

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ
СВЯЗИ
МЕЛКИХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
С РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ
В ЛУГОВЫХ
БИОГЕОЦЕНОЗАХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ
СВЯЗИ
МЕЛКИХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
С РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ
В ЛУГОВЫХ
БИОГЕОЦЕНОЗАХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
МОСКВА 1983

УДК 591.5

Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах/Добринский Л.Н., Давыдов В.А., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. М.: Наука, 1983.

В книге рассматриваются некоторые аспекты взаимоотношений мелких млекопитающих-фитофагов с растительностью. На примере изучения жизнедеятельности серых полевок показано влияние фитофагов на структуру и продуктивность растительных ассоциаций, на физиолого-биохимические характеристики поврежденных растений, на круговорот веществ и поток энергии в луговых биогеоценозах.

Ил. 40. Табл. 55. Библиогр. 200 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Н.Н. ДАНИЛОВ

Ф 2005000000-023
055 (02) -83 599-82, кн.2

©Издательство "Наука",
1983 г.

ВВЕДЕНИЕ

Один из основных подходов к познанию механизмов функционирования биогеоценозов – изучение взаимодействий популяций видов, слагающих биоценотическое ядро. При этом биоценология тесно связывается с популяционной экологией, в связи с чем большое значение приобретают исследования взаимосвязей и относительной роли биоценотических и популяционных процессов [Шварц, 1971, 1972; Данилов, 1977]. Важнейшая биогеоценотическая роль растительноядных животных – влияние на формирование первичной продукции. Проблема взаимоотношений фитофагов с растительным покровом остается одной из центральных в экологии, так как помимо большого теоретического она имеет важное практическое значение.

В нашей стране пионером в изучении этого вопроса был И.К. Пачоский, который в результате многолетних исследований пришел к выводу, что механическое воздействие копытных животных на подстилку способствует ее разложению и является необходимым условием для нормального функционирования степных фитоценозов. Он обратил также внимание на трофические связи грызунов, но придавал им второстепенное значение в развитии травянистых сообществ.

Особенно большое значение исследованиям биоценотической роли растительноядных животных придавал А.Н. Формозов. Он и его ученики и последователи установили, что грызуны влияют не только на продукцию растительного покрова. Во многих случаях они ответственны за микрорельеф почвы и мозаичность степных ассоциаций [Формозов, Просвирина, 1935; Формозов, Кирис-Просвирина, 1937а, б; Формозов, Воронов, 1939; Формозов, Ходашова, Голов, 1954]. Необходимо отметить, что именно А.Н. Формозов показал важность данного направления исследований и привлек к нему внимание биологов как у нас в стране, так и за рубежом.

Значение того или иного компонента биогеоценоза определяется его местом в системе перераспределения вещества и энергии. При этом наиболее важны виды, популяции которых играют ведущую роль в функционировании биогеоценоза. Это положение, обоснованное В.Н. Беклемишевым [1951], получило дальнейшее развитие в работах С.С. Шварца [1967, 1971]. Введенное им подразделение членов биоценоза на доминанты и сателлиты не только отражает действительное положение их в природе, но и указывает путь, существенно облегчающий исследование таких сложных биологических систем, как биогеоценоз. Учитывая это, главное внимание мы уделяли анализу функциональных связей некоторых консументов (мелких млеко-

питающих), доминирующих в изученных луговых сообществах, с растительностью.

Анализ соответствующих литературных источников (см. гл. I) показывает, что при изучении влияния зеленоядных животных на травянистую растительность большинство исследователей основное внимание акцентировали на оценке его последствий по интегральным показателям (биомассе, продукции и др.), недостаточно дифференцируя эти данные по отдельным видам растений. Так как фитофаги обладают выраженной избирательностью в поедании растений, то при таком подходе в должной мере не оцениваются структурные перестройки растительных сообществ. На важность получения подобных характеристик на современном этапе биогеоценологических исследований указывали В.С. Ипатов [1970] и В.В. Мазинг [1973]. К тому же, до сих пор мало изучались и другие важные биогеоценотические функции растительноядных животных (их влияние на газовый и минеральный режим почвы, микробиологические и ферментативные процессы и др.) и изменения физиолого-биохимических характеристик растений, происходящих под воздействием консументов, хотя очевидно, что фитофаги, повреждая те или иные органы растений, нарушают коррелятивные отношения, существующие в целостном растительном организме [Синют, 1963; Казарян, 1969; Кефели, 1973]. Последнее неизбежно отражается на морфогенетических и физиолого-биохимических процессах в поврежденных растениях. Из работ по искусственноенной дефолиации известно, что при удалении не более 50% листовой поверхности поврежденное растение посредством компенсаторных реакций может восстановить оптимальные корреляционные отношения либо посредством reparациии ассимиляционных структур, либо соответствующей утратой потребляющих органов.

Особенно большое значение в жизни растений имеет функциональное соотношение между ассимиляционной поверхностью листьев и величиной аттрагирующих центров. По современным представлениям [Курсанов, 1976], именно активность потребляющих органов в значительной степени и определяет скорость ассимиляции углекислоты. А так как растения естественных ценозов в той или иной мере испытывают воздействие со стороны фитофагов, это должно отражаться на их главной функции – фотосинтезе.

Животные-фитофаги оказывают на растительный покров как прямое воздействие (отторжение части фитомассы, ее повреждение и т.д.), так и косвенное (изменение микроклимата, водного режима почвы, ускорение минеральных циклов и пр.). Несомненно, что для раскрытия механизмов, обеспечивающих целостность и устойчивость биогеоценозов, а также закономерностей их функционирования, важно исследовать различные аспекты деятельности растительноядных животных. В настоящей работе мы ограничились изучением лишь отдельных сторон сложного комплекса взаимодействий, существующих между доминирующими видами фитофагов и растительным покровом.

Основной целью нашей работы было изучение влияния полевок рода *Microtus* (важных потребителей растительных кормов) на про-

дуктивность и структуру луговых ассоциаций Субарктиki, Южного Урала и Зауралья. При этом мы стремились сочетать экспериментальный подход к решению данного вопроса с исследованиями в природных ситуациях. В частности, была сделана попытка выявить взаимосвязи некоторых процессов, происходящих в популяциях грызунов (расселение, особенности использования территории, динамика численности и т.п.) с изменениями продуктивности подвергающихся их воздействию растительных сообществ. Поэтому исследования планировались в следующих основных направлениях.

1. Оценка влияния различных внутрипопуляционных групп полевок на структуру и продукцию луговых фитоценозов в процессе полевых экспериментов в лето воздействия грызунов и на следующий год.

2. Изучение воздействия полевок на некоторые биологические процессы в растениях и почве (на интенсивность фотосинтеза и направленность фотосинтетического метаболизма; на активность уреазы в растениях и почве; на углекислотный режим и азотфикссирующую способность почвы и т.п.).

3. Исследование динамики и структуры популяций доминирующих видов серых полевок одновременно с наблюдениями за изменениями продуктивности участков растительности, подвергающихся их влиянию, с целью изучения взаимосвязей между процессами, происходящими в популяциях грызунов и растительных сообществах.

Решение ряда поставленных задач требовало применения методик, которые позволяли бы длительное время следить за изменениями продуктивности одних и тех же участков растительности без ее нарушений. Существующие способы интегральной оценки влияния жизнедеятельности фитофагов на процессы накопления органического вещества в растительном сообществе не в полной мере отвечают указанному требованию. Поэтому нами специально разработана методика, дающая возможность в природных условиях судить об изменениях продуктивности растительных ассоциаций под воздействием прессы консументов по характеру динамики углекислотного баланса.

Планируя исследования, основные результаты которых излагаются в настоящей работе, мы стремились получить фактические материалы, подтверждающие представление о взаимоотношении фитофагов с растительными сообществами, как о функциональном единстве процессов, протекающих в биогеоценозах и в популяциях растительноядных животных. Нами сделан лишь первый шаг в этом направлении, но уже сейчас есть основания считать, что синтез идей популяционной экологии и биогеоценологии принесет положительные результаты.

Подготовка книги распределялась между авторами следующим образом. Совместно всеми авторами написаны введение, глава I и заключение. Л.Н. Добринским, Ф.В. Кряжимским и Ю.М. Малафеевым подготовлены главы II, III, VI и приложение, В.А. Давыдовым – главы IV и V. Авторы выражают искреннюю благодарность: за ценные консультации – профессору А.Т. Мокроносову; за большую помочь в проведении полевых исследований – кандидатам биологических наук Н.В. Пешковой, Н.С. Гашеву, С.Н. Санникову, а также сотрудникам А.Ф. Гашевой и Н.С. Санниковой.

ГЛАВА I

ВЛИЯНИЕ ГРЫЗУНОВ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

И МЕТОДЫ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

(краткий обзор литературы)

УРОВЕНЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Интенсивные исследования уровня потребления первичной продукции растительноядными животными, в первую очередь грызунами, проводились при изучении биологической продуктивности природных экосистем (особенно в рамках Международной биологической программы – МБП). В подобных работах данные по потребности животных в пище использовались для расчета энергетических показателей (суточного бюджета энергии). В респирационных камерах определяли энергозатраты, а по соотношению количества энергии, потребленной с пищей и выделенной с экскрементами, находили коэффициент усвоения пищи [Grodzinski, Gorecki, 1967; Drozdz, 1967, 1968a, 1968b, 1969; Gebczynska, 1969; Башенина, 1967; Балахонов, 1974; Мичурин, 1978; и др.].

Следует отметить, что величины энергозатрат, определенные газообменными методами, согласуются с данными, полученными на основе определения калорийности корма и коэффициента его усвоения только тогда, когда в первых делается поправка на затраты, связанные с активностью [MacNab, 1963a]. Поэтому для определения суточных потребностей в корме обычно используют расчеты, основанные на измерениях среднесуточной интенсивности метаболизма (average daily metabolic rate), а не основного обмена (basal metabolic rate) или обмена покоя (resting metabolic rate). Данные, полученные таким способом, достаточно хорошо увязываются со значениями, вычисленными по количеству потребленной энергии [Drozdz, 1967, 1968c; Hansson, Grodzinski, 1970].

Коэффициент усвоения пищи зависит от видовой принадлежности животных и состава корма. Считается, что у мелких млекопитающих он высок и составляет более 70% [Davis, Golly, 1963]. Так, обыкновенные полевки усваивали 75,5% энергии, полученной с пищей, рыжие полевки – 83, желтогорлые мыши – 86,1, а полевые мыши – 88,9%. Для разных рационов уровень усвоения колебался от 65,2 до 90,9% [Drozdz, 1968a]. По данным З. Гебкиньской [Gebczynska, 1969], полевки-экономки усваивали 69–74% энергии, потребленной с кормом, а по данным Л. Ханссона [Hansson, 1971a], коэффициент усвоения пищи для этого вида был близок к 50%. По всей вероятности значения коэффициента усвоения пищи для более "зеленоядных" грызунов меньше, чем для более "семеноядных" [Gebczynska, 1969].

Энергетические потребности грызунов зависят от целого комплекса факторов, и прежде всего от веса (возраста) животных и температуры среды [Винберг, 1956; Kleiber, 1961; Башенина, 1967, 1977; Drozdz, Gorecki, Sawicka-Kapusta, 1972; и др.]. Кроме того, энергетические затраты самок грызунов возрастают при беременности и лактации. Причем в последнем случае они увеличиваются на 66–92% [Шварц, 1967; Шилов, 1977; Randolph et al., 1977].

При определении доли первичной продукции, потребляемой грызунами, величины суточной потребности в пище обычно связываются с данными по динамике численности и биомассы грызунов и с показателями биомассы растений, служащих им кормом. Для определения абсолютной численности (плотности) грызунов используются либо методы мечения и повторного отлова, либо методы, основанные на вылове зверьков с помощью давилок [Lincoln, 1930; Hayne, 1949a; Никитина, Меркова, 1963; Никитина, 1965; и др.]. Первичная продукция в таких исследованиях определяется обычно с помощью той или иной модификации метода укусов [Программа и методика биогеоценологических исследований, 1974].

Уже первые исследования потоков энергии через популяции мышевидных грызунов показали, что они потребляют весьма небольшую часть потенциально доступной энергии. По данным Ф. Голли, например, на залежных землях штата Мичиган полевки (*Microtus pennsylvanicus*) потребляли 1,6% энергии, заключенной в растительном материале. Основная ее часть шла на поддержание жизнедеятельности, в то время как на создание зоомассы расходовалось всего 2–3% от усвоенной энергии [Golley, 1960]. В биоценозах северной тайги млекопитающие–фитофаги съедали 1–2% годовой продукции растительности [Пузаченко, 1967]. По расчетам З. Гебжильской, полевки–экономки на высохшем болоте при высокой их численности (91 экз. на 1 га) потребляли около 0,07% доступной пищи [Севczynska, 1969]. В буковых лесах на юге Польши мелкие грызуны потребляли 0,2% общей первичной продукции или 2,4–6,8% потенциально доступной пищи [Grodzinski et al., 1969]. Л. Ханссон обнаружил, что в южной части Швеции пашенные полевки отторгали 1,5–2,8% продукции травянистого яруса посадок ели [Hansson, 1971a]. По данным В. Гродзинского [Grodzinski, 1971], в лесах Аляски мелкие млекопитающие (рыжие полевки, полевки–экономки, белки и обыкновенные бурозубки) потребляли с пищей 50–600 тыс. ккал на 1 га в год; в 1963 г. использовано 14% запаса кормов. В дубово–грабовых лесах Польши рацион рыжих полевок на 56% состоит из семян деревьев и трав. За зиму при плотности в 30–40 зверьков на 1 га может быть уничтожено 1,2–1,5% урожая семян [Gebczynska, 1976]. Расчеты Р.И. Злотина и К.С. Ходашевой [1974] показывают, что в Центрально–Черноземном заповеднике обыкновенные полевки съедают около 2% зеленой массы луговой растительности. На основе многочисленных исследований, обобщая данные по потреблению энергии грызунами для умеренной зоны, можно считать, что наименьшая доля потребления первичной продукции

наблюдается в лесных экосистемах (0,1–4,6%), наибольшая – на возделываемых полях (0,5–21,4%).

Все перечисленные примеры, количество которых можно было бы значительно увеличить, свидетельствуют о том, что грызуны в естественных условиях потребляют сравнительно небольшую часть первичной продукции. Тем не менее ряд авторов высказывают мнение, что подобные расчеты далеко не дают истинного и исчерпывающего представления о реальном влиянии травоядных животных (в частности грызунов) на формирование первичной продукции и что это влияние далеко не ограничивается просто изъятием части энергии, заключенной в растительности, и дальнейшей трансформацией ее по трофическим уровням [Tahon, 1969; Hansson, 1971a; Злотин, Ходашева, 1974].

ВЛИЯНИЕ ТРАВОЯДНЫХ ЖИВОТНЫХ НА РАЗВИТИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

К настоящему времени в литературе накоплено достаточно много сведений о последствиях изъятия сравнительно небольшого количества фитомассы для дальнейшего развития растительности. Известно, например, что при слабом или умеренном разрежении травостоя его продуктивность увеличивается. Исследования В.С. Смирнова и С.Г. Токмаковой [Smirnov, Tokmakova, 1971, 1972; Смирнов, Токмакова, 1974] показали, в частности, что продуктивность фитоценозов лесотунды при умеренном воздействии грызунов увеличивается, но более сильные нагрузки (изъятие свыше 20% побегов) приводят к снижению возобновления. Интенсивное изучение пастбищных экосистем в Малых Пенинах (Карпаты) позволило установить, что умеренный выпас овец стимулирует прирост растительности (в год ее изъятия). Эксперименты, имитирующие выпас, проводившиеся на двух участках площадью 0,1 га, свидетельствуют, что при небольшой частоте срезаний растительности продукция опытного участка составляла 240 г/м² и была выше, чем в контроле (197 г/м²), а при ее увеличении снижалась до 180 г на 1 м² [цит. по: Давыдов, 1978a]. В луговых сообществах Индии продуктивность огороженных участков, не подвергавшихся воздействию фитофагов, составляла 37–42 г/м² в год, а на неогороженных участках она достигала 165 г/м² в год [Kaul, Sapru, 1973]. Кроме того, известно, что при частичной дефолиации растений происходят компенсаторные изменения в интенсивности процессов фотосинтеза [Мокроносов, Иванова, 1971; Давыдов, 1978б].

В литературе приводятся и факты, говорящие о том, что изъятие сравнительно небольшого количества фитомассы может привести к значительному ухудшению состояния растительного покрова. Так, зимняя деятельность лосей в смешанных лесах европейской части СССР (уничтожение верхушечных побегов подроста сосны и рябины у 61–72% деревьев) приводит к снижению скорости роста молодых деревьев, изменяет структуру подроста и снижает в итоге общую продукцию за 10 лет почти в два раза. При этом только 5% уничто-

женных побегов лоси употребляют в пищу [Динесман, 1961; Динесман, Шмальгаузен, 1961; Dinesman, 1967]. В Центрально-Черноземном заповеднике потребители веточных кормов (лоси, косули и зайцы-русаки) перерабатывают всего около 1% годичного прироста деревьев. Однако объедание верхушечных побегов дубов у 82% деревьев в лесокультурах 15-летнего возраста приводит к сокращению листвовой поверхности на 39–50%; поедание 1–2% фитомассы ведет к снижению продукции древостоя на 46% [Ходашева, Елисеева, 1967а, б]. В лесостепи Западной Сибири и в Северном Казахстане в результате деятельности ондатры гибель тростниковых зарослей на озерах происходит несмотря на то, что животные непосредственно потребляют незначительную часть общей биомассы тростника [Разумовский, 1967]. То же было установлено для других регионов [Оленев, Добринский, 1965; Насимович, 1966; Чашухин, 1975]. С.С. Шварц [1967] приводит пример, когда небольшая изолированная группа полевок-экономок (около 50 особей), питаюсь корневищами хвоща, общая фитомасса которого могла бы прокормить большое число животных в течение длительного времени, полностью подорвала свою кормовую базу.

По данным Ж. Тахо [Tahon, 1969], влияние пашенных полевок на урожай зерновых или кормовых культур сильно зависит от того, на какой стадии вегетационного сезона происходит наиболее интенсивное воздействие; когда это случается на стадии формирования колосьев или цветов, наблюдаются наибольшие потери урожая. Этот же автор отмечает, что вред, наносимый водяной полевкой в садах, обусловлен прежде всего тем, что небольшие повреждения корней могут привести деревья к гибели. По его расчетам, уничтожение 3% подземной фитомассы приводит к потере 10–20-летней продукции, т.е. поедание 2 кг корневых частей растений приводит к потере 500 кг продукции. Лесные грызуны в молодых буковых лесах на юге Бельгии, утилизируя всего 2 кг фитомассы, вызывают потери 6 т продукции древостоя. В старых же буковых лесах они не оказывают столь значительного влияния [Watts, 1968]. В луговых ассоциациях Южного Урала последствия деятельности грызунов наиболее сильно сказываются на развитии растительного покрова, когда сильные повреждения происходят на ранних стадиях вегетации [Давыдов, 1978а].

По данным Н.В. Пешковой [1977], вследствие повреждения леммингами большей части растений на Южном Ямале к моменту максимального развития растений реальный запас биомассы достиг 46–90% от потенциального, а в следующем году запас надземной фитомассы на поврежденных леммингами участках составил лишь 50% от контроля. Автор считает, что воздействие грызунов в конце вегетационного периода приводит к истощению резервов растительности и соответственно к последующему снижению продукции. По данным Б.А. Тихомирова [1959], на Западном Таймыре лемминги уничтожают 90–95% пушки и осок, в результате чего растения не цветут, а размножаются вегетативно.

Биогеоценотическая роль травоядных животных (в том числе и грызунов) во многом определяется еще и их косвенным влиянием на формирование первичной продукции – воздействием на растительность через другие компоненты биогеоценоза [Шварц, 1967; Программа и методика биогеоценологических исследований, 1974; Злотин, Ходашова, 1974]. Довольно много исследований, начиная с работ А.М. Андрушко [1939], А.Н. Формозова и А.Г. Воронова [1939], посвящено роющей деятельности мелких млекопитающих. В сухих степях Казахстана такая активность степных пеструшек приводит к увеличению урожая на 9,2–31,2 ц/га, так как улучшаются увлажнение и аэрация, а также удобрение почвы [Абатуров, 1964]. Роющая деятельность кротов способствует перемешиванию почвы и возвращению в зону активного обмена значительного количества веществ [Абатуров, 1966]. На выбросах кротов, надстроенных мурзьями, резко меняется характер растительности [Тихомирова, 1967]. В луговых степях Центрально-Черноземного заповедника слепцы за год выносят из гумусового горизонта 1,1 м³ почвы, перемешивая его полностью за 200–250 лет. При этом на выбросах увеличивается видовое разнообразие растений, хотя продуктивность надземных частей растительного покрова снижается [Ходашева, 1967]. Роющая деятельность серого сурка в высокогорьях внутреннего Тянь-Шаня приводит к формированию различных типов растительных сообществ, а возникающие при этом рудеральные фрагменты ассоциаций гораздо продуктивнее коренных [Злотин, 1967].

Исследование роли обыкновенных полевок в лесостепных биоценозах Средне-Русской возвышенности, проведенное Р.И. Злотиным и К.С. Ходашевой [1974], показало, что на колониях животных освещенность почвы возрастала в 3–3,5 раза, а это, в свою очередь, сказывалось на развитии напочвенного яруса растительности. Кроме того, ими было установлено различие общего запаса влаги в почве повреждаемых и не заселенных полевками участков. На заселенных участках период вегетации увеличивался. По расчетам этих авторов, общие годичные потери на колониях составляли 74% продукции неповреждаемых участков, из них использовалось в пищу лишь 32%, т.е. оценка влияния, основанная на количестве съеденного корма, оказывается весьма заниженной.

Анализ литературных данных, таким образом, приводит к мысли, что степень влияния грызунов на процессы образования первичной продукции весьма варьирует в зависимости от конкретной экологической ситуации, понимаемой в самом широком смысле. При этом важными являются качество (функциональное значение) повреждаемых частей растений, фаза их развития и многие другие факторы. Влияние растительноядных животных на продуктивность¹ фитоцено-

¹ Термин "продуктивность" мы понимаем в широком смысле – как способность к производству органического вещества [Чернов, 1967].

зов по всей вероятности нельзя достаточно точно оценить исходя из сопоставлений биомассы (или энергии) растительности с величиной потребностей тех или иных животных в кормах, поскольку главное здесь изменение скорости накопления фитомассы в результате интегрального воздействия животных.

СВЯЗЬ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ С СОСТОЯНИЕМ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В литературе имеется большое количество примеров корреляции численности грызунов с урожайностью растений, служащих им кормом [Жарков, 1938; Формозов, 1947, 1948; Наумов, 1948; Башенина, 1951, 1968; Miller, 1954; Кошкина, 1955; Гладкина, Поляков, 1956; Zejda, 1962, 1964, 1976; Реймерс, Воронов, 1963; Лапинъ, 1963; Кривошеев, 1964; Тауриньш, 1964; Штильмарк, 1965; Дулькейт, 1966; Свириденко, 1967; Hansson, 1971b; Tast, Kallala, 1971; и многие другие]. Поэтому наряду с широко известными концепциями, объясняющими цикличность колебаний численности грызунов в основном действием внутривидовых механизмов [Christian, 1950; Christian, Davis, 1964; Chitty, 1958, 1967], существует мнение о ведущей роли кормовых факторов в формировании характера динамики численности мышевидных грызунов.

Противники подобной точки зрения основываются на результатах работ по изучению потоков энергии, часть из которых перечислена выше. По их мнению, в природных ситуациях пищи всегда достаточно для удовлетворения энергетических потребностей растительноядных животных, поэтому она не может выступать в качестве фактора, лимитирующего их численность [Chitty, Pimentel, Krebs, 1968]. В экспериментальной работе Кребса и Делонга [Krebs, Delong, 1965] предпринята попытка доказать это положение. Часть населения калифорнийской полевки изолировалась и снабжалась в изобилии подкормкой (зерна овса). Кроме того, растительность на опытном участке удобрялась. Численность грызунов на опытном участке вначале возрастала (до уровня, превышающего численность в контроле), но затем начинала падать, в то время как население контрольной территории продолжало увеличиваться.

Однако опыты с подкормкой белоногих хомячков, проведенные Дж. Бенделлом [Bendell, 1959], свидетельствовали, что добавление пищи увеличивало их плотность. Работа М. Смита [Smith, 1971], проведенная на *Peromyscus polionotus*, показала, что подкормка приводила к увеличению плотности зверьков на опытной половине залежного поля. Для того чтобы соотношение плотностей на двух частях поля приняло обратный характер (при перенесении опыта на часть территории, бывшую до того контрольной), потребовалось всего два месяца. Кроме того, величина перемещений зверьков при обильной подкормке сокращалась на 59%.

По данным Ю.М. Смирнина [1970], резервы корма у лесных грызунов определяют степень зимнего размножения. В исследованиях ряда отечественных и зарубежных авторов, проведенных на островных

популяциях рыжих полевок, снабжение подкормкой вызывало интенсивное зимнее размножение у грызунов, так что в результате около 50% весенней популяции состояло из родившихся зимой зверьков, а ее плотность увеличивалась в два-четыре раза по сравнению с годами, когда подкормки не давалось. Сходная ситуация наблюдалась и осенью.

Л. Слободкин и соавторы [Slobodkin, Smith, Hairston, 1967] высказали мнение о том, что пища является лимитирующим фактором для тех видов мелких млекопитающих, рацион которых состоит в основном из семян деревьев и трав. Отметим, что приведенные выше примеры зависимости изменений численности грызунов от корма, полученные в экспериментах с подкормкой, относятся к тем видам, которые считаются "семеноядами".

Причиной лимитирующего действия корма является, вероятно, несоответствие между энергозатратами на поиски пищи и той энергией, которая поступает с кормом, несмотря на, казалось бы, неограниченные его ресурсы. Такая ситуация может, например, возникнуть, когда урожай семян значителен, но они рассеяны по большой территории [Шварц, 1967, 1971]. Однако подобное истолкование результатов экспериментальных работ не объясняет существования наблюдаемой в природе связи между урожаем зеленой растительности и численностью грызунов, традиционно считающихся "зеленоядными". Кроме того, деление на "зеленоядов" и "семеноядов" весьма условно: для многих видов установлена сезонная смена предпочтительных кормов [Заболоцкая, 1957; Holisova, 1965; Hansson, 1971a; Gebczynska, 1976; Мичурина, 1978]. По выражению Н.В. Башениной [1977], грызунам свойственна "потенциальная всеядность".

В настоящее время все больше внимания уделяется не количеству, а качеству потребленной грызунами пищи как фактору, который может иметь первостепенное значение в регуляции численности этих животных [Крыльцов, 1964; Чернявский, 1975; и др.]. Дж. Батэли и Ф. Пителка [Batzly, Pitelka, 1971] обнаружили, что физиологическое состояние калифорнийских полевок связано с изменениями рациона, и сделали вывод о том, что доступность и качество пищи могут быть причиной задержки цикла размножения. Эксперименты Л. Мартине и М. Менье [Martinet, Meunier, 1970], в которых пашенных полевок кормили люцерной, сконсервированной либо весной, либо летом или осенью, показали, что у тех животных, которым скармливали "летнюю" и "осеннюю" люцерну, замедлялся рост, снижалась половая активность, а смертность повышалась по сравнению с теми, которые питались "весенней" люцерной. Дж. Битли [Beatley, 1969] обнаружил взаимосвязь интенсивности весеннего размножения грызунов (преимущественно Heteromyidae) в пустынях Южной Невады с обилием зимующих однолетних растений и предположил, что это объясняется тем, что влага и витамины, содержащиеся в растениях, необходимы для размножения грызунов.

Уже в 30-х годах на лабораторных крысах установлено, что животные, содержащиеся на недостаточной по калорийности диете, растут медленнее, чем контрольные. Интенсивность обменных про-

цессов у них также снижается, а продолжительность жизни увеличивается. Подобные эффекты были ярче выражены у тех животных, которые получали обедненный рацион в молодом возрасте [Horst, Mendel, Benedict, 1934; McCay, Sperling, Barnes, 1943; Saxton, 1945]. Было также установлено, что влияние недостаточно калорийной пищи на организм подопытных животных регулируется через гипофиз и устраняется при введении гормона роста [Samuels, 1946; Hruza, Fabry, 1957].

Левитски и Бэйрнс [Levitski, Barnes, 1970] показали, что недостаток белковой пищи в раннем возрасте отрицательно сказывался на росте и привесе белых крыс, а также повышал их чувствительность к стрессовым ситуациям. Е.В. Аликина [1959] обнаружила, что недостаток сочных кормов при содержании в лабораторных условиях вызывает прекращение овогенеза самок обыкновенной и общественной полевок, а длительные нарушения водного режима приводят к аномалиям сперматогенеза самцов.

В настоящее время выдвинут ряд гипотез, призванных объяснить периодичность массовых размножений грызунов изменениями качественного состава их пищи. Финский исследователь О. Калела, например, считает, что циклы численности мышевидных грызунов связаны с общей продуктивностью растительных сообществ и что особенно важны колебания содержания питательных веществ в наиболее предпочитаемых кормах [Kalela, 1962]. Основой циклического характера колебаний численности грызунов служат, по его мнению, циклы семяношения у цветков растений. Автор считает, что сами грызуны не могут в значительной степени влиять на продуктивность растительного покрова. Кроме того, финские исследователи предполагают, что размножение грызунов, так же как и других фитофагов, стимулируется высоким содержанием минеральных веществ в прорастающих побегах [Tast, Kalela, 1971].

Л. Ханссон, изучая предпочтаемость различных кормов пашенными полевками, обнаружил, что они с большей охотой выбирают подкормку с высоким содержанием белков и углеводов, а сезонные изменения предпочтаемости пищи коррелируют с содержанием в ней белков. На основании этого автор предлагал следующее объяснение механизма регуляции численности полевок посредством изменения качества пищи. При возрастании числа зверьков качество поедаемого ими корма ухудшается (из-за нехватки предпочитаемых кормов), что приводит к большой напряженности энергетического баланса и соответственно к ухудшению рождаемости и падению численности [Hansson, 1971б].

Однако исследования Д. Эванс показали, что, несмотря на то что усваиваемость зеленого корма (трав) пашенными полевками наиболее высока весной [Evans, 1969], предпочтаемость растительных кормов не коррелирует с содержанием в них растворимых пепсином белков; чаще поедаются самые распространенные виды растений [Evans, 1973].

Одна из наиболее распространенных гипотез о причинах циклических изменений численности арктических и субарктических попу-

лящий грызунов – гипотеза "восстановления питательных веществ" (nutrient recovery hypothesis), предложенная А. Шульцем и Ф. Пителкой [Schultz, 1964; Pitelka, 1964]. Суть ее состоит в следующем. Пожелание грызунами растительности в годы высокой численности связывает минеральные элементы и уменьшает их количество, доступное для растений в последующие годы. Таким образом, после вспышки численности грызунов их пища содержит мало питательных веществ, что ведет к ухудшению выживаемости и уменьшению рождаемости. Через несколько лет уровень содержания необходимых для успешного размножения грызунов веществ в растениях восстанавливается. Таким образом, создается ситуация, в которой снова возможно массовое размножение грызунов.

Часть авторов связывают численность полевок с содержанием определенных веществ в растениях. Так, например, Дж. Ауманном была установлена связь численности полевок с содержанием натрия в почве [Aumann, 1965; Aumann, Emlen, 1965]. Фрилэнд [Freeland, 1974], основываясь на литературных данных, высказал предположение, что повышение смертности в популяциях полевок после вспышек численности является следствием потребления большого количества токсических (содержащих различные алкалоиды) растений. Это предположение было опровергнуто в работе У. Шлезингера [Schlesinger, 1976], проанализировавшего гораздо больше литературных источников.

Роль растительного покрова для жизнедеятельности грызунов не ограничивается только тем, что последний служит источником пищи. Эти животные представляют собой специфическую экологическую группу, приспособившуюся к обитанию в травянистом ярусе [Башенина, 1977]. В связи с этим уместно упомянуть результаты, полученные Э. Бирни, У. Грантом и Д. Бэйрдом [Birney, Grant, Baird, 1976]. Они предположили, что для каждой местности существует определенный порог развития растительности, необходимый для существования населения грызунов с циклическим характером динамики численности. Помимо этого, считалось вероятным также существование нижнего уровня развития растительного покрова, обеспечивающего возможность существования размножающейся популяции с невысокой численностью. Для подтверждения своего предположения авторы привлекли материалы исследований популяций *Microtus ochrogaster* в Южной Дакоте, Оклахоме, Миннесоте и Колорадо. В штате Колорадо, например, на удобреных и поливаемых участках пре-рии наблюдалась колебания численности полевок с высокой плотностью во время пиков. В местах, где удобрения растительности не проводилось, но производился полив, численность была на низком уровне, но размножение происходило, а в тех местах, где отсутствовали и удобрение и полив, все добывшие грызуны были скорее всего мигрантами. В штате Миннесота травостой был наивысше развит по сравнению с другими районами исследований, и численность полевок здесь достигала самого высокого уровня. Авторы считают, что значение растительного покрова в жизни грызунов весьма велико и разносторонне; важно наличие не только корма, но

и защитных условий, микроклимата и т.д. В литературе имеются также сведения, указывающие на возможное влияние густоты и структуры растительного покрова на пространственное распределение популяций грызунов [Hansson, 1971b; Krebs, Keller, Myers, 1971], и в частности на величину индивидуальных участков [Никитина, 1965, 1972].

Таким образом, анализ литературных источников свидетельствует, что взаимоотношения грызунов и растительного покрова (представляющего собой не только источник корма для этих животных, но и особую среду обитания) изучены недостаточно полно. Сам факт существования связи развития растительности с движениями численности и процессами, происходящими в популяциях грызунов, не вызывает сомнений, однако объяснения, относящиеся к конкретным механизмам этой связи, противоречивы, а данные, приводимые в поддержку тех или иных взглядов, часто не согласуются между собой.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ ТРАВОЯДНЫХ ЖИВОТНЫХ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ

Большинство используемых методов оценки общего (суммарного) влияния фитофагов на развитие растительного покрова основаны на сопоставлении состояния растительности на повреждаемых и контрольных (неповреждаемых) участках. Модификациями такого подхода являются способы, базирующиеся на определении площади участков с измененной животными растительностью и величины фитомассы на таких участках по сравнению с неповреждаемыми [Формозов, Воронов, 1939; Ходашева, 1960; Абатуров, 1964], структуры и видового состава потравленных и непотравленных участков [Формозов, Воронов, 1939] и создании искусственной изоляции отдельных участков от воздействия животных [Врублевский, 1912; Kaul, Sapru, 1973]. Для оценки реакции растительности на степень повреждения применяется метод модельных растений [Ходашева, Елисеева, 1967а; Давыдов, 1978г].

Обычно сравнивается биомасса надземной растительности потравленных (Φ_K) и непотравленных (Φ_0) участков, которая отбирается методом укосов. При этом зоогенные потери ($\Phi_{ЗП}$) определяются как разница фитомассы опытных и контрольных участков

$$\Phi_{ЗП} = \Phi_0 - \Phi_K$$

По разнице между величиной зоогенных потерь ($\Phi_{ЗП}$) и потреблением корма (C) определяется непрямое ($\Phi_{ПК}$) влияние травоядных животных на развитие первичной продукции за период исследований $\Phi_{ПК} = \Phi_{ЗП} - C$ [Программа и методика биогеоценологических исследований, 1974].

Однако перечисленные методы дают лишь общую картину за определенный промежуток времени. Кроме того, для получения достоверных данных по методу укосов необходимо отбирать довольно большое количество проб. Это приводит к нарушениям изучаемых

участков и ограничивает возможность наблюдений динамики процессов взаимодействия фитофагов и растительного покрова, а при неизначительных величинах повреждений разницу в биомассе контроля и опыта трудно обнаружить [Schultz, 1964; Смирнов, Токмакова, 1974].

Для количественных исследований зоогенных повреждений растительности травянистых сообществ применяются методы, основанные на подсчетах числа побегов на поврежденных и неповрежденных площадках, что сводит вмешательство исследователя в наблюдаемые процессы к минимуму [Смирнов, Токмакова, 1974]. Однако тщательный подсчет количества поврежденных побегов – достаточно трудоемкая работа. Кроме того, данные, полученные таким способом, трудно выразить в единицах биомассы или энергетических единицах, стандартно используемых для оценки продуктивности. Тем не менее применение подобных методик позволяет пронаблюдать и количественно оценить соотношение процессов изъятия растительного материала и компенсаторных реакций растительных сообществ [Smirnov, Tokmakova, 1972; Смирнов, Токмакова, 1974; Давыдов, 1978а].

Если принять во внимание перечисленные ограничения существующих методов, становится очевидной необходимость разработки новых способов, могущих дать интегральную оценку разных форм воздействия растительноядных животных на первичную продуктивность в различных биогеоценозах [Злотин, Ходашева, 1974]. Они должны позволять проводить сбор достоверных количественных данных без существенного нарушения растительного покрова, давать возможность оценивать динамическую картину воздействия животных на формирование первичной продукции, предусматривать получение таких параметров, которые заключали бы разнообразную информацию об изучаемом процессе [Куркин, 1976].

В последнее время исследователи, работающие главным образом в области физиологии растений, все чаще оценивают первичную продуктивность по динамике газообмена растений исходя из представлений о фотосинтезе и дыхании как элементах производственного процесса [Ничипорович, 1966; Кобак, 1970; Лайск и др., 1971; Loomis et al., 1971; Тарчевский, 1972; Гортинский и др., 1973; Гуляев, 1974; Титлянова, 1977; Куперман, Хитрово, 1977]. Основания подобного подхода были положены работой Л.А. Иванова [1941], в которой была предложена формула баланса органического вещества в фитоценозе как функции фотосинтеза (приходная часть) и дыхания (расходная часть):

$$M - m = fPT - aP_1T_1,$$

где M – масса живых; m – масса мертвых частей растений; fPT – приход вещества в процессе фотосинтеза; aP_1T_1 – его расход в процессе дыхания. Таким образом, была выявлена возможность оценки данных, полученных при исследованиях газообмена растений, с точки зрения теории биологической продуктивности. И.А. Куперман и Е.В. Хитрово [1977], например, предложили формулу для расчета

затрат органического вещества на дыхание органа или целого растения.

Р. Редманн [Redmann, 1974a] оценивал прирост органического вещества растительности прерий Канады, переводя измеренные им значения видимого фотосинтеза в сообществе в углеводный эквивалент: 1 мг CO_2 =0,68 мг CH_2O . Такие оценки, естественно, носят приближенный характер, поскольку они базируются на принятии постоянного дыхательного коэффициента.

Есть основание предполагать, что газообменные методы могут быть применены и для оценки влияния травоядных животных на растительность. Попытка в этом направлении была предпринята Р.И. Злотиным и К.С. Ходашевой [1974]. По их данным, интенсивность газообмена растений на колониях обыкновенных полевок изменялась по сравнению с неповреждаемыми участками луговой степи пропорционально уменьшению листового индекса.

ГЛАВА II МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В процессе нашей работы применялся комплекс разнообразных методик. Многие из них относятся к разряду общепринятых, а некоторые авторы разработали специально, исходя из специфических задач исследований и являются оригинальными. На теоретическом обосновании и описании последних мы считаем необходимым остановиться подробнее.

МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИНТЕГРАЛЬНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ ФИТОФАГОВ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ПО ХАРАКТЕРУ ДИНАМИКИ УГЛЕКИСЛОТНОГО БАЛАНСА В БИОГЕОЦЕНОЗЕ

Известно, что суммарное поглощение CO_2 различными ярусами растительного сообщества свидетельствуют о его продуктивности. Это говорит о том, что степень воздействия зеленоядных животных на интенсивность создания органического вещества фитоценозом может быть определена с помощью приборов, фиксирующих концентрацию углекислого газа в атмосфере. Разрабатывая на этой основе методику, мы учитывали опыт исследователей, которые оценивали продуктивность растительных ассоциаций по динамике поглощения углекислого газа.

Для оценки фотосинтетической продуктивности растительных ассоциаций применимость обычных методов, принятых в практике физиологов растений, ограничена, поскольку они разрабатывались для отдельных растений или их частей. Прямая экстраполяция полученных таким образом данных на природные сообщества дает неточные результаты, так как интенсивность продукции процессов растите-

тельного покрова зависит от его архитектоники, видового состава и микроклиматических параметров [Lemon, 1965, 1969; Ross, 1970; Будыко, 1971; Лайск и др., 1971; Гейтс и др., 1972; Росс, 1975; Vegetation and the atmosphere, 1975; и др.]. Поэтому использование материалов, полученных в лабораторных экспериментах или при выращивании видов – доминантов того или другого сообщества в климатических камерах, сопряжено с построением сложных математических моделей, учитывающих геофизические параметры и их связи с процессами накопления органического вещества [Ross, 1970; Wit et al., 1970; Лайск и др., 1971; Miller, Tieszen, 1972; Schwarcz, Lemon, Stewart, 1973; Lemon et al., 1973; Lemon, 1973; Saugier, Ripley, 1975; Miller, Stoner, Tieszen, 1976; и др.].

В настоящее время все большее распространение получают способы интегральной оценки динамики поглощения и выделения CO_2 в растительных сообществах с помощью систем приборов той или иной конструкции, основным эвеном которых является оптико-акустический (инфракрасный) газоанализатор. Такие приборы начали применяться при исследовании физиологии растений 40-х годов текущего столетия [Scarth, Lewitt, Shaw, 1948; Egle, Emst, 1949]. В СССР методика использования оптико-акустических газоанализаторов для изучения фотосинтеза растений в лабораторных условиях была впервые описана в работе П.О. Беликова с соавторами [Беликов, Маторина, Куркова, 1960]. В дальнейшем эти установки стали применяться и с целью наблюдений за динамикой углекислотного обмена в растительном покрове [Huber, 1950; Inoue et al., 1958a, 1958b; Lemon, 1960; Monteith, Szeicz, 1960; Monteith, 1962].

Такой способ оценки первичной продуктивности имеет по сравнению с большинством других методик то преимущество, что его применение позволяет вести длительные наблюдения за динамикой производственных процессов без внесения существенных изменений в структуру и функционирование растительных сообществ. При этом открываются широкие возможности для использования автоматических систем регистрации и первичной обработки данных. Указанный способ может быть условно подразделен на два основных метода: микрометеорологический и метод малых камер.

Микрометеорологический метод основан на определении потоков CO_2 над растительным покровом и внутри его с учетом коэффициента турбулентной диффузии:

$$F = \rho_C K_C \frac{dC}{dz},$$

где F – вертикальный поток CO_2 , имеющий положительные значения, когда направлен вниз, и отрицательные – когда он направлен вверх [Wright, Lemon, 1966; Lemon, 1967]; ρ_C – плотность CO_2 ($1,997 \cdot 10^{-3}$ г/см 3 при температуре 0°C); K_C – коэффициент турбулентной диффузии для CO_2 , зависящий от высоты, скорости ветра, перепада температур и неровности подстилающей поверхности;

dC/dZ – вертикальный градиент объемной концентрации CO_2 по высоте [Гиршович, 1968; Monteith, 1968; Denmead, 1970; и др.].

Микрометеорологический метод в настоящее время широко используется как при исследованиях агроценозов, так и при изучении природных растительных сообществ. Системы приборов, применяющиеся для определения потоков CO_2 , обычно представляют собой мачту, на которой располагаются на разных уровнях заборники воздуха, подающие его (часто через специальные осреднительные емкости) в газоанализатор. Кроме того, на мачте располагаются анемометры и датчики, регистрирующие температуру, влажность и уровни солнечной радиации на разных высотах. Описания таких систем широко представлены в литературе [Lemon, 1960; Карпушкин, 1966; Гиршович, 1968; Ripley, Saugier, 1974; Coyne, Kelley, 1975; и др.].

Однако точность данных, полученных микрометеорологическими методами, невелика. Различные исследователи полагают, что ошибки при вычислении потоков CO_2 над растительным покровом с их помощью составляют 10–30%, а внутри фитоценоза – от 30 до 200% [Proc. IBP/rr Techn. Meeting, 1970]. Кроме того, изучение продуктивности растительных сообществ указанными методами требует сложного технического оснащения, поэтому связано с необходимостью проведения стационарных работ. И наконец, трудно разработать такую модификацию микрометеорологического метода, которая бы позволяла оценить воздействие травоядных животных на развитие растительности.

Другой подход к оценке продуктивности растительных ассоциаций по динамике углекислотного обмена реализован при разработке метода малых камер. Исследования, в процессе которых применялся этот метод, были проведены, например, под руководством Р. Масгрэйва [Musgrave, Moss, 1961; Baker, Musgrave, 1964]. Его установка состояла из деревянной рамы размером 2×2×3 м, на которую натягивалась прозрачная прочная пленка. Температура воздуха внутри камеры поддерживалась максимально близкой к температуре окружающего воздуха. Концентрация CO_2 сохранялась постоянной, и интенсивность видимого фотосинтеза растений (кукурузы) определялась по количеству углекислоты, которую нужно было подать в камеру для поддержания этой постоянной концентрации.

Аналогичные портативные системы для измерения углекислотного обмена в растительных ассоциациях широко использовались канадскими исследователями при изучении прерий и тундр в рамках МБП. Установка, описанная Р. Редманном [Redmann, 1973], размещалась в микроавтобусе. Камеры для измерения фотосинтеза и дыхания растительности и определения потока CO_2 из почвы представляли собой прозрачные пластиковые полусфера, прикрепленные к стальным кольцам, углублявшимся в почву на 10 см. При необходимости их объем мог увеличиваться за счет переходных колец разной ширины, сделанных из того же материала. Камеры соединялись с остальным оборудованием шлангами, содержащими электрические провода, воздуховоды и охладительные трубы. Наружный воздух проходил че-

рез теплообменник в камеры, а затем в инфракрасный газоанализатор. Во время проведения измерений система автоматически закрывалась и циркуляция воздуха происходила через камеры и газоанализатор по замкнутому циклу. Сходный метод применялся и при исследованиях на севере Канады [Mayo et al., 1973].

В отличие от микрометеорологического метода метод малых камер в принципе позволяет выработать такую его модификацию, которая могла бы быть использована для оценки влияния фитофагов на первичную продуктивность. Основанием для подобного вывода служит то, что данным способом получают сведения об общей продуктивности определенного участка растительности, а существующие методики интегральной оценки воздействия травоядных животных на фитоценоз также основаны на определении продуктивности опытных и контрольных участков.

Исходная предпосылка, которой мы руководствовались при разработке методики, заключалась в следующем. Для каждого биогеоценоза характерен определенный тип динамики баланса углекислого газа, который в вегетационный сезон обуславливается в основном изменениями активности фотосинтеза и дыхания растений и интенсивности поступления CO_2 из почвы. Естественно было предполагать, что в процессе жизнедеятельности травоядные животные при достаточно высокой их численности могут значительно снижать количество поглощаемого фитоценозом углекислого газа. Это позволяет считать перспективным использование данных по динамике баланса CO_2 в биогеоценозах с целью определения степени влияния консументов на растительные сообщества.

Наша методика предусматривала использование газоанализатора ОА-5501 на малые концентрации углекислого газа (пределы измерения от 0 до 0,05 об.%). Газоанализатор оказался вполне пригодным для работы в полевых условиях. Его питание осуществлялось от передвижной электростанции мощностью 1 квт. Поскольку нормальная работа прибора возможна лишь при постоянной частоте тока (50 ± 1 Гц), то весьма желательно использовать соответствующие стабилизаторы (например камертонного типа). Однако вполне можно обходиться и без стабилизирующего частоту устройства. В этом случае необходимо лишь давать номинальную нагрузку электростанции. Для получения более точных данных нужно проверять нулевое показание газоанализатора и показание по контролльной газовой смеси перед каждой серией замеров концентрации углекислого газа в пробах воздуха.

Изучение интенсивности поглощения CO_2 фитоценозами проводилось с помощью переносных (разборных) камер из органического стекла, остав которых изготавливался из дюралюминиевых уголков (30×30 мм). На нижней раме камеры для ее переноски укреплялись две пары ручек. Стыки стенок герметизировались с помощью ленты лейкопластиря.

Величина камер должна определяться в каждом конкретном случае в зависимости от характера растительности и задач исследования. Наш опыт показал, что для изучения влияния грызунов на фи-

тоценоз и для наблюдений за ходом баланса CO_2 в луговых ассоциациях удобно применять камеры объемом 0,333 м³ (площадь основания 0,5 м², высота 0,667 м), а для работы в тундровых и болотных ассоциациях – объемом 0,2 м³ (площадь основания 0,5 м², высота 0,4 м).

Отбор воздуха из камеры для анализа осуществлялся через полиэтиленовые трубы (заборники) в шести точках, расположенных по окружности над верхним ярусом растений. На внутренней стороне крышки камеры укреплялась металлическая коробка (объемом около 50 см³), в которой происходило смешивание воздушных потоков, поступающих из заборников. Пробы воздуха отбирали через каждую минуту с помощью литровых полиэтиленовых фляжек с гофрированными стенками, что позволяло использовать их в качестве насоса. Опытным путем установлено, что концентрация углекислого газа в воздухе герметически закрытых фляжек остается неизменной не менее 5 ч. В дальнейшем (через 20–25 ч) она может повышаться на 0,002–0,003% (причины данного явления нами пока не выяснены). Поэтому следует проводить анализ не позже 1–2 ч после взятия проб воздуха.

Изменение концентрации CO_2 в замкнутом объеме камер, накрывающих участок растительности (или участок со срезанной растительностью), происходит равномерно и прямолинейной в течение 5–8 мин (рис. 1). Затем прямолинейность нарушается в силу того, что процессы дыхания и фотосинтеза начинают изменять свою интенсивность, в связи с чем продолжительность опытов мы ограничивали тремя минутами. Фотосинтез обладает определенной инерционностью, поэтому можно предполагать, что кратковременный эксперимент не вносит существенных нарушений в естественный ход обмена CO_2 в растительных сообществах.

С методической точки зрения важно было сделать так, чтобы во всем объеме камер отсутствовал градиент концентрации CO_2 , для чего предусматривалось перемешивание воздуха с помощью электрических вентиляторов. Однако в процессе работы оказалось, что подобное усложнение методики не требуется (рис. 2). Очевидно, выравнивание концентрации CO_2 происходит в процессе забора проб воздуха и в результате естественной конвекции.

Необходимо, чтобы во всех фляжках–насосах перед началом каждого опыта была одинаковая концентрация углекислого газа, соответствующая его содержанию в атмосферном воздухе на высоте, равной половине высоты используемой камеры. Эта концентрация CO_2 принимается как начальная точка отсчета. После присоединения фляжки с помощью полиэтиленового шланга к камере нужно производить непрерывное прокачивание воздуха, вплоть до момента отбора пробы. Постоянный обмен воздуха в системе камера–фляжка способствует выравниванию концентрации CO_2 во всем ее объеме.

