

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЖУРНАЛ  
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

ТОМ XXXIII

№ 6

НОЯБРЬ-ДЕКАБРЬ

1972



---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
МОСКВА

УДК 577.486 : 581.526.533

## БИОГЕОЦЕНОЗЫ ЛЕСОТУНДРЫ И ЮЖНОЙ ТУНДРЫ

С. С. ШВАРЦ, Н. Н. ДАНИЛОВ

*Институт экологии растений и животных, Свердловск*

Рассмотрены основные особенности видового состава биогеоценозов Субарктики, участие арктических и широко распространенных видов в их функционировании. Показано, что здесь потенциальная биологическая продуктивность превосходит многие другие ландшафтные зоны, но эта способность реализуется не ежегодно. Проанализированы особенности использования животными кормовых ресурсов и установлена неразрывная связь водных экосистем с наземными, важное значение их в продуцировании высокой биомассы и в ускорении процессов превращения вещества. В результате специфичности условий и молодости биогеоценозов Субарктики в регулировании биогеоценологических процессов ведущее значение имеют популяционные механизмы, а не биоценологические отношения.

Широкое обсуждение проблем биогеоценологии на заседании Секции химико-технологических и биологических наук Президиума АН СССР (1971) выявило две важные тенденции в развитии учения о биогеоценозах. Во-первых, от изучения структуры биогеоценозов исследователи все чаще переходят к изучению динамики биогеоценологических процессов, стремясь при этом описывать устанавливаемые зависимости в строгом количественном выражении. Во-вторых, развитие работ в этом направлении указало на необходимость рассмотрения основных биогеоценологических явлений в связи с закономерностями, определяющими динамику популяций доминирующих видов животных и растений. Эти тенденции в развитии современной биогеоценологии были недавно обсуждены нами (Шварц, 1971). Здесь мы стремимся конкретизировать некоторые положения зарождающейся функциональной биогеоценологии на примере анализа жизни растительно-животных сообществ южной тундры. Исследования проводились на Ямале с 1957 г. Помимо авторов в них принимали участие В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский, О. А. Пястолова, В. Н. Ольшванг, И. А. Богачева.

Биогеоценологически лесотундра — своеобразный участок арены жизни. Ее северная граница определяется произрастанием леса на водоразделах и образованием стабильных и процветающих популяций видов широкого распространения. Южная граница рассматриваемого региона практически совпадает с южной границей распространения арктических видов животных. Такое сочетание этих двух групп животных создает предпосылки для развития в высшей степени своеобразных по составу биогеоценозов, эволюция которых подчинена специфическим закономерностям.

Названные две основные группы организмов, формирующие биогеоценозы Субарктики, хорошо различаются своими зоогеографическими и экологическими особенностями. Проникающие в Субарктику популяции широко распространенных видов имеют менее выраженные специфические черты приспособления и более ограниченно приспособлены к условиям существования на Крайнем Севере. Специализированные арктические виды, реже — специализированные внутривидовые формы, обладают комплексом приспособлений, позволяющих им поддерживать стабильное состояние популяций (с учетом годовых колебаний численности) с минимальными энергетическими затратами. Конкретные пути приспособления разных видов и групп животных к условиям существования в Субарктике

детально описывались нами ранее (Шварц, 1963; Данилов 1966; Шварц, Ищенко, 1971).

Существенные различия в характере реакции животных указанных групп на изменение среды, в конечном итоге, определяет своеобразие динамики биогеоценозов лесотундры и южной тундры. С особой отчетливостью это проявляется при изучении сообществ в районах, где вследствие благоприятных гидрологических, почвенных и мезоклиматических условий в тундру проникают виды, характерные для более южных биомов (черемуха, смородина, жимолость; тетеревиный, шур, трехпалый дятел, белокрылый клест на р. Хадыта, трехпалый дятел и белокрылый клест на р. Яда-Яхода-яха, мыш-малютка в низовьях Оби, лесной лемминг и живородящая ящерица на р. Аксарка). Приведенные примеры основываются на результатах изучения фауны и флоры Ямала, но они легко могли бы быть подобраны и при анализе природы Таймыра, Северо-Восточной Азии или Аляски. В таких местах, как правило, участки проникновения южных форм в тундру сочетаются с пространствами, на которых процветают популяции типичных арктических и субарктических форм. Подобные участки, или оазисы в тундре, не следует рассматривать, как не заслуживающие внимания «исключения» на общем фоне крайне низкой биологической продуктивности северных биомов. Наоборот, они должны привлекать к себе пристальное внимание, так как их изучение позволяет оценить потенциальную продуктивность субаркто, реализуемую в условиях экстремального сочетания обшклиматических факторов. При анализе этого вопроса мы опирались на многолетние личные полевые и экспериментальные исследования, исследования сотрудников наших лабораторий и лаборатории, руководимой В. С. Смирновым.

