

АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

БИОГЕОЦЕНОЗЫ ТАЙМЫРСКОЙ ТУНДРЫ

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

БИОГЕОЦЕНОЗЫ ТАЙМЫРСКОЙ ТУНДРЫ

ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

Ленинградское отделение

1980

рай-
ы
-
й
-

н-
ать
ой
е
е
им

г
м
х

и
,
го
ар-

юр-

ик-

з-
-
-

<-
ов
ов

3

Сборник является очередным томом трудов Таймырского биогеоэкологического стационара (пос. Тарей) и содержит 12 работ, посвященных изучению растительного покрова, особенно болот стационара; фенологии цветковых растений, их фотосинтеза и семенной продуктивности; экологии грибов и их роли в биогеоценозах тундры; почв стационара, а также роли позвоночных и беспозвоночных животных в разных биогеоценозах.

Ответственный редактор

Б.А. ТОМИЛИН

Секретарь издания

Н.М. ДЕЕВА

Б.А. Томилин

СТАЦИОНАР „ТАРЕЯ“

БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В.Л. КОМАРОВА АН СССР:
РЕЗУЛЬТАТЫ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ РАБОТ

Ботанический институт им. В.Л. Комарова АН СССР, Ленинград

В одной из своих последних работ („Особенности биосферы Крайнего Севера“, 1971, с. 30) Б.А. Тихомиров писал: „Биогеоценозы тундры, будучи составной частью биосферы Крайнего Севера, имеют специфическое значение как конечные северные звенья в общей цепи биогеоценологических процессов, совершающихся на суше. Работы по изучению биогеоценозов тундры могут и должны давать возможность прогнозировать последствия тех или иных хозяйственных мероприятий, беречь от разрушения и рационально использовать медленно восстанавливающиеся ресурсы тундры... Научной основой ведения тундрового сельского хозяйства является глубокое знание биогеоценологических закономерностей, т.е. всестороннее выяснение и изучение взаимосвязей между растительным покровом, животным миром и средой их обитания“.

Развивая идеи глубокого и всестороннего изучения экосистем тундры, Б.А. Тихомиров подчеркивал, что единственным путем в этом отношении является организация многолетних стационарных исследований.

Стационар Тарей был основан Б.А. Тихомировым в 1965 г. и работал до 1977 г. Он располагался на правом высоком берегу р. Пясины в среднем ее течении в подзоне субарктических тундр, что соответствует подзоне типичных или мохово-лишайниковых и кустарничковых тундр (Матвеева и др., 1973).

Территория стационара находится на морской террасе, сформировавшейся в период каргинско-сартанской трансгрессии, что было установлено в результате изучения комплексов микрофауны фораминифер и на основании спорово-пыльцевого анализа (Данилов и др., 1971).

Касаясь программы научно-исследовательских работ на полярных стационарах, Б.А. Тихомиров (1971, с. 34) подчеркивал: „Познание структуры и функций биогеоценозов на современном научном уровне возможно лишь при максимально полном знании систематического состава флоры, фауны и микроорганизмов. Существующее мнение, что при биогеоэкологических исследованиях можно ограничиться только констатацией ведущих (доминирующих) видов растений и животных, ошибочно. Только изучение всех компонентов

биогеоценозов может дать продуктивные результаты". И это естественно, поскольку "видовая насыщенность площади является индикатором жизненной активности, саморегуляции и относительной устойчивости биогеоценозов". В связи со сказанным Б.А. Тихомиров (1970а, 1970б, 1971б) считал, что главной задачей первого этапа работ на стационаре Тарей должно быть возможно более полное выявление видового состава всех обитающих там организмов.

В результате проведенной работы на стационаре было выявлено 239 видов сосудистых растений (Полозова, Тихомиров, 1971; Ермолаев, 1973). По видовому составу это одна из богатых тундровых флор. Она имеет достаточно большое сходство с флорами Якутии и Канадского архипелага, меньшее — с флорами Европейской и Чукотской Арктики. Для нее характерно почти полное отсутствие эндемиков. Ядро флоры стационара Тарей составляют арктические и арктоальпийские виды, а также принимают участие бореальные и гипоарктические. В основном это циркумполярные виды, однако немалую роль здесь играют сибирские и американо-сибирские.

Углубленные и детальные исследования были проведены на стационаре в связи с изучением экобиоморф цветковых растений и биологических особенностей некоторых основных ценозообразователей, например пушицы (Полозова, 1970, 1976, 1977, 1978, 1980).

На стационаре обнаружено 175 видов листостебельных мхов (также довольно богатая флора). В основном она составлена из арктоальпийских и гипоарктических видов, доля собственно арктических здесь невелика (Абрамов и др., 1972, 1973, 1975; Благодатских, 1972, 1973а, 1973б, 1974; Абрамова и др., 1973). Мхи встречаются во всех тундровых ценозах и во многих случаях занимают ведущее место. В условиях постоянного или временного переувлажнения субстратов они образуют мощный покров с проективным покрытием до 80–90%; на хорошо дренированных местообитаниях проективное покрытие мхов меньше и достигает 5–40% (Благодатских, 1978).

Флора лишайников на стационаре беднее — 117 видов. Здесь также преобладают арктоальпийские растения, настоящих арктических немного. Второе место по обилию занимают мультирегionalные, а далее — гипоаркто-монтанные, голарктические, арктобореальные и нотобореальные виды (Пийн, Трасс, 1971).

На стационаре было зарегистрировано 230 видов почвенных водорослей, среди которых преобладают синезеленые, несколько менее обильны зеленые; видовой состав желтозеленых и диатомовых водорослей беднее (Дорогостайская, Сдобникова, 1973). Помимо почвенных здесь выявлено 237 видов пресноводных водорослей различных водоемов (Ермолаев и др., 1971; Ермолаев, 1972).

На растениях, произрастающих на стационаре, было встречено около 400 видов микроскопических грибов. Подавляющее большинство их относится к трофической группе сапротрофов; биотрофов, т.е. паразитных микромицетов, здесь значительно меньше. Первые из них представлены в основном аскомицетами, в меньшей степени — пикнидиальными несовершенными грибами; гифомицеты и меланкони-

вые грибы встречаются единично. Паразитные микромицеты представлены преимущественно ржавчинными, головневые встречаются редко; еще реже паразитные гифомицеты и мучнисто-росянные грибы. Изучение микроскопических грибов показало, что для них характерно наличие определенных адаптивных особенностей, которые проявляются как в морфологии, так и в биологии. В частности, было установлено, что циклы развития ржавчинных и мучнисто-росянных грибов, как правило, сокращены. Установлено также, что созревание плодовых тел происходит у них в ряде случаев на протяжении 2 и даже 3 вегетационных сезонов (Томилин, 1970а, 1970б, 1971, 1972, 1974, 1976; Степанова, Томилин, 1971, 1978, 1980; Степанова, 1975, 1976).

Из почв стационара выделено 56 видов микромицетов (Смирнова, 1974, 1978а, 1978б). Видовой состав напочвенных макромицетов составляет около 100 видов. В основном они характерны для заболоченных фитоценозов таежной зоны. Специфических арктических видов макромицетов очень мало. Для некоторых шляпочных грибов стационара характерно некоторое увеличение размеров спор в сравнении с типом, а также общее уменьшение размера карпофоров, т.е. нанизм (Васильков, 1970, 1971; Степанова, Томилин, 1973, 1980).

В микрофлоре почв стационара Тарей преимущественное развитие имеют бактерии. Численность почвенных грибов невелика и составляет 1–3% от общего количества. В еще меньшей степени представлены актиномицеты. Они встречаются в почвах только особо благоприятных местообитаний; в большинстве же типов почв они отсутствуют. Из бактерий в почвах стационара наиболее обильны представители группы олигонитрофилов. Азотфиксаторы представлены очень незначительным числом, в основном анаэробными формами. Количество бактерий в наиболее благоприятных условиях — в почвах корки пятна дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры — колеблется, по данным прямого метода учета, от 3.6×10^9 до 4.6×10^9 кл./г почвы. В некоторые годы это количество достигает 30×10^9 кл./г почвы. В неблагоприятных условиях, например в почвах полигональных болот, количество бактерий значительно меньше — 0.02×10^9 — 2×10^9 кл./г почвы (Паринкина, 1968, 1970, 1971, 1972а, 1972б, 1973а, 1973б, 1973в, 1974а, 1978, 1980а; Аристовская, Паринкина, 1972).

На стационаре встречается 10 видов млекопитающих животных и 61 вид птиц (Винокуров, 1970а, 1970б, 1970в, 1971; Орлов, 1978).

Здесь же обитает огромное количество видов (число их пока не установлено) беспозвоночных животных. Биомасса их, по сообщению Б.А. Тихомирова (1971), составляет примерно 90% (биомасса позвоночных — 5%). Среди беспозвоночных по биомассе преобладают дождевые черви, личинки комаров долгоножек, энхитреиды и ногохвостки. Антофильные насекомые представлены настоящими мухами из сем. Muscidae, а также представителями сем. Empididae и Calliphoridae (Медведев, Чернов, 1969; Гагарин, Кузьмин, 1972; Кузьмин, 1972а, 1972б, 1972в; Тер-Миносян, 1973; Чернов, 1973а, 1973б; Смирнов, 1978).

Важнейшей задачей исследований на стационаре Тарей было также изучение характера взаимоотношений между различными компонентами биоценозов, а также между ними и факторами косной и биокосной среды. С этой целью к работам на стационаре было привлечено большое количество сотрудников Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР, Зоологического института АН СССР, Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР, Центрального Ботанического сада СО АН СССР, Главной геофизической обсерватории им. А.И. Воейкова, почвенного, биологического и географического факультетов Московского университета им. М.В. Ломоносова, Ленинградского университета им. А.А. Жданова, Центральной лаборатории (ныне института) охраны природы, Почвенного музея им. В.В. Докучаева и некоторых других научных учреждений Советского Союза.

На стационаре были развернуты широкие и регулярные исследования, касающиеся изучения климата вообще, а также микро- и мезоклимата в особенности. Исследования проводились во всех основных типах растительного покрова. Это позволило установить некоторые закономерности, свидетельствующие о большой пестроте микроклимата, которая в значительной степени зависит от рельефа и растительного покрова тундр. Было также установлено, что в разгар полярного лета (июль) наблюдается четко выраженный ход суточных метеорологических элементов. В условиях ясной погоды максимальные значения радиационного баланса составляют $0.6-0.65$ кал./см²·мин, минимальные — 0.5 кал./см²·мин; суточные амплитуды температуры воздуха на высоте 150 см — $10-12^{\circ}$, т.е. такие же, как и в средних широтах. Особенностью теплового баланса этих районов является относительно большой поток тепла в почву (около 30% радиационного баланса) и, несмотря на насыщенность влагой тундровых почв, сравнительно небольшое испарение, менее 40% (Адаменко, 1969; Романова, 1969, 1970, 1971, 1972, 1977, 1978; Романова, Уткина, 1973).

Эти и другие данные в отношении климата стационара позволили в определенной степени решить некоторые вопросы, связанные с изучением процессов, происходящих в тундровых биогеоценозах.

Большое внимание на стационаре было уделено почвенным исследованиям, которые проводились здесь в 2 этапа. На первом этапе был детально изучен почвенный покров и составлена почвенная карта (Игнатенко, 1971, 1973, 1974, 1980; Зверева, Игнатенко, 1974). В результате этой работы была дана подробная морфологическая и химическая характеристика комплексов почв различных типов тундр. Было, в частности, установлено, что тундровые глеевые и дерновые почвы имеют слабокислую или нейтральную реакцию, высокую емкость поглощения и степень насыщенности основаниями. Все почвы характеризуются большими запасами гумуса и полуразложившихся растительных остатков.

Болотные и болотно-тундровые почвы стационара несколько более кислые по сравнению с другими провинциями тундровой зоны.

На втором этапе почвенных исследований были детально изучены некоторые сезонно-динамические явления в основных типах тундр (Васильевская, 1976, 1979; Васильевская, Солодихина, 1976; Васильевская, Колпашикова, 1978; Васильевская, Поспелова, 1979). В течение летнего периода определялась динамика состава почвенных растворов и природных вод, влажности и кислотности почв, содержание подвижных форм калия, фосфора и аммиачного азота. Изучение особенностей динамики некоторых свойств почв и состава почвенных растворов позволяет более обоснованно подойти к генетическому определению почв как различных типов тундр и болот, так и элементов наенокмлекса в пределах одного типа тундр или болот.

Комплексный характер проведенных на стационаре Тарей исследований позволил наряду с сугубо генетическими и географическими выводами в отношении почв сделать выводы о роли их в функционировании биогеоценозов и о воздействии биотических компонентов экосистемы на почву.

Например, в связи со значительными различиями в свойствах почв по элементам почвенно-мерзлотных комплексов и в целом различных типов тундр и болот экологические условия существования почвенных беспозвоночных существенно варьируют. Так, вследствие сравнительно высокой прогреваемости почв пятен, относительно низкой влажности, оптимальной для некоторых групп беспозвоночных, и нейтральной реакции среды более высокой численности и биомассы в них достигают дождевые черви, энхитреиды и некоторые виды коллембол. В свою очередь благодаря активной роли этих и некоторых других групп беспозвоночных почвы пятен имеют более высокую порозность, чем глеевые почвы под растительностью; имеют они и более высокую окисленность профиля. Относительно высокая доля беспозвоночных гумификаторов приводит к тому, что органические вещества почв пятен имеют более специфичный характер — в них меньше полуразложившихся растительных остатков, доля гуминовых кислот в почвах пятен выше, чем в типичных тундровых глеевых почвах. В процессах гумификации немалую роль играют и почвенные бактерии, которые в верхней корке почв пятен также достигают большей биомассы и численности.

Обилие материалов для целого ряда вегетационных периодов и достаточно большая повторность проведенных исследований позволили провести математическую обработку результатов, а также установить коррелятивные связи между некоторыми параметрами биогеоценозов стационара. В частности, была установлена общая тенденция снижения коэффициента корреляции температуры воздуха и почвы с глубиной. Установлено также, что динамика аммиачного азота в тундровых почвах довольно тесно связана с величиной влажности и слабо — с температурой почвы.

Особое внимание было уделено и вопросам классификации растительного покрова. Детальные исследования были проведены в отношении полигональных болот, мелкобугорковых и пятнистых тундр (Матвеева, 1968, 1969а, 1969б, 1970, 1972, 1977, 1978; Боч, Васи-

ленин, 1969; Александрова, 1971; Бешел, Матвеева, 1971, 1972; Боч, 1972, 1980; Матвеева и др., 1973). В основу классификации болот, в частности, был положен морфодинамический принцип, разработанный нашими крупнейшими специалистами В.Н. Андреевым и Н.И. Пьявченко. Болота были подразделены на 2 крупные группы: реликтовые (возраст 2-4 тыс. лет) и современные (возраст 100-200 лет). Каждая из указанных групп в свою очередь имеет целый ряд подразделений. Специальное внимание было уделено классификации растительности валиков полигональных болот, для чего были применены математические методы анализа.

Не менее детально были разработаны принципы классификации растительности мелкобугорковых и пятнистых тундр.

Разработанные системы классификации растительного покрова были положены в основу составления карт растительности стационара. Первая создана М.С. Боч и В.И. Василевичем (1975). Она основана на смешанном ландшафтно-фитоценоотическом принципе и содержит 34 номера легенды. Наиболее крупные подразделения на ней - тундры, болота, заболоченные тундры, растительность речных отмелей, ивняки. Такое деление отражает очень существенные различия в структуре растительности и в характере экотопов. Позже Н.В. Матвеева (1978) составила другую карту. Принципы ее основаны на выделении растительных группировок с преимущественным учетом жизненных форм растений-эдикаторов. Вторая карта содержит 36 номеров легенды.

При фитоценоотическом изучении стационара большое внимание было уделено выявлению взаимосвязи между растительностью и почвами. В связи с этим была разработана специальная методика полевых исследований, а полученные данные обработаны с применением дисперсионного математического анализа. В результате установлено, что каждый вид почвы допускает варьирование растительности в определенной амплитуде. В то же время каждая растительная группировка может развиваться при определенной амплитуде почвенных условий (Боч и др., 1969, 1970а, 1970б, 1971).

Пристальное внимание было уделено работам по изучению ритмики развития растений; наблюдения в данном отношении проводились в течение всего времени существования стационара. Это позволило накопить большое число данных в отношении сезонной и разнотравной динамики развития как отдельных растений, так и некоторых фитоценозов в целом. Указанными исследованиями было охвачено 110 видов цветковых растений, т.е. примерно половина флоры. Как известно, район стационара характеризуется коротким вегетационным периодом - 3-3,5 мес, на протяжении которого сменяется 8 фитофенологических сезонов (в более южных районах их 10-11). Наиболее быстрые темпы развития отмечены в сообществах с коротким вегетационным периодом - в полигональных болотах; замедленные - в сообществах с самым продолжительным вегетационным периодом - в разнотравно-злаковых группировках яров. Средними темпами развития характеризуются сообщества зональ-

ного типа - кустарничково-осоково-моховые пятнистые и мелкобугорковые тундры. Колебания в сроках наступления ранних стадий сезонного развития в различных сообществах составляют 10-20 дней; в сроках наступления заключительных стадий - 20-35 дней. Характер сезонного развития сообществ тесно связан с количеством и распределением тепла во времени. Отдельные стадии развития наступают при достижении определенных суммарных температур (Деева, 1976а, 1976б, 1977, 1980; Полозова, 1977; Полозова, Деева, 1978).

Очень серьезное внимание было уделено исследованиям, касающимся линейного прироста основных ценообразующих цветковых растений в разных экологических условиях (Виталь, 1978б, 1980), а также работам по изучению их семенной продуктивности (Ходачек, 1969а, 1970а, 1970б, 1973, 1974, 1978, 1979, 1980а, 1980б; Полозова, 1974).

Изучались также подземные органы некоторых доминантных растений тундровых сообществ. В результате установлено, что общий характер системы подземных органов у каждого вида сохраняется независимо от условий местообитания. Различия обнаруживаются лишь в глубине проникновения корней. Было отмечено и то, что у большинства исследованных растений корни придаточные, отходящие от корневищ.

Изученные виды различаются по глубине проникновения корней. У одних из них корневые системы располагаются очень поверхностно, почти не выходя за пределы органогенного горизонта. У других - направляются под различным углом вниз и достигают уровня вечной мерзлоты, а в ряде случаев, например у осок, входят в ее толщу (Виталь, 1978а).

Обширные исследования были проведены В.Ф. Шамуриным и его учениками в отношении экологии цветения и опыления цветковых растений. Изучалась суточная периодичность цветения и опыления, а также экология цветка, выявлялись способы опыления в различных условиях. В результате установлено, что для большинства арктических растений характерна тесная сопряженность периодичности цветения с ходом суточных факторов экологии. Установлено также, что для этих растений характерна слабо выраженная дихогамия и редкая двудомность, что способствует широкому распространению в тундре самоопыляющихся растений. Насекомоопыление свойственно главным образом бобовым.

Особое внимание было уделено определению биологической продуктивности различных растительных сообществ (Ходачек, 1969б; Полозова, Шамури, 1970; Шамури и др., 1972, 1975). Наиболее значительной величины фитомасса достигает на полигональных болотах (19873 г/м^2), меньше - в дриадово-осоково-моховой мелкобугорковой тундре (10442 г/м^2), еще меньше - в дриадово-осоково-моховой пятнистой тундре (7220 г/м^2). Соотношение надземной и подземной фитомассы в указанных условиях соответствует отношению 1:18, 1:14 и 1:12.

Изучалась также сезонная динамика прироста фитомассы сосу-
дистых растений: в пятнистой тундре она достигает 37 г/м^2 ,
в мелкобугорковой — 42.3 г/м^2 ; максимум ее приходится на начало
августа.

Для понимания основных особенностей сезонного развития тунд-
ровых фитоценозов и слагающих их растений, а также для оценки
функциональной связи между динамикой накопления фитомассы и
факторами, ее определяющими, на стационаре проводились исследо-
вания, касающиеся характеристики сезонных изменений физиологи-
ческих процессов, и в первую очередь колебаний интенсивности фо-
тосинтеза. В результате была показана тесная связь суточных и
сезонных колебаний фотосинтетической активности растений с уров-
нем напряженности некоторых факторов среды (свет, температура).
Отмечено также значительное непостоянство суточных максимумов
фотосинтеза в течение полярного лета, которое проявляется в зна-
чительном снижении интенсивности фотосинтеза в начале и в конце
вегетации. Сезонный максимум фотосинтеза зарегистрирован у боль-
шинства растений в фазу цветения, а у некоторых — в фазу плодо-
ношения. Это свидетельствует о глубине адаптации арктических рас-
тений к периодически изменяющимся факторам среды (Швецова,
1970, 1971; Швецова, Вознесенский, 1970а, 1970б; Заленский и др.,
1972; Герасименко и др., 1978, 1980).

Среди других ботанических исследований, проводившихся на ста-
ционаре Тарей, следует отметить работы по альгологии и микологии.
Помимо чисто флористических работ этого направления, о которых
говорилось ранее, здесь проводились исследования в отношении эко-
логии данных организмов, а также выяснялась их роль в биогеоце-
нозах. Для водорослей, в частности, было установлено, что в сом-
кнутых, давно сформировавшихся фитоценозах преобладают зеленые
одноклеточные и нитчатые водоросли. В слабо задернованных, еще
не полностью сформировавшихся растительных группировках (пятна,
эродированные склоны и т.д.) преобладают синезеленые нитчатые
водоросли. Прослежено также влияние нанорельефа на видовой со-
став и обилие водорослей. Изучено количественное соотношение
водорослей в разных горизонтах почвы. В результате показано, что
в горизонте A_1 сообщества водорослей в 2 раза беднее видами,
чем на поверхности. На глубине 30–40 см встречаются лишь от-
дельные виды одноклеточных зеленых водорослей (Дорогостайская,
Сдобникова, 1973).

Изучение экологии грибов показало, что их распространение по
различным фитоценозам зависит не только от распределения пита-
ющих растений, на которых они развиваются, но и от условий мес-
тообитания (Томилин, 1970а, 1970б, 1971; Степанова, Томилин, 1972,
1973, 1980; Степанова, 1977). В связи с этим поражение одних и
тех же видов цветковых растений в разных биогеоценозах неоди-
наково. Первоначальные визуальные наблюдения такого рода в даль-
нейшем были уточнены за счет детальных количественных методов
учета. Полученные данные позволили сделать некоторые выводы о

влиянии паразитных грибов на фотосинтезирующую активность рас-
тений и на их семенную продуктивность. Было, в частности, уста-
новлено, что за счет поражения репродуктивных органов *Polygonum viviparum* головней продуктивность их в разных раститель-
ных сообществах снижается от 14 до 45% (Степанова, Томилин,
1972, 1973).

Поражение вегетативных органов растений ржавчинными гриба-
ми приводит к снижению их фотосинтетической активности, которая
в зависимости от степени поражения, вида питающего растения и
местообитания снижается от 11 до 83% (Степанова, Томилин, 1973;
Степанова, 1975).

Изучение валовой продуктивности шляпочных агариковых грибов
показало, что она весьма невелика и колеблется в разных эколо-
го-фитоценотических условиях от 0.18 до 1.30 г/0.1 га (Степанова,
Томилин, 1973; 1980).

Как уже отмечалось, количественное содержание грибов в поч-
вах значительно уступает в этом отношении бактериям. Однако,
как было установлено, грибы также играют немалую роль в разло-
жении растительных остатков. Среди почвенных грибов стационара
были выделены виды, отличающиеся наибольшей целлюлозолитиче-
ской активностью. Испытание в лабораторных условиях показало,
что при их воздействии на отмершие части *Carex ensifolia*
потеря в весе субстрата за 12 мес колеблется от 21 до 36% (поте-
ря веса в контроле 8%) в зависимости от вида гриба (Степанова,
1976, 1977).

Детальные исследования на стационаре были проведены в связи
с изучением характера распределения бактерий по почвенному про-
филю и по почвам основных биогеоценозов. Определялась также
их биологическая активность: дыхание, протеазная активность, роль
в разложении растительных остатков и стандартной целлюлозы типа
„Borregaard A/S“ (Паринкина, 1968, 1970, 1971, 1972а,
1972б, 1973а, 1973б, 1973в, 1974а, 1974б, 1978, 1979, 1980а, 1980б).

Помимо углубленных ботанических исследований на стационаре
проводились и детальные зоологические работы. Исследования по
беспозвоночным животным касались не только выявления видового
состава, но и изучения динамики численности их популяции, биомас-
сы, приуроченности данных организмов к различным эколого-фито-
ценотическим нишам, сезонности, трофических связей и т.д. (Анань-
ева, 1970, 1971, 1972а, 1972б, 1978; Чернов и др., 1970, 1971, 1973;
Кузьмин, 1972а, 1972б, 1972в, 1978; Чернов И., 1973а, 1973б, 1978).

Изучались гельминты различных животных и прежде всего оле-
ней, леммингов, песцов, гусей, куропаток, некоторых видов уток и
рыб, а также других представителей фауны. Определялось влияние
этих эндопаразитов на динамику численности популяций и биологию
различных видов позвоночных (Шалаева, 1970а, 1970б, 1972а, 1972б,
1974, 1976, 1978, 1979; Шалаева, Обушков, 1980).

Из позвоночных животных особо детально изучались олени, пес-
цы, лемминги, гуси, куропатки и некоторые другие представители

фауны, имеющие важное народнохозяйственное значение и играющие первенствующую роль в биогеоценотических процессах. Исследовалась динамика численности их популяций, сезонные и годовые миграции, пищевые цепи этих животных и т.д. (Артамонова, 1970; Артамонова и др., 1970; Винокуров, 1970а, 1970б, 1970в, 1971, 1973, 1977; Денисова, Артамонова, 1971; Жирнов, Винокуров, 1971; Винокуров и др., 1972; Винокуров, Орлов, 1974, 1976; Орлов, Винокуров, 1975; Винокуров, Кишинский, 1976; Винокуров и др., 1978; Орлов, 1979).

В последние годы при изучении некоторых биогеоценотических процессов на стационаре Тарей стали использовать некоторые математические методы и ЭВМ. В частности, была разработана имитационная модель таймырской популяции диких северных оленей (Михайлов, 1980а, 1980б). Это позволило более детально проанализировать динамику ее численности в зависимости от промысловой нагрузки и других факторов. Результаты моделирования показали, что в настоящее время кормовой фактор на Таймыре, в частности в районе стационара Тарей, не является лимитирующим, и численность оленей регулируется в основном промысловым изъятием. Было установлено, что для поддержания численности популяции на современном уровне (470–475 тыс. животных) промысловое изъятие должно составлять 63–65 тыс.

Среди многих научных проблем, которые разрабатывались на стационаре, важное место занимали вопросы охраны природы. Некоторые выводы, касающиеся данного вопроса, были опубликованы (Дорогостайская, 1972; Чернов и др., 1975; Винокуров и др., 1978).

За время существования стационара было проведено большое количество самых разнообразных исследований, которые в значительной степени обогатили мировую науку в отношении познания структуры и функций тундровых экосистем. Сложная и многоплановая работа, проводившаяся в Тарее, планировалась, организовывалась и направлялась усилиями Бориса Анатольевича Тихомирова, поэтому труды и достижения стационара будут прекрасным памятником этому замечательному человеку и ученому.