Постановка экспериментов велась в такой последовательности. Прежде всего определялась интенсивность поглощения углекислого газа растительным покровом на контрольных и опытных (до выпуска на них животных) площадках. С этой целью они строго одновре-

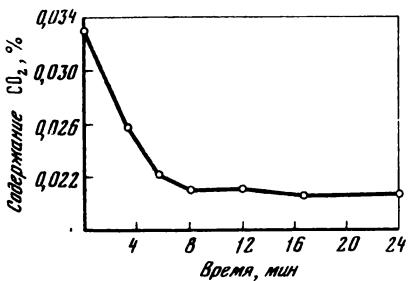


Рис. 1. Изменение концентрации углекислого газа в зависимости от продолжительности опыта

Освещенность 26 тыс. люкс; температура воздуха 18°C ; объем камеры $0,9 \text{ м}^3$

Рис. 2. Изменение концентрации углекислого газа в опытах с применением вентилятора (1) и без вентилятора (2)

Злаково-мелкотравный луг; освещенность 27 тыс. люкс; температура воздуха 18°C ; объем камеры $0,9 \text{ м}^3$

менно на 3–5 мин накрывались описанными выше камерами. Одновременность взятия проб воздуха в контроле и опыте позволяла считать, что все условия, влияющие на интенсивность фотосинтеза, на этих сопряженных парах участков были одинаковыми.

В процессе работы проводились микроклиматические наблюдения (замерялись освещенность, температура воздуха, парниковый эффект и т.п.).

Площадки подбирали с таким расчетом, чтобы фотосинтетическая активность растительных сообществ на них была примерно одинаковой, если же по данному показателю они различались довольно сильно, то это обстоятельство учитывалось при обработке окончательных результатов опытов.

Поясним это на конкретном примере (табл. 1). Фотосинтетическая активность растений на контрольной площадке к концу опыта снизилась за счет изменения условий внешней среды (освещенности, температуры и т.п.) с 1462 до 1125 мл CO_2 на 1 м^2 в час, т.е. в 1,299 раза. Следовательно, можно допустить, что и на опытных участках (при условии отсутствия на них полевок) скорость фиксации углекислого газа также снизилась бы в 1,299 раза. Иначе говоря, теоретический контроль к площадке № 1 составляет 1212 (1575 : 1,299), а к площадке № 2 – 1298 (1687 : 1,299) мл CO_2 на 1 м^2 в час. Фактически же способность растений в поглощению CO_2 на площадках № 1 и № 2 снизилась до 787 и 600 мл CO_2 на 1 м^2 в час соответственно. Эта разница и обусловливается за счет влияния жизнедеятельности полевок.

Затем на опытных (огороженных) участках создавалась различная плотность зеленоядных мышевидных грызунов. В качестве модельных

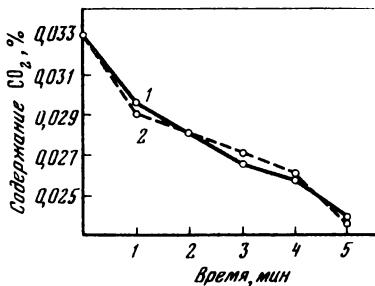


Таблица 1

Влияние прямой (поедание) и косвенной (повреждение) деятельности полевок-экономок (*Microtus oeconomus* Pall.) на интенсивность фотосинтеза растительности злаково-мелкотравного луга

№ участка	Интенсивность поглощения CO_2 до опыта, $\text{мл}/\text{м}^2 \cdot \text{ч}$	Интенсивность поглощения CO_2 после опыта, $\text{мл}/\text{м}^2 \cdot \text{ч}$	Количество часов, проведенных полевкой на опытном участке, и ее вес, г	Разница в интенсивности поглощения CO_2 по сравнению с контролем	
	мл/ $\text{м}^2 \cdot \text{ч}$	%		мл/ $\text{м}^2 \cdot \text{ч}$	%
1	1575	787	44(39,1)	425	35
2	1687	600	44(47,9)	698	54
Контроль	1462	1125	-	-	-

Примечание. Плотность полевок на опытных участках составляла одно животное на 1 м^2 . Замеры интенсивности поглощения CO_2 растительным сообществом до воздействия консументов проводились 21 июня 1975 г. в 13 ч; освещенность 45 тыс. лк; температура воздуха 16°C. Суммарное влияние полевок на фитоценоз оценивалось 25 июня 1975 г. в 15 ч; освещенность 30 тыс. лк; температура воздуха 20°C.

объектов мы использовали полевок трех видов — пашенную (*Microtus agrestis* L.), экономку (*Microtus oeconomus* Pall.) и узкочерепную (*Microtus gregalis* Pall.). На некоторые площадки полевок не выпускали, и они служили контрольными. По окончании опыта мышевидных грызунов отлавливали и снова определяли скорость поглощения углекислого газа растениями на площадках. В дальнейшем через определенные промежутки времени велись наблюдения за изменением интенсивности этого процесса на опытных участках (по сравнению с контрольными) с учетом численности и времени пребывания на них полевок.

Для изоляции опытных площадок от попадания на них грызунов вначале мы применяли железные листы, которые углублялись в почву на 20–30 см. Однако такой способ был не очень удобен для работы и, кроме того, иногда подопытным животным удавалось подкопаться под ограду. Поэтому в дальнейшем мы применяли загородки, изготовленные из четырех прямоугольных листов органического стекла размером 100×50 см, соединенных алюминиевыми уголками. С нижней стороны каждой стенки прикрепляли полосы кровельного железа шириной 40 см, которые подгибались внутрь под углом 90° так, чтобы они лежали на поверхности почвы и прижимались к ней с помощью металлических штырей, забиваемых в грунт. Квадрат почвы с растительностью, образовавшийся в центре огороженного

участка, и являлся собственно опытной площадкой, а покрытое же-лезом пространство между краями площадки и прозрачными стен-ками изгороди засыпалось слоем песка. Грызуны, содержавшиеся на площадках, пытались подкапываться под стенки только в углах, где под слоем песка встречали препятствие из кровельного железа. После окончания опыта загородки легко снимались (для этого до-статочно было выдернуть закрепляющие штыри) и переносились на другое место. Чтобы избежать влияния дыхания подопытных живот-ных на получаемые значения углекислотного баланса, их удаляли с площадок за 1–1,5 ч до проведения измерений.

Разработанная нами методика оказалась пригодной не только для изучения влияния животных на растительный покров в экспери-ментах с огороженными площадками, но и в естественных услови-ях (при достаточно высокой плотности фитофагов).

Основные преимущества описанной методики: возможность оцени-вать совокупность всех форм воздействия консументов на раститель-ные сообщества, не прибегая к нарушению самих изучаемых сооб-ществ;

сравнительно невысокая трудоемкость, что позволяет получать большое количество повторностей за короткий промежуток времени; высокая чувствительность.

Примененный в наших исследованиях подход позволил выработать способ оценки величин повреждений, причиняемых полевками расти-тельный опыты площадок в ходе экспериментов, в единицах фи-томассы. Этот способ основан на достаточно очевидном факте – про-порциональности величины видимого фотосинтеза растительного по-кровя опыты площадок его фитомассе. Вычислив значения фито-массы контрольных площадок и зная, какую долю от интенсивности фиксации CO_2 растительностью контрольных площадок составляет ви-димый фотосинтез опыты площадок (с учетом соответствующих по-правок – с. 37), мы можем приблизенно вычислить величину ущерба, причиненного подопытными животными:

$$Y = M \cdot \left(1 - \frac{C_1}{C_2} \right),$$

где Y – ущерб; M – фитомасса в контроле (в г на m^2), C_1 и C_2 – интенсивность фиксации CO_2 в опыте и контроле соответственно (в мг на 1 m^2 в час). Сходные результаты получаются также при при-менении формулы

$$Y = \frac{C_2 - C_1}{p} S,$$

где p – интенсивность видимого фотосинтеза в контроле (в г CO_2 на г воздушно-сухой фитомассы в ч); C_1 и C_2 выражены в г CO_2 на m^2 в ч); S – площадь опытной площадки (в m^2). Следует от-метить, что подобные расчеты являются весьма грубыми и пригод-ны лишь для примерной оценки кратковременных воздействий живот-

Таблица 2

Сравнение значений фитомассы на поврежденных (колонии узко-черепиных полевок) и неповрежденных участках злаково-мелкотравного луга, полученных методом укосов и путем расчетов по интенсивности видимого фотосинтеза (11 июля 1976 г., Талицкий район Свердловской области)

Участки	n	Плотность полевок, экз. на га	Интенсивность фиксации CO ₂		Фитомасса, г	
			мл на 1 м ² в час	% от контроля	реальная	расчетная
Колония 1	11	200	450±64,6	77,3±5,9	150,4±29,7	169,8±21,7
Колония 2	4	500	281,8±18,1	55,5±3,7	129,0±30,1	121,9±14,9
Контроль	15	0	533,3±25,2	100	219,6±30,1	

Примечание. Температура воздуха 21°C, освещенность более 50 тыс. лк.

ных (несколько дней), так как при длительном их прессе на растительность включаются компенсаторные механизмы фитоценоза и относительная интенсивность фотосинтеза (на 1 г фитомассы) на опытных и контрольных площадках по этой причине может довольно сильно различаться. Поэтому измерения интенсивности поглощения CO₂ следует проводить сразу же после окончания опытов.

Применимость указанного способа оценки повреждений, причиненных растительности фитофагами, иллюстрируют данные табл. 2. В ней приведены результаты сравнения расчетных и опытных (полученных методом укосов) данных о биомассе надземной растительности на колониях узкочерепной полевки в лугах Среднего Зауралья и на неповрежденных участках. Погрешность расчетного метода по сравнению с прямым составляла всего 3–10%, а различия в интенсивности фиксации CO₂ на сопоставляемых опытных участках (мл на 1 м² в час) были достоверны ($t = 2,8$, $p < 0,02$), в то время как метод укосов не выявил таких различий со статистической достоверностью.

Как известно, баланс CO₂ в природных фитоценозах определяется соотношением трех процессов: выделение CO₂ в процессе дыхания; его поглощение в результате фотосинтетической активности надземной растительности; выделение его из почвы. Результат первых двух процессов характеризует видимый (наблюдаемый) фотосинтез в сообществе. В связи с этим для решения задач, поставленных в нашей работе, было необходимо вычленить почвенный поток CO₂. Измерения его интенсивности проводили одновременно с наблюдениями за динамикой изменения концентрации CO₂ в камерах, которыми накрывали участки растительности. Для этого на соседних площадках растительный покров удаляли и регистрировали увеличение концентрации углекислоты под камерой, закрывающей участок со срезанной растительностью.

Удаление растительности может исказить истинную картину производства CO_2 из почвы [Kosonen, 1969; Billings et al., 1973]. Однако данные разных авторов относительно изменений интенсивности выделения CO_2 из почвы после срезания надземной растительности противоречивы. М. Косонен, например, говорит о снижении образования CO_2 [Kosonen, 1969], а по данным американских исследователей, после отделения корневых частей интенсивность их дыхания увеличивается в полтора-два раза [Billings et al., 1973]. Тем не менее определение интенсивности почвенного дыхания на участках со склоненной растительностью широко применялось во многих исследованиях [Monteith, Szeicz, Yabuki, 1964; Гиршович, Кобак, 1968; Mayo et al., 1973; Redmann, 1974a].

Мы старались проводить подобные измерения сразу же после срезания растений, что вследствие инерционности их дыхания сводило, как мы полагаем, искажения истинной интенсивности почвенного потока CO_2 к минимуму.

ДЫХАНИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Для оценки дыхания почвенных микроорганизмов мы применяли следующую методику. С поверхности почвы цилиндрической металлической высечкой отбирали пробы, лишенные заметных корневых частей и представителей почвенной мезофауны. Каждую пробу, завернутую в марлевый мешочек, помещали в полиэтиленовую фляжку (объемом 650 мл) и в течение получаса выдерживали при определенной температуре. Затем измеряли концентрацию CO_2 во фляжке с помощью газоанализатора ОА-5501 и сравнивали с концентрацией CO_2 в воздухе (контроль). После соответствующих пересчетов выясняли интенсивность выделения CO_2 пробами и считали, что эта величина отражает активность дыхания микроорганизмов.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

При изучении динамики населения мышевидных грызунов использовался метод мечения и повторного отлова. Этот метод наиболее эффективен для проведения интенсивных популяционных исследований на небольших территориях [Никитина, Меркова, 1963; Наумов, 1951; Никитина, 1970; Таррер, 1976]. Экспериментальный участок луга площадью 1,13 га, расположенный в среднем течении р. Хадыта (Южный Ямал), был покрыт сетью ловушек (расстояние между ловушками 8 м, площадь квадрата, образованного четырьмя точками отлова, 64 м^2). При расстановке ловушек мы сочли оправданным некоторое отступление от традиционного способа организации сети точек отлова, поскольку биотопически экспериментальная площадь была в известной мере обособленной. Обычное разделение площадки мечения на так называемые центральную и буферную зоны основывается на явлении "краевого эффекта" [Calhoun, Casby, 1958; Pelikan, Zejda, Holisova, 1964; Никитина, Меркова, 1963; Никитина, Карулин, Литвин и др., 1977; Pelikan, 1968]. Причинами воз-

никновения этого эффекта обычно считают: 1) попадание в ловушки, расположенные в пределах буферной зоны, животных, живущих за пределами облавливаемой площади, но спорадически ее посещающих [Никитина, Меркова, 1963]; 2) дифференциацию индивидуальных участков особей, обитающих на контролируемой территории [Calhoun, Casby, 1958]; 3) иммиграцию (Reikan, 1968). Мы предположили, что в нашем случае указанные причины не будут иметь существенного значения из-за обособленности участка. В процессе работы это подтвердилось — частоты отловов на границах участка и в его центральной части были практически одинаковыми.

Продолжительность отловов грызунов составляла три–пять суток (в начале исследований она была больше, чем в конце лета). В дни отловов ловушки проверялись каждые 3–5 ч в зависимости от погодных условий (в холодные и жаркие дни чаще). Для отловов применялись деревянные ящичные ловушки оригинальной конструкции. Пойманных животных метили [Наумов, 1951] и выпускали в точке поимки. У всех животных регистрировали пол, вес, репродуктивное состояние.

При выборе метода расчета численности (плотности) населения полевок на экспериментальном участке мы руководствовались следующими соображениями. Поскольку наиболее прямой метод — “календарь отловов” (широко применяемый в экологических исследованиях) — требует для абсолютного вылова всех находящихся вне гнезда и самостоятельно питающихся зверьков по меньшей мере двухнедельных серий непрерывных отловов (с помощью живоловушек), в наших условиях он оказался неприемлемым. Другие наиболее часто употребляемые методы, основанные на определении уравнения линейной регрессии количества вновь пойманных животных от общего числа отловленных [Наупе, 1949а] или на соотношении меченых и немеченых особей в отловах [Lincoln, 1930], имеют серьезные ограничения. Во–первых, исследуемая популяция должна быть стабильна, и, во–вторых, вероятность поимки всех животных независимо от пола, возраста и иерархического ранга, должна быть одинаковой [Southern, 1973; Tapper, 1976]. Поэтому предпочтение должно быть отдано статистическим методам определения численности животных с разной вероятностью поимки.

Описание и математическое обоснование ряда подобных методов представлено в литературе [Morgan, 1951; Jolly, 1965; Seber, 1965]. Ряд экологов, в частности, предложили сравнительно простой способ определения численности животных для серий отловов в течение двух–пяти суток, а также привели в своих работах таблицы, значительно облегчающие расчеты. Этот метод и использовался нами для определения плотности населения полевок–экономок на экспериментальном участке.

ВЕЛИЧИНА ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ ЖИВОТНЫХ

Для определения величины индивидуальных участков грызунов на-ми использовались четыре метода, поскольку известно, что разные способы определения параметров участков отдельных особей могут дать весьма различающиеся величины [Stickel, 1954; Никитина, 1965; Tanaka, 1972]. В главе VI показано, что и мы наблюдали различия в оценках размеров величин индивидуальных участков, полученных с помощью разных методов. Все методы расчета пло-щади индивидуальных участков основаны на определении взаимного расположения точек отлова меченых животных. В двух из них – ме-тоде минимального расстояния (minimum range method) и погра-ничном методе, или методе квадратов (boundary method), конфигу-рация индивидуального участка принимается в виде многоугольника; в других методах (метод Танаки и метод Мазуркевич) – в виде эл-липса.

Метод минимального расстояния ограничивает площадь участка линиями, соединяющими крайние точки отловов животных. По методу квадратов границы индивидуальных участков определяются также по крайним точкам отлова, но отстоят от них на расстояние, равное по-ловине дистанции между ловушками (а нашем случае – на 4 м)¹. Метод, предложенный Р. Танакой [Tanaka, 1972], основан на опре-делении площади эллипса, большой осью которого является наиболь-шее расстояние между крайними точками отлова, а малой – расстоя-ние, равное наименьшей дистанции между перпендикулярами, прове-денными к большой оси от ловушек, расположенных в пределах участка, определенного методом минимальной границы.

Другой рассматриваемый нами метод является статистичес-ким и базируется на предположении двумерного нормального распределения вероятности "посещения" полевками различных точек на поверхности участка. Более подробное описание и обоснование различных методов определения величин индивидуальных участков животных даны в литературе [Варшавский, 1937; Lay, 1940; Schwartz, 1941; Stickel, 1954; Окулова, Дубровский, 1962; Ники-тина, 1965].

При анализе пространственного распределения грызунов для каж-дого квадрата, образованного на площадке мечения ловушками, мы рассчитывали относительную плотность животных. С этой целью вы-считывали долю площади каждого квадрата, занимаемую индивидуаль-ными участками зверьков, определенными пограничным методом. Эту величину принимали за показатель, характеризующий плотность грызунов (вернее, степень использования ими территории) в каждом из квадратов площадью 64 м² (см. рис. 29-31).

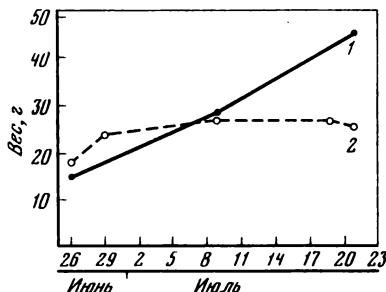
¹ Большинство отечественных исследователей для определения раз-меров индивидуальных участков используют этот метод.

ВЫДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП ЖИВОТНЫХ

Грызунов разбивали на две весо-возрастные группы: перезимовавших и прибыльных. Выделение отдельных сезонных генераций было затруднительно, так как при отлове живоловушками возраст зверьков, родившихся в середине лета, не поддается определению, поскольку их вес не является надежной характеристикой возраста [Пястолова, 1964, 1971]. Рост некоторых полевок-экономок, отловленных нами, был "заторможен", и данные анализа кривых изменения их веса говорят о возможности ошибочного определения возраста: отдельные зверьки, родившиеся позднее, затем обгоняли по весу более старших особей или по крайней мере весили не меньше (рис. 3).

Рис. 3. Изменения веса тела в процессе роста у двух полевок-экономок, родившихся в июне

1 – самец № 24; 2 – самец № 46



Несмотря на это, о возрасте молодых животных можно было приближенно судить по их весу, так как замедление или убыстрение роста начиналось, как правило, только по достижении определенных размеров (у полевок-экономок около 20 г). Например, почти всегда можно было сказать, что возраст зверьков весом 15–18 г меньше, чем возраст особей весом 23–30 г, пойманных в это же время, чего нельзя сказать, сравнивая животных весом 23 и 30 г.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ГРЫЗУНОВ НА СТРУКТУРУ И ПРОДУКЦИЮ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ

Опыты проводились на трех экспериментальных площадках, огороженных стеклом (высота загородок составляла 0,5 м; ширина 1,3 м; длина 12 м; стекло углублялось в землю на 30 см). Эти площадки делились на пять равных частей (секций). Таким образом получалось пять вариантов по три повторности. В период интенсивной вегетации растений (середина июля) в секции выпускались взрослые пашенные полевки (*Microtus agrestis* L.) со средним весом 25 г, отловленные в районе исследований. Для оценки влияния грызунов на растительность в ранние сроки вегетации в отдельные секции полевок выпускали в первой декаде июня. Животных подбирали таким образом, чтобы их средний вес по секциям варьировал незначительно, а соотношение полов было 1 : 1. По углам секций в качестве укрытий помещались рулероидные трубки (диаметром 6 см и длиной 20 см). В отдельные секции грызунов не помещали (они слу-

жили контролем). Перед выпуском животных в секциях на площади 1 м² картировалась растительность. После ее стравливания полевками до нужной степени (согласно плану эксперимента от 10 до 80%) проводилось повторное ботаническое картирование с целью выявления степени выедания и предпочтаемости отдельных растений. Для определения биомассы съеденных растений брали укосы в контрольных и опытных секциях с площади 0,6 м², при этом собирали остатки отрызенных, но не съеденных растений (отход). Растения разбирали по видам, высушивали и взвешивали. Фитомасса съеденных растений (Φ) определялась по формуле

$$\Phi = K - (a + \sigma),$$

где K – вес растений в контрольных секциях; a – вес растений, оставшихся в опытных секциях после удаления полевок; σ – вес сгребленных, но несъеденных остатков растений (зоогенный опад).

МЕТОДЫ, ПРИМЕНЕННЫЕ ПРИ ОЦЕНКЕ ВЛИЯНИЯ ФИТОФАГОВ НА БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В РАСТЕНИЯХ И ПОЧВЕ

Содержание азота, фосфора и калия в растениях, тушках полевок и почве рассчитывалось общепринятыми методами после "мокрого" сжигания: азот с реагентом Несслера, фосфор с молибдатом аммония, калий на пламенном фотометре.

Белок в растительном материале определялся по методике Лоури в модифицированном варианте В.В. Мосолова и И.В. Скарлотта [1965], а каротин по способу, предложенному Девяткиным [1964] – путем разгонки спиртово-патролейного экстракта из растительного материала на адсорбционных колонках из окиси магния с последующим элюированием и колориметрированием.

Исследование мочи животных на наличие физиологически активных соединений проводилось методом бумажной хроматографии с последующей оценкой разных зон хроматограммы биологическим тестированием на удлинение колеоптилей овса. Для этого у только что забитых животных извлекали мочевой пузырь, содержимое которого в условиях низкой освещенности опорожняли в предварительно простерилизованные небольшие стеклянные бюксы с притертymi крышками. Затем под вентилятором в темноте отгоняли жидкую фракцию, а сухой остаток экстрагировали двумя небольшими порциями (по 1 мл) серного эфира. Полученную вытяжку переносили на часовое стекло и снова высушивали под вентилятором. Вторично полученный сухой остаток растворяли в нескольких каплях этилового спирта и переносили на бумажную хроматограмму. Для устранения возможной фракции липидов, мешающих разгонке индольных соединений, хроматограмму вначале прогоняли толуолом в противоположном направлении и после просушки удаляли ее сантиметровый участок, где должны были находиться отогнанные липиды. После этого хроматограмму прогоняли в вертикальном положении в восходящем токе растворителя (бутанол–аммиак–вода в соотношении 10 : 1 : 1). Последующее испы-

тание разных зон хроматограммы на удлинение колеоптилий овса проводили по прописи, предложенной В.И. Кефели с соавторами [1973].

Исследование фотосинтеза проводилось на растениях, взятых с экспериментальных площадок. Эти площадки, огороженные стеклом, размером 3×3 м имели три секции – контроль (нетронутая растительность) и две опытные (на одной из них растительность была потравлена полевками на 1/3, а на другой – в такой же степени подстрижена).

Определение фотосинтетических характеристик проводилось путем помещения листовых высечек диаметром 15 мм в количестве 15 штук каждого варианта в термостатированную камеру с атмосферой $^{14}\text{CO}_2$ при концентрации углекислого газа 1% и температуре 25°C.

Интенсивность фотосинтеза определялась при освещенности в 50 тыс. люкс. Перед подачей $^{14}\text{CO}_2$ в измерительную камеру диски листьев проходили предадаптацию в ней в течение 1 мин, а затем их экспонировали в атмосфере радиоактивной углекислоты с удельной активностью 2 мкюри/л CO_2 в течение 5 мин, после чего фиксировали в парах кипящего этанола и высушивали при температуре 70°.

Время между взятием листьев и помещением дисков в камеру не превышало 10 мин.

Кинетика продуктов фотосинтеза изучалась с использованием $^{14}\text{CO}_2$ с удельной активностью 20 мкюри/л CO_2 при той же освещенности и температуре с экспозициями 5, 10, 20, 40, 90 с и 3, 6, 12 мин. Световые кривые снимали при освещенности 5, 15, 30, 50 тыс. люкс при пятиминутной экспозиции и температуре 25°. Последующий радиохимический анализ полученных образцов проводился с применением двумерной бумажной хроматографии и радиоавтографии по методу, разработанному А.Т. Мокроносовым [1966].

Величину хлоропластов измеряли путем их фотографирования в разрушенной палисадной ткани нетронутого полевками листа в 0,35 М растворе сорбита в *трис*-буфере (pH 7,4) с добавлением MgCl_2 (с помощью микроскопа МБИ-6 при 600-кратном увеличении). Негативы при максимальном увеличении проектировались на экран, на котором измеряли длинные и короткие оси 100 хлоропластов. Число хлоропластов определяли в 100 макерированных клетках (путем приготовления из них давленого препарата).

Количество клеток в единице площади листа определяли после макерации листовых дисков диаметром 5 мм в 1N соляной кислоте на кипящей водяной бане. Подсчет клеток проводили в 20 полях камеры Горяева в пересчете на тысячи клеток в 1 см².

Размеры клеток палисадной ткани определяли посредством фотографирования под микроскопом при увеличении (12,5×10) препарата макерированной ткани. При этом же увеличении фотографировали объект–микрометр. Негативы при максимальном увеличении проекти-

ровали на экран и измеряли длинные и короткие оси 100 клеток папилесада.

Для определения пигментов бралось пять дисков листьев диаметром 9,8 мм, которые фиксировались в парах воды с добавлением нескольких капель аммиака в течение 2 мин. После этого фиксированные диски увлажняли 80%-ным ацетоном и растирали в фарфоровой ступке с добавлением CaCO_3 и промытого кварцевого песка. Гомогенат промывали несколькими порциями смеси ацетона с аммиаком, и полученный экстракт переносили в центрифужную пробирку. Центрифугировали при 3000 об. в течение 5 мин, после чего супернатант доводили до объема 10 мл и спектроколометрировали на спектроколориметре "Specol" в кювете на 10 мл при длине волны 665, 649 и 450 нм. Концентрацию хлорофиллов a , b и сумму каротиноидов определяли по формуле Л. Вернона [Шлык, 1971].

Активность биосинтеза белка определялась по включению лейцина - ^{14}C с удельной активностью 10 мкюри в мл раствора, инфильтрованного в диски листьев диаметром 15 мм. После инфильтрации диски раскладывали на влажную фильтровальную бумагу в чашки Петри при освещенности 10 тыс. люкс. После полторачасовой экспозиции диски фиксировали парами кипящего этанола и высушивали при температуре 70°C. В последующем они подвергались водоспиртовой экстракции и гидролизу амилазой, после чего образцы промывали холодной водой в течение нескольких часов для удаления низкомолекулярных продуктов. Полученный остаток высушивали и радиометрировали с пересчетом импульсов на лейцин.

Активность уреазы растений определяли в установке, состоящей из четырех светонепроницаемых камер объемом 100 cm^3 , соединенных с насыщенным раствором гидроокиси бария для поглощения выделяющейся $^{14}\text{CO}_2$ из мочевины - ^{14}C , в которые помещались образцы листьев. Ток газов через поглотитель прогонялся с помощью микрокомпрессора со скоростью 120–150 л в ч, настроенного на работу в замкнутом цикле. Установка позволяла одновременно вести измерение четырех образцов. В случае определения активности уреазы в листьях растений диски, инфильтрованные раствором мочевины (^{14}C) с удельной активностью 10 мкюри/мл, помещали в камеры установки на 1 ч. После этого образовавшийся $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ осаждали на мембранным фильтре, высушивали и радиометрировали. Значения импульсов пересчитывали на количество гидролизованной мочевины.

Активность уреазы в почве определяли в тех же камерах, помещая в них образцы почвы весом в 10 г, увлажненные (до 60% от полной влагоемкости) раствором мочевины ^{14}C с удельной активностью 10 мкюри/мл. Почву брали в контрольных и опытных секциях с глубины 1 см в 10 точках при каждом определении.

Дыхательная активность почвы изучалась в выше описанной установке. Об интенсивности дыхания судили по величине образовавшегося BaCO_3 (с вычетом результатов контрольного опыта) из 30 г образца почвы. Время экспозиции 1 ч.

Биологическая фиксация азота определялась ацетиленовым методом, суть которого состоит в том, что образцы почвы помещают в среду, содержащую ацетилен, и по его восстановлению в этилен судят об интенсивности азотфиксации. В данной работе использовалась пропись, предложенная Т.А. Калининской с соавторами [1973]. Согласно этой прописи образец почвы весом 5 г, взятый из верхнего слоя с контрольных и опытных площадок, помещали в склянки объемом 10 см³, после чего воздух вытеснялся газовой смесью, содержащей 80% аргона и 20% азота. Склянки герметично закрывали резиновыми пробками, через которые шприцем вводили ацетилен в количестве 10% от общего объема газа. Инкубация проводилась в течение 24 ч в темноте при температуре 22–25°. Повторность опытов десятикратная. После инкубации газовую смесь от образцов переводили в аналогичные стерильные склянки, где она сохранялась до определения этилена на газовом хроматографе "Цвет-102".

ГЛАВА III ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ЗЕЛЕНОЯДНЫХ ГРЫЗУНОВ НА БАЛАНС CO₂ В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ

Исследования воздействия грызунов на интенсивность поглощения CO₂ в луговых ассоциациях проводились с помощью методики, описанной в главе II. В качестве модельных объектов были выбраны доминирующие в изучавшихся растительных сообществах виды полевок рода *Micromyscus*.

В 1976 г. при проведении работ в Талицком районе Свердловской области фоновым видом в злаково-мелкотравных лугах были узко-черепные полевки, а в 1977 г. в пойменных лугах Южного Ямала доминировали полевки-экономки.

Поскольку интенсивность поглощения углекислого газа растительностью зависит от целого ряда условий (микроклимат, стадия вегетации и пр.), то для выявления степени влияния подопытных животных на фотосинтетическую продуктивность растительных группировок в природных условиях более информативным нам представлялось выражение в опытах величины поглощения CO₂ в процентах от этой величины в контроле. Такой способ представления данных позволяет не принимать во внимание колебаний видимого фотосинтеза, вызванных флюктуациями параметров внешней среды во время опыта, и, кроме того, дает возможность ориентировочно оценивать степень повреждений, наносимых растительному покрову полевками, в единицах биомассы.

**ОЦЕНКА СТЕПЕНИ ВЛИЯНИЯ УЗКОЧЕРЕПНЫХ ПОЛЕВОК
НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗЛАКОВО-МЕЛКОТРАВНЫХ ЛУГОВ
СРЕДНЕГО ЗАУРАЛЬЯ**

Результаты полевых экспериментов, проведенных в лугах предлесостепенного Зауралья в 1976 г., показали, что в среднем за сутки узкочерепные полевки весом около 23 г снижали интенсивность поглощения CO_2 травостоем опытных площадок на 99 мл на 1 м^2 в час, или на 14% (табл. 3)¹. Пересчет на единицы биомассы показывает, что эта величина соответствует интенсивности изъятия растительной массы в 31 г на 1 м^2 в сутки (фитомасса контроля равнялась 222 ± 2 г воздушно-сухого веса на 1 м^2). Такая нагрузка на фитоценоз имела бы место при плотности полевок в 20 тыс. экз. на 1 га. Реальные же плотности узкочерепных полевок в годы высокой численности (100–200 экз./га) дают, следовательно, нагрузку приблизительно в 0,16–0,31 г/м² в сутки, или 16–31 г/м² за 100 дней вегетации. Это составляет около 7–14% от запаса надземной фитомассы в середине лета. Принимая во внимание тот факт, что злаково-мелкотравные луга Среднего Зауралья поглощают за сутки около 30 г CO_2 в ясную и теплую погоду и около 10 г CO_2 на 1 м^2 в дождливую и прохладную (см. табл. 55, приложение), и пользуясь выражением этих значений в углеводном эквиваленте, мы получим суточный приход углеводов 20 и 7 г на 1 м^2 соответственно. Таким образом, урон, наносимый полевками растительности, должен быть равен примерно 0,8–1,6% от суточного прихода органического вещества в результате видимого фотосинтеза в ясную погоду, или 2,2–4,4% в дождливую. Отметим, однако, что здесь не

Таблица 3

Снижение интенсивности фиксации CO_2 растительностью опытных площадок на злаково-мелкотравном лугу, подвергавшихся воздействию узкочерепных полевок (июль–август 1976 г.)

Группа полевок	<i>n</i>	Вес, г	Снижение видимого фотосинтеза			
			%		мл на 1 м^2 в час	
			1	2	1	2
Старшие самцы	5	$27,4 \pm 1,0$	$19,2 \pm 2,7$	$0,7 \pm 0,1$	122 ± 16	$4,5 \pm 0,6$
Старшие самки	4	$24,0 \pm 0,6$	$13,6 \pm 2,5$	$0,6 \pm 0,1$	109 ± 18	$4,5 \pm 0,7$
Старшие самцы, самки	9	$25,9 \pm 0,8$	$16,7 \pm 2,0$	$0,6 \pm 0,1$	116 ± 12	$4,5 \pm 0,4$
Младшие самцы, самки	5	$17,1 \pm 0,9$	$6,8 \pm 1,8$	$0,4 \pm 0,1$	66 ± 21	$3,9 \pm 0,6$
Все полевки	14	$22,6 \pm 1,4$	$13,9 \pm 1,8$	$0,6 \pm 0,1$	99 ± 12	$4,4 \pm 0,6$

Примечание. 1 – в среднем за одни сутки; 2 – в среднем на 1 г веса тела полевок в сутки.

¹ Плотность полевок на опытных площадках составляла 2 экз. на 1 м^2 .

Рис. 4. Распределение отловленных для экспериментов узкочерепных полевок по весу тела

учтен расход органического вещества на дыхание подземных частей растений, поэтому реальное отношение урона к приросту надземной фитомассы должно быть выше. Кроме того, полевки распределены по территории неравномерно и влияние их колоний (места повышенной плотности) на формирование травостоя довольно значительно (см. табл. 2).

В среднем одна полевка за сутки изымает из фотосинтетической деятельности около 15 г сухой фитомассы. Суточные же потребности полевки такого веса при коэффициенте усвоения пищи, равном 0,5 [Hansson, 1971a], энергетических потребностях 0,018 ккал на 1 г веса в ч, или 9,9 ккал на особь в сутки, и калорийности корма 4 ккал на 1 г сухого веса [Golley, 1961; Башенина, 1967; Drozdz, 1968a, 1969; Gebczynska, 1969; и др.] составляют около 5 г. Таким образом, величина повреждений, причиняемых растительному покрову, превышает потребности в корме примерно в три раза, т.е. количество изъятой, но не съеденной растительности вдвое превосходит количество потребленной фитомассы. Полевки, участвовавшие в экспериментах, были разделены на две весо-возрастные группы: младшую (весом менее 20 г) и старшую (весом более 20 г). Основанием для такого разделения служил тот факт, что распределение всех отловленных для опытов зверьков по весу имело явно выраженную бимодальность (рис. 4).

Суточные величины снижения интенсивности фиксации CO_2 на опытных площадках, где содержались особи старшей группы, были больше (достоверно – при выражении этих величин в процентах и близко к достоверности – при выражении их в абсолютных единицах), чем на площадках, подвергавшихся воздействию зверьков младшей группы. Средние величины снижения интенсивности видимого фотосинтеза, рассчитанные на 1 г веса животных в сутки, для опытов с полевками разных весо-возрастных групп достоверно не различались. Половых различий в связи с изучаемым влиянием узкочерепных полевок на фитоценоз также не было.

Средние величины снижения интенсивности поглощения двуокиси углерода в процентах от контроля в сутки положительно коррелировали с весом тела подопытных полевок ($r = 0,693$, $p < 0,01$).

Величина снижения видимого фотосинтеза на опытных площадках в пересчете на одни сутки отрицательно коррелировала с продолжительностью воздействия полевок на травостой, даже если исключить влияние размеров животных, выражая эту величину в % на 1 г веса тела зверьков. Кроме того, суммарное уменьшение продуктивности

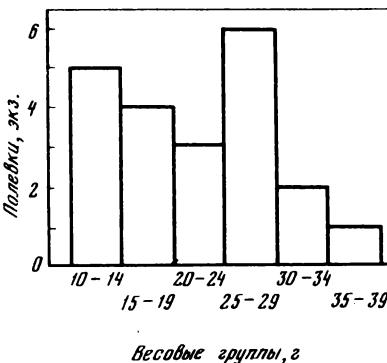


Таблица 4

Связь уменьшения величины видимого фотосинтеза растительности опытных площадок с продолжительностью экспериментов (Среднее Зауралье, 1976 г.)

n	Статисти-ческие па-раметры	A			B
		1	2	3	
14	r	-0,028	-0,691	-0,492	+0,689
	m_r	0,289	0,209	0,251	0,209
	p	>0,90	<0,01	<0,05	<0,01

Примечание. n - число измерений. A - корреляция величины снижения фиксации CO_2 на опытных площадках (% от контроля) с продолжительностью опыта (сутки): 1 - суммарно за весь опыт; 2 - на особь в сутки; 3 - на 1 г веса тела животного в сутки. B - корреляция отношения продолжительности эксперимента (сутки) к величине снижения фиксации CO_2 (% от контроля) со временем пребывания полевок на площадках (сутки).

растительности площадок (за весь опыт) не было достоверно связано со временем пребывания на них грызунов. Связь отношения продолжительности эксперимента к суммарному снижению интенсивности поглощения CO_2 с этой величиной (продолжительностью воздействия) была положительной (табл. 4). Соответствующие коэффициенты корреляции различались статистически достоверно ($z = 2,88$, $p < 0,01$). Это означает, что интенсивность снижения видимого фотосинтеза в течение периода воздействия полевок уменьшается. Причины этого явления обсуждаются ниже.

ОЦЕНКА СТЕПЕНИ ВЛИЯНИЯ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМOK НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ ЮЖНОГО ЯМАЛА

В результате опытов, проведенных в луговых ассоциациях поймы р. Хадыга в 1972 г., было выяснено, что в среднем полевики-экономки весом в 42 г снижают интенсивность поглощения CO_2 растительностью опытных площадок примерно на 23% в сутки, что соответствует изъятию около 34 г сухой фитомассы (табл. 5). Суточные же потребности животных такого веса составляют с учетом коэффициента усвоения, энергозатрат и калорийности корма приблизительно 10 г [Golley, 1961; Башенина, 1967; Hansson, 1971a; и др.]. Это означает, что полевки-экономки на Южном Ямале, как и узкочерепные полевки в лугах Среднего Зауралья, отторгают примерно втрое больше растительной массы, чем потребляют. Количество же зоогенного опада должно приблизительно вдвое превосходить количество съеденной растительности.

Таблица 5

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

Группы полевок	<i>n</i>	Вес, г	Снижение видимого фотосинтеза, % от контроля	
			за сутки	на 1 г веса тела в сутки
Старшие самцы	7	69,1±4,5	27,0±7,4	0,391±0,111
Старшие самки	5	43,4±5,9	22,2±8,9	0,511±0,216
Старшие самцы-самки	12	58,4±5,1	25,0±5,5	0,428±0,101
Младшие самцы-самки	5	11,5±0,3	9,8±1,3	0,852±0,115
Все полевки	20	41,8±5,7	22,6±3,9	0,541±0,119

Таблица 6

Корреляция снижения интенсивности поглощения CO_2 растительностью (% от контроля) и расчетных величин отторжения фитомассы (г сухого веса) на опытных площадках с весом тела животных (в г)

Статистические характеристики	Связываемые параметры			
	Снижение видимого фотосинтеза - вес		Величина изъятия травостоя - вес	
	за сутки	на 1 г в сутки	за сутки	на 1 г в сутки
<i>n</i>	20	20	20	20
<i>r</i>	0,48	-0,43	0,52	-0,43
<i>m_r</i>	0,21	0,21	0,20	0,21
<i>p</i>	0,01	0,05	0,01	0,05
<i>p</i> >	0,05	0,10	0,02	0,10

Величина снижения интенсивности фиксации углекислоты на площадках, подвергавшихся воздействию животных старшей группы (весом более 30 г), рассчитанная в % от контроля на одни сутки, была достоверно ($t = 2,77$, $p < 0,02$) больше, чем на площадках, где содержались особи младшей группы (весом менее 20 г). В то же время, величина снижения видимого фотосинтеза в процентах на 1 г веса тела полевок в сутки на площадках, куда были выпущены

животные старшей группы, была достоверно ($t = 3,75, p < 0,01$) меньше, чем на площадках, подвергавшихся влиянию зверьков младшей группы (см. табл. 5). Коэффициент корреляции величины снижения скорости поглощения CO_2 на опытных площадках за сутки с весом тела подопытных полевок был положительным и статистически достоверным, а корреляция величины изъятия травостоя, рассчитанной на 1 г веса подопытных животных, с их весом оказалась отрицательной и близкой к достоверной (табл. 6).

Как известно, интенсивность метаболизма животных (и их энергетические потребности) зависит от массы тела и эта зависимость выражается обычно аллометрическим уравнением

$$M = KW^a,$$

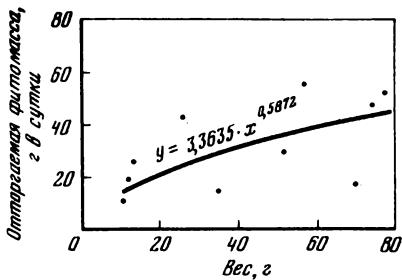
где M – интенсивность обмена; W – масса тела; K и a – коэффициенты. Аллометрический экспонент a , в частности, у разных видов животных колеблется обычно в пределах 0,7–0,8 и в расчетах часто принимается равным 0,75 [Винберг, 1956; Kleiber, 1961; Grodzinski, Gorecki, 1967; Дольник, 1968; и др.]. Выражая зависимость степени воздействия полевок, вычисленную в виде аллометрического уравнения регрессии (рис. 5), мы получили величину коэффициента a , достоверно отличающуюся от нуля ($p < 0,01$) и единицы ($p < 0,05$), но не отличающуюся от 0,75 ($p > 0,30$). Это позволяет предполагать, что степень отторжения полевками растительности пропорциональна их энергетическим потребностям.

Данные табл. 7 показывают, что в общем (для всех групп полевок вместе) наблюдается достоверная положительная корреляция продолжительности опытов и суммарной величины воздействия полевок на травостоя за весь опыт, рассчитанной на 1 г веса их тела. Однако для группы старших животных такая связь недостоверна. В то же время для этой группы выявляется отрицательная корреляция снижения интенсивности фиксации CO_2 растительностью опытных площадок, рассчитанного на особь в сутки и на 1 г веса тела животного в сутки, с продолжительностью воздействия.

Суммарное (за весь опыт) влияние на продуктивность травостоя полевок младшей весо-возрастной группы в наших экспериментах было положительно связано с их продолжительностью. В то же время коэффициент корреляции отношения продолжительности опытов к величине снижения видимого фотосинтеза на площадках со временем пребывания на них зверьков старшей группы был достоверно больше ($z = 5,11, p < 0,01$), а младшей – меньше ($z = 5,94, p < 0,001$) коэффициента прямой связи уменьшения продуктивности в опытах с их продолжительностью (табл. 7).

Причины такого явления не очевидны, особенно это касается различий, наблюдавшихся для разных весо-возрастных групп животных. Анализ изменений веса полевок-экономок в течение их пребывания на площадках показал, что у старших особей происходило его снижение, в то время как младшие особи не уменьшали вес за время опытов (табл. 8). Ухудшение состояния взрослых особей можно

Рис. 5. Зависимость расчетной величины отторгаемой полевками-экономками фитомассы от веса тела животных



связывать с замкнутостью территории площадок¹, ее "новизной" для подопытных зверьков и с отсутствием на ней обжитых убежищ. Это может приводить к усилению исследовательской и роющей активности животных, что в начале опыта отрицательно оказывается на состоянии растительного покрова. Однако активность взрослых полевок снижается по мере "освоения" территории, это приводит к ослаблению их влияния на фотосинтетическую продуктивность растительности. Кроме того, на разных группах животных была показана зависимость интенсивности потребления корма от его плотности [Ильев, 1951; Holling, 1965]. Поэтому в принципе можно допустить, что по мере разрежения травостоя зверьки могут снижать величину изъятия фитомассы. Однако такие предположения не объясняют разницу, наблюдавшуюся для двух сравниваемых групп полевок, так как молодые животные, казалось бы, тоже должны "осваивать" территорию.

Известно, что при отчуждении части фитомассы начинают работать компенсаторные механизмы растений, что приводит к усилению их фотосинтетической активности и повышению продуктивности [Мокроносов, Иванова, 1971; Смирнов, Токмакова, 1974; Абатуров, Ракова, Середнева, 1975; Давыдов, 1978б]. Поэтому наблюдавшееся в наших экспериментах уменьшение скорости снижения видимого фотосинтеза на опытных площадках (по сравнению с контролем) с течением времени можно объяснить включением компенсаторных механизмов фитоценоза, направленных на восстановление уровня нанесенного грызунами.

Обобщая результаты полевых экспериментов по выяснению степени воздействия грызунов на продуктивность растительности опытных площадок, надо отметить, что в среднем величина изъятой, но не использованной в пищу растительной массы превышает количество потребленной примерно втрое, т.е. величина зоогенного опада относится к величине потребления как 2 : 1. Как показали наши исследования, это справедливо в отношении разных видов зеленоядных полевок в различных регионах. Кроме того, выявлены некоторые особенности воздействия грызунов на растительный покров, такие, например, как зависимость его величины от размеров тела.

1 Падение веса у мышевидных грызунов в неволе и при содержании в живоловках отмечалось в литературе [Абатуров, Кузнецова, 1976; Beitz, Whitney, Anderson, 1977].

Таблица 7

Связь уменьшения величины видимого фотосинтеза растительности опытных площадок с продолжительностью экспериментов (Южный Ямал, 1977 г.)

Группа животных	<i>n</i>	Статистические параметры	<i>A</i>			<i>B</i>
			1	2	3	
Старшие (весом более 30 г)	12	<i>r</i> <i>m_r</i> <i>p</i>	+0,255 0,306 >0,30	-0,739 0,213 <0,01	-0,828 0,177 <0,001	+0,902 0,136 <0,001
Младшие (весом менее 20 г)	5	<i>r</i> <i>m_r</i> <i>p</i>	+0,961 0,159 <0,01	+0,664 0,432 >0,20	+0,736 0,391 >0,10	-0,730 0,394 >0,10
Все полевки	20	<i>m</i> <i>m_r</i> <i>p</i>	+0,469 0,208 <0,05	-0,545 0,198 <0,02	-0,338 0,217 >0,05	+0,561 0,195 <0,02

Примечание. *A* – корреляция величины снижения фиксации CO₂ на опытных площадках (% от контроля) с продолжительностью опыта (сутки): 1 – суммарной за весь опыт на 1 г веса тела животного; 2 – на особь в сутки; 3 – на 1 г веса тела животного в сутки. *B* – корреляция отношения продолжительности эксперимента (сутки) к величине снижения фиксации CO₂ (% от контроля) со временем пребывания полевок на площадках (сутки).

Таблица 8

Изменение веса тела полевок-экономок во время опытов по выяснению степени их воздействия на интенсивность поглощения CO₂ в пойменных лугах (Южный Ямал)

Вес животных до опыта, г	Вес животных после опыта, г	Продолжительность опыта, сутки	Изменение веса, %	Вес животных		Продолжительность опыта, сутки	Изменение веса, %
				до опыта, г	после опыта, г		
11,0	12,0	6	8,0	52,0	50,0	4	-4,0
12,5	12,5	6	0	65,0	64,0	2	-2,0
22,0	22,0	1	0	71,0	64,0	7	-10,0
35,0	34,0	4	-3,0	78,0	71,5	5	-8,0

ИЗМЕНЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ПОГЛОЩЕНИЯ СО₂ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ ПОСЛЕ ПРЕКРАЩЕНИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ ПОЛЕВОК

После прекращения опытов по выяснению степени воздействия грызунов на продуктивность травостоя опытных площадок на части из них были прослежены изменения интенсивности видимого фотосинтеза растительного покрова. Рост этой величины (выраженной в % от таковой в контроле) может свидетельствовать об усилении общей продуктивности поврежденных участков по сравнению с не-поврежденными, а уменьшение – об ухудшении производственных процессов в результате воздействия полевок.

В среднем после прекращения воздействия узкочерепных полевок на луговую растительность в Зауралье не наблюдалось значимых изменений интенсивности фиксации СО₂. Если же рассмотреть отдельно изменения продуктивности травостоя, происшедшие после окончания опытов, проводимых в июле, и изменения, имевшие место после прекращения воздействия грызунов в августе, то выявляются определенные различия (табл. 9).

Следует отметить, что время, в течение которого полевки находились на площадках, в "июльских" и "августовских" опытах не различалось ($t = 0,20, p > 0,70$), вес же зверьков в августе был меньше, чем в июле. Поэтому интенсивность поглощения СО₂ травостоем сразу же после прекращения опытов в июле была меньше. Поскольку время наблюдений за изменениями продуктивности растительного покрова после прекращения воздействия грызунов в июле и августе было неодинаковым, то эти изменения выражались в % за 1 сутки. Анализ данных табл. 9 показывает, что разность в снижении интенсивности видимого фотосинтеза по отношению к контролю до и в конце "периода без воздействия" грызунов после июльских опытов положительна и достоверно отличается от нуля ($t = 3,56, p < 0,01$), а после августовских опытов – достоверно отрицательна ($t = 4,92, p < 0,01$). Таким образом, в реакции растительности на повреждение выявляются сезонные различия; в середине вегетационного сезона происходит интенсификация производственных процессов на поврежденных площадках, а если травостой подвергался воздействию полевок в конце лета, то этого не наблюдалось.

В процессе исследования влияния полевок-экономок на продуктивность пойменных лугов на Южном Ямале также были проведены наблюдения за изменениями интенсивности ассимиляции СО₂ на поврежденных площадках после удаления животных. Оказалось, что наиболее интенсивное увеличение продуктивности происходило в середине лета на площадках, поврежденных на 10–20% (табл. 10), что совпадает с данными, полученными В.С. Смирновым и С.Г. Токмаковой [1974]. В этом случае величина, равная логарифму отношения "урона" к "восстановлению", хорошо коррелирует с величиной снижения интенсивности фиксации СО₂ сразу же после удаления полевок с площадок ("урон"); эта связь достоверно описывается линейной регрессионной моделью ($p < 0,01, r^2 = 0,935$). Следовательно, зависимость увеличения продуктивности поврежденной растительнос-

Таблица 9

Изменения интенсивности фиксации CO_2 растительностью опытных площадок после удаления с них узкочерепных полевок (по отношению к контролю)

Дата окончания опытов	Вес полевок, г		Продолжительность периода без воздействия полевок, сутки		Разность в снижении интенсивности фиксации CO_2 до и после периода без воздействия полевок, % в сутки	
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$
Июль	17	$27,1 \pm 1,6$	17	$13,5 \pm 1,7$	10	$1,46 \pm 0,41$
Август	8	$23,0 \pm 1,4$	8	$5,0 \pm 0,7$	8	$-3,74 \pm 0,76$
Июль и август	25	$25,8 \pm 1,2$	25	$10,8 \pm 1,4$	18	$-0,85 \pm 0,74$

Таблица 10

Изменения интенсивности фиксации CO_2 растительностью опытных площадок после прекращения воздействия полевок-экономок (%) от величины фиксации CO_2 в контроле)

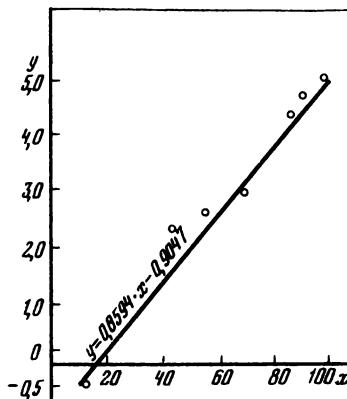
Показатели	Дата окончания опыта							
	12.07	19.07	23.07	31.07	27.07	31.07	14.07	14.07
Снижение интенсивности фиксации CO_2 сразу после окончания опыта, %	10,0	22,5	44,0	56,0	70,5	87,0	91,2	99,9
Увеличение интенсивности фиксации CO_2 в течение периода без воздействия грызунов, % в сутки	14,4	21,9	4,4	4,0	3,2	1,2	0,8	0,9

ти от степени повреждений достаточно хорошо описывается функцией вида $y = axe^{-cx}$, где y – увеличение продуктивности, x – величина урона. Эта функция имеет максимум при $x = 1/C$, или, подставляя полученное методом наименьших квадратов значение C (рис. 6), при величине повреждений около 17%.