Своеобразие путей приспособления организмов к условиям тундры и ее недавнее, в геологическом масштабе времени, формирование как биома имеет следствием относительную бедность видового состава основных биогеоценозов и в то же время высокую степень специализации большинства видов растений и животных. В результате наблюдается четко выраженная динамика биологической продуктивности. В отдельные годы в тундровых оазисах или на отдельных участках продуктивность субарктических биогеоценозов резко повышается и становится соизмеримой с продуктивностью биогеоценозов любых ландшафтных зон Земли.

Прямые наблюдения, к сожалению, лишь в редких случаях подкрепленные цифровыми данными, показывают, что разнотравные и злаково-осоковые ассоциации в поймах рек южной тундры за 20—30 дней вегетации создают травяной покров, биомасса которого соизмерима с биомассой богатых травостоев южных биомов. Что касается собственно тундровых ассоциаций, то о биомассе (сухой вес) зеленой надземной растительности имеются следующие данные: 28 *ц/га* (Ковда, Якушевская, 1971), 18—49 *ц/га*, в среднем 32 *ц/га* (Родин, Базилевич, 1965), по данным лаборатории ботаники Института экологии растений и животных (Горчаковский, Троценко), 16—23 *ц/га*. Для соизмеримых по яркости с тундровыми биогеоценозов луговых степей и остепненных лугов эти величины равны: 37—80 *ц/га* (Родин, Базилевич, 1965), 26—61 *ц/га* (Семенова-Тян-Шанская, 1966), 25,6 *ц/га* (Ковда, 1969), для саванн тропического пояса 29—83 *ц/га* (Родин, Базилевич, 1965). И даже величины годовой продуктивности этих столь различных, лежащих в совершенно разных климатических поясах биомов, сходны или одного порядка. Рассчитанное по данным Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1965) отношение годового прироста к общей биомассе составляло для южной тундры 0,09, для тайги — 0,02—0,03, широколиственных лесов — 0,02, степей — 0,42—0,55, саванн — 0,18, тропических лесов — 0,06.

Высокую продуктивность в отдельные годы имеют и животные Субарктики. Не только лемминги, но и другие виды полевок в период пиков

их численности создают биомассу до 25 кг/га, а биомасса 3—5 кг/га наблюдается часто. Для сравнения укажем, что в саванне Серенгети, славящейся обилием животных, биомасса копытных составляет 50 кг/га, а грызунов, даманов и зайцев вместе — 4 кг/га (Hendrichs, 1970), биомасса грызунов саванны Ламто (Берег Слоновой Кости) 0,12—1,64 кг/га (Bellier, 1967). Численность наземных птиц обычно невысока и составляет в мохово-травяных и кустарничково-мохово-травяных тундрах около 1 пары/га при биомассе, превышающей 0,1 кг/га только при оставлении птенцами гнезд. Но на отдельных участках, например в местах концентрации гнездящихся гусей, она сильно возрастает. Высока она и в отдельных участках пойменных лесов или названных ранее оазисов в тундре. Так, в пойменном лесу у фактории Хадыта численность их достигала 85 пар/га, что сопоставимо только с наиболее населенными участками южных широколиственных дубрав (Новиков, 1960), но в последних, в отличие от Субарктики, такие высокие плотности достигаются главным образом за счет гнездящихся в дубравах галок, скворцов, которые трофически почти не связаны с гнездовыми биотопами. Биомасса водных и береговых птиц в среднем выше, чем наземных; в южных тундрах Ямала она составляет 0,5 кг/га.

