 5,5	0,428 \pm 0,101
Младшие самцы и самки	5	11,5 \pm 0,3	9,8 \pm 1,3	0,825 \pm 0,115

После удаления с площадок подопытных узкочерепных полевок (во время экспериментов в предлесостепном Зауралье) интенсификация продукционных процессов растительного покрова происходила только в том случае, когда опыты проводились в середине вегетационного сезона; к концу лета отношение интенсивности видимого фотосинтеза поврежденной полевками растительности опытных площадок к таковой в контроле не возрастало, а, наоборот, уменьшалось ($p < 0,01$).

На южном Ямале в середине лета наибольшая интенсификация продуктивности поврежденной растительности наблюдалась при снижении ее в результате деятельности полевок-экономок на 10-20%. Поскольку снижение продуктивности является результатом уменьшения массы фотосинтезирующих органов при отторжении части фитомассы, то можно заключить, что приведенная величина характеризует степень нагрузки на растительность, при которой достигается наибольшая выраженность ее компенсаторных реакций. Эта величина совпадает со значением оптимальной нагрузки, приводимой В.С.Смирновым и С.Г.Токиаковой (1974).

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК И ИХ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ ЮЖНОГО ЯМАЛА

Одной из задач нашей работы являлось исследование структуры и динамики популяции зеленоядных грызунов в связи с оценкой их влияния на формирование первичной продукции. Такого рода исследований проводились нами в основном в 1977 г. в пойменных луговых сообществах южного Ямала. Отлов и мечение полевок-экономок производился на том же участке (площадью 1,13 га), где на изолированной от грызунов территории изучалась суточная и сезонная динамика баланса CO_2 в растительном покрове и ставились опыты по определению влияния полевок на продуктивность растительности малых площадок. Весь участок был условно подразделен на две неравные части - площадями 0,75 га и 0,38 га (см.табл.5).

Рост численности полевок наблюдался до второй половины июля, затем началось ее падение (табл.5). Количество зимовавших особей в это время тоже снижалось, и к середине августа эта группа составила лишь 6,3% населения участка.

Летом 1977 г. размножались в основном перезимовавшие животные, прибыльные в своем большинстве не достигали половой зрелости в год появления на свет. Весной 1978 г. группа перезимовавших полевок не менее, чем на 50% состояла из особей, родившихся в первой половине лета 1977 г. Таким образом, прибыльные первых генераций вели себя, как особи позднелетних генераций в обычных условиях (Пястолова, 1971).

Как видно из табл.5, характер использования территории опытного участка полевками-экономками в течение лета изменялся; к середине августа количество животных, посещавших ловушки на второй части участка, увеличилось настолько, что их плотность превысила таковую на первой части, хотя в начале лета на второй части участка грызунов практически не было. При этом не наблюдалось равномерного распределения зверьков по участку - всегда встречались места с повышенной плотностью наряду с участками, полевками почти не используемыми (рис.1, 2).