Исследования изменений интенсивности поглощения CO_2 поврежденным травостоем опытных площадок по сравнению с таковой в контроле показали, что работа компенсаторных механизмов растений в разные периоды сезона вегетации происходит по-разному. Из литературы известно, что последствия повреждений раститель-

Рис. 6. Связь изменений продуктивности растительности опытных площадок со степенью их повреждения (после прекращения воздействия грызунов)

x — снижение интенсивности поглощения CO_2 (%); y — логарифм отношения величины уменьшения интенсивности фиксации CO_2 к ее увеличению после удаления животных с площадок, % в сутки



ности сильно зависят от фазы ее развития. Наиболее отрицательно потрава оказывается в начальной стадии вегетации [Смелов, 1950; Ларина, 1960; Давыдов, 1978а]. В то же время, по мнению Н.В. Пешковой [1977], в субарктических сообществах воздействие грызунов на растительный покров в конце вегетационного сезона приводит к неполному восстановлению численности побегов и биомассы растений и отражается на накоплении резервных веществ. Наши данные свидетельствуют о том, что восстановление растительности после сильного повреждения в конце лета не происходит, в то время как в середине вегетационного сезона даже значительный урон, нанесенный травостою лугов грызунами, приводит к интенсификации продукционных процессов. В субарктических луговых сообществах, в середине—второй половине лета наиболее интенсивно продуктивность возрастает при отторжении грызунами 10–20% надземной фитомассы.

ГЛАВА IV

ВОЗДЕЙСТВИЕ ГРЫЗУНОВ НА СТРУКТУРУ И ПРОДУКЦИЮ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ

Опыты по изучению влияния жизнедеятельности полевок на структуру и продукцию луговой растительности были проведены в летние месяцы 1972–1974 гг. на территории Ильменского заповедника. С этой целью на участке горно-ключевого луга, занятого разнотравно-сныггевой ассоциацией, в первой половине вегетационного периода закладывались экспериментальные площадки, растительность которых в разной степени стравливалась пашенными полевками — доминантным видом в районе исследований.

Ботаническое картирование экспериментальных площадок показало, что на них произрастало более 40 видов цветковых растений (см. ниже).

Видовой состав и обилие растений на экспериментальных
площадках

<i>Achillea millefolium L.</i>	sol.	<i>Phleum pratense L.</i>	sol.
<i>Aegopodium podagraria L.</i>	cop. 2	<i>Phlomis tuberosa L.</i>	sol.
<i>Alchemilla atrifolia L-</i> meris	sp.	<i>Polemonium coeruleum</i> L.	sol.
<i>Betonica officinalis L.</i>	sol.	<i>Polygonum alpinum All.</i>	sol.
<i>Bupleurum aureum Fisch.</i>	sol.	<i>P. bistorta L.</i>	sol.
<i>Calamagrostis arundinacea (L.) Roth.</i>	sol.	<i>Polygonatum officinale</i> All.	sol.
<i>Campanula glomerata L.</i>	sol.	<i>Primula macrocalyx Bre.</i>	sol.
<i>Carex canescens L.</i>	sol.	<i>Pulmonaria mollissima</i> A. Kerner	sol.
<i>Carex praecox Schreb.</i>	sol.	<i>Pyrola rotundifolia L.</i>	sol.
<i>Cirsium heterophyllum</i> Hill	sol.	<i>Ranunculus auricomus</i> L.	sol.
<i>Dactylis glomerata L.</i>	sol.	<i>R. polyanthemus L.</i>	sol.
<i>Filipendula hexapetala</i> 'Gilib.'	sol.	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	sol.
<i>F. ulmaria (L.) Maxim</i>	sol.	<i>Stellaria graminea L.</i>	sol.
<i>Fragaria vesca L.</i>	sol.	<i>Succisa pratensis</i> Moench.	sol.
<i>Galium boreale L.</i>	sol.	<i>Trifolium lupinaster L.</i>	sol.
<i>Genista tinctoria L.</i>	sol.	<i>T. medium L.</i>	cop. 1
<i>Geranium pratense L.</i>	sol.	<i>Trollius europaeus L.</i>	sol.
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	sol.	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	sol.
<i>Lathyrus pratensis L.</i>	sol.	<i>Veronica chamaedrys L.</i>	sol.
<i>Leucanthemum vulgare</i> L'am	sol.	<i>V. teucrium L.</i>	sol.
<i>Lysimachia vulgaris L.</i>	sol.	<i>Vicia cracca L.</i>	sol.
<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) Fr. Schmidt.	sol.	<i>V. sepium L.</i>	sol.
<i>Melica nutans L.</i>	sol.	<i>Viola canina L.</i>	sol.

Доминантами растительного покрова здесь были сныть (*Aegopodium podagraria*) и клевер средний (*Trifolium medium*), дававшие около половины всей фитомассы. Нужно отметить, что, питаюсь, полевки вначале сгребают ортотропные побеги растений, а после этого начинают их поедать. При этом, как правило, животные приподнимаются и перегрызывают стебель, оставляя "пеньки" различной высоты. Результаты измерения высоты сгребания растений представлены в табл. 11.

Повторное картирование растительности после потравы позволило установить, что степень воздействия грызунов на разные виды растений неодинакова. Максимальному повреждению поверглись побеги самых многочисленных видов — сныти и клевера. Как показали подсчеты, эти растения составляли основу рациона животных и занимали в нем от 60 до 90%. Кроме сныти и клевера животные хорошо ели горец альпийский, чину весеннюю, купальницу европейскую,

Таблица 11

Высота сгрызания полевками побегов разных растений на опытных площадках (см)

Растения	Минимальная	Максимальная	Наиболее часто встречающаяся
<i>Aegopodium podagraria</i>	0	12	8
<i>Trifolium medium</i>	0	15	10
<i>Trollius europaeus</i>	3	12	8
<i>Alchemilla atrifolia</i>	2	8	6
<i>Polygonum alpinum</i>	1	7	1
<i>Polygonum bistorta</i>	1	16	7
<i>Geranium pratense</i>	3	8	5
<i>Lathyrus pratensis</i>	0	12	2
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0	17	8

манжетку, горец змеиный, герань, очанку, лютики, молодые побеги злаков и осок. В незначительном количестве они поедали фиалку, листья земляники, тысячелистник, кровохлебку, буквицу, волудушку, грушанку, майник и некоторые другие виды. Не входили в рацион грызунов лабазник вязолистный, бодяк разнолистный, дрок, купена и чемерица – наименее обильные виды растений в изученном фитоценозе.

Одна из задач, решение которой предусматривалось нами в процессе изучения функциональных взаимосвязей фитофагов с растительным покровом, заключалась в выяснении закономерностей фитоценотических перестроек лугов умеренной зоны, возникающих под воздействием доминирующих видов грызунов. Как уже указывалось (гл. II), выпуская на опытные площадки животных, мы добивались разной степени потравы лугового покрова (в зависимости от времени пребывания полевок на площадках).

В опытах, проведенных в 1972 г., потрава в разных вариантах составляла 60, 50, 40, 20 и 0% (секция без полевок – контроль). При этом экспериментально установлено, что за сутки взрослая полевка весом 30 г съедает около 50 г зеленой массы, а "отход" (сгрызенные, но не съеденные растения) равен съеденному корму или даже превосходит его. Таким образом, общая величина отчуждаемой зеленой массы растений в среднем составляет примерно 80 г на одну взрослую особь в сутки, что в пересчете на воздушно-сухое вещество соответствует 16 г. Это хорошо согласуется с данными других авторов [Гашев, Темиргалиева, 1974].

Через месяц после потравы во всех секциях были взяты укосы растительности с площади 1 м². Полученные результаты представлены в табл. 12. Поскольку прошел период наиболее интенсивного развития травостоя, величина надземной биомассы растений в конт-

Таблица 12

Биомасса растений на площадках после воздействия полевок и величина ее утилизации (воздушно-сухое вещество г на 1 м²; средние данные по трем повторностям)

Показатели	Степень потравы, %				0 (контроль)
	60	50	40	20	
Биомасса растений после потравы	124,5	144,6	164,5	233,4	291,3
Зоогенный опад	56,5	33,7	42,9	27,9	-
Биомасса съеденной растительности в расчете					
на одну полевку в сутки	7,4	4,5	8,4	6,0	-
на 1 г веса животного	0,28	0,21	0,27	0,28	-
Запас биомассы растений через месяц после удаления полевок (B)	156,5	178,0	145,4	167,7	206,9
Ожидаемая продукция растений (C)	88,9	103,2	117,5	166,7	-
Реальный прирост (B-C)	67,6	74,8	27,9	1,0	-
Общий выход биомассы растений (с учетом съеденного и зоогенного опада)	323,3	324,7	272,2	225,6	-

Примечание. Потрава растительности полевками проведена в середине июля; средний вес животных составлял 25 г.

роле уменьшилась. Можно предполагать, что фитомасса на опытных площадках на этот период тоже уменьшилась пропорционально исходной биомассе. Эту величину условно можно назвать "ожидаемой продукцией" (C). Однако в действительности почти во всех вариантах (кроме варианта с 20%-ной потравой) прирост фитомассы (B) оказался выше ожидаемого (C). При этом в секциях, где побывали полевки, отмирание растений шло менее интенсивно, а общая про-

Таблица 13

Биомасса растений на площадках с разной степенью потравы через месяц после воздействия полевок (воздушно-сухое вещество в г на 1 м²)

Растения, биомасса	Степень потравы, %				О (контроль)
	60	50	40	20	
Aegopodium podagraria	6,3	4,8	8,2	27,0	81,0
Trifolium medium	2,7	3,4	5,4	14,6	34,7
Alchemilla atrifolia	1,8	1,4	4,0	11,7	8,8
Polygonum bistorta	3,9	0,6	4,1	5,6	5,4
Trollius europaeus	1,5	6,6	3,6	6,2	7,8
Geranium pratense	1,2	-	1,6	3,8	3,2
Биомасса указанных предпочтаемых видов	17,4	16,8	26,9	68,9	140,9
Биомасса растений других видов (без учета предпочтаемых)	139,1	161,2	118,5	98,8	66,0
Общая биомасса всех растений	156,5	178,0	145,4	167,7	206,9

Примечание. Потравы растительности грызунами проведены в середине июля.

длительность вегетации многих из них была на две-три недели продолжительнее, чем в контроле. Первое подтверждается данными табл. 13, в которой величина, обозначенная как "биомасса растений других видов", для контроля была меньше, чем для опытных секций.

Несколько иная картина наблюдалась в секции, где растительность была стравлена полевкам в ранние сроки вегетации (первые числа июня). Фитомасса в это время равнялась 22 г/м², а побеги большинства растений находились в ювенильной фазе развития и характеризовались небольшими размерами. Наивысшего развития достигли раннелетние виды — медуница, купальница, горец эменийский,

Таблица 14

Влияние раннелетней (1 декада июня) потравы на процессы формирования первичной продукции (воздушно-сухое вещество в г на 1 м²)

Биомасса растений	Потрава	Контроль
На площадках перед выпуском на них животных	22,0	22,0
После потравы	14,5	
В середине августа (общая продукция)	83,6	206,9
Сыть в середине августа	9,4	81,0
Клевер в середине августа	7,5	34,7
Сыть и клевер, % к общему запасу августовской фитомассы	20,2	55,8

герань луговая и некоторые другие. Около четверти всей биомассы составляли злаки и осоки. Наиболее массовые виды растений (сыть и клевер) находились на стадии проростков высотой от 4 до 20 см, и их вклад в общую биомассу растений в это время составлял 6–8 г, или около 30%. В этом опыте полевкам по биомассе была стравлена третья часть всей растительности (табл. 14). Результаты повторного ботанического картирования показали, что избирательное поедание растений привело к тому, что животные сгребли 93% всех побегов сыти и 88% клевера, т.е. тех видов, которые уже к середине лета в данной ассоциации составляют около половины всей надземной биомассы растений. Сильно повреждены были и другие виды растений, которые в середине лета поедаются грызунами менее охотно.

Проведенные в середине августа укосы показали, что биомасса растений в этой секции составляла 83 г воздушно-сухого вещества на 1 м² (см. табл. 14). Это существенно меньше, чем в других секциях, где растительность была стравлена полевкам в июле (табл. 15). Различия в распределении растительной массы по видам оказались также значительными. Если в контроле биомасса съеди с 1 м² составляла 81 г, то в секции с раннеиюньской потравой всего 9,4 г. Аналогичная картина наблюдалась и у клевера: в контроле его биомасса равнялась 35 г, а в этой секции 7,5 г. Приведенные данные позволяют считать, что наиболее существенное влияние на процессы формирования первичной продукции оказывает раннелетний пресс консументов, когда растения находятся в ювенильной фазе развития.

На следующий год в период максимального развития травостоя (начало августа) на площадках мы вновь провели учет биомассы и видового состава растений. Полученные результаты представлены в табл. 15. Почти во всех секциях биомасса растений оказалась выше, чем в контроле. Наибольших величин она достигла в секциях,

где в предыдущее лето было сброшено от 40 до 60% фитомассы. Кроме того, в этих секциях особенно существенно изменилось и соотношение видового состава растений (табл. 22). В опытных секциях численность наиболее поедаемых видов растений (сныть и клевера) уменьшилась. Причем это уменьшение оказалось в ряде случаев в прямой зависимости от степени предшествующей нагрузки. К тому же, если в контроле средняя высота побега сныти составляла 38 см, а клевера 31 см, то в опытных секциях она была значительно меньше (см. табл. 16). Аналогичным образом изменился и средний вес побега (табл. 17).

У непоедаемых грызунами видов растений тенденция оказалась обратной – в опытных секциях, где в предшествующее лето растительность была сброшена полевкам, их численность возросла. Особенно увеличилось количество лабазника вязолистного, бодяка разнолистного, чемерицы и некоторых других растений, не входивших в рацион полевок. В некоторых секциях биомасса указанных растений возросла в два-четыре раза. А так как эти виды более продуктивны, чем сныть и клевер (например, средний вес генеративного побега лабазника вязолистного – 11,5 г, а чемерицы – 37 г), то общее увеличение биомассы растений в этих секциях произошло за счет возрастания числа непоедаемых, но обладающих высокой фотосинтетической активностью видов.

Так как полученные результаты представляли определенный интерес, то аналогичный эксперимент был проведен еще раз. Летом 1973 г. на том же лугу недалеко от первых площадок были заложены три другие и в первой половине июля (с 4 по 9) растительность на них сбрасывалась полевкам по несколько измененной схеме [0 (контроль), 10, 20, 40 и 80%]. На следующий год первое описание площадок и взятие проб проведены 15 мая – на начальных этапах вегетационного периода. При этом в видовом спектре растений различия между контролем и опытными секциями не были обнаружены. Вегетирующая растительность была представлена в основном следующими видами: лотиком золотистым, манжеткой темнолистной, медуницеймягчайшей, купальницей европейской, снытью клевером средним, первоцветом крупноцашечным, гордом змеиным, лабазником вязолистным, бодяком разнолистным, фиалкой собачьей, побегами злаков и осок и некоторыми другими. Однако в контроле и опытных секциях степень развития растений оказалась неодинаковой. Особенная большая разница наблюдалась между контролем и секциями, где в предшествующее лето было сброшено 80% покрова. Так, например, если в контроле в это время у купальницы бутоны только начинали формироваться, то в опытных секциях они были вполне сформированы и уже раскрылись. Медуница цвела во всех секциях, но в контроле цветли отдельные ее экземпляры (большая часть растений имела нераспустившиеся бутоны), а в секциях с 80%-ной потравой цветущие экземпляры медуницы преобладали. В фенологии лотиков не наблюдалось заметных различий. В контроле сныть была высотой в 2–5 см, а в опытных секциях некоторые растения этого вида достигали высоты 12–14 см. Сходная

Таблица 15

Запас биомассы растений на площадках в августе (воздушно-сухое вещество, г на 1 м²)

Биомасса растений	Степень предшествующей потравы, %					
	60	50	40	30	20	0 (контроль)
Непосредственно после воздейст- вия полевок	156±12	178±23	145±9	83*	167±6	206±13
На следующее лето	357±13	370±15	353±24	-	315±4	301±8

* Вариант, в котором растения были съедены полевками в первой декаде июня, – раннелетняя потрава (в остальных секциях – в середине июля).

картина отмечалась и в варианте с 40%-ной потравой. Скорость развития растений здесь также оказалась выше, чем в контроле. В секциях с 20 и 10%-ной потравой различий в фенологии не выявлено, а общая ритмика развития растений была сходной с контролем.

Проведенные укосы дали следующее распределение биомассы по вариантам (табл. 18). Максимальная фитомасса оказалась в секциях, где в предшествующее лето было съедено 80% всей растительности. Достоверные различия оказались также между контролем и вариантами с 40 и 20%-ной потравой и лишь 10%-ная потрава не привела к возрастанию фитомассы. Параллельно с укосами зеленой биомассы собиралась и отмершая (прошлогодняя) растительность (см. табл. 18). Минимальная величина отмершей массы (в два с половиной раза ниже, чем в контроле) оказалась в варианте с максимальной потравой. Меньше, чем в контроле, было подстилки и в варианте с 40%-ной потравой. Особенно же много ее оказалось в секциях, где предшествующим летом было съедено 10% растительности (113% по отношению к контролю).

При изучении лесных и луговых сообществ установлено, что отмершая растительность (опад, подстилка) отрицательно влияет на рост и развитие растений, особенно находящихся на начальных стадиях роста [Семёнова-Тян-Шанская, 1960а; и др.]. В наших опытах, вероятно, именно это обстоятельство обусловило отмеченные выше различия в фенологии и соответственно в биомассе. Отрицательное влияние подстилки на рост и развитие растений определяется не только комплексом химических факторов [Винтер, 1964; Мороз, 1973; Гродзинский, 1974; и др.], но и затенением, которое оказывает отмершая растительность на проросток, лишая его в течение некоторого периода интенсивного освещения, а также и ухудшением других микроклиматических условий, необходимых для прорастания побегов. Например, измерение температуры, проведенное в полуденные часы теплого солнечного дня на поверхности почвы в различных секциях, показало обратную зависимость этого параметра

ра от величины (толщины) отмершей растительности. Ниже приводим данные о температуре верхнего слоя почвы под подстилкой в середине мая в секциях с различной степенью предшествующей потравы растительности. Потрава 10, 20, 40 и 80%-ная – температура соответственно 7,8; 9,2, 11,2 и 13,4 С°. Эти данные свидетельствуют, что наибольшая разница температур наблюдалась между вариантами опыта с минимальной и максимальной подстилкой. Причем в секции, где отмершей растительности было меньше всего, температура верхнего слоя почвы была самой высокой, и наоборот. Следовательно, в весенний период отмершая растительность в определенной степени обусловливает температурный режим верхнего слоя почвы, что скаживается на процессах роста и развития растений.

Если между запасом подстилки и температурой почвы имелась обратная зависимость, то с влажностью почвы корреляция этого показателя оказалась прямой (табл. 19). Следует заметить, что разная толщина слоя отмершей растительности оказала влияние на распределение влаги только в верхнем слое почвы (0–5 см), практически не отразившись на влажности более глубоких ее горизонтов (25–35 см).

Таким образом, мертвая растительная масса (подстилка) в определенной мере и, вероятно, в большей степени на начальных этапах вегетации оказывает влияние на ряд важных для роста и развития растений факторов, таких, как освещенность, температура и влажность почвы.

В середине июля, в период интенсивной вегетации растений, на площадках еще раз был проведен учет биомассы и мертвой растительности. К этому времени соотношение биомассы растений по вариантам несколько изменилось (табл. 20). Если в мае максимальная биомасса растений наблюдалась в варианте с 80%-ной потравой, то в середине июля ее больше всего оказалось в секциях, где было отторгнуто 40% покрова. В этой секции биомасса растений на 55 г/м² превысила таковую контроля. Особый интерес при этом представляет сравнение числа побегов растений по секциям на единице площади. Анализ данных табл. 20 свидетельствует, что если в вариантах с нулевой и 10%-ной потравой этот показатель имел близкие значения, то в секциях с 20, 40 и особенно с 80%-ным предшествующим отчуждением травостоя его величина снижается. Более подробно причины рассматриваемого явления будут обсуждаться ниже. Здесь же отметим, что наблюдаемое изреживание растительности в секциях с 40 и 80%-ной потравой произошло на фоне увеличения в них доли крупнотебельных растений.

Распределение массы подстилки по вариантам опытов к середине июля стало более равномерным и максимальные различия между ними по этому показателю оказались всего полуторакратными (см. табл. 20). Сравнение приведенных данных с запасом подстилки в середине мая (см. табл. 18) показывает, что за прошедшие два месяца на площадках разложилась ее большая часть. Наибольшая скорость разложения отмершей растительной массы отмечалась в вариантах с 10 и 20%-ной потравой. Использование такого подхода

Таблица 16

Количество и высота побегов растений-доминантов на площадках в период максимального развития травостоя на следующее лето после воздействия полевок

Растения	Степень предшествующей потравы, %				
	60	50	40	20	0 (контроль)
Количество побегов на 1 м ²					
Сныть	64±8,3	57±4,9	82±4,5	89±5,8	105±8,9
Клевер	40±6,7	28±7,5	46±6,4	54±5,6	89±7,9
Высота побегов, см					
Сныть	26±1,1	26±1,3	27±1,0	34±1,1	38±1,3
Клевер	17±1,4	18±1,3	21±1,6	25±1,7	31±2,1

Таблица 17

Вес побегов сныти и клевера на площадках в первой декаде августа через год после воздействия полевок (г абсолютно-сухого вещества). Средние данные по 50 измерениям

Растения	Степень предшествующей потравы, %				
	60	50	40	20	0 (контроль)
Сныть	0,57	0,57	0,65	0,81	0,82
Клевер	0,41	0,40	0,56	0,70	0,74

для оценки темпов разложения подстилки представляется правомочным, так как в середине июля величина свежего опада от вегетирующих растений не превышала 10%. Более низкая скорость разложения подстилки оказалась в вариантах с 40%-ной потравой. В секциях с максимальным воздействием грызунов практически не было различий в подстилке.

Такое распределение скоростей утилизации сапрофагами отмершей растительной массы по вариантам опытов на первый взгляд может показаться несколько неожиданным (в гл. V будет показано положительное влияние грызунов на деструкционные процессы). Однако здесь следует отметить следующее обстоятельство. Несмотря на то что в секциях с 80%-ной потравой воздействие полевок на растительность было максимальным, опад в них в значительной степени состоял из стеблей крупных растений (в основном непоедаемых видов, таких, как лабазник вязолистный и др.), а также из остатков растений съеденных, но не съеденных в свое время полевками,

Таблица 18

Запас биомассы и отмершей растительности на площадках в середине мая на следующее лето после воздействия полевок (воздушно-сухое вещество в г на 1 м²)

Показатели	Степень предшествующей потравы, %		
	80	40	20
Биомасса	87±6,4	72±1,0	49±3,4
Отмершая растительность	181±8,3	377±34,6	476±18,5

Таблица 18 (окончание)

Показатели	Степень предшествующей потравы, %	
	10	0 (контроль)
Биомасса	37±2,2	38±1,6
Отмершая растительность	533±7,5	470±8,1

Таблица 19

Зависимость влажности почвы (%) от степени предшествующей потравы (запаса подстилки)

Глубина горизон-тов поч-вы, см	Степень предшествующей 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

которые были также представлены осевыми органами крупного диаметра. И хотя в секциях этого варианта опыта (80%-ная потрава) величина подстилки весной была наименьшей, а предшествующее воздействие полевок очень сильным, более медленная скорость ее разложения здесь, вероятно, определялась именно наличием значительной доли стеблевого материала, разлагающегося более медленно, чем листья или стебли мелких растений. Такое заключение хорошо согласуется с результатами работ других исследователей по изучению причин и темпов минерализации отмершей растительности [Семенова-Тян-Шанская, 1960а, б].

Таблица 20

Запас биомассы и отмершей растительности (воздушно-сухое вещество в г на 1 м²) и число побегов (на экспериментальных площадках в середине июля через год после воздействия полевок

Показатели	Степень предшествующей потравы, %				
	80	40	20	10	0 (контроль)
Биомасса	312±7	347±10	320±10	323±11	292±7
Отмершая растительность	184±12	136±14	131±11	114±12	110±9
Число побегов	731±66	764±84	825±54	996±72	1052±72

Таблица 21

Запас биомассы и отмершей растительности на площадках в первой декаде августа на следующее лето после воздействия полевок (воздушно-сухое вещество в г на 1 м²)

Показатели	Степень предшествующей потравы, %				
	80	40	20	10	0 (контроль)
Биомасса	326±11	392±14	342±12	339±10	307±7
Отмершая растительность	124±11	112±11	87±9	95±9	86±9

В период максимального развития травостоя (первая декада августа) снова был проведен учет запаса биомассы растений и подстилки (табл. 21). Распределение отмершей растительной массы по вариантам опыта стало варьировать еще меньше, чем в июле, однако о темпах ее разложения в разных секциях судить стало невозможno, так как к этому времени значительную часть подстилки уже составлял свежий опад. Величина укосов зеленой биомассы в начале августа, как и ожидалось, оказалась несколько выше, чем в июле. В это время на площадках была зарегистрирована максимальная фактическая первичная продукция (термин предложен Горгинским и соавторами 1973]). Как показывает анализ данных табл. 21, соотношения величины биомассы по вариантам остались прежними – максимальной она была в варианте с 40%-ной потравой, а минимальной в контроле.

Общий анализ проведенных экспериментов показал, что даже экстремальное разовое воздействие грызунов на растительность (отчуждение 80% лугового покрова) не превысило "уровень комплексации" изученного фитоценоза [Работнов, 1973], так как в следующем году после воздействия фитофагов не произошло снижения его продукции. Но при этом увеличение биомассы растений существенным образом оказалось связанным с изменением соотношения видов на опытных площадках (табл. 22). В первую очередь следует отметить резкое увеличение количества удлиненных и генеративных побегов лабазника вязолистного. По сравнению с предыдущим годом их число в отдельных секциях возросло в три-четыре раза (в среднем в 1,7 раза). В основном это относится к вариантам, в которых предшествующим летом было скошено 40 и 80% растительности. В этих секциях также увеличилось количество удлиненных вегетативных побегов чемерицы. Даже в тех секциях, где полевки отторгли 10 и 20% лугового покрова, произошла заметная перестройка видового состава растений. В опытных секциях также заметно увеличилось и количество побегов бодяка разнолистного. Учитывая что неравномерное распределение на площадках, можно сказать, что в отдельных секциях с 40 и 80%-ной потравой биомасса бодяка оказалась в два-пять раз больше, чем в контроле. В некоторых опытных секциях уже к концу предыдущего лета произошло значительное увеличение числа побегов этого растения. Напротив, количество и биомасса растений, составлявших основу рациона полевок - сныти и клевера, уменьшились, снизились также их средний вес и высота побегов (табл. 23).

Обобщая данные трехлетних экспериментов по динамике развития луговых сообществ умеренной зоны после воздействия на них зеленоядных грызунов, можно вполне определенно говорить о том, что увеличение биомассы в опытных секциях происходило за счет разрастания непоедаемых и малопоедаемых полевками растений более продуктивных видов. Таким образом, пресс грызунов может существенным образом сказаться на видовом составе (соотношении видов) и продукции растительного сообщества. Механизм этого явления понятен в общих чертах и объясняется тем, что растения в фитоценозе постоянно находятся в состоянии напряженной внутри- и межвидовой конкуренции [Сукачев, 1953; Милторп, 1964; Раменский, 1971; и др.], поэтому срывание или повреждение фитофагами определенных растений снижает их конкурентную способность по сравнению с соседними интактными. Вообще факт вытеснения предпочтаемых фитофагами видов растений непоедаемыми отмечен многими исследователями. Кроме цитированных выше авторов следует называть Злотина и Ходашову [1974], Абатурова, Ракову и Середневу [1975], Хлебникову [1975, 1976].

Однако конкретные причины рассматриваемого явления вытекают из работ ботаников-луговедов, изучавших закономерности возобновления многолетних луговых растений и последствия их сенокошения. Так, рядом исследователей [Смелов, 1937; Смелов, Морозов, 1939; Танфильев, 1940; Братенкова, 1974; Качура, 1974; и др.] дока-

Таблица 22

Количество побегов некоторых видов растений до потравы и на следующее лето после воздействия полевок

Степень потравы, %	Количество побегов до потравы			Количество побегов после воздействия полевок		
	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±5,1	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 сныти и клевера количество побегов указано в расчете на 1 м², а для удлиненных и генеративных побегов лабазника вязолистного – на площадь одной секции (3,6 м²).

заны отрицательные последствия срезания надземных частей луговых растений на их продукцию и возобновление. Последние у изученных видов находятся в обратной зависимости от частоты кошений. Это происходит в силу воздействия ряда факторов. Один из них заключается в том, что срезание или стравливание растений изменяет у них оптимальные коррелятивные отношения [Синнот, 1963; Казарян, 1969; Кефели, 1973], что ведет к деградации корневой системы и уменьшению запасных питательных веществ в подземных органах [Милторп, 1964]. Это вызывает гибель растений (особенно в зимний период) или отрицательно сказывается на их возобновлении и последующем развитии [Смелов, 1937; Танфильев, 1940; Калинина, 1974]. Избирательное же выедание тех или иных видов приводит к определенной (пропорциональной степени нагрузки) их депрессии, что благоприятствует развитию и захвату территории непоедаемыми растениями, а из них – наиболее конкурентоспособными видами растений.

Такие довольно быстрые и значительные перестройки флористического состава под воздействием фитофагов, происходящие вследствие напряженной межвидовой конкуренции в фитоценозе, зависят также и от условий произрастания, что в совокупности и определяет степень развития отдельных растений и их габитус [Харпер, 1964; Милторп, 1964]. По этому поводу Ф. Милторп [1964] в своей 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 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" (с. 428–429). 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 [1952] указывает, что длительность ювенильных и виргинильных периодов в жизни растений в значительной степени определяется спецификой окружающих условий: "На освободившихся местах ювенильные растения развиваются во много крат быстрее" (с. 113). По-видимому, некоторые виды растений при изменении условий существования в благоприятную для них сторону могут почти синхронно реализовать свои потенциальные возможности, которые особенно очевидно проявляются на следующее лето.

Как отмечает А.Р. Челикова [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 же отавный побег, обладая меньшей активностью ростовых процессов, не в такой мере расходует энерго-субстратные вещества. Это хорошо согласуется с нашими данными, полученными по стравливанию растительности в первых числах июня, так как биомасса растений в секции с ранне-летней потравой к концу вегетационного периода оказалась почти в два раза меньше, чем в секциях, где полевки побывали в середине июля.

Однако нужно заметить, что отрицательное воздействие потравы заключается не только в нарушении баланса питательных веществ поврежденных растений. Практически все луговые растения – многолетники с однолетними монокарпическими побегами, возобновляющиеся, как правило, вегетативным путем из почек возобновления [Шенников, 1941; Раменский, 1971; Работнов, 1974]. При этом, как установлено обширными и детальными исследованиями И.Г. Серебрякова [1962] и его школы [Денисова, 1959, 1960; Борисова, 1960; Красникова, 1960], почка возобновления, из которой побег тронется в рост следующей весной, закладывается предыдущим летом. Согласно классификации И.Г. Серебрякова, многолетние травянистые растения подразделяются на три группы по особенностям формирования этих почек.

1. За вегетационный период в почках возобновления полностью формируются побеги будущего года, а также соцветия и цветки. У этих растений с наступлением следующего вегетационного периода происходят раскрытие и дальнейший рост побега и цветение.

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

Таблица 23

Высота и вес (абсолютно-сухое вещество) побегов сныти и клевера на площадках в период максимального развития травостоя (начало августа) на следующее лето после потравы

Растения	Степень предшествующей потравы, %				
	80	40	20	10	0 (контроль)
Высота побегов, см					
Сныть	28±1,5	33±1,2	39±1,3	41±1,2	41±1,2
Клевер	21±1,6	23±1,5	31±1,7	34±1,6	36±1,9
Вес побегов, г					
Сныть	0,75	0,72	0,94	0,94	1,06
Клевер	0,66	0,70	0,84	0,92	1,12

Примечание. Вес побегов определен на основе средних данных из 50 измерений.

3. Вегетативная часть формируется неполностью. У них следующей весной происходит доформирование листьев, а затем соцветий.

Отсюда становится понятным, почему растения, относящиеся по этим морфогенетическим признакам к различным группам, по-разному реагируют на зоогенные повреждения. Вероятно, отрицательнее всего это скажется на растениях до формирования ими почек возобновления, а при прочих равных условиях – на растениях, относящихся к третьей группе, у которых за лето не окончательно формируется даже вегетативная часть будущих побегов. Здесь следует отметить, что наиболее поедаемые полевками виды растений (сныть и клевер средний), согласно исследованиям О.В. Смирновой [1967] и Г.М. Денисовой [1959], относятся к последней группе, поэтому они испытывают значительную депрессию даже после их одноразового сгрызания фитофагами. Таким образом, отчуждение надземной сферы растения, нарушающее коррелятивные отношения до формирования им почек возобновления, не только лишает или уменьшает приток энергосубстратных веществ в неассимилирующие органы, но и может существенно отразиться на реализации эпигенетической программы роста и развития растения.

Исходя из вышесказанного, можно считать, что последствия воздействия животных-фитофагов на растительное сообщество определяются многими факторами. Из них, на наш взгляд, наиболее важными являются: а) структура растительного сообщества; б) фаза развития растений в момент повреждения; в) некоторые биологические свойства предпочитаемых и непоедаемых растений (тип побегов, тип формирования почек возобновления, способность к регенерации по-

вреждаемых растений, конкурентная способность и скорость размножения непоедаемых растений); г) численность животных (величина изъятия); д) пищевая специализация фитофагов (поедание надземных или подземных частей, семян растений), а также ряд экологических факторов, в первую очередь влагообеспеченность растений [Смелов, 1937; Танфильев, 1940; Batzli, Pitelka, 1970; Абатуров, Середнева, 1973; Braun, 1973; и др.].

В заключение данного раздела следует кратко остановиться на биоценотическом значении перестроек растительных сообществ, вызванных жизнедеятельностью фитофагов. Как уже указывалось выше, в среднем за сутки одна взрослая пашенная полевка отчуждает примерно 16 г биомассы растений в воздушно-сухом весе. Экстраполируя эти данные на существующую плотность полевок, которая в естественных условиях на изучаемых лугах в летний период в среднем за три года оказалась немногим более 100 особей на 1 га [Гашев, 1974], мы пришли к выводу, что они отчуждают около 4% чистой первичной продукции лугового покрова. Это хорошо согласуется с результатами исследований других авторов [Gebszynska, 1970, 1976; Абатуров, Ракова, Середнева, 1975; Злотин, Ходашова, 1974; Hansson, 1974; и др.]. Подобная нагрузка на фитоценоз в целом незначительна, но в определенных экологических ситуациях она может оказаться для отдельных видов растений весьма существенной.

Несмотря на довольно большой индивидуальный участок полевок (сотни квадратных метров), территория, на которой кормится зверек, может составлять всего несколько квадратных метров [Никитина и др., 1972; Карулин и др., 1974; Литвин и др., 1974; Карулин и др., 1976]. Растительность такого участка испытывает пресс фитофагов до тех пор, пока на нем остается определенное количество предпочтаемых растений. После этого кормовой участок меняется. Подобная трофическая нагрузка, приводящая к депрессии охотно поедаемых видов, отрицательнее всего, как уже указывалось выше, оказывается на растениях, находящихся в ювенильной фазе развития (до сформирования ими почек возобновления).

Однако нужно заметить, что наибольшая численность полевок на лугах наблюдается в конце вегетационного периода, когда большинство побегов многолетних растений завершают малые (летние) циклы развития. Следовательно, усиление пресса воздействия травоядных животных идет на фоне снижения чувствительности растений к повреждению их надземной сферы, а также относительного уменьшения доли поедаемой фитомассы. Таким образом, при достаточно высокой плотности грызунов те или иные участки растительного сообщества попеременно испытывают преобразующее воздействие грызунов, благоприятствующее разрастанию непоедаемых или мало поедаемых растений, повышенная тем самым их эдификаторную роль в растительном сообществе. Это способствует повышению эквивалентности (термин по Peet [1974]) и микромозаичности травостоя. Сказанное хорошо согласуется с результатами работы В.В. Алексеева [1973],

который чисто теоретически пришел к выводу о том, что воздействие достаточно узко специализированных травоядных животных повышает видовое разнообразие растительных сообществ.

Общий анализ полученного нами материала и литературных данных позволяет считать, что интегральное воздействие доминирующих видов зеленоядных грызунов может способствовать как увеличению продукции луговых фитоценозов, так и повышению их устойчивости.

ГЛАВА V

ВЛИЯНИЕ ПОЛЕВОК НА НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В РАСТЕНИЯХ И ПОЧВЕ

РОЛЬ ПОЛЕВОК В ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИИ ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ (азота, фосфора и калия)

С грызая и поедая растения, полевки наряду с другими фитофагами совершают биогеохимическую работу по минерализации органического вещества и перемещению химических элементов в системе почва–растения. Принимая во внимание превалирующее значение растений в жизнедеятельности всего биогеоценоза, особое внимание в своей работе мы придавали вопросам, связанным с перераспределением растительного вещества (точнее, заключенных в этом веществе основных элементов минерального питания растений – азота, фосфора и калия). Причем эта сторона деятельности мелких мышевидных грызунов в литературе практически не освещена и лишь недавно А. Хаген [Hagen, 1975] затронул некоторые вопросы данной проблемы.

Как уже указывалось (гл. IV), за сутки взрослая пашенная полевка в среднем отчуждает около 16 г биомассы растений в воздушно–сухом весе. Поэтому, зная величину потребления пищи и содержания элементов минерального питания в основных кормовых растениях полевок, можно оценить их роль в ускорении биогеохимических циклов этих элементов. В табл. 24 приведены данные по содержанию азота, фосфора и калия в предпочтаемых растениях и тушках полевок. Их анализ свидетельствовал о незначительных различиях по содержанию элементов в тушках новорожденных, молодых и взрослых полевок в расчете на единицу веса (накопление этих элементов происходит почти пропорционально увеличению массы тела полевок). Не принимая во внимание процессы обмена веществ в организме животного, связанные с включением и выделением тех или иных атомов или молекул при обновлении различных клеточных структур, можно условно считать, что суммарно (с экскрементами) полевка выделяет столько же указанных элементов, сколько их содержится в съеденной пище. При плотности полевок в 100 особей

Таблица 24

Содержание азота, фосфора и калия в основных кормовых растениях и тушках полевок (анализы проведены в середине июля)

Хими-ческие элементы	Сыть	Клевер	Горец альпий-ский	Полевки		
				новорожденные (1,5 г)	молодые (7,2 г)	взрослые (21,4 г)
Азот	22,94 8,91	26,44 9,33	38,10 19,44	27,6 41,4	31,4 226,1	37,2 796,1
Фосфор	1,00 0,60	1,04 0,88	1,91 0,55	2,6 3,9	3,0 21,6	3,3 70,6
Калий	40,00 76,10	17,80 16,80	26,00 40,00	2,5 3,75	2,7 19,4	2,8 59,9

Примечание. Для растений верхние цифры показывают содержание элемента в листьях, нижние – в стеблях (мг на 1 г абсолютно-сухого веса); для полевок верхние цифры показывают содержание элемента (мг на 1 г сырого вещества), нижние – в пересчете на всю тушку.

на 1 га в среднем за сутки на почву от них поступит с экскрементами и несъеденными остатками растений около 30 г азота, 2 г фосфора и 40 г калия. Эти данные в расчете на одного зверька несколько превышают приводимые в упоминаемой работе А. Хагена величины. По-видимому, обнаруженное несовпадение обусловливается не только разной оценкой суточной величины потребления пищи животными (у А. Хагена она почти в три раза меньше нашей), но и разным содержанием химических элементов в предпочтаемых растениях.

Только за летний период, принимаемый в 150 дней, из первого трофического уровня 100 полевок переводят на почву около 5 кг азота, 0,3 кг фосфора и 6 кг калия. Коэффициент ассимиляции корма у полевок составляет около 85% [Caldwell, 1964; Drozdz, 1967; Caldwell, Connell, 1968]. Следовательно, большая часть элементов, заключенная в моче и твердых экскрементах, находится в легко доступной для усвоения растениями форме. К тому же у млекопитающих основное количество азота выводится в форме мочевины [Проспер, Браун, 1967], которая в отличие от нитратов не требует reduction и легко усваивается растениями [Monhes, 1961; Мокроносов, Ильиных, 1964; Мокроносов и др., 1966; Cook, 1968]. Таким образом, полевки ускоряют миграцию элементов, находящихся в поедаемых растениях. Это способствует их неоднократной реассимиляции растениями в течение одного вегетационного периода.

В жизнедеятельности лугового ценоза особое значение имеет баланс химических соединений, содержащих азот [Работнов, 1967]. Поэтому роль полевок в миграции элементов станет более понятной, если для сравнения укажем, что через трофическое звено 100 полевок за лето проходит столько азота, сколько его накаплива-

Таблица 25

Содержание, азота, фосфора и калия в некоторых наиболее многочисленных луговых растениях Ильменского заповедника (растения для анализа взяты в середине июля)

Названия растений	Азот		
	1	2	3
<i>Aegopodium podagraria</i>	22,9	8,9	16,7
<i>Trifolium medium</i>	26,4	9,3	18,6
<i>Alchemilla atrifolia</i>	22,9	4,6	7,4
<i>Polygonum bistorta</i>	32,4	14,2	45,4
<i>Geranium pratense</i>	20,6	4,4	13,9
<i>Betonica officinalis</i>	31,8	11,6	76,4
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	22,7	11,8	12,5
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	12,6	9,2	9,0

Примечание. Содержание химических элементов (мг) в 1 г растения; 1 - листьев, 2 - стебля, 3 - надземной части.

Таблица 26

Средний вес одного побега растения, его листьев и стебля (абсолютно-сухой вес, г)

Растения	Вся надземная часть растения	Листья	Стебли
<i>Aegopodium podagraria</i>	1,06	0,52	0,54
<i>Trifolium medium</i>	1,12	0,48	0,64
<i>Alchemilla atrifolia</i>	0,51	0,28	0,23
<i>Polygonum bistorta</i>	1,74	1,14	0,60
<i>Geranium pratense</i>	1,10	0,56	0,54
<i>Betonica officinalis</i>	4,80	1,03	3,77
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	0,71	0,38	0,33
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0,85	0,36	0,49

ют свободно живущие азотфиксаторы за это же время на площади 1 га [Мишустин, 1972].

Нужно отметить, что не все полевки доживаю до той стадии, когда они могут быть зафиксированы при учете их численности, поэтому, принимая во внимание естественную гибель зверьков, можно предполагать, что приведенные выше расчеты ускорения минерализации и обращаемости основных элементов минерального питания растений несколько занижены.

Определенный интерес представляет сопоставление величин по перераспределению элементов минерального питания растений живот-

Фосфор			Калий		
1	2	3	1	2	3
1,0	0,6	0,8	40,0	76,1	61,8
1,0	0,8	1,0	17,8	16,8	19,2
1,1	0,6	0,4	18,8	33,5	12,9
1,6	0,6	2,2	19,4	36,8	44,2
2,5	1,6	2,3	13,8	17,0	16,9
0,7	0,4	2,2	15,3	20,5	93,0
1,2	1,0	0,8	13,6	7,4	7,6
0,4	0,3	0,3	17,5	14,8	13,5

Таблица 27

Содержание химических элементов в верхнем 20 см слое почвы, в надземной биомассе растений в период максимального развития травостоя и тушках полевок

Показатели	Азот	Фосфор	Калий
Почва, кг/га	11200	400	112
Растения, кг/га	40	2,5	80
В тушках 100 полевок, кг	0,08	0,007	0,006
Величина перераспределения химических элементов 100 полевками за вегетационный период, кг	5	0,3	6

ными с содержанием их в надземной биомассе растений и почве. Ниже приведены данные по содержанию азота, фосфора и калия в наиболее многочисленных видах растений горно-ключевых лугов Ильменского заповедника (табл. 25) и средний вес одного растения, его стебля и листьев (табл. 26).

Следует подчеркнуть, что в листьях изученных растений общее содержание азота, фосфора и калия колеблется от 0,4 до 40 мг/г абсолютно сухого веса. Наименьшая вариабельность этого показателя наблюдается для калия и азота, а наибольшая – для фосфора. Обращает внимание довольно высокая величина содержания калия в

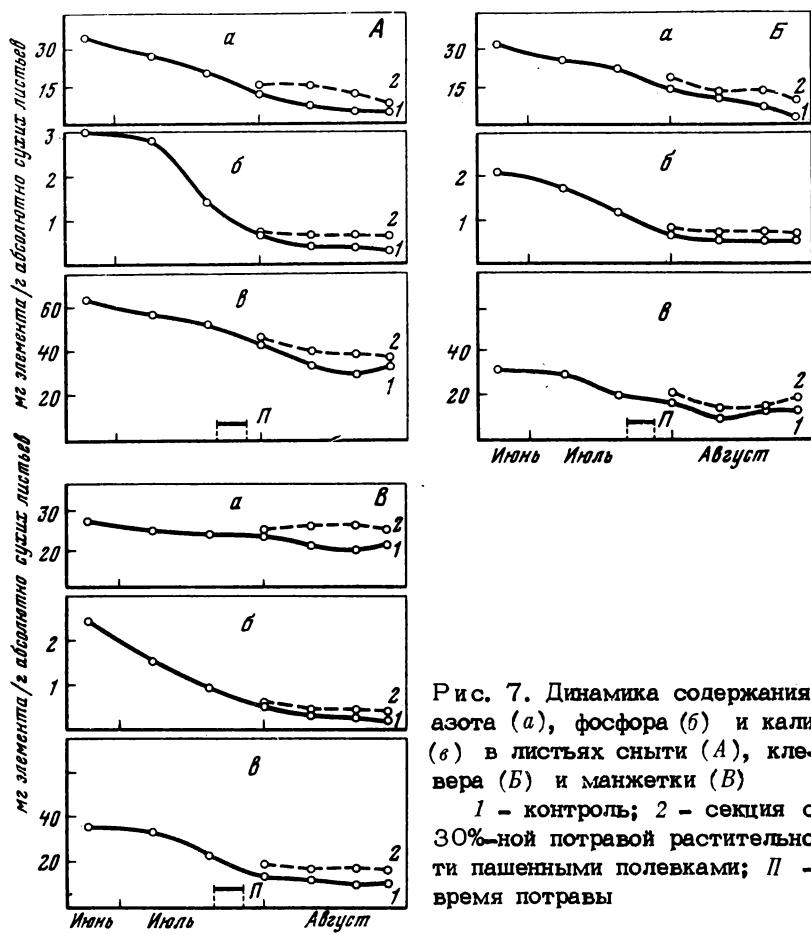


Рис. 7. Динамика содержания азота (a), фосфора (б) и калия (в) в листьях сныти (A), клевера (B) и манжетки (В)
1 - контроль; 2 - секция с 30%-ной потравой растительности пашенных полевками; П - время потравы

сныти, причем в стеблях этого растения, а также в стеблях манжетки и горца змеиного на единицу веса его оказалось почти в два раза больше, чем в листьях. Расчеты по общему содержанию основных элементов минерального питания (N, P, K) в луговых растениях в период максимального развития травостоя показывают, что в это время на 1 га луга в надземной биомассе растений находится около 40 кг азота, 2,5 кг фосфора и 80 кг калия. Эти значения хорошо вписываются в диапазон величин, приводимых В.Д. Друзиной [1972], А.А. Титляновой [1974], А.А. Титляновой и Н.И. Базилевич [1975] по запасам химических элементов в луговых сообществах. За вегетационный период растений примерно десятая часть этого количества проходит через трофическое звено одних только полевок. Нужно иметь в виду, что, кроме полевок, аналогичную работу по перераспределению элементов выполняют другие растительноядные животные и насекомые. Распределение азота, фосфора и

калия по таким компонентам биогеоценоза, как почва, растения, полевки, показано в табл. 27.

Нужно отметить, что содержание азота, фосфора и калия в тушах 100 взрослых полевок на четыре–пять порядков ниже, чем содержание этих элементов в почве, и на три–четыре порядка меньше, чем в растениях в период максимального развития травостоя. В то же время полевки перераспределяют азота и фосфора примерно в 50 раз больше, чем содержится этих элементов непосредственно в тушах животных. Таким образом, объем выполняемой этими консументами биогеохимической работы только за летний период на два–три порядка превышает величину собственного накопления элементов в теле животных. Кроме того, данные табл. 27 показывают, что если в почве содержание азота и фосфора намного больше, чем в растениях, то в отношении калия этого сказать нельзя. Вероятно, в изученном биогеоценозе существует определенная напряженность в обеспечении растений калием. В таком случае, полевки способствуют не только повторной реассимиляции калия, но и в какой–то мере более благоприятному режиму питания растений этим важным элементом.

На рис. 7 показано содержание азота, фосфора и калия у доминантных и субдоминантных видов растений в контроле и секциях с 30%–ной потравой. Приведенные кривые свидетельствуют, что уже через семь дней после потравы содержание основных элементов минерального питания (N, P, K) в поврежденных растениях опытной секции стало выше, чем в растениях контрольного варианта. После потравы меньше всего в растениях опытного варианта увеличилось содержание фосфора (по сравнению с азотом и калием), что, возможно, обусловливается низким содержанием этого элемента в биомассе растений, а следовательно, и его более значительным перехватом почвенной микрофлорой, которая, благодаря своему колосальному обилию, является важным промежуточным звеном на путях перемещения химических соединений от фитофагов к растениям [Березова и др., 1965; Зражевский и др., 1976]. Кроме того, следует заметить, что указанная деятельность полевок, помимо их роли в питании растений и почвенной микрофлоры, имеет и непосредственное значение в почвообразовательных процессах [Ковда, 1956; 1973; Аристовская, 1973].

ЗНАЧЕНИЕ ПОЛЕВОК В ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИИ БИОМАССЫ РАСТЕНИЙ И ЭНЕРГИИ В ЛУГОВОМ БИОГЕОЦЕНОЗЕ

Определенный интерес в настоящей работе представляла ориентировочная оценка энергетической роли полевок в луговых биогеоценозах, так как изучение процессов обмена вещества и энергии между различными компонентами природных сообществ является важнейшим вопросом экологии и биогеоценологии [Сукачев, 1967; Одум, 1968, 1975].