В подготовке настоящего очерка мне помогали многие бывшие сотрудники стационара Тарей, за что я выражаю им свою искреннюю благодарность. Особенно я признателен Нине Михайловне Девой, которая помогла составить список опубликованных работ.

Л и т е р а т у р а

Абрамов И.И., Абрамова А.Л., Афонина О.М., Благодатский Л.С. Арктическая бриофлора СССР и некоторые ее особенности. – Тез. докл. IV совещ. по спорным растениям. Ереван, 1972.

Абрамов И.И., Абрамова А.А., Афонина О.М., Благодатских Л.С. Арктическая флора мхов в СССР и ее особенности. – Тезисы докл. V делег. съезда ВБО. Киев, 1973.

Абрамов И.И., Абрамова А.Л., Афонина О.М., Благодатских Л.С. Арктическая флора мхов СССР и ее особенности. – Новости сист. низш. раст., 1975, т. 12.

Абрамова А.Л., Благодатских Л.С., Черепанова Л.А. Обзор рода *Pterygonerum* Jur. (Musci) в СССР. – Новости сист. низш. раст., 1973, т. 10.

Адаменко В.Н. Тепловой баланс и возможности мелиорации термического режима почвы. – Тр. ГГО, 1969, № 248.

Александрова В.Д. Опыт анализа структуры растительного покрова на границе фитоценозов пятнистой и бугорковой тундры в Западном Таймыре. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.

Ананьева С.И. Влияние деятельности позвоночных животных на распределение и численность коллембол в тундровой зоне. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М., 1969.

Ананьева С.И. Закономерности распределения коллембол в связи с динамикой растительного покрова пятнистой тундры. – В кн.: Продуктивность биоценозов субарктики. Свердловск, 1970.

Ананьева С.И. Закономерности микробиотического распределения *Collembola* в пятнистой тундре Западного Таймыра в связи с динамикой растительного покрова. – Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 6.

Ананьева С.И. Коллемболы в тундрах Таймыра. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М., 1972а.

Ананьева С.И. Коллемболы как компоненты сообществ тундровой зоны. – В кн.: Зоол. проблемы Сибири. Новосибирск, 1972б.

Ананьева С.И. Экология *Collembola* в подзоне типичных тундр Таймыра. – В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.

(Аристовская Т.В., Паринкина О.М.)
Aristovskaya T.V., Parinkina O.M. Preliminary results of the IBP Studies of soil microbiology in tundra. – In: Tundra Biome. Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra. Stockholm, 1972.

Артамонова З.В. Особенности постэмбрионального развития птиц Заполярья. – В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970.

Артамонова З.В., Давыдова А.С., Муркина Н.В., Подаруева В.И. Особенности суточной активности птиц в Заполярье. – В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970.

- Бешел Р.Е., Матвеева Н.В. Распределение видов в дриадово-осоково-моховой мелкобугорковой тундре. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Рига, 1971, т. 2.
- (Бешел Р.Е., Матвеева Н.В.) Beschel R.E., Matveyeva N.V. Species distribution in Mossy dryas-sedge hummocky tundra (Western Taimyr). - Can. J. Bot., 1972, vol. 50, N 9.
- Благодатских Л.С. К бриофлоре Западного Таймыра. - Новости сист. низш. раст., 1972, т. 9.
- Благодатских Л.С. Листостебельные мхи района Таймырского стационара (Западный Таймыр). - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973а, вып. 2.
- Благодатских Л.С. Новые и редкие виды мхов для Таймырского полуострова. - Новости сист. низш. раст., 1973б, т. 10.
- Благодатских Л.С. Бриофлора центральной части Западного Таймыра (среднее течение реки Пясины). Автореф. канд. дис. Л., 1974.
- Благодатских Л.С. Флористические и эколого-ценотические особенности бриофлоры Таймырского стационара. - Бот. журн., 1978, т. 9.
- Боч М.С. Использование индикационных свойств растительности болот для установления типа питания. - В кн.: Принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., 1972.
- Боч М.С. Болота Таймырского биогеоценологического стационара (пос. Тарей) и его окрестностей. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980.
- Боч М.С., Василевич В.И. Исследование структуры растительности валиков полигональных тундровых болот. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Тарту, 1969.
- Боч М.С., Василевич В.И. Опыт крупномасштабного картирования растительности тундры (Западный Таймыр). - В кн.: Аэрометоды изучения лесных ландшафтов. Красноярск, 1975.
- Боч М.С., Василевич В.И., Игнатенко И.В. О связи растительности и почв в некоторых типах тундр и полигональных болот. - Бот. журн., 1969, т. 54, № 8.
- Боч М.С., Василевич В.И., Игнатенко И.В. Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне. - Экология, 1970а, т. 5.
- Боч М.С., Василевич В.И., Игнатенко И.В. Сопряженность растительности и почв по материалам исследования на Западном Таймыре. - В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970б.

- ✓ Боч М.С., Василевич В.И., Игнатенко И.В. Методы количественной оценки взаимосвязи растительности и почв. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Рига, 1971.
- Васильевская В.Д. Химический состав природных вод в бассейне реки Пясины и особенности миграции некоторых химических элементов в тундровых ландшафтах. - В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ. М., 1976, т. 3.
- Васильевская В.Д. Генетические особенности почв пятнистой тундры. - Почвоведение, 1979, № 7.
- Васильевская В.Д., Колпащикова Г.А. Изменение состава почвенных растворов и некоторых свойств почв стационара "Тарей" в течение вегетационного периода. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Васильевская В.Д., Поспелова Е.Б. Продуктивность биогеоценозов Таймыра. - В кн.: Биологическая продуктивность почв и ее увеличение в интересах народного хозяйства. М., 1979.
- Васильевская В.Д., Солодихина Г.А. Динамика некоторых свойств почв стационара "Тарей" (Западный Таймыр) в течение вегетационного периода. - В кн.: VI симпозиум "Биологические проблемы Севера". Якутск, 1974.
- Васильков Б.П. О съедобных грибах Советской Арктики. - В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970.
- Васильков Б.П. Грибы-макромицеты Таймырского стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Винокуров А.А. К изучению роли позвоночных животных в биогеоценозах тундр Западного Таймыра (Тарейский стационар). - В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970а.
- Винокуров А.А. Плотность населения птиц в тундре Западного Таймыра. - В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970б.
- (Винокуров А.А.) Vinokurov A.A. Fauna and population density dynamics of birds in the tundra of North-West Taimyr. - In: Congr. Intern. Ornithol. Hague, 1970в.
- Винокуров А.А. Фауна позвоночных животных района Таймырского стационара (Западный Таймыр). - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Винокуров А.А. Проблемы охраны птиц Советской Арктики. - В кн.: Научные основы охраны природы. М., 1973, т. 2.
- Винокуров А.А. Краснозобая казарка на Таймыре. - В кн.: Фауна и биология гусеобразных птиц. М., 1977.

- (Винокуров А.А., Жирнов Л.В.) Vinokurov A.A., Zhirnov L.V. Immobilisation of Wild reindeer during Water-crossing. - In: Tundra Biome. Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra. Stockholm, 1972.
- (Винокуров А.А., Исаков Г.А., Кривенко В.Г., Павлов Б.М.) Vinokurov A.A., Isakov G.A., Krivenko V.G., Pavlov B.M. Status of Branta ruficollis in the USSR. In: Some Problems of Wildlife Conservation in the USSR. Moscow, 1978.
- Винокуров А.А., Кишинский А.А. Методы мечения птиц. - В кн.: Кольцевание в изучении миграции птиц фауны СССР. М., 1976.
- Винокуров А.А., Орлов В.А. Структура и динамика населения Lemmus obensis Br. и Dicrostonyx torquatus Pall. в Таймырской тундре. - В кн.: Первый международный конгресс по млекопитающим. М., 1974.
- Винокуров А.А., Орлов В.А. Млекопитающие в типичных тундрах Таймыра, динамика их населения и взаимосвязей. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Зоология. Петрозаводск, 1976.
- (Винокуров А.А., Орлов В.А., Охотский Ю.В.) Vinokurov A.A., Orlov V.A., Okhotsky Yu.V. Population and faunal dynamics of vertebrates in tundra biocenoses (Taimyr). In: Tundra Biome. Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra. Stockholm, 1972.
- Виталь А.Д. Строение подземных органов некоторых растений Западного Таймыра (окрестности поселка Тарей). - Бот. журн., 1978а, т. 63, № 4.
- Виталь А.Д. Сезонная динамика прироста арктических растений по наблюдениям на Западном Таймыре. - В кн.: Структура и функции биogeоценозов Таймырской тундры. Л., 1978б.
- Виталь А.Д. О связи линейных приростов побегов и листьев арктических растений с ходом температуры и ритмом фенологического развития. - В кн.: Биogeоценозы Таймырской тундры. Л., 1980.
- Гагарин В.Г., Кузьмин Л.Л. Новые данные по таксономии рода Pristionchus (Nematoda Onchuridae). - Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 12.
- Герасименко Т.В., Деева Н.М., Гаген Т.К., Заленский О.В. Потенциальный фотосинтез растений Западного Таймыра. - В кн.: Биogeоценозы Таймырской тундры. Л., 1980.
- Герасименко Т.В., Деева Н.М., Заленский О.В. Сезонная динамика фотосинтеза арктических растений. - Тез. докл. VI делег. съезда ВБО. Кишинев, 1978.
- Данилов И.Д., Попов А.И., Смирнова Т.И. Геолого-геоморфологическое и мерзлотное строение района Таймырского стационара (устье Тарей). - В кн.: Биogeоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Деева Н.М. Некоторые особенности адаптации сезонного развития растений и растительных сообществ Западного Таймыра. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1978а.
- Деева Н.М. Фенологическая характеристика растительных сообществ Западного Таймыра. - Бот. журн., 1978б, т. 61, № 9.
- Деева Н.М. Сезонное развитие растительных сообществ Западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л., 1977.
- Деева Н.М. Сезонное развитие растений и растительных сообществ Таймырского биogeоценологического стационара. - В кн.: Биogeоценозы Таймырской тундры. Л., 1980.
- Денисова М.Н., Артамонова З.В. Особенности роста воробьиных птиц в Заполярье в связи с расселением видов. - Зоол. журн., 1971, т. 50, № 5.
- (Дорогостайская Е.В.) Dorogostaiskaya E.V. Influence of man on the vegetation of the Tareya settlement. - In: Tundra Biome. Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra. Stockholm, 1972.
- Дорогостайская Е.В., Сдобникова Н.В. Почвенные водоросли тундр Западного Таймыра. - В кн.: Биogeоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Ермолаев В.И. Продуктивность фитопланктона р. Пясины у пос. Тарей (Западный Таймыр). - Гидробиол. журн., 1972, т. 8, № 6.
- Ермолаев В.И. Водные и прибрежноводные сосудистые растения окрестностей пос. Тарей (Западный Таймыр). - Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук., 1973, т. 5, № 215.
- Ермолаев В.И., Левадная Г.Д., Сафонова Т.А. Альгофлора водоемов окрестностей Таймырского стационара. - В кн.: Биogeоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Жирнов Л.В., Винокуров А.А. Обездвиживание диких северных оленей. - Охота и охотничье хозяйство, 1971, № 13.
- (Заленский О.В., Швецова В.М., Вознесенский В.Л.) Zalenskij O.V., Shvetsova V.M., Voznesenskij V.L. Photosynthesis in some plants of Western Taimyr. - In: Tundra Biome. Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra. Stockholm, 1972.

- Зверева Т.С., Игнатенко И.В. Глинистые материалы некоторых почв полуострова Таймыр. - В кн.: VI симпозиум „Биологические проблемы Севера“. Якутск, 1974.
- Игнатенко И.В. Почвы основных типов тундровых биогеоценозов Западного Таймыра (на примере стационара Ботанического института АН СССР). - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Игнатенко И.В. Пояснительный текст к почвенной карте тундрового стационара Ботанического института АН СССР. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Игнатенко И.В. О провинциальных особенностях почв типичной тундры. - В кн.: VI симпозиум „Биологические проблемы Севера“. Якутск, 1974.
- Игнатенко И.В. Классификация почв Таймырской тундры и лесотундры. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980.
- Кузьмин Л.Л. Некоторые особенности видового состава и биотопического распределения почвенных нематод в тундрах Западного Таймыра. - В кн.: Зоол. проблемы Сибири. Новосибирск, 1972а.
- Кузьмин Л.Л. О фауне и экологии свободноживущих нематод Западного Таймыра. - Зоол. журн., 1972б, т. 51, вып. 9.
- Кузьмин Л.Л. Сезонные изменения численности свободно живущих нематод Западного Таймыра. - В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М., 1972в.
- Кузьмин Л.Л. Экология свободноживущих нематод подзоны типичных тундр Западного Таймыра. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Матвеева Н.В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). - Бот. журн., 1968, т. 53, № 11.
- Матвеева Н.В. О корреляции между видами в тундровых сообществах. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Тарту, 1969а.
- Матвеева Н.В. О степени однородности тундровых сообществ. - Бот. журн., 1969б, т. 54, № 3.
- Матвеева Н.В. К вопросу о зональных особенностях горизонтальной структуры растительности тундровых сообществ. - В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970.
- Матвеева Н.В. Динамика оттаивания мерзлоты в тундрах Западного Таймыра. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- (Матвеева Н.В.) Matveyeva N.V. The Tareya Word model. - In: Tundra Biome. Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra. Stockholm, 1972.
- Матвеева Н.В. Об уровнях неоднородности растительного покрова тундровой зоны. - В кн.: Пятое совещание по классификации растительности. Новосибирск, 1977.

- Матвеева Н.В. Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Матвеева Н.В., Полозова Т.Г., Благодарских Л.С., Дорогостайская Е.В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Медведев Л.Н., Чернов Ю.И. Новый вид листоеда рода *Chrysomela* (Coleoptera, Chrysomelidae) - важный компонент биогеоценозов Таймыра. - Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 4.
- Михайлов В.В. Имитационная модель таймырской популяции диких северных оленей. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980а.
- Михайлов В.В. К анализу данных о таймырской популяции оленей с помощью модели. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980б.
- Орлов В.А. К фауне млекопитающих Тарейского стационара. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Орлов В.А. Экология леммингов Северо-Западного Таймыра. - Докл. МОИП, зоол. и бот., 1 полугодие, 1977 г. М., 1979.
- Орлов В.А., Винокуров А.А. К вопросу о влиянии леммингов на растительный покров Таймырской тундры. - В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М., 1975.
- Паринкина О.М. К микрофлоре почв Западного Таймыра. - В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М., 1968.
- Паринкина О.М. К вопросу о численности и качественном составе микрофлоры некоторых почв Таймырского полуострова. - В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970.
- Паринкина О.М. К микробиологической характеристике некоторых почв Западного Таймыра. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Паринкина О.М. К вопросу о продуктивности микробных сообществ в некоторых почвах Западного Таймыра. - В кн.: Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л., 1972а.
- Паринкина О.М. О биологической активности почв Западного Таймыра. - В кн.: География, генезис и плодородие почв. Л., 1972б, т. 5.
- Паринкина О.М. Биологическая продуктивность бактериальных сообществ тундровых почв. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973а, вып. 2.
- Паринкина О.М. Изменение характера микробного пейзажа при смене почвенно-ботанических условий в некоторых почвах полуострова Таймыр. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973б, вып. 2.

- (Паринкина О.М.) Parinkina O.M. Determination of bacterial growth rates in tundra soils. - Proc. Sympos. on methods of microb. Ecology. Stockholm, 1973в.
- Паринкина О.М. Соотношение динамики численности и биомассы бактерий с дыханием почвы в зоне тундры. - В кн.: Динамика микробиологических процессов в почве. Таллин, 1974а.
- (Паринкина О.М.) Parinkina O.M. Bacterial production in tundra soil. - In: Soil organisms and decomposition in tundra. Stockholm, 1974 б.
- Паринкина О.М. Разложение растительного опада и клетчатки в Таймырских тундрах. - Почвоведение, 1978, № 11.
- Паринкина О.М. Продуктивность микрофлоры почв Таймыра как критерий их биологической активности. - В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979.
- Паринкина О.М. Эколого-географические особенности микрофлоры почв таймырской тундры. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1980а.
- Паринкина О.М. Скорость разложения органического вещества в тундрах п-ова Таймыр. - В кн.: Биогеноценозы Таймырской тундры. Л., 1980б.
- Пийн Т.Х., Трасс Х.Х. Напочвенные лишайники окрестностей Тарей (Западный Таймыр). - В кн.: Биогеноценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Полозова Т.Г. Биологические особенности *Eriophorum vaginatum* L. как кочкообразователя (по наблюдениям в тундрах Западного Таймыра). - Бот. журн., 1970, т. 55, № 3.
- Полозова Т.Г. Некоторые данные о всхожести семян тундровых растений Западного Таймыра. - Бот. журн., 1974, т. 59, № 5.
- Полозова Т.Г. Жизненные формы компонентов основных растительных сообществ в подзоне типичных тундр Западного Таймыра. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1976.
- Полозова Т.Г. Наблюдения за цветением пушицы влагалищной - *Eriophorum vaginatum* L. (Cyperaceae) на Западном Таймыре. - Бот. журн., 1977, т. 62, № 9.
- Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара. - В кн.: Структура и функции биогеноценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Полозова Т.Г. К эколого-биологической характеристике видов рода *Eriophorum* L. на Западном Таймыре. - В кн.: Биогеноценозы Таймырской тундры. Л., 1980.
- Полозова Т.Г., Деева Н.М. Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах Таймырского биогеноценологического стационара. - В кн.: Структура и функции биогеноценозов Таймырской тундры. Л., 1978.

- Полозова Т.Г., Тихомиров Б.А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тарей, Западный Таймыр). - В кн.: Биогеноценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Полозова Т.Г., Шамурин В.Ф. Сезонная динамика развития надземной массы тундровых фитоценозов Западного Таймыра. - В кн.: Продуктивность биогеноценозов Субарктики. Свердловск, 1970.
- Романова Е.Н. Некоторые особенности микроклимата субарктической тундры. - Тр. ГГО, Л., 1969.
- Романова Е.Н. Микроклиматическая характеристика Таймырской тундры. - Тр. ГГО, Л., 1970.
- Романова Е.Н. Микроклимат тундр в районе Таймырского стационара. - В кн.: Биогеноценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Романова Е.Н. Основные вопросы изучения микроклимата тундровых биогеноценозов. - В кн.: Изучение биогеноценозов тундры и лесотундры. Л., 1972.
- Романова Е.Н. Микро- и мезоклиматические исследования при ограниченной метеорологической информации (на примере северного региона). - В кн.: Микроклиматическая изменчивость основных элементов микроклимата. Л., 1977.
- Романова Е.Н. Микро- и мезоклиматы Таймыра. - В кн.: Структура и функции биогеноценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Романова Е.Н., Уткина З.А. Некоторые особенности термического режима Таймырской тундры. - Тр. ГГО, Л., 1973.
- Смирнов Н.Н. Ветвистоусые ракообразные (*Cladocera*) Таймыра. - В кн.: Структура и функции биогеноценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Смирнова Н.В. К микрофлоре почв дриадово-осоково-моховых тундр Западного Таймыра. - Микология и фитопатология, 1974, т. 8, № 6.
- Смирнова Н.В. Микрофлора ризосферно-прикорневой зоны цветковых растений Западного Таймыра. - Микология и фитопатология, 1978а, т. 12, № 1.
- Смирнова Н.В. О микрофлоре тундровых почв Западного Таймыра. - В кн.: Структура и функции биогеноценозов Таймырской тундры. Л., 1978б.
- Степанова И.В. Ржавчинные грибы северо-западного Таймыра. - Микология и фитопатология, 1975, т. 9, № 6.
- Степанова И.В. Разложение органического материала почвенными микромицетами в условиях Арктики. - Микология и фитопатология, 1976, т. 10, № 3.
- Степанова И.В. Грибы основных биогеноценозов Таймырской тундры. Автореф. канд. дис. Л., 1977.

- Степанова И.В., Томилин Б.А. Грибы-микромикеты Таймырского стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- (Степанова И.В., Томилин Б.А.) *Stepanova I.V., Tomilin B.A. Fungi of basic plant communities in Taimyr tundra. - In: Tundra Biome. Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra. Stockholm, 1972.*
- Степанова И.В., Томилин Б.А. Грибы основных растительных сообществ Таймырской тундры. - Микология и фитопатология, 1973, т. 7, № 1.
- Степанова И.В., Томилин Б.А. Грибы-микромикеты Таймырского стационара. II. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Степанова И.В., Томилин Б.А. Грибы-компоненты тундровых биогеоценозов. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980.
- Тер-Минасян М.Э. Новый вид рода *Apion* (Coleoptera, Curculionidae) с Таймыра. - Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 4.
- Тихомиров Б.А. Основные особенности биогосферы Крайнего Севера и главные направления ее изучения. - В кн.: Продуктивность биогосфер Субарктики. Свердловск, 1970а.
- Тихомиров Б.А. Первые итоги биогосеологических исследований на Таймыре. - В кн.: Продуктивность биогосфер Субарктики. Свердловск, 1970б.
- Тихомиров Б.А. Особенности биосферы Крайнего Севера. - Природа, 1971а, № 11.
- Тихомиров Б.А. Основные проблемы и задачи биогосеологического изучения тундры. - В кн.: Биогосеологические тундры и их продуктивность. Л., 1971б.
- Томилин Б.А. Общая характеристика микоты Таймыра. - В кн.: Продуктивность биогосфер Субарктики. Свердловск, 1970а.
- Томилин Б.А. Особенности распределения грибов в некоторых фитоценозах северо-западного Таймыра. - В кн.: Продуктивность биогосфер Субарктики. Свердловск, 1970б.
- Томилин Б.А. Некоторые сведения о географическом распространении и экологии грибов Таймырского стационара. - В кн.: Биогосеологические тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Томилин Б.А. Новый вид из рода *Mycosphaerella* Johans., обнаруженный на Таймыре. - Новости систем. низш. раст., 1972, вып. 9.
- Томилин Б.А. Адаптация грибов к условиям существования в Арктике и микоты тундр. - Микология и фитопатология, 1974, т. 8, № 6.

- Томилин Б.А. Эндемизм в микоты Арктики. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1976.
- Ходачек Е.А. Цветение и плодоношение арктических растений на Западном Таймыре. - В кн.: Вопросы антропоэкологии. Л., 1969а.
- Ходачек Е.А. Растительная масса тундровых фитоценозов Западного Таймыра. - Бот. журн., 1969б, т. 54, № 7.
- Ходачек Е.А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра. - Бот. журн., 1970а, т. 55, № 7.
- Ходачек Е.А. Семенная продуктивность и урожайность семян растений в фитоценозах Западного Таймыра. - В кн.: Продуктивность биогосфер Субарктики. Свердловск, 1970б.
- Ходачек Е.А. К биологии цветения и плодоношения растений Западного Таймыра. - В кн.: Биогосеологические тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Ходачек Е.А. Семенная продуктивность арктических растений на фитоценозах Западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л., 1974.
- Ходачек Е.А. Семенная продуктивность растений Западного Таймыра. - В кн.: Структура и функции биогосфер Таймырской тундры. Л., 1978.
- Ходачек Е.А. О плодоношении арктических растений (Западный Таймыр). - Бот. журн., 1979, т. 64, № 9.
- Ходачек Е.А. К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Таймыр). - В кн.: Биогосеологические тундры. Л., 1980а.
- Ходачек Е.А. О периодичности плодоношения растений на Западном Таймыре. - В кн.: Биогосеологические тундры. Л., 1980б.
- Чернов И.Ю. Геоэкологическая характеристика территории Таймырского биогосеологического стационара. - В кн.: Биогосеологические тундры и их продуктивность. Л., 1973а, вып. 2.
- Чернов И.Ю. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра. - В кн.: Биогосеологические тундры и их продуктивность. Л., 1973б, вып. 2.
- Чернов И.Ю., Ананьева С.И., Кузьмин А.Л., Хаярова Е.П. Некоторые особенности вертикального распределения беспозвоночных в почвах тундровой зоны. - В кн.: Биогосеологические тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Чернов И.Ю., Ананьева С.И., Хаярова Е.П. Комплекс почвообитающих беспозвоночных в пятнистых тундрах Западного Таймыра. - В кн.: Биогосеологические тундры и их продуктивность. Л., 1971.

- Чернов И.Ю., Хаярова Е.П., Ананьева С.И. Структура и биогеоценотическая роль животного населения подзоны типичных тундр Таймыра. - В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970.
- Чернов Ю.И. О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши. - Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 7.
- (Чернов Ю.И.) Chernov Y.I. Animal population structure in the subzone of typical tundras of the Western Taimyr. - In: Tundra Biome. Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra. Stockholm, 1972.
- Чернов Ю.И. Антофильные насекомые в подзоне типичных тундр Западного Таймыра и их роль в опылении растений. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- (Чернов Ю.И., Дорогостайская Е.В., Герасименко Т.В., Игнатенко И.В., Матвеева Н.В., Паринкина О.М., Полозова Т.Г., Романова Е.Н., Шамурин В.Ф., Смирнова Н.В., Степанова И.В., Томилини Б.А., Винокуров А.А., Заленский О.В.) Chernov Y.I., Dorogostayskaya E.V., Gerasimenko T.V., Ignatenko I.V., Matveyeva N.V., Parinkina O.M., Polozova T.G., Romanova E.N., Schamurin V.F., Smirnova N.V., Stepanova I.V., Tomilin B.A., Vinokurov A.A., Zalensky O.V. Tareya, USSR. Structure and function of tundra ecosystems. - Ecol. Bull., 1975. vol. 20.
- Шалаева Н.М. Гельминтофауна диких зверей и птиц некоторых типов тундр Западного Таймыра. - В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970а.
- Шалаева Н.М. Комплексы беспозвоночных в основных подзонах тундры Западного Таймыра. - В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970б.
- Шалаева Н.М. К гельминтофауне дикого северного оленя Западного Таймыра. - Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., 1972а, вып. 4.
- (Шалаева Н.М.) Shalaeva N.M. The helminth fauna of Wild reindeer of Western Taimyr. - In: Tundra Biome. Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra. Stockholm, 1972б.
- Шалаева Н.М. Фауна беспозвоночных животных озер низовьев реки Тарей (Западный Таймыр). - Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., 1974, вып. 6.

- Шалаева Н.М. Гельминтофауна леммингов Таймыра. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1976.
- Шалаева Н.М. Гельминтофауна леммингов п-ова Таймыр и проблемы альвеококкоза. - В кн.: I Всесоюзный съезд паразитологов. Киев, 1978.
- Шалаева Н.М. Гельминтофауна птиц Таймыра. - В кн.: Миграции и экология птиц Сибири. Якутск, 1979.
- Шалаева Н.М., Обушников И.Н. Цестодофауна птиц п-ова Таймыр. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980.
- Шамурин В.Ф., Александрова В.Д., Тихомиров Б.А. Продуктивность тундровых сообществ. - В кн.: Ресурсы биосферы (итоги советских исследований по международной биологической программе). Л., 1975, вып. 1.
- (Шамурин В.Ф., Полозова Т.Г., Ходачек Е.А.) Schamurin V.F., Polozova T.G., Khodachek E.A. Plant biomass of main plant communities at the Tareya station (Taimyr). - In: Tundra Biome. Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra. Stockholm, 1972.
- Швецова В.М. Зависимость фотосинтеза некоторых растений Арктики от температуры. - Бот. журн., 1970, т. 55, № 11.
- Швецова В.М. Зависимость фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра от освещенности. - Бот. журн., 1971, т. 56, № 5.
- Швецова В.М., Вознесенский В.Л. Интенсивность фотосинтеза некоторых растений, доминирующих в тундрах Центрального Таймыра. - В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970а.
- Швецова В.М., Вознесенский В.Л. Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра. - Бот. журн., 1970б, т. 55, № 1.

