

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# ***ЭКОЛОГИЯ***

№ 3

*ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК*

1972

УДК 581.5.24

## ПРОДУКТИВНОСТЬ КУСТАРНИКОВЫХ, КУСТАРНИЧКОВЫХ И ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВ ЛЕСОТУНДРЫ И МЕТОДИКА ЕЕ ОЦЕНКИ

Н. И. Андряшкина, П. Л. Горчаковский

Сообщаются результаты изучения продуктивности трех типичных для лесотундры Зауралья растительных сообществ — двух тундровых (ерниковая и кустарничковая тундра) и одного лугового. Установлены запасы фитомассы, соотношение между надземной и подземной фитомассой, определены годовичная продукция и годовичный опад надземной биомассы, скорость разложения отмерших частей растений. Особое внимание уделено методике учета прироста и опада гипоарктических кустарников и кустарничков. Дана сравнительная оценка ритмики накопления, опада и разложения фитомассы в тундровых и луговых сообществах.

Гипоарктические кустарники (*Betula nana*, некоторые виды рода *Salix* и др.) и кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Loiseleuria procumbens*, *Arctous alpina* и др.) относятся к числу жизненных форм, наиболее характерных для зоны лесотундры. Эти растения находят здесь наиболее благоприятные условия для своего существования и входят в качестве доминантов или субдоминантов в состав ряда характерных для лесотундры растительных сообществ — кустарниковых (ерниковых) и кустарничковых тундр.

Продуктивность растительных сообществ лесотундры изучена еще очень слабо (Александрова, 1970). Это в значительной степени объясняется рядом трудностей, возникающих при учете годовичного прироста и опада «древесных пигмеев» Субарктики — низкорослых многолетних древесных летне- или вечнозеленых растений с их чрезвычайно малым приростом побегов как в высоту, так и в толщину, узкими, трудно различимыми на срезе годовичными кольцами, небольшими ежегодно опадающими или живущими в течение нескольких лет листьями. Методика учета запасов фитомассы, определения прироста и опада кустарников и кустарничков лесотундры до последнего времени была слабо освещена в научной литературе.

Цель настоящего исследования — разработать методические основы оценки продуктивности растительности лесотундры и определить такие основные характеристики продуктивности, как запас биомассы растений, соотношение между надземной и подземной биомассой, реальная годовичная продукция биомассы, годовичный опад надземных частей растений (преимущественно листьев), скорость разложения отмерших частей растений.

### РАЙОН И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал, положенный в основу предлагаемой статьи, был собран на стационаре «Харп» (Северное сияние) Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Этот стационар находится в Ямало-Ненецком национальном округе Тюменской области, в 35 км к северо-западу от г. Салехарда. Стационар расположен на западной окраине Западно-Сибирской равнины, неподалеку от ее стыка с полосою увалистых предгорий восточного склона Полярного Урала. По характеру рельефа это слегка всхолмленная заболоченная равнина с многочисленными озерами и небольшой речкой Той-Пугол. Поверхностные горные породы — покровные суглинки, на вершинах холмов — песчано-гравийные отложения Салехардской свиты, а в

понижениях — современные аллювиальные и озерные песчаные и глинистые отложения.

Положение стационара на северной окраине зоны лесотундры определяет общий облик его растительности: здесь распространены лиственничные редколесья (доминант — *Larix sibirica*) в сочетании с различными типами тундр, болотами и лугами (Горчаковский и Троценко, 1970).

В качестве основных объектов изучения были избраны два тундровых сообщества (ерниково-моховая мелкокошарная и мохово-кустарничковая пятнистая тундра) и для сравнения одно луговое (осоково-вейниковый заболоченный луг). Краткая характеристика их приведена в табл. 1.

## МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОЦЕНКИ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЛЕСОТУНДРЫ

В процессе исследования было установлено, что для определения запаса надземной фитомассы в сообществах гипоарктических кустарников и кустарничков со стандартной ошибкой, не превышающей 15%, необходимо и достаточно заложить основные учетные площадки размером по 0,25, 0,5 или 1 м<sup>2</sup> в количестве от 7 до 14. Размер площадок зависит от размеров надземных частей доминирующих видов: для крупных растений рекомендуются площадки большего размера. Количество площадок зависит от характера распределения видов, микрокомплексности растительного покрова, наличия оголенных пятен и т. п. Если растительный покров однороден и распределен равномерно, достаточно заложить 7 учетных площадок; при неоднородности покрова и неравномерности распределения количество площадок возрастает до 14 (Андреешкина, 1971). Учитываемая надземная биомасса расчленяется на массу лишайников, мхов, трав, кустарников и кустарничков (в двух последних группах раздельно по видам).