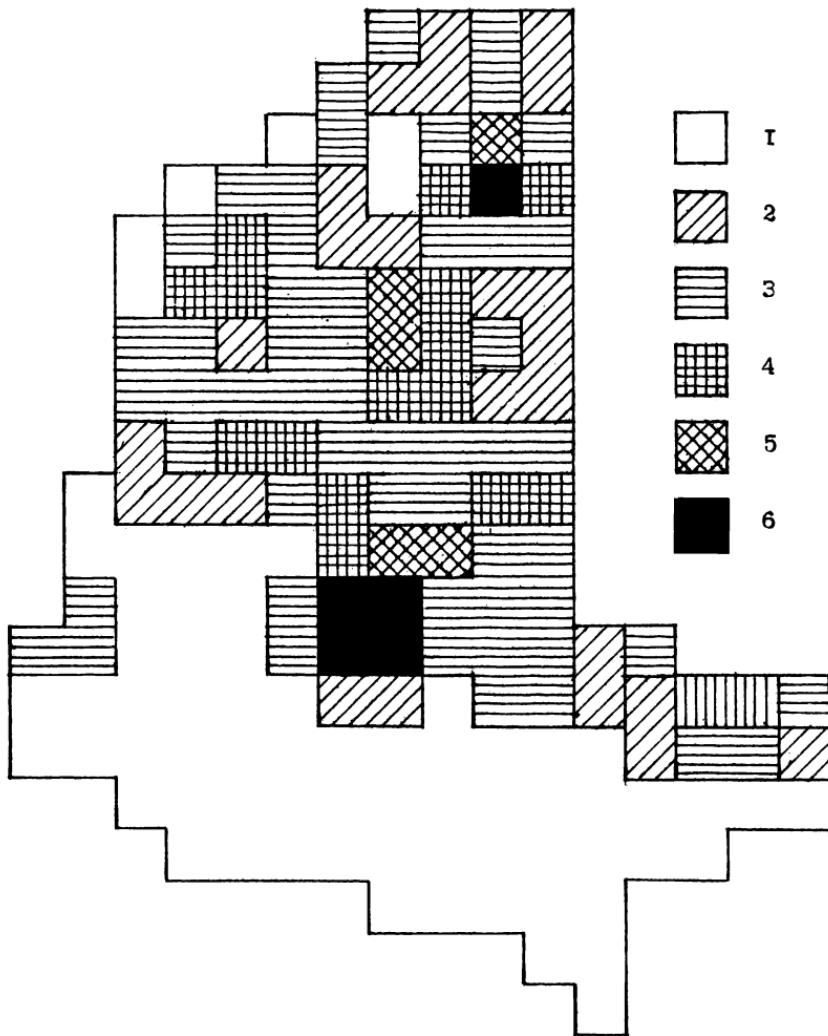


Рис. I. Схема использования территории опытного участка полевками-экономками в июне 1977 г.

I - незаселенная площадь; 2 - индивидуальными участками полевок занято до 49% площади; 3 - занято 50-99% площади; 4 - занято 100-149% площади; 5 - занято 150-200% площади; 6 - занято более 200%.