КЛАССИФИКАЦИЯ ПОЧВ ТАЙМЫРСКОЙ ТУНДРЫ
И ЛЕСОТУНДРЫИнститут биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР,
Магадан

Высокоширотное положение, большая протяженность п-ова Таймыр в меридиональном и долготном направлениях, разнообразие форм рельефа и почвообразующих пород, суровые биоклиматические условия, повсеместное распространение многолетней мерзлоты и ярко выраженные процессы криогенного массообмена обусловили большое разнообразие типов почвообразования на исследуемой территории.

Степень изученности почв разных частей полуострова различна. Наиболее полные материалы имеются по почвам биогеоценологических стационаров „Агата“ (Васильевская, Иванов, 1971; Васильевская, Иванов, Богатырев, 1972; Гришина, Вирченко, 1973; Васильевская и др., 1974), „Тарей“ (Игнатенко, 1971, 1973; Ignatenko, 1973) и „Ары-Мас“ (Ignatenko, 1972; Norin, Ignatenko, 1975; Игнатенко, 1978). Схематично охарактеризованы почвы лесотундры Норильской долины (Каплюк, 1962) и других частей описываемого региона (Драницын, 1914, 1916; Тюлина, 1937).

В указанных выше публикациях основное внимание уделено характеристике морфогенетического строения автономных суглинисто-глинистых почв, сведения же об автономных песчано-супесчаных и каменисто-мелкоземистых, а также обо всех гетерономных почвах единичны.

Разработка классификации почв тундровой и лесотундровой зон теснейшим образом связана с разработкой общесоюзных и международных классификаций почв (Иванова, 1956, 1976; Soil Classification..., 1961; Иванова, Розов, 1964; Розов, Иванова, 1967а, 1967б; Глазовская, 1972; Ковда, 1973, и др.). Наряду с этим существует ряд региональных классификационных схем.

В.Д. Васильевской (1969) предложена первая классификационная схема почв тундры Западного Таймыра. В автоморфных условиях она выделяет 2 типа почв: тундровый глеевый и тундровый неоглеенный; в транзитно-аккумулятивных – тип тундрово-болотных почв; в аккумулятивных – типы пойменных тундрово-болотных и тундровых песчаных слабо развитых почв.

В типе тундровых глеевых почв В.Д. Васильевская выделяет подтипы тундровых поверхностно-глеевых, аркто-тундровых слабооглеенных и аркто-тундровых карбонатных почв; в тундрово-болотном

типе – подтипы тундровых торфянисто-глеевых и тундровых торфянисто-перегно-глеевых почв; в типе пойменных тундрово-болотных почв – подтипы дерново-глеевых, торфянисто-глеевых, торфянисто-железисто-глеевых и торфяников.

Прежде чем перейти к изложению наших представлений о классификации почв таймырской тундры и лесотундры, остановимся на следующих общетеоретических положениях.

1. Как известно (Замятченский, 1933; Ливеровский, 1934; Hill, Tedrow, 1961; Таргульян, 1971, и др.), тундровая и лесотундровая зоны относятся к холодному гумидному типу с интенсивным физическим и замедленным химическим выветриванием первичных минералов. В связи с этим продукты выветривания силикатных коренных пород характеризуются обломочностью, кислой реакцией, насыщенностью, высоким содержанием органического вещества и K_2O_3 . Развивающиеся на таких породах почвы резко отличаются от суглинисто-глинистых (Драницын, 1916; Григорьев, 1925; Городков, 1939; Иванова, 1952, 1962; Таргульян, 1971; Игнатенко, 1977). Для первых характерна большая водопроницаемость, нисходящая миграция почвенных растворов, свободный внутренний дренаж, господство окислительных процессов и неоглеенность профиля, тогда как для вторых – застойный водный режим, переувлажнение, преобладание восстановительных процессов и оглеение профиля, поверхностный боковой вынос подвижных продуктов почвообразования. Это явилось основанием для ряда исследователей (Полынов, 1911; Завалишин, 1954; Носин, 1963; Ногина, 1964, и др.) разделить указанные группы почв на уровне разных типов или подтипов.

В связи с тем что глеевые и неоглеенные почвы водоразделов в избыточно влажных областях различаются на высоком таксономическом уровне, И.А. Соколовым (Соколов, Соколова, 1962; Соколова, Соколов, 1963; Соколов, 1968) и Ю.А. Ливеровским (1964) было разработано представление о 2 рядах зональных типов почв в многолетнемерзлотных регионах: 1) мерзлотных глеевых переувлажненных и 2) немерзлотных неоглеенных подзолистых или неоподзоленных почв. В соответствии с отмеченным В.О. Таргульян (1971) предложил выделить в холодных гумидных областях 2 принципиально различные надтиповые группы почв: 1) неглеевые почвы со свободным внутренним дренажем, 2) глеевые почвы с затрудненным внутренним дренажем.

Следует отметить, что ряд исследователей (Высоцкий, 1911, 1924, 1938; Лебедев, 1936; Соболев, 1938; Вильямс, 1949; Прокошев, 1952; Рожнова, 1954, 1963, и др.) давно уже обратили внимание на своеобразие почвообразования на песчано-супесчаных породах в связи с их „порывистым“, „контрастным“ водным режимом и весьма „суровыми“ условиями питания растений.

А.А. Роде (1938) и В.О. Таргульян (1971) рассматривают песчаные отложения как кору выветривания сиаллитного типа, в которой по сравнению с исходной породой отмечается относительное накопление алюминия и железа на фоне абсолютного обеднения ее

кремнеземом, щелочными и щелочноземельными элементами. Для них характерно также накопление в горизонтах тонкодисперсных частиц (Роде, 1937; Aaltonen, 1940; Ногина, 1948; Петров, 1952; Рожнова, 1954; Соколова, Соколов, 1963; Таргульян, 1971, и др.), свидетельствующее о развитии процессов глинообразования, и значительно меньшая, чем в суглинисто-глинистых почвах, связность гумусовых веществ с минеральными частицами, что определяет более легкий вынос их подвижных фракций из верхних горизонтов в нижние, формирование илювиально-гумусовых горизонтов и миграцию наиболее подвижных соединений за пределы почвенного профиля (Барановская, 1951; Пономарева, 1951).

И. Ю.А. Ливеровский (1965) отмечает, что „многие неясности в вопросе генезиса и классификации тундровых почв были связаны с неправильным определением плакорной почвы... Почвы тундры, имеющие ясные гидроморфные признаки в результате увлажнения лишь атмосферными осадками и не получающие увлажнения со стороны, являются плакорными (зональными)“ (с. 104). Однако в этом определении учитывается лишь источник увлажнения (только атмосферное), которое само по себе не отражает сущности плакорного почвообразования. Необходимым условием последнего является отток избыточных вод из почвенной толщи (Высоцкий, 1900, 1906).

Между тем биоклиматические условия тундры и лесотундры обуславливают переувлажнение почв подавляющей части ландшафтов. Исключение представляют лишь песчано-супесчаные и каменисто-мелкоземистые почвы, характеризующиеся свободным внутренним дренажем. В связи с этим для обозначения почв, увлажняемых только атмосферными водами, мы применяем термин „автономные“, предложенный И.А. Соколовым (1967, 1968).

В связи с тем что в разных экологических условиях режим увлажнения автономных почв сильно варьирует, их целесообразно разделить на: а) автономные мезоморфные каменисто-мелкоземистые и неслоистые песчано-супесчаные почвы (плакорные – по: Высоцкий, 1906; элювиальные – по: Польшов, 1948), характеризующиеся свободным внутренним дренажем и господством окислительных процессов во всем профиле; б) автономные надмерзлотно-полугидроморфные почвы, отличающиеся от первых наличием в нижней части профиля льдистой мерзлоты, периодическим появлением надмерзлотной верховодки и развитием в переувлажненном слое восстановительных процессов; в) автономные полугидроморфные – суглинисто-глинистые почвы с переувлажненным профилем и господством восстановительных процессов; г) автономные периодически полугидроморфные – суглинисто-глинистые почвы, в которых в сухие периоды второй половины лета наблюдается некоторое иссушение верхних горизонтов, вследствие чего восстановительные процессы могут сменяться окислительными; д) автономные периодически гидроморфные, характеризующиеся периодическим сильным обводнением профиля; е) автономные постоянно гидроморфные.

Наряду с автономными в тундре и лесотундре широко распространены почвы, испытывающие привнос влаги с вышележащих элементов

рельефа – генетически подчиненные (Коссович, 1910, 1911) или гетерономные (Соколов, 1967, 1968). Последние по длительности периода сильного обводнения делятся на 2 группы: 1) гетерономные периодически гидроморфные и 2) гетерономные постоянно гидроморфные.

В зависимости от того, как влияет дополнительное увлажнение на почвообразование, М.А. Глазовская (1964, 1972) и И.А. Соколов (1967) делят гетерономные почвы на: а) транзитные – дополнительное увлажнение вызывает преимущественно усиление выноса веществ; б) транзитно-аккумулятивные – дополнительное увлажнение сопровождается частичной аккумуляцией привнесенных веществ; в) аккумулятивные – почвы, в которых накапливаются все вещества, привнесенные с дополнительным увлажнением.

Произведенное разделение автономных и гетерономных почв на подгруппы не является классификационным; оно рассматривается как рабочий прием, облегчающий разработку собственно классификации.

III. В тундре и лесотундре сильно развитый криогенный нанорельеф обуславливает ярко выраженную микрокомплексность почвенного покрова. Специальные исследования (Польшова, Иванова, 1936; Иванова, Польшова, 1952; Иванова, 1962; Караваева, 1969, и др.) выявили очень сильные различия морфогенетического строения профилей почв, составляющих микрокомплексы. В связи с этим дискутируется проблема – на каком таксономическом уровне нужно разделять почвы в районах с сильно развитым криогенным нано- и микрорельефом? В решении ее возможны следующие основные направления.

1. Почвенные микрокомплексы в тундре и лесотундре образованы различными типами почв (Наумов, 1969, 1973). Разный характер увлажнения и направленность миграций продуктов почвообразования в почвах микрокомплексов пятнисто-трещиноватых (нанополитональных – по: Иванова, 1962) тундр оправдывает такой подход. В этих ландшафтах для почв задерненных основных поверхностей характерен застойный водный режим и затрудненная миграция водно-растворимых соединений, для почв пятен – выпотной режим и восходящие миграции подвижных соединений, для почв понижений – трещин – дополнительный подток влаги и веществ с окружающих повышенных элементов нанорельефа.

2. Комплексы образуют почвы и непочвенные геологические образования. Суть этой точки зрения заключается в том, что для тундры характерна закономерная смена циклов развития почв под растительным покровом и полное уничтожение их при пятнообразовании (Караваева, Полтева, 1967).

3. Почвенные микрокомплексы представляют собой одну почву, тело которой имеет трехмерное (анизотропное) простираение в пространстве (Васильевская, 1969; Караваева, 1969). Данная точка зрения, очевидно, основывалась на том, что почвы микрокомплексов тесно связаны между собой процессами геохимических миграций.

4. Почвенные микрокомплексы представляют собой набор генетически самостоятельных и генетически производных почв - профильный подход (Иванова, 1962).

Генетически самостоятельные почвы наиболее полно отражают биоклиматические условия почвообразования. Они развиваются на основных (ровных) поверхностях под растительным покровом, увлажняются преимущественно атмосферными водами, имеют полный (для данных условий) набор генетических горизонтов и не нарушенный или слабо нарушенный криогенными процессами профиль.

Генетически производные почвы образуются из генетически самостоятельных при развитии криогенных процессов (пятно-, трещинно-бугрообразование и др.), на что указывает близкое строение нижних и средних (не всегда) частей их профилей. Верхние горизонты (в некоторых случаях весь деятельный слой) этих почв обычно сильно нарушены криогенными процессами и резко отличаются от почв основных поверхностей по физико-химическим свойствам (Игнатенко, 1963, 1967а, 1967б, 1970, 1971 и др.).

Последнее определение понятия „почва“ (профильное) нам представляется генетически наиболее обоснованным, в связи с чем используется при разработке предлагаемой классификации.

IV. При описании генетических горизонтов почв тундры, лесотундры и мерзлотных районов тайги практически все исследователи пользуются системой индексов, принятой для других типов почв. При этом смысловое значение индексов не всегда соответствует их генетической сути. В связи с этим для описания почв указанных регионов предлагается система индексов, основанная на работах М.А. Глазовской и на „Программе почвенной карты СССР“ м. 1:2 500 000 (Фридланд и др., 1972).

Номенклатура почв

В настоящее время существует много разнообразных номенклатур почв. Анализ их не является нашей задачей. В предлагаемой классификации по возможности сохранены традиционные названия почв, имеющие убедительные морфогенетические обоснования; для ряда почв введены новые названия, отражающие особенности их развития.

В основе классификации почв, принятой в нашей стране, лежит учение о генетических типах почв, разработанное В.В. Докучаевым и Н.М. Сибирцевым и дополненное К.Д. Глиной и Л.И. Прасоловым. Последнему принадлежит наиболее краткое и в то же время достаточно четкое определение почвенного типа, детализированное Е.Н. Ивановой (1976), которая пишет, что тип - большая группа почв, развивающихся в однотипно-сопряженных биологических, климатических и гидрогеологических условиях и характеризующихся ярким направлением основного процесса почвообразования при возможном сочетании с другими процессами. Характерные черты почвенного типа

Классификация почв таймырской тундры и лесотундры

Генетические общности	Надтиповые группы	Типы	Синонимы в работах по почвам Таймыра
Кислые, обломочные, слабо отжигенные и аллохтонно-глинистые	Al-Fe -гумусовые	Подбуры	Скрытоподзолистые иллювиально-гумусовые (Каплюк, 1962); тундровые неотжигенные (Васильевская, 1969); тундровые иллювиально-гумусовые (Игнатенко, 1971); подбуры (Соколов, 1973; Соколов, Градусов, 1978)
	Глеевые сиаптитные	Подзолистые сые	Нет описаний
		Гомогенно-глеевые	Лесотундровые глеево-мерзлотные (Ignatenko, 1972)
		Глеево-криоморфные	Тундровые глеевые и болотно-тундровые (Васильевская, 1969; Васильевская, Иванов, 1971; Игнатенко, 1971; Ignatenko, 1972, 1973; Norin, Ignatenko, 1975; Chernov e. a., 1975)
Кислотно-щелочные, обломочные, оглиненные и иллювиально-глинистые	Дерновые кальцевые	Элювиально-глеевые	Глеевато-подзолистые (Дранин, 1914, 1916); глеевато-скрытоподзолистые (Каплюк, 1962)
		Дерново-карбонатные	Нет описаний
		Дерновые	Тундрово-дерновые (Игнатенко, 1971; Ignatenko, 1972, 1973)

Ж Таблица (продолжение)

Генетические общности	Надтиповые группы	Типы	Синонимы в работах по почвам Таймыра
Кислотно-целочные, обломочные, оглиненные и аллювиально-глинистые	Дерновые пойменные	Аллювиальные примитивные	Нет описаний
		Аллювиальные дерновые	Аллювиальные дерновые (Игнатенко, 1971; Ignatenko, 1972, 1973)
		Аллювиальные дерново-глеевые	Аллювиальные дерново-глеевые (Игнатенко, 1971; Ignatenko, 1973)
		Старопойменные Старопойменные глеевые	Нет описаний
Органо-аккумулятивные	Торфяные	Болотные	Болотные мерзлотные (Игнатенко, 1971)
		Остаточно-болотные	Торфяники и торфяники и торфяно-глеевые высоких бугров (Кашлюк, 1962)
	Торфяные пойменные	Аллювиальные болотные	Пойменные тундрово-болотные (Васильевская, 1969), аллювиальные болотные (Игнатенко, 1971)
		Аллювиальные торфянисто-глеевые	Аллювиальные болотно-тундровые торфянисто-глеевые (Игнатенко, 1971)

определяются: 1) однотипностью поступления органических веществ, а также процессов их превращения и разложения; 2) комплексом процессов разложения минеральной массы и синтеза минеральных и органо-минеральных новообразований; 3) однотипным характером миграции и аккумуляции веществ; 4) однотипным строением почвенного профиля; 5) однотипной направленностью мероприятий по повышению и поддержанию плодородия почв, а также сходством агротехники и состава сельскохозяйственных культур.

Руководствуясь данным определением, мы выделяем в тундре и лесотундре п-ова Таймыр 16 генетических типов почв (см. таблицу).

Н.Н. Розов и Е.Н. Иванова (1967а) указывают, что почвенные типы не являются высшими единицами классификаций почв, но они — опорные единицы, от которых классификационная система строится вверх (классификация почв в узком смысле слова) и вниз (систематика почв).

Классификация почв

Выделенные в таймырской тундре и лесотундре типы почв мы объединяем в 6 крупных надтиповых групп (см. таблицу), из которых каждая соответствует специфическому направлению почвообразования: 1) Al-Fe-гумусовые, 2) глеевые сиаилитные, 3) дерновые кальциевые, 4) дерновые пойменные, 5) торфяные, 6) торфяные пойменные.

Степень изученности этих групп и, следовательно, обоснованность их выделения сильно различаются. Наиболее изучена вторая группа, составляющая основной фон почвенного покрова тундры и лесотундры п-ова Таймыр. Материалов по другим группам почв меньше, но они получены в разных частях полуострова, в целом подтверждают выявленные особенности почвообразования и поэтому использованы для обоснования выделения надтиповых групп почв.

1. Al-Fe-гумусовые обломочные почвы развиваются на каменисто-мелкоземистых или неслоистых песчано-супесчаных кислых породах в условиях свободного или частично затрудненного многолетней мерзлотой внутреннего дренажа. Почвы характеризуются высокой скважностью и большой водопроницаемостью, что обуславливает господство во всем профиле или в большей его части окислительных процессов и относительно слабое развитие процессов криогенного массообмена. Последние проявляются в виде гумусированных прожилок по заплывшим морозобойным трещинам, однако их влияние на формирование профиля почв и их свойства не является определяющим. Почвы относительно быстро и глубоко оттаивают. В развитых на каменисто-мелкоземистых породах почвах многолетняя мерзлота обычно малольдистая („сухая“) и не препятствует нисходящей миграции почвенных растворов; в супесчано-песчаных почвах мерзлота цементирована льдом, в связи с чем нисходящие миграции растворов ограничены.

Формирование неглеевых Al-Fe-гумусовых почв сопровождается миграцией элементов за пределы профиля или накоплением их в надмерзлотном слое. При этом вынос Fe_2O_3 и Al_2O_3 , вследствие слабой их геохимической подвижности, выражен слабее по сравнению с SiO_2 . Это приводит к относительному накоплению в почвенном профиле и особенно в верхних, наиболее гумусированных горизонтах R_2O_3 в виде гидроокислов, органо-минеральных соединений и глинистых минералов. Эльвиально-иллювиальное перераспределение в профиле устойчивых металло-гумусовых соединений происходит наряду с образованием скрытых или морфологически выраженных осветленных и коричневато-бурых или коричневых Al-Fe-гумусовых горизонтов.

Разделение группы Al-Fe-гумусовых почв на подбуры и подзолистые Al-Fe-гумусовые обосновано В.О. Таргульяном (1971). Отметим лишь, что на п-ове Таймыр ареал подбуров несравненно шире ареала подзолистых Al-Fe-гумусовых почв. Первые распространены во всех подзонах тундры и лесотундры на каменисто-мелкоземистых отложениях, полимиктовых песках и супесях как в горных условиях, так и на равнинах; вторые встречаются только в лесотундре на древних речных террасах, сложенных многократно переотложенными окварцованными песками.

2. Глеевые сиаилитные почвы наиболее распространены на исследованной территории. Они развиваются на суглинисто-глинистых или слоистых песчано-супесчаных почвообразующих породах, слагающих водораздельные равнины, древние террасы рек, пологие склоны низкогорий. Почвы характеризуются высокой влагоемкостью, низкой водопроницаемостью, большой капиллярной порозностью, близким залеганием льдистой многолетней мерзлоты, застойным водным режимом и интенсивным развитием процессов криогенного массообмена. Последний выражен в образовании лишенных растительности пятен, морозобойных трещин, погребении растительных остатков на разных глубинах, изогнутости и разрывах генетических горизонтов и т.д. Наиболее активны процессы криогенного массообмена в тундровой зоне; в редколесьях и редкостойных лесах лесотундры их проявление существенно слабее.

Переувлажнение почвенного профиля и застойный водный режим обуславливают господство в деятельном слое восстановительных условий и развитие процессов оглеения. При этом имеет место изменение окраски (появление серо-сизых, сизых, голубоватых, ржаво-сизых, зеленоватых, оливковых тонов), мобилизация железа и алюминия, образование металлоорганических соединений и вынос наиболее устойчивых их форм преимущественно поверхностным боковым стоком.

В условиях низких температур и переувлажнения активность разложения растительных опавов ниже активности поступления их на поверхность и в минеральные горизонты. При этом обычно образование торфянистых, торфянисто-перегнойных или грубо-гумусовых горизонтов и значительное накопление в мине-

ральной толще частично гумифицированных органических остатков.

Тип гомогенно-глеевых почв впервые предложил выделить В.О. Таргульян (Таргульян и др., 1970; Таргульян, 1971), полагая, что он характерен для тундры, но встречается также в лесотундре и в северной тайге мерзлотных областей. Эти почвы характеризуются сплошным оглеением минеральной части профиля и недифференцированностью ее по распределению ила и валовых R_2O_3 .

Следует отметить, что до настоящего времени в описываемом типе объединялись почвы, принципиально различающиеся между собой. 1) Почвы, в профиле которых морфологически не выражены процессы криогенного массообмена. Такие почвы встречаются в редколесьях и редкостойных лесах лесотундры и крайней северной тайги. Они приурочены к плоским участкам или пологим склонам, исключая развитие процессов солифлюкции, и развиваются обычно на супесчаных, реже на легкосуглинистых породах, в условиях неглубокого залегания многолетней мерзлоты и сравнительно мощного снежного покрова. При этом почвы развиваются в условиях застойного водного режима, общей холодности, слабого развития процессов криогенного влаго- и массообмена. Поэтому в минеральной части их профиля не выражены признаки криотурбаций, в связи с чем мы предлагаем оставить за ними название гомогенно-глеевых. 2) Почвы с морфологически ярко выраженной криогенной нарушенностью минеральной толщи (изогнутость и разрывы генетических горизонтов, заплывшие и свежие морозобойные трещины, погребение растительных остатков в разных частях деятельного слоя и др.). Такие почвы мы выделяем в самостоятельный глеево-криоморфный¹ тип. Они широко распространены в различных подзонах тундры и лесотундры. В последней занимают как тундровые, так и редколесные ландшафты, сложенные суглинисто-глинистыми породами. Характерной особенностью таких ландшафтов является ярко выраженный пятнисто-трещиноватый или трещиноватый криогенный нанорельеф.

Эльвиально-глеевые почвы на описываемой территории имеют ограниченное распространение. Они встречаются в редколесьях и редкостойных лесах лесотундры и крайней северной тайги, где приурочены к легкосуглинистым, реже супесчаным породам. Эти почвы на Чукотском полуострове описаны как глеевато-подзолистые (Караваяева, 1964), или глеевые дифференцированные (Таргульян и др., 1970); на Европейском Севере и на севере Западной Сибири выделены в качестве самостоятельного типа эльвиально-глеевых почв (Караваяева, 1973; Игнатенко, 1977). Характерной их особенностью является оглеение всего деятельного слоя и дифференциация минеральной части профиля по распределению ила и валовых R_2O_3 .

3. Дерновые кальциевые почвы на исследованной территории распространены мало. По водно-физическим свойствам они сходны

¹ Термин - криоморфный - предложен Б.Г. Розановым (1974).

с группой $Al-Fe$ -гумусовых обломочных почв; по физико-химическим свойствам и составу гумуса они существенно различаются. Для них характерна слабокислая, нейтральная или слабощелочная реакция, высокое содержание обменных оснований, практически полная насыщенность, более высокое относительное содержание в составе гумуса гуминовых кислот, малое содержание аморфных R_2O_3 , меньшая их подвижность и четко выраженный аккумулятивный характер распределения органического вещества, полуторных окислов и обменных оснований в почвенном профиле.

Входящие в рассматриваемую группу дерново-карбонатные почвы встречаются в различных подзонах тундры и в лесотундре. Они развиваются на элювио-делювии известняков, характеризуются маломощностью, сильной каменистостью и карбонатностью профиля, грубогумусностью органогенных горизонтов.

Дерновые почвы встречаются локально. Они приурочены к сильно дренированным участкам речных террас и горных склонов, развиваются на слабо выщелоченных песчано-супесчаных и каменисто-мелкоземистых отложениях под разнотравно-злаковой или бобово-дриадовой растительностью, характеризуются слабокислой или нейтральной реакцией, мулевым или грубогумусовым составом гумуса инсигтного характера.

4. Дерновые пойменные почвы в рассматриваемом районе встречаются редко. Они развиваются в прирусловой части пойм на аллювиальных отложениях легкого механического состава, в условиях относительно глубокого залегания многолетней мерзлоты под ивняково-разнотравными или злаково-разнотравными фитоценозами. Наиболее характерная особенность этой группы почв – периодическое затопление паводковыми водами и регулярное поступление на поверхность взвешенных минеральных частиц. По длительности затопления и выраженности аллювиального процесса они существенно различаются, что находит отражение в наличии или отсутствии оглеения, слоистости, в развитости почвенного профиля.

Эта группа почв слабо изучена. Разделение их на типы выполнено в соответствии с предложениями Е.Н. Ивановой (1976).

Тип старопойменных почв выделяется нами впервые. Они обычны для террас низкого уровня, сложенных щебнисто-галечниковым или песчано-галечниковым аллювием и сравнительно недавно вышедших из пойменного режима. Эти почвы эволюционируют из аллювиальных дерновых почв в сторону подбуров. Верхняя часть их профиля сходна с подбурами, тогда как средняя и нижняя представлены слабо измененными аллювиальными отложениями.

Старопойменные глеевые почвы распространены обычно на первых речных террасах, сложенных суглинисто-глинистыми аллювиальными отложениями. Верхняя часть их профиля сходна с гомогенно-глеевыми или глеево-криоморфными почвами, средняя и нижняя представлены оглеенными, слабо измененными почвообразованием аллювиями.

5. Торфяные почвы занимают второе по распространению место после глеевых сиаилитных. Они занимают плоские участки и депрессии на водораздельных равнинах, речных террасах и в горах. Развиваются эти почвы в условиях постоянного переувлажнения, близкого залегания многолетней мерзлоты, под гигрофильной осоковой или осоково-моховой растительностью; характеризуются значительной мощностью торфяной толщи, низкой зольностью торфа, слабой его разложённостью и кислой реакцией. Обычно рассматриваемая группа почв разделяется на 2 типа: болотные верховые и болотные низинные (Иванова, 1976; Классификация..., 1977). Однако на п-ове Таймыр и в других мерзлотных областях болотные почвы развиваются в условиях близкого подстилания многолетней мерзлоты, исключающей питание минерализованными водами, и увлажнения поверхностными „мягкими“ водами. Хотя эти почвы могут развиваться под осоковой или осоково-моховой растительностью, по строению и химическим свойствам торфяной толщи они близки, вследствие чего рассматриваются в одном типе болотных почв (Игнатенко, 19675).