Биомасса членистоногих и дождевых червей по многочисленным измерениям в плакорной тундре Южного Ямала достигала в среднем 18 кг/га, хотя на некоторых небольших участках с благоприятным сочетанием условий она превышала 150 кг/га. По берегам водоемов, где преобладали осоковые растительные ассоциации и имелись более высокорослые заросли ив, в среднем биомасса беспозвоночных была вдвое выше — около 35 кг/га. К сожалению, до сих пор не оценена с достаточной точностью и полнотой биомасса двукрылых, играющих столь видную роль в тундровых и лесотундровых биогеоценозах. По определению В. Н. Ольшванга, на стационаре Института экологии растений и животных биомасса их составляла в среднем около 7 кг/га, но во время массового вылета некоторые из них давали большую биомассу. Так, например, биомасса комаров *Corethra* была по берегам водоемов 40 кг/га. Учитывая высокую смертность личинок двукрылых, их биомасса должна быть в несколько десятков раз больше. До некоторой степени об этом можно судить по данным В. С. Юхневой (1970) для дельты Оби. Количество донных беспозвоночных (почти исключительно личинок хирономид и симулиид) в русловой части Оби составляло 6—27 кг/га, в мелководных салмах с песчаным дном — 42 кг/га, с илистым дном — 36—128 кг/га, местами до 330 кг/га.

Даже виды, казалось бы чуждые Крайнему Северу, могут создавать локальные популяции громадной плотности. Так, в 1968 г. биомасса головастиков остромордой лягушки на отдельных водоемах равнялась 25 кг/га. Примерно такую же биомассу нередко создают и щитни, также не относящиеся к типичным представителям фауны тундры. Нужно отметить, что эти определения произведены самым точным прямым методом: воду из водоемов спускали, животных подсчитывали и взвешивали. Учитывая, что мелких замкнутых водоемов, входящих в систему наземных ценозов, в южной тундре очень много, и в этом отношении выражение «акватория наземных ценозов» отнюдь не парадокс, а отражение специфических закономерностей жизни биогеоценозов Арктики и Субарктики, это также свидетельствует о потенциально высокой биологической продуктивности биогеоценозов Крайнего Севера. Можно утверждать, что биомасса ряда видов насекомых в тундре если и не равна, то соизмерима с биомассой саранчовых в степях и саваннах, полевок — с биомассой мелких мышевидных млекопитающих в любых других ландшафтных зонах, северного оленя — с «сайгачными» степями и т. д.

Принимая во внимание короткий сезон вегетации растений и размножения большинства животных, мы приходим на первый взгляд к пара-

доксальному выводу, что потенциальная продуктивность всех звеньев трофических цепей биогеоценозов южной тундры не уступает, а по некоторым показателям и превосходит продуктивность других, неизмеримо более богатых биомов. Учитывая же меньший приток солнечной энергии и низкую температуру воздуха, воды и почвы, снижающую энергию роста и развития всех организмов, мы берем на себя смелость утверждать, что потенциальная биологическая продуктивность биогеоценозов южной Субарктики превосходит аналогичные показатели биогеоценотической активности южных ландшафтных зон, но реализуется лишь в редких или исключительных случаях. Это становится возможным вследствие высокой и специфичной адаптированности видов-доминантов к местным условиям среды. Их важнейшая особенность заключается в способности с максимальной эффективностью использовать благоприятное сочетание внешних факторов для более высокой, чем в южных биомах, репродукции и создании энергетических резервов для переживания неблагоприятных периодов. В серии публикаций мы пытались показать, что в той или иной мере это свойственно почти всем аборигенным субарктическим животным (Шварц, 1963; Данилов, 1966; Шварц, Ищенко, 1971) и, вероятно, многим растениям.