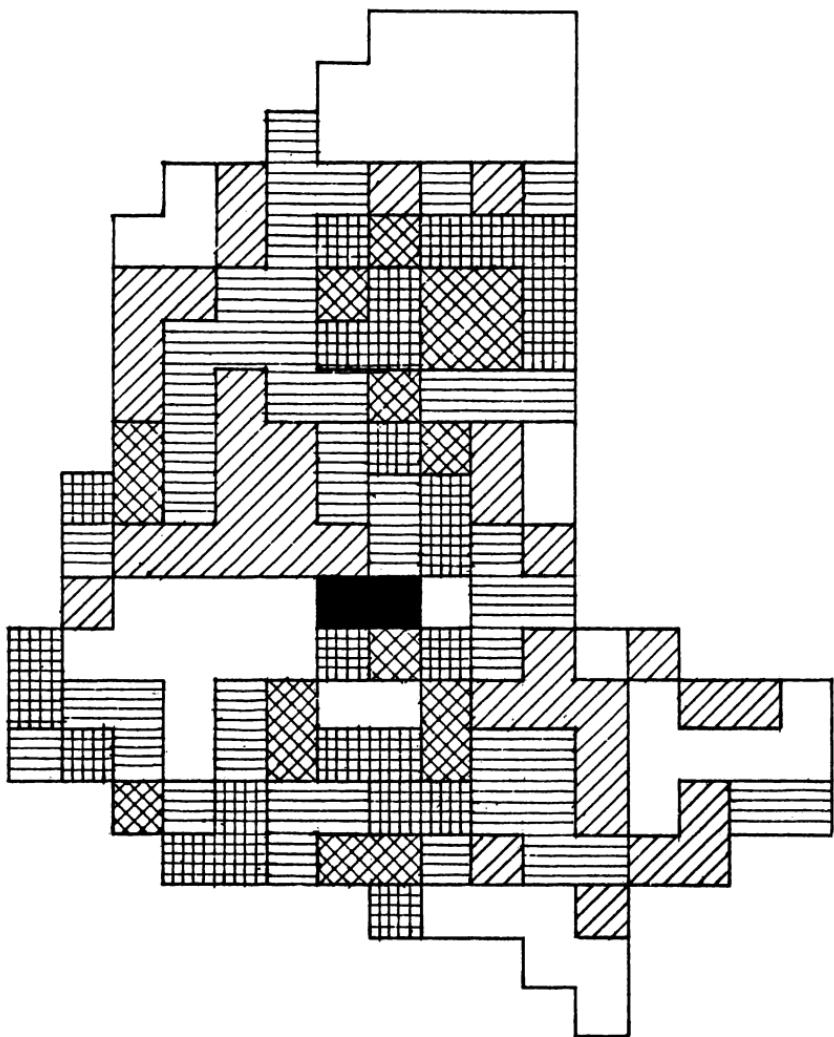


Рис. 2. Схема использования территории опытного участка полевками-экономками в августе 1977 г. /Обозначения те же, что и на рис. I/.

Таблица 5

Динамика численности и плотности населения
полевок-экономок на опытном участке пойменного луга
(южный Ямал, июнь-август 1977 г.)

Часть участка	Группа	даты проведения серий отловов		
		15-25.06	18-23.07	10-13.08
I	Перезимо-вавшие	$\frac{35}{46,7}$	$\frac{27}{36,1}$	$\frac{2}{2,7}$
	Прибыльные	$\frac{47}{52,8}$	$\frac{80}{106,7}$	$\frac{55}{73,4}$
II	Перезимо-вавшие	$\frac{0}{0}$	$\frac{5}{13,2}$	$\frac{4}{10,6}$
	Прибыльные	$\frac{0}{0}$	$\frac{32}{84,8}$	$\frac{34}{90,0}$
Весь участок	Перезимо-вавшие	$\frac{35}{31,0}$	$\frac{32}{28,3}$	$\frac{6}{5,3}$
	Прибыльные	$\frac{47}{41,6}$	$\frac{112}{99,1}$	$\frac{89}{78,8}$
	Общая	$\frac{82}{72,6}$	$\frac{144}{127,4}$	$\frac{95}{84,0}$

В числителе - численность (экз.), в знаменателе - плотность (экз. на га).

Такое изменение степени нагрузки на разные части территории обитания происходило на фоне сохранения высокой степени привязанности отдельных особей к своим индивидуальным участкам, что было доказано экспериментально. На участке луга площадью 0,6 га, расположенным на другом берегу реки, было отловлено и помечено 53 полевки, и все они в течение короткого времени были выпущены на "чужих" участках. Проведенный через 10 дней отлов показал, что 38 зверьков вернулось на свои участки, а вблизи точки выпуска на "чужой" территории не было поймано ни одного животного.

Размеры индивидуальных участков самцов были несколько большими, чем у самок и достоверно коррелировали с весом тела

животных ($r = 0,615$; $p < 0,05$). Кроме того, абсолютные размеры участков полевок, определенные пограничным методом (у самцов - 330 м^2 , у самок - 259 м^2), оказались меньше, чем приводимые в литературе.

В местах, интенсивно используемых полевками-экономками весной и в начале лета, растительность была сильно повреждена. Так, интенсивность поглощения CO_2 травостоем таких участков составляла в середине июля $143,2 \pm 24,8$ мл CO_2 на м^2 в час против $300,4 \pm 46,4$ мл CO_2 на м^2 в час на мало использовавшихся полевками участках луга ($n = 13$). Анализ результатов измерений баланса углекислого газа на всей территории опытного участка показал, что в местах, входивших в индивидуальные участки экономок в начале лета, поглощение углекислоты в середине августа происходило с достоверно меньшей интенсивностью, чем в местах, бывших тогда же "свободными" ($t = 2,1$; $p < 0,05$). Для участков луга, "занятых" и "свободных" в конце лета, наблюдалась обратная картина.