Особое место в данной группе занимают остаточнo-болотные почвы. Обычно они приурочены к торфяным буграм или пологим склонам, расчлененным сетью глубоких (1,0–1,5 м) промоин; развиваются под кустарниковой или кустарниково-кустарничковой лишайниково-моховой мезофильной растительностью. Торфяная толща этих почв образовалась в период среднеголоценового климатического оптимума и по ботаническому составу не имеет генетической связи с современной растительностью. Это явилось основанием для выделения таких почв в самостоятельный тип „остаточнo-болотных почв“ (Игнатенко, 19676). Аналогичные почвы Е.Н. Иванова (1976) выделяет в качестве „тундрового остаточнo-торфяного“ типа.

6. Торфяные пойменные почвы распространены на плоских участках и в понижениях речных и морских пойм, где развиваются полигональные болота. Эти ландшафты длительно затопляются паводковыми или приливными водами, вследствие чего торфяные горизонты почв обогащены минеральными примесями, а на поверхности обычны наилки.

В пойменных полигональных болотах сами полигоны имеют пониженное положение, в центре их часто образуются озёрки; вокруг полигонов обычны валики высотой 25–60 см. Длительность затопления полигонов и валиков различна; последние освобождаются от паводковых вод намного раньше. Это реализуется в комплексном характере растительности: на полигонах произрастают осоково-сфагновые сообщества, на валиках – кустарничково-зеленомшнные с ивами и осоками. Почвенный покров также комплексный: на полигонах развиваются аллювиальные болотные почвы с достаточно мощной (40–90 см) торфяной толщей, на валиках – аллювиальные торфянисто-глеевые почвы, в которых мощность торфяного слоя не превышает обычно 30 см.

Выделенные надтиповые группы почв объединены в 3 генетические общности: 1) кислые, обломочные, слабо оглиненные и аллохтонно-глинистые, 2) кислотнo-щелочные, обломочные, оглиненные и аллювиально-глинистые, 3) органо-аккумулятивные.

Для первой общности почв, развивающихся на силикатных породах, характерны обломочность и малая измененность их минеральной массы по сравнению с породой, грубогумусность и торфянистость органогенных горизонтов, кислая реакция и выщелоченность профиля, высокая подвижность гумуса.

Кислотно-щелочная, обломочная, оглиненная и аллювиально-глинистая общность почв формируется как в автономных, так и в гетерономных условиях на карбонатных элювиально-делювиальных отложениях, слабо выщелоченных песчано-супесчаных и суглинисто-глинистых аллювиях под кустарниковой, бобово-кустарничковой или разнотравно-злаковой растительностью. Входящие в эту общность почвы характеризуются слабокислой, нейтральной или щелочной реакцией, мулевым или грубогумусовым характером органогенных горизонтов, малой подвижностью перегнойных кислот.

Органо-аккумулятивные почвы развиваются в условиях постоянного переувлажнения поверхностными или длительного затопления паводковыми водами. Характерной их особенностью является очень низкая активность разложения растительных опавов, вследствие чего они накапливаются в частично гумифицированной форме.

Систематика почв

Систематика почв была достаточно разработана еще в начале нашего века и детализирована в последнее время (Иванова, 1956, 1976; Иванова, Розов, 1964; Розов, Иванова, 1967а, 1967б; Классификация, 1977, и др.). Она состоит из подтипов, родов, видов, подвидов, разновидностей, разрядов и фаз. Низкая степень изученности почв п-ова Таймыр затрудняет выделение всех указанных выше таксонов. Поэтому в работе мы ограничимся выделением подтипов, родов и видов почв.

Подтипы — „это группы почв в пределах типа, качественно отличающиеся по проявлению основного и налагающегося процессов почвообразования и являющиеся переходными ступенями между типами“ (Иванова, 1976, с. 36). Эти переходы обусловлены прежде всего изменениями гидротермических режимов, с чем связана различная емкость и интенсивность биологического круговорота, различная активность процессов выветривания первичных минералов, криогенного массообмена, оглеения, иллювиально-гумусового оподзоливания и др.

В соответствии с отмеченным в качестве подтиповых диагностических признаков для почв тундры и лесотундры нами выбраны: 1) степень оглеения и местоположение максимально оглеенных горизонтов в суглинисто-глинистых почвах, 2) наличие или отсутствие

надмерзлотного оглеения в почвах свободного или частично затрудненного внутреннего дренажа, 3) характер органогенных горизонтов, 4) степень дифференциации почвенного профиля по распределению ила и валовых R_2O_3 , обуславливающая наличие или отсутствие морфологически выраженной оподзоленности.

Роды — „группы почв в пределах подтипа, качественные особенности которых обусловлены влиянием комплекса местных условий: основными литологическими и химическими особенностями почвообразующих пород, химизмом грунтовых вод и т.д., включая и свойства почвообразующего субстрата, приобретенные в процессе предшествующих фаз выветривания и почвообразования“ (Иванова, 1976, с. 36). Н.Н. Розов и Е.Н. Иванова (1967б, с. 21) указывают, что „в строении почвы родовые признаки проявляются или в частичном изменении свойств основных генетических горизонтов, или в их смешении, или в появлении дополнительных горизонтов, вложенных в основную структуру генетического профиля“.

В тундре и лесотундре такие изменения вызываются как почвообразующими породами,² так и процессами бутро-, пятно- и трещинообразования,² термокарстом³ и солифлюкцией.³ Руководствуясь этим, почвы разных элементов тундрового нанорельефа мы рассматриваем в качестве самостоятельных родов. Так, в пятнисто-трещиноватых тундрах наряду с родом собственно тундровых глееватых почв основных поверхностей выделяются роды „остаточных пятен“ и „трещинно-торфянистые“, а в буторковатых тундрах — „торфянистых буторков“.

Виды почв выделяются внутри почвенных родов по количественным показателям, характеризующим проявление основных процессов, формирующих почву. В качестве видовых признаков Н.Н. Розов и Е.Н. Иванова (1967б, с. 22) предлагают „три типа показателей: 1) показатели мощности какого-либо горизонта в почвенном профиле (см); 2) показатели содержания какого-либо вещества или веществ в горизонте почвы (%); 3) показатели запаса какого-либо вещества или веществ во всей толще почвы (т/га)“.

² Это реализуется в различной каменистости и степени насыщенности почв. Почвы с высоким содержанием грубообломочного материала обычно приурочены к низкогорьям и примыкающим к ним увалам, к отдельным участкам речных террас и к положительным элементам рельефа на водораздельных равнинах. Почвы горных и равнинных районов часто различаются на типовом уровне. Однако на сходных породах направленность почвообразования в горах и на равнинах в общем близка, вследствие чего в настоящей работе почвы различаются на родовом уровне. По степени насыщенности глеевые сиаилитные и дерновые пойменные группы почв подразделяются на роды ненасыщенных ($V < 70\%$) и насыщенных ($V > 70\%$) почв.

³ В отдельных случаях эти процессы могут вызвать образование нового типа почвы или полное ее уничтожение.

К видовым признакам у рассматриваемых почв мы относим мощность подзолистых или органогенных горизонтов и морфохимические изменения профиля, связанные с цикличностью пятнообразования.

По мощности подзолистого горизонта почвы подразделяются на маломощные ($A_2 < 5$ см), среднемощные ($A_2 5-15$ см) и мощные ($A_2 > 15$ см), а по мощности A_T — на торфянистые ($A_T < 20$ см) и торфяные ($A_T > 20$ см).

Пятна обычно претерпевают 3 основные стадии развития: образующееся пятно → зрелое пятно → зарастающее пятно. Для каждой из них характерны почвы с определенным строением профиля. Так, почвы образующихся пятен отличаются от почв основных поверхностей отсутствием органогенных горизонтов, но сходным строением нижележащей толщи. Для них в качестве видового названия мы предлагаем включить термин „деградирующие“.

В почвах зрелых пятен криогенные процессы вызывают резкое изменение строения и химического состава горизонтов (Игнатенко, 1970, 1971). Последнее мы отмечаем путем введения в их название термина „деградированные“.

В почвах зарастающих пятен отмечены изменения, направленные в сторону восстановления почвенного профиля до исходного: под лишайниково-моховым покровом образуется маломощная подстилка, появляется оглеение и т.д. Это отражается в названии почвы путем введения термина „демутирующие“.⁴

Дальнейшее подразделение видов на подвиды производится по степени гумусированности (малогумусные — $< 1.5\%$, среднегумусные — $1.5-4.0\%$, многогумусные — $4-8\%$ гумуса), разложенности торфянистых горизонтов, засоленности или карбонатности, характеру распределения в почвенном профиле гумуса (гумусово-аккумулятивные, иллювиально-гумусовые, ретинизованные).

Таким образом, почвы таймырской тундры и лесотундры по морфогенетическому строению профиля подразделяются на 16 почвенных типов, объединенных в 6 надтиповых групп и 3 генетические общности. Выделенные типы почв по степени оглеения и выщелоченности профиля от карбонатов, по локализации наиболее оглеенных горизонтов, по наличию или отсутствию морфологически выраженной оподзоленности и по характеру органо-аккумулятивных горизонтов подразделены на 55 почвенных подтипов. Недостаточная изученность почв описываемого региона не позволила выявить все многообразие таксонов более низких рангов: родов, видов, подвидов и др.

⁴ Термин „демутация“ применяется в геоботанике для определения смен, происходящих в нарушенных растительных сообществах и идущих в направлении восстановления сообществ до естественных в данных биоклиматических условиях.

Л и т е р а т у р а

- Барановская А.В. О роли почвообразующих пород в процессе гумусонакопления. — Учен. зап. Ленингр. ун-та, 1951. Сер. биол. наук, вып. 27.
- Васильевская В.Д. Некоторые особенности почвообразования и классификации почв Западного Таймыра. — В кн.: Почвы мерзлотной области. Якутск, 1969.
- Васильевская В.Д., Иванов В.В. Тундровые глеевые почвы в долине р. Пясины (Западный Таймыр). — Почвоведение, 1971, № 11.
- Васильевская В.Д., Иванов В.В., Богатырев Л.Г. Природные условия и почвы территории стационара „Агапа“ (Западный Таймыр). — В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ. М., 1972, вып. 1.
- Васильевская В.Д., Поспелова Е.Б., Иванов В.В., Богатырев Л.Г. Температурный режим почв некоторых типов тундр стационара „Агапа“ в течение вегетационного периода. — В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ. М., 1974, вып. 2.
- Вильямс В.Р. Почвоведение. Земледелие с основами почвоведения. 6-е изд. М., 1949.
- Высоцкий Г.Н. Гидрологические и геобиологические наблюдения в Велико-Анадоле. — Почвоведение, 1900, № 1.
- Высоцкий Г.Н. Глей. — Почвоведение, 1905, № 4.
- Высоцкий Г.Н. Об ороклиматических основах классификации почв. — Почвоведение, 1906.
- Высоцкий Г.Н. Почвообразовательные процессы на песках. — Матер. к инстр. для исслед. песков в России. СПб., 1911.
- Высоцкий Г.Н. Лесоводные очерки. Минск, 1924. (Зап. Белорус. ин-та сельск. хоз-ва, вып. 3).
- Высоцкий Г.Н. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов. М., 1938.
- Герасимов И.П., Глазовская М.А. Основы почвоведения и географии почв. М., 1960.
- Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М., 1964.
- Глазовская М.А. Общие закономерности географии почв земного шара. — Вестн. МГУ, геогр., 1966а, № 4.
- Глазовская М.А. Принципы классификации почв мира. — Почвоведение, 1966б, № 8.
- Глазовская М.А. Почвы Мира. Основные семейства и типы почв. М., 1972.
- Городков Б.Н. Об особенностях почвенного покрова Арктики. — Изв. ВГО, 1939, № 10.

- Григорьев А.А. Почвы субарктических тундр и лесотундр Евразии в связи с наблюдениями в Большеземельской тундре в 1921 г. - Почвоведение, 1925, № 4.
- Гришина Л.А., Вирченко Е.П. Особенности распределения и состав органического вещества сопряженных тундровых ландшафтов. - В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973.
- Драницы Д.А. О некоторых зональных формах рельефа Крайнего Севера. - Почвоведение, 1914, № 4.
- Драницы Д.А. Северо-Енисейская экспедиция. - Предварит. отчет об организации и исполнении работ по исслед. почв Азиатской России в 1914 г., Пг., 1916.
- Завалишин А.А. К характеристике основных подтипов почв лесной зоны Европейской части СССР. - Сб. работ Центр. Музея почвоведения АН СССР, М.; Л., 1954, вып. 1.
- Замятчинский П.А. Выветривание полевых шпатов в связи с почвообразованием. - Тр. Почв. ин-та им. Докучаева, 1933, т. 8, вып. 1.
- Иванова Е.Н. Основные закономерности почв вдоль трассы Печорской ж.д. - Тр. Коми фил. АН СССР, сер. геогр., 1952, вып. 1.
- Иванова Е.Н. Опыт общей классификации почв. - Почвоведение, 1956, № 6.
- Иванова Е.Н. Некоторые закономерности строения почвенного покрова в тундре и лесотундре побережья Обской губы. - В кн.: О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М., 1962.
- Иванова Е.Н. Классификация почв СССР. М., 1976.
- Иванова Е.Н., Полынцева О.А. Почвы европейских тундр. - Тр. Коми фил. АН СССР, сер. геогр., 1952, вып. 1.
- Иванова Е.Н., Розов Н.Н. Систематика и номенклатура почв СССР. - В кн.: Докл. к VIII Междунар. конгр. почвоведов. Генезис, классификация и картография почв СССР. М., 1964.
- Игнatenko И.В. Почвы арктической тундры Югорского полуострова. - Почвоведение, 1963, № 5.
- Игнatenko И.В. Почвенные комплексы острова Вайгач. - Почвоведение, 1967а, № 9.
- Игнatenko И.В. О заболоченных и болотных почвах восточноевропейской тундры. - Почвоведение, 1967б, № 2.
- Игнatenko И.В. О почвах пятнистых тундр восточноевропейского Севера. - Докл. отд-ний и комис. ВБО, геогр. и плодородие почв, Л., 1970, вып. 13.
- Игнatenko И.В. Почвы основных тундровых биогеоценозов Западного Таймыра. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.

- Игнatenko И.В. Пояснительный текст к почвенной карте тундрового стационара Ботанического института АН СССР. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Игнatenko И.В. Почвы восточноевропейской тундры и лесотундры. Дис. на соиск. учен. степени докт. геогр. наук, М., 1977.
- Игнatenko И.В. Почвенный покров. - В кн.: Ары-Мас. Л., 1978.
- Игнatenko И.В., Кнорре А.В., Ловелиус Н.В., Норин Б.Н. Запасы фитомассы в типичных растительных сообществах лесного массива „Ары-Мас“. - Экология, 1973, № 3.
- Каплюк Л.Ф. Почвы Норильской долины. - Тр. Первой сибир. конф. почвоведов, Красноярск, 1962.
- Караваева Н.А. Основные генетические черты тундровых глеевых почв. - В кн.: Докл. к VIII Междунар. конгр. почвоведов. Генезис, классификация и картография почв СССР. М., 1964.
- Караваева Н.А. Тундровые почвы Северной Якутии. М., 1969.
- Караваева Н.А. Почвы тайги Западной Сибири. М., 1973.
- Караваева Н.А., Полтева Р.Н. Циклы пятнообразования в почвах лесотундры и тундры. - В кн.: Растительность лесотундры и пути ее освоения. М.; Л., 1967.
- Классификация и диагностика почв СССР. М., 1977.
- Ковда В.А. Основы учения о почвах. Общая теория почвообразовательного процесса. М., 1973, кн. 2.
- Коссович П.С. Почвообразовательные процессы как основа генетической почвенной классификации. - Журн. опытной агрономии, 1910, т. 2, кн. 5.
- Коссович П.С. Основы учения о почве. Спб., 1911.
- Лебедев А.Ф. Почвенные и грунтовые воды. 4-е изд. М.; Л., 1936.
- Ливеровский Ю.А. Почвы тундр Северного края. - Тр. Полярн. комис., 1934, вып. 19.
- Ливеровский Ю.А. Основные почвенно-географические понятия. - В кн.: Сб. почвенно-геогр. и ландшафтно-геохим. исследований. М., 1964.
- Ливеровский Ю.А. Почвы СССР. (Конспект избранных лекций). - М., 1965, вып. 1.
- Наумов Е.М. Таежные мерзлотные почвы Северной Колымы и Чукотки. - В кн.: Почвы мерзлотной области. Якутск, 1969. (Тез. докл. Всесоюз. конф. по мерзлотным почвам, 11-21 июля 1969 г.).
- Наумов Е.М. Влияние криогенеза на почвенный покров и почвенный профиль. - В кн.: Докл. 2-й Междунар. конф. по мер-

- элювиальности. Генезис, состав и строение мерзлых толщ и подземные льды. Якутск, 1973, вып. 3.
- Ногина Н.А. Влияние пород на подзолообразование в горной части Среднего Урала. - Тр. Почв. ин-та им. Докучаева, 1948, т. 28.
- Ногина Н.А. Почвы Забайкалья. М., 1964.
- Носин В.А. Почвы Тувы. М., 1963.
- Петров Б.Ф. Почвы Алтайско-Саянской области. - Тр. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева, 1952, т. 35.
- Полынов Б.Б. Почвенно-географический очерк Тырлинской горной тайги Амурской области. - Тр. почв.-ботан. экспед. по исслед. колонизац. районов Азиатской России. Ч. 1. Почвенные исследования 1909 г. Спб., 1911, вып. 5.
- Полынов Б.Б. К вопросу об "элювиальных почвах". - Почвоведение, 1949, № 11.
- Полынцева О.А., Иванова Е.Н. Комплексы пятнистой тундры Хибинского массива и их эволюция в связи с эволюцией почвенного и растительного покровов. - Тр. Почв. ин-та В.В. Докучаева, 1936, т. 13.
- Пономарева В.В. К познанию гумусо-иллювиального подзолообразовательного процесса. - Учен. зап. Ленингр. ун-та, 1951. Сер. биол. наук, вып. 27.
- Прокошев В.Н. Повышение плодородия песчаных и супесчаных почв дерново-подзолистого типа. М., 1952.
- Роде А.А. Подзолообразовательный процесс. М.; Л., 1938а, сб. 6.
- Роде А.А. К вопросу о рыхлых наносах как продуктах выветривания. - В кн.: Пробл. сов. почвоведения. М.; Л., 1938б, сб. 6.
- Рожнова Т.А. Почвообразование на песчаных породах в лесной зоне северо-запада европейской части СССР. - Учен. зап. Ленингр. ун-та, 1954, № 174. Сер. биол. наук, вып. 36.
- Рожнова Т.А. Почвенный покров Карельского перешейка. М.; Л., 1963.
- Розанов Б.Г. Почвенная номенклатура на русском и иностранном языках. М., 1974.
- Розов Н.Н., Иванова Е.Н. Классификация почв СССР. (Принципы и систематический список почвенных типов). - Почвоведение, 1967а, № 2.
- Розов Н.Н., Иванова Е.Н. Классификация почв СССР. (Генетическая характеристика и диагностика основных подразделений). - Почвоведение, 1967б, № 3.
- Соболев С.С. Методика почвенных исследований песков степи и лесостепи. - Тр. Почв. ин-та им. Докучаева, 1938, т. 17.
- Соколов И.А. О некоторых сравнительно-генетических понятиях и терминах в почвоведении. - Почвоведение, 1967, № 10.

- Соколов И.А. О понятиях "зональный почвенный тип" и "почвенная зона". - В кн.: Лес и почва. Красноярск, 1968. (Тр. Всесоюз. науч. конф. по лесн. почвоведению, 13-19 июля 1965 г.).
- Соколов И.А. Особенности автономного полярно-бореального почвообразования на основных породах (плато Путорана). - В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973.
- Соколов И.А., Градусов Б.П. Почвообразование и выветривание на основных породах в условиях холодного гумидного климата. - Почвоведение, 1978, № 2.
- Соколов И.А., Розов Н.Н. Почвы. - В кн.: Север Дальнего Востока. М., 1970.
- Соколов И.А., Соколова Т.А. О зональном типе почв в области многолетней мерзлоты. - Почвоведение, 1962, № 10.
- Соколова Т.А., Соколов И.А. О горно-таежных почвах Восточного Забайкалья. - В кн.: О почвах Восточной Сибири. М., 1963.
- Таргульян В.О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М., 1971.
- Таргульян В.О., Караваева Н.А., Наумов Е.М., Тюлина Л.Н. Северный предел лесной растительности в районе Хатанги. - Тр. Аркт. ин-та, 1937, вып. 63.
- Фридланд В.М., Караваева Н.А., Руднева Е.Н., Соколов И.А., Таргульян В.О. при участии Н.Э. Веденской, И.В. Вишневской, Д.А. Тимофеева. Программа почвенной карты СССР в масштабе 1:2 500 000. М., 1972.
- Aaltonen V.T. Über die Bodenbildung in Finland. - Bodenkunde und Pflanzenernähr. 1940, Bd 21/22.
- Chernov Yu.I., Dorogostaiskaya E.V., Gerasimenko T.V., Ignatenko I.V., Matveyeva N.V., Parinkina O.M., Smirnova N.V., Stepanova I.V., Tomilin S.A., Vinokurov A.A., Zolensky O.V. Tareya, USSR. - In: Ross wall T., Heal O.W. Structure and functions of tundra ecosystems. Ecological Bulletin, NFR, 20. Papers presented at the IBP. Tundra Biome V. Intern. meet. biol. productivity of Tundra, Abisko, Sweden, 1974. Stockholm, 1975.
- Hill D., Tedrow J.C.F. Weathering and soil formation in the arctic environment. - Amer. J. Sci., 1961, vol. 259, N 2.
- Ignatenko I.V. Soils of Ary-Mas forest-island. In: Weelgolaski F.E., Ross wall T. (eds.). Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra.

Stockholm: IBP Tundra Biome Steering Committee, 1972.

I g n a t e n k o I.V. Soils of the main types of tundra biocoenoses in Western Taymyr. Hanover, New Hampshire, 1973.

N o r i n B.N., I g n a t e n k o I.V. Ary-Mas, USSR. - In.: R o s s w a l l T., H e a l O.W. Structure and functions of tundra ecosystems. Ecological Bulletins, NFR, 20. Papers presented at the IBP. Tundra Biome V. Intern. meet. biol. productivity of Tundra, Abisko, Sweden, 1974. Stockholm, 1975.

S o i l C l a s s i f i c a t i o n. A comprehensive system 7th approximation. Washington, 1960. Soils in Canada. Toronto, 1961.

М.С. Б о ч

БОЛОТА ТАЙМЫРСКОГО БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКОГО СТАЦИОНАРА (ПОС. ТАРЕЯ) И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

Ботанический институт им. В.Л. Комарова
АН СССР, Ленинград

В 1965 и 1967 гг. автором (совместно с В.И. Василевичем в 1967 г.) проводилось исследование болот стационара Тарей и прилегающих к нему с запада, севера и востока районов общей площадью около 80 км², а также на правом берегу р. Пясины напротив стационара и в устье р. Тарей, к западу от него. Болота занимают здесь до 30% площади (Боч, Василевич, 1975) и приурочены к высокой пойме р. Пясины и к днищам спущенных озер и другим депрессиям ее древней террасы и холмистого водораздельного пространства. Как в сибирских тундрах вообще, в этом районе господствуют полигональные болота¹ (Боч, 1972а, 1972б, 1974, 1975; Боч, Василевич, 1975; Боч, Мазинг, 1979), сложенные 4-5-угольными образованиями, так называемыми полигонами (откуда эти болота и получили свое название), размеры которых достигают 10х10-20х20 м. Каждый такой полигон включает 2 или 3 элемента: центральную часть (плоскую или пониженную - в виде мочажины), опоясывающий ее валик (имеется не во всех случаях), высотой 15-20 см, шириной 1.5-6 м с периметром 40-80 м, и трещину-канавку, окаймляющую каждый валик, 0.5-3 м шириной, и отделяющую один полигон от другого.

Полигональные болота рассматриваются нами как тип болота (подтип - по Пьявченко, 1955), подобно тому как существуют типы болот - бугристый, верховой, аапа. Болота этого типа образуются в результате морозной трещиноватости грунта в зоне сплошной вечной мерзлоты и имеют специфическую полигональную структуру рельефа, обуславливающую комплексный характер их растительности и почв. Комплексность этого порядка может быть отнесена к микрокомбинациям (Исаченко, 1969), а весь болотный массив в целом (т.е. расположенный в одной депрессии), представляющий собой систему микрокомбинаций, - к мезокомбинации, или к болотному урочищу (мезоландшафту) - по терминологии Е.А. Галкиной (1946).

¹ Болота, лишенные полигональной структуры и встречающиеся в ложбинах стока и по берегам озер, занимают в районе стационара незначительные площади и поэтому в данной статье не описываются.

Происхождение. Механизм формирования полигонального микрорельефа подробно описан в работах Б.Н. Городкова (1950), А.И. Попова (1953), Б.Н. Достовалова (1960), А.П. Тыртикова (1979) и многих других мерзлотоведов. Полигональные формы рельефа возникают под определяющим влиянием морозобойного растрескивания (на глубину 2–3 м) влажных иловатых отложений аллювиальных террас, дельт, берегов озер, лайд, спущенных озер и т.п. на 4–5-гранные отдельные полигоны. В трещинах от года к году скапливается вода и, замерзая, способствует формированию в них жил льда. Такая морозная трещиноватость грунта и накопление жильных льдов возможны лишь в суровых климатических условиях севера континентальной Сибири и при маломощном снежном покрове. За счет разрастания ледяных жил в трещинах происходит выпирание вверх прилегающих к ним участков полигонов, в результате чего формируются валики, способствующие накоплению воды в центре полигона, которая, промерзая, оказывает на них давление и с внутренних их сторон, формируя, таким образом, их внутреннюю границу. Полигональная сеть может быть современной, т.е. возникшей в позднем голоцене и продолжающей формироваться и в настоящее время, и более древней (реликтовой), разрушающейся или даже погребенной под минеральными наносами. Впервые деление тундровых болот на реликтовые и современные было дано Н.И. Пьявченко (1955). Это же отмечено в наших работах (Боч и др., 1971; Боч, 1974), а также А.П. Тыртиковым (1979) и И.Д. Даниловым и др. (1971) для района Тарей.

Типология. С вопросом о возрасте полигональных болот тесно связаны вопросы их морфологии. В.Н. Андреев (1938, 1955) предложил различать несколько морфологических вариантов полигонов, впоследствии дополненных и уточненных Н.И. Пьявченко (1955). На основании этого деления мною (Боч, 1974) была предложена типологическая схема полигональных болот тундровой зоны с учетом их подзональной приуроченности, морфологии, растительности и свойств торфа.