Проанализированная нами в названных публикациях специфика приспособительных особенностей разных групп животных и своеобразие условий Субарктики оказывают мощное воздействие на структуру и функционирование биогеоценозов. Слабая насыщенность их, относительно ограниченное число доминантных видов, создающих основную биологическую продукцию, неповторимость складывающейся ежегодно экологической обстановки и, наконец, относительная однородность ландшафта, облегчающая локальные перемещения большого числа видов животных, снижают давление консументов на растительность. В этих условиях для большинства видов животных ведущим механизмом регуляции численности становятся механизмы популяционные, и резко возрастает роль непосредственного действия климатических факторов в динамике численности господствующих видов.

В южной тундре с ее более богатой, по сравнению с высокой Арктикой, флорой и фауной типичная динамика численности доминирующих видов нередко нарушается, что приводит к смене фаунистического (в строгом смысле слова) облика территории со всеми вытекающими отсюда последствиями для биогеоценозов. В одни годы фаунистический облик южной тундры создают типичные арктические и субарктические виды, в другие — северные популяции широко распространенных видов. Так как распределение по территории и элементам ландшафта животных разных фаунистических комплексов существенно различно, то в разные годы резко различным оказывается и ход важнейших биогеоценологических процессов. С другой стороны, это в еще большей степени снижает общую биогеоценологическую активность тундры, так как на громадных территориях почти ежегодно выпадают отдельные звенья трофических цепей. В результате на одних участках тундры воздействие животных на растительность резко усиливается, на других — становится несущественным.

Перемещение стадий переживания и мест наиболее интенсивного размножения имеет далеко идущие последствия для популяций, так как приводит к их перемешиванию у большинства видов животных. Известные экологические механизмы в подобной ситуации ведут к возрастанию биологического потенциала вида, сдерживают формирование локальных морфо-физиологически специфичных форм, что, в конечном итоге, имеет следствием эволюцию вида как единого целого на громадных территориях и относительно медленное увеличение видового разнообразия доминирующих биогеоценозов. Внешнее выражение этого процесса многократно описывалось, но его экологические последствия до сих пор не анализировались.

Вследствие того, что реакции видов на сходные изменения среды в большинстве случаев не совпадают, а ведущую роль в динамике численности популяций большинства доминирующих видов фауны тундры играют не биогеоценотические, а популяционные механизмы и непосредственное действие факторов среды, перемещение мест повышенной численности видов, даже экологически сопряженных, нередко не совпадает. Кроме отмеченных уже размыкания экологических связей, падения биогеоценотической активности территорий, снижения скорости кругооборота веществ и энергии, это приводит к тому, что в противоположность представлениям о функциональном значении разных трофических уровней биогеоценозов в южной тундре эффективность использования энергетических ресурсов в каждом последующем звене цепи питания не только не возрастает, а снижается. Но это обычно становится очевидным лишь при рассмотрении обширных территорий, крупных подразделений биома, на отдельных же небольших участках может постоянно наблюдаться весьма полное использование высшими трофическими уровнями биомассы нижних, что может создать ложное впечатление о напряженности энергетических отношений в биогеоценозе в целом. Однако в связи со складывающейся в разные годы экологической ситуацией и климатическими условиями локальные условия существования изменяются в разной степени и в разном направлении, участки высокой биогеоценотической активности перемещаются, и в целом биомасса всех трофических уровней используется в незначительной степени.

С другой стороны, эти перемещения ограничивают возможность непрерывного многолетнего воздействия массовых видов животных на растительный покров: годы сильного пресса консументов на растительность сменяются годами «отдыха». Это создает оптимальные условия взаимодействия разных уровней цепей питания. Многолетние стационарные исследования, сопровождавшиеся картированием мест повышенной численности наиболее массовых видов-консументов (полевков), показали, что кратковременное, в течение одного-двух летних сезонов воздействие высокой численности полевков не только не подрывает, а стимулирует продуктивность растительности (Smirnov, Tokmakova, 1971). Увеличение продуктивности наблюдалось в наибольшей степени при численности 30 полевков на 1 га, деструкция растительного покрова начиналась тогда, когда численность достигала 300 зверьков на 1 га.