Величина чистой первичной продукции надземной массы растений за вегетационный период на лугах, где проводились наши исследо-

вания, составляла 650 г воздушно-сухого вещества на 1 м², а ее калорийность в среднем 4,2 ккал/г [Коробейникова, 1975]. Зная продукцию растений и величину ее потребления фитофагами, можно установить особенности распределения энергии по трофическим уровням. Летом за месяц в форме фотосинтетически активной радиации (ФАР) поступает 8 ккал/см² [Ефимова, 1966]. За период вегетации, принимаемый в 150 дней, на 1 м² луга приходит примерно 400 тыс. ккал. Из них 2,7 тыс. ккал (0,68%) используется растениями.

Наши расчеты показали, что при средней численности полевок в летние месяцы около 100 особей на 1 га ими только за период вегетации отчуждается около 250 кг биомассы растений в воздушно-сухом весе. Это составляет около 4% первичной продукции, или 1 млн. ккал. Но только треть этой энергии непосредственно используется грызунами, а остальное уходит в детритные цепи. Таким образом, распределение энергии в луговом биогеоценозе (на 1 м² за сезон вегетации) при участии 100 полевок схематически можно выразить следующим образом:

	ккал
Приходит от солнца в форме ФАР	400000
Из них используется растениями	3000
Отчуждается от растений полевками	100
Используется непосредственно в процессе жизнедеятельности животных	30
Уходит в детритные цепи	70

Приведенные ориентировочные расчеты свидетельствуют, что значение полевок в перераспределении на лугу приходящей энергии не значительное.

ВЛИЯНИЕ ПОЛЕВОК НА АЗОТФИКСИРУЮЩУЮ СПОСОБНОСТЬ ПОЧВЫ

Определенного внимания заслуживает вопрос о возможной стимуляции жизнедеятельностью полевок активности свободноживущих азотфиксаторов, поскольку его решение, кроме практического значения, представляет большой теоретический интерес в плане изучения функциональной взаимосвязи всех компонентов в сложившихся биогеоценозах.

При выяснении влияния жизнедеятельности полевок на биологическую фиксацию азота свободноживущими азотфиксаторами мы не имели возможности дать точное количественное выражение исследуемого процесса, так как это должно быть темой специального исследования, а стремились получить данные, позволяющие судить лишь о его направленности. Определение этилена, величина которого прямо коррелирует с активностью фиксации молекулярного азота микрофлорой почвы [Balandreau et al., 1973], показало его увеличение (хотя и не достоверное) в пробах, инкубированных с поч-

Таблица 28

Количество этилена, образовавшегося при инкубации ацетилена с почвой, взятой с контрольного и потравленного полевками участков луга

Варианты	Пробы					Среднее
Контроль	1,7	1,6	1,2	2,1	1,6	$2,1 \pm 0,5$
	1,4	2,3	2,8	1,5	2,4	
Опыт	3,1	1,8	3,6	3,2	4,1	$2,9 \pm 0,8$
	1,4	2,7	2,4	3,4	2,8	

Примечание. Количество этилена – число см^2 площади под кривой, вычерчиваемой самописцем милливольтметра газового хроматографа "Цвет-2".

вой из секции с потравленной растительностью (табл. 28). Причем в отдельных образцах концентрация этилена превышала контрольный уровень в два–три раза. Это позволяет предполагать, что жизнедеятельность полевок в луговых биогеоценозах способствует усилинию фиксации молекулярного азота свободноживущими азотфиксаторами.

ВЛИЯНИЕ ПОЛЕВОК НА АКТИВНОСТЬ УРЕАЗЫ В ПОЧВЕ И РАСТЕНИЯХ

Поедая растения, полевки не только способствуют быстрому освобождению и повторному использованию элементов минерального питания, но и, выделяя различные продукты обмена веществ, влияют на некоторые процессы, протекающие в почве. Моча и твердые экскременты, содержащие различные органические и неорганические соединения, безусловно стимулируют развитие почвенной микрофлоры. Кроме того, такие высокомолекулярные соединения, как клетчатка, пройдя желудочно-кишечный тракт животных, претерпевают определенные деструктивные изменения, способствующие ее быстрой и эффективной утилизации сапрофильным компонентом биоценоза. К тому же основная часть азота у полевок выводится в форме мочевины, которая, будучи высококонцентрированным азотным соединением, является одним из лучших источников этого элемента не только для высших растений, но и для низших [Наттуг, 1958; Пиневич и др., 1961; Томова и др., 1968; и др.]. Перечисленные обстоятельства, а также наличие довольно значительного количества сгрызенных, но не съеденных остатков растений на участках, где обитают фитофаги, безусловно благоприятствует развитию напочвенной и почвенной микрофлоры, интенсификация жизнедеятельности которой может существенно усиливать протекание соответствующих биогеоценотических процессов.

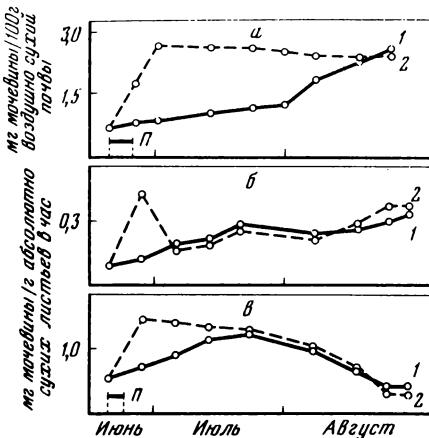


Рис. 8. Динамика активности уреазы в почве (а), листьях сныти (б) и листьях клевера (в) в течение летнего периода

1 - контроль; 2 - площадки с растениями, погрызенными полевками; П - времяя потравы

На рис. 8 показана динамика активности уреазы в почве за летний период на участке, где побывали полевки (30%-ная потрава), и в контроле. Быстрое и интенсивное возрастание активности уреазы в почве на

опытном участке произошло уже через пять суток после потравы и превысило таковую контрольного участка почти в три раза. Этот довольно высокий уровень скорости гидролиза мочевины сохранялся на потравленном участке почти на одном уровне практически до конца летнего периода. В контроле происходило постепенное возрастание активности уреазы (в начале лета незначительное, а с конца июля более быстрое). В результате в конце августа активность уреазы почвы контрольного и опытного участков оказалась практически одинаковой.

Подобный ход кривых, отражающий исследуемый процесс в опытном и контрольном варианте, можно истолковать исходя из следующих предположений. В опытном варианте быстро возросшая и сохраняющая высокое значение до конца наблюдения гидролитическая активность почвы, вероятно, объясняется недостатком влаги в поверхностном слое почвы, на который и попадают экскременты, выделяемые полевками. По-видимому, недостаток влаги в определенной степени лимитировал интенсивное и быстрое разложение экскрементов и остатков срызгенных растений. Можно сказать, что почва опытного варианта обладала потенциально высокой уреазной активностью, которая в ней сохранялась в "законсервированном" состоянии. Ее реализация происходила при увлажнении почвы.

В контрольном варианте довольно значительное усиление активности уреазы, отмеченное во второй половине лета, может быть объяснено двумя причинами. Во-первых, развитием почвенной микрофлоры, происходящим в течение летнего периода параллельно с ходом развития растительного покрова, и процессами, протекающими в почве. В последнем случае это, очевидно, тесно связано с жизнедеятельностью (ростом и отмиранием) корневых систем [Гельцер, 1964]. Во-вторых, тем, что уже с конца июля начинают усиливаться отмирание и опад некоторых листьев и целых растений. Упавшие на почву и ставшие подстилкой, остатки этих растений создают благоприятные условия для развития наземной фауны и

микрофлоры, что, в свою очередь, и могло послужить причиной усиления активности уреазы в почве. Это вполне возможно, так как уреаза является индуцибельным ферментом [Matsumoto et al., 1968; Bolland, Cook, 1968], а деградация нуклеиновых кислот (пуриновых оснований), происходящая при отмирании клеток (в данном случае как растительных, так и клеток почвенных организмов), идет через образование на предпоследнем этапе мочевины [Дэгли, Никольсон, 1973]. Последняя может непосредственно индуцировать повышение активности уреазы у живущей почвенной микрофлоры.

Таким образом, есть основания предполагать, что характер изменений уреазной активности почвы в течение сезона вегетации может обуславливаться разными причинами в зависимости от экологических условий. Для рассматриваемого явления, особенно в летнее время года, наиболее важные факторы – влага, подпитывающая почву снизу либо выпадающая в виде дождя, и деятельность консументов.

Воздействие полевок сказалось не только на активности уреазы в почве, но и на активности этого соединения в растениях. На рис. 8 сопоставляется величина скорости гидролиза мочевины у сныти и клевера на потравленном полевками участке и контроле. На опытном участке через неделю после 30%-ной потравы активность исследуемого ферmenta в листьях сныти оказалась в четыре раза выше, чем в контроле. Но вскоре это различие исчезло и в дальнейшем изменения активности уреазы происходили в опыте и контроле однотипно.

У клевера уровень активности уреазы на потравленном участке также оказался выше, чем в контроле, лишь в начале опыта (см. рис. 8).

Но если у сныти различия были четырежды выше, то в листьях клевера, взятого с опытного участка, скорость гидролиза мочевины превышала таковую в контроле в два раза.

У обоих изученных видов наибольшие отличия в скоростях гидролиза мочевины между растениями с потравленного участка и с контрольного наблюдались на первых этапах после воздействия полевок. Этот факт, по-видимому, вытекает из субстратной индукции ферментов, в частности уреазы, в клетках растений, которая происходит в присутствии соответствующих молекул субстрата. После утилизации последнего активность ферmenta возвращается к "обычному" уровню [Golden, Davies, 1969].

Наряду с некоторыми сходными чертами в проявлении активности уреазы у сныти и клевера между ними обнаружены и существенные различия. Главное заключается в том, что у сныти активность указанного ферmenta в течение исследуемого периода в целом возрас-tala, а у клевера со второй половины июля она стала снижаться. Причем, несмотря на это, листья клевера в конце августа обладали более высокой уреазной активностью, чем листья сныти.

Помимо рассмотренных явлений, мочевина оказывает воздействие и на другие процессы, протекающие в почве и растениях. Например, показано, что внесение мочевины в почву способствует поглощению

воды корнями растений и влияет на иные физиологические функции клеток корня [Lazar-Keul, Keul, 1972; Minshall, 1975] и на соотношение состава почвенной микрофлоры [Marshall, 1974]. Таким образом, выделяемые животными азотистые соединения, в том числе и мочевина, оказывают существенное влияние на жизнедеятельность ряда компонентов биоценоза.

ВЛИЯНИЕ ПОЛЕВОК НА УГЛЕКИСЛОТНЫЙ РЕЖИМ ПОЧВЫ

Наряду с выяснением вопросов, связанных с обменом мочевины, нам представлялось важным оценить влияние полевок на углекислотный режим почвы (почвенное дыхание) как интегральный показатель, характеризующий ее микробиологическую активность. Тем более что, помимо непосредственного интереса, для нашей работы эта сторона деятельности животных в литературе освещена далеко не достаточно [Зютина, Ходашова, 1974].

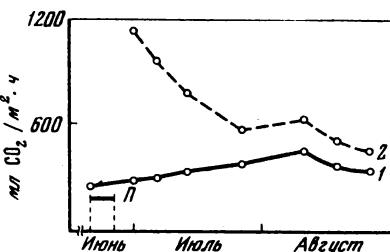
На рис. 9 представлен график, показывающий интенсивность выделения CO_2 из почвы на площадках с 30%-ной потравкой растительности и на контрольном, не тронутом полевками участке. Выделение углекислоты через неделю после воздействия полевок возросло в четыре раза (по сравнению с контролем), но уже к середине июля это различие уменьшилось примерно вдвое. В последующем, на участке, где побывали полевки, происходило постепенное падение интенсивности углекислотного потока из почвы, в то время как в контроле в целом наблюдалось его незначительное возрастание.

Нужно заметить, что некоторая интенсификация этого процесса, зарегистрированная в августе, в обоих вариантах обусловлена предшествующим значительным выпадением осадков. Это вполне вероятно, так как влага в летний период часто является ограничивающим фактором в жизнедеятельности эдафона [Мишустин, 1947; Коннова, 1950]. В конце августа интенсивность дыхания почвы в обоих вариантах практически сравнялась.

Влияние полевок на углекислотный режим почвы имеет большое биогеоценотическое значение как фактор повышения концентрации CO_2 , в воздухе, и особенно в его приземном слое. Ориентировочные расчеты показывают, что взрослые полевки в процессе газообмена выделяют примерно 3 мл углекислоты в час на 1 г веса тела животного [Hansson, Grodzinski, 1970; Балахонов, 1974; Башенина, 1977]. Принимая в среднем вес полевки в 20 г, а их численность в летний период в 100 особей на 1 га, можно приблизительно оценить поступление углекислого газа от этих животных. При указанных значениях за сутки 100 полевок выделяют около 150 л CO_2 . Учитывая, что в контрольном варианте в среднем с 1 m^2 луга выделяется 300 мл CO_2 в час, и экстраполируя эти данные на гектар условно нетронутого полевками луга, получим, что за сутки с этой площади продуцируется около 70 тыс. л углекислого газа, т.е. в 500 раз больше, чем его выделяют полевки.

Рис. 9. Динамика выделения CO_2 из почвы в течение летнего периода

1 - контроль; 2 - секция с 30%-ной потравой растительности полевками; II - время потравы



В наших опытах по изучению влияния полевок на углекислотный режим почвы плотность зверьков составляла 2 экз. на 1 м^2 . Их жизнедеятельность способствовала возрастанию интенсивности почвенного потока CO_2 ориентировочно в три раза по сравнению с контролем. Произведя соответствующие расчеты на основе приведенных выше данных, можно заключить, что при плотности полевок в 100 особей на 1 га ежесуточная добавка углекислоты, обусловленная только влиянием животных, составляет около 1000 л на 1 га. За весь же вегетационный период эта добавка оказывается равной 150 тыс. л. Отсюда можно сделать вывод, что рассматриваемое влияние полевок значительно увеличивает приходную часть углекислотного баланса биогеоценоза, что особенно важно в период наиболее интенсивной вегетации растений [Карпушкин, 1966; Ничипорович, 1968, 1973; Хит, 1972; Оканенко, 1972; и др.]. Причина этого, возможно, заключается в том, что выделение мочи и твердых экскрементов животными, а также поступление в подстилку сгребенных, но не съеденных растений интенсифицируют размножение почвенной микрофлоры и микробиологические процессы в почве.

В заключение отметим, что воздействие полевок на луговую растительность (30%-ная потрава) не привело к необратимым сдвигам в характере углекислотного режима почвы и ее уреазной активности. С одной стороны, это может свидетельствовать об эффективности биоценотических регуляторных механизмов, а с другой - о тесной функциональной координированности всех компонентов лугового биогеоценоза.

ВЛИЯНИЕ ПОЛЕВОК НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ РАСТЕНИЙ

Значительное число видов многолетних растений на лугах представлена парциальными кустами - совокупностью нескольких побегов, имеющих общую корневую систему [Серебряков, 1959]. Поесть растения, животные-фитофаги, в том числе и полевки, в одних случаях срывают все ортотропные побеги такого растения, но чаще отторгаются только часть их, а оставшиеся продолжают расти и развиваться до конца вегетации. Поэтому можно полагать, что по многим физиолого-биохимическим показателям поврежденные растения будут отличаться от интактных. В связи с этим наибольший интерес представляло выяснение характера коррелятивных отношений в по-

врежденных растениях. Основное внимание нами было сосредоточено на изучении таких вопросов, как интенсивность фотосинтеза, направленность его метаболизма, динамика пигментов, активность белок-синтезирующей системы листьев, количество клеток в листьях и число хлоропластов в клетках.

Фотосинтез изучался в основном на двух доминантных видах — сныти и клевере-растениях, составляющих основу рациона полевок. При этом растения были сгруппированы в четыре варианта.

1. Растения, не подвергавшиеся воздействию полевок (контроль).
2. Подстриженные растения (имитация погрыза полевками).
3. Растения, не тронутые полевками, но взятые с потравленного участка.
4. Растения, частично погрызенные полевками.

В последний вариант входили растения, у которых из двух или четырех побегов, отходящих от одной корневой системы, половина была съедена полевками. Такие растения фактически можно приравнивать к растениям с 50%-ной дефолиацией.

1. Интенсивность фотосинтеза

Сныть (*Aegopodium podagraria*)¹. Данные по изменению интенсивности фотосинтеза растений сныти в течение летнего периода представлены на рис. 10. Их анализ показывает, что через двое суток после начала потравы интенсивность фотосинтеза в листьях погрызенных растений резко взросла и почти в полтора раза стала превышать таковую интактных растений контроля. Самая высокая скорость фотосинтеза у погрызенных растений отмечалась через пять дней после повреждений (13,6 мг CO_2 в час на 1 dm^2 площади листьев). Довольно высокой она была и у растений с искусственной потравой. В это время она составила 10,5 мг CO_2 в час на 1 dm^2 листьев, что почти в два раза превышало уровень фотосинтеза контрольных растений и растений, не тронутых полевками. Если принять интенсивность фотосинтеза интактных растений контроля за 100%, то превышение скорости ассимиляции углерода у растений других вариантов в это время составит: у погрызенных — 210%, у подстриженных — 155; у нетронутых полевками — 105% (рис. 11). Таким образом, косвенное воздействие полевок на данном этапе еще не отразилось на интенсивности исследуемого процесса в растениях, не поврежденных полевками.

Измерения, проведенные через 10 дней после потравы, показали спад интенсивности фотосинтеза у растений: поврежденных полевками; подстриженных. У контрольных же растений и растений, испытавших лишь косвенное воздействие полевок, скорость ассимиляции углерода продолжала оставаться на одном уровне. Уменьшение

¹ Ввиду того, что вегетативные побеги у данного вида преобладали над генеративными в примерном соотношении 100:4, все исследования у сныти проводились на листьях вегетативных побегов.

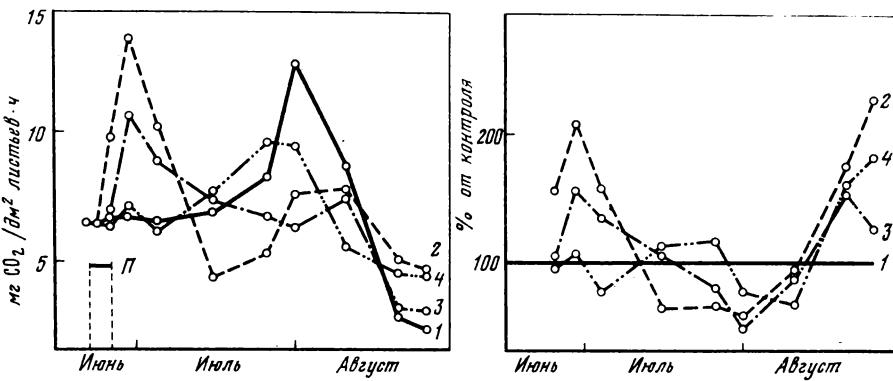


Рис. 10. Интенсивность фотосинтеза листьев сняты разных вариантов опыта в течение летнего периода

1 – контроль; 2 – погрызенные полевками растения; 3 – подстриженные растения; 4 – нетронутые полевками растения, но находящиеся на опытных площадках; П – время потравы

Рис. 11. Интенсивность фотосинтеза листьев погрызенных полевками (2), подстриженных (3) и нетронутых грызунами (4) растений сняты в % от уровня фотосинтеза растений на контрольных площадках (1)

скорости фиксации CO_2 у растений в первых двух вариантах было зарегистрировано спустя еще 12 дней (15 июля). В этот момент у погрызенной сnyти интенсивность фотосинтеза оказалась минимальной (4,4 мг CO_2). У растений с имитированной потравой падение скорости фотосинтеза оказалось не столь резким, а интенсивность ассимиляции углерода оказалась практически такой же, как и у нетронутых полевками растений (7,5 мг CO_2). Фотосинтез же растений контроля и с косвенным воздействием полевок к этому времени немного возрос. Причем растения на участке, где побывали полевки, но не тронутые последними, фотосинтезировали с несколько большей активностью, чем интактные растения контроля. Возможно, это объясняется тем, что в данный период произошли некоторое улучшение условий минерального питания не тронутых полевками растений и ослабление между ними конкурентных отношений.

В дальнейшем (со второй половины июля) скорость фотосинтеза у неповрежденных растений сnyти продолжала возрастать, в конце месяца в контрольном варианте она достигла высокой активности (12,5 мг CO_2). Растения, не тронутые полевками, фотосинтезировали менее активно (около 10 мг CO_2). Активизировался этот процесс и у растений, погрызенных полевками. Лишь у подстриженной сnyти интенсивность фиксации CO_2 продолжала снижаться. После 10 августа снижение интенсивности фотосинтеза наблюдалось у растений всех четырех вариантов.

Характеризуя в целом зафиксированный ход фотосинтеза в листьях растений сныти, можно выделить две особенности. Первая из них заключается в том, что повреждение растений полевками и искусственная имитация погрыза приводят к характерной реакции деформированных растений-гиперфункции фотосинтеза. Причем у погрызенных растений за более выраженным подъемом следует более резкий его спад, в то время как у подстриженных растений колебания интенсивности фотосинтеза в этот период выражены не так значительно. Вероятно, здесь проявилась неадекватность имитации погрыза непосредственному воздействию полевок. В качестве второй особенности следует отметить неодинаковое возрастание скорости фотосинтеза, происшедшее в конце июля – начале августа, у растений сопоставляемых вариантов. Сам факт повышения скорости фиксации CO_2 , вероятно, объясняется тем, что в этот период у сныти протекают энергичные формообразовательные процессы, идущие с потреблением большого количества энерго-пластических веществ (за счет формирования почек возобновления), и происходит усиленное накопление питательных веществ. В определенной степени это подтверждается набором продуктов фотосинтеза в конце лета (см. раздел 3). Поскольку более детально направленность фотосинтетического метаболизма будет обсуждаться ниже, здесь только отметим, что общее увеличение фиксации углерода сопровождалось значительным усилением синтеза наиболее энергоменных соединений – углеводов, особенно сахарозы. Количество последней в это время возросло в шесть–восемь раз по сравнению с уровнем сахарозы в июле и составило более половины всего включаемого углерода (^{14}C). При этом следует учитывать, что сахароза является наиболее распространенной формой транспорта веществ при передвижении продуктов фотосинтеза из листа в запасающие органы – аттрагирующие центры [Курсанов, 1976].

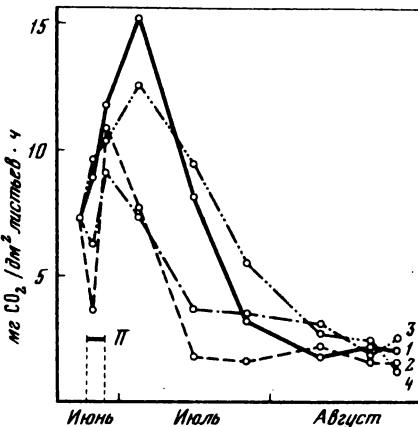
Более выраженная активизация фотосинтеза у интактных растений контрольного варианта (в конце июля) по всей вероятности обусловливалась тем, что эти растения не испытывали на себе ни прямого, ни косвенного воздействия полевок, которые могли повлиять на естественный ход морфогенетических процессов растений в других вариантах опыта (у погрызенных и подстриженных растений возрастание скорости фотосинтеза оказалось меньшим, чем у нетронутых, и произошло в более поздние сроки).

Клевер (*Trifolium medium*). Фиксация углекислоты у этого растения в течение лета шла с различными скоростями и изменялась от 15 до 1,5 мг CO_2 в час на 1 дм² листьев (рис. 12). Причем в первую половину лета растения контрольного варианта фотосинтезировали значительно производительнее, чем в конце вегетационного сезона.

Судя по кривой, описывающей ход фотосинтеза у интактных растений контрольного варианта, начало эксперимента (потравы) совпало с периодом увеличения фотосинтетической фиксации углерода у этого растения, которое было вызвано бутонизацией и начинаящимся цветением. Сгрызание и подстрижение растений привели к тому,

Рис. 12. Интенсивность фотосинтеза листьев клевера в разных вариантах опыта в течение летнего периода

1 - контроль; 2 - погрызенные полевками растения; 3 - подстриженные растения; 4 - не тронутые полевками растения, но находящиеся на опытных площадках; II - время потравы



что уже через сутки после такого воздействия у них скорость ассимиляции углерода снизилась. Причем более глубокая депрессия — с 7,2 до 3,6 мг CO_2 в час на 1 dm^2 листьев — наблюдалась у растений, погрызенных полевками. Последующие измерения, проведенные через трое суток после начала эксперимента, показали существенное усиление ассимиляции углекислоты растениями, поврежденными грызунами и подстриженными. При этом более сильное увеличение скорости фотосинтеза — у погрызенных полевками растений (по сравнению с подстриженными). У интактных растений контрольного варианта и растений, не тронутых животными, возрастание фотосинтетической активности происходило до 3 июля, после чего последовало резкое ее снижение. Нужно отметить, что если на начальных этапах эксперимента различия в скорости фотосинтеза контрольных, погрызенных, подстриженных и не тронутых полевками растений были довольно значительные, то в конце наблюдения (на заключительных этапах вегетации) у растений всех вариантов опыта скорости фиксации CO_2 были сходны.

При сопоставлении данных рис. 10 и рис. 12 выявляется несколько различный ход фотосинтеза у интактных (контрольных) растений сныти и клевера в течение летнего периода. Если у сныти естественное усиление фиксации CO_2 отмечено в конце июля — начале августа, то у клевера оно наблюдалось на месяц раньше. Как уже указывалось выше, у сныти это было обусловлено образованием почек возобновления и усиленным накоплением запасных питательных веществ, а у клевера подъем фотосинтетической активности, по-видимому, связан с подготовкой растений к цветению. Эти предположения основаны на многочисленных данных ряда авторов, которые показали зависимость интенсивности фотосинтеза от онтогенетического этапа развития растений [Катунский, 1939; Макаров 1950, 1951; Горбунова, 1956; и др.]. Как правило, наибольшая скорость фиксации углерода наблюдается у растений в период формирования генеративных или запасающих органов, что связано с потреблением значительного количества энерго-субстратных веществ.

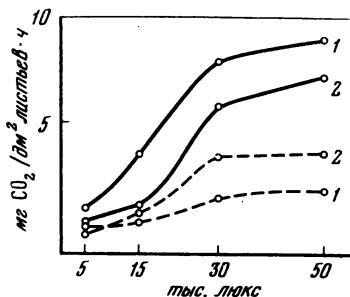
Различия другого рода выявляются при сопоставлении хода фотосинтеза растений сныти и клевера, погрызенных полевками (см. рис. 10, 12). Повреждение растений сныти, приводящее к 50%-ной дефолиации, вызвало резкое усиление фиксации углерода листьями оставшегося побега. Аналогичное явление, только менее выраженное, наблюдалось также и у растений с имитированной потравой. Дефолиация же клевера не только не увеличила в них фотосинтетическую активность, но, напротив, вызвала вначале депрессию, после которой скорость фиксации CO_2 хотя и стала возрастать, но не достигла величины контрольного варианта. Следовательно, сокращение ассимилирующей поверхности (нарушение коррелятивных отношений) не во всех случаях сопровождается гиперфункцией фотосинтеза у оставшихся листьев. По-видимому, реакция растений на дефолиацию зависит от степени функциональной нагрузки пластидного аппарата в момент повреждения, которая, в свою очередь, определяется текущими потребностями онтогенетического периода и должна быть видоспецифичной. Так, если у сныти увеличение функциональной нагрузки на оставшиеся листья со стороны аттрагирующих центров произошло при средних скоростях фотосинтеза, когда имелся определенный резерв для его усиления, то у клевера момент повреждения совпал с периодом наиболее значительной естественной активизации фотосинтеза. Поэтому воздействие полевок привело не к увеличению фотохимической активности хлоропластов, а, напротив, к их некоторой функциональной депрессии. Это предположение подтверждается опытами по воздействию полевок в более поздние сроки вегетации — стравливание клевера во второй половине июля вызвало усиление фотосинтеза в погрызенных растениях. Все сказанное может свидетельствовать о том, что компенсаторный эффект фотосинтетической реакции со стороны того или иного вида растений при нарушении коррелятивных отношений между величиной ассимилирующих органов и потребляющих центров определяется не только степенью нарушений [Казарян, 1969; Мокроносов, Иванова, 1971; Иванова, 1972], но и фазой онтогенеза, в которой находится растение в момент повреждения.

2. Световые кривые фотосинтеза

Погрызенные и интактные растения сныти и клевера различались не только по интенсивности фотосинтеза в течение летнего периода, но и соотношением к световому режиму. На рис. 13 представлены световые кривые, снятые через 20 дней после потравы. Анализ этих данных показывает, что погрызенные и интактные растения имеют разный максимум светового насыщения: если контрольные растения клевера и сныти не вышли на плато насыщения даже при 50 тыс. люкс, то растения, погрызенные полевками, такого уровня достигли практически уже при 30 тыс. люкс. Возможно, что это обуславливается интегральной реакцией пигментных систем на повреждающее действие полевок.

Рис. 13. Световые кривые фотосинтеза листьев клевера (1) и сныти (2)

Сплошная линия — контроль, пунктир — опыт



Таким образом, полевки, сгребая побеги растений, не только нарушают режим освещенности в растительном покрове, но и вызывают в поврежденных растениях определенные изменения фотохимических реакций на этот световой режим.

3. Направленность фотосинтетического метаболизма

Сныть. Воздействие полевок на растения сныти как правило к изменению скорости фиксации CO₂, так и сказалось на направленности фотосинтеза. В листьях погрызенной полевками сныти через сутки после повреждения включение радиоактивной метки в фосфорилированные соединения (фосфоглицериновая кислота и фосфорные эфиры) по сравнению с контролем возросло в три раза (рис. 14). Почти в два раза увеличилась радиоактивность сахарозы и несколько меньше олигосахаров, но значительно всего в погрызенных растениях усилился синтез аланина. Через сутки в этой аминокислоте метки было в три раза больше, чем в контроле, а через двое — в пять раз. В то же время радиоактивность глутамата и суммы серина-глицина изменилась не так значительно и лишь на девятый день после погрызки в серине-глицине возросла по сравнению с контролем примерно в два раза. Однако к этому времени содержание радиоактивного углерода в сахарозе у листьев опытного варианта достигло максимальной величины — 110 мкмоля в пересчете на ¹⁴CO₂. В этот период оказалась максимальной разница по сахарозе в листьях разных вариантов, поскольку в интактных растениях сохранялся ее относительно постоянный уровень. Измерения, проведенные в середине июля, показали значительное уменьшение метки в этом углеводе, после чего последовал новый кратковременный подъем, а затем снова спад. На заключительных этапах эксперимента синтез сахарозы в погрызенных и интактных листьях сныти оказался примерно одинаковым (8,8 и 7,8 мкмоля соответственно).

Следует обратить внимание на относительно меньшее возрастание радиоактивной метки в аминокислотах у листьев погрызенных растений сныти по сравнению с углеводами (особенно на начальных этапах после повреждения), хотя литературные данные свидетельствуют о быстром и значительном увеличении синтеза аминокислот дефолиированных растений [Казарян, 1969; Мокроносов, Иванова, 1971; Иванова, 1972]. В данном случае это несоответствие, воз-

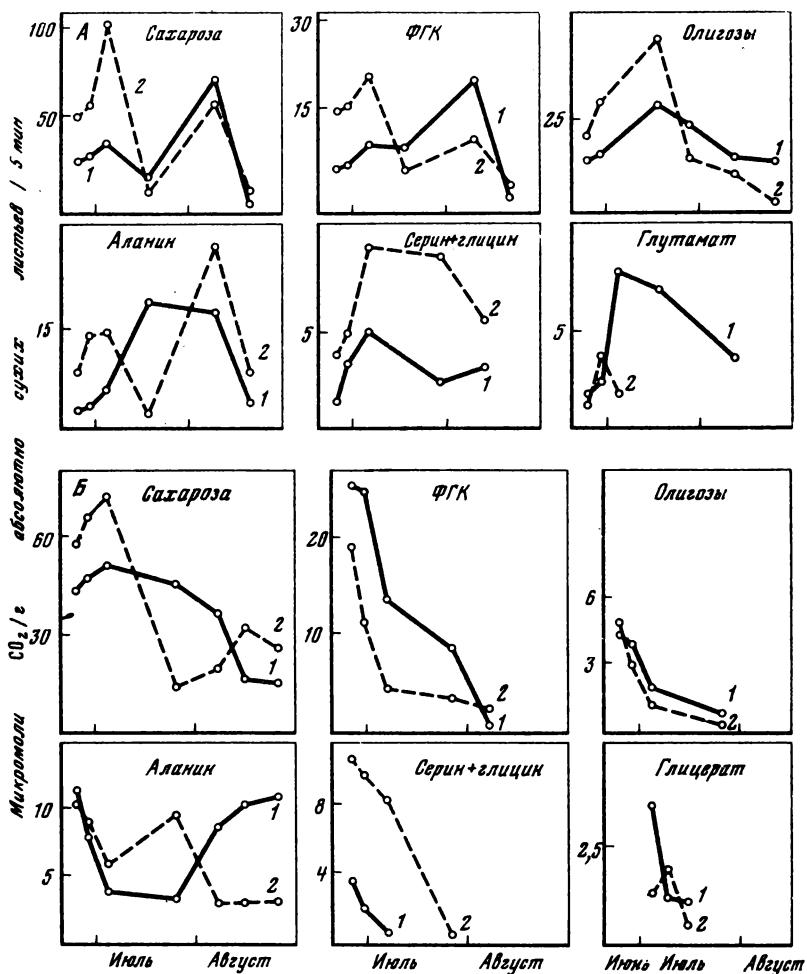


Рис. 14. Направленность фотосинтетического метаболизма углерода ^{14}C у интактных (1) и поврежденных полевками (2) растений сныти (А) и клевера (Б)

можно, обусловлено разными объемами фотосинтетических пулов у разных растений, а также неодинаковой скоростью утилизации аминокислот в процессе метаболизма сныти. Особенно это справедливо, по-видимому, для глутаминовой кислоты, радиоактивность которой в опытном варианте не превышала 5 мкмоляй, тогда как известно, что эта аминокислота занимает ключевое место в утилизации азота в клетке посредством переаминирования аминогрупп [Биохимия растений, 1968].

Определенный интерес представляет динамика свободного аланина в листьях интактных и поврежденных растений сныти в течение

летнего периода. Если у первых количество радиоуглерода в этой аминокислоте более или менее равномерно повышалось в первой половине летнего периода, а с серединой июля стало уменьшаться, то в листьях поврежденных растений концентрация аланина после погрыза возросла в пять раз, а затем резко снизилась, т. е. в июле отмечалась противоположная направленность этого процесса в опыте и контроле.

Клевер. Своеобразная картина направленности фотосинтетического метаболизма наблюдалась у клевера (см. рис. 14). Удельная активность сахарозы через сутки после погрыза оказалась, как и у сныти, несколько выше, чем в контроле, несмотря на снижение, в это время интенсивности фотосинтеза поврежденных растений по сравнению с интактными. Большее включение метки ^{14}C у погрызенных растений обнаружилось на первых этапах после воздействия полевок и в сумме серина-глицина. С другой стороны, содержание фосфорилированных соединений (фосфоглицериновой кислоты и фосфорных эфиров) и органических кислот больше было в неповрежденных растениях, чем в поврежденных.

Таким образом, воздействие полевок на клевере, обусловило определенный сдвиг в направленности фотосинтетического метаболизма поврежденных растений – усилило синтез углеводного и аминокислотного компонентов и уменьшило образование глицерата и фосфорилированных соединений. Однако на заключительных этапах эксперимента (в конце летнего периода) количество свободных низкомолекулярных продуктов фотосинтеза (кроме аланина) в растениях клевера разных вариантов опыта оказалось примерно одинаковым, в чем обнаружилось известное сходство с динамикой образования этих соединений у сныти.

Сравнивая влияние полевок на направленность фотосинтетического метаболизма в исследуемых растениях, следует отметить, что у сныти после погрыза среди аминокислот особенно возрос синтез аланина, у клевера же произошло более значительное увеличение суммы серина-глицина. В общем повреждение полевками сныти вызвало в листьях этого растения на начальных этапах после повреждения сдвиг в сторону аминокислотной направленности фотосинтеза. Кроме того, если у сныти почти весь набор идентифицированных соединений (за исключением глутамата и серина) присутствовал постоянно на радиоавтографах хроматограмм всех летних проб, то у клевера с начала августа включение метки $^{14}\text{CO}_2$ происходило исключительно в сахарозу и аланин (см. рис. 14).

4. Кинетика фотосинтетического метаболизма

При оценке влияния жизнедеятельности полевок на фотосинтез, помимо выяснения интенсивности фиксации углекислого газа и направленности фотосинтетического метаболизма растений на поврежденных и контрольных участках, мы исследовали кинетику превращения $^{14}\text{CO}_2$.

На рис. 15 представлены данные по кинетике фотосинтетического метаболизма углерода ^{14}C (при экспозиции от 10 с до 12 мин)

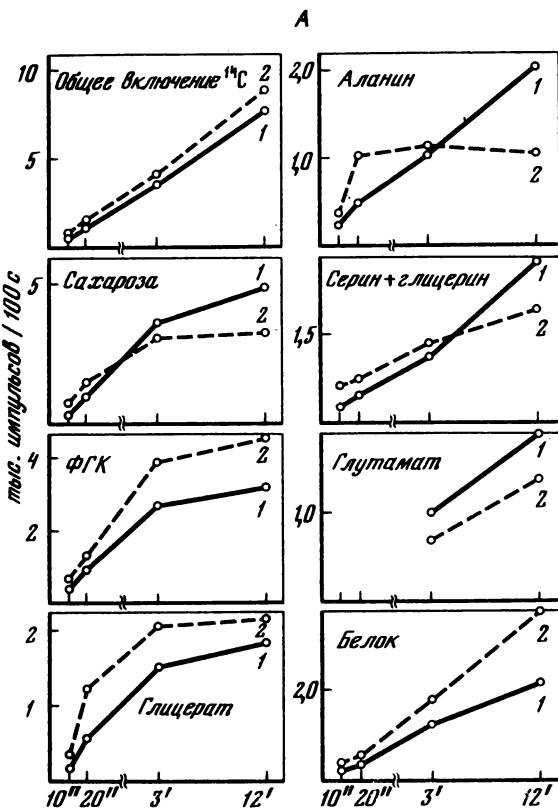
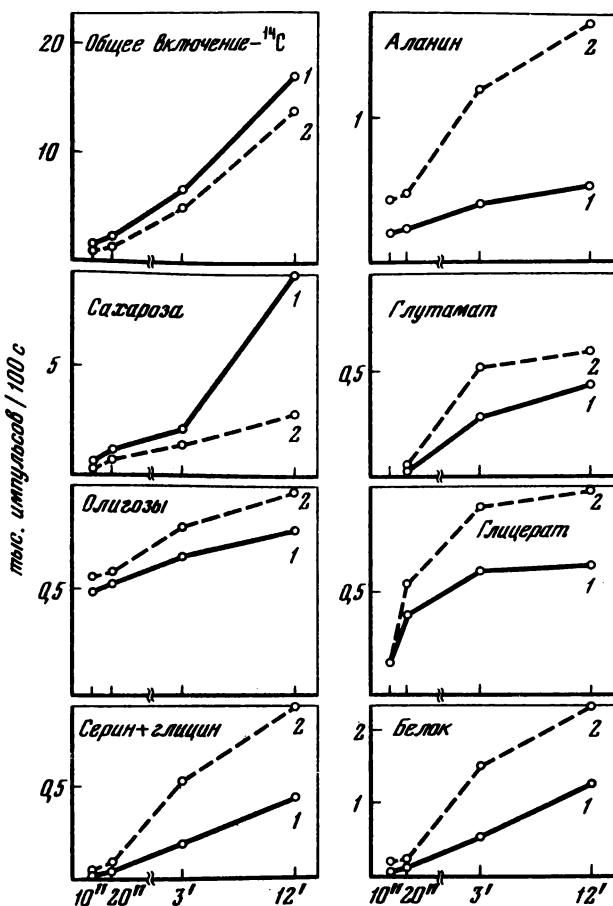


Рис. 15. Динамика углерода ^{14}C в опыте по кинетике фотосинтетического метаболизма у сныти (A) и клевера (B) при экспозиции листьев в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ от 10 с до 12 мин

1 – контрольные растения; 2 – растения, погрызенные полевыми

в листьях сныти и клевера на 17-й день после воздействия полевок. Судя по общему включению $^{14}\text{CO}_2$, погрызенные и контрольные растения сныти обладали примерно одинаковой скоростью поглощения радиоуглерода. Однако динамика содержания ^{14}C по отдельным соединениям оказалась различной. В первую очередь привлекает внимание разная величина поступления метки в аланин у погрызенных и интактных растений сныти. Так, в листьях поврежденных растений максимальное содержание радиоуглерода в этой аминокислоте отмечалось уже через 20 с после пребывания листьев в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$, в то время как в листьях контрольного варианта поступление метки в аланин продолжалось до конца экспозиции. В листьях погрызенных растений наблюдалось также усиление образования серина и глицина. Об этом говорит более чем двукратное увеличение

б



радиоактивности этих аминокислот в первые 20 с у поврежденных растений по сравнению с интактными. С одной стороны, это свидетельствует о сдвиге фотосинтетического метаболизма у погрызенных растений сняты (на 17-й день после повреждений) в сторону образования аминокислот, а с другой – об ускорении скорости их утилизации.

Следует отметить, что время проведения кинетического опыта у сняты совпало с периодом низкого содержания у нее сахарозы среди продуктов фотосинтеза, поэтому существенная доля ассимилированного углерода пришлась на аминокислоты. Об ускоренной утилизации аминокислот в погрызенных растениях может также свидетельствовать большее включение радиоуглерода в белки листьев данного варианта. Отмечается и некоторое увеличение синтеза фо-

сфорилированных продуктов (ФГК и фосфорных эфиров), а также глицерата в поврежденных растениях сныти.

Результаты опыта со снытью позволяют предполагать, что в клетках листьев поврежденных или частично дефолированных фитофагами растений увеличение энергетического потенциала сопровождается сдвигом фотосинтетического метаболизма в сторону усиления синтеза аминокислот.

В листьях интактных растений клевера общая ассимиляция ^{14}C в опыте по выяснению кинетики фотосинтетического метаболизма оказалась несколько выше, чем у поврежденных (см. рис. 15).

Проведенная идентификация продуктов фотосинтеза по отдельным соединениям показала, что величина в них метки ^{14}C не во всех случаях коррелировала с общей величиной поглощенного радиоуглерода. В погрызенных растениях клевера, так же как и у сныти, оказался усиленным аминокислотный путь, и в частности аланина и суммы серина-глицина. Но если у сныти удельная активность аланина вышла на плато через 20 с, то у клевера она продолжала возрастать до конца экспозиции. В поврежденных растениях клевера к концу экспозиции произошло почти трехкратное усиление биосинтеза серина и глицина и лишь увеличение глутамата оказалось менее значительным. Здесь же следует заметить, что включение метки в белки у погрызенных растений клевера почти вдвое превысило общую радиоактивность белка контрольных растений.

Проведенный кинетический опыт по фотосинтетическому метаболизму углерода подтверждает сделанный ранее вывод о сдвиге фотосинтетической направленности у поврежденных растений сныти и клевера в сторону синтеза свободных аминокислот и белков, что произошло за счет снижения синтеза углеводов, и в первую очередь сахарозы (особенно со второй половины летнего периода).

5. Динамика содержания пигментов

Учитывая тесную взаимосвязь между процессами фотосинтеза и содержанием пигментов в листьях растений, параллельно с измерением интенсивности ассимиляции CO_2 мы определяли концентрацию основных пигментов—хлорофиллов *a* и *b* и сумму каротиноидов в погрызенных и интактных растениях сныти и клевера.

Максимальная концентрация хлорофилла *a* в поврежденных растениях сныти наблюдалась через пять дней после погрыза, а хлорофилла *b* — через восемь дней (рис. 16). В этот период отношение хлорофиллов *a* и *b* равнялось 2,7, что являлось обычным значением в концентрации этих пигментов.

В интактных растениях сныти такого выраженного подъема в содержании хлорофиллов не оказалось, но отношение между двумя их формами было несколько выше и в среднем колебалось от 2,8 до 4 (за исключением второй половины августа, когда их отношение значительно возросло). При этом разница между максимальным и минимальным содержанием хлорофилла *b* в листьях контрольных рас-

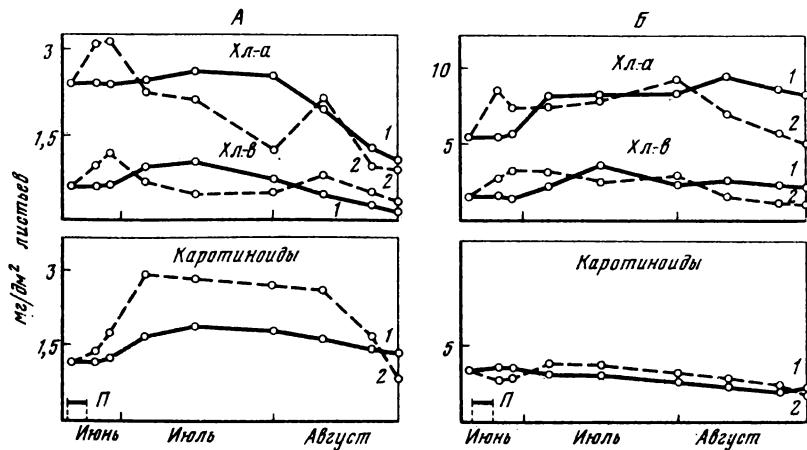


Рис. 16. Динамика хлорофиллов *а* и *в* и каротиноидов в листьях контрольных (1) и погрызенных полевками (2) растений сныти (А) и клевера (Б); П — время потравы

тений оказалась девятикратной. Характер динамики концентрации хлорофиллов *а* и *в* в интактных растениях в целом совпадал.

Под воздействием полевок в листьях сныти существенно изменилось содержание каротиноидов. Количество желтых пигментов увеличилось уже через сутки после погрыза (см. рис. 16). Концентрация каротиноидов в поврежденных растениях оказалась максимальной через 12 дней после воздействия полевок: в полтора раза превышала содержание каротиноидов в контрольных растениях. В дальнейшем этот довольно высокий уровень желтых пигментов в поврежденных полевками растениях сохранялся до конца первой декады августа, после чего их концентрация стала резко снижаться. К концу наблюдения она оказалась ниже, чем в растениях контрольного варианта. В интактных растениях сныти содержание каротиноидов повышалось до начала июля, а в дальнейшем оставалось практически одинаковым до конца эксперимента.

Сравнивая динамику хлорофиллов *а* и *в* у поврежденных растений сныти (см. рис. 16) с интенсивностью в них фотосинтеза (см. рис. 10), можно констатировать, что между фотосинтезом и концентрацией пигментов наблюдается определенная корреляция. У интактных растений такой четкой связи не оказалось.

Динамика содержания основных пигментов в листьях клевера представлена на рис. 16. В первые дни после воздействия полевок в поврежденных растениях клевера (как и у сныти) произошло увеличение содержания хлорофиллов *а* и *в*. Концентрация хлорофилла *а* возросла в полтора раза, а хлорофилла *в* почти в два раза по сравнению с контролем. В дальнем содержание хлорофиллов в погрызенных и интактных растениях клевера сравнялось и держалось пример-

но на одном уровне до начала августа, а затем у поврежденных растений концентрация хлорфиллов снизилась.

Воздействие полевок на клевер привело также к изменению количества каротиноидов в листьях погрызенных растений. Как и в опыте со снытью, их содержание возросло, но в несколько более поздние сроки после повреждений. Следует отметить, что в листьях клевера содержание каротиноидов в среднем оказалось примерно в полтора раза, хлорофилла *a* в два с половиной раза, а хлорофилла *b* в два раза выше, чем в листьях сныти. Корреляция динамики пигментов с интенсивностью фотосинтеза у клевера не установлено.

Мы уже отмечали, что обнаруживается определенная взаимосвязь между величиной концентрации хлорфиллов *a* и *b* в поврежденных растениях сныти и интенсивностью фотосинтеза в этих растениях. Данная зависимость по всей вероятности является функциональной и может объяснить некоторые феномены, связанные с гиперфункцией фотосинтеза. Прежде всего это относится к снижению интенсивности фотосинтеза, наступающему, после периода повышенной активности ассимиляционного аппарата – гиперфункции. Она вызывается нарушением коррелятивных отношений, частным случаем которых является частичная дефолиация. Некоторые авторы наблюдали это явление [Мокроносов, 1970; Иванова, 1972; и др.], однако факт снижения функциональной активности фотосинтеза листьев не получил объяснения.

Исходя из полученных нами данных по динамике содержания основных пигментов в листьях растений и активности их ассимиляционного аппарата, можно предположить, что "внеплановое" (незапrogramмированное в онтогенезе) повышение функциональной нагрузки на лист сопровождается усиленным образованием и последующим преждевременным старением хлорофила, в результате которого нарушается относительное равновесие реакций метаболизма пигментов – процессы диссимиляции пигментов начинают преобладать над их синтезом, что и может являться причиной снижения фотохимической активности хлоропластов. Учитывая также их большую генетико-биохимическую автономность и многогранную роль в различных сторонах фотосинтетического процесса (участие в синтезе не только пигментных систем, но и ферментов углеродного пути, в том числе и карбоксилирующих), такое предположение вполне допустимо.

Что касается каротиноидов, то следует отметить еще одну возможную причину увеличения их концентрации в поврежденных растениях – изменение радиационного режима, возникающего в ценозах после сгрызания полевками некоторой части растений (разрежение травостоя). Это вполне возможно, так как увеличение суммы каротиноидов отмечено и в нетронутых полевками растениях, взятых с поврежденных площадок, что согласуется с мнением о защитной роли желтых пигментов в растениях от неблагоприятных факторов, в том числе и от избыточного освещения [Озолина, Мочалкин, 1972, 1975].

Таким образом, прямое повреждение растений полевками на начальных этапах после их воздействия вызывает активацию ряда физиолого-биохимических функций, важнейшей из которых являются фотосинтез и сопряженные с ним процессы биосинтеза пигментов, и в первую очередь хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов.

6. Скорость биосинтеза белка в листьях растений

Выше уже отмечалось, что нарушение коррелятивных отношений целого растения вызывает изменения не только в фотосинтетическом метаболизме поврежденного растения, но и в других сопряженных с ним процессах. На рис. 17 представлен график включения лейцина ^{14}C в белки листьев интактных и погрызенных растений сныти, анализ которого показывает, что растения этих вариантов опыта определенным образом отличались активностью белок-синтезирующей системы. Прежде всего нужно отметить резкую интенсификацию биосинтеза белка у погрызенных растений сразу после воздействия полевок. За первые пять дней после повреждения радиоактивность белка в растениях возросла почти вдвое. В абсолютных величинах количество активного лейцина в листьях погрызенных растений в этот период составило 7,8 мкг против 4,4 мкг в контроле. Увеличение скорости синтеза белка в растениях опытного варианта продолжало возрастать до 30 июня (восьмой день после потравы), после чего она стала уменьшаться, но все еще несколько превышала уровень контроля. К середине июля количество метки в белках растений поврежденных и не тронутых полевками, сравнялось. К этому времени произошло значительное усиление биосинтеза белков в листьях интактных растений. В дальнейшем скорость включения лейцина ^{14}C в белки листьев растений обоих вариантов стала синхронно снижаться.

При сопоставлении данных по включению лейцина в белки листьев сныти с показателями интенсивности фотосинтеза этого растения обнаруживается определенное сходство в характере динамики рассматриваемых процессов. Это особенно выражено у погрызенных растений на начальных этапах после воздействия полевок.