Сопоставление изменений в степени использования разных частей участка грызунами с приведенными выше результатами наблюдений за газообменом в растительном покрове позволяет определить тенденцию в изменении использования полевками-экономками разных частей территории обитания в течение лета: из мест, где травостой был поврежден в результате жизнедеятельности грызунов, в "свободные", более продуктивные части луга.

Таким образом, характер использования территории грызунами связан с их влиянием на формирование первичной продукции. Неравномерная в течение лета эксплуатация разных частей опытного участка обеспечивает, вероятно, более равномерную нагрузку на растительность всего участка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Взаимоотношения травоядных животных с растительностью включают в себя закономерности накопления фитопродукции, реакции растительности на причиняемые ей повреждения и процессы, происходящие в популяциях этих животных, то есть представляют собой сложный и целостный экологический процесс. При этом в сложившихся экосистемах должны существовать механизмы, препятствующие чрезмерному увеличению потерь фитопродукции в ре-

зультате деятельности фитофагов.

В заключение работы нами была сделана попытка построить на основании собственных и литературных данных упрощенную динамическую модель взаимодействия населения полевок-экономок с растительностью лугов южного Ямала, представляющую это взаимодействие как единый биологический процесс.

Основная часть модели представляет собой систему конечно-разностных уравнений, описывающих динамику прироста фитомассы с временным шагом, равным 1 суткам. Интенсивность видимого фотосинтеза описывалась уравнением Берталанфи (Bertalanffy, 1957), коэффициенты которого вычислялись из экспериментальных данных (см.табл.2), а интенсивность переноса органических веществ из ассимилирующих органов в потребляющие и наоборот – зависела от соотношения надземной и подземной биомассы растительности. Интенсивность дыхания подземных частей растений рассчитывалась на основе литературных данных (Billings et al., 1973). Кроме того, в модели учитывалась зависимость регенерационных возможностей растительности от стадии вегетации. Численность и возрастной состав полевок-экономок изменились в соответствии с данными табл.5. Величина отторгаемой полевками фитомассы задавалась таким образом, чтобы к середине лета соотношение несъеденных остатков и потребленного за сутки корма равнялось 2:1. Принципиальная схема модели представлена на рис.3.

Имитация полевых экспериментов на малых площадках дала картину, качественно сходную с наблюдавшейся в наших опытах: интенсивность "снижения продуктивности травостоя" при ежесуточном "отторжении", эквивалентном воздействию взрослой полевки, постепенно снижалась, а моделирование воздействия молодой полевки не привело к такому результату. Это обусловлено спецификой реакции растений на разную степень повреждений, вытекающей из коррелятивных связей между различными их частями, принятых при построении модели.

Имитация взаимодействия населения полевок с растительностью опытного участка, проведенная с учетом изменений в характере использования разных его частей (см.табл.5), показала, что суммарное количество фитомассы на участке мало отличалось от такового в отсутствие грызунов, а различия в запасах надземной биомассы растений на двух частях участка к середине ав-

