

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# *ЭКОЛОГИЯ*

№ 6

*ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК*

1974

УДК 581.524

## ЗАПАСЫ ФИТОМАССЫ В ГОРНЫХ ТУНДРАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА И ИХ ИЗМЕНЕНИЕ В ХОДЕ СУКЦЕССИЙ

*И. К. Булатова, П. Л. Горчаковский*

Изучены запасы фитомассы в пяти растительных сообществах горных тундр, относящихся к разным звеньям сукцессионного ряда. Выявлены тенденции изменения запасов фитомассы (с подразделением на живую и мертвую), соотношения ее надземного и подземного компонента, а также структуры (по основным жизненным формам) в ходе сукцессий.

Осуществление Международной биологической программы, вступившей в завершающую фазу синтеза, способствовало разворачиванию работ по изучению биологической продуктивности растительных сообществ разных зон и высотных поясов. К числу интересных объектов исследований такого рода относятся горные тундры, характерные для верхних уровней Уральских гор. Состав, структура, закономерности распределения и тенденции сукцессионных изменений растительности горных тундр Урала уже достаточно выяснены (Горчаковский, 1966). Установлено, что на высоких уровнях гор по мере размельчения глыб массивно-кристаллических горных пород, выравнивания рельефа, накопления мелкозема, стабилизации режима увлажнения и формирования более развитой почвы происходит постепенная трансформация растительности — от первичных лабильных мохово-лишайниковых сообществ на каменных россыпях до климаксовых сообществ травяно-моховых тундр. Однако этапы сукцессий в горных тундрах ранее анализировались лишь по признакам преобразования местообитаний, флористического состава и ярусной структуры растительных сообществ. Оставалось невыясненным, как изменяется продуктивность горнотундровых сообществ по мере сукцессий. В связи с этим мы предприняли попытку проследить изменения в ходе сукцессии запасов фитомассы в сообществах уральских горных тундр.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые исследования проводились в течение двух вегетационных сезонов — в 1971 и 1972 гг. Местом работы был избран Конжаковский Камень — типичный горный массив Северного Урала, где хорошо представлены все основные этапы сукцессий горнотундровой растительности. Объектом послужили пять сообществ горных тундр (на высоте 950—1050 м над ур. м.), относящихся к одному эколого-генетическому ряду и отражающих этапы сукцессий горнотундровой растительности (табл. 1). В каждом типе тундр были заложены основные пробные площадки размером 100 м<sup>2</sup> каждая.

Для определения запасов надземной растительной массы на основных пробных площадях методом случайной выборки закладывались учетные площадки размером 20×20, 25×25 или 50×50 см. Величина учетных площадок выбиралась с учетом размеров надземных органов растений: для первичных мохово-лишайниковых сообществ на каменных россыпях, где преобладают относительно мелкие слоевища лишайников и дерновины мхов, был принят размер 20×20 см; для кустарниково-моховой тундры (кроме кустарниково-моховой) — 25×25 см; для кустарниково-моховой тундры с крупными побегими карликовой березки — 50×50 см. Количество учетных площадок на каждой основной пробной площадке подбиралось с таким расчетом, чтобы статистическая ошибка для определения запаса фитомассы не превышала 10—15%. Всего для определения запаса надземной фитомассы было заложено 340 учетных площадок общей площадью 22,3 м<sup>2</sup>.

Характеристика изученных горных тундр  
(проективное покрытие, видовой состав основных компонентов, обилие)