Для правильной оценки роли консументов в функционировании биогеоценозов тундры необходимо учитывать своеобразие деятельности почвенных микроорганизмов в условиях Крайнего Севера. Хотя в последнее время и получены данные, показывающие, что активность почвенной микрофлоры выше, чем это предполагалось ранее (Паринкина, 1970), несомненно, однако, что общая микробиологическая активность арктических почв неизмеримо ниже, чем в более южных широтах. Естественно, что это значительно снижает скорость процессов редукции органического вещества, в частности процессов разложения отмерших частей растений. В этих условиях, несомненно, резко усиливается роль животных, деятельность которых резко ускоряет распад растительной массы и возврат в почву органических и минеральных веществ в пригодной для питания растений форме.

В связи с этими процессами совершенно исключительное место занимают водные экосистемы, которые в южной тундре спаяны в единое целое с наземными экосистемами более тесно, чем в других ландшафтных зонах. Кроме большого количества озер разного размера и болот постоянно возникают временные водоемы, покрывающие типично наземные ассоциации растений. К возникновению своеобразных временных экологических систем приводит выровненность рельефа, высокая влажность почвы, застаивание поверхностных вод вследствие близкого залегания вечной мерзлоты, наконец, быстрый подъем (иногда в течение несколь-

ких часов) уровня воды в реках во время половодья и весенних ливней, колебания уровня озер, быстрое и иногда полное высыхание даже крупных водоемов в процессе оттаивания вечной мерзлоты. Озера и временные водоемы покрывают до 30% поверхности южной тундры. В них вода хорошо прогревается и развивается богатая и разнообразная жизнь.

О численности и биомассе личинок насекомых говорилось ранее. Биомасса ракообразных составляет в озерах по исследованиям в Большеземельской тундре от 26 до 389 кг/га (Попова, 1970). Общая биомасса беспозвоночных мелководных, хорошо прогреваемых водоемов, которые преобладают в тундре, может быть ориентировочно определена в 800—1000 кг/га. Важно, что все они за небольшим исключением играют огромную роль в разложении отмершей растительности, которая сносится в водоемы и понижения рельефа талыми и дождевыми водами. Таким путем масса органического вещества на разных стадиях разложения, минуя стадию минерализации, снова включается в кругооборот веществ тундровых биогеоценозов.

Как было показано раньше, с вылетом огромного количества насекомых, развивающихся в воде, выносятся большое количество вещества, которое не только включается в кругооборот энергии наземных экосистем, но и играет решающую роль в их функционировании. В результате значительности площади, занятой водоемами, своеобразия условий водной и наземной среды, специфики состава фауны и приспособительных особенностей доминирующих видов создается нерасторжимое единство водных и наземных экосистем, особый путь ускорения кругооборота веществ и повышения продуктивности. Этот путь, характерный для всего биома, свойствен только Крайнему Северу и имеет лишь ограниченное, локальное значение в других ландшафтных зонах. По роли же, которую играет в существовании биогеоценозов, он занимает исключительное место. К сожалению, о масштабах этого явления можно судить лишь по весьма неполным данным.

Временные и постоянные водоемы способствуют повышению продуктивности тундры, также снижая уровень вечной мерзлоты, поэтому на их берегах развивается значительно более богатая жизнь. В то же время они обогащают грунт органикой. Проведенными на Ямале экспериментами было показано, что дно бывших водоемов через два года после спуска воды становится местом произрастания большого числа видов растений, формирующих травостой с высокой биомассой. При обсыхании водоемы открывают богатейший источник корма для насекомоядных животных. В упомянутых экспериментах по спусканию водоемов было установлено, что дно их уже на следующий день становится местом массовой концентрации птиц.

Таким образом, можно утверждать, что водные экологические системы служат важнейшим фактором поддержания высокой биологической продуктивности наземных биогеоценозов тундры, и они не могли бы существовать в современном их виде без водоемов. Сухая тундра становится почти безжизненной.

В завершение анализа роли животных в биогеоценозах следует сказать, что их деятельность содействует аэрации почвы и оттаиванию мерзлоты, что создает условия для лучшего развития растительности. Все это и сказанное ранее позволяет заключить, что в южной тундре общая продуктивность биогеоценозов в значительной степени определяется деятельностью животных. Не исключена вероятность, что основным путем повышения общей биологической продуктивности тундры окажется регуляция видового состава и численности второго звена цепи питания — консументов.