Характер изменения скорости включения лейцина ^{14}C в белки листьев клевера в целом был такой же, как и у сныти (см. рис. 17).

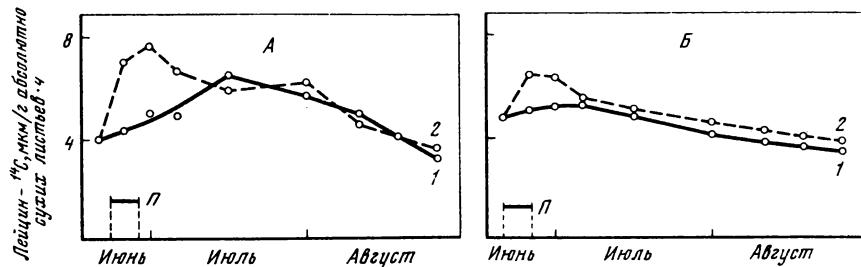


Рис. 17. Включение лейцина ^{14}C в белки листьев сныти (A) и клевера (B)

1 – контроль; 2 – погрызенные растения; II – время потравы

Однако если интенсивность ассимиляции углекислоты у погрызенных листьев клевера была несколько ниже интактных, то скорость включения меченого лейцина оказалась выше (у сныти эти процессы, как уже отмечалось, протекали синхронно).

Таким образом, нарушение коррелятивных связей при частичном удалении надземной сферы растений приводит к активации белок-синтезирующей системы оставшихся листьев, что, вероятно, является обязательным условием в проявлении компенсаторных реакций, направленных на нормализацию функциональных отношений между фотосинтетической способностью растения и активностью его аттрактирующих центров.

7. Вес листьев

Сгрызание побегов вызвало изменение не только фотосинтетической активности оставшихся листьев, но и веса листовой пластинки. Данные рис. 18 показывают, что сразу после повреждения сныти удельный вес ее листьев увеличился почти на 15% по сравнению с листьями контрольного растения. Это различие (хотя и менее выраженное) сохранилось до конца июля, в дальнейшем оно постепенно уменьшилось и в конце вегетационного периода листья растений по удельному весу в опыте и контроле практически не различались.

У клевера некоторое увеличение веса единицы площади листьев наблюдалось в период максимальной интенсивности фотосинтеза (хотя у него в отличие от сныти не было обнаружено характерных различий между весом листьев погрызенных и контрольных растений — см. рис. 18). Увеличение веса листовой пластинки во время высокой интенсивности фиксации CO_2 , и по-видимому, объясняется тем, что в данный период скорость ассимиляции продуктов фотосинтеза превышает скорость их транспорта и утилизации. При этом следует учитывать такую возможность, как депонирование веществ в свободном пространстве клетки и различных паренхимных структурах [Курсанов, Бровченко, 1969].

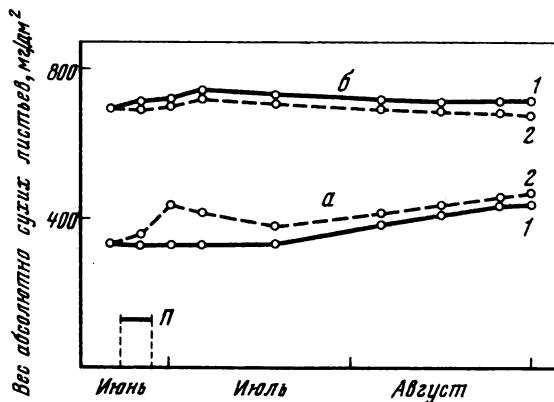


Рис. 18. Изменение веса листьев сныти (а) и клевера (б)
1 — контроль; 2 — погрызенные растения; II — время потравы

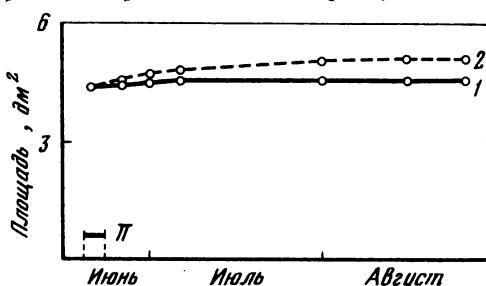
8. Площадь листьев

На рис. 19 представлен график, показывающий ход нарастания площади листьев у погрызенных и интактных растений сныти с 20 июня по 25 августа. Следует учесть, что начало наблюдений совпало с периодом завершения роста листовой пластинки. Однако если листья сныти контрольного варианта завершили рост к 5 июля, то листья погрызенных полевками растений продолжали увеличивать поверхность еще примерно в течение 10 дней, в результате чего площадь их листовой пластинки возросла по сравнению с контролем на 10%.

Во время измерения площади листьев было замечено, что с серединой июля на листьях погрызенных растений сныти стали проявляться краевые некрозы. Процесс частичного отмирания листьев у поврежденных полевками растений продолжался в течение трех недель и стабилизировался в середине первой декады августа, когда

Рис. 19. Изменение пло-
щади листьев сныти

1 – контроль; 2 – погры-
зенные растения; II – время
потравы



отмершая площадь листьев составляла примерно 15–20% листовой поверхности побега. Аналогичная картина наблюдалась на листьях сныти, у которых воздействие полевок было имитировано подстрижкой. Листья же интактных растений оставались зелеными без каких-либо следов отмирания.

Сопоставляя время появления некротических пятен на листьях поврежденных растений с интенсивностью их фотосинтеза, можно заключить, что появление некрозов произошло в период низкой ассимиляции углерода, наступившей после гиперфункции фотосинтеза. В свою очередь, рост некротического поражения листьев остановился во время августовского увеличения – фиксации CO_2 , когда скорость ассимиляции углерода почти в два раза превысила июльский уровень, при котором началось отмирание листьев.

По этому поводу можно высказать следующие предположения. Во-первых, отмеченное явление может быть следствием предшествующей фотосинтетической гиперфункции листа, так как продолжительная нагрузка на хлоропласти приводит к их повреждению и последующей деградации [Мокроносов, 1970]. Во-вторых, время спада фотосинтетической активности у погрызенных растений сныти, судя по усилению фиксации CO_2 в интактных растениях, совпало либо с периодом усиленного накопления запасных веществ для развития побегов следующего года, либо формообразовательными процессами почек возобновления – процессами, идущими с потреблением значительного количества продуктов фотосинтеза. Предыдущая же фотосинтетическая гипер-

функция листьев растений, поврежденных полевками, в какой-то степени задержала постоянно идущее обновление пигментов в хлоропластах [Шлык, 1965], поэтому в последующем диссимиляция молекул хлорофилла доминировала над скоростью их синтеза. Еще одной причиной частичного некроза листьев погрызенных растений может быть более сильное испарение влаги из почвы под разреженным травостоем.

У клевера увеличения площади листьев погрызенных растений не наблюдалось, но происходило отрастание оставных листьев из спящих почек, оставшихся после погрыза пенька. Однако вновь образуемая листовая площадь была небольшой и не превышала 10% от площади листьев целого побега.

9. Анатомия листьев

Изучение причин изменения скорости фотосинтеза при морфофизиологических нарушениях целостного растения неизбежно приводит к вопросам, связанным с выяснением регуляторных механизмов, обуславливающих функциональную компенсацию. Эта компенсация может реализовываться в растениях несколькими путями, затрагивая различные уровни организации – от молекулярного до организменного. В зависимости от биологических особенностей вида растения и степени нарушения его морфофизиологической целостности компенсаторные механизмы растения могут включаться поэтапно. Вначале происходят активация и индукция синтеза карбоксилирующих ферментов: рибулозидифосфаткарбоксилазы и ФЕП-карбоксилазы – с последующим увеличением размера и ростом хлоропластов и клеток листовой пластинки или развитием добавочных листьев из спящих почек [Мокроносов, 1970; Иванова, 1972]. В конечном итоге это может компенсировать утраченную ассимилирующую поверхность, нормализовать коррелятивные отношения в растении и возвратить фотосинтез к его оптимальным значениям. При этом следует заметить, что компенсаторные явления фотосинтеза возникают лишь на уровне растения и не проявляются на отдельных листьях или дисках.

Наша задача в процессе исследования компенсаторных явлений фотосинтеза при нарушении морфофизиологической целостности растения не только сводилась к выяснению интенсивности и направленности фотосинтетического метаболизма погрызенных полевками растений и изменения их листовой площади, но и включала изучение динамики количества клеток и хлоропластов в них у поврежденных и интактных растений сныти и клевера в течение летнего периода.

Первые пробы на анатомию листа были взяты через пять суток после погрыза растений полевками, вторые – через месяц, а трети – через два месяца после воздействия животных. Уже через пять суток после повреждения полевками растений сныти количество клеток в расчете на единицу площади уменьшилось¹. Это могло произойти в

¹ В данном случае об этом можно лишь предполагать, так как статистическая обработка материалов не показала достоверных различий сопоставляемых параметров.

результате увеличения размеров клеток в оставшихся листьях. Измерение параметров макерированных клеток под микроскопом подтвердило это предположение. Оказалось, что если в контроле ширина палисадных клеток, несущих основную фотосинтетическую нагрузку в листе, составляла 4 – 4,5 мкм, а длина от 28 до 32 мкм, то в листьях погрызенных растений сняты наряду с клетками такого размера наблюдалось довольно много клеток (около 20%) шириной 6 – 7 мкм и длиной 40 – 42 мкм, а следовательно, и большего объема. Кроме того, здесь же встречалось небольшое количество клеток шириной в 3 мкм и длиной в 17 – 18 мкм. Сооздавалось впечатление, что это недавно поделившиеся клетки палисадного мезофилла.

Различия, возникшие через пять дней после повреждения растений полевками, касались не только числа и размеров клеток, но и количества хлоропластов, содержащихся в одной клетке. Так, если при выборке из 100 палисадных клеток листа интактного растения сняты на одну клетку пришлось $21,5 \pm 5$ пластиды, то в клетке поврежденного растения – $33,0 \pm 5$, причем констатируемое различие близко к достоверному.

Последующие измерения, проведенные через месяц после потравы, выявили уменьшение клеток (в тысячах) в листьях контрольного варианта в расчете на единицу площади (с $71,5 \pm 7$ до $53,0 \pm 5$ тыс.). По-видимому, это связано с тем, что к моменту взятия первой пробы листья сняты не завершили еще своего роста и увеличение листовой пластинки происходило в этот период за счет роста клеток путем их растяжения.

Между вариантами опытов в середине лета (июль) различий практически не было не только по числу (тыс.) клеток (53 ± 5 и 59 ± 4 тыс.), но и по числу пластид, содержащихся в одной палисадной клетке (26 ± 5 и 29 ± 4 тыс.).

У клевера изменение количества клеток в листьях и хлоропластов в клетках происходило несколько по-иному, чем у сныти. В листьях контрольного варианта размеры и количество клеток оказались стабильными на протяжении всего периода наблюдения. Подсчет хлоропластов в 100 палисадных клетках клевера не выявил статистически достоверного увеличения количества пластид в листьях поврежденных растений клевера.

Таким образом, растения с нарушенными коррелятивными связями между величиной поверхности ассимиляции и аттрагирующими центрами отвечают на частичное повреждение травоядными животными морфофункциональными реакциями, которые способствуют обеспечению энерго-плástическими веществами потребляющие органы поврежденного растения. Одна из этих реакций заключается в повышении количества хлоропластов в клетке и размеров клеток, а следовательно, и в увеличении ассимилирующей поверхности оставшихся листьев. Выраженность отмеченных явлений связана с видовыми особенностями растений.

10. Грызуны и гормоны растений

Наличие ростовых процессов при восстановлении коррелятивных отношений поврежденного растения указывает на причастность к регуляторным механизмам компенсации совокупности веществ гормональной природы. Помимо их участия в эндогенной регуляции фотосинтеза, что стало известно лишь в последние годы, достаточно хорошо изучена роль, которая отводится фитогормонам и другим физиологически активным веществам в процессах роста и морфогенеза растений. Существующие данные показывают, что именно гормоны причастны к важнейшим процессам активации и репрессии тех или иных участков генома в онтогенетическом развитии животных и растительных организмов [Боннер, 1967].

Работы, посвященные интимным вопросам функционирования живого, ведутся, как правило, в плане изучения эндогенного воздействия и регуляции на организменном уровне. Поэтому все значительные успехи, достигнутые в этой области эмбриологами, генетиками и биохимиками, относятся именно к указанному уровню [Корочкин, 1977]. Однако в последнее время привлекает к себе внимание проблема регуляторного взаимодействия организмов на популяционном и биогеоценотическом уровнях.

Что касается работ, выполненных по этой тематике на биоценотическом уровне, то следует отметить, что в основном в них решаются вопросы, связанные с изучением воздействия одних растений на жизнедеятельность других (аллелопатия), и практически отсутствуют исследования по влиянию веществ, выделяемых животными, на растительность. Существуют лишь отдельные предположения о наличии в моче и твердых экскрементах травоядных животных физиологически активных веществ, оказывающих воздействие на рост и развитие травянистых растений [Вуазэн, 1959].

В 1972 г. появилось сообщение американских физиологов животных [Gordon, Fry, Vagg, 1972], которые, изучая азотистый обмен веществ на двух линиях "безмикробных" и "микробных" мышей, нашли, что те и другие выделяют с мочой ауксин в несколько тысяч раз больше, чем его содержится в съеденной пище. Было установлено, что ауксин образуется за счет окисления триптофана, содержащегося в съеденном корме. Это, вероятно, происходит в клетках печени и почек, а не при участии бактериальной флоры кишечника, т.е. данный процесс детерминирован генетически. Приведенная работа, выполненная в чисто физиологическом аспекте, дала основание полагать, что подобный обмен с таким конечным продуктом, как ауксин, сформировался не случайно, а в результате синэволюции растений и растительноядных животных и, вероятно, должен играть определенную биогеоценотическую роль. Поэтому мы решили испытать биологическим тестированием на колеоптилях овса мочу некоторых видов грызунов на содержание в последней вещества ауксиновой природы. Полученные результаты, представленные на рис. 20, указывают на содержание в моче красных полевок и леммингов веществ, стимулирующих растяжение как колеоптилей, так и ингибиторов. К последним,

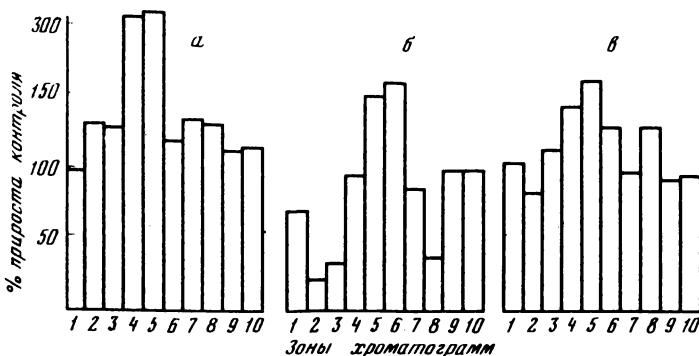


Рис. 20. Гистограмма приростов колеоптилей овса, полученная при разгонке индол-3-уксусной кислоты – ауксина (а), мочи обского лемминга (б) и красной полевки (в)

возможно, относятся вещества фенольной природы, наличие которых было обнаружено, например, в моче крыс [Tamir et al., 1972].

Однако следует отметить, что если зона ауксиновой активности мочи красных полевок совпадала с таковой метчика, где разгонялась синтетическая индолил-3-уксусная кислота (ауксин), то зона наибольшего растяжения колеоптилей хроматограммы мочи леммингов не показывала аналогичного совпадения (ее Rf оказалась выше). Это позволяет предположить наличие в моче лемминга не индолил-3-уксусной кислоты, а других аналогов этого фитогормона, обладающего ауксиновой активностью Калинин, Мережинский, 1955].

Результаты описанных экспериментов позволяют считать, что у грызунов в моче содержатся физиологически активные вещества, способные оказывать влияние на ростовые процессы растений. Это может иметь биоценотическое значение, так как, по данным Р. Уайта, интенсивность отрастания отавы находится в прямой зависимости от количества ауксина, содержащегося в "пеньках" стеблей срезанных растений [Whyte, 1950, цит. по: Вуазэн, 1959].

Влияние полевок на отрастание погрызенных растений проверялось в полевых опытах 1975 – 1976 гг., суть которых заключалась в следующем. На лугу был выбран участок со сплошным смытевым травостоем, на котором была огорожена стеклом небольшая площадка размером 1,2×2,4 м, разделенная перегородкой на две равные части. В начале июля на обеих половинах участка было пересчитано количество побегов и растения одной части площадки стравливались пашенными полевками, а на другой их срезали на такой же высоте ножницами. Причем с той половиной площадки, где растения были сострижены, удаляли не все срезанные стебли (часть из них оставляли лежать на почве, имитируя тем самым потраву, произведенную полевками на другой половине площадки). В конце августа на обеих половинах площадки пересчитывались появившиеся отавные побеги сняты, а через год подсчет побегов был проведен еще раз. Полученные ре-

Таблица 29

Влияние потравы растений пашенными полевками и выстригания на рост побегов (опыт проведен на снытевой ассоциации)

Количество побегов	Варианты	
	сострижено	потрава
Отчужденных	822	872
Отросших к концу лета	206	74
Выросших на следующее лето	728	754

результаты приведены в табл. 29. Число отросших оставных побегов на состриженной половине площадки в первый год оказалось в 2,8 раза больше, чем на потравленной. Следовательно, на потравленном полеваками участке выход одного оставного побега в среднем пришелся на 12 сгрыванных побегов, а на срезанной половине - на 4 состриженных побега.

На следующий год количество побегов сныти на обеих половинах площадки уменьшилось, но оказалось одинаковым как в варианте с подстриганием, так и в варианте с потравой. Эти результаты говорят о том, что в полевом опыте с воздействием пашенных полевок на моновидовой фитоценоз в начальный период после потравы выявлена хорошо выраженная депрессия прорастания оставных побегов, количество которых на погрызенном участке к концу первого лета оказалось значительно меньше, чем на состриженном. Однако на следующий год после воздействия полевок эта депрессия не проявилась.

Наблюдавшаяся депрессия развития отавы после сгрывания побегов сныти полеваками в определенной мере была неожиданной, поскольку наличие в моче полевок веществ, обладающих ауксиновой активностью, должно было на первый взгляд, наоборот, стимулировать отрастание отавы. Несоответствие полученных нами данных теоретики ожидаемым дает основание предположить, что конкретный результат влияния веществ, содержащихся в моче и экскрементах грызунов, - стимуляция отрастания отавы (или, напротив, ее депрессия) реализуется в зависимости от ряда факторов. К числу последних можно отнести такие, как видовой состав фитоценоза, фаза развития растений в момент повреждения, степень воздействия животных (концентрация выделяемых веществ) и некоторые другие.

ГЛАВА VI

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

При изучении взаимодействия видов, составляющих биогеоценотическое ядро, возникает необходимость учитывать процессы, происходящие в популяциях этих видов; биоценология, таким образом, тесно связывается с популяционной экологией [Шварц, 1971; Данилов, 1977]. Поэтому одной из задач нашей работы являлось исследование структуры и динамики популяций фоновых зеленоядных грызунов в связи с оценкой их влияния на формирование первичной продукции. Такого рода исследования проводились нами в основном в 1977 г. в пойменных луговых сообществах Южного Ямала. Изучение динамики численности и структуры популяции доминирующего вида – полевки-экономки – методом мечения и повторных отловов сочеталось с экспериментальной работой по выяснению степени их воздействия на интенсивность продукционных процессов растительного покрова. Кроме того, на изолированных от проникновения грызунов участках луговой растительности проводились наблюдения за суточной динамикой углекислотного баланса в типичных для площадки мечения растительных ассоциациях и за ее сезонными изменениями. Для оценки степени воздействия полевок-экономок на растительность в естественных условиях в местах с различной плотностью грызунов измерялась интенсивность поглощения CO_2 .

Территория, на которой проводилось мечение полевок, была условно подразделена на две части. На одной из них (площадью 0,75 га) растительность была представлена в основном луговыми ассоциациями (часть I участка, табл. 30). На другой части (площадью 0,38 га) располагались, кроме того, рудеральные группировки (часть II участка, см. табл. 30). Схематическое изображение размещения различных растительных ассоциаций на экспериментальном участке представлено на рис. 21.

Численность полевок в 1977 г. была высокой; минимальная плотность за период исследований составляла 72,6 экз. на га. Увеличение численности наблюдалось до второй половины июля, а затем (до середины августа) она снижалась. Количество перезимовавших особей уменьшалось (начиная со второй половины июля), и к середине августа оно составляло всего 6,3% населения опытного участка (см. табл. 30). В это же время происходило существенное уменьшение веса животных (рис. 22), что свидетельствует о физиологических изменениях, связанных со старением.

Численность прибыльных также уменьшилась в конце лета, т.е. размножение в этот период не компенсировало убыль зверьков. Это было вызвано по всей вероятности как повышенной смертностью молодняка, появившегося во второй половине лета, так и снижением рождаемости. Данные табл. 31 свидетельствуют о том, что в 1977 г. размножались в основном перезимовавшие особи и часть зверьков,

Таблица 30

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

Часть участка	Возрастные группы	Даты отловов				
		15–25 VI	8–11 VII	18–23 VII	30 VII–3 VIII	10–13 VIII
I	Перезимовавшие	<u>35</u> 46,7	<u>35</u> 46,7	<u>27</u> 36,0	<u>9</u> 12,0	<u>2</u> 2,7
	Прибыльные	<u>47</u> 62,7	<u>57</u> 76,0	<u>80</u> 106,7	<u>84</u> 112,0	<u>55</u> 73,3
II	Перезимовавшие	<u>0</u> 0	-	<u>5</u> 13,2	-	<u>4</u> 10,5
	Прибыльные	<u>0</u> 0	-	<u>32</u> 84,2	-	<u>34</u> 89,5
Весь участок	Перезимовавшие	<u>35</u> 31,0	-	<u>32</u> 28,3	-	<u>6</u> 5,3
	Прибыльные	<u>47</u> 41,6	-	<u>112</u> 99,1	-	<u>89</u> 78,8
	В общем	<u>82</u> 72,6	-	<u>144</u> 127,4	-	<u>95</u> 84,0

Примечание. В числителе – численность, экз., в знаменателе – плотность, экз. на 1 га.

Таблица 31

Количество размножающихся (беременных и лактирующих) самок среди отловленных в течение июня – августа 1977 г. полевок-экономок

Даты отловов	Перезимовавшие		Прибыльные		Все самки	
	размножавшиеся *	всего **	размножавшиеся *	всего **	размножавшиеся **	всего, экз.
15–25 июня	<u>15</u> 88,2±7,8	<u>21</u> 50,0±7,7	<u>2</u> 11,8±7,8	<u>21</u> 50,0±7,7	<u>17</u> 40,5±7,6	42
8–13 июля	<u>14</u> 82,4±9,2	<u>20</u> 38,5±6,7	<u>3</u> 17,6±9,2	<u>32</u> 61,5±6,7	<u>17</u> 32,7±6,5	52
18–23 июля	<u>13</u> 76,5±10,3	<u>18</u> 25,0±5,1	<u>4</u> 23,5±10,3	<u>54</u> 75,0±5,1	<u>17</u> 23,6±5,0	72
30 июля – 3 августа	<u>4</u> 57,1±18,7	<u>5</u> 12,8±5,3	<u>3</u> 42,9±18,7	<u>34</u> 87,2±5,3	<u>7</u> 17,9±6,1	39
10–13 августа	<u>2</u> 50,0±25,0	<u>3</u> 7,7±4,2	<u>2</u> 50,0±25,0	<u>36</u> 92,3±4,2	<u>4</u> 10,3±4,9	39

Примечание. В числителе – количество экземпляров; в знаменателе: * процент от общего количества размножающихся самок, ** процент от общего количества отловленных самок.

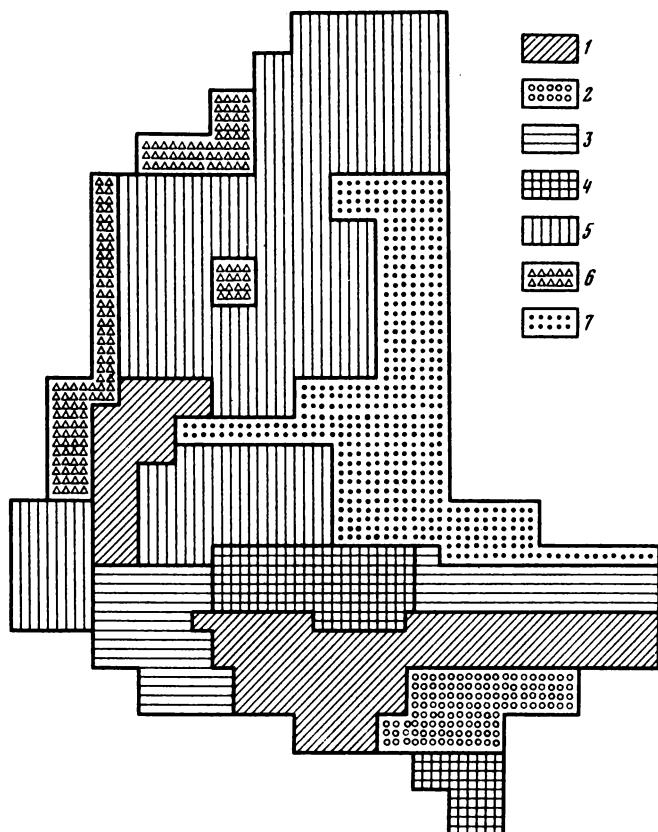


Рис. 21. Схема расположения растительных группировок на опытном участке пойменного луга (Южный Ямал)

1 - полынные группировки; 2 - ивняки; 3 - мятылковый луг с пятнами разнотравья; 4 - вейниковоосоковый луг с пятнами бекманий; 5 - осоково-вейниковый луг с примесью разнотравья; 6 - вейниковый луг; 7 - вейниково-мятылковый луг с примесью разнотравья и осок

родившихся в первой половине лета (первые генерации). Поскольку их число в течение репродуктивного периода сокращалось, во второй половине лета в популяцию вступило меньше молодняка, чем особей первых генераций. Подтверждением этому служит и тот факт, что весной 1978 г. группа перезимовавших в значительной степени состояла из животных, родившихся в июне и начале июля 1977 г. (табл. 32). Кроме того, возможно, что даже те особи из группы перезимовавших, которые весной 1978 г. были отловлены в первый раз (не помеченные в 1977 г.), не обязательно родились после прекращения наших исследований в 1977 г. (после середины августа), поскольку выбранная нами процедура отловов не позволяла пометить

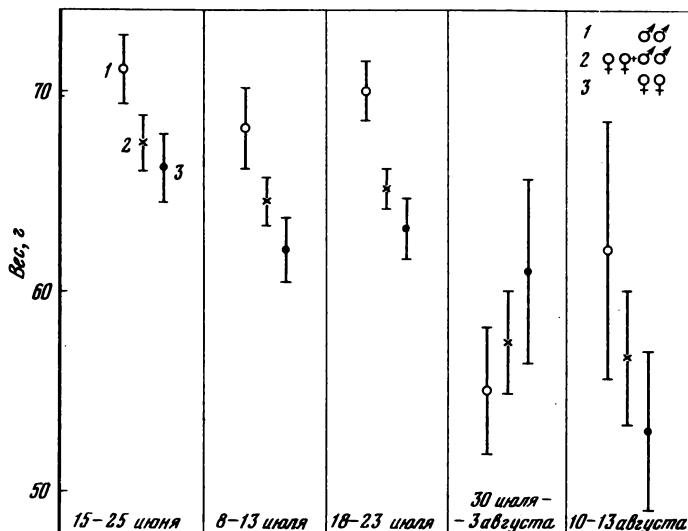


Рис. 22. Изменение веса тела перезимовавших полевок-экономок в течение лета 1977 г. (Южный Ямал)

всех животных на исследованвшейся территории. Кроме того, они могли иммигрировать на экспериментальную площадь из соседних местобитаний. Поэтому можно предположить, что доля зверьков, 'родившихся в начале прошлого сезона размножения, среди переживших зиму 1977 - 1978 гг. полевок была еще большей.

Таким образом, прибыльные первых генераций в 1977 г. в основном не давали потомства в год своего рождения, переживали зиму и составляли основу для нового цикла размножения в следующем году. Обычно же в условиях Субарктики полевки-экономки весенних и раннелетних генераций размножаются в год своего появления на свет и не доживаются до следующей весны; в следующем году рост численности происходит за счет животных позднелетних и осенних генераций [Пястолова, 1971]. Следовательно, первые генерации экономок 1977 г. функционировали как последние генерации в обычных условиях. Такая функциональная лабильность сезонных генераций, очевидно, имеет большое значение в регуляции численности и поддержании популяционного гомеостаза.

В 1977 г. пик численности полевок-экономок приходился на вторую половину июля и обуславливался вступлением в популяцию зверьков второй и третьей генераций [Пястолова, 1971; Pjastolova, 1971]. Численность первой генерации была высокой, а смертность низкой, что характерно для лет с большой плотностью полевок. Сезон размножения оказался укорочен, что, по мнению многих исследователей, типично для лет вспышек численности [Krebs, 1970; Krebs, Myers, 1974; Whitney, 1976; и др.). По данным П. Уитни [Whitney, 1976],

Таблица 32

Количество полевок-экономок, помеченных в течение лета 1977 г. среди зверьков, отлавливавшихся весной 1978 г.*

Даты мечения	Самцы		Самки		Всего	
	1**	2***	1	2	1	2
15-25 июня	0 0	1 1,4	3 4,1	1 1,4	3 4,1	2 2,7
8-15 июля	2 2,7	5 6,8	0 0	4 5,5	2 2,7	9 12,3
18-23 июля	2 2,7	2 2,7	3 4,1	5 6,8	5 6,8	7 9,6
30 июля- 3 августа	0 0	2 2,7	0 0	0 0	0 0	2 2,7
10-13 августа	0 0	1 1,4	0 0	4 5,5	0 0	5 6,8

* В числителе – количество (экз.), в знаменателе процент от общего числа отлавливавшихся весной 1978 г. полевок.

** 1 – вес менее 20 г. *** 2 – вес. более 20 г.

плотность экономок в таежном лесу близ Фербенкса (Аляска) в год пика (1969 г.) достигала 73 – 83 экз. на 1 га. С.С. Шварц с соавторами [Svarc et al., 1969] приводят цифру в 160 экз. на 1 га для лет с высокой численностью полевок на Полярном Урале. Полученные нами значения плотности населения полевок-экономок в среднем близки к приводимым в первой, а в середине лета сопоставимы с теми, которые приводятся во второй из упомянутых работ (см. табл. 30). Из этого следует, что наши исследования проводились в год пика численности экономок, т.е. в той ситуации, когда их воздействие на растительный покров должно быть наиболее ощутимо [Svarc et al., 1969].

Данные табл. 30 показывают, что плотность населения животных на двух частях опытных участков была неодинакова: к середине августа плотность полевок на второй части участка, где в начале исследования (июнь) животных практически не было, увеличилась настолько, что превысила плотность на первой части участка. При этом основную роль в заселении территории играли прибыльные животные, хотя наблюдалось и смешение индивидуальных участков перезимовавших животных (рис. 23).

В общем на всем опытном участке отмечена тенденция к смещению распределения плотности полевок по территории, так как падение численности на первой части участка сопровождалось ее увеличением на другой (табл. 30). При сравнении картин распределения

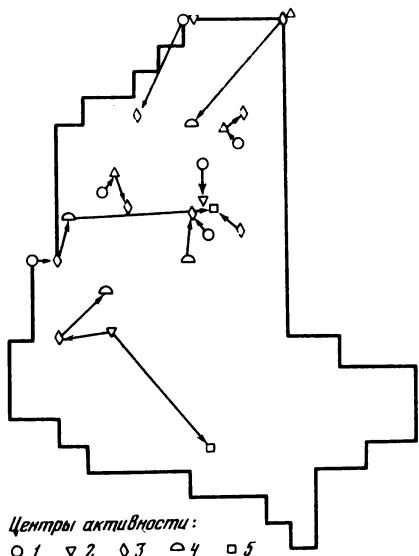


Рис. 23. Смещение центров активности перезимовавших самцов полевок-экономок в течение лета 1977 г. (Южный Ямал)

1 - 15-25 июня; 2 - 3-8 июля; 3 - 13-18 июля; 4 - 30 июня-3 августа; 5 - 10-13 августа

относительной плотности полевок на площадке мечения (степени использования территории) в начале и конце периода работы в 1977 г., а также весной 1978 г. (рис. 24, 25) оказалось, что налицо явное смещение распределения ($\chi^2 = 245,88, p < 0,005$).

Ни на одном из представленных на рис. 24, 25 временных срезов пространственного распре-

деления экономок не наблюдается равномерное размещение их индивидуальных территорий по всему лугу; всегда встречаются места повышенного скопления зверьков наряду с участками почти не заселенными, но не отличающимися значительно по составу растительности и другим условиям от заселенных. В то же время территории, используемая полевками (она рассчитывалась пограничным методом как общая площадь, занятая индивидуальными участками меченых животных), увеличивалась с ростом их численности, достигая максимального значения во второй половине июля (табл. 33).

Подобное смещение распределения экономок по площадке мечения в течение сезона позволяет, казалось бы, предположить, что привязанность их к определенным участкам незначительна. Однако результаты расчетов индивидуальных участков полевок-экономок показали, что это не так. На рис. 23, 26 изображены смещения "центров активности", рассчитанных как геометрические центры точек отловов [Наупе, 1949 в] для отдельных индивидуумов в течение периодов исследований. Полученная картина достаточно сложна: для большинства особей смещения этих центров незначительны и в то же время наблюдается постепенный их сдвиг; по другим особям видна достаточно резкая смена расположения индивидуальных участков.

Чтобы выяснить, действительно ли в конце лета имело место снижение степени привязанности полевок-экономок к определенным участкам территории, провели следующий эксперимент. На участке луга, расположенном вблизи от площадки мечения, в течение двух суток (Южный Ямал, 28 - 30 июля 1977 г.) проводился интенсивный отлов и мечение полевок. Площадь участка равнялась примерно 0,6 га, а плотность населения экономок была почти такой же, как и на участке основной работы по мечению полевок. Расчеты плотности регрес-

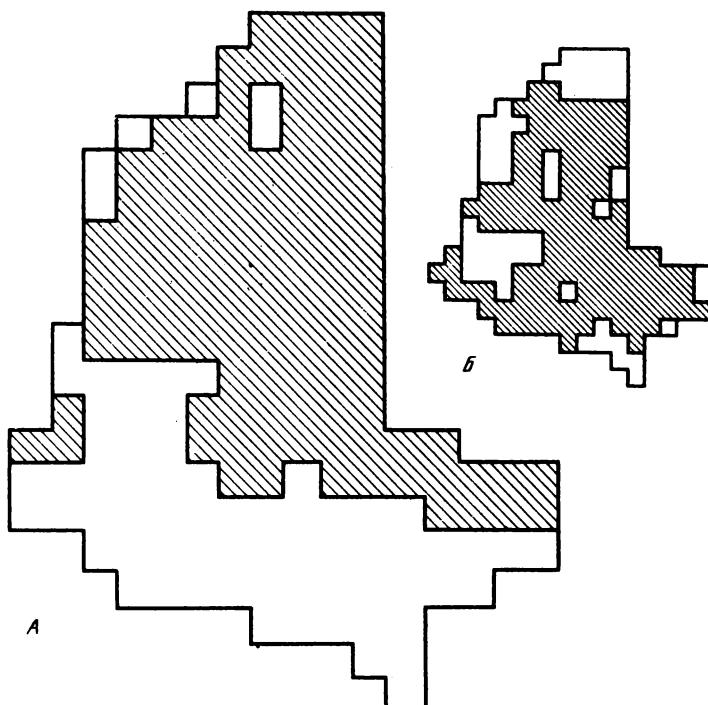
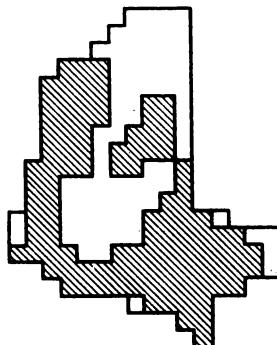


Рис. 24. Схема использования территории опытного участка полевками-экономками в июне, июле (А) и августе (Б) 1977 г. (заштрихованная часть заселена полевками)

Рис. 25. Схема использования территории опытного участка полевками-экономками в июне 1978 г. (заштрихованная часть заселена полевками)



сионным методом дали значение в 95 экз. на 1 га, а методами других исследователей [Morgan, 1951] — 93 экз. на 1 га. Кроме того, соответствующие расчеты показали, что нами отловлено 53 особи, т.е. около 93–95% всех животных, обитавших на территории. Пойманных зверьков после взвешивания, определения пола и репродуктивного состояния выпускали на расстоянии 150–200 м от места поимки. Причем старались выпускать животных в местообитания, сходные с теми, на которых они жили раньше (судя по составу растительности). Через 10 суток на участке проводили вторую серию интенсивных обловов: проверку ловушек производили каждые 3 ч. Расстояния между точками отлова сохранялись таким же, как и на основном участке. Таким образом, в течение короткого отрезка врем-

Таблица 33

Изменения размера территории, используемой полевками-экономиками, на опытном участке площадью 1,13 га в июне-августе 1977 г.

Показатель	Даты отлова		
	15-25 июня	18-23 июля	10-13 августа
Численность на опытном участке, экз.	82	144	95
Используемая территория *	0,44 38,9	0,78 69,0	0,54 47,8
Средняя плотность на заселенной территории, экз. на 1 га	186,8	163,8	177,5

* В числителе - площадь га; в знаменателе - % от площади опытного участка.

Время нахождение участка было практически полностью "перемешано" и пространственное распределение особей существенно нарушено.

Результаты проведенного опыта показали, что в местах выпуска животных (на "чужих" участках) в дальнейшем не удалось отловить ни одной полевки, в то время как вблизи от места первой поимки (на "своих" участках) повторно попалось в ловушки 38 зверьков, что составило около 72% от всех меченых особей. При этом в первые двое суток после выпуска полевок на "чужой" территории на свои участки вернулось 28 зверьков (53% всех меченых животных, или 74% "вернувшихся"). Такое быстрое восстановление распределения полевок по территории после его нарушения характерно для всех весо-возрастных групп независимо от пола (табл. 34). В то же время процент старших особей, вернувшихся на свои участки, был несколько больше (для самцов статистически достоверно: $t = 2,97, p < 0,05$), чем процент молодых зверьков.

В табл. 35 приведены данные по определению размеров индивидуальных участков экономок, обитавших на опытной площадке размером 0,6 га в начале августа. При этом принимались во внимание лишь те особи, которые отлавливались не менее пяти раз. Как видно из данных табл. 35, средние величины этих участков, рассчитанные различными способами, неодинаковы. Так, различия площадей, рассчитанных пограничным методом [Никитина, 1965] и с помощью статистического метода анализа данных с таковыми, определенными по методу минимального расстояния, статистически достоверны ($t = 4,28, p < 0,001$ и $t = 2,10, p < 0,05$, соответственно). То же самое можно сказать и о различиях размеров участков, рассчитанных пограничным способом и по методу, предложенному Р. Танакой ($t = 2,17, p < 0,05$). Ни один из примененных нами способов

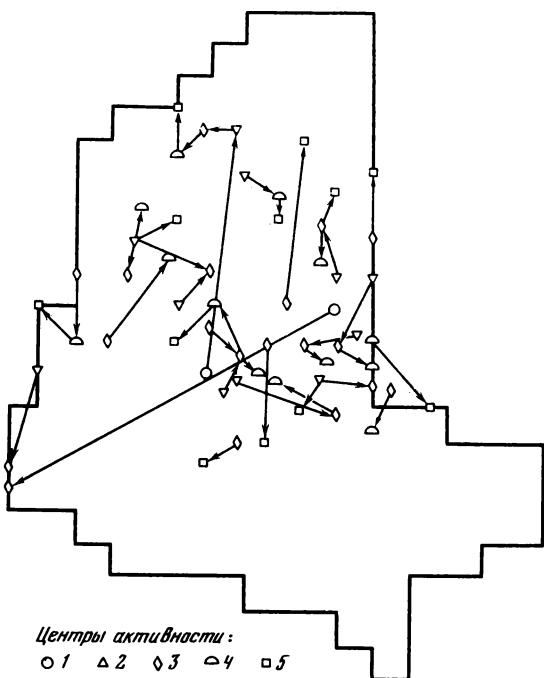


Рис. 26. Смещение центров активности молодых самцов полевок-экономок в течение лета 1977 г. (Южный Ямал)

1 - 15-25 июня; 2 - 3-8 июля; 3 - 13-18 июля; 4 - 30 июля-3 августа; 5 - 10-13 августа

оценки площади индивидуальных участков не дал достоверных различий по ее величине между самцами и самками, однако средние размеры участков самок были несколько меньшими, чем самцов (см. табл. 35).

Размеры участков самцов, рассчитанные любым из использованных нами методов, коррелировали с весом их тела (табл. 36). Для самок подобную достоверную корреляцию дает только метод минимального расстояния, так же как и для всех животных вместе.

Расположение индивидуальных участков животных по территории, на которой проводился опыт по выяснению устойчивости их пространственного распределения, представлено на рис. 27, 28. Анализ этих рисунков показывает, что в наибольшей степени перекрывались участки животных разного пола, а также прибыльных полевок. Степень перекрывания участков животных старшей весо-возрастной группы (в подавляющем большинстве это перезимовавшие особи) одного пола была наименьшей.

Устойчивость пространственного распределения и высокая степень привязанности разных видов мышевидных грызунов к своей территории были отмечены многими авторами [Никитина, 1970, 1971; Spitz,

Таблица 34

Результаты эксперимента по восстановлению распределения полевок-экономок на территории опытного участка (конец июля – начало августа 1977 г.).

Весо-возрастные группы	Количество мечевых осо-бей, экз.	Отловлено на своих участках после выпуска на "чужих", экз.			
		в первые две суток	через 10 суток	Всего	
				экз.	% ±
Более 40 г					
Самцы	5	5	0	5	100,0±0,0
Самки	10	7	2	9	90,0±9,5
От 25 до 40 г					
Самцы	3	1	0	1	33,3±27,1
Самки	3	1	1	2	66,7±27,1
Менее 25 г					
Самцы	18	7	5	12	66,7±11,1
Самки	14	7	2	9	64,3±12,8

Таблица 35

Средние размеры индивидуальных участков полевок-экономок в начале августа 1977 г. в пойменном лугу на Южном Ямале, рассчитанные различными методами, m^2

Группы животных	Пограничный метод		Метод минимального расстояния	
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$
Самцы	11	330,2±38,1	9	138,8±52,5
Самки	13	258,5±34,7	9	110,8±79,8
Общая	24	291,3±26,2	18	124,8±28,8

Таблица 35 (окончание)

Группы животных	Метод Танаки		Метод Мазуркевич	
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$
Самцы	11	250,9±45,7	11	302,1±65,5
Самки	13	163,9±39,7	13	170,9±49,1
Общая	24	208,8±30,7	24	231,0±41,5

Таблица 36

Корреляция размеров индивидуальных участков полевок-экономок с весом их тела при различных способах расчета площади участков

Группа животных	Пограничный метод		Метод минимального расстояния	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Самцы	0,615	< 0,05	0,516	< 0,05
Самки	0,020	> 0,90	0,747	< 0,01
Общая	0,289	> 0,10	0,577	< 0,02

Таблица 36 (окончание)

Группа животных	Метод Танаки		Метод Мазуркевич	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Самцы	0,615	< 0,05	0,533	< 0,05
Самки	0,244	> 0,40	0,167	> 0,40
Общая	0,393	> 0,20	0,325	> 0,20

1970; Watts, 1970; и др.]. Однако территориальная и социальная организация популяций этих животных может быть весьма разнообразной в зависимости от видовой принадлежности и экологической ситуации. Так, Л. Гетц [Getz, 1961], например, показал, что у пенсильванской полевки (*Microtus pennsylvanicus*) территориальность выражена значительно сильнее у самок, чем самцов. Для других видов рода *Microtus* наблюдается обратная картина [Tast, 1968; Mylimäki, 1970]. При снижении плотности увеличивается подвижность грызунов [Наумов, 1955; Stickel, 1960]. У пенсильванской полевки в годы депрессии численности вообще не выявлялась какая-либо территориальность – создавалось впечатление совместного "владения" территорий [Getz, 1972]. Такие изменения пространственной структуры популяций грызунов могут, вероятно, объясняться необходимостью сохранения определенной степени информационной связи между составляющими ее особями [Шилов, 1977]. Кроме того, размеры индивидуальных участков зависят от кормообеспеченности угодий [Никитина, Меркова, 1963; Smith, 1971].

Можно ожидать, что в годы высокой численности (а наши исследования, как было показано ранее, проводились именно в такой ситуации) распределение грызунов по территории должно иметь более устойчивых характер, а территориальность должна быть выражена наи-

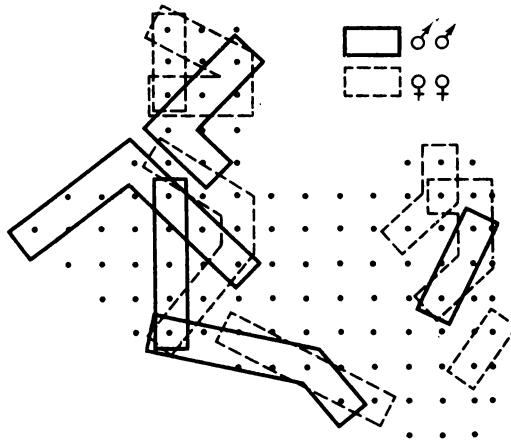


Рис. 27. Расположение индивидуальных участков перезимовавших полевок-экономок на территории мечения (0,6 га)

Точками обозначены места установки ловушек, расстояние между которыми равно 8 м

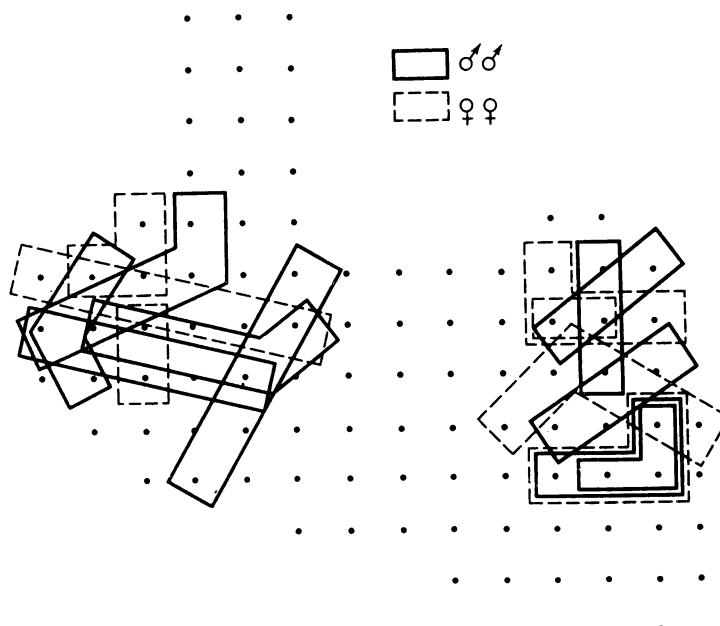


Рис. 28. Расположение индивидуальных участков молодых полевок-экономок на территории площадки мечения (0,6 га)

Точками обозначены места установки ловушек, расстояния между которыми равны 8 м

более ясно. Результаты проведенного нами эксперимента по "перемешиванию" населения опытного участка подтверждают это предположение. С другой стороны; хорошо известно, что при возрастании плотности населения площадь индивидуальных участков грызунов должна уменьшаться [Варшавский, 1957; Никитина, 1958; Stickel, 1960; Голикова, 1962; Солдатова, 1962; Никитина, Меркова, 1963; Кошкина, 1966; Пантелеев, 1968; Окулова и др., 1971; и др.).

Полученные нами размеры индивидуальных участков полевок-экономок, рассчитанные любым из применявшихся способов, меньше, чем приводимые для этого вида в литературе (см. табл. 35). В Ярославской области, например, взрослые самцы занимают участки площадью 545 - 2600 м², самки - 340 - 1100 м² [Карасева, Ильенко, 1957].

В окрестностях озера Неро размеры индивидуальных участков *Microtus oeconomus* составляли в среднем 1302 м² для взрослых самцов, 925 м² для взрослых самок и 394 м² для молодняка [Кулик, Фатеева, 1969]. По данным Й. Таста [Tast, 1968], в Финляндии участки самцов в период гона имели средние размеры в 5000 м², участки самок в различные сезоны года - 325 - 530 м². Результаты наблюдений за полевками-экономками, мечеными ⁶⁰Co, показали, что размеры суточных участков колеблются от 1050 до 12200 м² [Литвин и др., 1974]. Зависимость величины индивидуального участка от размеров животных, т.е. от их энергетических потребностей, была установлена Б. Мак-Набом [MacNab, 1963 б]. По нашим данным, это наблюдалось только для самцов (см. табл. 36), хотя один из примененных нами методов (метод минимального расстояния) выявил связь величины индивидуальных участков с размерами особей для животных обоих полов. Слабую выраженность такой связи для самок можно объяснить тем фактом, что подвижность самок в значительной степени зависит от их физиологического состояния, связанного с размножением. Кроме того, известно, что энергетические потребности самок грызунов подвержены значительным колебаниям в зависимости от фазы репродуктивного цикла [Randolph et al., 1977].

Сопоставление результатов расчета величин индивидуальных участков, выполненных различными методами, позволяет сделать вывод об их неадекватности [Stickel, 1954; Никитина, 1965; Никитина и др., 1977]. Однако общие тенденции при сопоставлении размеров индивидуальных участков разных групп животных выявляются вне зависимости от того, какой метод их определения был использован. Кроме того, становится все более ясным, что понятие "индивидуальный участок", которое обычно включает в себя территорию, постоянно посещаемую животными в связи с добывчей корма и осуществлением функций размножения [Burt, 1943], достаточно сложно. По-видимому, участки представляют собой не некоторую вполне определенную площадь, а скорее систему переходов и площадок [Никитина, 1974; Никитина и др., 1977]. Поэтому попытки определить "истинную площадь" участка скорее всего лишены смысла и для практических целей лучше пользоваться какой-то приближенной ее оценкой. Такой оценкой может быть размер индивидуального участка, определяемый

по точкам отлова [Blair, 1951; Tanaka, 1963]. Разумеется, сопоставление оценок абсолютных величин индивидуальных участков можно проводить лишь в том случае, когда для расчетов применялся один метод.

Следует отметить, что для грызунов характерны регулярные выходы за пределы индивидуальных участков на значительные расстояния с последующим возвращением. А способность их к "хомингу" в значительной мере зависит от знакомства с территорией, по которой проходит путь к "дому" [Шилов, 1977]. Территория нашего опытного участка без сомнения была в какой-то степени знакома полевкам, что и дало им возможность так быстро восстановить искусственно нарушенную пространственную организацию. Характерно, однако, что хотя животных выпускали в, казалось бы, "подходящие" для них местообитания, которые во многих случаях были "свободными" (поскольку обитавших там зверьков тоже отлавливали и выпускали в другом месте), ни одна из меченых полевок не осталась на новом участке.