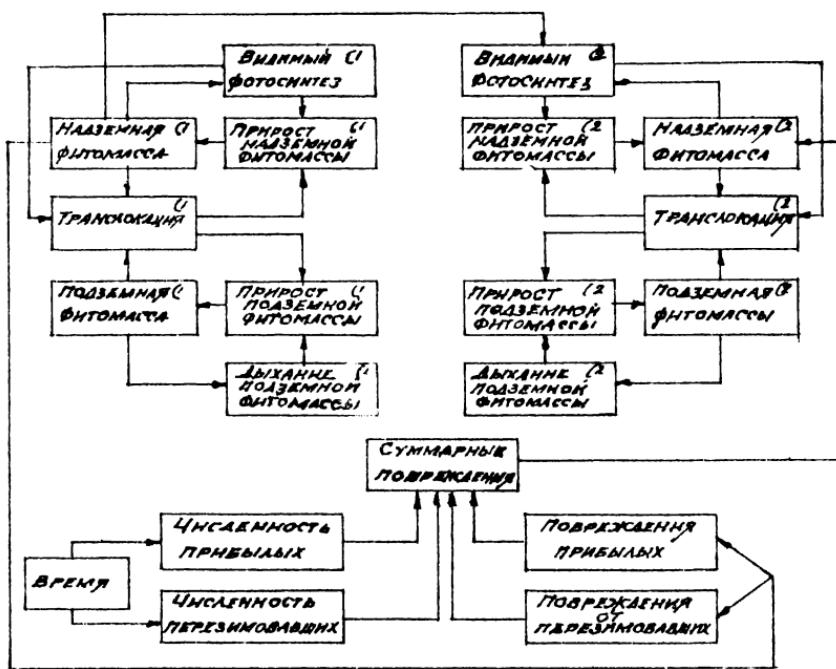


Рис. 3. Принципиальная схема имитационной модели воздействия полевок-экономок на растительность пойменного луга.

1 - контроль /неповреждаемые участки/;

2 - повреждаемые полевками участки.

густа составили 23% (по данным наших наблюдений за продуктивностью растительного покрова опытного участка, различия в скорости накопления вещества в это время для двух его частей составляли в среднем $30 \pm 10\%$).

Для оценки роли изменений характера использования территории экономками на модели было проведено два машинных эксперимента. В первом из них имитировали равномерное использование всей территории участка полевками, хотя динамика численности и возрастного состава их населения изменялась в соответствии с полученными нами данными. Второй эксперимент предусматривал отсутствие "выселения" грызунов с первой части участка на вторую (при той же динамике численности и возрастного состава, что и в первом эксперименте). Реализация этих вариантов модели показала, что в обоих случаях выход "фитопродукции" в конце лета оказался ниже, чем при имитации постепенного смешения интенсивно используемой полевками территории (наблюдавшейся в природе ситуации) (рис.12). Таким образом, в рамках предположений, легших в основу модели, динамика пространственного распределения грызунов, наблюдавшаяся в естественных условиях, приводит к наименьшим нарушениям растительного покрова - среди обитания этой экологической группы растительноядных животных.

ВЫВОДЫ

1. В годы высокой численности полевок-экономок на Южном Ямале в их популяции наблюдаются явления и процессы, связанные с регуляцией их воздействия на растительность. Это, например, происходящее в течение лета уменьшение интенсивности использования полевками территорий, где продуктивность травостоя подорвана в результате жизнедеятельности грызунов, и усиление эксплуатации более продуктивных частей луга. При этом для полевок характерна высокая степень привязанности к своим индивидуальным участкам. Подобные процессы, по-видимому, имеют важное значение в функционировании экосистем и обеспечивают максимально возможную продуктивность популяции полевок при минимальных нарушениях растительного покрова - среди обитания этой экологической группы животных.

2. При определенных условиях в популяциях полевок-экономок на Южном Ямале зверьки, родившиеся в первой половине лета,

не размножаются в год своего появления на свет, переживают зиму и составляют основу для нового цикла размножения на следующий год. Такая функциональная лабильность сезонных генераций, очевидно, имеет важное значение для регуляции численности.

3. Величина отторгаемой серыми полевками (*Microtus gregalis* и *Microtus oeconomus*) растительной массы зависит от веса (возраста) зверьков и, вероятно, пропорциональна их энергетическим потребностям. В середине – второй половине лета полевками отторгается приблизительно в три раза больше растительного материала, чем непосредственно потребляется.

4. Изменения продуктивности поврежденных грызунами участков (по сравнению с неповреждаемыми) определяется в основном степенью повреждений и стадией вегетации. На южном Ямале во второй половине лета максимальное увеличение продуктивности достигается при отторжении 15–20% надземной фитомассы. Способность растительного покрова к компенсации зоогенных потерь уменьшается к концу лета.