Слабая насыщенность биогеоценозов южной тундры, недостаточное видовое разнообразие основных трофических уровней и слабое развитие коллатеральных связей между важнейшими цепями питания, сочетаю-

щееся с нерезко выраженной кормовой специализацией доминирующих видов, создает предпосылки для частых нарушений типичной структуры биогеоценозов, вплоть до выпадения целых трофических звеньев. В южной тундре, где северные популяции широко распространенных видов, обладающие совершенными адаптациями к жизни на Крайнем Севере, играют существенную роль в поддержании биоценотического равновесия, а типичные арктические виды становятся многочисленными лишь в отдельные годы, нарушение структуры биогеоценозов особенно выражено. Однако даже резкое нарушение структуры биогеоценозов не приводит к существенному снижению их общей продуктивности, существенно не нарушает функциональную целостность биогеоценозов и структуру параллельных цепей питания. Это приводит к заключению, что биогеоценозы Субарктики еще не достигли той стадии структурной и функциональной целостности, которая считается характерной для высшего надорганизменного уровня интеграции жизни. К биогеоценозам подобного типа (или подобной стадии развития) термин «система» приложим лишь в ограниченной степени, так как система в строгом кибернетическом понимании изменяет свое поведение при изменении структуры и функции ее ведущих звеньев.

Можно полагать, что на начальных стадиях формирования биогеоценозов как систем, их целостность обеспечивается оптимальным сочетанием видов, способных поддерживать свое существование в колеблющихся условиях среды. Другими словами, целостность биогеоценозов поддерживается популяционными механизмами. Резкое повышение численности отдельных видов не успевает привести к существенному нарушению биогеоценоза, так как вызывает в популяции изменения, приводящие к быстрому снижению плотности до минимального уровня. Биоценотические механизмы регуляции в силу ненасыщенности биогеоценоза оказываются малоэффективными. Можно полагать, что популяционные механизмы регуляции биологического равновесия на уровне многовидовых сообществ играют важную роль в жизни биогеоценозов других ландшафтных зон, но их значение в полной мере проявляется в молодых незрелых биогеоценозах тундры.

Тундровые биогеоценозы, относящиеся к числу самых молодых биологических комплексов, формируются в экстремальных условиях среды, приспособление к которым требует коренного преобразования многих экологических и морфо-физиологических особенностей животных и растений. Процесс формирования их продолжается и в настоящее время. Особенно интенсивно он протекает в южной тундре, так как относительно более мягкие условия среды, а также непосредственное соседство биомов умеренной зоны ведет к постоянному проникновению в Субарктику популяций многих широко распространенных видов. Они, используя долины рек в качестве экологических желобов, выходят на границу лесотундры и, приспосабливаясь к своеобразному ходу метеорологических элементов, постепенно включаются в тундровые биогеоценозы и становятся постоянными их членами. Начальную стадию этого процесса иллюстрирует водяная полевка, конечную — полевка-экономка. Создается впечатление, что мы являемся свидетелями эволюционно-исторического события — очередной волны формирования субарктических биогеоценозов, чему, по-видимому, способствовало наблюдавшееся в последние десятилетия потепление климата Арктики.

Естественно, что включение более южных по основному распространению форм в биогеоценозы Субарктики сопровождается прогрессирующим процессом приспособления к новым условиям, конкретные формы которого, однако, различны у разных видов. Можно полагать, что один из важнейших путей обогащения и совершенствования тундровых ценозов заключается в преодолении барьера, который условно можно назвать «временным аспектом закона минимума», т. е. способности согласовыв-

вать биологический ритм жизнедеятельности с ритмом климатических условий в Субарктике и в первую очередь с коротким сезоном, благоприятным для размножения и увеличения численности популяции. Чем выше способность к этому вида, тем с большей полнотой он может использовать ограниченные ресурсы Субарктики для формирования процветающих популяций и, следовательно, значительнее его роль в жизни биогеоценоза.