Таким образом, наблюдавшиеся нами в течение периода исследований изменения распределения полевок-экономок по территории опытной площади нельзя объяснить уменьшением степени привязанности отдельных особей к определенных участкам. В местах скопления полевок зимой и весной (все они находились на первой половине опытного участка) растительность была сильно повреждена, что нашло отражение в снижении интенсивности фиксации CO₂ (табл. 37). Анализ результатов изменений баланса углекислого газа на всей территории площадки мечения, проведенных в конце вегетационного сезона, показал, что в местах, которые были "заняты" полевками в начале лета (т.е. в местах входивших в их индивидуальные участки), поглощение CO₂ происходило с достоверно меньшей интенсивностью, чем в местах бывших тогда же "свободными" ($t = 2,1$, $p < 0,05$). Для участков же, "занятых" и "свободных" в августе, это соотношение было обратным на том же уровне достоверности (табл. 38).

В результате сопоставления фактов явного смешения распределения оседых зверьков по территории исследованного участка луговой растительности в течение вегетационного периода при незначительном изменении средней плотности (72,6 – 84,0 полевки на 1 га) с данными, полученными при измерениях продуктивности растительного покрова заселенных и незаселенных участков (рис. 24, 25; табл. 38), замечена тенденция в расселении животных: оно шло из мест, где травостой был менее развит вследствие жизнедеятельности полевок в свободную (ранее незаселенную) и более продуктивную часть территории. Изменение пространственного распределения происходило постепенно в течение лета, и в любой момент времени можно было выделить участки как с повышенной плотностью, так и почти "свободные" от полевок (см. рис. 24, 25). При этом существенных изменений плотности животных на заселенной части территории не наблюдалось (табл. 33).

Таким образом, пространственная организация населения полевок-экономок на экспериментальной площади была связана с их воздействием на формирование растительности. Смещение мест скопления животных с поврежденных участков на неповрежденные обеспечивало,

Таблица 37

Сравнение интенсивности фиксации CO_2 на поврежденных и мало-поврежденных полевками-экономками в течение зимы-весны 1977 г. участках пойменного луга

Характеристика по количеству полевок зимой и весной	Интенсивность поглощения CO_2 , мл на 1 м^2 в час				
	n	$M \pm m$	σ	t	p
Высокая плотность	13	$143,2 \pm 24,8$	89,4	2,99	<0,02
Низкая плотность	13	$300,4 \pm 43,48$	145,2		

Примечание. Данные получены 14 июля 1977 г., освещенность 15-20 клк, температура воздуха 15°C.

Таблица 38

Интенсивность поглощения CO_2 травостоем на участках, входивших и не входивших в кормовые территории полевок-экономок, в различные периоды вегетационного сезона

Характеристика участков (заселенность)	n	Интенсивность поглощения CO_2 , мл на 1 м^2 в час	
		$M \pm m$	σ
июнь			
Занятые	18	$317,2 \pm 19,5$	82,3
Незаселенные	32	$382,4 \pm 22,8$	129,0
август			
Занятые	25	$399,0 \pm 20,4$	101,9
Незаселенные	25	$338,1 \pm 20,0$	100,1

Примечание. Данные получены 3 августа 1977 г., освещенность 30 клк, температура воздуха 23°C.

вероятно, более равномерную нагрузку на травостой всего участка в течение сезона вегетации. В то же время изменение размещения животных в пространстве не сопровождалось разрежением их плотности на заселенной части опытного участка, что, возможно, связано с необходимостью сохранения информационных связей между особями [Шилов, 1977]. Все это показывает, что взаимодействие доминирующего вида зеленоядных грызунов с растительностью представляет собой сложный процесс, в котором биоценотические механизмы переплетаются с внутрипопуляционными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценивая значение мелких млекопитающих в функционировании луговых биогеоценозов, следует охарактеризовать некоторые, наиболее важные стороны из влияния на процессы формирования первичной продукции и структуру растительных сообществ.

Трофическая деятельность доминирующих видов грызунов приводит к определенной депрессии развития предпочитаемых фитофагами видов растений и ослабляет их эдификаторную роль. Это способствует поддержанию видового разнообразия фитоценоза и сохранению в нем малочисленных видов растений, помогая им противостоять давлению со стороны доминантов. Подобный механизм направлен против сужения видового спектра растительного сообщества и способствует сохранению его стабильности, так как флористическое разнообразие фитоценоза прямо связано с его устойчивостью [Ном, 1974].

Литературные данные, касающиеся последствий воздействия фитофагов на продукционные процессы в растительных сообществах, на первый взгляд представляются весьма противоречивыми. Однако эти противоречия находят естественное объяснение, если учесть, что конкретные результаты влияния жизнедеятельности консументов на продукцию фитоценозов определяются сочетанием множества факторов. К числу наиболее важных из них можно отнести следующие: структура растительного сообщества; фаза развития растений в момент повреждения; некоторые биологические свойства растений предпочитаемых фитофагами и не поедаемых ими (типы побегов, тип формирования почек возобновления, способность к регенерации поврежденных растений и др.); численность группировок животных на изучаемой территории и связанная с этих величина изъятия фитомассы, их возрастная структура и характер распределения по биотопу; пищевая специализация консументов (поедание надземных или подземных частей растений и т.п.), а также ряд абиотических факторов, и в первую очередь, влагообеспеченность, растений.

Конкретизировать высказанную точку зрения можно несколькими примерами из нашей работы. Растительные сообщества, отличающиеся достаточно разнообразным флористическим составом, способны в определенной экологической ситуации выдерживать мощный пресс консументов (отторжение до 80% фитомассы) не только без последующего снижения продукции, но даже с ее возрастанием (см. гл. IV). Однако общее увеличение фитомассы в данном случае происходит за счет разрастания на потравленных грызунами участках не поедаемых и мало поедаемых фитофагами, но высокопродуктивных видов расте-

ций. Иной оказывается ситуация в некоторых сообществах с бедным видовым составом, где большинство растений охотно поедаются грызунами. Здесь отторжение свыше 20% фитомассы уже приводит к снижению интенсивности продукции процессов (см. гл. III). Это обуславливается тем, что подобные фитоценозы отвечают на воздействие консументов в основном лишь включением компенсаторных реакций поврежденных растений, так как возможности перестройки их видовой структуры весьма ограничены.

Экспериментальные данные, приведенные в соответствующих разделях работы, свидетельствуют об интенсификации жизнедеятельности грызунов ряда процессов в почвенном компоненте биогеоценоза. В первую очередь следует отметить такой процесс, как повышение общей бактериальной активности почвенных микроорганизмов, что способствует увеличению углекислотного потока из почвы и возрастанию активности уреазы. Кроме того, деятельность грызунов оказывается на некоторых физико-химических характеристиках почвы. Локально изменяются режимы влажности и аэрации, ее температурный режим, ускоряются циклы элементов минерального питания в системе растения — консументы — почва — растения, происходит обогащение верхних слоев почвы химическими элементами нижних горизонтов.

Повреждая те или иные виды растений, фитофаги не только влияют на структуру растительного сообщества и его продуктивность, но и вызывают нарушения морфофункциональной целостности отдельных растений, что ведет к изменениям хода многих физиологико-биохимических процессов. К наиболее важным из них следует отнести временное усиление (или снижение) интенсивности фотосинтеза в оставшихся листьях, сопровождающееся сдвигом фотосинтетического метаболизма в сторону усиления биосинтеза белков и углеводных компонентов. Нарушение целостности поврежденных консументами растений приводит также к увеличению количества хлоропластов в клетках мезофилла и росту листовой поверхности, причем последнее достигается за счет либо увеличения размеров оставшихся листьев, либо появления их из спящих почек. При незначительном повреждении это может способствовать нормализации коррелятивных отношений между ассимиляционной поверхностью и аттрагирующими центрами и восстановлению того уровня ассимиляции углекислоты, который соответствует начальному растению. Следует отметить, что уже упомянутая интенсификация почвенного дыхания в результате жизнедеятельности грызунов благоприятствует условиям фиксации CO_2 нижними ярусами растительного сообщества.

Помимо воздействия на фотосинтетический метаболизм, фитофаги посредством выделения мочевины влияют на азотный обмен растений и почвенной микрофлоры, усиливая в них синтез уреазы, что интенсифицирует процессы азотного обмена и биосинтеза белков. Вместе с тем, выделяющиеся с мочой животных физиологически активные вещества, обладающие ауксиновой активностью, с одной стороны, вероятно, участвуют в компенсаторных реакциях поврежденных растений, а с другой — могут влиять на морфогенетические процессы роста и развития растений.

Взаимоотношения мелких травоядных млекопитающих с растительностью включают в себя как закономерности развития фитопродукции и реакций фитоценозов на повреждения, так и процессы, происходящие в популяциях этих животных. Интенсивность накопления органического вещества растениями зависит в первую очередь от микроклиматических условий, степени повреждений их животными и фазы вегетации. Величина же отторгаемого полевками растительного материала в природных условиях определяется их плотностью, характером распределения по территории, а также возрастным составом, т.е. она связана со структурой и численностью популяции фитофагов. При этом, вероятно, внутрипопуляционные механизмы должны работать в направлении создания такой популяционной структуры, которая бы обеспечивала наибольшую утилизацию кормовых ресурсов (и соответственно наибольшую продуктивность популяции) при наименьшем отрицательном влиянии животных на развитие растительного покрова. Следует иметь в виду, что, несмотря на сравнительно небольшое потребление грызунами потенциально доступной пищи, в различных экологических ситуациях даже малый урон фитомассы может приводить либо к значительным потерям урожая растительности, либо к стимуляции первичной продуктивности. Поэтому в сложившихся экосистемах должны существовать популяционные механизмы, препятствующие увеличению (сверх оптимума) потерь фитопродукции. Особенно это касается мелких грызунов, для которых растительный покров представляет собой специфическую среду обитания [Башенина, 1977]. Работа таких механизмов отражается, например, в зависимости размеров кормовых участков от веса (энергетических потребностей) полевок; смещении пространственного распределения их без уменьшения плотности населения; специфическом характере динамики численности и возрастного состава популяции.

Развитие растительности – сложный динамический процесс, и прямое воздействие грызунов на первичную продукцию в различных условиях может приводить к разным результатам. Некоторые из наблюдавшихся нами фактов трудно интерпретировать в рамках очевидных причинно-следственных связей. Например, из наблюдений, проведенных В. С. Смирновым и С. Г. Токмаковой [1974], и наших данных следует, что не всегда увеличение нагрузки на фитоценоз со стороны растительноядных животных ведет к уменьшению его продуктивности (в течение одного сезона). Не совсем ясно также, почему мы наблюдали уменьшение скорости снижения продуктивности фитоценоза на опытных площадках при содержании на них полевок старшей versus-возрастной группы (по сравнению с молодыми животными).

Одним из интенсивно развивающихся методов исследования сложных динамических систем является имитационное (портретное) моделирование на ЭВМ. Этот метод прочно вошел в арсенал современной экологии [Меньшутин, 1971а, б; Timin et al., 1972; Diamond, 1974; Wielgolaski, 1974; Hagen et al., 1975; и др.]. Поэтому мы сочли полезным в заключение нашей работы на основе полученных данных построить упрощенную динамическую модель, в которой бы увязывались друг с другом результаты наших исследо-

ваний по трем основным направлениям: изучение первичной продуктивности и ее динамики в естественных условиях; экспериментальное исследование влияния серых полевок на продуктивность луговых ассоциаций; выявление пространственной и возрастной структуры популяции этих грызунов. Мы не стремились вложить в такую модель как можно больше информации; основная цель ее простроения – выяснение того, будут ли вытекать наблюдавшиеся нами при полевых и экспериментальных исследованиях факты из представления о взаимодействии грызунов с растительным покровом как о едином биоценотическом процессе. Поэтому мы не включили в нашу модель данные о зависимости продуктивности растительности от внешних факторов (погодных условий, режима влажности почвы и пр.), а сама она максимально упрощена.

Модель представляет собой систему конечно-разностных уравнений. В целях упрощения при ее построении принималось, что биомасса ассимилирующих тканей эквивалентна надземной фитомассе (M_a), а потребляющих – подземной (M_b). Основные уравнения описывают динамику прироста растительной массы во времени:

$$M_a(t + \Delta t) = M_a(t) - T(t) + P(t),$$

$$M_b(t + \Delta t) = M_b(t) + T(t) - R(t),$$

где временной шаг Δt принимается равным одним суткам; $P(t)$ – интенсивность видимого фотосинтеза; $T(t)$ – интенсивность переноса органического вещества; $R(t)$ – интенсивность дыхания подземных частей растений. Все перечисленные величины выражались в граммах (сухого веса) на 1 м^2 за сутки.

Интенсивность фотосинтеза принималась пропорциональной ассимилирующей поверхности, а интенсивность дыхания надземных частей – их объему (фитомасса) в соответствии с уравнением Берталанфи [Bertalanffy, 1957]:

$$P(t) = a [M_a(t)]^{0,667} - \beta M_a(t),$$

где коэффициенты a и β вычислялись из экспериментальных данных (см. табл. 51). Для того чтобы учесть абиотические факторы, влияющие на интенсивность производственных процессов, эти коэффициенты можно легко модифицировать с помощью функций параметров среды, изменяющихся от 0 до 1 [Wielgolaski, 1974; Hagen et al., 1975].

Интенсивность переноса органического вещества из фотосинтезирующих тканей в потребляющие (T_d) считалась положительной величиной, а интенсивность транслокации в обратном направлении (из запасающих тканей в ассимилирующие – T_u) – отрицательной:

$$T(t) = T_d(t) - T_u(t).$$

Поток ассимилятов в потребляющие ткани считался пропорциональным величине накопления органического вещества (т.е. видимому фо-

тосинтезу) и зависел от отношения надземной фитомассы к подземной — $m(t)$:

$$T_d(t) = \frac{m(t)}{k + m(t)} P(t); \quad m(t) = \frac{M_a(t)}{M_b(t)},$$

где k — константа полунасыщения. Обратная транслокация принималась пропорциональной величине подземной биомассы и зависела от интенсивности видимого фотосинтеза и соотношения надземной и подземной фитомассы:

$$T_u(t) = \frac{c(t) - m(t)}{c(t) + m(t)} f M_b(t),$$

где f — отношение массы запасающих органов к массе потребляющих, а $c(t)$ находится из условия:

$$T_u(t) = T_d(t), \quad \text{если } m(t) = m_0,$$

где m_0 — "оптимальное" соотношение фотосинтезирующей и потребляющей биомасс. Эта величина задавалась на основании литературных сведений [Виелголоски, 1973; Гашева, 1974; Мис, 1973].

Дыхание подземных частей считалось пропорциональным их биомассе:

$$R(t) = \rho M_b(t),$$

где коэффициент ρ задавался на основании сведений о дыхании интактных корней северных злаков и осок [Billings et al., 1973].

В модели учитывалась также зависимость изменений продукцииных процессов от фазы вегетации; при достижении надземной фитомассой контроля максимального значения (a^3/β^3) поврежденные растения считались неспособными к усилению фотосинтеза:

$$P_a''(t) = \left[a M_a''(t)^{0,667} - \beta M_a'(t) \right] \left[1 - \left(\frac{\beta}{a} \right)^3 M_a(t) \right],$$

где $P_a''(t)$ и $M_a''(t)$ — значения видимого фотосинтеза и надземной фитомассы поврежденных участков соответственно.

Принципиальная схема модели представлена на рис. 29, а значения постоянных, принятые при ее реализации, — в табл. 39.

Модельная кривая динамики "надземной фитопродукции" довольно близка к полученным на неповреждаемых полевками-экономками участках значениям (рис. 30). Имитация экспериментов на малых площадках (рис. 31) дала картину, сходную с той, которая наблюдалась в наших опытах: в середине лета снижение "продуктивности" при "ежесуточном" отторжении "фитомассы", соответствующем воздействию полевок старшей возрастной группы, с течением времени уменьшалось, чего не происходило при меньшей степени нагрузки, характерной для воздействия младших зверьков. Таким образом, снижение скорости падения продуктивности с течением времени при определенной степени нагрузки на фитоценоз и при определенном уровне развития надземной фитомассы определяется скорее всего спецификой реак-

Таблица 39

Значения постоянных коэффициентов, используемые в модели влияния полевок-економок на растительность пойменных лугов Южного Ямала

Обозначение	Биологический смысл	Значение
α	Интенсивность фотосинтеза при величине надземной фитомассы, равной 1 г на 1 м ²	1,781
β	Интенсивность дыхания надземных частей растений при величине надземной фитомассы, равной 1 г на 1 м ²	0,218
ρ	Интенсивность дыхания подземных органов растений при величине их биомассы, равной 1 г на 1 м ²	0,0001
m_0	Отношение надземной фитомассы к подземной, при котором отсутствует транслокация	0,15
f	Отношение биомассы запасающих органов к биомассе потребляющих	0,0001
K	Величина $m(t)$, при котором $T_d(t) = 0,5P(t)$	0,2

ции растений на разную степень повреждений, которая вытекает из представления о динамике развития фитопродукции как производной коррелятивных взаимодействий между различными функциональными частями в системе целых растений.

Подобная согласованность результатов имитационного моделирования с данными, полученными в экспериментах, дала основание для дальнейшей работы с моделью, имитаций воздействия населения экономок на растительность опытного участка в пойме р. Хадыты. При этом, как и при проведении полевых исследований, весь участок делился на две части – в 0,75 и 0,33 га. Динамика численности перезимовавших и прибыльных полевок на обеих частях участка задавалась в виде кусочно-линейной функции в соответствии с данными табл. 30. Величина отторгаемой каждой особью за сутки фитомассы принималась пропорциональной потребностям в корме (для перезимовавших 10 г, для прибыльных – 5 г) таким образом, чтобы в середине июля она превышала пищевые потребности в три раза. Анализ данных (см. рис. 30) показывает, что в конце "вегетационного сезона" (середина "августа") модельная "фитомасса" на первом "участке" составляла 77% от модельной "фитомассы" на втором "участке". По нашим фактическим данным, интенсивность видимого фотосинтеза на первом участке равнялась $70 \pm 10\%$ от интенсивности на втором участке. В то же время средние значения модельной "фитомассы" на всем "участке" мало отличались от "фитомассы" в отсутствие "по-

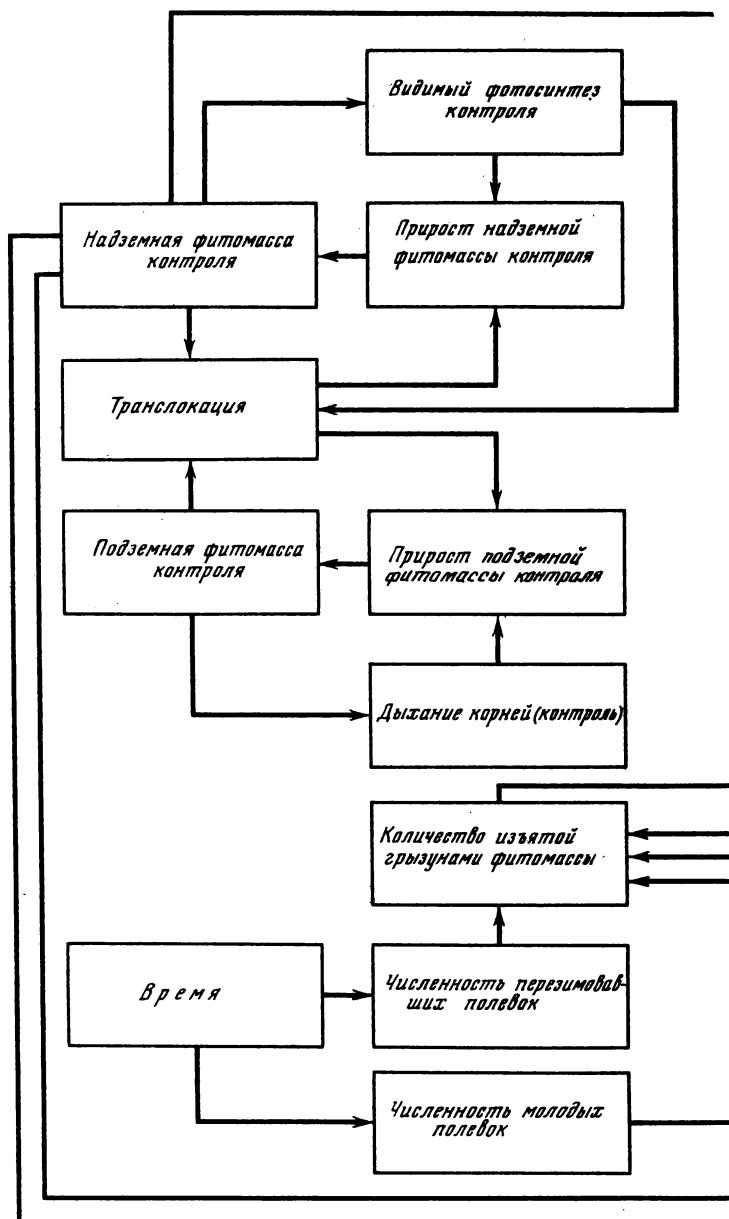
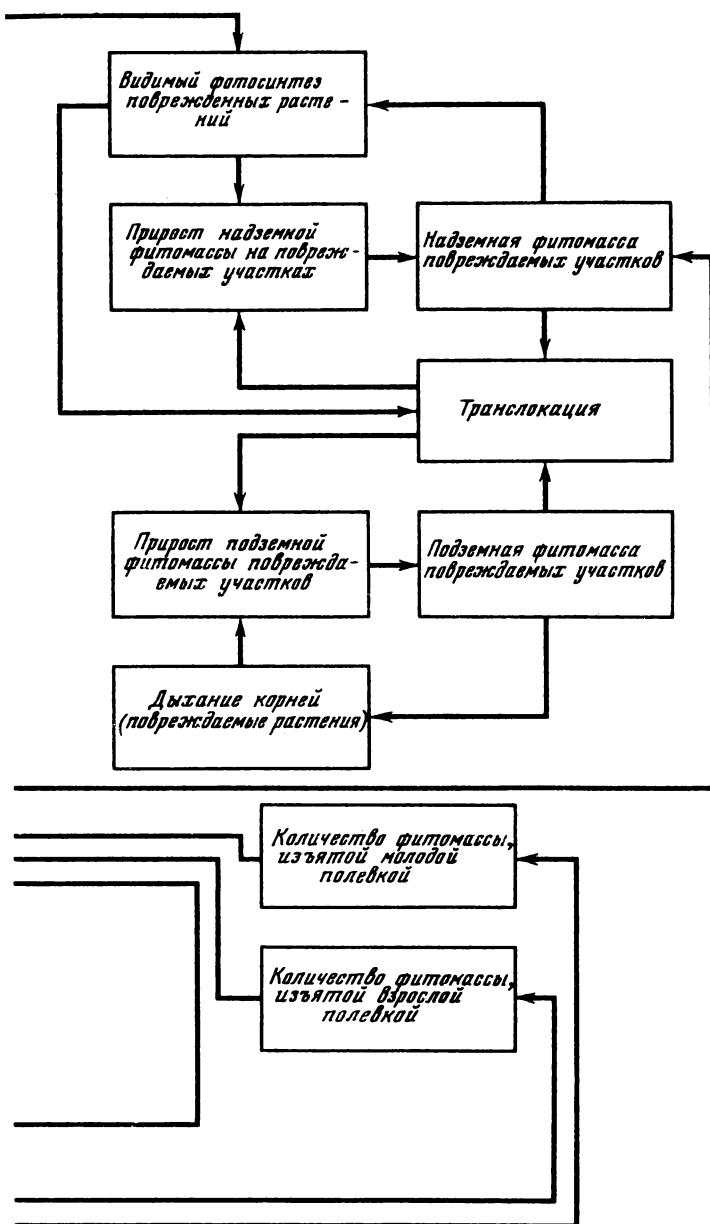


Рис. 29. Принципиальная схема имитационной модели воздействия полевок-экономок на растительность пойменного луга



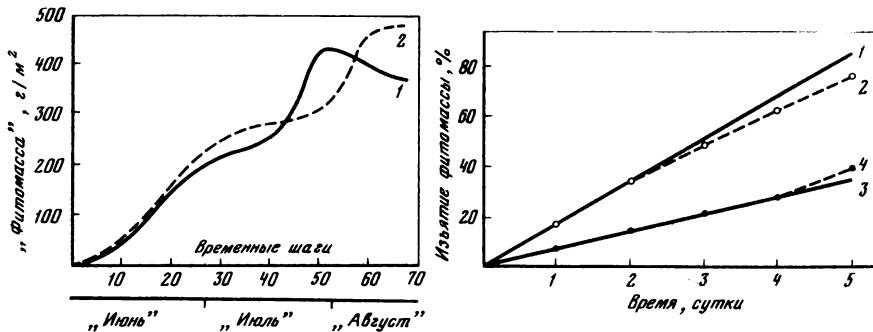


Рис. 30. Динамика накопления надземной фитомассы при имитации воздействия грызунов на растительность опытного участка

1 – первая часть участка; 2 – вторая часть участка (объяснения в тексте)

Рис. 31. Моделирование экспериментов по влиянию полевок-экономок разных возрастных групп на продуктивность растительных сообществ (Южный Ямал)

1 – при "содержании на опытном участке взрослых полевок" без учета реакций растительности на потраву; 2 – то же с учетом реакций растительности; 3 – при "содержании на опытном участке молодых полевок" без учета реакций растительности на потраву;
4 – то же с учетом реакций растительности

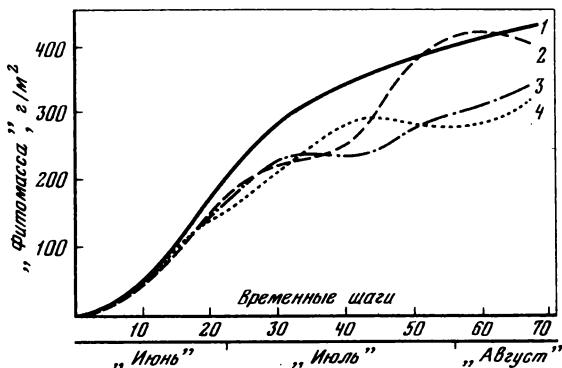


Рис. 32. Моделирование накопления надземной фитомассы на опытном участке при различных типах использования территории полевками-экономками

1 – контроль (без воздействия полевок); 2 – имитация природной ситуации; 3 – имитация отсутствия расселения полевок; 4 – имитация равномерного расселения полевок

вреждений" (рис. 32). В общем, картина, полученная на модели, была близка к наблюдавшейся в природных условиях.

Для того чтобы оценить роль пространственной структуры населения грызунов в развитии травостоя, мы провели три машинных эксперимента. В первом из них предусматривалось отсутствие выселения грызунов с первой части участка на вторую при той же динамике их численности, что и в имитации природной ситуации; во втором — моделировалась ситуация, наблюдавшаяся на опытном участке фактически; в третьем — моделировалось равномерное расселение полевок по всей территории опытной площадки с начала вегетационного сезона при том же характере изменений численности, что и в первых двух имитациях. Поведение модельной "фитомассы" в этих экспериментах изображено на рис. 32. При "отсутствии расселения" среднее значение "фитопродукции" в конце "лета" было ниже, чем в имитации картины, наблюдавшейся в природе. Несколько неожиданным является то, что моделирование "равномерного расселения" полевок по всему "участку" дало выход "надземной фитомассы" того же порядка, что и при "отсутствии" расселения, хотя, казалось бы, более равномерная нагрузка на фитоценоз должна бы вызвать наименьшие потери фитопродукции. Такое поведение модели указывает на то, что динамика пространственного распределения грызунов, наблюдавшаяся в естественных условиях¹, является наиболее "выгодной", приводящей к наименьшим нарушениям растительного покрова.

Общий анализ результатов моделирования показывает, что процессы, происходящие в популяциях консументов, играют важную роль в биоценотической регуляции и, по-видимому, направлены на оптимизацию популяционной структуры. В приведенной выше модели не учтено множество факторов, которые могут существенно влиять на характер взаимоотношений грызунов с растительным покровом. Однако уже такое, весьма упрощенное, представление об этих взаимоотношениях как о функциональном единстве дает основание считать, что биоценотические процессы тесно переплетаются с популяционными процессами, а характер последних отражает достаточно длительную синэволюцию основных компонентов биогеоценозов.

¹ По достижении определенной величины пресса полевок на фитоценоз первой части участка зверьки переселялись на вторую его часть (см. рис. 24).

ПРИЛОЖЕНИЕ

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

За последнее время накоплено значительное количество данных, касающихся фотосинтетической продуктивности растений различных физико-географических зон. Довольно много работ посвящено, в частности, изучению эколого-физиологических особенностей растений Крайнего Севера. В СССР исследования в этом направлении были начаты С.П. Костычевым с сотрудниками [1930].

Полученные материалы позволили выявить основные характерные особенности растений высоких широт: высокое потенциальное светолюбие наряду со способностью к интенсивной ассимиляции при небольших количествах солнечной радиации [Шведова, Вознесенский 1970а, б; Швецова, 1971; Zalenskiy et al., 1972; Mayo et al., 1973; Tieszen, 1973; Герасименко, 1973; Герасименко, Заленский, 1973, 1976; Заленский, 1977]; низкая величина температурного оптимума и способность к интенсивному фотосинтезу при низких температурах [Tieszen, 1973; Герасименко, Заленский, 1976; Заленский, 1977]; высокая дыхательная способность и пониженная теплоустойчивость дыхания [Васьковский, Иванова, 1976; Заленский, 1977]. Однако во всех перечисленных работах исследовались растения арктических тундр, а фотосинтез в условиях южной тундры изучался в гораздо меньшей степени. В известных нам исследованиях по этому региону применялся радиометрический метод и оценивался потенциальный фотосинтез срезанных листьев [Нифонтова, 1970; Нифонтова, Королев, 1974].

Установлено, что суммарная фитосинтетическая продуктивность растительных сообществ в значительной степени зависит от микроклиматических условий, видового состава, архитектоники растительного покрова и других факторов. Эти зависимости изучаются в настоящее время развивающейся отраслью науки, лежащей на стыке биологии и геофизики [Lemon, 1965, 1969, 1973; Denmead, 1970; Wit et al., 1970; Tooming, 1970; Ross, 1970; Лайск и др., 1971; Будыко, 1971; Будыко, Гандин, 1972; Гейтс и др., 1972; Росс, 1975; Vegetation and the atmosphere, 1975; и др.]. Поэтому очевидно, что суммарную величину фотосинтетической продуктивности растительного покрова нельзя достаточно точно рассчитать по данным, полученным в лабораторных условиях на отдельных растениях или их частях, без построения сложных математических моделей и без привлечения множества дополнительных сведений о структуре растительного покрова и геофизических параметрах. В связи с этим представляется полезным сбор данных, характеризующих интегральные ве-

личины углекислотного обмена в природных условиях для растительных ассоциаций в целом. Подобные исследования проводились в основном в агрофитоценозах с помощью микрометеорологических методов [Inoue et al., 1958a, b; Lemon, 1960, 1965; Monteith, 1962; Гиршович, Кобак, 1963; Карпушин, 1966; Кобак, 1970; и др.]. В то же время работы по оценке динамики поглощения и выделения CO_2 в естественных фитоценозах пока немногочисленны. Для тундровых сообществ, в частности, нам известна лишь одна работа, проведенная в 1971–1972 гг. американскими исследователями в районе мыса Барроу на Аляске [Coyne, Kelley, 1972, 1975].

Нами была предпринята попытка оценки суточной и сезонной динамики углекислотного обмена в ряде растительных ассоциаций Южного Ямала и Среднего Зауралья. При этом основной упор делался на изучение динамики баланса CO_2 в луговых сообществах, подвергающихся воздействию со стороны зеленоядных грызунов. Исследование их влияния на растительный покров являлось одной из главных задач нашей работы.

Полученные данные характеризуют фон углекислотного обмена различных фитоценозов, который изменяется в результате жизнедеятельности грызунов. Кроме того, результаты наших исследований в этом направлении могут быть полезными для оценки продуктивности растительных сообществ южной тундры и предлесостепного Зауралья, а также их вклада в кислородно-углекислотный режим атмосферы.

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА УГЛЕКИСЛОТНОГО ОБМЕНА В ЛУГОВЫХ АССОЦИАЦИЯХ СРЕДНЕГО ЗАУРАЛЬЯ

Исследования суточной динамики поглощения и выделения CO_2 растительностью злаково-мелкотравных лугов Среднего Зауралья проводились в 1975 – 1976 гг. в Талицком районе Свердловской области. Ход изменений величины видимого фотосинтеза, а также температуры воздуха и освещенности представлен на рис. 33. Геоботаническое описание изученного сообщества дано в табл. 40.

Величина поглощения CO_2 травостоем достигала наибольших значений в утренние часы, после чего наблюдалось ее снижение (рис. 33). Дневная депрессия видимого фотосинтеза, имевшая место около 11 ч утра, статистически недостоверна. Интенсивность фиксации углекислого газа (истинный фотосинтез) была равна интенсивности его выделения (дыханию растительности) между 20 и 23 ч.

Величина интенсивности поглощения CO_2 скоррелирована с величиной освещенности ($r = 0,756, p < 0,01$) и температурой воздуха на высоте 50 см над уровнем почвы ($r = 0,402, p < 0,05$). В среднем за сутки растительностью опытных площадок ассимилировано $30,6 + 11,5$ г двуокиси углерода на 1 м^2 .

В июне 1976 г. в предлесостепном Зауралье мы попытались проследить суточную динамику поглощения и выделения CO_2 при различных (контрастных) погодных условиях на одних и тех же опытных площадках. Обе серии измерений по времени отстояли друг от друга на шесть дней, так что изменениями интенсивности видимого фото-

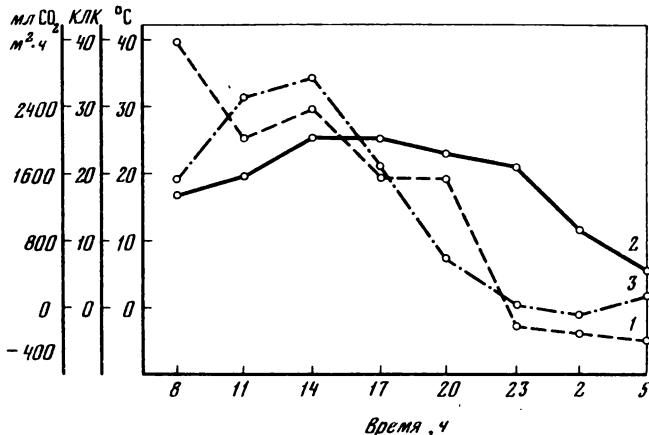


Рис. 33. Суточная динамика интенсивности поглощения и выделения CO_2 (1) растительностью злаково-мелкотравного луга, температуры воздуха (2) и освещенности (3). Среднее Зауралье, 27–28 июля 1975 г.

синтеза, связанными со "старением" растительности, можно было пренебречь. Следует отметить, что при ясной и теплой погоде (опыт 22 июля) нам не удалось зафиксировать величину интенсивности выделения углекислоты в ночные часы, так как она была очень велика – концентрация CO_2 в измерительной камере газоанализатора превышала верхний предел чувствительности прибора (табл. 41; рис. 34).

Различия в средней интенсивности фиксации углекислого газа за светлый период, как видно из данных табл. 41, статистически достоверны. То же справедливо и в отношении средней температуры и освещенности. При этом в пасмурную и дождливую погоду средняя интенсивность видимого фотосинтеза за светлое время суток снижается примерно в 1,8 раза по сравнению с явной и теплой погодой при соответствующем снижении средней температуры в 1,5 раза, а освещенности – более чем в три раза.

В пасмурную погоду злаково-мелкотравные луга поглощали $10,2 \pm 0,9 \text{ г CO}_2$ на 1 м^2 за сутки. Интенсивность видимого фотосинтеза при неблагоприятных погодных условиях была связана с температурой воздуха ($r = 0,923$, $p < 0,01$) и освещенностью ($r = 0,859$, $p < 0,01$), причем последние также коррелированы между собой ($r = 0,807$, $p < 0,01$).

Для светлого периода суток при ясной погоде корреляция интенсивности поглощения CO_2 травостоем опытных площадок с величиной освещенности была также высока и статистически значима ($r = 0,716$, $p < 0,01$), в то время как связь с температурой была недостоверной ($r = 0,291$, $p < 0,1$). По-видимому, это можно объяснить тем, что в светлое время солнечного и теплого дня температура воздуха приближалась к оптимальной для процессов фотосинте-

Таблица 40

Геоботаническое описание опытного участка злаково-мелкотравного луга (21-22 июля 1975 г., Талицкий район Свердловской области)

Видовой состав	Индекс обилия	Средняя высота, см	Проективное покрытие, %
<i>Phleum pratense</i>	cop ₃	75	45
<i>Geranium pratense</i>	sp	30	4-5
<i>Achillea millefolium</i>	sol-sp	30	2
<i>Helictotrichon pubescens</i>	sp	65	2-3
<i>Silaum silaus</i>	sol	20	до 1
<i>Sanguisorba officinalis</i>	cop ₁	25-30	до 10
<i>Festuca ovina</i>	cop ₂	15	30
<i>Vicia cracca</i>	sol	20	до 1
<i>Fragaria viridis</i>	sol	5	-
<i>Viola canina</i>	sol	10	-
<i>Lathyrus pratensis</i>	sol	40	-
<i>Veronica arvensis</i>	unic	50	-

Таблица 41

Средние значения температуры воздуха, освещенности и интенсивности фиксации CO₂ травостоем злаково-мелкотравного луга за светлый период суток в дни с различными погодными условиями (предлесостепное Зауралье)

Дата наблюдений	Температура, °C	Освещенность, кЛк	Интенсивность поглощения CO ₂ , мг на 1 м ² в час
16 июля	13,3±0,8	9,1±4,0	520±42
22 июля	20,2±2,4	более 30,0	920±66

Примечание. 16 июля – дожливая и прохладная погода, 22 июля – ясная и теплая.

за (14–26°C), а в дожливую и прохладную погоду была ниже оптимальной температуры (10–14°C).

Максимальные величины интенсивности видимого фотосинтеза для опытов, проведенных в июле 1975 г. и в июле 1976 г., равнялись соответственно 10,2 и 8,3 мг CO₂ на 1 г сухого веса в час. Для сравнения приведем данные, полученные в канадской прерии (50°42' с.ш., 107°43' з.д.) методом малых камер с использованием оптико-акусти-

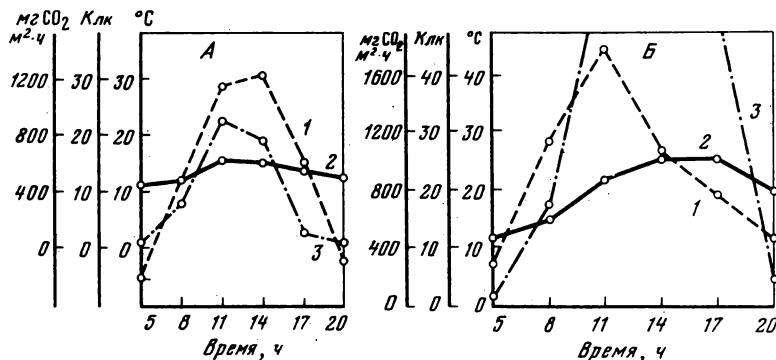


Рис. 34. Динамика поглощения CO_2 (1) растительностью злаково-мелкотравного луга в светлый период суток, температуры воздуха (2) и освещенности (3). Среднее Зауралье, 16 июля (А) и 22 июля (Б) 1976 г.

ческого газоанализатора: максимальная интенсивность наблюдавшегося фотосинтеза в ассоциации, где доминировали *Agropyron dasystachion* и *A. smithii* (69%), в июле 1971 г. составляла 10,3 мг CO_2 на 1 г в час [Redmann, 1974 б]. Таким образом, наши результаты близки к данным, полученным сходным методом в травянистых сообществах умеренного пояса другого континента.

ДИНАМИКА ПОГЛОЩЕНИЯ И ВЫДЕЛЕНИЯ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА В НЕКОТОРЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЯХ ЮЖНОГО ЯМАЛА

Исследования динамики баланса CO_2 в растительных сообществах на Южном Ямале проводились в июле 1974 г. и в июле-августе 1977 г. В 1974 г. были собраны данные по суточной динамике углекислотного обмена в ряде ассоциаций одновременно (в течение одних и тех же суток) с целью их сопоставления, а в 1977 г., кроме того, были прослежены тенденции сезонных изменений динамики баланса CO_2 .

Результаты исследований, проведенных в июле 1974 г., представлены на рис. 35, 36 и в табл. 42, а геоботаническое описание площадок дано в табл. 43.

Величина ассимиляции CO_2 в процессе видимого фотосинтеза для всех ассоциаций, взятых вместе, коррелирует с температурой воздуха ($r = 0,496$, $p < 0,01$) и освещенностью ($r = 0,607$, $p < 0,01$). Однако линейные коэффициенты корреляции для луговых ассоциаций достоверно отличаются от нуля, в то время как для тундровых ассоциаций они статистически недостоверны (табл. 44). В то же время соответствующие коэффициенты для отношений величины освещенности и интенсивности фиксации CO_2 с освещенностью для тундровых ассоциаций выше, чем коэффициент линейной корреляции, и отличаются от нуля. Для луговых ассоциаций такого повышения коэффициентов кор-

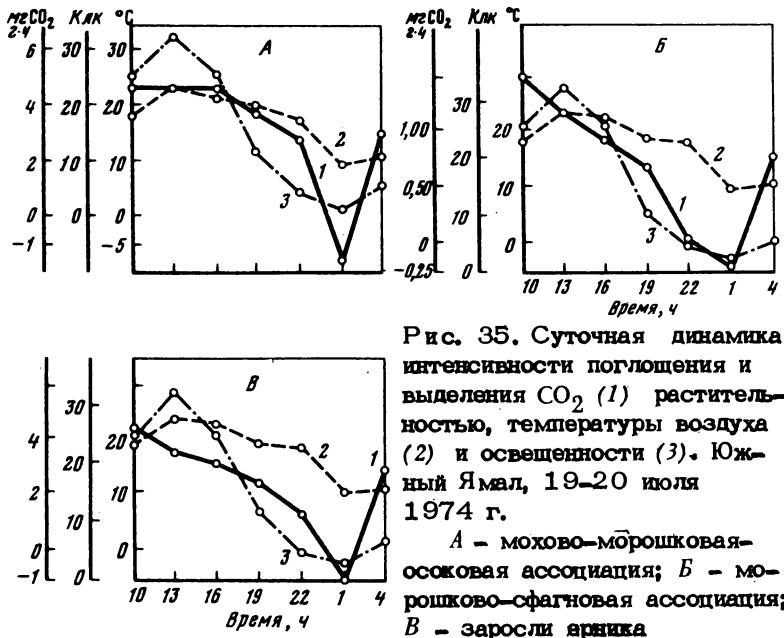


Рис. 35. Суточная динамика интенсивности поглощения и выделения CO_2 (1) растительностью, температуры воздуха (2) и освещенности (3). Южный Ямал, 19–20 июля 1974 г.
 А – мохово-морошково-осоковая ассоциация; Б – морошково-сфагновая ассоциация;
 В – заросли ерика

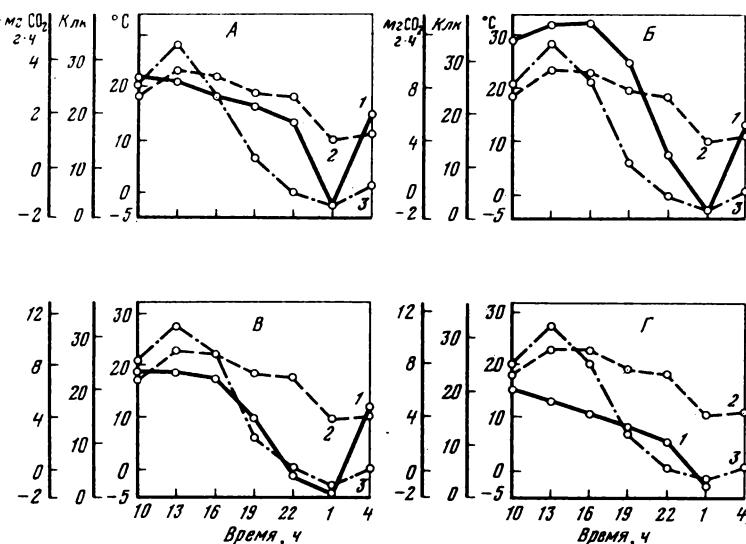


Рис. 36. Суточная динамика поглощения и выделения CO_2 (1) растительностью, температуры воздуха (2) и освещенности (3). Южный Ямал, 19–20 июля 1974 г.

А – заросли ерика (повторный опыт); Б – аллювиальный вейниково-хвощевый луг; В – аллювиальный хвощево-вейниковый луг; Г – вейниковая луговая ассоциация

Таблица 42

Динамика поглощения углекислого газа различными растительными ассоциациями в разное время суток (22–23 июля 1974 г., Южный Ямал)

Номера площадок *	Время суток, ч	Освещенность, клюк	Температура воздуха, °C	Поглощение CO ₂ , мг на 1 г в час **
9	10	32	16	4,6
	13	27	22	5,8
	20	11	14	5,8
	1	0,2	1	-2,0
10	10	32	16	6,6
	13	27	22	6,6
	20	11	14	7,4
	1	0,2	1	-3,2
11	13	27	22	4,2
	20	11	14	4,2
	1	0,2	1	-0,6
12	10	32	16	5,0
	13	27	22	5,0
	20	11	14	5,6
	1	0,2	1	-1,8
13	10	32	16	8,2
	13	27	22	8,2
	20	11	14	3,4
	1	0,2	1	-3,4

* Геоботаническое описание площадок приведено в табл. 43.

** Интенсивность фотосинтеза вычислялась на 1 г воздушно-сухой фитомассы; почвенный поток CO₂ учитывался.

реляции при переходе от линейной зависимости к нелинейной не наблюдается (см. табл. 44).

Регрессионный анализ позволил установить, что зависимость интенсивности видимого фотосинтеза от освещенности в тундровых сообществах описывается нелинейной регрессионной моделью вида $y = -x/(b' + a''x)^1$ лучше, чем линейной вида $y = b + ax$; уровень достоверности регрессии при том же объеме выборки повышается, а квадрат смешанной корреляции r^2 (коэффициент детерминации) увеличивается (табл. 45). Для луговых ассоциаций этого не происходит – при переходе к нелинейной модели достоверность ее даже снижается, а коэффициент детерминации уменьшается, хотя это уменьшение статистически незначимо.

¹ Такой вид зависимости сходен с уравнениями, описывающими световые кривые фотосинтеза [Малкина, Цельникер, Яншина, 1970].

Таблица 43

Геоботаническое описание опытных площадок (середина июля 1974 г., Южный Ямал)

№ пло- щадки	Ассоциации	Видовой состав	Индекс обилия
1	2	3	4
1	Мохово-мо- рошково-осо- ковая тундра	<i>Carex globularis</i> <i>Rubus chamaemorus</i> <i>Ledum palustre</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Empetrum</i> <i>Calamagrostis lanceolata</i> Зеленые мхи	cop ₂ cop ₁ sol sol sp sol
2	Пушицевая толь	<i>Eriophorum vaginatum</i> <i>Sphagnum spp.</i>	cop ₁ gr sp. gr
3	Морошково- сфагновое болото	<i>Rubus chamaemorus</i> <i>Sphagnum sp.</i> <i>Vaccinium uliginosum</i> <i>Equisetum arvense</i> <i>Calamagrostis lanceolata</i>	cop ₁ cop ₁ gr sp sp sp
4	Заросли ерника	<i>Betula nana</i> <i>Vaccinium uliginosum</i> <i>Calamagrostis lanceolata</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Carex globularis</i> <i>Pleurozium schreberi</i> <i>Cladonia sp.</i>	cop ₂ sp sol sol sol sp gr sp gr
5	Заросли ерника	<i>Betula nan</i> <i>Carex globularis</i> <i>Vaccinium uliginosum</i> Зеленые мхи	sp cop ₁ sol
6	Аллювиаль- ный вейни- ково-хво- шевый луг	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> <i>Equisetum arvense</i>	cop ₁ cop ₁
7	Аллювиаль- ный хвощево- вейниковый луг	<i>Equisetum arvense</i> <i>Calamagrostis langsdorffii</i>	cop ₁ cop ₁
8	Вейниковый луг	<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	cop ₃
9	Заросли ерника	<i>Betula nana</i> <i>Calamagrostis lanceolata</i> <i>Politrichum commune</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	cop ₂ cop ₁ cop ₁ cop ₁ gr

Таблица 43 (окончание)

1	2	3	4
10	Голубично-моховая тундра	Vaccinium uliginosum Calamagrostis lanceolata Betula nana Зеленые мхи	cop ₁ sp sp
11	Заросли ивы сизой	Salix glauca Betula nana Vaccinium uliginosum Зеленые мхи	cop ₂ sp sp
12	Заросли ивы филиколистной	Salix phylicifolia Betula nana Vaccinium uliginosum Vaccinium vitis-idaea Salix myrtilloides Calamagrostis lanceolata Eriophorum polystachyon	cop ₂ cop ₁ sp sp gr sp gr sp sol
13	Осоковая топь	Carex rotundata Comarum palustre Sphagnum sp.	cop ₁ sol

Поскольку форма кривых регрессии определяется величинами параметров a' и b' , то для выяснения того, различаются ли эти кривые, были построены ковариационные матрицы этих параметров:

$$\Gamma \beta_i = \sigma_j^2 S_j^{-1},$$

$$\text{где } S_j = \begin{pmatrix} \sum_{i=1}^n x_{ji}^2 & \sum_{i=1}^n x_{ji} \\ \sum_{i=1}^n x_{ji} & n \end{pmatrix}, \text{ а } \sigma_j^2 - \text{дисперсия аппроксимации для } j\text{-й группы ассоциаций.}$$

После этого находили значение критерия T^2 для двух групп ассоциаций:

$$T^2 = \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} (\bar{\beta}_1 - \bar{\beta}_2)^T \Gamma^{-1} (\bar{\beta}_1 - \bar{\beta}_2),$$

$$\text{где } \Gamma = \frac{(n_1 - 1)\Gamma \beta_1 + (n_2 - 1)\Gamma \beta_2}{n_1 + n_2 - 2}, \text{ а } (\bar{\beta}_1 - \bar{\beta}_2) = \left(\frac{a_1' - a_2'}{b_1' - b_2'} \right).$$

Таблица 44

Статистические характеристики связи интенсивности поглощения CO_2 растительностью разных ассоциаций с освещенностью для линейной и нелинейной зависимостей (Южный Ямал, 1977 г.)

Растительные группировки	Корреляция интенсивности фиксации CO_2 , мг на 1 г в час с освещенностью, кЛк		
	r	m_r	z
Мохово-морошково-осоковая тундра	0,743	0,386	1,9142
Заросли ерника	0,732	0,341	1,8659
Аллювиальный вейнико-во-хвощевый луг	0,878*	0,239	2,7337
Вейниковый луг	0,893*	0,260	2,8728

Таблица 44 (окончание)

Растительные группировки	Корреляция отношения освещенности (кЛк) к интенсивности фиксации CO_2 , мг на 1 г в час с освещенностью, кЛк		
	r	m_r	z
Мохово-морошково-осоковая тундра	0,969**	0,143	4,1509
Заросли ерника	0,950**	0,156	3,6632
Аллювиальный вейнико-во-хвощевый луг	0,812*	0,292	2,2656
Вейниковый луг	0,892*	0,261	2,8629

* Достоверно на 5%-ном уровне. ** Достоверно на 1%-ном уровне;

Примечание. r — коэффициент корреляции; m_r — ошибка коэффициента корреляции; z — преобразование Фишера для коэффициента корреляции; $z = \ln \left(\frac{1+r}{1-r} \right)$.