5. В середине – второй половине лета продуктивность пойменных лугов Субарктики не ниже, чем продуктивность луговых сообществ предлесостепного Зауралья, а относительный вклад их в кислородно-углекислотный режим атмосферы практически одинаков.

6. Несмотря на то, что фотосинтетическая продуктивность луговых ассоциаций южного Ямала больше, чем тундровых и болотных сообществ, ассимиляция углекислого газа в последних происходит, вероятно, относительно более эффективно при меньших количествах солнечной радиации.

7. В исследованных растительных сообществах углекислота, выделившаяся из почвы, составляет значительную часть поглощенной в процессе фотосинтеза (в среднем около 80%), а дыхание подземных частей растений имеет существенное значение в общем потоке CO_2 из почвы (около 77%).

8. Примененный и отработанный нами метод определения продуктивности растительных сообществ и влияния на нее консументов по динамике баланса CO_2 в этих сообществах достаточно информативен, точен и не связан с нарушениями изучаемых сообществ, что позволяет сделать заключение о перспективности его использования в подобного рода исследованиях.

Основные положения диссертации изложены в работах

1. Ф.В.Кряжимский. Метод приближенной оценки воздействия мелких травоядных животных на первичную продукцию по изменению динамики обмена углекислого газа в растительном покрове. - В кн.: Информационные материалы ИЭРИИ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977, с.12-13.
2. Ф.В.Кряжимский, Л.Н.Добринский, Ю.М.Малафеев. Опыт оценки влияния узкочерепных полевок на продуктивность злаково-мелкотравных лугов Среднего Зауралья. - Там же, с.13-14.
3. Ф.В.Кряжимский. Сравнительное изучение динамики баланса CO_2 в луговых ассоциациях южного Ямала и Среднего Зауралья. - Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып.115. Свердловск, 1978, с.96-98.
4. Ф.В.Кряжимский, Л.Н.Добринский, Ю.М.Малафеев. Структура популяции полевок-экономок и их воздействие на растительность поименных лугов южного Ямала. - В кн.: Информационные материалы ИЭРИИ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978, с.17.
5. Ю.М.Малафеев, Л.Н.Добринский, Ф.В.Кряжимский. Устойчивость пространственного распределения полевок-экономок в год их высокой численности на южном Ямале. - Там же, с.19.
6. Л.Н.Добринский, Ю.М.Малафеев, Ф.В.Кряжимский. Материалы по суточной динамике углекислотного баланса лугового фитоценоза. - В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск, 1978, с.5-8.
7. Л.Н.Добринский, Ф.В.Кряжимский, Ю.М.Малафеев. Использование оптико-акустических газоанализаторов в биогеоценологических исследованиях. - В кн.: Использование оптико-акустических газоанализаторов в эколого-физиологических и биогеоценологических исследованиях. Свердловск, 1978, с.46-62.
8. Ф.В.Кряжимский, Л.Н.Добринский, Ю.М.Малафеев. Численность и структура популяции полевок-экономок в годы с различными экологическими условиями на южном Ямале. - УШ Симпозиум по биологическим проблемам Севера: тез.докт., Апатиты, 1979, с.
9. Ф.В.Кряжимский, Л.Н.Добринский, Ю.М.Малафеев. Пространственная организация населения полевок-экономок в поименных лугах южного Ямала. - В кн.: Информационные материалы ИЭРИИ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979, с.24-25.

10. Ф.В.Кряжимовий, Л.Н.Добринский, В.М.Малафеев. Влияние се-
рых полевок на продуктивность растительного покрова лугов
в различных ландшафтно-географических зонах. - УП Всесоюз-
ная зоогеографическая конференция: тез.докл., М.: Наука,
1980, с.247-249.

НС 19321 ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 23/У-80 г. ФОРМАТ 60x84 1/16
ОБЪЕМ 1,00 ПЕЧ.Л. ТИРАЖ 100 ЗАКАЗ 1232

ЦЕХ № 4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ",
СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20