Ассоциации					
Ярусы	Первичные мохово-лишайниковые сообщества на каменных россыпях	Дриадовая (каменистая)	Голубично-вороничная (кустарничково-моховая)	Карликовоберезково-гилокомиевая (кустарничково-моховая)	Осоково-ракомитриево-гилокомиевая (травяно-моховая)
Кустарничковый	—	—	5%; sol.— <i>Salix reticulata</i> , <i>S. glauca</i> , <i>S. arctica</i>	60%; сор. <sub>2</sub> —сор. <sub>3</sub> — <i>Betula nana</i> , sp.— <i>Salix reticulata</i>	10%; sp.— <i>Salix reticulata</i> , <i>Betula nana</i>
Травяно-кустарничковый	—	40%; сор. <sub>2</sub> — <i>Dryas octopetala</i> , сор. <sub>1</sub> — <i>Festuca supina</i> , sp.— <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>V. vitis-idaea</i>	60%; сор. <sub>1</sub> —сор. <sub>2</sub> — <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i> , сор. <sub>1</sub> — <i>Dryas octopetala</i> , sp.— <i>Carex hyperborea</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Anemone biarmiensis</i>	45%; сор. <sub>1</sub> —сор. <sub>2</sub> — <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , sp.— <i>V. uliginosum</i> , <i>Dryas octopetala</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i> , <i>Carex hyperborea</i> , <i>C. vaginata</i> , <i>C. capillaris</i> , <i>Polygonum viviparum</i>	85%; сор. <sub>2</sub> — <i>Carex hyperborea</i> , sp.— <i>C. vaginata</i> , <i>C. sabyrensis</i> , <i>T. halicticum alpinum</i> , <i>Myosotis asiatica</i> , <i>Lagotis uralensis</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Valeriana capitata</i>
Мохово-лишайниковый	10%; сор. <sub>1</sub> —сор. <sub>2</sub> — <i>Racomitrium lanuginosum</i> , <i>Umbilicaria pennsylvanica</i> , сор. <sub>1</sub> —sp.— <i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Haematomba ventosum</i> , <i>Lecidea flavocetrata</i>	45%; сор. <sub>1</sub> —сор. <sub>2</sub> — <i>Cladonia alpestris</i> , <i>C. sitvatia</i> , sp.— <i>Cetraria islandica</i> , <i>C. nivalis</i> , <i>Thamnolia vermicularis</i> , <i>Dicranum congestum</i> , <i>Alectoria ochroleuca</i>	70%; сор. <sub>2</sub> — <i>Hylacomium splendens</i> , sp.—сор. <sub>1</sub> — <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Dicranum congestum</i> , sp.— <i>Cladonia alpestris</i> , <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Thuidium abietinum</i>	95%; сор. <sub>2</sub> —сор. <sub>3</sub> — <i>Hylacomium splendens</i> , сор. <sub>1</sub> —сор. <sub>1</sub> — <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Dicranum congestum</i> , sp.— <i>Polytrichum strictum</i>	90%; сор. <sub>2</sub> —сор. <sub>3</sub> — <i>Hylacomium splendens</i> , сор. <sub>1</sub> — <i>Racomitrium lanuginosum</i> , sp.— <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Dicranum congestum</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>

На учетных площадках в разгар вегетационного периода, когда запасы надземной массы приближались к максимальным, срезались надземные части растений (по границе между зеленой и бурой частью мха), разбирались по основным жизненным формам (лишайники, мхи, кустарнички, кустарнички, травы), высушивались до воздушно-сухого состояния и взвешивались. Надземная растительная масса подразделялась на живую и мертвую. К мертвой относились все отмершие части растений — как еще не потерявшие связь с надземными органами, так и опавшие, находящиеся на поверхности или в зеленой толще мха. Зеленая часть мхов относилась к живой растительной массе.

Для определения запаса подземной растительной массы брались почвенные монолиты тех же размеров, что и площадки для учета надземной массы. Высота монолитов соответствовала максимальной глубине проникновения корней. Количество площадок подбиралось с таким расчетом, чтобы статистическая ошибка не превышала 15—20%. Всего для учета подземной массы было заложено 300 учетных площадок общей площадью 16,7 м<sup>2</sup>. Прежде всего на каждой площадке с поверхности снималась подстилка вместе с бурой частью мха. Затем брался монолит, отделялись и отмывались от почвенных частиц погребенные части стеблей, корневища и крупные корни. Оставшаяся часть подземной массы отделялась от почвы путем отмыва на ситах с диаметром ячеек 0,25 мм. Разграничение подземных органов цветковых растений на живую и мертвую часть производилось при разборке образцов по признакам их окраски и консистенции. Запас подземной растительной массы в воздушно-сухом состоянии определялся раздельно для ее живой и мертвой части. Подстилка и бурая часть мхов относилась к мертвой подземной массе, в соответствии с рекомендацией В. Д. Александровой (1958). Мелкие полуразложившиеся растительные частицы, оставшиеся на сите, также относились к мертвой массе.