Для оценки различия кривых регрессии величина $F = \frac{n_1 + n_2 - 3}{2(n_1 + n_2 - 2)} T^2$ сравнивалась с табличными значениями критерия F (для 2 и $n_1 + n_2 - 3$ степеней свободы). Результаты такого анализа показывают, что кривые нелинейной регрессии вида $y = x/(b' + a'x)$ зависимости интенсивности поглощения CO_2 от освещенности в тундровых ассоциациях достоверно отличаются от таковых для луговых ассоциаций (табл. 46). Кроме того, зависимость видимого фотосинтеза от освещенности в

Таблица 45

Анализ уравнений регрессии зависимости интенсивности поглощения CO_2 растительностью разных растительных группировок от освещенности (Южный Ямал)

Растительные группировки, n	Линейная модель $y = b + ax$			
	$a(m_a)$	$b(m_b)$	F	r^2
Тундровые (20)	0,057 ** (0,013)	0,295 (0,257)	18,9 **	0,51
Луговые (18)	0,145 ** (0,032)	0,148 (0,660)	20,0 **	0,56

Таблица 45 (окончание)

Растительные группировки, h	Нелинейная модель $y = x/(b' + a'x)$			
	$a'(m_{a'})$	$b'(m_{b'})$	F	r^2
Тундровые (20)	0,565 *** (0,011)	0,287 (1,197)	85,4 **	0,81
Луговые (18)	0,389 * (0,139)	-3,125 (2,863)	7,8 *	0,33

*Достоверно на 5%-ном уровне. **Достоверно на 1%-ном уровне.

***Достоверно на 0,1%.

пределах ее изменения, наблюдавшейся при проведении опытов, "более линейна" для луговой растительности, чем для тундровой (см. табл. 44). Поэтому можно предполагать, что интенсивность поглощения углекислого газа в тундрах возрастает при увеличении освещенности быстрее (относительно максимально возможной), чем на лугах.

В 1977 г. проводились наблюдения за суточным ходом баланса CO_2 в болотных ассоциациях и на участке пойменного луга, подвергавшегося воздействию со стороны полевок-экономок. За время исследований было в каждой из ассоциаций проведено по три серии измерения динамики углекислотного обмена. Результаты их представлены на рис. 37, а геоботаническое описание опытных площадок приведено в табл. 47. При вычислении средней интенсивности видимого фотосинтеза в лугах данные, полученные для всех типов луговых ассоциаций, усреднялись.

Таблица 46

Оценка различия параметров a' и b' кривых регрессии вида $y = x/(b' + a'x)$ для зависимости интенсивности фиксации CO_2 (мл на 1 г в час) от освещенности (клик) в различных растительных группировках (19–20 июля 1974 г., Южный Ямал)

Растительные группировки	n	$\sum_{i=1}^n x_i$	$\sum_{i=1}^n x_i^2$
Тундровые	20	315	7653
Луговые	18	297	7433

Таблица 46 (окончание)

Растительные группировки	σ	T^2	$p <$
Тундровые	10,07913	1285,43	0,001
Луговые	49,82554		

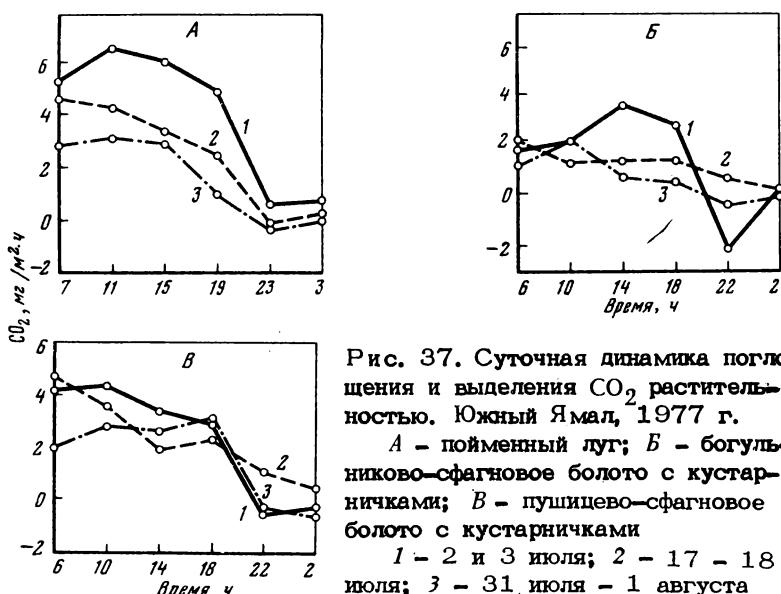


Рис. 37. Суточная динамика поглощения и выделения CO_2 растительностью. Южный Ямал, 1977 г.

А – пойменный луг; Б – болото-лишайниково-сфагновое болото с кустарничками; В – пушице-сфагновое болото с кустарничками

1 – 2 и 3 июля; 2 – 17 – 18 июля; 3 – 31 июля – 1 августа

Таблица 47

Геоботаническое описание опытных площадок (июль–август 1977 г., Южный Ямал)

Номера площадок	Ассоциация	Видовой состав	Индекс обилия
1–4	Пушищево–сфагновое болото с кустарничками	<i>Eriophorum vaginatum</i> <i>Rubus chamaemorus</i> <i>Oxycoccus micrococcus</i> <i>Andromeda polifolia</i> <i>Lyonia calyculata</i> <i>Ledum palustre</i> <i>Sphagnum sp.</i>	cop ₁ sp sp sol sp sol .
5–8	Багульниково–сфагновое болото с кустарничками	<i>Ledum palustre</i> <i>Vaccinium minus</i> <i>Rubus chamaemorus</i> <i>Betula nana</i> Мхи и лишайники	cop ₂ cop ₁ gr sp sp
9	Вейниково–осоковый луг с пятнами бекмании	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> <i>Carex aquatilis</i> <i>Beckmania syzigache</i> <i>Poa arctica</i> <i>Cerastium sp.</i>	cop ₁ cop ₁ sp sol sol
10	Вейниково–осоковый луг с пятнами бекмании	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> <i>Carex aquatilis</i> <i>Beckmania syzigache</i>	cop ₁ cop ₂ sol
11	Осоково–овсяницевый луг	<i>Carex aquatilis</i> <i>Festuca rubra</i> <i>Cerastium sp.</i>	sp cop ₁ sp
12	Осоково–овсяницевый луг	<i>Festuca rubra</i> <i>Carex aquatilis</i> <i>Calamagrostis neglecta</i>	cop ₂ sp sol
13	Мятликовый луг центральной поймы	<i>Poa arctica</i> <i>Cerastium sp.</i> <i>Tripleurospermum phaecephalum</i>	cop ₂ sp gr sol

Интенсивность фиксации CO_2 растительным покровом исследовавшихся сообществ связана с температурой воздуха на высоте 50 см над почвой и с величиной освещенности (табл. 48). При этом коэффициент корреляции величины поглощения двуокиси углерода с освещенностью повышался при переходе к нелинейной зависимости для болот, в то время как для луговых ассоциаций этого не происходило.

Анализ соответствующих уравнений регрессии показал, что для пушищево–сфагнового болота линейная модель описывает зависимость

Таблица 48

Корреляция интенсивности поглощения CO₂ растительностью различных растительных ассоциаций с температурой воздуха и освещенностью (июль–август 1977 г., Южный Ямал)

Растительная ассоциация	Линейная корреляция с температурой воздуха, °C			Линейная корреляция с освещенностью, кclick		
	r	m _r	z	r	m _r	z
Багульниково–сфагновое болото с кустарничками	0,49	0,10	1,07	0,74	0,20	1,91
Пушицево–сфагновое болото с кустарничками	0,63	0,10	1,48	0,78	0,20	2,09
Луговые ассоциации центральной поймы	0,76	0,16	1,99	0,81	0,14	2,27

Примечание. r – коэффициент корреляции; m_r – ошибка коэффициента корреляции; z – преобразование Фишера для коэффициента корреляции: $z = \ln \left(\frac{1+r}{1-r} \right)$.

Таблица 48 (окончание)

Растительная ассоциация	Нелинейная корреляция с освещенностью, кclick		
	r	m _r	z
Багульниково–сфагновое болото с кустарничками	0,86	0,15	2,58
Пушицево–сфагновое болото с кустарничками	0,91	0,13	3,09
Луговые ассоциации центральной поймы	0,74	0,17	1,91

Таблица 49

Анализ уравнений регрессии зависимости интенсивности поглощения CO_2 растительностью разных ассоциаций от освещенности (июль—август 1977 г., Южный Ямал)

Растительные ассоциации	Линейная модель $y = b + ax$			
	$a(m_a)$	$b(m_b)$	F	r^2
Багульниково-сфагновое болото с кустарничками	0,072* (0,021)	-0,124 (0,398)	12,24*	0,55
Пушицево-сфагновое болото с кустарничками	0,142* (0,036)	0,345 (0,486)	15,48*	0,61
Луговые ассоциации центральной поймы	0,112** (0,022)	0,549 (0,525)	27,35**	0,66

Таблица 49 (окончание)

Растительные ассоциации	Нелинейная модель $y = x/(b'' + a'x)$			
	$a''(m_{a''})$	$b(m_{b''})$	F	r^2
Багульниково-сфагновое болото с кустарничками	0,845** (0,193)	0,595 (2,799)	18,92*	0,69
Пушицево-сфагновое болото с кустарничками	0,378** (0,057)	-0,820 (0,772)	43,50**	0,83
Луговые ассоциации центральной поймы	0,204* (0,049)	1,609 (1,212)	17,35*	0,55

* Достоверно на 1%-ном уровне. ** Достоверно на 0,1%-ном уровне.

интенсивности асимиляции CO_2 от освещенности хуже, чем нелинейная; для багульниково-сфагнового болота увеличение коэффициента корреляции и коэффициента детерминации при переходе к нелинейной модели статистически недостоверно, а для луговых ассоциаций уравнение вида $y = x/(b'' + a'x)$ описывает эту зависимость не лучше, чем линейная модель (табл. 48, 49). Оценки кривых регрессии для всех трех изученных растительных группировок дают достоверные различия (табл. 50).

Таблица 50

Оценка различия параметров кривых регрессии для зависимости
 $y = x/(b' + a'x)$

Растительные ассоциации	n	$\sum_{i=1}^n x_i$	$\sum_{i=1}^n x_i^2$	σ
Багульниково-сфагновое болото (1)	11	112,73	2309,751	43,058
Пушицево-сфагновое болото (2)	12	109,40	2178,616	3,878
Луга центральной поймы (3)	16	290,42	9689,772	10,714

Таблица 50 (окончание)

Растительные ассоциации	T^2		
	1	2	3
Багульниково-сфагновое болото (1)	-	197,03	374,00
Пушицево-сфагновое болото (2)	197,03	-	981,90
Луга центральной поймы (3)	374,0	981,90	-

Суточная продуктивность видимого фотосинтеза в течение периода исследований снижалась во всех сообществах, несмотря на то что температура воздуха и освещенность в дни опытов мало различались (табл. 51).

Максимальные значения интенсивности поглощения CO_2 в ряде изучавшихся растительных группировок на Южном Ямале, рассчитанные на 1 г воздушно-сухого веса зеленой массы, представлены в табл. 52. По данным В. М. Швецовой и В. Л. Вознесенского [1970 а], величины интенсивности видимого фотосинтеза травянистых растений из тундр Центрального и Западного Таймыра достигали 24–33 мг CO_2 на 1 г в час. Исследования, проведенные на о-ве Девон (северо-западные территории Канады) с помощью инфракрасного газоанализатора в полевых условиях, показали, что нетто-фотосинтез *Dryas integrifolia* в начале июля 1971 г. достигал максимального значения 4,2 мг CO_2 на 1 г в час, а *Carex stans* – 13 мг на 1 г в час [Mayo et al., 1972, 1973]. Д. Джонсон и Л. Тиссен [Johnson, Tieszen, 1976] исследовали интенсивность наблюдаемого фотосинтеза при насыщаю-

Таблица 51

Суточная продуктивность видимого фотосинтеза в растительных ассоциациях (Южный Ямал, 1977 г.)

Растительная ассоциация	Интенсивность фиксации CO_2 , мг на 1 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

Таблица 52

Максимальные значения видимого фотосинтеза в растительных ассоциациях Южного Ямала

Растительные ассоциации	Даты опытов	Время	Интенсивность поглощения CO_2 , мг на 1 г в час
Багульниково–сфагновое болото	3.VII 1977	14.00	3,25±0,63*
Пушицево–сфагновое болото	17.VII 1977	6.00	4,80±0,80*
Луга центральной поймы	2.VII 1977	11.00	6,59±0,88**
Мохово–морошково–осоковая тундра	19.VII 1974	10.00	4,6
Заросли ерника	19.VII 1974	10.00	4,2
Вейниковый луг	19.VII 1974	10.00	6,2
Аллювиальный хвощево–вейниковый луг	19.VII 1974	10.00	12,6

* Средние по четырем площадкам. ** Средние по пяти площадкам.

ших значениях световой радиации ($2300 \mu\text{e m}^{-2} \text{c}^{-1}$) и температуре, близкой к оптимальной ($+15^\circ\text{C}$). Они обнаружили, что эта величина колеблется от 5 до 47 мг CO_2 на 1 г в час для растений из тундр Аляски. О.В. Заленский, обобщая данные о наибольших значениях видимого фотосинтеза растений Крайнего Севера, оценивает размах из колебаний как 2 – 40 мг CO_2 на 1 г в час. Полученные в наших исследованиях значения укладываются в эти пределы (см. табл. 52).

Величины суточной продуктивности растений тундр п-ова Таймыр колебались от 9 до 310 мг CO_2 на 1 г [Швецова, Вознесенский, 1970 а]. Продуктивность фотосинтеза растений с о-ва Врангеля менялась от 108 до 209 мг CO_2 на 1 г в сутки [Герасименко, Заленский, 1973]. Интактные *Dryas integrifolia* на о-ве Девоне поглощали 15–62 мг CO_2 на 1 г в сутки [Mayo et al., 1973]. Расчеты Л. Тисценя [Tieszen, 1972] для растительности мыса Барроу показывают, что величина суточной продуктивности фотосинтеза со-судистых растений за вегетационный период 1971 г. изменялась от 2 до 16 г CO_2 на 1m^2 в сутки. Полученные нами пределы изменения количества углекислоты, связанного растительностью сообществ южной тундры, равные 3,7 – 25,0 г. CO_2 на 1m^2 в сутки, или 21,1 – 98,5 мг CO_2 на 1 г в сутки (см. табл. 51, 55), вполне сравнимы с упомянутыми выше данными других авторов, работающих с растениями высоких широт.

Наибольшие значения суточной продуктивности фотосинтеза, также как и максимальной его интенсивности, по нашим данным, наблюдались в луговых ассоциациях, что согласуется с результатами исследований других авторов, говорящих о больших значениях фотосинтеза северных злаков и осок по сравнению с другими растениями [Швецова, Вознесенский, 1970а, б; Mayo et al., 1972; Johnson, Tieszen, 1976; и др.]. В то же время анализ линейных и нелинейных регрессивных моделей зависимости интенсивности фиксации CO_2 от освещенности (см. табл. 45, 46, 49 и 50) указывает на вероятность того, что в тундровых и болотных сообществах продуктивность при небольших количествах поступающей солнечной энергии может быть относительно большей, чем в лугах.

Данные наблюдений за суточной динамикой баланса CO_2 в растительных ассоциациях Южного Ямала (см. рис. 37; табл. 42) показывают, что в середине лета имеет место круглосуточный положительный видимый фотосинтез, причем в 1977 г. в луговых ассоциациях это наблюдалось в начале июля, а в болотах – в середине того же месяца.

Во второй половине июля 1974 г. во всех исследовавшихся растительных группировках поглощение CO_2 преобладало над его выделением большую часть суток. Максимальная интенсивность фиксации углекислого газа наблюдалась в утренние часы (см. табл. 42; рис. 35–37). Следует заметить, что растения с Южного Ямала обладают способностью быстро достигать максимальных значений потенциального фотосинтеза утром [Нифонтова, Королев, 1974].

Таблица 53

Ориентировочные расчеты количества кислорода, продуцируемого некоторыми растительными ассоциациями в середине лета

Фитоценозы	Дата наблюдений за балансом CO_2	Количество выделенного за сутки O_2 , тыс. л на 1 га
Тундры Южного Ямала	20.VII 1974	41
Болота Южного Ямала	2.VII 1977	46
	1.VIII 1977	18
Луга Южного Ямала	2.VII 1977	139
	1.VIII 1977	69
Злаково-мелкотравные луга Среднего Зауралья	21.VII 1975	153

Ориентировочные расчеты интенсивности накопления органического вещества в процессе связывания углекислоты можно произвести, используя выражение величин суточной продуктивности фотосинтеза в углеводном эквиваленте: 1 г CO_2 = 0,68 г CH_2O [Redman, 1974a], поскольку для растений Крайнего Севера характерна явно выраженная углеводная направленность фотосинтеза [Russel, 1940; Mooney, Billings, 1965; Нифонтова, Королев, 1974]. Оказалось, что эта величина в болотных ассоциациях составляла в июле 1977 г. в сутки приблизительно 9,8 – 39,8 мг CH_2O на 1 г, а в лугах центральной поймы р. Хадыта – от 27,7 до 67,0 мг CH_2O на 1 г. В середине июля 1974 г. различные тундровые сообщества накапливали от 17,2 до 25,4 мг CH_2O на 1 г в сутки, а аллювиальные луга – около 34,5 мг CH_2O на 1 г. Злаково-мелкотравные луга предлесостепенного Зауралья фиксировали, по данным наших наблюдений в 1975 – 1976 гг., 31,5 – 66,5 мг CH_2O на 1 г в сутки¹. Количество CO_2 , поглощенные в лугах Среднего Зауралья и в луговых сообществах Южного Ямала, также практически не различались, причем в некоторых случаях продуктивность лугов Крайнего Севера была даже выше (см. табл. 55).

Так как в процессе видимого фотосинтеза образуется столько же кислорода, сколько поглощается CO_2 , можно ориентировочно рассчитать вклад некоторых изученных растительных группировок в кислородно-углекислотный режим атмосферы (табл. 53).

¹ Выражение фотосинтетической продуктивности в углеводном эквиваленте не учитывает потерь, связанных с дыханием подземных частей растений, поэтому термин "накопление" отражает лишь приход углеводов в процессе видимого фотосинтеза.

ДИНАМИКА ПОЧВЕННОГО ПОТОКА СО₂ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ СРЕДНЕГО ЗАУРАЛЬЯ И ЮЖНОГО ЯМАЛА

Параллельно с исследованиями интенсивности углекислотного обмена, обусловленного процессами фотосинтеза и дыхания растительности, нами проводились наблюдения за динамикой выделения CO₂ из почвы, результаты которых учитывались при определении величин видимого фотосинтеза в исследовавшихся ассоциациях. Однако картина динамики почвенного потока углекислого газа имеет и самостоятельный интерес, поскольку величина его является одним из показателей, позволяющих оценить степень активности почвенных организмов-редуцентов и скорость протекания процессов разложения органического вещества [Программа и методика биогеоценологических исследований, 1974]. Поэтому мы сочли целесообразным рассмотреть данные по динамике продуцирования углекислоты почвой более подробно.

В табл. 54 приведены результаты, полученные в наших исследованиях, в сравнении с некоторыми литературными данными об интенсивности выделения CO₂ из почвы в биогеоценозах разных ландшафтно-географических зон. Следует отметить, однако, что оценки интенсивности "дыхания" почвы, полученные с применением разных методик, часто оказываются несопоставимыми. Так, например, результаты исследований в канадской прерии, проведенные в одно и то же время на одних и тех же опытных участках с помощью инфракрасного газоанализатора [Redman, 1974б] и методом газовой хроматографии проб, взятых с разных глубин [Jong et al., 1972], дали разницу в интенсивности почвенного потока CO₂ в 32% (табл. 54).

Наиболее велико выделение углекислоты из почв тропической саванны, а в лесах умеренного пояса оно больше, чем в травянистых сообществах (см. табл. 54). В то же время "дыхание" почвы в арктических тундрах не ниже, чем в луговых ассоциациях умеренных широт. Сравнение данных, полученных с помощью инфракрасных газоанализаторов, показывает, что пределы колебания интенсивности выделения CO₂ почвами тундр и болот Южного Ямала близки к таким же данным, полученным для районов Крайнего Севера на американском континенте, а луга Южного Ямала и Среднего Зауралья выделяют почвенной углекислоты больше, чем прерии Канады и США. В ясную погоду наиболее интенсивное продуцирование CO₂ почвами злаково-мелкотравных лугов предлесостепного Зауралья приходится на утренние и дневные часы, хотя 22 июля 1976 г. наблюдалось резкое снижение выделения двуокиси углерода из почвы в середине дня (рис. 38). В пасмурную погоду максимальное количество CO₂ выделялось во второй половине дня, снижаясь ночью. "Дыхание" почвы не коррелировало достоверно с температурой приземного слоя воздуха.

Суточная динамика почвенного потока CO₂ в лугах и болотах Южного Ямала представлена на рис. 39. Суточный ход интенсивности продуцирования углекислого газа почвами изученных сообществ различен и в течение периода наших работ претерпевал существенные

Таблица 54

Пределы варьирования интенсивности выделения углекислого газа из почв в экосистемах разных ландшафтно-географических зон, полученные в течение периодов вегетации различными методами

Районы исследований	Методы исследований	Экосистемы	Почвенный поток CO_2 , г на 1 м^2 , в 1 ч	Источник
Швеция	Поглощение КОН	Посадки овса	0,13–1,36	Lundegardh, 1927
СССР, долина р. Клязьмы	Газоанализатор ВТИ-1	Пойменный луг	0,09–2,32	Ястребов, 1957
Финляндия	Поглощение КОН	Разнотравный луг	0,16–0,28	Kosonen, 1969
Канада, Саскачеван	Газовая хроматография	Разнотравная прерия	0–0,13	Jong et al., 1972
Канада, Саскачеван	Инфракрасный газоанализатор	Разнотравная прерия	0–0,19	Redmann, 1974b
Канада, Квебек	Поглощение	Овсяницевый луг	0,02–0,14	Lieth, Oulette, 1962
США, Миссури	Инфракрасный газоанализатор	Высокотравная прерия	0–0,45	Kucera, Kirkham, 1971
США, Южная Каролина	Поглощение	Высокотравная прерия	0,05–0,33	Coleman, 1973
США, Миннесота	Инфракрасный газоанализатор	Дубовый лес	0–1,0	Reiners, 1968
США, Теннесси	Поглощение КОН	Смешанный лес	0,07–0,37	Witkamp, 1966
Коста-Рика	Поглощение КОН	Тропическая саванна	0,33–2,56	Schultze, 1967
Австралия	Электролитическое титрование	Эвкалиптовый лес	0,2–1,0	Ellis, 1969
Канада, северо-западные территории	Инфракрасный газоанализатор	Арктический луг	0,22–0,37	Zinderen, Bakker, Mayo, 1972
США, Аляска	Инфракрасный газоанализатор	Тундра	0,08–0,30	Billings et al., 1973
Южный Ямал	Инфракрасный оптико-акустический газоанализатор	Тундра	0–0,43	Данные авторов
Южный Ямал	"	Пойменный луг	0,13–0,980	То же
Южный Ямал	"	Болота	0,08–0,48	"
Среднее Зауралье	"	Злаково-мелкотравный луг	0,20–0,80	"

изменения. Так, почва пушищево-сфагнового болота выделяла наибольшее количество CO_2 в начале июля утром, а в первой декаде августа – в предвечерние часы. Почвенное "дыхание" в багульниково-сфагновой ассоциации было наиболее интенсивным в начале июля днем, а в августе – утром и вечером. Луговые почвы выделяли в начале июля максимальное количество углекислоты в конце дня, а в осталь-

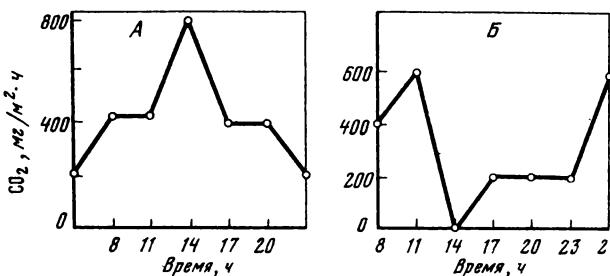


Рис. 38. Суточная динамика почвенного потока CO₂ в злаково-мелкотравном лугу. Среднее Зауралье, 1976 г.

А - 15-16 июля; Б - 22-23 июля

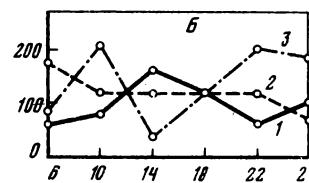
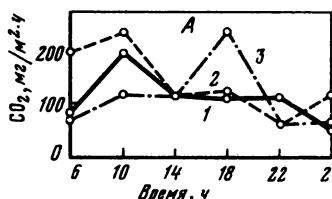
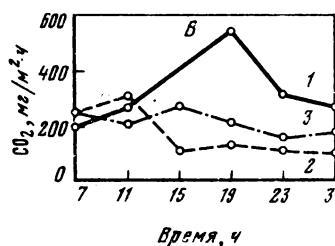


Рис. 39. Суточная динамика почвенного потока CO₂ в различных растительных ассоциациях. Южный Ямал, 1977 г.

1 - 3 июля; 2 - 18 июля; 3 - 1 августа; А - пущево-сфагновое болото с кустарничками; Б - болотниково-сфагновое болото с кустарничками; В - пойменный луг



ные дни наблюдений - в середине. В интенсивности выделения CO₂ из почв багульниково-сфагнового болота не обнаружилась достоверная корреляция с температурой на поверхности почвы, а поток углекислого газа из почв пущево-сфагнового болота был достоверно связан с этим показателем ($r = 0,596$, $p < 0,01$). "Дыхание" почв луговых ассоциаций также коррелировало с температурой на поверхности почвы ($r = 0,339$, $p < 0,05$), в то время как коэффициент корреляции интенсивности выделения CO₂ луговыми почвами с температурой на глубине 5 см оказался незначительным ($r = 0,107$, $p > 0,9$). Это говорит о том, что зона активных процессов "дыхания" почвы сосредоточена в поверхностном слое. Корреляция величины, равной логарифму интенсивности выделения углекислоты почвой, с температурой ее поверхности была тоже статистически достоверной (рис. 40), однако коэффициент корреляции не отличался от такового для линейной связи ($z = 0,475$).

В литературе накоплено много сведений о влиянии различных факторов на интенсивность выделения CO₂ из почвы. В числе их упоми-

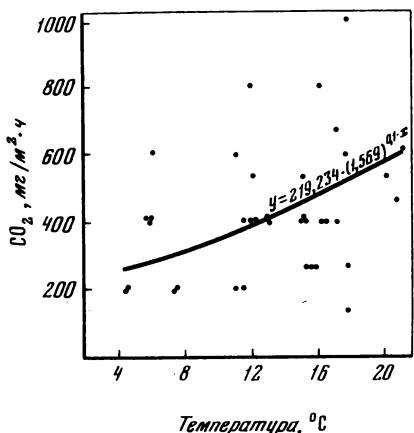


Рис. 40. Зависимость интенсивности выделения CO₂ почвой пойменного луга от температуры на поверхности почвы. Южный Ямал, 1977 г.

наются в первую очередь температура [Koerf, 1953; Haber, 1959; Witkamp, 1966], влажность почвы [Witkamp, 1966; Cleve, Sprague, 1971], плотность микроорганизмов [Witkamp, 1966] и др. Имеются также данные и о том, что в различных условиях ведущим может

выступать тот или иной из перечисленных факторов [Garrett, Cox, 1973]. Однако основным из этих факторов является, по мнению большинства исследователей, температура почвы. Зависимость интенсивности "дыхания" почвы от температуры подчиняется в лабораторных условиях закону Вант-Гоффа [Koerf, 1953; и др.] и может быть выражена в виде формулы $R_T = R_0 Q_{10}^{0,1 \cdot T}$, где R_0 – "дыхание" почвы при температуре $T = 0$, а Q_{10} – коэффициент, показывающий во сколько раз увеличится R_T при повышении T на 10°C. Величина Q_{10} , рассчитанная по уравнению регрессии (см. рис. 40), статистически достоверно отличалась от единицы и не отличалась от 2 ($t = 17,743$, $p < 0,001$ и $t = 1,331$, $p > 0,3$ соответственно). По данным Куциера и Киркхэма [Kucera, Kirkham, 1971], величина Q_{10} для интенсивности почвенного "дыхания" в высокотравной прерии штата Миссури изменялась от 1,6 до 2,3. М. Уиткамп [Witkamp, 1969] обнаружил, что для почвенного потока из лесных почв Q_{10} равнялся 1,5. Для лесов Аляски этот коэффициент варьировал от 1,7 до 2,0 [Wiant, 1967b]. Расчеты П. Койна и Дж. Келли [Coyne, Kelley, 1975] для тундр мыса Барроу дали значение Q_{10} в 1,74 – 1,78.

Что касается суточной динамики выделения CO₂ почвой, то мы не наблюдали интенсификации "дыхания" почвы вочные часы, описанной рядом исследователей [Walter, Zimmetmann, 1952; Haber, 1959; Kosonen, 1969]. По мнению М. Косонена, этот эффект вызван скорее всего погрешностями методик, основанных на поглощении CO₂ щелочью, которые применялись авторами [Kosonen, 1969].

Почвенный поток CO₂ слагается из нескольких основных компонентов: собственного "дыхания" почвы, которое и может служить показателем интенсивности протекания деструкционных процессов, и дыхания подземных частей растений. Различные исследователи приводят неодинаковые данные о том, какую часть почвенной углекислоты выделяют подземные органы растений.

Так, Х. Лундегард [Lundegardh, 1927] обнаружил, что дыхание корней овса (*Avena sativa*) составляло около 30% всего CO₂, выделенного почвой. К такому же выводу на примере лесных почв при-

ходит и В.Н. Мина [1960]. В прериях дыхание подземных частей растений составляло примерно 40% от "дыхания" почвы [Kucera, Kirkham, 1971]. В 40-летних посадках сосны (*Pinus echinata* Mill) дыхание корневых частей не превышало 50% от углекислого газа, продуцируемого почвой [Witkamp, Frank, 1969]. Дж. Монтейт [Monteith, 1962] нашел, что в отдельные дни в культуре бобов (*Vicia vulgaris* L.), корневое дыхание достигало половины суммарного почвенного потока CO_2 . Такое же соотношение упомянутых компонентов почвенного "дыхания" обнаружил для лесных почв и Уайант [Want, 1976a, b]. На Аляске в районе мыса Барроу дыхание корней составляло 50–90% от общей продукции двуокиси углерода [Billings et al., 1973].

Таким образом, можно заключить, что CO_2 , выделяющийся в результате дыхания подземных частей растений, составляет существенную часть его общего количества, продуцируемого почвой. Однако при исследованиях почвенного потока CO_2 в природных условиях разделить его на две указанные основные части бывает затруднительно и долю корневого дыхания обычно оценивают расчетным путем, если известна интенсивность дыхания интактных корневых частей в лабораторных условиях.

3 августа 1977 г. нами была предпринята попытка ориентировочно оценить долю собственно "дыхания" почвы в общем потоке почвенной углекислоты в луговых сообществах Южного Ямала. Для этого с глубины 2–5 см отбиралась серия цилиндрических проб почвы с поверхностью около $0,0007 \text{ m}^2$ (диаметр – 8 мм, высота – 25 мм). В них отсутствовали заметные подземные части растений и представители почвенной мезофауны, поэтому интенсивность выделения CO_2 пробами можно было грубо считать эквивалентной истинному "дыханию" почвы. Ниже даются результаты определения интенсивности выделения CO_2 (мг на 1 m^2 в час) по описанной ранее (см. гл. II) методике (при $n = 8$); при температуре 9°C интенсивность выделения CO_2 пробами составляла 61,3, почвенный поток CO_2 – 328, а при 30°C – 159,7 и 846 соответственно. Сопоставление их с данными измерений интенсивности продуцирования углекислоты почвой и расчетами, выполненными на основании уравнения регрессии (см. рис. 40), показало, что выделение CO_2 из проб составляет около 20% от общего "дыхания" почвы луговых ассоциаций.

Чтобы оценить масштабы корневого дыхания, необходимо было учесть долю CO_2 , приходящуюся на дыхание почвенной мезофауны. По данным И.А. Богачевой и В.Н. Ольшванга [1977], биомасса почвенных беспозвоночных в лугах Южного Ямала в районе наших исследований составляет около 6 г на 1 m^2 . Принимая дыхание почвенной мезофауны в 3 мг O_2 на 2 г в час [Bomébusch, 1930] при температуре 13–15°C и дыхательный коэффициент, равный 0,8, мы получим интенсивность выделения CO_2 почвенными беспозвоночными примерно в 14,4 мг CO_2 на 1 m^2 в час. Поскольку средняя интенсивность "дыхания" почвы в середине лета при такой температуре составляет около 500 мг CO_2 на 1 m^2 в час, то на долю дыхания представителей почвенной мезофауны приходится около 3% от обще-

Таблица 55

Отношение почвенного потока CO_2 к углекислоте, поглощенной различными растительными сообществами в процессе видимого фотосинтеза

Растительные ассоциации	$\text{CO}_2, \text{г на } 1 \text{ м}^2 \text{ в сутки}$			
	Даты наблюдений	Поглощено растениями А	Выделено почвой В	$B/A\%$,
Пушицево- сфагновое болото с кустарничками	2-3.VII 1977 17-18.VII 1977 31.VII-1.VIII 1977	7,1±0,4 9,2±0,6 6,8±0,4	5,6±0,9 6,9±0,3 5,4±1,3	79±13 75±15 79±20
Багульнико- во-сфагновое болото с кустарничками	2-3.VII 1977 17-18.VII 1977 31.VII-1.VIII 1977	3,7±0,5 6,8±0,4 4,2±0,5	6,4±1,1 5,8±0,7 4,9±1,2	173±38 85±12 117±32
Луговые ассоциации поймы р. Хадыта, Южный Ямал	2-3.VII 1977 17-18.VII 1977 31.VII-1.VIII 1977	25,0±2,9 20,0±2,3 14,7±2,5	15,7±2,1 7,7±1,2 9,6±0,9	63±11 39±8 65±13
Злаково-мелкокорневые луга Среднего Зауралья	27-28.VI 1975 15-16.VII 1976	30,6±11,5 10,2±0,9	21,7±1,9 9,6±4,8	71±27 94±48
Моково-морошково-осоковая тундра	19-20.VII 1974	6,9	6,4	93
Заросли ериника	19-20.VII 1974	8,2	6,4	78
Аллювиальный вейниково-осоковый луг, Южный Ямал	19-20.VII 1974	17,0	10,8	64

го потока углекислоты, выделяемого почвой. Тогда дыхание подземных частей растений будет составлять приблизительно 77% от общего "дыхания" почвы. По данным американских исследователей, дыхание интактных корней тундровых злаков и осок составляло в лабораторных экспериментах примерно 0,4 мг CO_2 на 1 г в час при температуре около 15°C, однако, по их расчетам, в естественных условиях эти значения ниже [Billings et al., 1973].

Если принять, что интенсивность дыхания корневых частей в природе равна 0,2 мг CO_2 на 1 г в час, то их биомасса должна составлять около $1900 \text{ г}/\text{м}^2$, что превышает запас надземной фитомассы лугов в середине лета примерно в пять – восемь раз. Подобные ориентировочные расчеты не противоречат имеющимся в литературе сведениям о том, что в субарктических и арктических луговых сообществах биомасса подземных частей превосходит биомассу надземных в пять – десять раз [Виелголаски, 1973; Гашева, 1974; и др.]. Кроме того, примерная оценка доли дыхания подземных частей растительности в общем потоке почвенного CO_2 , вычисленная нами, согласуется с данными, полученными для арктических сообществ Аляски [Billings et al., 1973]. Следует, однако, подчеркнуть, что расчеты "дыхания" почвы относятся только к самому поверхностному ее слою, поэтому полученные данные могут быть занижены.

Данные табл. 5.5 свидетельствуют о том, что углекислота, выделившаяся из почвы, составляет значительную часть связанного в процессе видимого фотосинтеза CO_2 , причем в луговых ассоциациях на Южном Ямале эта часть меньше, чем в болотных. Заметим, что почва багульниково–сфагнового болота в среднем за сутки продуцировала CO_2 даже больше, чем его поглощалось надземными частями растительности. В тундровых ассоциациях почвенное "дыхание" составляло в среднем около 80% от связанной двуокиси углерода. Исследования потоков углекислого газа, проведенные в тундрах Аляски аэродинамическим методом, показали, что за вегетационный период 1971 г. растительностью было связано в общем $772 \text{ г } \text{CO}_2$ на 1 м^2 . При этом из атмосферы поступало 146 г, а от "дыхания экосистемы", основную часть которого составлял поток CO_2 из почвы, – 626 г. углекислоты на 1 м^2 , т.е. тоже около 80% [Coupe, Kelly, 1972, 1975].

Таким образом, исследования баланса углекислого газа в разных растительных группировках Южного Ямала и предлесостепного Зауралья показали, что продуктивность пойменных лугов в Субарктике не ниже, чем в зоне предлесостепных сосновых и березовых лесов. Тундры и тундровые болота, вероятно, при низких значениях освещенности связывают углекислый газ более эффективно, чем луговые ассоциации, однако абсолютные значения величин видимого фотосинтеза в луговых сообществах выше, чем в тундровых и болотных. Результаты изучения почвенного потока CO_2 позволяют считать, что в большинстве случаев его величина связана с температурой поверхности почвы, т.е. в луговых растительных группировках Южного Ямала зона активных процессов расположена в самом верхнем слое почвы. В тундровых и болотных ассоциациях от 75 до 100% CO_2 , связанного в процессе видимого фотосинтеза, поступает из почвы. Эксперименты по выяснению доли различных компонентов в общем потоке углекислоты из почвы и ориентировочные расчеты показывают, что в луговых сообществах Южного Ямала существенная доля (около 77%) общего потока CO_2 из почвы приходится на дыхание подземных частей растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б.Д. Влияние деятельности степной пеструшки на почвенный и растительный покров сухих степей Казахстана. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, т. 19, вып. 6, с. 24–35.
- Абатуров Б.Д. Влияние роющей деятельности крота на круговорот веществ в широколиственном лесу. – Докл. АН СССР, 1966, т. 168, № 4, с. 936–937.
- Абатуров Б.Д., Середнева Т.А. Роль малого суслика в формировании биологической продукции в полупустыне. – Экология, 1973, № 6, с. 66–69.
- Абатуров Б.Д., Ракова Л.В., Середнева Т.А. Воздействие малых сусликов на продуктивность растительности полупустыни Северного Прикаспия. – В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975, с. 15–18.
- Абатуров Б.Д., Кузнечов О.В. Изучение интенсивности потребления пищи грызунами. – Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 1, с. 122–127.
- Аликина Е.В. Влияние водного режима питания на овогенез и сперматогенез обыкновенной и общественной полевок. – Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 4, с. 610–625.
- Андрushко А.М. Деятельность грызунов на сухих пастбищах Средней Азии. Л., 1939, с. 153.
- Аристовская Т.В. О некоторых аспектах геохимической деятельности почвенных микроорганизмов как составной части биогеоценоза. – В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., 1973, с. 36–45.
- Балахонов В.С. О некоторых особенностях газообмена красных полевок Субарктиki в зимний период. – В кн.: Информационные материалы ИЭРiЖ. Свердловск, 1974, с. 23–25.
- Башенина Н.В. Материалы по динамике численности грызунов лесной зоны. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951, т. 56, вып. 2, с. 4–13.
- Башенина Н.В. Опыт количественной оценки энергетических затрат у мелких грызунов. – В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 65–67.
- Башенина Н.В. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги. – Учен. зап. Перм. пед. ин-та, 1968, т. 52, с. 3–44.
- Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М., 1977. 355 с.
- Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951, т. 6, вып. 5, с. 3–30.
- Беликов П.С., Моторина И.В., Куркова Е.Б. Опыт применения инфракрасного газоанализатора (ГИП-5) для определения интенсивности фотосинтеза. – Изв. ГСХА, 1960, вып. 3 (34), с. 30–39.
- Березова Е.Ф., Сорокина Т.А., Коцунова Т.А. и др. Значение микрофлоры корневой системы в жизни растений. – В кн.: Роль микроорганизмов в питании растений и повышении эффективности удобрений. Л., 1965, с. 5–13.
- Биохимия растений. М., 1968. 664 с.
- Боннер Д. Биология развития. М., 1967. 180 с.
- Борисова М.А. Побегообразование у некоторых видов злаков Стрелецкой степи Курской области. – В кн.: Вопросы биологии растений. М., 1960, т. 57, вып. 4, с. 107–136.

- Богачева И.А., Ольшванг В.Н. Заметки по фауне и продуктивности беспозвоночных стационара "Хадыга", - В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977, вып. 106, с. 72-84.
- Братенкова Е.С. Пастбищное использование лугов в лесотундре. - В кн.: Биологические проблемы Севера: Материалы VI симпоз. Якутск, 1974, вып. 3, с. 90-94.
- Будык М.И. Климат и жизнь. Л., 1974. 472 с.
- Будык И.И., Гандин Л.С. Влияние метеорологических факторов на фотосинтез. - В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., 1972, с. 424-436.
- Васьковский М.Д., Иванова Т.И. О дыхании арктических растений. - В кн.: Биологические проблемы Севера: Материалы VII симпоз. "Физиология и биохимия". Петрозаводск, 1976, с. 33-34.
- Варшавский С.Н. Закономерности сезонных передвижений мышевидных грызунов. - Зоол. журн., 1937, т. 16, вып. 2, с. 362-392.
- Варшавский С.Н. Некоторые вопросы внутрипопуляционных отношений у сусликов и их экологическое значение. - В кн.: Вопросы экологии. Киев, 1957, вып. 2, с. 12-25.
- Виелголаски Ф.Е. Типы растительности и биомасса растений тундры. - Экология, 1973, № 2, с. 19-36.
- Винберг Г.Г. О зависимости интенсивности обмена у членистоногих от величины тела. - Учен. зап. Белорус. ун-та, 1956, т. 5, вып. 3, с. 243-256.
- Винтер А. Новые физиологические и биологические стороны взаимоотношений между высшими растениями. - В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М., 1964, с. 289-308.
- Врублевский К.И. Теоретическая дифференцировка некоторых жвачных на древесноядных и травоядных и ее практическое значение. - Арх. вет. наук, 1912, т. 8. Цит. по: Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974.
- Вуазэн А. Продуктивность пастбищ. М., 1959. 272 с.
- Гашев Н.С. О смене доминирующих видов грызунов Ильменского заповедника. - В кн.: Информационные материалы ИЭРиЖ. Свердловск, 1974, с. 28-30.
- Гашев Н.С., Темиргалиева З.Х. О питании пашенной полевки *Microtus agrestis* L. В кн.: Информационные материалы ИЭРиЖ. Свердловск, 1974, с. 41-45.
- Гашева А.Ф. Запасы фитомассы некоторых сообществ стационара "Харп". - В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974, вып. 88, с. 106-107.
- Гельцер Ф.Ю. Значение эндофитов в жизни растений. - В кн.: Роль микробиогенеза в плодородии почв и повышении эффективности удобрений. Л., 1964, с. 23-32.
- Гейтс Д.М., Джонсон Х.Ю., Иокума К.С., Ломмен П.В. Геофизические факторы, влияющие на продуктивность растений. - В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., 1972, с. 406-419.
- Герасименко Т.В. Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр острова Врангеля. - Ботан. журн., 1973, т. 58, № 4, с. 493-504.
- Герасименко Т.В., Заленский О.В. Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о. Врангеля. - Ботан. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1655-1669.
- Герасименко Т.В., Заленский О.В. Некоторые итоги исследований фотосинтеза в Арктике. - В кн.: Биологические проблемы Севера: Материалы VII симпоз. "Физиология и биохимия". Петрозаводск, 1976, с. 53-55.
- Гиршович Ю.Е. Методика исследования углекислотного обмена растительных сообществ. - Тр. ИГО, 1968, вып. 229, с. 63-68.
- Гиршович Ю.Е., Кобак К.И. Исследование фотосинтетической деятельности агроценоза. - Тр. ИГО. 1968, вып. 229, с. 48-62.

- Гладкина Т.С., Полякова И.Я. Критерии прогноза численности краснохвостой песчанки в Азербайджане и Южном Узбекистане. – Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 6, с. 922–934.
- Горбунова Г.С. Изменение фотосинтеза и некоторых других физиологических процессов в онтогенезе растений в связи с различными условиями среды. – В кн.: Экспериментальная ботаника, М., 1956, с. 165–207. Сер. IV, вып. 11. Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова.
- Горгинский Г.Б., Калинина А.В., Понятовская В.М. К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности. – В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., 1973, с. 58–71.
- Гродзинский А.М. Проблемы почвоутомления и аллеропатия. – В кн.: Физиолого-bioхимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев, 1974, вып. 5, с. 3–9.
- Голикова В.А. Внутривидовые отношения в популяции лесных мышевидных грызунов в различных частях их ареала. – В кн.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск, 1962, с. 170–172.
- Горгинский Г.Б., Калинина А.В., Понятовская В.М. К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности. – В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., 1973, с. 58–71.
- Гуляев Б.И. Вопросы моделирования продукционного процесса в посевах сельскохозяйственных культур. – В кн.: Системный подход в биологии растений. Киев, 1974, с. 7–12.
- Давыдов В.А. Роль мышевидных грызунов в луговых биогеоценозах (на примере *Microtus agrestis*). – В кн.: Биогеоценологические исследования на Южном Урале. Свердловск, 1978а, вып. 108, с. 77–85.
- Давыдов В.А. Экспериментальное изучение роли грызунов в луговых биогеоценозах: Автограф дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1978б. 26 с.
- Данилов Н.Н. Роль животных в биогеоценозах Субарктики. – В кн.: Биоценотическая роль животных в лесостепи Ямала. Свердловск, 1977, вып. 106, с. 3–30.
- Девятин В.А. Методы химического анализа в производстве витаминов. М., 1964, 360 с.
- Дегли С., Никольсон Д. Метаболические пути. М., 1973. 312 с.
- Денисова Г.М. Побегообразование у *Trifolium medium* L. – Ботан. журн., 1959, т. 44, № 11, с. 1631–1632.
- Динесман Л.Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостояев. М., 1961. 165 с.
- Динесман Л.Г., Шмальгаузен В.И. Роль лосей в круговороте и превращении веществ в лесном биогеоценозе. – Сообщ. Лаб. лесоведения, 1961, вып. 5, с. 104–106.
- Дольник В.Р. Энергетический обмен и эволюция животных. – Успехи совр. биологии, 1968, т. 66, № 2(5), с. 276–293.
- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М., 1973, 392 с.
- Друзина В.Д. Сезонная динамика зольных элементов в надземной растительной массе лугового сообщества. – Раст. ресурсы. 1972, т. 8, вып. 3, с. 397–402.
- Дулькейт Г.Д. Многолетние колебания численности мышевидных грызунов в тайге и вопросы прогноза. – В кн.: Вопросы зоологии. Томск, 1966, с. 190–191.
- Ефимова Н.А. Фотосинтетически активная радиация на территории СССР. – В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., 1966, с. 70–77.
- Жарков И.В. Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника. – Тр. Кавк. гос. заповедника, 1938, т. 1, с. 15–26.
- Заблоцкая Л.В. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-террасного заповедника и смежных лесов. – Тр. Приок.-террас. гос. заповедника, 1957, т. 1, с. 170–241.
- Заленский О.В. Эколо-физиологические аспекты изучения фотосинтеза: XXXVII Тимирязев. чтения. Л., 1977. 56 с.

- Злотин Р.И. Ценообразующая роль сурка в высокогорных ландшафтах внутреннего Тянь-Шаня. – В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 94–97.
- Злотин Р.И., Ходашова К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., 1974. 200 с.
- Зражевский А.М., Серый А.И., Андрющенко В.А. Биомасса живого вещества почвы – источник питания растений. – В кн.: Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М., 1976, с. 15–21.
- Иванова Н.А. Функциональные связи листа в системе растения как фактор регуляции фотосинтеза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1972. 24 с.
- Иванов Л.А. Фотосинтез и урожай. – В кн.: Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., 1941, с. 29–41.
- Ипатов В.С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова. – Ботан. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 184–195.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. 252 с.
- Казарян В.О. Старение высших растений. М., 1969. 315 с.
- Калинин Ф.Л., Мережинский Ю.М. Регуляторы роста растений. Киев, 1965.
- Калинина А.В. Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики (их структура и продуктивность). – Л., 1974. 185 с.
- Калининская Т.А. и др. Определение азотфиксацией активности почвы, занятой под посевами риса, при помощи ацетиленового метода. – Микробиология, 1973, т. 42, № 3, с. 481–485.
- Карасева Е.В., Ильинко А.И. Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изученные методом мечения зверьков. – В кн.: Fauna и экология грызунов. М., 1957, т. 5, с. 171–184.
- Карпушкин Л.Т. Определение вертикального углекислотного профиля в посевах. – В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., 1966, с. 149–156.
- Карулин Б.Е., Литвин В.Ю., Никитина Н.А. и др. Изучение активности, подвижности и суточного участка обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) путем мечения зверьков радиоактивным кобальтом. – Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 7, с. 1070–1078.
- Карулин Б.Е., Литвин В.Ю., Никитина Н.А. и др. Изучение активности, подвижности и суточного участка полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) на полуострове Ямал с помощью мечения радиоактивным кобальтом. – Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 7, с. 1052–1060.
- Катунский В.М. Об изменении фотосинтетической деятельности растений в процессе их роста и развития в связи с проблемой углеродного питания. – Изв. АН СССР. Сер. биол., 1939, № 1, с. 85–102.
- Качура Е.Н. Вопросы биологии некоторых доминирующих видов дуговых сообществ Камчатки. – В кн.: Биологические проблемы Севера: Материалы VI симпоз. Якутск, 1974, вып. 3, с. 60–64.
- Кефели В.И. Рост растений. М., 1973. 120 с.
- Кефели В.И. и др. Определение биологической активности свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале. – В кн.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М., 1973, с. 7–21.
- Кирк Д. Анатомия пластид. – В кн.: Функциональная биохимия клеточных структур. М., 1970, с. 39–51.
- Ковда В.А. Минеральный состав растений и почвообразование. – Почеведение, 1956, № 1, с. 16–21.
- Ковда В.А. Основы учения о почвах. М., 1973. 448 с.
- Кобак К.С. Исследование потоков углекислоты как показателей продуктивности растительного сообщества. – Тр. ГГО, 1970, вып. 263, с. 115–118.
- Костычев С.П., Базырина Е.Н., Чесноков В.А. Суточный ход фотосинтеза при незахождении солнце в полярной зоне. – Изв. АН СССР. Сер. биол., 1930, т. 7, № 7, с. 599–610.