На рисунке приводится фрагмент этой схемы. В пределах каждого из подтипов (реликтового и современного) морфологические варианты представляют собой последовательные стадии развития (от А к Г), поэтому мы называем их морфолого-динамическими вариантами. Однако схема развития разных полигонов гораздо сложнее, что отмечалось В.Н. Андреевым (1955), В.В. Петровским (1959) и А.П. Тыртиковым (1979). Динамика полигональных болот требует специального обсуждения, что выходит за рамки данной статьи.

В северной полосе субарктических тундр, где расположена Тарей (Александрова, 1977), преобладают современные полигональные болота всех 3 вариантов, реликтовые же встречаются изредка (последние начинают занимать господствующее положение в южных субарктических тундрах и в лесотундре). Но и среди современных болот имеются старые разрушающиеся и молодые. В пределах одно-

Подтип и морфологический вариант	Микрорельеф	Профиль и план
1. Реликтовые (возраст – несколько тыс. лет) А. Плоские (high centre ice wedge polygons) Б. Вогнутые В. Вторично-валиковые (low centre ice wedge polygons) Г. Остаточные вторично-валиковые	Плоские бугры-полигоны, 4(5–6)-угольные, разделенные сетью мокрых канавок Отличается от предыдущего слегка вогнутой поверхностью бугра Отличается от предыдущего более глубокой просадкой в центре бугра Валики имеют вид отдельных фрагментов	
2. Современные (возраст – несколько десятков до тысячи лет) А. Плоско-полигональные (frost-crack polygons) Б. Валиково-полигональные (low centre ice wedge polygons) В. Остаточные валиково-полигональные	Плоские, слегка приподнятые полигоны, окруженные узкими трещинами Состоят из центральной мочажины, валиков и трещин-канавок, опоясывающих валик То же, но валики в виде разорванных цепочек (как в разделе 1, Г)	

Схема классификации полигональных болот стационара Тарей.

Заштрихованы центральные мочажины, озёрки и канавки, пунктиром показан уровень мерзлоты, черные клинья – жилы льда.
Для некоторых вариантов полигонов указаны их синонимы по американской терминологии (Голкинс и др., 1958; Уошберн, 1958; Brown, Kupsh, 1974).

го болотного массива могут встречаться полигоны различной формы, т.е. различных стадий развития. Хотя каждый такой массив возник одновременно как система в результате растрескивания грунта и последующего заболачивания полигонов, разные его участки могут находиться на разных стадиях развития, определяемых условиями их положения на болоте. Закономерного размещения в пределах одного массива различных участков (фаций, в понимании болотоведов – Боч, Мазинг, 1979) не наблюдается.

Флора болот Тарей богата и разнообразна, составляя 32% всей флоры района (см. таблицу).

Для сравнения упомянем, что на верховых и аапа-болотах Северного Предуралья для сходного по площади района отмечено лишь 76 видов растений (46 сосудистых и 30 мохообразных), т.е. в 2 раза меньше (Боч, Оленская, 1980). Относительно небольшое количество облигатных (т.е. встречающихся только на болотах в данном районе) видов (47), составляющих 34% флоры болот, характерно и для бореальных болот Евразии (Богдановская-Гиензф, 1946), т.е. это типично „болотное“ явление. Но среди этих видов в Тарее встречаются и такие, которые находятся здесь на северной границе своего ареала, как например *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus* и *Carex rotundata*. Их продвижение на север

Количество видов высших растений на болотах Тарей

Растения	Количество видов				
	в районе	на болотах			
		факультативные	облигатные	всего	% от общего количества
Сосудистые	239	43	7	50	21
Мохообразные:					
печеночные	46	22	3	25	54
сфагновые	17	5	12	17	100
бриевые	145	24	25	49	34
Всего	447	94	47	141	32

Примечание. Данные о составе и экологической приуроченности видов сосудистых растений района взяты из работы Т.Г. Полозовой и Б.А. Тихомирова (1971), печеночных мхов – А.Л. Жуковой (1973), листостебельных мхов – Л.С. Благодатских (1973) и М.С. Боч (1972а). Состав флоры болот охарактеризован в основном по материалам автора. Лишайники не учтены из-за их незначительного участия в растительности болот.

возможно лишь по болотным местообитаниям, которые не только в тундре, но и в других природных зонах являются форпостами расширения границ ареалов ряда видов. Так, по болотам распространяются на юг, за пределы таежной зоны *Betula nana*, *Rubus chamaemorus* и др. Наиболее специфичными болотными видами являются бриевые и особенно сфагновые мхи.

Растительность. На полигональных болотах растительность носит комплексный характер, проявляющийся в закономерном чередовании 3 или 2 фитоценозов: на валиках, в мочажине и в трещине-канавке или на плоском полигоне и в трещине-канавке. В мочажине и в канавке могут одновременно произрастать сообщества фрагментов 2–3 ассоциаций, но в целом их растительность более однородна (из-за более однородных условий нанорельефа, а следовательно, и увлажнения), чем растительность валиков и плоских полигонов. Детальному анализу структуры растительности полигональных болот посвящена работа В.В. Петровского (1959). Проведенное нами (Боч, Василевич, 1969; Боч и др., 1969, 1970) специальное исследование структуры растительности валиков и подстилающих их почв показало, что разнообразие растительности в пределах валика растет непрерывно, проявляясь во все новых комбинациях видов с разным покрытием. Такую растительность нельзя считать пространственно однородной. По Б.Н. Норину (1979), специально изучавшему структуру растительности тундры, покров валиков может быть рассмотрен как комплекс синузий и фрагментов фитоценозов. Но, учитывая ограниченный размер валиков и их замкнутую форму, можно считать, что возможности этого местообитания не исчерпаны, и будь валик длиннее, закономерность мозаичных пятен смогла бы на нем проявиться. Поэтому мы рассматриваем неоднородную растительность каждого валика как один фитоценоз со сложной мозаичной структурой, которая представлена неполно из-за его пространственной ограниченности. Растительность типичных (низких – высотой 15–20 см) валиков и плоских полигонов представлена в основном следующими ассоциациями: 1) *Carex stans*-*Salix reptans*-*Dryas punctata*-*Aulacomnium turgidum*+*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*+*Dicranum elongatum* (иногда вместо одного из этих 3 мхов доминирует *Tomenthypnum nitens*); 2) *Carex stans*-*Salix reptans*-*Aulacomnium turgidum*+*Tomenthypnum nitens*; 3) на более низких участках валиков отмечена ассоциация *Eriophorum angustifolium*-*Dryas punctata*-*Sphagnum warnstorffii*+*Hylocomium splendens*.

Пушицевые сообщества были описаны и на молодом, только начинающем зарастать валике (ассоциация *Eriophorum angustifolium*+*E. brachyantherum*). Пушицевая стадия как начальная при зарастании валиков отмечена и А.П. Тыртыковым (1979).

На более развитых сухих и высоких валиках более старых полигональных болот господствуют: 1) *Betula exilis*-*Salix pulchra*-*Carex stans*-*Vaccinium vitis-idaea*-*Aulacomnium pa-*

lustre+Hylocomium splendens var. alaskanum+Tomenthypnum nitens (иногда с Dicranum elongatum); 2) Betula exilis+Pyrola grandiflora-Dryas punctata-Sphagnum teres-Hylocomium splendens; 3) Cassiope tetragona-Dryas punctata-Hylocomium splendens+Aulacomnium turgidum+Rhytidium rugosum.

На каждом валике общее число видов составляет 70–80 (30–35 – сосудистых растений, 25–30 – мхов и 10–15 – лишайников). Среднее покрытие трав и кустарничков – 10–20%, мхов – до 80%. Глубина протаивания мерзлоты под валиками (в конце августа) – 15–35 см и зависит от их высоты: чем ниже и сырее участок, тем глубже сезонное протаивание почвы.

Основные сообщества мочагин и трещин-канавок: 1) Carex stans-C. chordorrhiza-Drepanocladus latifolius+Meesia triquetra; 2) C. stans-C. chordorrhiza-Drepanocladus revolvens-Cinclidium subrotundum; 3) C. stans-C. chordorrhiza-Drepanocladus intermedius+Meesia triquetra; 4) C. stans-Hierochloa pauciflora-Drepanocladus revolvens+D. vernicosus+Cinclidium subrotundum; 5) Eriophorum angustifolium-Drepanocladus latifolius; 6) Duponthisa fisheri-C. stans-Drepanocladus vernicosus-Cinclidium subrotundum.

Видовое разнообразие в этих переувлажненных местообитаниях меньше, чем на валиках, и включает 25–30 видов (15–20 – сосудистых растений и до 10 – мхов). Уровень воды колеблется от –15 до +5–20 см (в озерах и эродированных протаивающих трещинах-канавках). Мерзлота протаивает здесь глубже – до 20–40 см.

Определенных закономерных сочетаний тех или иных сообществ валиков с таковыми мочагин не наблюдается. Фитоценологическое разнообразие этих комплексов почти не повторяется.

Растительность болот стационара кратко охарактеризована в статьях Н.В. Матвеевой (1978) и Н.В. Матвеевой и др. (1973). Авторы подходят к пониманию этой растительности и самих болот иначе, чем я, поэтому далее следует остановиться на этих разногласиях. В указанных работах не используется предлагаемая еще с 30-х годов В.Н. Андреевым морфологическая классификация полигональных болот, и поэтому их начальная и конечная стадии развития, т.е. плоскополигональные образования, попадают в разряд „тундрово-болотного комплекса“. На основании сходства растительности плоских полигонов и тундр (в чем это сходство – в статьях не показано) к болотам относятся лишь трещины-канавки между полигонами. Между тем упоминается, что и валики полигональных болот сходны с тундрами, однако авторы не считают нужным относить их к тундрам. Действительно, из-за большей сухости облик растительности валиков и плоских полигонов менее болотный вплоть до сплошного господства тундровых кустарничков и мезофильных бриевых мхов – на наиболее высоких элементах нанорельефа. Но такое явление характерно и для болот других типов – бутристых

и верховых грядово-мочажинных, где на сухих грядах, кочках и буграх могут господствовать кустарнички, лесные бриевые мхи (Dicranum, Polytrichum, Pleurozium schreberi и др.) и лишайники. Однако никто не рассматривал их как комплексы тундровой или лесо-болотной растительности. Нельзя искусственно изымать отдельные части из единой системы болотного образования и относить их к неболотным. Системный подход к естественным образованиям не допускает таких подходов. На примере Тарей микрোকлиматологами (Романова, 1978), почвоведом (Игнатенко, 1971; Васильевская, Колпашикова, 1978) и другими специалистами было показано, что параметры и состав соответствующих компонентов (микrokлимата, почв, микроорганизмов) полигональных болот в целом иные, чем в тундрах. Резко отличаются болота и по запасам фитомассы (Ходачек, 1969; Шамурин и др., 1972). Наши исследования (Боч, Василевич, 1969; Боч и др., 1969, 1970) показали различия в составе и структуре растительности валиков и плоских полигонов с растительностью тундр. Нельзя забывать и о том, что на болотах имеется торф, а в тундрах его нет. Очевидно, из-за кажущегося сходства растительности тундр и болот авторы не выделили болотной растительности при классификации растительности стационара и она распределилась среди других типов: кустарничкового, травяного, мохового и т.п. Таким образом, такой заметный элемент растительности стационара, как болота, „растворился“ среди тундровых типов растительности и в очерке растительности стационара, и на ее карте (Матвеева, 1978). Авторы статей формально подошли к классификации болот и их растительности, не показав их отличий от тундр, динамические связи и сложную структуру растительности. Даже в порядке дискуссии ими не упомянуты иные подходы к картированию и классификации тундровых болот и их растительности, развиваемые с 30-х годов и позже (Андреев, 1938, 1955; Пьярченко, 1955; Eurola, 1971; Боч, 1974; Боч, Василевич, 1975, и др.).

Торфа тундровых болот, особенно полигональных, практически не изучены. Только в последние годы появились данные об их химических и физических свойствах, полученные на ряде тундровых стационаров, в том числе и в Тарее (Боч и др., 1969, 1970; Игнатенко, 1971; Боч, 1972а, 1972б; Васильевская, Колпашикова, 1978).

Отложения реликтового торфа мощностью 2–4 м в Тарее были обнаружены один раз (Данилов и др., 1971). Они могут быть встречены лишь на обнажениях по берегам рек, распадков и т.д., а в настоящее время погребены минеральными наносами и покрыты тундровой растительностью. Древние торфа представляют интерес для изучения процессов торфообразования в иные климатические эпохи и для познания смен растительности тундровой зоны в голоцене. При исследовании болот Тарей нам приходилось иметь дело лишь с маломощными торфами современных болот, что характерно не только для данного стационара, но и для других районов северных субарктических и арктических тундр, если судить по многочисленным литературным источникам и собственным наблюдениям. Под мочажина-

ми толщина слоя торфа варьирует от 15 до 40 см (в зависимости от возраста, т.е. от стадии развития), а под валиками торфа – 7–20 см. Ботанический состав тундровых современных болот, Тарейских в частности, очень однороден. В мочажинах верхние 10 см торфа осоково-гипновые, ниже или такие же, или осоковые, или гипновые. Под валиками откладываются чаще чисто осоковые торфа из остатков *Carex stans*, реже – осоково-гипновые. Все остальное видовое разнообразие растительности и особенно валиков полигональных болот в торфе не отражено. По данным тундрового биота (*Soil organisms...*, 1974), разложение растительных остатков в северных субарктических тундрах по сравнению с южными субарктическими довольно замедленное, например в Тарее годовое разложение стандартных образцов целлюлозы (картон) на болоте – 4.6%, а на верховых болотах Ленинградской обл. (по моим данным) – 20–40% (в зависимости от участка болота), на верховых болотах Великобритании – 26%.

Фитомасса полигональных болот довольно значительна и почти вдвое превышает таковую тундр. Она составляет около 200 ц/га, причем основная ее часть состоит из массы мхов. Надземная фитомасса валиков почти в 2,5 раза выше, чем в мочажинах, и в ней тоже преобладают мхи. Но подземная масса на болоте, особенно в мочажине, во много раз превышает надземную и состоит на валике преимущественно из цветковых растений, а в мочажине – из мхов. Возможно, что величина подземной биомассы сильно завышена из-за трудностей различия живых и мертвых растений, т.е. уже перешедших в торф. Но данные по надземной массе сомнений не вызывают, а она превышает надземную массу Карельских аапа-болот. Г.А. Елица и О.Л. Кузнецов (1977) рассчитали, что прирост торфа осуществляется на Карельских болотах в основном за счет мхов, которые слабо разлагаются и составляют основную часть надземной фитомассы и ее прироста. В меньшей мере торф прирастает за счет подземной массы цветковых. Продуктивность кустарничков в тундре ничтожна – 4 ц/га (Горчаковский, Андреяшкина, 1972), а их разложение – 10–18% в год; продуктивность же и разложение травянистых растений (*C. stans* и *Calamagrostis langsdorffii*) гораздо выше – 35 ц/га и 34% в 1 год. Таким образом, на валиках торфообразование может осуществляться только за счет мхов и осок, так как первые имеют большую массу и значительный прирост, а продуктивность осок, которая не играет большой роли в растительности валиков по массе, велика по сравнению с кустарничками, к тому же она быстрее разлагается и раньше переходит в торф.

На основании близкого состава жизненных форм на грядах карельских аапа-болот и на валиках полигональных и в мочажинах болот обоих типов и сходной фитомассы этих болот можно предположить, что исходного материала для торфообразования на полигональных болотах достаточно. Поэтому остается принять положение, что торфа этих болот начали откладываться недавно. Это мнение было высказано и Н.И. Пьявченко (1955) для объяснения маломощ-

ности тундровых торфов. Единственная известная датировка по C^{14} абсолютного возраста торфа с валика полигонального болота на о-ве Шпицберген (Eurola, 1971) указывает на его молодой возраст – 70±110 лет. При мощности этого торфа 12,5 см его годовой прирост составил около 1 мм в 1 год. Такая цифра кажется очень большой, так как для бугристых болот лесотундры Западной Сибири прирост составляет 0,2 мм в 1 год и постепенно повышается к югу, достигая 1 мм на верховых болотах зоны хвойно-широколиственных лесов (Боч, Мазинг, 1979). Но, возможно, что в условиях атлантического климата о-ва Шпицберген прирост торфов значительнее, чем в континентальной Сибири.

Торфа полигональных болот отличаются довольно высокой разложённостью (25–40%) и значительной примесью минеральных частиц – тонкого ила и песка, что выражается в их высокой зольности (65–79%) (Боч и др., 1969, 1970; Игнатенко, 1971; Боч, 1972а; Васильевская, Колпашикова, 1978). Кислотность торфов выше, чем минеральных почв, – 4,5–5,8 и возрастает к нижним слоям. Торфа валиков менее кислые и характеризуются более высоким содержанием кальция, азота и железа, чем торфа мочажин, и в них также больше гумуса. По нашим данным (Боч и др., 1971), торфа болот арктических и северных субарктических тундр имеют большую зольность и степень разложения, чем торфа более южных районов тундры.

Элементарный состав торфов (%) (почти сходный в мочажине и на валике): C^2 – 48–52, H^2 – 6,4–7,05, N^2 – 5,6–8,5, S^2 – 2,0–2,7, O^2 – 32,8–34,2, что свидетельствует о бедности торфов углеродом и о большем содержании в них по сравнению с бореальными торфами водорода, серы и азота. Теплота сгорания торфов невысокая и равна 4489–4983 ккал/кг, что хорошо увязывается с малым количеством углерода в торфах (в бореальных торфах обычно содержится до 55–58% углерода и их теплота сгорания – 5500 ккал/кг и выше). Все эти данные свидетельствуют о специфике торфов полигональных болот.

Л и т е р а т у р а

- Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977.
- Андреев В.Н. Обследование тундровых оленьих пастбищ с помощью самолета. – Тр. Науч.-исслед. ин-та полярн. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва, сер. оленеводство, 1938, вып. 1.
- Андреев В.Н. Дешифрирование по аэроснимкам различных типов тундр и их аэровизуальная характеристика по морозной трещиноватости. – В кн.: Географический сборник. М.; Л., 1955, вып. 7.
- Благодатских Л.С. Листостебельные мхи района Тарейского стационара (Западный Таймыр). – В кн.: Био-

- геоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Богдановская-Гиенэф И.Д. Происхождение флоры бореальных болот Евразии. - В кн.: Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946, т. 2.
- Боч М.С. Использование индикационных свойств растительности болот для установления типа питания. - В кн.: Принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., 1972а.
- (Боч М.С.) B o t s h M.S. Some problems of Mire study in the tundra. - Proc. IV Intern. peat congress. Helsinki, 1972b, vol. 1.
- Боч М.С. Болота тундровой зоны Сибири (принципы типологии). - В кн.: Типы болот СССР и принципы их классификации. Л., 1974.
- Боч М.С. Болота низовьев реки Индигирки (в пределах тундровой зоны). - В кн.: Флора. Систематика и филогения растений. Киев, 1975.
- Боч М.С., Василевич В.И. Исследование структуры растительности валиков полигональных тундровых болот. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Тарту, 1969.
- Боч М.С., Василевич В.И. Опыт крупномасштабного картирования растительности тундры (на примере Западного Таймыра). - В кн.: Аэрометоды изучения лесных ландшафтов. Красноярск, 1975.
- Боч М.С., Василевич В.И., Игнатенко И.В. О связи растительности и почв в некоторых типах тундр и полигональных болот. - Бот. журн., 1969, т. 54, № 8.
- Боч М.С., Василевич В.И., Игнатенко И.В. Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне. - Экология, 1970, № 5.
- Боч М.С., Герасименко Т.В., Толчельников Ю.С. Болота Ямала. - Бот. журн., 1971, т. 56, № 10.
- Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979.
- Боч М.С., Оленская Н.М. Болота Якшинского участка. - В кн.: Взаимосвязь компонентов экосистем лесов и болот средней тайги Северного Предуралья. Л., 1980.
- Васильевская В.Д., Колпащикова Г.А. Изменение состава почвенных растворов и некоторых свойств почв стационара "Тарей" в течение вегетационного периода. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Галкина Е.А. Болотные ландшафты и принципы их классификации. - В кн.: Сб. работ БИН АН СССР, выполненных в Ленинграде за 3 года Великой Отечественной войны (1941-1943). М.; Л., 1946.
- Гоккинс Д., Карлстром Т., Блэк Р., Вильямс Д., Певе Т., Фернальд А., Мюллер Е. Постоянномерзлотные породы и грунтовые воды Аляски. - В кн.: Мерзлые породы Аляски и Канады. М., 1958.
- Городков Б.Н. Морозная трещиноватость грунтов на Севере. - Изв. ВГО, 1950, т. 82, вып. 5.
- (Горчаковский П.Л., Андреяшкина Н.И.) G o r c h a k o v s k y P.L., A n d r e y a s h k i n a N.I. Productivity of some shrub, dwarf shrub and herbaceous communities of forest tundra. - In: Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra (Leningrad, 1971). Stockholm, 1972.
- Данилов И.Д., Попов А.И., Смирнова Т.И. Геолого-геоморфологическое и мерзлотное строение района Таймырского стационара (устье Тарей). - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Достовалов Б.Н. Закономерности развития тетрагональных систем ледяных и грунтовых жил в дисперсных породах. - В кн.: Перигляциальные явления на территории СССР. М., 1960.
- Елина Г.А., Кузнецов О.Л. Биологическая продуктивность болот Карелии. - В кн.: Стационарное изучение болот и заболоченных лесов. Петрозаводск, 1977.
- Жукова А.Л. Видовой состав и распределение печеночных мхов в растительных сообществах района Таймырского стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Игнатенко И.В. Почвы основных типов тундровых биогеоценозов Западного Таймыра (на примере стационара Ботанического института АН СССР). - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Исаченко Т.И. Сложение растительного покрова и картографирование. - В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., 1969.
- Матвеева Н.В. Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Матвеева Н.В., Полозова Т.Г., Благодатских Л.С., Дорогостайская Е.В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Норин Б.Н. Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л., 1979.
- Петровский В.В. О структуре растительных ассоциаций валиковых полигональных болот в низовьях р. Лены. - Бот. журн., 1959, т. 44, № 10.
- Полозова Т.Г., Тихомиров Б.А. Сосудистые растения района Таймырского стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Попов А.И. Вечная мерзлота в Западной Сибири. М., 1953.

- Пьявченко Н.И. Бугристые торфяники. М., 1955.
- Романова Е.Н. Микро- и мезоклиматы Таймыра. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Тыртиков А.П. Динамика растительного покрова и развитие мерзлотных форм рельефа. М., 1979.
- Уошберн А.Л. Классификация структурных грунтов и обзор теорий их происхождения. - В кн.: Мерзлые породы Аляски и Канады. М., 1958.
- Ходачек Е.А. Растительная масса тундровых фитоценозов западного Таймыра. - Бот. журн., 1969, т. 54, № 7.
- (Шамурин В.Ф., Полозова Т.Г., Ходачек Е.А.) Schamurin V.F., Polozova T.G., Chodachek E.A. Plant biomass of main plant communities at the Tareya station (Taimyr). - In: Proc. IV Intern. meet. biol. productivity of Tundra (Leningrad, 1971). Stockholm, 1972.
- Brown R.I.C., Kupsch W.O. Permafrost terminology. Ottawa, 1974.
- Eurola S. The middle arctic mire vegetation in Spitsbergen. - Acta agraria fenn., 1971, N 123.
- Soil organisms and decomposition in tundra. - Proceed. working groups meeting (Fairbanks, August 1973). Stockholm, 1974.

Н.М. Деева

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ТАЙМЫРСКОГО БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКОГО СТАЦИОНАРА

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград

Более чем за столетний период исследования фенологии растений Арктики накопилось довольно большое количество работ, содержащих сведения по разным районам этой обширной территории, но многие из них, особенно сведения ранних исследователей, отрывочны и весьма ограничены. И лишь в недавнее время как в нашей, так и в других странах стали проводиться стационарные и детальные работы по фенологическому развитию растений Арктики. В 50-60-х годах текущего столетия кроме исследования фенологического развития отдельных видов растений и растительного покрова как элемента ландшафта в целом (Александрова, 1961) на Крайнем Севере начинаются работы и по изучению сезонного развития растительных сообществ, представляющие определенный практический и теоретический интерес. В последнее время отмечено возрастание роли фенологических исследований при выполнении различного рода работ и в первую очередь при изучении продуктивности тундровых растительных сообществ, о чем убедительно свидетельствовало широкое развертывание подобных работ в период проведения МБП (Svoboda, 1972, 1973; Bliss, Kerik, 1973; Muc, 1973; Wielgolaski, 1974; Wielgolaski, Kärenlampi, 1975). В настоящее время исследователи уже не довольствуются только полевыми наблюдениями, но проводят и экспериментальные работы, помогающие в решении вопроса о роли факторов внешней среды в сезонном развитии растений. Работы этого направления пока малочисленны (Mooney, Billings, 1960; Billings, Mooney, 1968).

К изучению фенологии растений п-ова Таймыр обращались многие исследователи. Отдельные фенологические сведения о растениях Таймыра имеются в работах А.Ф. Миддендорфа (1860-1867) и Н.С. Федорова (1929). Результаты более детальных и углубленных фенологических исследований таймырских растений приводятся в работах Б.А. Тихомирова (1950, 1956а, 1956б, 1963), И.Г. Серебрякова (1963), Н.Г. Москаленко (1966а, 1966б), Е.А. Ходачек (1969, 1973, 1974), Г.С. Малышевой (1974), Н.М. Деевой (1976а, 1976б), Т.Г. Полозовой, Н.М. Деевой (1978).

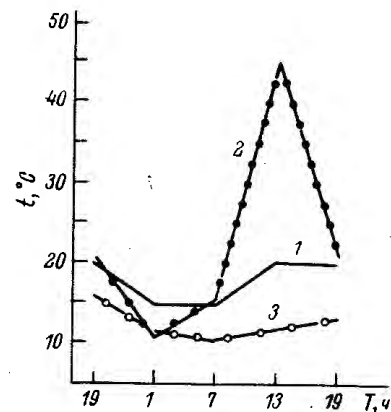
С 1967 по 1977 г., т.е. с момента развертывания комплексных работ, на Таймырском стационаре проводились и фенологические исследования. Некоторые результаты этих многолетних наблюдений за фенологическим развитием растений и растительных сообществ стационара частично опубликованы ранее (Деева, 1976а, 1976б; Полозова, Деева, 1978). Описание растительного покрова стационарных участков, выбранных для комплексных исследований, в том числе и для фенологических, приводится в статье Н.В. Матвеевой и др. (1973). Данные по термическому режиму этих участков имеются в работах Е.Н. Романовой (1971, 1978), по динамике оттаивания почв - Н.В. Матвеевой (1971), по условиям снегонакопления - Т.Г. Полозовой, Н.М. Деевой (1978).

Фенологические наблюдения проводились на постоянных площадках в дриадово-осоково-моховой пятнистой и мелкобугорковой тундрах, на полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе, на серии площадок вдоль склона коренного берега р. Пясины. В 1974 и 1975 гг. наблюдения велись и вдоль фенологического профиля через долину одного из распадков р. Пясины, охватившего местообитания, контрастные по экологическим условиям и по составу растительности. В процессе наблюдений через каждые 2-4 дня регистрировалось наступление основных фенологических фаз: вегетации, бутонизации, цветения, созревания плодов, обсеменения, осеннего расцветивания и листопада. Кроме этого, в 1974 и 1975 гг. для 50 наиболее распространенных видов растений (повторность - 10-20 генеративных побегов для каждого вида) проводились и ежедневные фенологические исследования.