Методика определения запасов мертвой растительной массы (как надземной, так и подземной) и критерии ее ограничения еще слабо разработаны. Возникает много затруднений при расчленении ветвей, корневищ и корней цветковых растений, а также моховины на мертвую и живую часть. Возможна потеря части мертвой массы при отмыве. Однако в случае, если исследователи делают ссылки на принятую ими методику разграничения мертвой и живой фитомассы, полученные результаты могут быть использованы для дальнейших сопоставлений и обобщений.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

О запасах фитомассы (с расчленением на живую и мертвую, надземную и подземную) в разных звеньях сукцессионного ряда тундровых сообществ можно судить по табл. 2 и рис. 1.

Таблица 2

Запасы растительной массы в горных тундрах (по результатам исследований в течение двух вегетационных сезонов)

Тип тундры	Год исследования	Растительная масса, г/м <sup>2</sup>								
		Надземная			Подземная			Общий запас		
		живая (в скобках — масса цветковых растений)	мертвая	всего	живая	мертвая	всего	живая	мертвая	всего
Первичные мохово-лишайниковые сообщества на каменных россыпях	1971	15	—	15	—	4	4	15	4	19
	1972	14	—	14	—	3	3	14	3	17
Дриадовая (каменистая)	1971	497(142)	74	571	171	414	585	668	488	1156
	1972	612(131)	113	725	278	838	1116	890	951	1841
Голубично-вороничная (кустарничково-моховая)	1971	586(218)	123	709	665	2156	2821	1251	2279	3530
	1972	512(187)	130	642	534	2629	3163	1046	2759	3805
Карликовоберезково-гилокомиевая (кустарничково-моховая)	1971	907(506)	90	997	1340	5365	6705	2247	5455	7702
	1972	851(514)	138	989	1623	6498	8121	2474	6636	9110
Осоково-ракомитриево-гилокомиевая (травяно-моховая)	1971	707(255)	90	797	1023	5128	6151	1730	5218	6948
	1972	726(248)	87	813	920	5154	6074	1646	5241	6887

Анализ этих данных показывает, что в ходе сукцессий запасы надземной биомассы возрастают от 15 (14)  $г/м^2$  в первичных мохово-лишайниковых сообществах<sup>1</sup> до 907 (851)  $г/м^2$  в кустарниково-моховой тундре; при переходе к травяно-моховой тундре запас биомассы снижается до 707 (726)  $г/м^2$ . Запас мертвой надземной растительной мас-