- Кошкина Т.В. Метод определения возраста рыхих полевок и опыт его применения. - Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 4, с. 631-639.
- Кошкина Т.В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки. - Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 20, вып. 1, с. 5-19.
- Конюкова М.М. О характере циклов накопления-разложения органических веществ в травянистых севооборотах в различных почвенно-климатических условиях. - Почвоведение, 1950, № 11, с. 656-672.
- Коробейникова В.П. Продукция горно-ключевых лугов и методы ее освоения: Автограф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 22 с.
- Корочкин Л.И. Взаимодействие генов в развитии. М., 1977. 280 с.
- Красникова А.А. Побегообразование и ритм развития низвника обыкновенного *Leucanthemum vulgare* Lenz. - В кн.: Вопросы биологии растений. М., 1960, т. 57, вып. 4, с. 137-145.
- Кривошеев В.Г. Биофаунистические материалы по мелким млекопитающим тайги Колымской низменности. - В кн.: Исследования по экологии, динамике численности и болезням млекопитающих Якутии. М., 1964, с. 175-236.
- Крыльцов А.И. Степные пеструшки и стадные полевки на севере Казахстана. - Тр. ВИЗР, 1964, т. 8, с. 1-182.
- Кулик И.Л., Фатеева М.В. Характер использования индивидуальных участков полевками-экономками (*Microtus oeconomus*), установленный методом учета распределения окрашенной мочи. - Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 3, с. 436-441.
- Куперман И.А., Хитрово Е.В. Дыхательный газообмен как элемент производственного процесса растений. - Новосибирск, 1977. 183 с.
- Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.
- Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976, с. 195.
- Курсанов А.Л., Бровченко М.И. Свободное пространство как промежуточная зона между фотосинтезирующими и проводящими клетками листовой пластиинки. - Физиология растений, 1969, т. 16, вып. 6, с. 965-972.
- Лапинь И.М. Биология и паразитология мелких млекопитающих Латвийской ССР. Рига, 1963, с. 135.
- Ларина И.В. Пастбищно-оборот - система использования пастбищ и ухода за ними. М.; Л., 1960.
- Лайск А., Молдау Х., Нильсон Т. и др. Моделирование производственного процесса растительного покрова. - Ботан. журн., 1971, т. 56, № 6, с. 761-776.
- Литвин Ю.В., Каулин Б.Е., Никитина Н.А. и др. Активность, подвижность и суточный участок полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) (наблюдения за зверьками, меченными ^{60}Co). - Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 8, с. 1233-1240.
- Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза. - В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., 1973, с. 148-157.
- Макаров Б.Н. Суточный ход фотосинтеза и дыхания у сахарной свеклы в течение вегетационного периода. - Докл. АН СССР, 1950, т. 72, № 1, с. 185-187.
- Макаров Б.Н. Изменение фотосинтеза и дыхания у картофеля в течение вегетационного периода. - Докл. АН СССР, 1951, т. 77, № 3, с. 503-509.
- Малкина Н.С., Цельников Ю.Л., Яшкина А.М. Фотосинтез и дыхание подростка. М., 1970. 184 с.
- Меньшуткин В.В. Функциональная модель озерной экосистемы. - Журн. общ. биологии, 1971а, № 2, с. 163-164.
- Меньшуткин В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л., 1971б. 196 с.
- Милторп Ф. Природа и анализ конкуренции между растениями разных видов. - В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: 1964, с. 413-443.

- Мина В.Н. Интенсивность образования углекислоты и ее распределение в почвенном воздухе в выщелоченных черноземах в зависимости от состава лесной растительности. - Тр. Лаб. лесоведения, 1960, вып. 1, с. 28-36.
- Мичурин Л.Р. Характеристика потребления кормов и энергии лесными полевками в таежных лесах Западного Саяна. - В кн.: Экология питания лесных животных. Новосибирск, 1978, с. 36-49.
- Мищустин В.Н. Эколо-географическая изменчивость почвенных бактерий. М.; Л., 1947. 328 с.
- Мищустин Е.Н. Азот в природе и плодородие почв. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1972, № 1, с. 5-22.
- Микроносов А.Т. Некоторые вопросы методики применения изотопа углерода ^{14}C для изучения фотосинтеза. - В кн.: Труды Западно-Сибирского отделения Всесоюз. о-ва ботан. Новосибирск, 1966, вып. 4, с. 3-13.
- Микроносов А.Т. Эндогенная летерминация в системе растения. - В кн.: Вопросы регуляции фотосинтеза. Свердловск, 1970, вып. 1. с. 15-20.
- Микроносов А.Т., Ильиных З.Г., Шуколюкова Н.М. Ассимиляция мочевины растениями картофеля. - Физиология растений, 1966, т. 13, вып. 5, с. 798-803.
- Микроносов А.Т., Иванова Н.А. Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений. - Физиология растений, 1971, т. 18, вып. 4, с. 668-676.
- Мороз П.А. Фитотоксические вещества в опавших листьях и корнях яблони и их роль в утомлении почвы. - В кн.: Физиолог.-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев, 1973, вып. 4, с. 60-65.
- Мосолов В.В., Скарлот И.В. Колориметрическое определение белка в растительном материале. - Прикл. биохимия и микробиология, 1965, т. 1, вып. 2, с. 18-27.
- Насимович А.А. Экологические последствия включения нового вида в материковые биогеоценозы (ондатра в Евразии). - Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 11, с. 1593-1598.
- Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М., 1948. 203 с.
- Наумов Н.П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов. - В кн.: Fauna и экология грызунов. М., 1951, т. 4, с. 3-21.
- Наумов Н.П. Видовое население, его структура и отношения со средой (у животных). - Вестн. МГУ, 1955, № 9, с. 3-45.
- Никитина Н.А. Особенности использования территории полевыми мышами (*Apodemus agrarius* Pall.). - Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 9, с. 1397-1408.
- Никитина Н.А. О методике изучения индивидуальных участков у грызунов с помощью живоловок. - Зоол. журн. 1965, т. 44, вып. 4, с. 598-605.
- Никитина Н.А. О постоянстве использования территории грызунами. - В кн.: Fauna и экология грызунов. М., 1970, вып. 45(60), с. 110-133.
- Никитина Н.А. Итоги изучения перемещений грызунов фауны СССР. - Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 3, с. 408-421.
- Никитина Н.А. О размерах индивидуальных участков грызунов фауны СССР. - Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 1, с. 119-126.
- Никитина Н.А. К понятию "индивидуальный участок" у мелких млекопитающих. - В кн.: Первый Международный конгресс по млекопитающим: Реф. докл. М., 1974, т. 2, с. 71-72.
- Никитина Н.А., Меркова М.А. Использование территории мышами и полевками по данным мечения. - Бюл. МОИП. Отд. биол., 1963, т. 68, вып. 5, с. 15-22.
- Никитина Н.А., Каурулин Б.Е., Литвин В.Ю. и др. О размерах суточной территории и вероятном характере строения индивидуальных участков у некоторых видов грызунов. - Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 12, с. 1860-1869.

- Никитина Н.А., Карулин Б.Е., Зенькович Н.С. Суточная активность и территория обыкновенной полевки. - Бюл. МОИП. Отд. биол., 1972, т. 5, вып. с. 55-64.
- Ничипорович А.А. Международная биологическая программа и процессы формирования первичной биологической продукции на земле. - В кн.: Международная биологическая программа. М., 1968, с. 22-48.
- Ничипорович А.А. Основы фотосинтетической продуктивности растений. - В кн.: Современные проблемы фотосинтеза. М., 1973, с. 17-43.
- Нифонтова М.Г. Суточная динамика потенциального фотосинтеза *Betula nana* *Arctous alpina* в условиях лесотундры. - В кн.: Продуктивность биоценозов Сибири. Свердловск, 1970, с. 55-56.
- Нифонтова М.Г., Королев В.Г. Суточные изменения ассимиляции углеводородов у некоторых растений лесотундры Зауралья. - В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974, вып. 88, с. 135-140.
- Ничипорович А.А. Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности. - В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., 1966, с. 7-50.
- Одум Е.П. Экология. М., 1968. 168 с.
- Одум Е.П. Основы экологии. М., 1975. 742 с.
- Озолина И.А., Мочалкин А.И. Роль пигментов в защитно-приспособительных реакциях растений. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1972, № 1, с. 96-102.
- Озолина И.А., Мочалкин А.И. О защитной роли каротиноидных пигментов в растении. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1973, № 3, с. 387-392.
- Оканенко А.С. Интенсивность и продуктивность фотосинтеза. - Вестн. АН СССР, 1972, № 12, с. 90-98.
- Окулова Н.М., Дубровский Ю.А. О подвижности двух фоновых видов грызунов в очаге клещевого энцефалита Салданского кряжа. - В кн.: Проблемы зоологических исследований в Сибири. Горно-Алтайск, 1962, с. 178-179.
- Окулова Н.М., Аристова В.А., Кошкина Т.В. Влияние плотности популяции на размер индивидуальных участков у мелких грызунов Западной Сибири. - Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 6, с. 908-915.
- Олеков В.Г., Добрынский Л.Н. О снижении численности ондатры на водоемах Лебяжьевского ондатрового промыслового хозяйства Курганской области. - В кн.: Материалы науч. произв. совещ. по ондатроводству: Тез. докл. М., 1965, с. 150-152.
- Пантелейев П.А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М., 1968. 253 с.
- Пачоский И.К. Описание растительности Херсонской губернии. Херсон, 1917. 38 с.
- Петрусеевич К., Гродзинский В. Значение растительноядных животных в экосистемах. - Экология, 1973, № 6, с. 5-17.
- Пешкова Н.В. Продуктивность растительных сообществ стационара "Хадыга" и влияние грызунов на травяной покров полигонов. - В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977, вып. 106, с. 134-144.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974. 408 с.
- Пиневич В.В., Верзилин Ю.Н., Маслов Ю.И. Влияние разных источников азота на рост и накопление массы у хлореллы. - Вестн. ЛГУ, 1961, вып. 9, с. 35-41.
- Прессер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М., 1967. 766 с.
- Пузаченко Ю.Г. Расчет потока энергии в биоценозах северной тайги. - В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 59-61.
- Пистолова О.А. Специфические особенности возрастной структуры популяции полевки-экономки на крайнем северном пределе ее распространения.

- ния. - В кн.: Современные проблемы изучения численности популяций животных. Материалы совещ. М., 1964, с. 81-82.
- Пистолова О.А. Полевка-экономка. - В кн.: Млекопитающие Ямала и Поллярного Урала. Свердловск, 1971, вып. 80, с. 127-149.
- Работнов Т.А. О биогеоценотическом подходе к разработке научных основ луговодства. - Журн. общ. биологии, 1967, т. 28, № 5, с. 557-566.
- Работнов Т.А. Луга как биогеоценозы. - В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., 1973, с. 189-196.
- Работнов Т.А. Луговедение. М., 1974. 384 с.
- Работнов Т.А. О циклической изменчивости фитоценозов. - Экология, 1975, № 5, с. 5-8.
- Раменский Л.Г. Избранные работы. Л., 1971. 334 с.
- Разумовский Б.Н. Ухудшение тростниковых зарослей в займишах лесостепного Зауралья под влиянием деятельности ондатры. - В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 86-87.
- Реймерс Н.Ф., Воронов Г.А. Насекомоядные и грызуны верхней Лены. Иркутск, 1963. 192 с.
- Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л., 1975. 342 с.
- Свириденко П.А. Размножение и колебания численности рыхой полевки в условиях Украины. - Вестн. зоологии, 1967, № 2, с. 9-24.
- Семенова-Тян-Шанская А.М. Взаимоотношения между живой зеленой массой и мертвыми растительными остатками в лугово-степных сообществах. - Журн. общ. биологии, 1960а, т. № 2, с. 145-151.
- Семенова-Тян-Шанская А.М. Динамика накопления и разложения мертвых растительных остатков в лугово-степных и луговых ценозах. - Ботан. журн., 1960б, т. 45, № 9, с. 1342-1350.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 280 с.
- Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. - В кн.: Вопросы биологии растений. М., 1959, т. 57, с. 36-48.
- Синнат Э.М. Морфогенез. М., 1963. 603 с.
- Смелов С.П. Вегетативное возобновление луговых злаков. - Ботан. журн. 1937, т. 22, № 3, с. 296-325.
- Смелов С.П., Морозов А.С. О локализации запасных пластических веществ у луговых злаков. - Ботан. журн., 1939, т. 24, № 2, с. 296-325.
- Смирнова О.В. Онтогенез и возрастные группы осоки колосистой (*Carex pilosa* Scop.) и смыти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.). - В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967, с. 100-113.
- Смирнова О.В., Голенкова П.Ф. Зоогенные изменения в травяном покрове Воронежского госзаповедника. - В кн.: Роль животных в функционировании экосистем: Материалы совещ. М., 1975, с. 27-32.
- Смелов С.П. Научные основы луговодства в свете учения В.Р. Вильямса. М., 1960. 134 с.
- Смирин Ю.М. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период. - В кн.: Фауна и экология грызунов, М., 1970, вып. 9, с. 134-150.
- Смирнов В.С., Токмакова С.Г. Изменение продуктивности тундровых фитоценозов под влиянием консументов. - В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения. Свердловск, 1974, вып. 88, с. 170-180.
- Солдатова А.Н. Влияние плотности поселений на характер использования территории мышами сусликами. - Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 6, с. 913-921.
- Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых отношениях растений. - Ботан. журн., 1953, т. 38, № 1, с. 5-44.

- Сукачев В.Н. Биогеоценология и ее современные задачи. - Журн. общ. биологии, 1967, т. 28, № 5, с. 501-509.
- Таифильев В.Г. Влияние отчуждения надземной массы на состояние многолетних степных трав. - Вестн. с.-х. науки. Кормодобыывание, 1940, № 4, с. 17-28.
- Тарчевский И.А. К вопросу о характеристике продукционных процессов у пшеницы. - В кн.: Материалы науч.-метод. конф. по итогам работы с.-х. опытных учреждений Поволжья. Саратов, 1972, с. 200-204.
- Тауриньш Э.Я. Динамика размножения полевых мышевидных грызунов в Латвийской ССР с 1948 по 1962 г. - В кн.: Прогнозирование защиты растений от вредителей и болезней. Рига, 1964, с. 239-261.
- Титлянова А.А. Построение баланса химических элементов в травяных биогеоценозах. - Почвоведение, 1974, № 6, с. 96-106.
- Титлянова А.А., Базилевич Н.И. Циклы химических элементов в экосистемах луговых степей и лугов. - Почвоведение, 1975, № 9, с. 25-35.
- Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в травянистых биогеоценозах. Новосибирск, 1977. 156 с.
- Тихомиров Б.А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.; Л., 1959. 104 с.
- Тихомирова Л.Г. О влиянии роющей деятельности крота на растительность лугов Московской области. - В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 97-99.
- Томова Н.Г., Евстигнеева З.Г., Кретович В.Л. Ассимиляция азота нитрата и мочевины *Chlorella pyrenoides*. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1968, № 3, с. 431-434.
- Формозов А.Н. Очерк экологии мышевидных грызунов - носителей туляремии. - В кн.: Материалы по грызунам. М., 1947, вып. 1, с. 1-94.
- Формозов А.Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Марынского района Костромской области в период 1930-1940 г. - В кн.: Фауна и экология грызунов: Материалы по грызунам. М., 1948, вып. 3, с. 3-110.
- Формозов А.Н., Просвирина И.Б. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях: (К вопросу о взаимоотношениях грызунов и растительности). IV. Некоторые данные о грызунах альпийской зоны Кавказа. - Бюл. МОИП. Отд. биол., 1936, т. 44, вып. 1/2, с. 82-89.
- Формозов А.Н., Кирик (Просвирина) И.Б. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосах. II. Наблюдения над грызунами - вредителями выгонов и сенокосов Южной Украины. - Учен. зап. МГУ, 1937, вып. 13, с. 37-39.
- Формозов А.Н., Кирикис (Просвирина) И.Б. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосах. III. Влияние общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) и некоторых других грызунов на растительность Кизлярского района Дагестанской АССР. - Учен. зап. МГУ, 1937, вып. 13, с. 59-70.
- Формозов А.Н., Воронов А.Г. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Казахстана и ее хозяйственное значение. - Учен. зап. МГУ. Сер. зоол., 1939, вып. 20, с. 3-122.
- Формозов А.Н., Ходашова К.С., Голов Б.А. Влияние грызунов на растительность пастбищ и сенокосов глинистых полупустынь междуречья Волга-Урал. - В кн.: Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.; Л., 1954, с. 331-340.
- Харпер Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. - В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М., 1964, с. 11-54.
- Хит О. Фотосинтез: (Физиол. аспекты). М., 1972. 316 с.
- Хлебникова И.П. Роль северной пищухи в биогеоценозах Западного Саяна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1975. 25 с.
- Хлебникова И.П. Количество фитомассы потребляемой и заготавливаемой северной пищухой на старых кедровых горах Западного Саяна. - Экология, 1976, № 2, с. 99-102.

- Ходашова К.С. Природная среда и животный мир глинистых пустынь Заволжья. М., 1960. 153 с.
- Ходашова К.С. Слепыш в биогеоценозах лесостепи. - В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 89-93.
- Ходашова К.С., Елисеева В.И. Участие позвоночных животных-потребителей веточных кормов в круговороте веществ в лесостепных дубравах. - В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967а, с. 81-84.
- Ходашова К.С., Елисеева В.И. Влияние лосей на продуктивность дубовых молодняков в лесостепных дубравах. - В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967б, с. 84-86.
- Чашухин В.А. Воздействие ондатры на водную растительность. - Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975, т. 80, вып. 6, с. 21-28.
- Чепикова А.Р. Физиологические особенности побегов многолетних трав, образовавшихся в разное время вегетационного периода. - Вестн. с.-х. науки. Кормодобывание. 1940, № 5, с. 41-47.
- Чепикова А.Р. О взаимоотношениях побегов различных поколений у многолетних трав. - Докл. АН СССР, 1948, т. 59, № 2, с. 379-382.
- Чернов Ю.И. О некоторых терминах и понятиях, применяемых в исследованиях продуктивности естественных систем. - В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 7-10.
- Чернявский Ф.Б. Механизмы регуляции численности лемминговых популяций. - В кн.: Материалы по экологии мелких млекопитающих Сибири. Новосибирск, 1975, с. 13-33.
- Шварц С.С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах. - Журн. общ. биологии, 1967, № т. 28, № 5, с. 510-521.
- Шварц С.С. Популяционная структура биогеоценоза. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971, № 4, с. 485-493.
- Шварц С.С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии. - Экология, 1972, № 6, с. 13-19.
- Швецова В.М. Зависимость фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра от интенсивности освещения. - Ботан. журн., 1971, т. 56, № 5, с. 700-705.
- Швецова В.М., Вознесенский В.Л. Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра. - Ботан. журн., 1970а, т. 55, № 1, с. 66-76.
- Швецова В.М., Вознесенский В.Л. Интенсивность фотосинтеза некоторых растений, доминирующих в тундрах Центрального Таймыра. - В кн.: Продуктивность биоценозов Сибири. Свердловск, 1970б, с. 94-96.
- Шеников А.П. Луговедение. Л., 1941. 312 с.
- Шилов А.И. Эколо-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977. 262 с.
- Шлык А.А. Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. Минск, 1965. 183 с.
- Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. - В кн.: Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971, с. 154-170.
- Штильмарк Ф.Р. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна. - В кн.: Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М., 1965, с. 5-52.
- Ястребов М.Т. Влияние основных биологических факторов на газовый состав аллювиальных почв в пойме реки Клязьма. - Почтоведение, 1957, № 5, с. 55-62.
- Aumann G.D. Microtine abundance and soil sodium levels. - J. Mammal., 1965, vol. 46, p. 594-604.
- Aumann G.D., Emlen J.T. Relation of population density to sodium availability and sodium selection by microtine rodents. - Nature, 1965, vol. 208, p. 198.

- Baker D.N., Musgrave R.B. Photosynthesis under field conditions. V. Further plant chamber studies of the effects of light on com. — *Crop Sci.*, 1964, vol. 4, p. 127-131.
- Balandreau J., Villemain G. Fixation biologique de l'azote moléculaire en Savane de Lamto (basse Côte d'Ivoire), résultats préliminaires. *Rev. écol. et biol. sci.*, 1973, vol. 10, N 1, p. 25-33.
- Batzli G.O., Pitelka F.A. Influence of meadow mouse populations on California grassland. — *Ecology*, 1970, vol. 51, N 6, p. 1027-1039.
- Batzli G.O., Pitelka F.A. Condition and diet of cycling populations of California vole, *Microtus californicus*. — *J. Mammal.*, 1971, vol. 52, N 1, p. 141-163.
- Beatley J.C. Dependence of desert rodents on winter annuals and precipitation. — *Ecology*, 1969, vol. 50, N 4, p. 721-724.
- Beitz B.F., Whitney P.H., Anderson P.K. Weight losses of *Microtus pennsylvanicus* as a result of trap confinement. — *Canad. J. Zool.*, 1977, vol. 55, N 2, p. 426-429.
- Bendell J.F. Food as a control of a population of the whitefooted mice, *Peromyscus leucopus noveboracensis* (Fischer). — *Canad. J. Zool.*, 1959, vol. 37, N 1, p. 173-209.
- Bertalanffy L., von. Quantitative laws in metabolism and growth. — *Quart. Rev. Biol.*, 1957, vol. 32, p. 217-231.
- Billings W.D., Shaver G.R., Trent A.W. Temperature effects of growth and respiration of roots and rhizomes in tundra graminoids. — In: Primary production and production processes, Tundra Biome. Edmonton, 1973, p. 57-63.
- Birney E.C., Grant W.E., Baird D.D. Importance of vegetative cover to cycles of *Microtus* populations. — *Ecology*, 1976, vol. 57, N 6, p. 1043-1051.
- Blair W.F. Population structure, social behaviour, and environmental relations of a natural population of the beach mouse (*Peromyscus polionotus leucocephalus*). — Univ. Mich. Lab. Vert. Biol. Contrib., 1951, N 48, p. 1-47.
- Bollard B.D., Cook A.H. Regulation of urease in a higher plant. — *Life Sci.*, 1968, vol. 7, N 2, p. 1091-1103.
- Bornebusch C.H. The fauna of forest soil. — *Forstl. forsøgsrv. Dan.*, 1930, bd. II, 224 s.
- Braun H.M. Primary production in the Serengeti: Purpose, methods and some results of research. — *Ann. Univ. Abidjan*, 1973, vol. 6, N 2, p. 171-188.
- Burt W.M. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. — *J. Mammal.*, 1943, vol. 24, p. 346-352.
- Caldwell L.D. An investigation of competition in natural populations of mice. — *J. Mammal.*, 1964, vol. 45, p. 12-30.
- Caldwell L.D., Connell C.E. A precise on energetics of the old-field mouse. — *Ecology*, 1968, vol. 49, p. 542-548.
- Calhoun J.B., Casby J.U. Calculation of home range and density of small mammals. — *U.S. Publ. Health Monogr.*, 1958, vol. 55, p. 1-24.
- Chitty D. Self regulation of numbers through changes in viability. — *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 1958, vol. 22, p. 277-280.
- Chitty D. The natural selection of self regulating behaviour in animal populations. — *Proc. Ecol. Soc. Austral.*, 1967, vol. 2, p. 51-78.
- Chitty D., Pimentel D., Krebs C.J. Food supply of overwintered voles. — *J. Anim. Ecol.*, 1968, vol. 37, N 1, p. 113-120.
- Christian J.J. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. — *J. Mammal.*, 1950, vol. 31, N 1, p. 247-259.
- Christian J.J., Davis D.E. Endocrines, behaviour, and populations. — *Science*, 1964, vol. 146, p. 1550-1560.
- Cleve K. van, Sprague D. Respiration rates in the forest floor of birch and aspen stands in Interior Alaska. — *Arct. Alp. Res.*, 1971, vol. 3, p. 17-26.
- Coleman D.C. Soil carbon balance in successional grassland. — *Oikos*, 1973, vol. 24, p. 195-199.
- Cook A.H. Urease as soil source of nitrogen for plant growth. — *Planta*, 1968, vol. 83, N 1, p. 13-23.
- Coyne P.K., Kelley J.J. CO₂ exchange over the Alaskan arctic tundra: Meteor.

- rological assessment by an aerodynamic method. — *J. Appl. Ecol.*, 1975, vol. 12, p. 587–611.
- Coyne P.L., Kelley J.J. CO₂-exchange over the Alaskan arctic tundra: Meteorological assessment by the aerodynamic method. — In: *Proc. 1972 Tundra Biome Symp.* Hannover, 1972, p. 36–39.
- Davis D.E., Golley F.B. Principles in mammalogy. N.Y., 1963, 335 p.
- Denmead O.T. Transfer processes between vegetation and air: measurement, interpretation and modelling. — In: *Prediction and measurement of photosynthetic productivity: Proc. of IBP/PP Techn. Meet.* Wageningen, 1970, p. 149–164.
- Diamond P. Models describing energy flow and nutrient cycles in ecosystems. — In: *Proc. 1st Intern. Congr. of Ecology* Wageningen, 1974, p. 16–21.
- Dinesman L.G. Influence of vertebrates on primary production of terrestrial communities. — In: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Warszawa; Krakow, 1967, vol. 1, p. 261–266.
- Drożdż A. Food preference, food digestibility and natural food supply of small rodents. — In: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Warszawa; Krakow, 1967, vol. 1, p. 323–330.
- Drożdż A. Digestibility and assimilation of natural foods in small rodents. — *Acta theriol.*, 1968a, vol. 13, N 21, s. 367–389.
- Drożdż A. Studies on the digestibility and assimilation of natural foods in rodents. — *Ekol. pol. Ser. B*, 1968b, vol. 14, p. 147–159.
- Drożdż A. Food habits and food assimilation in mammals. — In: *Methods of ecological bioenergetics*. Warszawa; Krakow, 1968, p. 193–206.
- Drożdż A. Digestibility and utilisation of natural foods in small rodents. — In: *Energy flow through small mammal populations*. Warszawa, 1969, p. 127–129.
- Drożdż A., Górecki A., Sawicka-Kapusta K. Bioenergetics of growth in common voles. — *Acta theriol.*, 1972, vol. 17, s. 245–257.
- Egle K., Ernst A. Die Verwendung des Ultrarotabsorptionsschreiber für die vollautomatische und fortlaufende CO₂-Analyse bei Assimilations und Atmungsmessungen an Pflanzen. — *Ztschr. Naturforsch.*, 1949, Bd. 46, H. 6, S. 351–360.
- Ellis R.C. The respiration of the soil beneath some Eucalyptus stands as related to the productivity of the stands. — *Austral. J. Soil Res.*, 1969, vol. 7, p. 349.
- Evans D.M. The effect of changes in nutrition on population of *Microtus agrestis* (L.). — In: *Energy flow through small mammal populations*. W-wa, 1969, p. 157.
- Evans D.M. Seasonal variations in the body composition and nutrition of the vole *Microtus agrestis*. — *J. Anim. Ecol.*, 1973, vol. 42, N 1, p. 1–18.
- Freeland W.J. Vole cycles: Another hypothesis. — *Amer. Natur.*, 1974, vol. 108, N 960, p. 238–245.
- Garrett H.E., Cox G.S. Carbon dioxide evolution from the floor of an oak-hickory forest. — *Soil Sci. Amer. Proc.*, 1973, N 37, p. 641–644.
- Gębczyńska Z. Some parameters of *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) energetics. — In: *Energy flow through small mammal populations*. Warszawa, 1969, p. 123.
- Gębczyńska Z. Bioenergetics of a root vole population. — *Acta theriol.*, 1970, vol. 15, s. 33–66.
- Gębczyńska Z. Food habits of the Bank vole and phenological phases of plants in an oak-homebeam forest. — *Acta theriol.*, 1976, vol. 21, N 16, s. 223–236.
- Getz L.L. Home range, territoriality and movements of meadow voles. — *J. Mammal.*, 1961, vol. 42, N 1, p. 24–36.
- Getz L.L. Social structure and aggressive behaviour in a population of *Microtus pennsylvanicus*. — *J. Mammal.*, 1972, vol. 53, N 2, p. 310–317.
- Golden A.W., Davies P.J. Hormonal regulation in higher plants. — *Science*, 1969, vol. 163, p. 1288–1303.
- Golley F.B. Energy dynamics of a food chain of an old-field community. — *Ecol. Monogr.*, 1960, vol. 30, p. 187–206.
- Golley F.B. Energy values of ecological materials. — *Ecology*, 1961, vol. 42,
- Gordon S.A., Fry R.J., Barr S. Origin of urinary auxine in the germfree and conventional mouse. — *Amer. J. Physiol.*, 1972, vol. 222, N 2, p. 399–403.
- Grodziński W. Food consumption of small mammals in the Alaskan taiga forest. — *Ann. zool. fenn.*, 1971, vol. 8, p. 133–136.

- Grodziński W., Górecki A. Daily energy budgets of small rodents. — In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warszawa; Kraków, 1967, vol. 1.
- Grodziński W., Drożdż A., Górecki A. Energy flow through small rodents populations in a beech forest. — In: Energy flow through small mammal populations. Warszawa, 1969, p. 291–298.
- Haber W. Okologische Untersuchung der Bodenatmung. — Flora, 1959, Bd. 146, H. 5, S. 109–157.
- Hagen A. Small rodents' role in mineral cycling. — Ecol. Bull., 1975, N 19.
- Hagen A., Kjelvik S., Liestrøl K. et al. A simple ecosystem model with emphasis on small rodents. — Rapp. Høyfjelsokol. Forsk. Stn., Finse, 1975, N 1, 104 s.
- Hansson L. Estimates of the productivity of small mammals in South Swedish spruce plantation. — Ann. zool. fenn., 1971a, vol. 8, p. 118–126.
- Hansson L. Habitat, food, and population dynamics of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) in south Sweden. — Viltrevy, 1971b, vol. 8, p. 268–373.
- Hansson L. Small mammal productivity and consumption in spruce forest and reforestation in South Sweden. — Oikos, 1974, vol. 25, N 2, p. 153–156.
- Hansson L., Grodziński W. Bioenergetic parameters of the field vole, *Microtus agrestis* (L.). — Oikos, 1970, vol. 21, N 1, p. 76–82.
- Hattori A. Studies on the metabolism of urea and other nitrogenous compounds in *Chlorella ellipsoidea*. — J. Biochem., 1958, vol. 45, N 1, p. 57–62.
- Hayne D.W. Two methods for estimating population from trapping records. — J. Mammal., 1949a, vol. 30, N 2, p. 399–411.
- Hayne D.W. Calculation of size of home range. — J. Mammal., 1949b, vol. 30, N 1.
- Holišová V. Food of an overcrowded population of the Bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb., in a lowland forest. — Zool. lysty, 1965, vol. 15, N 3, s. 207.
- Holling C.S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. — Mem. Entomol. Soc. Canada, 1965, vol. 45, p. 1–60.
- Horn H.S. The ecology of secondary succession. — Ann. Rev. Ecol. and Syst., 1974, vol. 5, p. 25–37.
- Horst K., Mendel L.B., Benedict F.B. The influence of previous diet, growth and age upon the basal metabolism of the rat. — J. Nutr., 1934, vol. 8, p. 139.
- Hruza Z., Fabry P. Some metabolic and endocrine changes due to long-lasting caloric under-nutrition. — Gerontologica, 1957, vol. 1, p. 279–287.
- Huber B. Registrierung des CO₂-Gefäßes und Berechnung des CO₂-Stromes über Pflanzen-gesellschaften mittels Ultrarotabsorptionsschreiber. — Dtsch. bot. Ges., 1950, Bd. 63, S. 52–63.
- Inoue E., Tani N., Imai K., Isobe S. The aerodynamic measurement of photosynthesis over a wheat field. — J. Agr. Meteorol., 1958a, vol. 13, N 5, p. 121.
- Inoue E., Tani N., Imai K., Isobe S. The aerodynamic measurement of photosynthesis over a nursery of rice plants. — J. Agr. Meteorol., 1958b, vol. 14, N 2, p. 45–53.
- Johnson D.A., Tieszen L.L. Aboveground biomass allocation leaf growth, and photosynthesis pattern in tundra plants forms in arctic Alaska. — Oecologia (Berl.), 1976, vol. 24, p. 159–173.
- Jolly G.M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model. — Biometrika, 1965, vol. 52, p. 225–247.
- Jong E. de, Schappert H.J. Calculation of soil respiration and activity from CO₂ profiles in the soil. — Soil Sci., 1972, vol. 113, N 5, p. 328–333.
- 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. A, 1962, IV, Biol., vol. 66, 38 p.
- Kaul V., Sapru B.L. The phytosociology and biomass production relations of seven meadowlands in Srinagar. — Vegetatio, 1973, vol. 28, N 1/2, p. 19–39.
- Kleiber M. The fire of life. An introduction to animal energetics. N.Y.; L., 1961. 454 p.

- Koepf H. Die Temperatur/Zeit-Abhängigkeit der Bodenatmung. — *Ztschr. Pflanzenbauw., Dung. und Bodenk.*, 1953, Bd. 61, S. 29–64.
- Kosonen M. CO₂ production in relation to temperature and plant mass. — *Oikos*, 1969, vol. 20, N 2, p. 335–343.
- Krebs C.J. Genetic and behavioural studies on fluctuating vole populations. — In: *Dynamics of populations: Proc. NATO Adv. Study Inst.*, Wageningen, 1970.
- Krebs C.J., DeLong K.T. A Microtus population with supplemental food. — *J. Mammal.*, 1965, vol. 46, p. 566–573.
- Krebs C.J., Keller B.L., Myers J.H. Population densities and soil nutrients in southern Indiana grasslands. — *Ecology*, 1971, vol. 53, p. 660–663.
- Krebs C.J., Myers J.H. Population cycles in small mammals. — *Adv. Ecol. Res.*, 1974, vol. 8, p. 267–399.
- Kucera C.L., Kirkham D.R. Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri. — *Ecology*, 1971, vol. 52, p. 912–915.
- Lay D. Ecology of the opossum in Central Texas. — *J. Mammal.*, 1940, vol. 21.
- Lazar-Keul G., Keul M. Die Harnstoffwirkung auf die Protoplasmaströmung in den Wurzelhaaren der Gerste (*Hordeum vulgare*). — *Rev. roum. biol. Ser. bot.*, 1972, vol. 17, N 3, p. 183–188.
- Lemon E.R. Photosynthesis under field conditions. II. An aerodynamic method for determining the turbulent carbon dioxide exchange between the atmosphere and a corn field. — *Agric. J.*, 1960, vol. 52, p. 697–703.
- Lemon E.R. Micrometeorology and the physiology of plants in their natural environment. — In: *Plant physiology*. N.Y., 1965, vol. 4, pt A, p. 203–226.
- Lemon E.R. Aerodynamic studies of CO₂ exchange between the atmosphere and the plant. — In: *Harvesting the Sun*. N.Y., 1967, p. 203–227.
- Lemon E.R. Gaseous exchange in crop stands. — In: *Physiological aspects of crop yield*. Wisconsin, 1969, p. 117–142.
- Lemon E.R. Predicting crop climate and net carbon dioxide exchange. — *Photosynthetica*, 1973, vol. 7, N 4, p. 438–433.
- Lemon E.R., Stewart D.W., Schawcroft R.W., Jensen S.E. Experiments in predicting evapotranspiration by simulation with a soil–plant–atmosphere model (SPAM). — In: *Field soil water regime*. Wisconsin, 1973, p. 57–75.
- Levitski D.A., Barnes R.H. Effects of early malnutrition on the reaction of adult rats to aversive stimuli. — *Nature*, 1970, vol. 275, N 5231, p. 468–469.
- Lieth H., Oulette R. Studies on the vegetation of Gaspe Peninsula. II. The soil respiration of some plant communities. — *Canad. J. Bot.*, 1962, vol. 40, N 1.
- Lincoln F.C. Calculation water fowl abundance on the basis of banding returns. — *USDA Circ.*, 1930, N 118, p. 4.
- Loomis R.S., Williams W.A., Hall A.E. Agricultural productivity. — *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1971, vol. 22, p. 431–468.
- Lundegårdh H. Carbon dioxide evolution of soil and crop growth. — *Soil Sci.*, 1927, vol. 23, p. 413–453.
- MacNab B.K. A model of energy budget of a wild mouse. — *Ecology*, 1963a, vol. 44.
- MacNab B.K. Bioenergetics and determination of home range size. — *Amer. Natur.*, 1963b, vol. 97, N 894, p. 133–140.
- Marshall V.G. Seasonal and vertical distribution of soil fauna in the thinned and urea-fertilized Douglas fir forest. — *Canad. J. Soil Sci.*, vol. 54, N 4, p. 491–500.
- Martin L., Meunier M. Influence des variations saisonnières de la lezarde sur la croissance, la mortalité et l'établissement de la maturité sexuelle chez campagnol des champs (*Microtus arvalis*). — *Ann. biol. anim., biochem. et biophys.*, 1970, vol. 9, N 4, p. 451–462.
- Matsumoto H., Hasegawa Y., Kobajaschi M., Takahashi E. Inducible formation of urease in *Canavalia*. — *Physiol. plant.*, vol. 21, N 4, p. 872–883.
- Mayo J.M., Thompson R., Zinderen Bakker E.M., van. Controlled environment enclosures, 1971–CO₂ assimilation. — In: *Measurement and modelling of photosynthesis in relation to productivity*. Guelph, 1972, p. 45–51.
- Mayo J.M., Despeain D.C., Zinderen Bakker E.M., van. CO₂ assimilation by *Drias integrifolia* on Devon Island, North-West Territories. — *Canad. J. Bot.*, 1973, vol. 51, p. 581–588.

- McCay C.M., Sperling L.S., Barnes L.L. Growth, ageing and chronic diseases, and life span of the rat. — Arch. Biochem., 1943, vol. 2, p. 469.
 Miller P.C., Tieszen L.L. A preliminary model of processes affecting primary productivity in the arctic tundra. — Arctic Alp. Res., 1972, vol. 4, N 1, p. 1-18.
 Miller P.C., Stoner W.A., Tieszen L.L. A model of stand photosynthesis for the wet meadow tundra at Barrow, Alaska. — Ecology, 1976, vol. 57, N 3, p. 411.
 Miller R.S. Food habits of wood-mouse, *Apodemus sylvaticus* (Linne, 1750), and the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreiber, 1780), in Witham Woods, Berkshire. — Saugtierkold. Mitt., 1954, Bd. 2, S. 109-144.
 Minshall W.H. Some effects of urea and of soil moisture on solute translocation. — Canad. J. Bot., 1975, vol. 53, N 8, p. 756-763.
 Monteith J.L. Measurement and interpretation of carbon dioxide fluxes in the field. — Netherl. J. Agric. Sci., 1962, vol. 10, N 5, p. 334-346.
 Monteith J.L. Analysis of photosynthesis and respiration of field crops from vertical fluxes of carbon dioxide. — In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Paris, 1968, p. 349-358.
 Monteith J.L., Szczecz G. The carbon dioxide flux over a field of sugar beet. — Quart. J. Roy. Met. Soc., 1960, vol. 86, p. 205-214.
 Monteith J.L., Szczecz G., Yabuki K. Crop photosynthesis and the flux of carbon dioxide below the canopy. — J. Appl. Ecol., 1964, vol. 1, p. 321-337.
 Mooney H.A., Billings W.D. Effects of altitude on carbohydrate content of mountain plants. — Ecology, 1965, vol. 46, N 5, p. 750-751.
 Moran P.A.P. A mathematical theory of animal trapping. — Biometrika, 1951, vol. 28.
 Mothes K. The metabolism urea and ureides. — Canad. J. Bot., 1961, vol. 39.
 Muc M. Primary production of plant communities of the Truelove Lowland, Devon Island, Canada — sedge meadows. — In: Primary production and production processes. Edmonton, 1973, p. 3-14.
 Musgrave R.B., Moss D.N. Photosynthesis under field conditions. I. A portable, closed system for determining net assimilation and respiration of corn. — Crop Sci., 1961, vol. 1, p. 37-41.
 Myllimäki A. Population ecology and its application to the control of the field vole, *Microtus agrestis*. — EPPO Publ. Ser. A, 1970, vol. 58, p. 27-48.
 Pelikán J. The edge effect of the trapping area in estimates of numbers of small mammals. — Zool. Časty, 1968, vol. 17, s. 97-108.
 Pelikán J., Zejda J., Holíšová V. On the question of investigating small mammal populations by the quadrat method. — Acta theriol., 1964, vol. 9.
 Pitelka F.B. The nutrient recovery hypothesis for Arctic mictrine cycles. I. Introduction. — In: Grazing in terrestrial and marine environments. Oxford, 1964, vol. 4, p. 55-56.
 Pjastolova O.A. Age structure of Subarctic populations of *Microtus middendorffii* and *Microtus oeconomus*. — Ann. zool. fenn., 1971, vol. 8, N 1.
 Proceedings of IBP/PP Technical Meeting: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen, 1970.
 Randolph P.A., Randolph J.C., Mattingly K., Foster M.M. Energy costs of reproduction in the Cotton rat, *Syngmodon hispidus*. — Ecology, 1977, vol. 48, N 1.
 Redmann R.E. Photosynthesis, plant respiration and soil respiration measured with controlled environment chambers in the field. I. Methods and results. — In: CCIBP Matador Project Techn. Rept. N 18. Saskatoon, 1973. 77 p.
 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. — In: CCIBP Matador Project Techn. Rept. N 49. Saskatoon, 1974a. 97 p.
 Redmann R.E. Photosynthesis, plant respiration and soil respiration measured with controlled environment chambers in the field. III. Soil respiration. — In: CCIBP Matador Project Techn. Rept. N 60, Saskatoon, 1974b. 37 p.
 Reiners W.A. Carbon dioxide evolution from the floor of three Minnesota forests. — Ecology, 1968, vol. 49, N 2, p. 471-488.

- Ripley E.A., Saugier B. Microclimate and production of a native grassland: A micrometeorological study. — *Oecol. Plant.*, 1974, vol. 9 (14), p. 333–363.
- Ross J. Mathematical models of photosynthesis in a plant stand. — In: Prediction and measurement of photosynthetical productivity: Proc. of IBP/PP Techn. Meet. Wageningen, 1970, p. 29–46.
- Russel R.S. Physiological and ecological studies on an arctic vegetation. II. Observations on carbon assimilation, carbohydrate storage, and stomatal movement in relation to the growth of plants on Jan Magen Island. — *J. Ecol.*, 1940, vol. 28, p. 289–309.
- Samuels L.T. The relation of the anterior pituitary hormones to nutrition. — *Rec. Prog. Hormone Res.*, 1946, vol. 1, p. 147–153.
- Saugier B., Ripley E.A. A model of growth and water use for a natural grassland. — In: Proc. 1975 Summer Computer Simulation Conf. San Francisco, 1975.
- Saxton J.A. Nutrition and growth and their influence on longevity of rats. — *Biol. Symp.*, 1945, N 11, p. 177–189.
- Scarth G.W., Lewitt A., Shaw M. Use of the infrared total absorption method for estimating the time course of photosynthesis and respiration. — *Canad. J. Res.*, 1948, vol. 26, N 1, p. 94–107.
- Schlesinger W.H. Toxic food and vole cycles: Additional data. — *Amer. Natur.*, 1976, vol. 110, N 972, p. 315–317.
- Schultz A.M. The nutrient recovery hypothesis for Arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to arctic microtine cycles. — In: Grazing in terrestrial and marine environments. Oxford, 1964, vol. 4, p. 57–58.
- Schulze E.D. Soil respiration of tropical vegetation types. — *Ecology*, 1967, vol. 48, N 2, p. 652–654.
- Schwartz C. Home ranges of Cottontail in Central Missouri. — *J. Mammal.*, 1941, vol. 22, p. 386–392.
- Seber G.A.F. A note on multiple-recapture census. — *Biometrika*, 1965, vol. 52.
- Schawcroft R.W., Lemon E.R., Stewart D.W. Estimation of integral crop water status from meteorological and plant parameters. — In: Proc. of Uppsala Symp. (Ecology and conversation), 9. P., 1973, p. 449–459.
- Slobodkin L.B., Smith F.E., Hairston N.G. Regulation in terrestrial ecosystems and the implied balance of nature. — *Amer. Natur.*, 1967, vol. 101, p. 109.
- Smirnov V.S., Tokmakova S.G. Preliminary data on influence of different numbers of voles upon the forest tundra vegetation. — *Ann. zool. fenn.*, 1971, vol. 8, N 1, p. 154–156.
- Smirnov V.S., Tokmakova S.G. Influence of consumers on natural phytocenosis production variation. — In: Tundra Biome: Proc. IV Intern. Meet. Biol. Product. Tundra. Stockholm, 1972, p. 122–126.
- Smith M.H. Food as a limiting factor in the population ecology of *Peromyscus polionotus* (Wagner). — *Ann. zool. fenn.*, 1971, vol. 8, N 1, p. 109–112.
- Southern H.N. A yardstick for measuring populations of small mammals. — *Mammal Rev.*, 1973, vol. 3, p. 1–10.
- Spitz F. Zone de déplacement et domaine individuel chez *Microtus arvalis* et d'autres micromammifères. — In: Territoire et domaine vital. P., 1970, p. 91–95.
- Stickel L.F. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. — *J. Mammal.*, 1954, vol. 35, N 1, p. 1–15.
- Stickel L.F. Peromyscus ranges at high and low population densities. — *J. Mammal.*, 1960, vol. 53, N 3, p. 415–422.
- Svarc S.S., Bol'sakov V.N., Olenev V.G., Pjatstolova O.A. Population dynamics of rodents from northern and mountainous geographical zones. — In: Energy flow through small mammal populations. W-wa, 1969, p. 205–220.
- Tahon J. Non related criteria between food consumption by small mammals and waste caused to vegetation. — In: Energy flow through small mammal populations. W-wa, 1969, p. 157–165.
- Tamir M., Nachomi E., Alumot E. Urinary phenolic metabolites of rats fed carobs (*Ceratonia siliqua*) and carob fractions. — *Intern. J. Biochem.*, vol. 3, N 13.
- Tanaka R. Truthfulness of the delimited area concept of the home-range in small mammals. — *Kochi Women's Univ. Bull. (Nat. Sci. Ser.)*, 1963, N 11, p. 6–11.

- Tanaka R. Investigation into the edge effect by use of capture-recapture data in a vole population. — Res. Popul., 1972, vol. 13, p. 127–151.
- Tapper S.C. Population fluctuations of Field voles (*Microtus*). A back ground to the problems inviting in predicting vole plagues. — Mammal Rev., 1976, vol. 6, N 3.
- Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) in Northern Finland. — Ann. Acad. sci. fenn. Ser. A, IV, Biol., 1968, vol. 136, p. 23.
- Tast J., Kälela O. Comparisons between rodent cycles and plant production in Fennish Lapland. — Ann. Acad. sci. fenn. Ser. A, IV, Biol., 1971, vol. 186.
- Tieszen L.L. CO_2 -exchange in the Alaskan arctic tundra: Measured course of photosynthesis. — In: Proc. 1972 Tundra Biome Symp. Hanover, 1972, p. 29–35.
- Tieszen L.L. Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: Field light intensity and temperature responses. — Arct. Alp. Res., 1973, vol. 5.
- Timin M.E., Collier B.D., Zich J., Walters D. A computer simulation of the Arctic tundra ecosystem near Barrow, Alaska. — In: Proc. 1972 Tundra Biome Symp. Hannover, 1972, p. 71–79.
- Tooming H. Mathematical description of net photosynthesis, growth and adaptation processes in the photosynthetic apparatus of plant communities. — In: Prediction and measurement of photosynthetical productivity: Proc. of IBP/PP Techn. Meet. Wageningen, 1970, p. 103–114.
- Vegetation and the atmosphere. N.Y.; L., 1975, pt. I.
- Walter H., Zimmermann W. Ökologische CO_2 -Absorptionsmessungen in verschiedenen Pflanzenbeständen. — Ztschr. Bot., 1952, Bd. 40, S. 251–268.
- Watts C.S.H. The foods eaten by wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods, Berkshire. — J. Anim. Ecol., 1968, vol. 37, N 1, p. 25–42.
- Watts C.S.H. Long distance movements of Bank voles and Wood mice. — J. Zool., 1970, vol. 161, N 2, p. 247–256.
- Whitney P. Population ecology of two sympatric species of Subarctic microtine rodents. — Ecol. Monogr., 1976, vol. 46, N 1, p. 85–104.
- Wiant H.V. Has the contribution of litter decay to forest "soil respiration" been overestimated? — J. Forest., 1967a, vol. 65, p. 408–409.
- Wiant H.V. Contribution of roots to forest "soil respiration". — In: Advancing frontiers of plant science, 1967b, vol. 18, p. 136–138.
- Wielgolaski F.E. Study on generality of desert simulation model by use of tundra data. — US/IBP Desert Biome Res. Memo., 1974, p. 74–75.
- Witt C.T., de, Brouwer R., Penning de Vries F.W.T. The simulation of photosynthetic systems. — In: Prediction and measurement of photosynthetical productivity: Proc. of IBP/PP Techn. Meet. Wageningen, 1970, p. 47–70.
- Witkamp M. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration. — Ecology, 1966, vol. 47, N 1, p. 194–201.
- Witkamp M. Cycles of temperature and carbon dioxide evolution from litter and soil. — Ecology, 1969, vol. 50, N 4, p. 922–924.
- Witkamp M., Frank M.L. Evolution of CO_2 from litter, humus, and a subsoil of a pine stand. — Pedobiologia, 1969, Bd. 9, S. 358–365.
- Wright J.L., Lemon E.R. Photosynthesis under field conditions. IX. Vertical distribution of photosynthesis within a corn crop. — Agron. J., 1966, vol. 58.
- Zalenškij O.V., Šhvetsova V.M., Voznesenskij V.L. Photosynthesis of some plants in Western Taymyr. — In: Tundra Biome: Proc. IV Intern. Meet. Biol. Product. Tundra. Stockholm, 1972, p. 182–183.
- Zinderen Bakker E.M., van Mayo J.M. CO_2 flux from the soil on the Truelove Lowland. — In: Measurement and modelling of photosynthesis in relation to productivity. Guelph, 1972, p. 35–43.
- Zejda J. Winter breeding in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. — Zool. lysty, 1962, vol. 11, s. 309–322.
- Zejda J. Development of several populations of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb., in a peak year. — Zool. lysty, 1964, vol. 13, s. 15–30.
- Zejda J. The small mammal community of a lowland forest. — Příroda v ČSR v Brně, 1976, sv. 10, N 10, p. 40 s.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава I ВЛИЯНИЕ ГРЫЗУНОВ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И МЕТОДЫ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ (КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)	6
Глава II МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	17
Глава III ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ЗЕЛЕНОЯДНЫХ ГРЫЗУНОВ НА БАЛАНС CO_2 В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ	33
Глава IV ВОЗДЕЙСТВИЕ ГРЫЗУНОВ НА СТРУКТУРУ И ПРОДУКЦИЮ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ	43
Глава V ВЛИЯНИЕ ПОЛЕВОК НА НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В РАСТЕНИЯХ И ПОЧВЕ	60
Глава VI СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК И ИХ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ ЮЖНОГО ЯМАЛА	93
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	108
Приложение ДИНАМИКА УГЛЕКИСЛОТНОГО ОБМЕНА В РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЯХ СРЕДНЕГО ЗАУРАЛЬЯ И ЮЖНОГО ЯМАЛА И ИХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ	118
ЛИТЕРАТУРА	144

Лев Николаевич Добринский, Валерий Алексеевич Даудов,
Федор Викторович Кражимский, Юрий Михайлович Малафеев

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ С РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ В ЛУГОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Утверждено к печати Уральским научным центром АН СССР
и Институтом экологии растений и животных АН СССР

Редактор издательства В.Н. Вяземцева. Художник М.В. Кузьмина
Художественный редактор Н.Н. Власик. Технический редактор Н.М. Бурова
Корректор В.П. Крылова

ИБ № 24367

Подписано к печати 10.12.82. Т – 20743. Формат 60x90 1/16. Бумага офсетная № 2

Печать офсетная. Усл.печл. 10,0. Усл.кпр.-отт. 10,3. Уч.-изд.л. 11,7.

Тираж 850 экз. Тип.зак. 2077. Цена 1 р. 80 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12