Ряд экологических характеристик исследуемых растительных сообществ приводится в табл. 1. Более подробно остановимся на термическом режиме стационарных участков как на одном из более важных факторов сезонного развития растений (Sørensen, 1941; Тихомиров и др., 1960; Медведев, 1964; Шамурин, 1966, и др.). Проведенные нами измерения показали, что температура поверхности растительного покрова, особенно в теплые солнечные дни, значительно отличается от температуры воздуха на высоте 1.5 м. Особенно велика разница между температурой воздуха и температурой поверхности растительных дернин южного склона коренного берега: так, 1 августа 1975 г. в 13 ч. температура воздуха поднялась до 20.2°, растительные же дернины прогрелись до 45.5° (рис. 1). Еще больших величин в теплые полуденные часы может достигать разница температур растительного покрова и почвы. В ночные часы температурные различия сглаживаются, нередко поверхность дернин холоднее воздуха. В прохладные и пасмурные дни разница температур по вертикальному профилю выражена слабо.

Сравнение среднесуточных температур поверхности растительного покрова разных участков показало, что на протяжении

Рис. 1. Суточный ход температуры воздуха на высоте 1.5 м (1), на поверхности растительного покрова (2) и почвы на глубине 5 см (3) на южном склоне коренного берега. 1 VIII 1975.



Т а б л и ц а 1

Некоторые экологические характеристики исследуемых растительных сообществ

Сообщество	Глубина снежного покрова в зимний период (см)	Сроки схода снега		Глубина максимального оттаивания почвы (см)	
		1968 г.	1975 г.	1968 г.	1975 г.
Дриадово-разнотравное	-	15 VI	1 VI	120	120
Пятнистая тундра	20	17-18 VII	3 VI	64	70
Мелкобугорковая тундра	40	29-30 VII	10 VI	47	64
Полигональное болото	60	2-3 VII	17 VI	45	50
Болотно-тундровый комплекс	60	2 VII	12 VI	45	55

всего вегетационного периода они наиболее высоки на южном склоне коренного берега р. Пясины (табл. 2), получающем большее, в полуденные часы почти в 1.5 раза, количество прямой радиации (Романова, 1971). Среднесуточные температуры поверхности мохового покрова всех остальных (в отличие от первого), горизонтально расположенных участков довольно близки и различаются между собой от долей градуса до 3°.¹

¹ Сравнение термического режима здесь и далее проводилось отдельно для понижений рельефа всех исследуемых сообществ и отдельно для повышений рельефа.

Сезонный ход среднесуточных температур поверхности растительного покрова исследуемых участков. 1974 г.

Показатель	Участки	Июнь					Июль							Август		
		10	15	20	25	1	5	10	15	20	25	30	5	10	15	
Температура ($^{\circ}\text{C}$) поверхности растительного покрова:	Дриадово-разнотравное сообщество					9.2	7.5	4.8	7.9	14.9	16.2	13.0	4.7	12.6	8.2	
	Пятнистая тундра	1.6	3.1	0.9	4.7	6.2	5.7	4.2	6.1	13.9	15.0	12.6	3.7	11.0	7.6	
	Бугорковая тундра					4.3	3.1	3.2	3.4	12.7	14.5	11.4	3.5	9.2	7.4	
	Полигональное болото					4.8	2.7	3.1	3.5	11.9	13.4	12.0	4.1	10.6	7.5	
	Болотно-тундровый комплекс							3.6	5.0	12.6	15.1	11.4	5.0	10.6	7.4	
отрицательных элементов рельефа	Пятнистая тундра	2.8	2.5	1.1	4.0	5.5	4.5	3.6	4.5	12.1	15.0	12.1	4.4	10.4	7.6	
	Бугорковая тундра					7.9	4.5	5.0	5.0	13.0	16.3	12.5	4.6	10.4	9.2	
	Полигональное болото							9.4				11.7	4.0	9.2	7.7	
	Болотно-тундровый комплекс							9.3				12.2	4.4	8.4	7.8	
	Пятнистая тундра	3.3	3.2	0.8	3.5	5.9	4.7	4.0	4.6	10.4	12.5	11.7	4.0	8.9	7.5	
Температура ($^{\circ}\text{C}$) поверхности пят- на голого грунта																

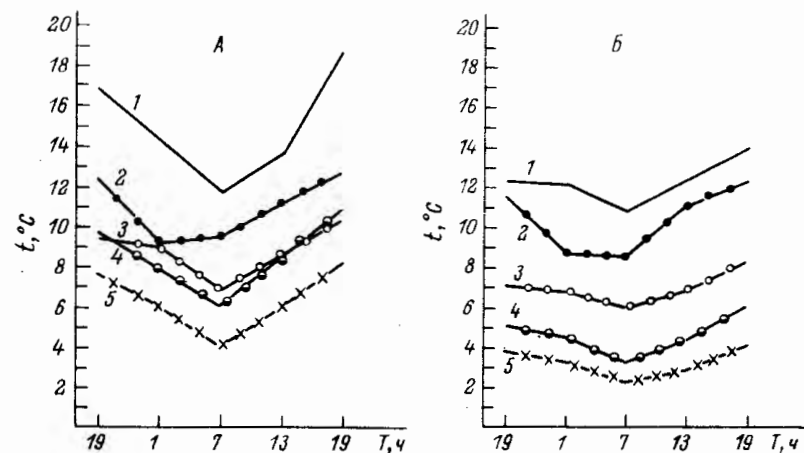


Рис. 2. Суточный ход температуры почвы повышенний рельефа исследуемых участков.

А - на глубине 5 см, Б - на глубине 10 см. 1 - дриадово-разнотравное сообщество, 2 - пятнистая тундра, 3 - бугорковая тундра, 4 - полигональное болото, 5 - болотно-тундровый комплекс.

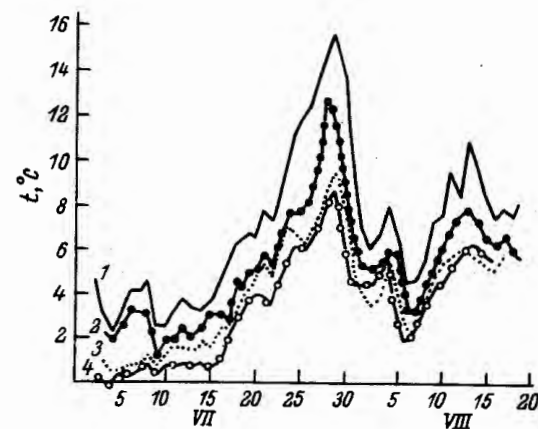


Рис. 3. Сезонный ход среднесуточных температур почвы повышенний рельефа исследуемых участков на глубине 5 см. 1974 г.

1 - дриадово-разнотравное сообщество, 2 - пятнистая тундра, 3 - бугорковая тундра, 4 - полигональное болото.

Более отчетливые различия между участками выявляются при сравнении максимальных температур поверхности растительного покрова (табл. 3): за сутки они варьируют в период вегетации от долей градуса до 10°. Более низкая максимальная температура отмечена на полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе. Закономерных отличий в минимальных температурах поверхности мохового покрова разных сообществ выявить не удалось.

Термический режим поверхности растительного покрова характеризуется тем, что именно здесь отмечены наибольшие колебания температур как в течение суток, так и на протяжении периода вегетации. Особенно велики суточные колебания температур на южных склонах: в июле они могут достигать 30°. В табл. 4 приводятся величины подекадных амплитуд абсолютных температур на поверхности растительного покрова разных участков.

Различия в термическом режиме верхнего слоя почвы разных сообществ проявляются довольно отчетливо. Суточные изменения температуры на глубине 5 и 10 см на разных участках в теплый солнечный день показаны на рис. 2. Самому интенсивному прогреванию южных береговых склонов способствует больший приток прямой радиации, слабо развитый моховой покров и более легкий механический состав супесчаных почв. Остальные участки располагаются в направлении уменьшения температуры почв: пятнистая тундра, мелкобугорковая тундра, полигональное болото и болотно-тундровый комплекс (рис. 3). В целом же можно сказать, что на протяжении всего вегетационного периода наибольшее количество тепла получают южные береговые склоны благодаря их выгодной экспозиции, углу наклона поверхности, а также раннему сходу снега, меньшее количество - пятнистые и бугорковые тундры, самое малое - полигональное болото и болотно-тундровый комплекс.

Сравнение сезонного развития основных растительных сообществ

В результате проведенного многолетнего исследования нами были получены сведения о сезонном развитии растительных сообществ северной части подзоны типичных тундр. До сих пор подобные работы были проведены в подзоне арктических тундр на о-ве Б. Ляховском (Александрова, 1960, 1961; Александрова, Жадринская, 1963), в фитоценозах арктического типа в районе бухты Тикси (Шамурин, 1960, 1966), в лесотундровой зоне (Москаленко, 1966а, 1966б; Полозова, Боч, 1970), в сообществах горных тундр Северного Урала (Булатова, 1978).

Сравним исследуемые нами сообщества по срокам прохождения основных стадий фенологического развития: начало вегетации;

Т а б л и ц а 3

Максимальные и минимальные температуры (°C) поверхности повышений исследуемых участков, 1974 г.

Сообщество	Июнь					Июль					Август				
	10	15	20	25		1	5	10	15	20	25	30	5	10	15
	Максимальная температура														
Дриадово-разнотравное						24.0	24.4	19.9	22.8	38.6	43.0	22.1	23.5	36.5	11.0
Пятнистая тундра	9.2	15.7	4.1	16.7		16.0	14.4	13.4	16.5	33.6	41.2	18.4	12.6	23.0	11.7
Бугорковая тундра						12.9	14.1	11.6	9.3	20.0	27.0	20.7	13.4	23.2	11.8
Полигональное болото						12.2	13.0	11.2	12.0	21.7	31.6	19.4	11.0	20.5	8.5
Болотно-тундровый комплекс								10.6	14.6	21.7	32.5	20.4	13.2	20.7	10.9
Минимальная температура															
Дриадово-разнотравное						-1.8	0.1	0.7	0.1	3.0	6.5	8.6	-3.2	0.2	5.2
Пятнистая тундра	-4.1	-3.1	-2.1	-4.2		-2.2	0.2	0.5	0.6	2.7	7.5	8.2	-3.4	0.0	5.6
Бугорковая тундра						-1.0	0.2	0.4	0.5	2.2	6.0	4.8	-4.6	-2.1	6.5
Полигональное болото						-0.5	-0.2	0.6	0.6	2.5	5.7	6.5	-2.0	0.1	5.9
Болотно-тундровый комплекс								0.5	0.4	-0.4	5.6	4.3	-5.0	-1.4	6.5

Таблица 4

Декадные амплитуды абсолютных температур ($^{\circ}\text{C}$) поверхности повышений

Сообщество	Июнь											
	I			II			III			I		
	макс.	мин.	разность	макс.	мин.	разность	макс.	мин.	разность	макс.	мин.	разность
Дриадово-разнотравное										34.2	-2.3	36.5
Пятнистая тундра	12.2	-3.9	16.1	22.0	-5.5	27.5	24.4	-4.8	29.2	21.1	-2.2	23.3
Бугорковая тундра										20.5	-2.0	22.5
Полигональное болото										27.8	-2.1	29.9
Болотно-тундровый комплекс												

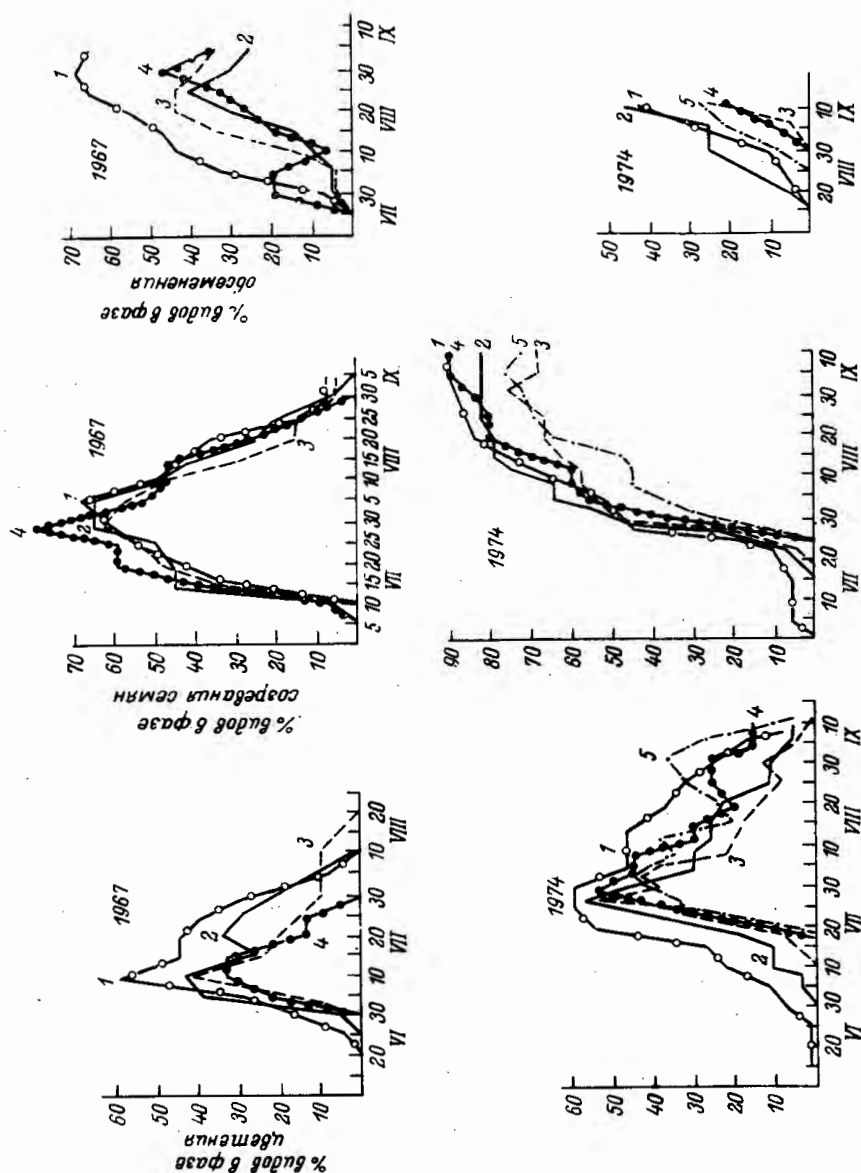
появление первых растений в фазе цветения; завязывание плодов и обсеменение; достижение максимума цветения, плодоношения и обсеменения. Самыми первыми, в начале-середине июня, приступают к вегетации растения дриадово-разнотравных, разнотравных и ряда других сообществ южных склонов коренного берега р. Пясины. Несколькими днями позже начинают вегетировать растения пятнистой тундры. Возобновление вегетации растений в бугорковой тундре в зависимости от условий года приходится на начало II-конец III декады июня. Наиболее поздно приступают к вегетации растения полигонального болота и болотно-тундрового комплекса: в условиях ранней весны - во II декаде июня, в условиях поздней - в I декаде июля, через месяц после возобновления вегетации растений дриадово-разнотравного сообщества берегового склона. Отличительной особенностью ритмики исследуемых сообществ является то, что все растения каждого из фитоценозов приступают к вегетации в сжатые сроки. Растения разных сообществ начинают вегетировать при разных термических условиях. В дриадово-разнотравной группировке берегового склона и в пятнистой тундре в годы с поздними веснами растения приступают к вегетации еще при отрицательных среднесуточных температурах воздуха, но при положительных - поверхности растительного покрова. Растения полигонального болота и болотно-тундрового комплекса начинают вегетацию

исследуемых участков. 1974 г.

	Июль						Август					
	II			III			I			II		
	макс.	мин.	разность	макс.	мин.	разность	макс.	мин.	разность	макс.	мин.	разность
	38.6	-2.2	40.8	46.6	4.1	42.5	38.6	-4.5	43.1	42.2	1.1	41.1
	35.6	-1.9	37.5	40.3	3.3	37.0	33.4	-4.4	37.8	36.0	-1.5	37.5
	21.6	-1.6	23.2	29.6	3.0	26.0	27.1	-5.1	32.2	27.8	-3.0	30.8
	24.5	-1.6	26.1	36.4	3.2	33.2	27.4	-4.0	31.4	29.0	-1.5	30.5
	24.7	-3.6	28.3	38.9	3.0	35.9	27.4	-5.0	32.4	30.2	-3.6	33.8

при положительных среднесуточных температурах воздуха, в связи с чем начальные фазы сезонного развития растений протекают здесь более быстрыми темпами.

Сроки начала вегетации определяют и сроки наступления последующих стадий фенологического развития. По времени появления первых растений в фазе цветения все сообщества располагаются в той же последовательности, что и по срокам начала вегетации. Данные о сроках появления в сообществах первых растений в фазе цветения, созревания семян и обсеменения и о сроках достижения максимумов цветения и плодоношения за ряд лет приводятся в табл. 5. Растения дриадово-разнотравного и ряда других сообществ южных береговых склонов начинают цвести в период установления положительных среднесуточных температур воздуха (середина-конец июня). В этот период в ночные часы нередки заморозки. Зацветание растений на полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе происходит при повышении среднесуточной температуры воздуха уже до $5-10^{\circ}$ (I и II декады июля). Несмотря на заметные различия в сроках появления первых цветущих растений, максимальное количество их во всех сообществах достигается в одни и те же или очень близкие сроки (в середине июля - в годы с теплым и в конце июля - в годы с холодным летом). Кривые, отражающие динамику плодоношения и диссеминации растений в разных



сообществах за ряд лет, представлены на рис. 4. Обращает на себя внимание очень быстрое достижение максимума цветения на полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе - в среднем через 10 дней с момента появления первых цветущих растений. Сезонный пик цветения в пятнистой тундре отмечен через 15-20 дней после возобновления вегетации. Важным показателем сезонного развития сообществ является и общая продолжительность цветения растений. Представление о соотношении периода вегетации и общего периода цветения в основных сообществах в контрастные по термическим условиям годы можно получить из рис. 5.

Различия между сообществами по срокам появления в них первых растений с завязавшимися плодами в каждый отдельный год значительно меньше (от нескольких дней до 3 нед), чем различия по срокам появления в них первых растений в фазе цветения (от 2 до 5 нед). Максимум видов в фазе плодоношения достигается в сообществах в конце июля-начале августа в годы с теплым летом, с холодным - лишь в конце августа-начале сентября. Продолжительность периода от момента появления первых растений с завязавшимися плодами до кульминации плодоношения во всех сообществах различна. В дриадово-разнотравном этот период в годы с теплым летом длится немногим более месяца, в годы с холодным летом - 2 мес, в пятнистой и бугорковой тундрах, в зависимости от погодных условий года, - 10-40 дней. Самое быстрое достижение сезонного пика плодоношения наблюдается на полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе - в среднем через 20 дней от начала плодоношения. Первые же растения с вызревшими плодами появляются во всех сообществах в близкие сроки, в теплые годы - в конце июля-начале августа, в холодные - в конце августа-начале сентября. Максимум обсеменяющихся растений во всех сообществах в исключительно теплые годы отмечен в конце II-начале III декады августа, в годы со средними термическими условиями - в конце августа-начале сентября. В годы с холодным летом плоды успевают вызреть лишь у единичных видов растений.

Итак, проведенное нами сравнение выявило наибольшее различие между сообществами по срокам начала вегетации. По мере прохождения последующих стадий сезонного развития эти различия сглаживаются.

Рис. 4. Динамика цветения, плодоношения и обсеменения растений в различных сообществах в 1967 и 1974 гг.

1 - дриадово-разнотравное сообщество, 2 - пятнистая тундра, 3 - бугорковая тундра, 4 - полигональное болото, 5 - болотно-тундровый комплекс.

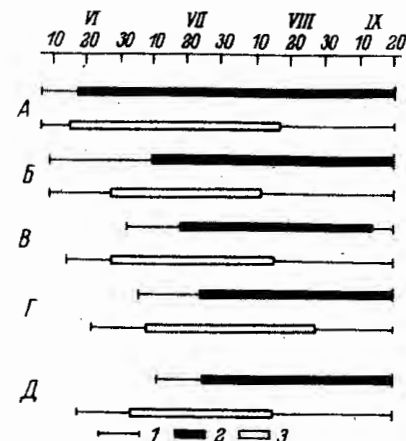
Таблица 5

Сроки прохождения основных фенологических стадий в исследуемых сообществах за ряд лет

Сообщество	Год	Сроки появления первых растений в фазе			Сроки максимума	
		цветения	созревания плодов	обсеменения	цветения	плодоношения
Дриадово-разнотравное	1967	21 VI	5 VII	31 VII		
Пятнистая тундра		30 VI	10 VII	31 VII	10 VII	25 VII
Бугорковая тундра		5 VII	10 VII	31 VII	10 VII	31 VII
Полигональное болото		5 VII	10 VII	31 VII	10 VII	31 VII
Дриадово-разнотравное	1968	26 VI	20 VII		25 VII	20 VII
Пятнистая тундра		5 VII	20 VII		25 VII	20 VII
Бугорковая тундра		10 VII	25 VII		25 VII	25 VII
Полигональное болото		14 VII	25 VII		5 VIII	15 VII
Болотно-тундровый комплекс		14 VII	25 VII		5 VIII	15 VII
Дриадово-разнотравное	1972	до 19 VI	4 VII	4 VIII	14 VII	8 VIII
Пятнистая тундра		25 VI	8 VII	8 VIII	14 VII	5 VIII
Бугорковая тундра		25 VI	14 VII	15 VIII	14 VII	8 VIII
Полигональное болото		30 VI	14 VII	15 VIII	14 VII	4 VIII
Болотно-тундровый комплекс		30 VI	14 VII	4 VIII	14 VII	8 VIII
Дриадово-разнотравное	1973		15 VII	20 VIII	27 VII	20 VIII
Пятнистая тундра			18 VII	15 VIII	22 VII	25 VIII
Бугорковая тундра		14 VII	22 VII	20 VIII	22 VII	20 VIII
Полигональное болото		18 VII	27 VII	20 VIII	27 VII	20 VIII
Болотно-тундровый комплекс		18 VII	27 VII	20 VIII	27 VII	20 VIII
Дриадово-разнотравное	1974	15 VI	5 VII	20 VIII	27 VII	2 IX
Пятнистая тундра		5 VII	18 VII	25 VII	27 VII	25 VIII
Бугорковая тундра		14 VII	22 VII	5 IX	27 VII	2 IX
Полигональное болото		22 VII	29 VII	5 IX	29 VII	5 IX
Болотно-тундровый комплекс		22 VII	29 VII	20 VIII	1 VIII	5 IX
Дриадово-разнотравное	1975	15 VI	25 VI	31 VII	15 VII	30 VII
Пятнистая тундра		25 VI	10 VII	31 VII	15 VII	30 VII
Бугорковая тундра		25 VI	10 VII	5 VIII	15 VII	30 VII
Полигональное болото		25 VI	10 VII	5 VIII	15 VII	30 VII
Болотно-тундровый комплекс		30 VI	10 VII	31 VIII	15 VII	5 VIII

Рис. 5 Соотношение общей продолжительности периода цветения растений в 1974 г. (2) и в 1975 г. (3) и продолжительность периода вегетации (1) в контрастные по температурным условиям годы.

А - дриадово-разнотравное сообщество, Б - пятнистая тундра, В - бугорковая тундра, Г - полигональное болото, Д - болотно-тундровый комплекс.



Дриадово-разнотравные, разнотравные и ряд других группировок, расположенных на южных береговых склонах с наиболее дренированными и теплыми почвами, относительно малой мощностью снегового покрова и наибольшей глубиной сезонного оттаивания почв, являются сообществами с самым продолжительным периодом вегетации, которым свойственны: растянутость кривых вегетации, наибольшая средняя продолжительность цветения отдельных видов растений, наличие длительно цветущих видов, богатство красочными аспектами. Полигональное болото и болотно-тундровый комплекс, занимающие местообитания, экологические условия которых противоположны тем, которые описаны выше, характеризуются наиболее коротким периодом вегетации, сжатостью кривых цветения, наименьшей средней продолжительностью цветения отдельных видов растений, отсутствием длительно цветущих растений и отсутствием аспектов, образованных цветущими растениями. Сообщества зонального типа, дриадово-разнотравно-моховая пятнистая и бугорковая тундры по отмеченным признакам занимают промежуточное положение.

Разногодичные изменения в сезонном развитии основных растительных сообществ

В Арктике, в условиях холодного и короткого лета, различия в сезонном развитии растений, связанные с неодинаковыми температурными условиями в разные годы, особенно контрастны.

Приведем краткую характеристику термических условий за 9-летний период наблюдений. На рис. 6 представлены кривые сумм положительных среднесуточных температур воздуха за ряд лет. Наибольшей суммой температур отличался 1975 г. (757.3°), самой малой - 1968 г. (390.2°). Более всего приблизился к средней многолетней сумме температур 1973 г. (643.1°). Сумма

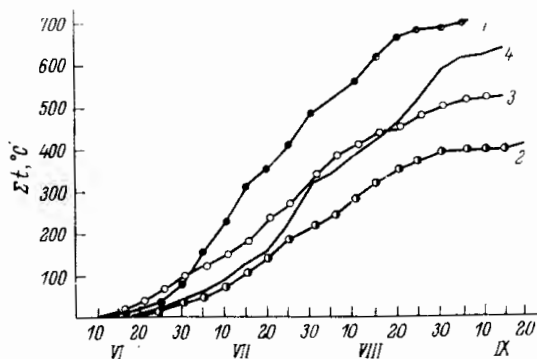


Рис. 6. Кривые сумм положительных среднесуточных температур воздуха в 1967 г. (1), в 1968 г. (2), в 1972 г. (3) и в 1973 г. (4).

положительных среднесуточных температур в 1967 г. составила 724.9°, в 1969 – 655.0, в 1970 – 525.9, в 1971 – 691.7, в 1972 – 519.7, в 1974 – 500.4°. Еще более заметные погодичные различия выявляются при сравнении сумм положительных среднесуточных температур воздуха выше 5°: так, наибольшая отмечена в 1969 г. – 565.1°, наименьшая – в 1968 г. – 97.1°.

Среднемесячные температуры воздуха с июня по сентябрь за период с 1967 по 1975 г. приведены в табл. 6. В 1967 и 1975 гг. средние температуры всех или почти всех рассматриваемых месяцев были выше средних многолетних, в 1968 и 1974 гг. наблюдалась обратная картина.

Количественные показатели разногодичной изменчивости сезонной динамики выявляются при сравнении сроков наступления отдельных фаз развития, качественные – в полноте прохождения цикла генеративного развития.

Погодичные различия в сезонном развитии сообществ отчетливо выявляются при сравнении кривых, представленных на рис. 4. Сведения о разногодичных изменениях в сроках появления в сообществах первых растений в фазе цветения, плодоношения и обсеменения, а также в сроках достижения максимума цветения и плодоношения представлены в табл. 5.