Четкость сезонной ритмики жизнедеятельности, сочетающаяся с елабильностью в соответствии с изменчивостью среды, что было проанализировано нами в других публикациях на примере наземных позвоночных животных (Шварц, 1963; Данилов, 1966; Шварц, Ищенко, 1971), могло бы быть проиллюстрировано и на примере других групп (одна из основных предпосылок внедрения вида в тундровые и лесотундровые биогеоценозы). При этом вид в процессе приспособления должен не только приобрести способность реализовать свой биологический потенциал в новых условиях, но и согласовать динамику жизнедеятельности с биологическими ритмами основных членов ценоза, так как колебания условий существования должны оказывать сходный или даже совпадающий эффект на других членов сообщества. Правда, последнее достигается легче в силу резко выраженной сезонности условий Арктики. И все же при недостаточной согласованности сезонных биологических ритмов наблюдались бы нарушения сложившихся между членами сообществ отношений при любых более или менее значительных отклонениях метеорологических условий от средних многолетних.

В субарктических биогеоценозах, как мы пытались показать, экологическое равновесие поддерживается в основном популяционными механизмами. Но чем выше уровень организационной целостности биогеоценоза, тем большую роль в этом процессе должны играть собственно биоценотические механизмы. Поэтому по мере совершенствования организации биогеоценозов, связанного с их обогащением, увеличением видового разнообразия, снижением числа автономных трофических цепей, повышением напряженности энергообмена, можно ожидать и прогрессирующей синэволюции слагающих биогеоценоз видов. Субарктика — почти идеальный объект для исследования вопроса о соотношении эволюции организмов и эволюции биогеоценозов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Данилов Н. Н. 1966. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 2, Птицы, Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 56.
- Ковда В. А. 1969. Проблема биологической и хозяйственной продуктивности суши. Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. М., «Наука».
- Ковда В. А., Якушевская И. В. 1971. Биомасса и гумусовая оболочка суши. Биосфера и ее ресурсы. «Наука».
- Новиков Г. А. 1960. Зоол. ж., 39, вып. 3, 433—447.
- Паринкина О. М. 1970. К вопросу о численности и качественном составе микрофлоры некоторых почв Таймырского полуострова. Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск.
- Попова Э. И. 1970. К биологии и продуктивности бокоплавов озер Большеземельской тундры. Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.—Л., «Наука».
- Семенова-Тянь-Шанская А. М. 1966. Динамика степной растительности. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Шварц С. С. 1963. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 1, Млекопитающие. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 33.— 1971. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 485—494.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г. 1971. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 3, Земноводные, Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 79.

- Ю х н е в а В. С. 1970. Донные биоценозы дельты Оби и закономерности их распространения. Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск.  
Bellier L. 1967. *Terre et vie*, 114, No. 3, 319—329.  
Hendrichs H. 1970. *Säugetierkunde Mitt.*, 18, No. 3, 237—255.  
S m i r n o v V. S., T o k m a k o v a S. G. 1971. *Ann. Zool. Fennici*, 8, 154—156.

Статья поступила в редакцию  
17.IV.1972

---

## ECOSYSTEMS OF FOREST-TUNDRA AND SOUTHERN TUNDRA

S. S. SCHWARZ, N. N. DANILOV

*Institute of Plant and Animal Ecology, Urals Scientific Centre, Sverdlovsk*

### Summary

Ecosystems of forest-tundra and southern tundra are formed by both Arctic and widely-distributed species which are adapted to the northern conditions to a different extent and differ with respect to their population dynamics, influencing the productivity of ecosystems. The above-mentioned factors as well as the poorness in the species are responsible for the pronounced periodicity of biological productivity in the Sub-Arctics. In some years, it increases sharply, being not lower than the productivity in other zones on account of both Arctic and widely-distributed forms. Population changes are principal mechanisms of density regulation, usually affecting the faunistic aspect and the course of the most important biocoenotic processes. This makes it possible to use ecosystem resources on a larger scale and to eliminate the many-year effect of the higher trophic level organisms on the lower ones. Aquatic ecosystems are of great importance in the Sub-Arctics where a high biomass of animals playing significant role in terrestrial ecosystems in primary processes of dead vegetation reduction is produced. On the whole, the Sub-Arctic ecosystems have not reached that systemic level at which biocoenotic relationships but not population ones are of primary importance.

---