В пределах тех же основных учетных площадок берутся монолиты размером 25×25 см для учета запаса подземной биомассы; число монолитов соответствует числу основных учетных площадок.

Выявление годичной продукции надземной биомассы у травянистых растений не вызывает серьезных затруднений. Значительно сложнее установить этот показатель в сообществах с господством гипоарктических кустарников и кустарничков. Один из возможных методов — исчисление годичной продукции по разности биомасс, учтенных на идентичных пробных площадках в начале и конце одного вегетационного периода, но поскольку растения распределены в тундре неравномерно, приходится снимать биомассу с довольно крупных площадок, что сопряжено с большой затратой времени и сил.

Более удобен метод раздельного учета продукции листьев и стеблей, при использовании которого определяется масса молодых годичных стеблей (текущего года) и средний годичный прирост стеблей прошлых лет (путем деления веса стеблей на их возраст). Анализ результатов, полученных на основе применения этого метода, показал, что у гипоарктических кустарников и кустарничков годичный прирост стеблей прошлых лет настолько незначителен, что величина его укладывается в ошибку определения биомассы побегов прошлых лет. Поэтому при обычных исследованиях, как это отмечалось и рядом других авторов (Bliss, 1962, Родин и Базилевич, 1965), годичную продукцию надземной биомассы этих растений можно считать приблизительно равной массе их побегов текущего года, учтенной в конце вегетационного периода. Произведенное сопоставление результатов, полученных как первым, так и вторым методом, подтвердило правильность этого положения.

Годичный опад надземных частей травянистых растений в луговом сообществе равен годичной продукции стеблей и листьев и может быть легко определен по этому показателю. Произведенное исследование показало, что у гипоарктических кустарников и кустарничков около 90% биомассы побегов текущего года приходится на долю листьев. Поэтому их ежегодный опад также в основном представлен листьями. Учет листового опада у летнезеленых кустарников и кустарничков можно произвести сравнительно легко, так как все листья, сформировавшиеся в начале вегетационного периода, опадают в конце этого периода, а следовательно, годичный опад равен годичной продукции листьев.

У вечнозеленых кустарничков, меняющих в течение года лишь часть своей ливы, определение листового опада сопряжено с трудностями. В научной литературе нет данных о том, в какой степени ежегодный опад листьев коррелирует с годичной продукцией. Поэтому при выполнении данной работы были испытаны три метода.

1. Учет и сопоставление структурных элементов биомассы листьев на идентичных площадках в течение нескольких лет. На сходных по характеру растительности площадках ежегодно, в конце веге-

## Краткая характеристика основных объектов исследования

Ассоциация	Почва	Ярусы (проективное покрытие, средняя высота, преобладающие виды растений)		
		кустарниковый	травяно-кустарничковый	мохово-лишайниковый
Ерничково-моховая мелкоочкарная тундра	Тундровая тяжело-суглинистая торфянистая поверхностно-глебовая	30—40%; $h=30$ см; сор. <sub>2</sub> — <i>Betula nana</i> ; sp.— <i>Salix glauca</i> , <i>S. phylicifolia</i> , <i>Ledum palustre</i> var. <i>decumbens</i>	30%; $h=20$ см; сор. <sub>1</sub> — <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>V. vitis-idaea</i> ; sp.— <i>Carex hyperborea</i>	50—80%; $h=5$ см; сор. <sub>2</sub> — <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Polytrichum commune</i> ; sp.— <i>Hylacomium splendens</i> , <i>Cladonia amaurogastera</i>
Мохово-кустарничковая тундра	Тундровая супесчаная торфянистая глееватослабоподзоленная	10—15%; $h=30$ см; sp.—сор. <sub>1</sub> — <i>Betula nana</i> , <i>Ledum palustre</i> var. <i>decumbens</i>	60—70%; $h=15$ см; сор. <sub>2</sub> — <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. uliginosum</i> ; сор. <sub>1</sub> — <i>Empetrum hermaphroditum</i> ; sp.— <i>Diapensia lapponica</i> , <i>Arctous alpina</i> , <i>Loiseleuria procumbens</i> , <i>Carex hyperborea</i>	70%; $h=5-6$ см; сор. <sub>2</sub> — <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Dicranum congestum</i> ; сор. <sub>1</sub> — <i>Dicranum elongatum</i> , <i>Polytrichum strictum</i> ; sp.— <i>Dactylina arctica</i> , <i>Cetraria nivalis</i> , <i>Cladonia uncialis</i>
Осоково-вейниковый заболоченный луг	Аллювиальная среднесуглинистая слегка оторфованная заболоченная	—	80%; $65-70$ см; сор. <sub>2</sub> — <i>Calamagrostis langsdorffii</i> ; sp.— <i>Carex stans</i> , <i>Arctagrostis latifolia</i> , <i>Poa arctica</i>	2—3%; $h=1$ см; sol.— <i>Calliergon giganteum</i> , <i>Mnium pseudopunctatum</i>