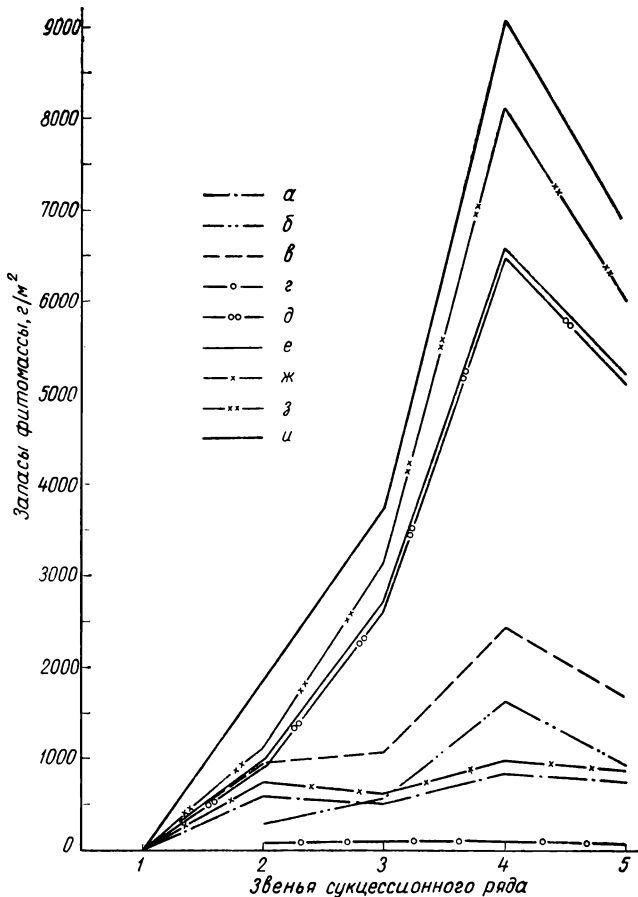


Рис. 1. Изменение запасов фитомассы ( $г/м^2$ ) в ходе сукцессий растительности горных тундр (по исследованиям 1972 г.):

1 — первичные мохово-лишайниковые сообщества на каменных россыпях; 2 — дриадовая тундра; 3 — голубично-вороничная тундра; 4 — карликовоберезково-гилокоминовая тундра; 5 — осоково-ракомитриево-гилокоминовая тундра.

Запасы живой растительной массы: а — надземной; б — подземной; в — всего.

Запасы мертвой растительной массы: г — надземной; д — подземной; е — всего.

Общий запас растительной массы: ж — надземной; з — подземной; и — всего.

сы в большинстве звеньев сукцессионного ряда (от второго до пятого) остается приблизительно на одном уровне.

Аналогичная закономерность наблюдается и в изменении подземной биомассы: в ходе сукцессий ее запас возрастает от 171 (278)  $г/м^2$  в каменной тундре до 1340 (1623)  $г/м^2$  в кустарниково-моховой со спадом до 1023 (920)  $г/м^2$  в травяно-моховой тундре.

<sup>1</sup> Здесь и далее в тексте статьи, характеризуя запасы фитомассы, в скобках мы приводим данные второго года исследований.

Увеличение запасов мертвой растительной массы происходит почти исключительно за счет ее подземной части. При этом возрастает и степень оторфованности почвы.

Кривая изменения запасов мертвой подземной массы в ходе сукцессий по своему характеру напоминает кривые изменения запасов живой массы, как надземной, так и подземной, однако запасы мертвой подземной массы значительно превышают запасы живой, и разрыв между первой кривой и двумя остальными по мере сукцессий неуклонно возрастает. По-видимому, это объясняется тем, что при переходе от каждого сукцессионного звена к последующему увеличивается годовичная продукция надземной биомассы, тогда как скорость разложения растительного материала существенно не изменяется. Это приводит к все большему возрастанию запаса мертвой растительной массы.

В целом наблюдается тенденция увеличения запасов живой и мертвой (как надземной, так и подземной) фитомассы от первичных мохово-лишайниковых сообществ до кустарниково-моховой тундры с некоторым снижением в травяно-моховой. Снижение запаса живой надземной и подземной растительной массы при переходе от кустарниково-моховой к травяно-моховой тундре объясняется тем, что на смену доминирующим кустарникам с длительно живущими, древеснеющими, не отмирающими на зиму стеблями, а также длительно живущими древеснеющими корнями приходят травянистые растения с отмирающими в конце вегетационного периода надземными органами.

Структура надземной биомассы изученных сообществ (с распределением по основным жизненным формам) показана на рис. 2. Как видно, в изученных нами первичных мохово-лишайниковых сообществах в составе надземной биомассы преобладают мхи, лишайники же значительно им уступают. В каменистой тундре господство переходит к лишайникам, затем следуют цветковые, представленные преимущественно кустарничками, и, наконец, мхи. В кустарничково-моховой тундре по массе преобладают мхи, второе место занимают цветковые (также главным образом кустарнички), третье — лишайники. В кустарниково-