Сроки возобновления вегетации и скорость прохождения этой фазы растениями каждого из сообществ меняются в разные по термическим условиям годы. Разногодичная амплитуда в сроках начала вегетации в исследуемых сообществах составляет 15–20 дней, в сроках появления первых цветущих растений в дриадово-разнотравном сообществе и пятнистой тундре – 10 дней, в остальных – порядка 20 дней. Погодичные сдвиги в положении точек максимума кривых цветения в дриадово-разнотравном сообществе и в пятнистой тундре достигают 13–17 дней, на по-

Таблица 6

Средняя месячная температура воздуха (°C) с июня по сентябрь за период с 1967 по 1975 г.

	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	Многолетняя средняя месяч- ная температу- ра (1954–1974 гг.)
Июнь	1.2	-1.9	2.5	-0.4	0.2	2.7	0.3	-0.2	2.5	1.1
Июль	13.1	5.7	12.1	8.3	7.1	7.3	8.8	6.4	11.3	8.6
Август	6.4	5.8	6.1	6.0	11.8	5.5	8.7	6.6	7.8	7.0
Сентябрь	0.4	-0.3	-0.1	0.1	1.8	-0.4	-0.2	0.4	2.9	0.1

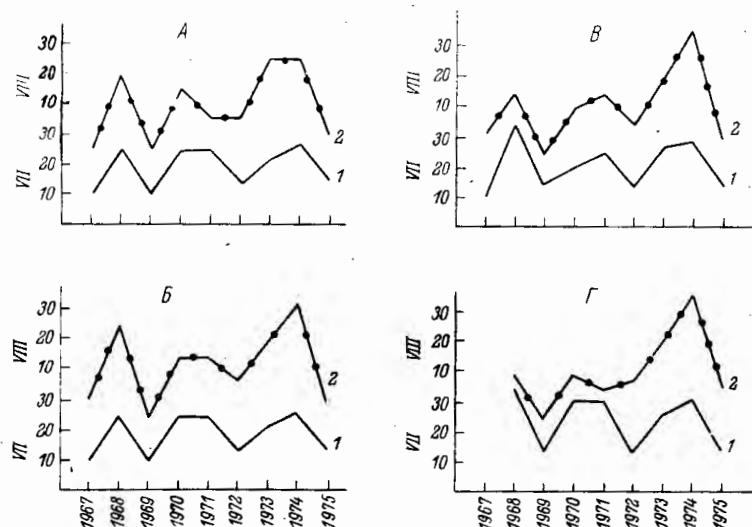


Рис. 7. Погодичные изменения в сроках достижения максимума цветения (1) и максимума плодоношения (2) растениями дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры (А), бугорковой тундры (Б), полигонального болота (В) и болотно-тундрового комплекса (Г).

лигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе - 22-26 дней. Кривые погодичных изменений в сроках достижения максимума цветения и плодоношения растениями разных сообществ представлены на рис. 7. Колеблется и общая продолжительность периода цветения, особенно в дриадово-разнотравном сообществе (почти от 2 мес - в теплые годы, до 3 - в холодные).

Погодичная амплитуда в сроках появления первых растений с завязавшимися плодами в бугорковой тундре и на полигональном болоте составляет 5 нед, в остальных сообществах - примерно 3 нед. Очень велик разногодичный сдвиг и в сроках наступления кульминации плодоношения: в дриадово-разнотравном сообществе - 30 дней, в остальных - порядка 40 дней. Разногодичная амплитуда в сроках появления первых обсеменяющихся растений - около 1 мес. Приведенный здесь материал свидетельствует о том, что разногодичная амплитуда в сроках наступления последних стадий сезонного развития сообществ гораздо больше, чем в сроках наступления начальных стадий.

Регулярность созревания плодов у разных видов растений

На основании анализа 9-летних данных были выделены 4 группы растений по регулярности созревания семян и плодов.

Первая группа объединяет большое количество растений, у которых зрелые плоды образуются ежегодно, за исключением самых неблагоприятных лет: *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *Juncus biglumis*, *Salix pulchra*, *S. arctica* и другие виды ив, *Pedicularis oederi*, *P. verticillata*, *Ranunculus borealis*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Dryas punctata* и др. В основном это растения, зацветающие весной или в начале лета, с периодом плодоношения порядка 3-5 нед. Вторая группа представлена растениями с нерегулярным созреванием плодов (за 9-летний период зрелые плоды были отмечены для каждого вида 4-6 раз): *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Betula nana*, *Erysimum pallasii*, *Saxifraga punctata*, *Potentilla stipularis*, *Pachypleurum alpinum*, *Oxytropis midden-dorffii*, *Polemonium boreale* и др. Плоды у этих растений вызревают не только в наиболее благоприятные, но и в средние по климатическим условиям годы. Растения третьей группы немногочисленны и характеризуются крайне нерегулярным созреванием плодов: *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *P. glauca*, *Dupontia fisheri*, *Astragalus subpolaris*, *Valeriana capitata*, *Artemisia tilesii* и др. Зрелые плоды у них появляются в самые теплые вегетационные периоды. В четвертую группу объединяются растения, которые за 9-летний период наблюдений ни разу не прошли

полный цикл генеративного развития и не образовали зрелых семян: у *Ledum decumbens* плоды завязываются, но не вызревают, у *Rubus chamaemorus* и *Andromeda polifolia* цветение наблюдается, но плоды не завязываются.

Влияние термических условий на сезонное развитие растений и растительных сообществ

Темп и особенности сезонного развития растений определяются характером изменения факторов внешней среды. Тем не менее не все факторы равноценны в своем воздействии. В Арктике, в связи с общим недостатком тепла, проявляется исключительная зависимость сезонного развития растений от хода температуры (Александрова, 1961).

Одним из наиболее распространенных методов количественного исследования зависимости сезонного развития растений от термических условий является метод суммирования температур, впервые примененный французским физиком Реомюром в 30-х годах XVIII в. Обстоятельный обзор литературы по этой теме сделан Венгсом (Wangs, 1960). Соглашаясь с некоторыми критическими замечаниями относительно данного метода, мы все же сочли возможным использовать его в нашей работе.

Для ряда видов растений нами были подсчитаны суммы положительных среднесуточных температур воздуха за период от начала вегетации до начала цветения растений в те или иные годы. В качестве пороговой была выбрана нулевая температура, так как многие арктические растения способны фотосинтезировать уже при этой температуре (Швецова, 1970; Tieszen, 1972; Герасименко, 1973, и др.). Значения сумм положительных среднесуточных температур воздуха для некоторых видов растений пятнистой тундры, полигонального болота и болотно-тундрового комплекса, рассчитанных от начала вегетации до зацветания растений, представлены в табл. 7. Для всех видов, как ранне-, так и позднецветущих, сумма температур не остается постоянной, а меняется от года к году. Имеющиеся же различия для каждого отдельного вида возникают из-за погрешностей в проведении наблюдений, а также в связи с тем, что определенную роль в сезонном развитии растений играет, очевидно, и временной фактор. По-видимому, одна и та же сумма температур, но накопленная за разные отрезки времени, будет неравноценна в своем воздействии на развитие растений. Кроме этого, как указывают Биллингс и Муни (Billings, Mooney, 1968) и ряд других исследователей, цветение растений в определенной степени зависит и от термических условий предыдущего года, когда происходят закладка и формирование генеративных почек возобновления. Сопоставление высчитанных нами сумм

Таблица 7

Суммы положительных среднесуточных температур воздуха (°C) за ряд лет

Вид	1967	1968	1972	1973	1974	1975
	сумма положительных среднесуточных температур воздуха за год					
	724.9°	414.8°	519.7°	643.0°	500.4°	757.3°
Пятнистая тундра						
<i>Arctagrostis latifolia</i>	322.1	335.4	299.2	296.0	308.8	334.2
<i>Poa arctica</i>	327.8	299.6	300.0	326.3	304.0	334.2
<i>Juncus biglumis</i>	112.7	62.3	113.8	94.3	88.8	197.7
<i>Salix arctica</i>	117.1	77.3	51.6	94.3	44.3	71.0
<i>Dryas punctata</i>	131.8	132.8	97.7	132.5	88.8	169.5
<i>Cassiope tetragona</i>	112.5	132.8	113.8	106.9	120.5	169.5
<i>Pedicularis oederi</i>	131.2	93.8	51.9	147.6	75.7	127.7
Полигональное болото						
<i>Hierochloë pauciflora</i>	198.8	103.3	89.8	97.3	88.6	154.7
<i>Eriophorum angustifolium</i>	95.2	48.4	62.9	108.5	69.0	106.4
<i>Carex chordorrhiza</i>	198.8	172.5	142.5	232.0	157.7	165.6
<i>C. stans</i>	228.7	144.8	144.9	172.4	126.2	165.6
<i>Salix reptans</i>	107.3	84.9	64.2	97.3	88.6	106.4
<i>Betula nana</i>	119.0	119.3	70.1	-	99.9	143.6
<i>Caltha arctica</i>	107.3	96.4	64.2	85.9	85.0	106.4
<i>Saxifraga punctata</i>	210.4	119.5	110.7	168.0	116.2	165.6
<i>Pedicularis sudetica</i>	189.8	143.4	134.9	168.0	126.2	165.6
Болотно-тундровый комплекс						
<i>Poa arctica</i>	-	325.1	376.2	362.1	345.4	397.8
<i>Salix reptans</i>	-	82.5	73.8	96.5	-	127.3
<i>S. pulchra</i>	-	50.8	73.8	96.5	-	109.5
<i>Saxifraga hirculus</i>	-	272.8	307.7	315.8	-	326.2
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	-	50.8	70.1	70.3	-	81.3

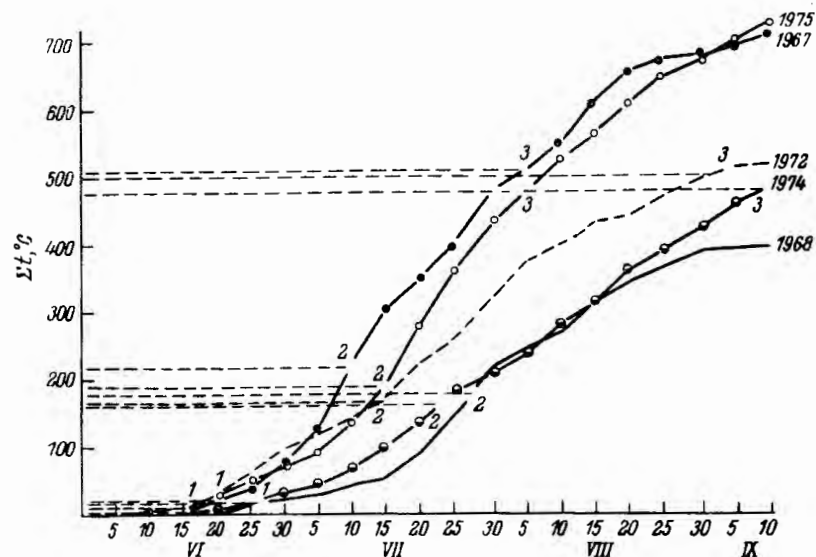


Рис. 8. Некоторые стадии сезонного развития дриадово-разнотравного сообщества и суммы положительных среднесуточных температур воздуха, соответствующие этим стадиям в разные по климатическим условиям годы.

Точки, отмечающие сроки появления в сообществе первых растений в фазе цветения — 1, сроки максимума цветения растений в сообществе — 2 и сроки максимума плодоношения — 3.

температур воздуха за ряд лет от начала вегетации до зацветания для каждого отдельного вида показало, что, как правило, в теплые годы после холодных эти суммы бывают увеличенными, в холодные же годы после теплых — уменьшенными. О наличии влияния температурных условий предшествующего года на сезонное развитие растений говорит и то, что в каждый конкретный год суммы температур, высчитанные к наступлению фазы цветения видов растений, общих для разных сообществ, оказываются близкими. Это хорошо иллюстрируют подсчитанные по данным 1974 г. суммы положительных среднесуточных температур поверхности растительного покрова для одних и тех же видов растений в разных сообществах от начала их вегетации до начала цветения (табл. 8).

Интересные данные получились и при расчете сумм температур, накапливаемых к моменту наступления определенных фенологических явлений в растительных сообществах. В табл. 9 за ряд лет приведены сведения о количестве дней от начала вегетации до наступления максимума цветения в каждом из сообществ

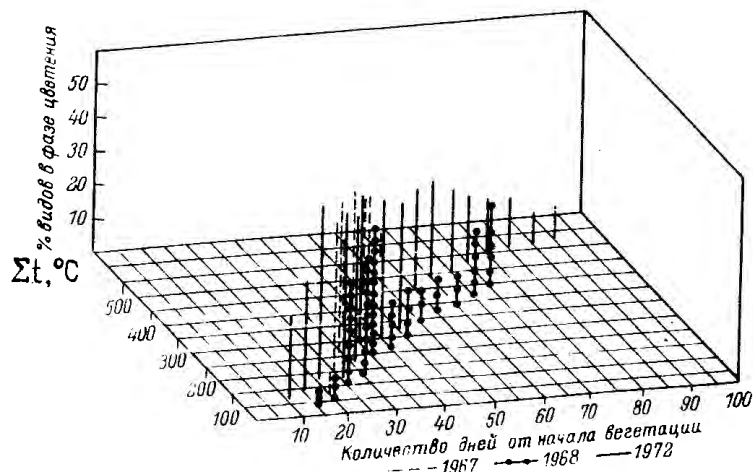


Рис. 9. Характер цветения растений пятнистой тундры в разные по термическим условиям годы.

Т а б л и ц а 8

Суммы положительных среднесуточных температур ($^{\circ}\text{C}$) поверхности мохового покрова

Вид	Пятнистая тундра	Мелко-бугорковая тундра	Полигональное болото	Болотно-тундровый комплекс
<i>Eriophorum angustifolium</i>	-	-	89.4	71.0
<i>Carex stans</i>	-	-	126.1	119.3
<i>C. ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i>	150.3	124.5	-	-
<i>Luzula nivalis</i>	133.3	121.8	139.5	119.3
<i>Saxifraga punctata</i>	236.2	219.0	201.4	200.8
<i>S. hieracifolia</i>	196.7	212.6	-	222.8
<i>S. spinulosa</i>	345.3	339.0	-	-
<i>Dryas punctata</i>	196.3	180.5	198.6	-
<i>Pedicularis hirsuta</i>	-	204.9	198.4	190.6

и соответствующих этому периоду сумм температур. Продолжительность этого периода в дриадово-разнотравном сообществе колебалась существенно - от 25 дней в 1972 г. до 56 дней в 1974 г., сумма же температур изменялась только от 165.2° в 1974 г. до 222.6° в 1967 г. Длительность рассматриваемого периода в мелкобугорковой тундре варьировала за все годы наблюдений от 19 до 34 дней, сумма температур - от 144.5° до

Т а б л и ц а 9

Количество дней от начала вегетации до максимума цветения растений в каждом из исследуемых сообществ и соответствующие этому периоду суммы положительных среднесуточных температур воздуха ($^{\circ}\text{C}$)

Год	Пятнистая тундра	Бугорковая тундра	Полигональное болото	Болотно-тундровый комплекс	Дриадово-разнотравное сообщество
К о л и ч е с т в о д н е й					
1967	28	19	19	-	30
1968	37	27	30	35	40
1972	29	30	24	24	25
1974	52	31	27	26	56
1975	42	34	27	24	35
С у м м а т е м п е р а т у р					
1967	207.3	201.3	185.9	-	222.6
1968	162.6	153.0	192.8	192.8	181.0
1972	164.2	160.7	140.1	140.1	168.5
1974	155.3	144.5	162.1	188.7	165.2
1975	191.7	184.6	176.9	180.7	191.7

201.3° . Таким образом, суммы температур, накапливаемые за разные по продолжительности периоды от начала вегетации до максимума цветения в каждом из сообществ для всех лет наблюдений, различаются незначительно. При этом наименьшие суммы температур были отмечены в годы с холодным, самые высокие - в годы с теплым летом.

Наглядное представление о том, при каких суммах температур достигается та или иная стадия сезонного развития сообщества в разные годы, можно получить из рис. 8, на котором за ряд лет представлены кривые сумм положительных среднесуточных температур воздуха нарастающим итогом. Из рисунка видно, что различия в продолжительности периодов от начала вегетации до наступления максимума цветения и плодоношения растений в дриадово-разнотравном сообществе значительны. Разница же в суммах температур, при которых сообщество проходит эти стадии развития, невелика.

Темп цветения растений в каждом из сообществ определяется характером изменения температурных условий. Кривые, пред-

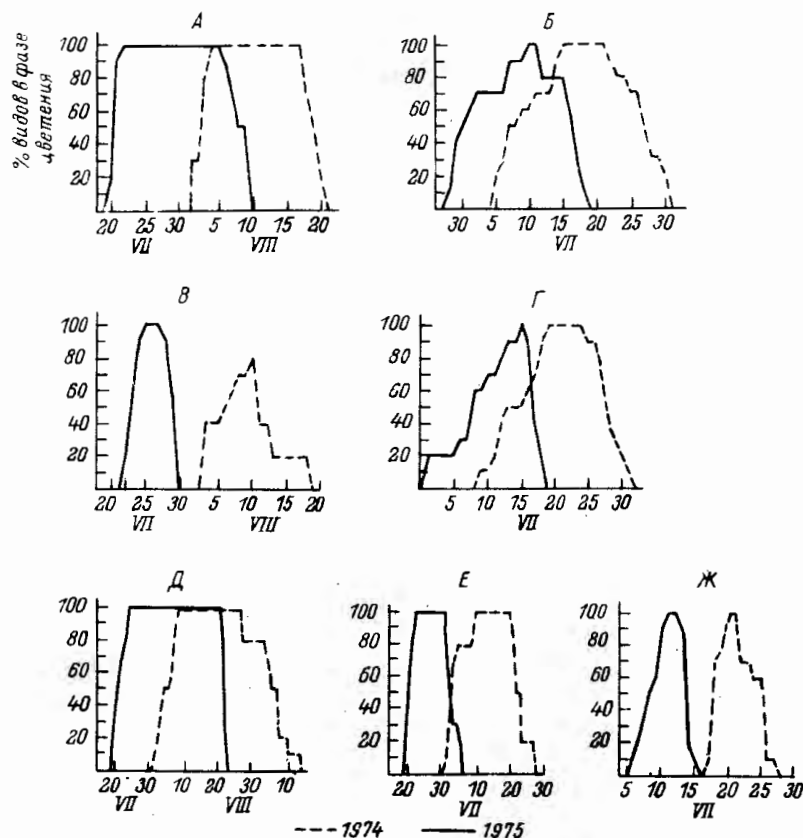


Рис. 10. Динамика цветения некоторых видов растений сообществ берегового склона в 1974 и 1975 гг.

А - *Arnica iljinii*, Б - *Eritrichium villosum*, В - *Lychnis sibirica*, Г - *Ranunculus borealis*, Д - *Tripleurospermum phaeocephalum*, Е - *Erigeron eriophorus*, Ж - *Lloydia serotina*.

ставленные на рис. 9, отражают динамику цветения растений пятнистой тундры в 1967, 1968 и 1972 гг., сильно различающихся по температурным условиям. В 1967 г. с теплым летом, т.е. с быстрым нарастанием суммы положительных температур, зацветание растений происходило стремительно, максимум цветущих растений был достигнут всего через 28 дней с момента возобновления вегетации при сумме среднесуточных температур воздуха 207.3° . Цветение растений пятнистой тундры закончилось в этом году при сумме температур около 500° . Общий пе-

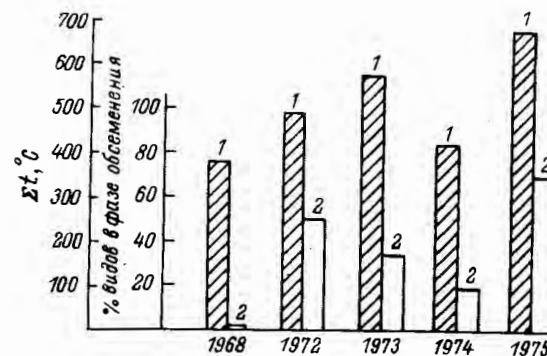


Рис. 11. Процент видов пятнистой тундры в фазе обсеменения к началу сентября в разные годы (2) и суммы положительных среднесуточных температур воздуха, накопленные к этому времени от начала вегетации растений (1).

риод цветения растений составил приблизительно 35 дней. В 1968 г. с холодным летом и медленным нарастанием суммы положительных температур зацветание растений шло низкими темпами, кульминация цветения в пятнистой тундре была отмечена через 37 дней от начала вегетации при сумме температур 162.6° . В 1972 г. с необычайно ранней весной и высокими температурами в июне первые цветущие растения появились всего через 10 дней после возобновления вегетации. Максимум цветения был отмечен через 29 дней с момента схода снега при достижении суммы температур воздуха 164.2° . Но в связи с неблагоприятными температурными условиями июля темп цветения растений снизился. К концу вегетационного периода 1972 г. при накоплении суммы температур около 470° 2 вида - *Arctagrostis latifolia* и *Poa arctica* - так и не успели закончить цветение.

Кривые цветения для ряда видов растений сообществ береговых склонов представлены на рис. 10, из которого видно, что в 1974 г. с поздней весной и прохладным летом многие растения начали цвести в то время, когда в 1975 г. с ранней весной и теплым летом эти же виды растений уже закончили цветение. В 1975 г. по сравнению с 1974 г. цветение одних и тех же видов растений началось на 7-16 дней раньше, а максимум был достигнут быстрее на 4-21 день. У раннецветущих видов по сравнению с позднецветущими отмечены несколько меньшие погодичные сдвиги в сроках начала и кульминации цветения.

Температурный режим определяет и полноту прохождения растениями цикла генеративного развития. Количество видов в фа-

зе обсеменения к концу вегетационного периода варьирует от года к году в каждом из сообществ. Рис. 11 дает представление о доле видов, вступивших в фазу обсеменения к концу вегетационного периода в пятнистой тундре в разные годы, и о суммах положительных среднесуточных температур воздуха, накопившихся к этому времени с момента возобновления вегетации. Самый высокий процент обсеменяющихся растений (70,4%) в пятнистой тундре к началу сентября отмечен в 1975 г. при сумме температур около 680°.

Типы растений по темпам прохождения фаз генеративного цикла

Типы растений по ритму развития листового аппарата описаны в статье Т.Г. Полозовой и Н.М. Деевой (1978), поэтому остановимся только на характеристике растений по темпам прохождения фаз генеративного цикла. В основу выделения растений разных типов были положены следующие признаки: время вступления растений в генеративный цикл, начало цветения, плодоношения и обсеменения, продолжительность этих фаз.

По времени вступления растений в генеративный цикл были выделены 3 группы: 1) *Draba micropetala*, *Thlaspi cochleariforme*, *Eritrichium villosum*, *Pedicularis oederi*, *Salix pulchra* и другие вступают в генеративный цикл в первые 10 дней с момента схода снега; 2) *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Luzula nivalis*, *Betula nana*, *Dryas punctata*, у которых бутоны появляются в годы с ранними веснами через 3 нед после схода снега; 3) *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *Festuca cryophila* и другие вступают в генеративный цикл в годы с теплыми веснами через 4-5 нед после схода снега.

По срокам зацветания были выделены 4 группы растений (каждая группа объединяет растения, зацветшие в тот или иной фитофенологический подсезон): 1) *Thlaspi cochleariforme*, *Salix arctica*, *S. pulchra*, *Eriophorum vaginatum*, зацветающие весной (в средние по климатическим условиям годы - в июне-начале июля); 2) *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga nivalis*, *Pedicularis oederi* и др., приступающие к цветению во II декаде июля; 3) *Carex stans*, *Cassiope tetragona*, *Saxifraga punctata*, *Pedicularis oederi* и др., зацветающие в конце июля; 4) *Stellaria ciliatosepala*, *Saxifraga hirculus*, *Artemisia tilesii*, *Comarum palustre* и др., начинающие цвести в августе.

Количество групп, выделенных по срокам начала плодоношения, равно их количеству по срокам зацветания. При этом каждая из групп, выделенная по срокам завязывания плодов,

объединяет почти все те же виды, что и соответствующая группа по времени зацветания.

По срокам начала обсеменения выделены 2 группы растений: 1) группа с более ранними сроками обсеменения (в теплые годы - конец июля-начало августа) объединяет виды, зацветающие весной и в начале лета, - *Salix arctica*, *S. polaris*, *Caltha arctica*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Eritrichium villosum*, а также виды, зацветающие во второй половине лета, - *Minuartia rubella*, *Cerastium maximum*, *Pedicularis sudetica* и др.; 2) группа растений, обсеменяющихся в годы с теплым летом во II-III декадах августа, причем здесь имеются виды с разными сроками зацветания и разной продолжительностью созревания семян: виды ранццветущие, с относительно медленным созреванием семян - *Luzula nivalis*, *L. confusa*, *Parrya nudicaulis*, виды, цветущие в середине лета, с более короткой фазой созревания - *Saxifraga punctata*, *S. hieracifolia*, *Pachypleurum alpinum* и другие и виды, зацветающие в конце лета и отличающиеся быстрым созреванием семян, - *Saxifraga hirculus*, *Festuca brachyphylla* и др.

Растения каждого конкретного сообщества значительно различаются и по продолжительности фазы цветения: 1) *Salix polaris*, *S. pulchra*, *Juncus biglumis*, *Betula nana*, *Sagina intermedia* - короткоцветущие (в теплые годы цветение длится от нескольких до 10 дней); 2) представители сем. *Compositae* (*Tripleurospermum phaeocephalum*, *Arnica ljinii* и др.) и некоторые виды сем. *Caryophyllaceae* (*Lychnis sibirica*, *Cerastium maximum*) - длительно цветущие растения с продолжительностью цветения в сообществе 2-3 нед.

По продолжительности периода созревания плодов выделены 3 группы растений: 1) *Alopecurus alpinus*, *Pedicularis hirsuta* и другие характеризуются быстрым созреванием плодов (в теплые годы около полумесяца); 2) *Luzula nivalis*, *Dryas punctata* и *Polemonium boreale* - периодом созревания, длящимся в теплые годы около месяца; 3) *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix arctica*, *Betula nana*, *Thlaspi cochleariforme* и *Androsace bungeana*, у которых созревание семян растягивается на 1-2 мес.

В годы с очень теплым летом до наступления зимы полный цикл генеративного развития успевают завершить *Juncus biglumis*, *Dryas punctata*, *Sagina intermedia*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix pulchra*, *Chrysosplenium alternifolium* и т.д. У многих видов растений и после благоприятных для развития лет обсеменение продолжается в последующий вегетационный период: *Arctagrostis latifolia*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Betula nana*, *Poa arctica*, *Astragalus subpolaris*, *Lychnis sibirica* и др.

Темп сезонного развития растений разных жизненных форм

Жизненные формы растений Таймырского стационара изучались Т.Г. Полозовой (1978, 1978). Цель нашей работы – сравнить сезонное развитие растений разных жизненных форм по двум показателям – по времени зацветания растений и по регулярности созревания семян. Сравнение начнем с кустарников и кустарничков. Из 4 видов кустарников, произрастающих в районе стационара, *Salix lanata* и *S. pulchra* по времени зацветания относятся к группе весенних растений. Эти виды ив регулярно, из года в год, дают зрелые семена. Кустарники *Salix reptans* и *Betula nana* по времени зацветания – раннелетние. *Salix reptans* почти ежегодно образует зрелые семена, обсеменение же *Betula nana* наблюдается нерегулярно. Кустарнички по сравнению с кустарниками начинают цвести позднее. Лишь *Salix arctica* по времени зацветания относится к группе весенних, а *S. polaris* – к группе раннелетних растений. Шесть видов кустарничков (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens* и др.) приступают к цветению в середине лета. У *Vaccinium vitis-idaea* цветущие экземпляры наблюдаются крайне редко, лишь в годы с очень теплым летом. Что же касается созревания семян, то регулярное обсеменение отмечено только у *Dryas punctata*, *Salix arctica* и у других видов кустарничковых ив. Цветут, но не образуют зрелых семян *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* и *Pyrola grandiflora*. На протяжении всего периода наблюдений не были найдены цветущие экземпляры *Ramischia obtusata*.