тационного периода, производится учет биомассы листьев (раздельно по видам). Биомасса, учтенная в первый год наблюдений, подразделяется на биомассу листьев, сформировавшихся в данном году  $A$ , и листьев, сформировавшихся в предыдущие годы  $B$ . В следующий год наблюдений также раздельно учитывается биомасса листьев прироста данного года  $A_1$  и прошлых лет  $B_1$ . Годичный опад листьев  $F$  определяется по формуле  $F = (A+B) - B_1$ . Такая же операция повторяется и в последующие годы.

2. Учет и сопоставление числа имеющих листья на замаркированных частях побегов в течение нескольких лет. На предварительно замаркированных частях побегов осенью производится подсчет всех листьев. С годичным интервалом, в течение нескольких лет на этих же частях побегов подсчитываются имеющиеся листья, за исключением новых, сформировавшихся после маркировки. Разница между первой и последующей величинами соответствует годичному опад листьев.

3. Определение соотношения между числом живых листьев и числом листовых рубцов в разных зонах годичного прироста побегов. Побеги кустарничков расчленяются на зоны годичного прироста (по следам чешуй верхушечных почек и рубцам, остающимся на месте их прикрепления). В каждой зоне учитываются листья и рубцы на месте прикрепления опавших листьев; сумма этих значений составляет первоначальное число листьев. Затем путем деления числа опавших в течение года листьев на первоначальное число листьев определялся индекс годичного опада (например, 0,1 или 10%, 0,20 или 20%, 0,4 или 40%). Этот индекс показывает, какая доля листьев у вечнозеленых кустарничков опадает (а следовательно, и обновляется) в течение года. Величина индекса опада обратно пропорциональна средней продолжительности жизни листьев. Сопоставление средних значений индекса опада листьев для серии последовательных зон годичного прироста побегов (например, от побегов данного года до побегов пятилетнего возраста) показывает, как распределяются листья кустарничка по продолжительности их жизни.

Применение первых двух методов сопряжено с необходимостью повторного, по меньшей мере двукратного (с интервалом в один год), а желательно многократного посещения пробного участка, тогда как третий метод дает возможность получить представление об опад листьев в течение ряда лет в результате однократного посещения пробного участка. Результаты, полученные вторым и третьим методом, характеризуют опад числом листьев, однако эти данные можно легко перечислить на растительную массу, зная средний вес листа того или иного вида кустарничка в конкретных сообществах. Результаты определения опада листьев на основе трех различных методов оказались чрезвычайно близкими, что свидетельствует о достаточно высокой точности каждого из них.

Анализ полученных данных показал, что величины годичной продукции и годичного опада листьев вечнозеленых кустарничков тесно сопряжены друг с другом; поэтому можно применять и четвертый метод: нахождение среднегодового опада по среднегодовой продукции листьев.

Скорость разложения отмерших частей растений  $k$  можно рассчитать по формуле  $k = \frac{L}{L+A}$  (Jenny, Gessel, Bingham, 1949), где  $L$  — масса листьев, опавших в течение одного года,  $A$  — масса листьев в подстилке, а также опытным путем (метод сетчатых мешочков). В нашей работе применялись оба метода. В опытах побуревшие листья осенью помещались в сетчатые капроновые мешочки (размер ячеек 1 мм) и укладывались на поверхность почвы. В течение двух последующих лет, с годичным интервалом, велись наблюдения за потерей веса взятых образцов. Исходные навески свежей растительной массы и результаты последующих измерений путем пересчета приведены к абсолютно сухому весу.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ И ИХ АНАЛИЗ