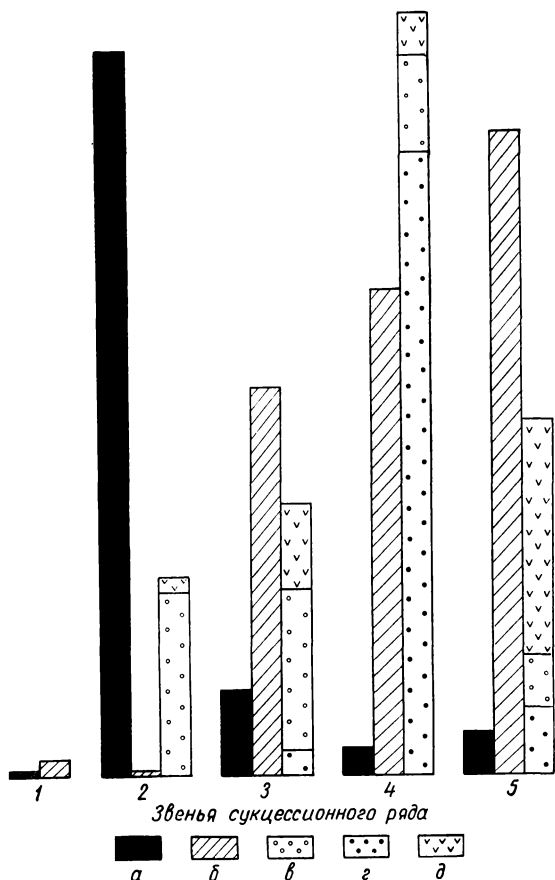


Рис. 2. Структура надземной биомассы на разных этапах сукцессий растительности горных тундр (по исследованиям 1972 г.):

1—5 то же, что и на рис. 1. Жизненные формы: а — лишайники; б — мхи; в — цветковые; г — кустарнички; д — травы.

моховой тундре наблюдается явное преобладание цветковых растений (в основном кустарников, представленных карликовой березкой), далее следуют мхи и лишайники. При переходе к травяно-моховой тундре в составе надземной биомассы вновь начинают преобладать мхи, цветковые (главным образом травы) значительно уступают им, роль лишайников незначительна.

Из приведенных данных следует, что в большинстве рассмотренных типов тундр в составе надземной биомассы преобладают мхи, лишь в каменистой тундре они уступают господство лишайникам, а в кустарниково-моховых — цветковым растениям.

В первичных мохово-лишайниковых сообществах на каменистых россыпях надземная масса (суммарно живая и мертвая) в 3—5 раз превышает подземную (табл. 3). В каменистой тундре надземная масса при-

Таблица 3

Соотношение надземной и подземной растительной массы в горных тундрах (по результатам исследований в течение двух вегетационных сезонов)

Тип тундры	Год исследования	Отношение надземной массы к подземной		
		Только живая	Только мертвая	Вся
Первичные мохово-лишайниковые сообщества на каменистых россыпях	1971	—	—	1:0,3
	1972	—	—	1:0,2
Дриадовая (каменистая)	1971	1:0,3	1:5,6	1:1
	1972	1:0,4	1:17,5	1:1,5
Голубично-вороничная (кустарничково-моховая)	1971	1:1,1	1:20,2	1:4
	1972	1:1	1:24,1	1:4,9
Карликоберезково-гилокомиевая (кустарничково-моховая)	1971	1:1,5	1:59,6	1:6,7
	1972	1:1,9	1:47,1	1:8,2
Осоково-ракомитриево-гилокомиевая (травяно-моховая)	1971	1:1,4	1:57	1:7,7
	1972	1:1,3	1:59,2	1:7,5

мерно равна подземной или на одну треть меньше ее. В дальнейших звеньях сукцессионного ряда соотношение надземной и подземной массы изменяется от 1:4 или 1:5 в кустарничково-моховой тундре до 1:7 или 1:8 в кустарничково-моховой и травяно-моховой. Возрастание роли подземной массы на более продвинутых этапах сукцессий происходит главным образом за счет ее мертвого компонента. Если же сравнивать только живую массу, то соотношение ее надземной и подземной части равно 1:0,3 (0,4) в каменистой тундре, 1:1 в кустарничково-моховой, 1:1,5 (1,9) в кустарничково-моховой и 1:1,4 (1,3) в травяно-моховой. Как видно, относительная роль живой подземной растительной массы в ходе сукцессий возрастает вплоть до кустарничково-моховой тундры, но несколько снижается при переходе к травяно-моховой. В пятом звене сукцессионного ряда замена ранее доминировавших кустарников травянистыми многолетниками сопровождается снижением относительной роли живой подземной растительной массы.