Основные данные учета растительной массы в кустарничковых, кустарниковых и травяных сообществах лесотундры Зауралья приведены в табл. 2. Как видно, общие запасы растительной массы в трех изученных растительных сообществах довольно близки: 3621 г/м<sup>2</sup> — в ерничково-моховой тундре, 2860 г/м<sup>2</sup> — в мохово-кустарничковой и 3349 г/м<sup>2</sup> — на осоково-вейниковом лугу. Запасы надземной массы несколько выше в тундре (соответственно 671—613 г/м<sup>2</sup>), чем на лугу (509 г/м<sup>2</sup>), причем в тундровых сообществах преобладающую часть

надземной массы (55—65%) составляют мхи и лишайники, тогда как в луговом эти растения почти отсутствуют. На долю отмерших частей растений в тундровых сообществах приходится 5—6% надземной рас-

Таблица 2

## Запасы фитомассы в некоторых растительных сообществах

Растительная масса*	Ерничково-моховая мелкоочкарная тундра	Мохово-кустарничковая пятнистая тундра	Осоково-вейниковый луг
Надземная:			
кустарники . . . . .	160(27)	137(14)	—
кустарнички . . . . .	68(4)	134(22)	—
травы . . . . .	12(5)	4(2)	505(149)
мхи и лишайники . . . . .	431	338	4
всего . . . . .	671(36)	613(38)	509(149)
Подземная:			
сосудистые . . . . .	1140(208)	893(107)	2840
мхи (бурая часть) . . . . .	1810	1354	—
всего . . . . .	2950(2018)	2247(1461)	2840
Всего . . . . .	3621(2054)	2860(1499)	3349
Отношение надземной массы к подземной:			
вся растительная масса, включая мхи и лишайники . . . . .	1 : 4,4	1 : 3,7	1 : 5,6
масса сосудистых растений . . . . .	1 : 4,8	1 : 3,3	1 : 5,6

\* Живая и отмершая, не потерявшая связи с растениями. В тех случаях, когда мертвая масса учитывалась отдельно, ее запас указан в скобках.

тительной массы, а если принимать во внимание только цветковые растения, то 15—20%. Запасы подземной массы сосудистых растений в луговом сообществе (2840 г/м<sup>2</sup>) значительно превышают соответствующие показатели тундровых сообществ (893—1140 г/м<sup>2</sup>). Если же принять во внимание не только сосудистые растения, но и мхи (бурая, отмершая часть), то мы получим довольно близкие значения запасов подземной растительной массы во всех изученных сообществах (как тундровых, так и луговых).

Отношение надземной массы всех растений (включая мхи и лишайники) к их подземной массе приблизительно равно 1:4 в тундровых сообществах и 1:6 в луговом. Таким образом, в луговых сообществах значительно большая доля растительной массы сосредоточена в подземной части.

По результатам наблюдений за 1968—1970 гг. годовичная продукция надземной массы сосудистых в ерничково-моховой тундре равна 35 г/м<sup>2</sup>, в мохово-кустарничковой — 40 г/м<sup>2</sup>, а на заболоченном осоково-вейниковом лугу — 356 г/м<sup>2</sup> (табл. 3).

Ежегодно возобновляемая часть надземных побегов кустарников и кустарничков на 90% представлена листьями. Годичный прирост стеблей текущего года очень мал; он составляет у карликовой березки *Betula nana* не более 1%, у голубики — около 7%, у багульника — около 3% по отношению к массе побегов прошлых лет (табл. 4).

Годичный опад отмерших надземных частей растений на лугу равен 356 г/м<sup>2</sup>, тогда как в тундрах этот показатель значительно ниже — 31—39 г/м<sup>2</sup>.

У летнезеленых кустарников и кустарничков (*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina* и др.) в конце вегетационного периода происходил массовый опад листьев, и в следующем году лиственной аппарат полностью обновляется. Напротив, у вечнозеленых кустарничков

Таблица 3

## Годичная продукция, опад и скорость разложения надземных частей сосудистых растений

Ассоциация	Надземная биомасса, г/м <sup>2</sup>		Скорость разложения отмерших надземных частей растений за год (%), найденная	
	годовая продукция	годовой опад*	опытным путем	по формуле
Ерниково-моховая мелко-кочкарная тундра . . . . .	35	31	13—27	25
Мохово-кустарничковая пятнистая тундра . . . . .	40	39	10—18	Не опр.
Осоково-вейниковый заболоченный луг . . . . .	356	356	—	34

\* В тундровых сообществах учтен только опад листьев кустарников и кустарничков, составляющий приблизительно 90% биомассы побегов текущего года.

(*Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum palustre* var. *decumbens*, *Empetrum hermaphroditum* и др.) опадение листьев происходит постепенно, однако максимум опад совпадает не с концом вегетационного периода, а с фазой развертывания листьев новой генерации. Связь интенсивного листопада с массовым листообразованием характерна для вечнозеленых растений тропиков и субтропиков (Volkens, 1912; Simon, 1914).

Таблица 4

## Масса побегов гипоарктических кустарников и кустарничков

Ассоциация (тундра), растения	Масса побегов*, г/м <sup>2</sup>		Отношение массы	
	текущего года	прошлого года	побегов текущего года к массе побегов прошлых лет	стеблей текущего года к массе стеблей прошлых лет
Ерниково-моховая мелко-кочкарная:				
<i>Betula nana</i> . . . . .	21(1)	133(133)	0,16	0,01
<i>Vaccinium uliginosum</i> . . . . .	10(2)	31(31)	0,32	0,07
Мохово-кустарничковая пятнистая:				
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> . . . . .	6(1)	41(11)	0,15	0,09
<i>Ledum palustre</i> var. <i>decumbens</i>	9(1)	46(34)	0,20	0,03
<i>Empetrum hermaphroditum</i> . . .	7	56	0,13	—

\* Цифры в скобках—только стеблевая часть

Видимо, гипоарктические кустарнички, несмотря на суровые климатические условия области их современного обитания, сохранили эту черту своих тропических предков.

Скорость разложения надземных частей растений (% потери веса в год) в тундровых сообществах колеблется от 10 до 27%, а в луговом сообществе составляет 34%. Опыты с капроновыми мешочками показали, что в первый год после опадения надземных частей растений их разложение происходит интенсивнее, чем в последующие годы.

К концу второго года после опадения целлюлозный скелет листьев начинает разрушаться, появляются следы погрызов мелкими животными, обитающими в почве и подстилке. Плотные листья брусники разлагаются значительно медленнее по сравнению с листьями березки и голубики. Полное разложение опавших листьев кустарников и кустарничков происходит в тундровых сообществах в среднем за 5—6 лет.

Анализ полученных данных показывает, что в тундровых сообществах зоны лесотундры Зауралья общий запас растительной массы значительно выше, чем на арктических островах Ледовитого океана (Александрова, 1958), ниже, чем на п-ве Таймыр (Павлова, 1969) и в Корьякском национальном округе Камчатской области (Вихирева-Василькова, Гаврилюк, Шамурин, 1964), и примерно такой же, как в некоторых типах тундр района г. Воркуты (Шамурин, 1970).

Что касается отношения надземной фитомассы к подземной, то наши данные для лесотундры Зауралья близки к соответствующим данным по кустарничковой ерниково-вороничной тундре Хибинских гор (Чепурко, 1966), где зарегистрировано отношение 1:3, тогда как в тундрах западной части п-ва Таймыр это отношение равно 1:12. Приблизительно такое же, как и в нашем районе, отношение надземной массы к подземной в луговых сообществах лесотундры Коми АССР отмечено Н. С. Котелиной (1970).

В сообществах летне- и вечнозеленых кустарничков и кустарников значения годового прироста и опадения надземной биомассы сравнительно невелики. Ежегодно обновляется лишь 15—20% надземной биомассы. Разложение растительных остатков происходит довольно медленно (10—27% в год). Напротив, в луговом сообществе вся надземная масса, сформировавшаяся в течение вегетационного периода, ежегодно отмирает, а в следующем году полностью обновляется. Распад отмерших частей растений здесь происходит значительно интенсивней (35% в год).

Мощность продуцирующего слоя в кустарниковых, кустарничковых и травяных сообществах лесотундры невелика (30—70 см над поверхностью почвы, 15—40 см в почве), биологический круговорот в них поверхностного характера. Однако прирост надземной биомассы и разложение растительных остатков происходит довольно интенсивно, особенно если учесть кратковременность вегетационного периода.

Во всех изученных нами сообществах наблюдается известная корреляция между величинами годового прироста надземной биомассы, опадения и скорости разложения растительных остатков. Это свидетельствует о сбалансированности отдельных звеньев биологического круговорота, обеспечивающей относительную стабильность как тундровых, так и луговых сообществ в зоне лесотундры.