Интересно сопоставить полученные результаты с материалами изучения продуктивности горных тундр других районов СССР. Для сравнения можно использовать данные Н. Л. Чепурко (1966, 1971) по Хибинам. Изученные на Урале первичные мохово-лишайниковые сообщества на каменистых россыпях по условиям среды близки к описанным Н. Л. Чепурко лишайниковым тундрам, распространенным на горных

плато высокого уровня (1000—1200 м над ур. м.), однако для уральских сообществ характерна большая роль мхов. Запас надземной биомассы в уральских тундрах такого типа несколько ниже, чем в хибинских (соответственно 15 и 24 г/м<sup>2</sup>). Наша кустарничково-моховая порная тундра в какой-то степени приближается по составу компонентов к хибинской кустарничковой ерниково-вороничной, однако отличается от нее большей ролью мхов, а соответственно, более высоким запасом надземной массы (586 (512) г/м<sup>2</sup> по сравнению с 475 г/м<sup>2</sup>). Запас подземной биомассы в уральской кустарничковой тундре ниже, чем в хибинской — 665 (534) и 1228 г/м<sup>2</sup>. Таким образом, в хибинской ерниковой тундре относительная роль подземной биомассы более велика, чем в уральской. Несколько большая развитость надземной части сообщества и значительно меньшая — подземной выявляется также и при сопоставлении уральской травяно-моховой тундры с хибинской чернично-разнотравной (запасы надземной биомассы соответственно 707 (726) и 535 г/м<sup>2</sup>, подземной — 1023 (920) и 2165 г/м<sup>2</sup>).

### ВЫВОДЫ

1. В ходе сукцессий горнотундровой растительности наблюдается тенденция к возрастанию запасов надземной и подземной биомассы от первичных мохово-лишайниковых сообществ до кустарничково-моховых тундр; при переходе к климаксовым сообществам травяно-моховых тундр (в связи с заменой ранее доминировавших кустарников травами) наблюдается некоторое снижение запасов биомассы.

2. Сукцессии сопровождаются постепенным накоплением мертвой подземной растительной массы, запасы которой в более продвинутых стадиях в 4—5 раз превышают запасы живой растительной массы. Это свидетельствует о замедленности разложения растительного материала в горных тундрах.

3. Смена доминантов в ходе сукцессий влечет за собой изменение структуры биомассы (по соотношению основных жизненных форм). Однако в большинстве звеньев сукцессионного ряда (за исключением второго) мхи сохраняют за собой значения весьма существенного компонента биомассы, а в третьем и пятом звеньях они преобладают. В ходе сукцессий вплоть до четвертого звена постепенно возрастает роль цветковых растений (сначала кустарничков, затем кустарников) в составе надземной биомассы. Абсолютный максимум цветковых и их преобладание над другими компонентами наблюдается в кустарничково-моховой тундре, где в сложении биомассы ведущую роль играют кустарники. При переходе к травяно-моховой тундре, когда на смену ранее доминировавшим кустарникам приходят травы, абсолютная и относительная роль цветкового компонента уменьшается.

4. В первичных мохово-лишайниковых сообществах на каменистых россыпях биомасса представлена только ее надземным компонентом. В последующих звеньях сукцессионного ряда происходит постепенное увеличение относительной роли подземной биомассы (с незначительным снижением в пятом звене). В каменистой тундре надземная биомасса значительно преобладает над подземной, в кустарничково-моховой и тот и другой компонент представлен одинаково, а в кустарничково-моховой и травяно-моховой тундрах подземная биомасса приблизительно в полтора раза превышает надземную.



## ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Опыт определения надземной и подземной массы растительности в арктической тундре. Бот. журнал, 1958, № 12.
- Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 48, Свердловск, 1966.
- Чепурко Н. Л. Биологическая продуктивность и потребление минеральных элементов в лесных и тундровых ландшафтах Хибинских гор. Вестник МГУ, сер. 5 (география), 1966, № 1.
- Чепурко Н. Л. Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в лесных и тундровых сообществах Хибинских гор. Сб. Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах, Л., «Наука», 1971.
-