## ВЫВОДЫ

1. Для определения запаса надземной биомассы в сообществах гипоарктических кустарников и кустарничков со стандартной ошибкой не более 15% необходима и достаточна закладка 7—14 учетных площадок размером по 0,25; 0,5 или 1 м<sup>2</sup> (размер и количество площадок варьирует в зависимости от характера распределения доминирующих видов и размера их надземных частей), а для определения запаса подземной биомассы — такое же количество площадок размером 0,25 × 0,25 м каждая.

2. Годичная продукция надземной биомассы кустарников и кустарничков может быть определена двумя способами — по разнице биомасс, учтенных на идентичных площадках в начале и конце одного



сезона роста, или приближенно по биомассе побегов текущего года, учтенной в конце сезона роста.

3. Для определения годовичного опада листьев вечнозеленых кустарничков можно рекомендовать три одинаково точных метода: а) учет и сопоставление структурных элементов биомассы листьев на идентичных площадках в течение нескольких лет; б) учет и сопоставление числа имеющихся листьев на замаркированных частях побегов в течение нескольких лет; в) определение соотношения между числом живых листьев и числом листовых рубцов в разных зонах годовичного прироста побегов.

4. Общие запасы растительной массы в ерничково-моховой ( $3621 \text{ г/м}^2$ ), мохово-кустарничковой ( $2860 \text{ г/м}^2$ ) тундре и на осоково-вейниковом лугу ( $3349 \text{ г/м}^2$ ) довольно сходны, однако запасы надземной массы несколько выше в тундровых сообществах (соответственно  $671—613 \text{ г/м}^2$ ), чем в луговом ( $509 \text{ г/м}^2$ ). Отношение надземной растительной массы к подземной равно 1 : 4 в тундровых сообществах и 1 : 6 в луговом.

5. Годичная продукция надземной биомассы сосудистых равна в тундровых сообществах  $35—40 \text{ г/м}^2$ , а в луговом —  $356 \text{ г/м}^2$ ; годовичный опад соответственно  $31—39$  и  $356 \text{ г/м}^2$ . Скорость разложения отмерших частей растений на лугу выше (34%), чем в тундре (10—27%). Корреляция между показателями годовичной продукции, опада и скорости разложения отмерших частей растений свидетельствует о сбалансированности отдельных звеньев биологического круговорота в изученных растительных сообществах. Это определяет относительную стабильность как тундровых, так и луговых сообществ в зоне лесотундры.

Институт экологии растений и животных  
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию  
27 января 1972 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Опыт определения надземной и подземной массы растений в арктической тундре. Бот. журнал, 1958, 43; № 12.
- Андрешкина Н. И. К методике определения надземной массы кустарничков и кустарничков лесотундры. Экология, 1971, № 2.
- Вихирева-Василькова В. В., Гаврилюк В. А. и Шамурин В. Ф. Надземная и подземная масса некоторых кустарничковых сообществ Корякской Земли. Проблемы Севера, вып. 8, Л., изд. «Наука», 1964.
- Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. Растительность стационара «Харп» в лесотундре Заураля. Сб. Продуктивность биогеоценозов Субарктики, Свердловск, УФАН СССР, 1970.
- Котелина Н. С. Биологическая продуктивность лугов лесотундры. Сб. Биологические основы использования природы Севера, Сыктывкар, Коми книжное изд., 1970.
- Павлова Е. Б. О растительной массе тундр Западного Таймыра. Вестник МГУ, сер. биол., 1969, № 5.
- Родин Л. Е. и Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности, М.—Л., изд. «Наука», 1965.
- Чепурко Н. Л. Биологическая продуктивность и потребление минеральных элементов в лесных и тундровых ландшафтах Хибинских гор. Вестник МГУ, сер. География, 1966, № 1.
- Шамурин В. Ф. Запасы фитомассы в некоторых тундровых сообществах района Воркуты. Сб. Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, Коми книжное изд., 1970.
- Bliss I. C. Net primary production of tundra ecosystems. Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart, 1962.
- Jenny H., Gessel S. P., Bingham F. T. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. Soil Science, 1949, 68, № 6.
- Simon S. V. Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Leipzig, 1914.
- Volken G. Laubfall und Lauberneuerung in der Tropen, Berlin, 1912.