Сравнение сезонного развития травянистых растений с учетом структуры их надземных побегов выявило следующую картину. Исследованные нами розеточные растения по срокам зацветания – раннелетние (*Parrya nudicaulis*, *Saxifraga nivalis*, *Androsace triflora* и др.) или среднелетние (*Saxifraga punctata*, *S. hieracifolia* и *Arnica iljinii*). Среди розеточных нет видов, цветущих в конце лета. У половины из них регулярно созревают плоды.

Зацветание полурозеточных растений, преобладающих в исследуемом районе, наблюдается на протяжении почти всего вегетационного периода. Весной начинают цвести *Thlaspi cochleariforme*, *Eritrichium villosum* и *Draba micropetalata*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Luzula nivalis*, *Ranunculus borealis*, *Pedicularis oederi* приступают к цветению в раннелетний подсезон, а *Carex stans*, *Pedicularis verticillata* и др. – в среднелетний подсезон. В этой же группе имеются растения, зацветающие в конце лета – *Arctagrostis latifolia*, *Koeleria asiatica* и *Polygonum viviparum*. У большей части полурозеточных расте-

ний оозревание семян регулярное, у значительно меньшей части нерегулярное и у единичных видов крайне нерегулярное. Что же касается безрозеточных растений, то среди них отсутствуют виды, цветущие весной и в начале лета, а также виды с регулярным созреванием семян. У большинства безрозеточных обсеменение наблюдается крайне нерегулярно (*Trisetum sibiricum*, *Delphinium middendorffii*, *Astragalus subpolaris* и др.). У *Rubus chamaemorus* развитие доходит до фазы цветения, но плоды не завязываются.

Темп сезонного развития растений разных географических элементов

Флора Арктики аккумулировала элементы, формировавшиеся в условиях с разной периодичностью климата, поэтому определенный интерес представляет сравнение темпов их сезонного развития.

Во флоре района стационара в целом, как и в основных растительных сообществах, преобладают арктические и арктоальпийские виды. Доля гипоарктических и бореальных здесь невелика. Наименьший процент видов названных элементов – в сообществах зонального типа. Заметного участия в сложении этих сообществ гипоарктические и бореальные виды не принимают. Наибольший процент гипоарктических и бореальных видов – на полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе. Некоторые виды этих элементов играют здесь довольно заметную роль.

Проведенное сопоставление сезонного развития растений разных географических элементов показывает, что каждый из них объединяет виды с разными ритмами развития. Арктический и арктоальпийский элементы включают растения от наиболее раноцветущих – *Saxifraga oppositifolia*, *Eritrichium villosum* и др. – до самых поздноцветущих – *Arctagrostis latifolia*, *Poa glauca*, *Koeleria asiatica* и др. Из гипоарктических растений весной зацветают *Eriophorum vaginatum* и *Salix pulchra*, в начале лета – *Betula nana*, *Ranunculus borealis* и *Polemonium boreale*, в середине лета – *Cerastium maximum* и *Potentilla stipularis*, в конце лета – *Arctagrostis arundinacea*, *Delphinium middendorffii* и др. Среди бореальных же растений нет видов, зацветающих весной, раннелетним является широко распространенное растение холодных и холодно-умеренных областей северного полушария *Eriophorum angustifolium*. В это же время цветет *Chrysosplenium alternifolium*. В середине лета начинает цвести *Carex chordorrhiza*, в конце лета – *Comarum palustre* и *Campanula langsdorffiana*.

Среди арктических и арктоальпийских видов преобладают раннелетние (32.8%) и летние растения (38.5%), среди гипоарктических – раннелетние (42.1%), среди бореальных – летние и позднелетние (42.9%) растения.

Значительную долю арктического и арктоальпийского элементов составляют виды с регулярным созреванием семян, в группе же бореальных подобные виды единичны. Среди растений, не образующих зрелых семян (виды, не вступающие в генеративный цикл, и виды, развитие которых доходит только до фазы цветения или незрелых плодов), преобладают виды гипоарктические (*Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus* и *Ledum decumbens*) и бореальные (*Vaccinium vitis-idaea*, *Andromeda polifolia* и *Comarum palustre*).

Темп сезонного развития растений
и степень сформированности цветков
в предзимних почках возобновления

Характер и своеобразие фенологического развития вида определяются целым рядом биоморфологических особенностей, из которых наиболее существенное значение имеет степень сформированности цветков в почках возобновления к концу вегетационного периода. Внутри- и внепочечное развитие растений – 2 этапа одного и того же процесса формирования генеративных органов. Во флоре каждого района ботанико-географической зоны имеются растения, у которых закладка, частичное или полное формирование почек возобновления осуществляются в год или годы, предшествующие цветению. Особенно велик процент таких видов в районах с коротким вегетационным периодом. В подобных районах заблаговременное заложение почек и высокая степень их дифференциации к предзимнему периоду является адаптивным приспособлением, обеспечивающим быстрый темп фенологического развития растений.

Первые имеющиеся в литературе сведения о заблаговременной закладке почек возобновления у растений Крайнего Севера относятся к прошлому веку (Миддендорф, 1860–1867; Kjellman, 1885; Kihlman, 1890). На быстрое развитие арктических растений в связи со значительной степенью сформированности почек возобновления указывают Варминг (Warming, 1912–1913), Б.А. Тихомиров (1950, 1955, 1963), П.Л. Горчаковский (1955). Некоторые сведения о генеративных почках возобновления отдельных видов растений имеются в работах Джессена (Jessen, 1912), Варминга (Warming, 1914), Т.Г. Полозовой (1966), Н.Г. Солоневич (1970). Специальные же работы по изучению различных вопросов процесса внутрипочечного формирования цветков арктических растений единичны. Сёренсеном (Sørensen, 1941) была проведена основательная

работа по изучению предзимнего состояния почек возобновления у 184 видов растений северо-восточной Гренландии. Данные о внутрипочечном формировании цветков 25 видов растений юго-востока Чукотки приводятся в работах В.А. Гаврилюка (1961, 1966). В.В. Вихиревой-Васильковой (1962) изучались почки возобновления 18 видов растений района бухты Тикси. Исследование генеративных почек возобновления 13 видов злаков из разных районов п-ова Аляски осуществлено Ходгсоном (Hodgson, 1966).

В 1975 г. нами был проведен сбор генеративных почек в предзимнем состоянии у 50 видов растений с разными темпами фенологического развития. Почки возобновления фиксировались в 70%-ном этиловом спирте. В период камеральной обработки под бинокулярным микроскопом МБС-1 просматривалась серия почек каждого вида, затем препарировались и зарисовывались наиболее сформированные и крупные цветки. На основании проведенного исследования были выделены 4 группы растений.

У растений первой группы все части цветка дифференцированы и морфологически хорошо выражены (рис. 12). В ярко-желтых пыльниках с глубокими бороздками образованы микроспоры. У пестиков хорошо выражены столбики и развиты рыльца. В завязи дифференцированы семязпочки. Первая группа объединяет наибольшее количество исследуемых видов растений – *Salix reptans*, *S. pulchra*, *Erysimum pallasii*, *Thlaspi cochleariforme*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Oxytropis nigrescens* и др. Вторая группа объединяет виды, у которых все части цветка дифференцированы, но морфологически выражены несколько слабее, чем у растений первой группы (рис. 13). При этом наружные части цветка сформированы почти также хорошо, внутренние же части цветка менее развиты. Пыльники обычно бледно-желтого цвета с неглубокими бороздками. Тычиночные нити, как правило, короткие. В пыльниках идет процесс микроспорогенеза. Пестики сформированы не полностью, столбики короткие. Эта группа объединяет также довольно большое количество видов – *Rubus chamaemorus*, *Dryas punctata*, *Polemonium boreale*, *Astragalus umbellatus*, *Pedicularis sudetica*, *Saxifraga punctata* и др. Очень существенной разницы между растениями первой и второй групп нет, в связи с чем возникают трудности в отнесении некоторых видов к той или иной группе. Третья группа растений малочисленна, представлена видами сем. *Compositae* – *Erigeron eriocephalus*, *Antennaria villifera*, *Senecio resedifolius*, *Saussurea tilesii* (рис. 14, 1–4). У представителей данного семейства цветки, в зависимости от их положения в соцветии, находятся на очень разных стадиях развития. Обычно у самых развитых цветков наружные части дифференцированы и морфологически выражены неплохо, внутренние же части сформированы слабо, тычинки обычно находятся на стадии формирования пыльников, пестики – на стадии меристемати-

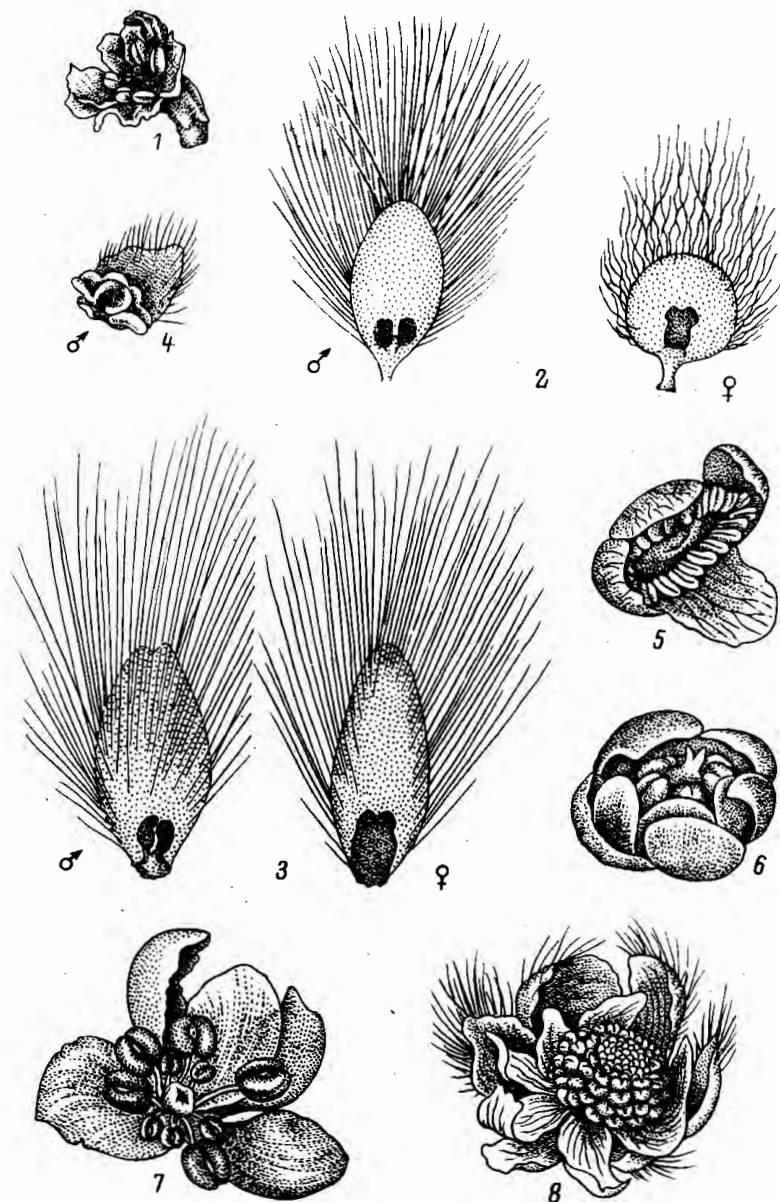


Рис. 12. Предзимняя стадия сформированности цветков у растений первой группы.

1 - *Juncus biglumis*, 2 - *Salix reptans*, 3 - *S. pulchra*, 4 - *Betula nana*, 5 - *Oxyria digyna*, 6 - *Claytonia ioanneana*, 7 - *Minuartia arctica*, 8 - *Ranunculus borealis*,

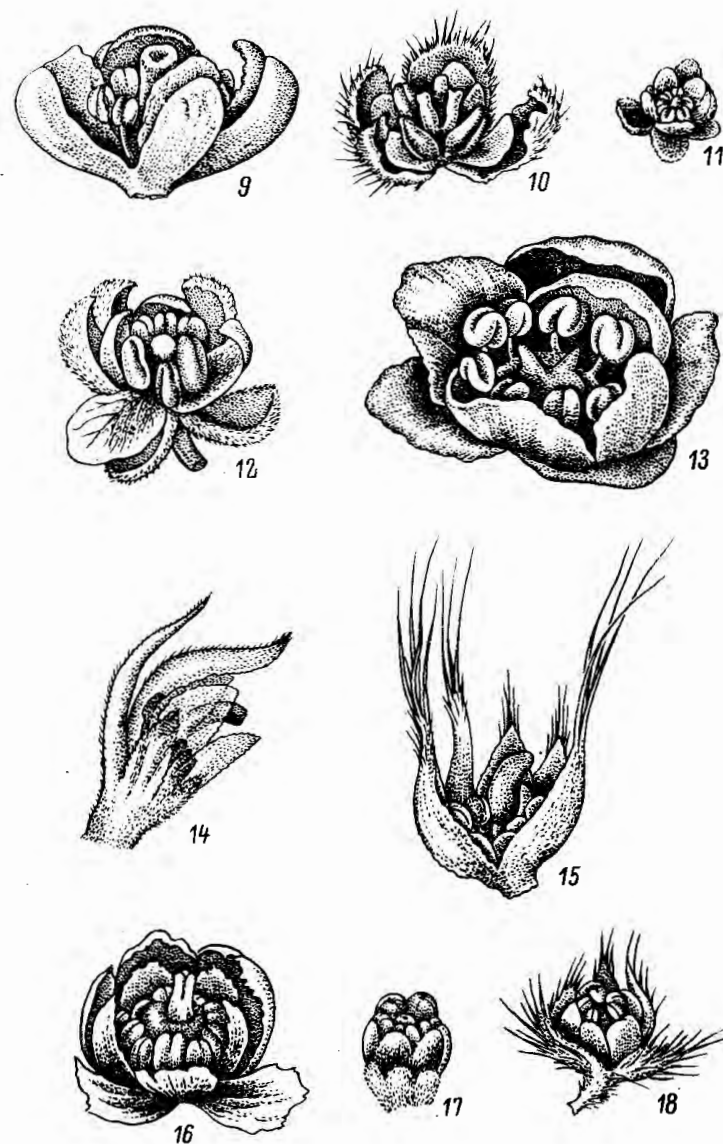


Рис. 12 (продолжение).

9 - *Erysimum pallasii*, 10 - *Arabis septentrionalis*, 11 - *Draba hirta*, 12 - *Thlaspi cochleariforme*, 13 - *Chrysosplenium alternifolium*, 14 - *Oxytropis nigrescens*, 15 - *O. middendorffii*, 16 - *Cassiope tetragona*, 17 - *Androsace bungeana* и 18 - *Eritrichium villosum*.

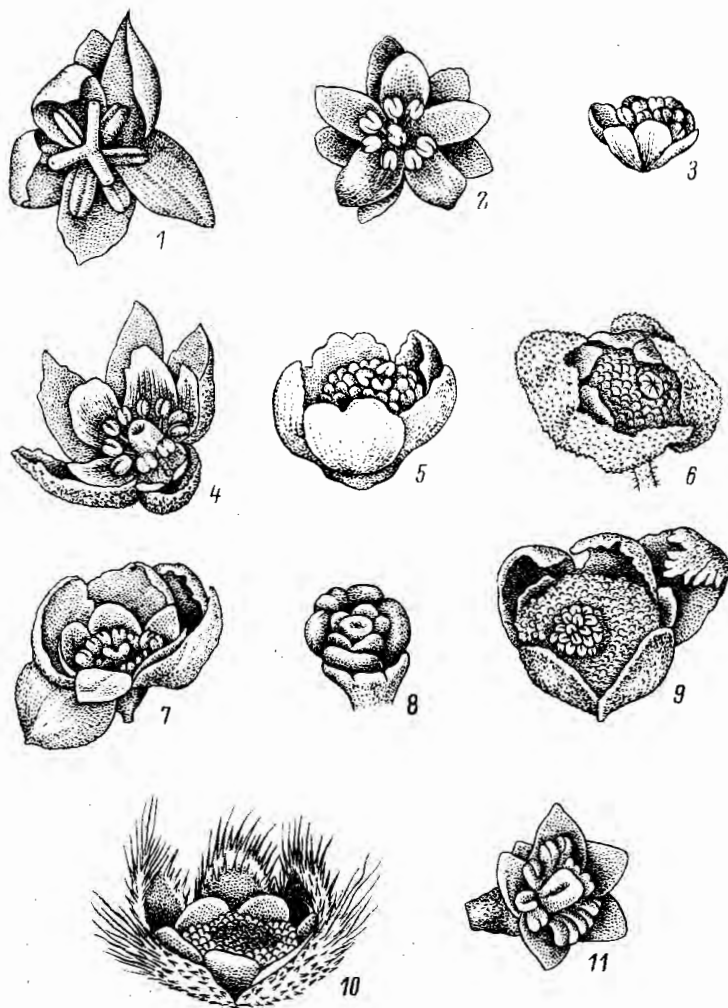


Рис. 13. Предзимняя стадия сформированности цветков у растений второй группы.

1 - *Tofieldia coccinea*, 2 - *Polygonum bistorta*, 3 - *Mi-nuartia rubella*, 4 - *Lychnis sibirica*, 5 - *Delphinium middendorffii*, 6 - *Papaver pulvinatum*, 7 - *Saxifraga punctata*, 8 - *S. hirculus*, 9 - *Rubus chamaemorus*, 10 - *Dryas punctata*, 11 - *Astragalus umbellatus*, 12 (12a - цветок из соцветия) - *Pachypleurum alpinum*, 13 - *Polemoni-um boreale*, 14 - *Pedicularis sudetica*, 15 - *P. hirsuta* и 16 - *Valeriana capitata*.

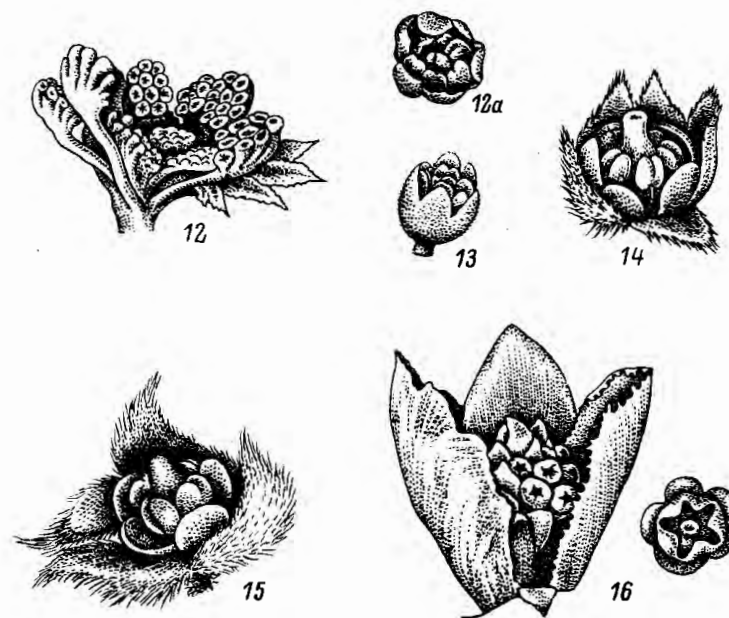


Рис. 13 (продолжение).

ческого бугорка. У менее сформированных цветков не только пестики, но и тычинки находятся на стадии меристематических бугорков. У некоторых цветков корзинки отдельные части их могут быть вовсе не дифференцированными. Четвертая группа объединяет растения, которые перезимовывают на стадии самого начального этапа флорального развития, - *Artemisia tilesii* и *Arnica iljinii* (рис. 14, 5, 6). У этих видов цветки находятся на стадии меристематических бугорков или бугорков в виде сосочков.

Проведенная работа свидетельствует о том, что преобладающее большинство исследованных видов растений имеет предзимние почки с цветками, все части которых дифференцированы.

Сопоставление растений разных групп по срокам зацветания показало, что растения первой группы, с наивысшей степенью сформированности цветков в почках возобновления, являются, как правило, весенними или раннелетними, зацветающими в июне-начале июля. Растения второй и третьей групп относятся, как правило, к летним, начинающим цвести обычно во II-III декадах июля. Наиболее поздно приступают к цветению растения четвертой группы - в конце июля-августе. Таким образом, прослеживается прямая связь между степенью сформированности генеративных побегов в почках возобновления в предзимней стадии и временем зацветания растений. У некоторых видов подобная зависимость нарушается. Например, *Delphi-*

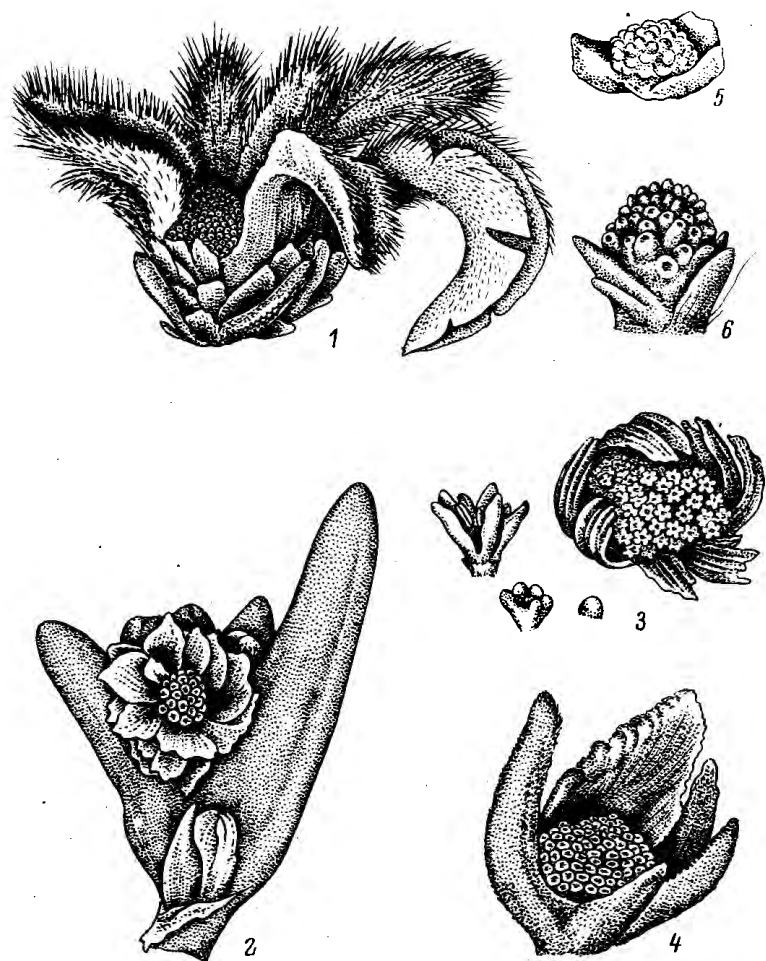


Рис. 14. Предзимняя стадия сформированности цветков у растений третьей (1-4) и четвертой групп (5, 6).

1 - *Erigeron eriocephalus*, 2 - *Antennaria villifera*, 3 - *Senecio resedifolius*, 4 - *Saussurea tilesii*, 5 - *Artemisia tilesii*, 6 - *Arnica iljinii*.

nium middendorffii, имеющий довольно хорошо сформированные цветки в почках возобновления, - один из наиболее позднцветущих видов. С другой стороны, *Cassiope tetragona* - растение, зацветающее лишь в середине лета, имеет полностью развитые цветки со зрелой пылью в пыльниках и хорошо сформированным пестиком.

Л и т е р а т у р а

- А лек с ан д р о в а В.Д. Фенология и сезонные аспекты в подзоне арктических тундр. - Тр. фенолог. совещания 1957 г. Л., 1960.
- А лек с ан д р о в а В.Д. Сезонная динамика растительных сообществ в Арктике. - В кн.: Проблемы Севера, М.; Л., 1961, вып. 4.
- А лек с ан д р о в а В.Д., Ж а д р и н с к а я Н.Г. Смена аспектов в тундрах острова Большого Ляховского. - Тр. Аркт. науч.-исслед. ин-та, 1963, т. 224.
- Б у л а т о в а И.К. Изменение сезонной ритмики и продуктивности растительных сообществ горных тундр в ходе сукцессий (на примере Северного Урала). Автореф. канд. дис. Свердловск, 1978.
- В и х и р е в а - В а с и л ь к о в а В.В. О почках возобновления арктических растений. - Бот. журн., 1962, т. 47, № 8.
- Г а в р и л ю к В.А. Формирование цветка у некоторых растений юго-востока Чукотки. - ДАН СССР, 1961, т. 137, № 2.
- Г а в р и л ю к В.А. К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова. - В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1966, вып. 8.
- Г е р а с и м е н к о Т.В. Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр острова Врангеля. - Бот. журн., 1973, т. 58, № 4.
- Г о р ч а к о в с к и й П.Д. Эколого-биологические черты высокогорных растений. (Растительность горных тундр Урала). - Зап. Уральск. отд-ния ВГО СССР, 1955, вып. 2.
- Д е е в а Н.М. Некоторые особенности адаптации сезонного развития растений и растительных сообществ Западного Таймыра. - В кн.: Тез. докл. VII симпозиума „Биологические проблемы Севера“. Петрозаводск, 1976а.
- Д е е в а Н.М. Фенологическая характеристика растительных сообществ Западного Таймыра. - Бот. журн., 1976б, т. 61, № 9.
- М а л ы ш е в а Г.С. Ритмы сезонного развития растений лиственничного редколесья в лесном массиве Ары-Мас (Таймыр). - В кн.: Биол. пробл. Севера. Якутск, 1974, вып. 3.
- М а т в е е в а Н.В. Динамика оттаивания мерзлоты в тундрах Западного Таймыра. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- М а т в е е в а Н.В., П о л о з о в а Т.Г., Б л а г о - д а т с к и х Л.С., Д о р о г о с т а й с к а я Е.В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.

М е д в е д е в П.М. Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях. М.; Л., 1964.

М и д д е н д о р ф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири. - СПб., 1860-1867, ч. I-II.

М о с к а л е н к о Н.Г. О кривых цветения некоторых тундровых фитоценозов окрестностей г. Норильска. - Бюл. МОИП, 1966а, т. 71, отд. биол., вып. 6.

М о с к а л е н к о Н.Г. Сезонное развитие некоторых фитоценозов лесотундры Средней Сибири. По материалам р-на Норильска. Автореф. канд. дис. М., 1966б.

П о л о з о в а Т.Г. К биологии и экологии карликовой березы (*Betula nana* L.) в восточноевропейской лесотундре. - В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.; Л., 1966, вып. 8.

П о л о з о в а Т.Г. Жизненные формы компонентов основных растительных сообществ в подзоне типичных тундр Западного Таймыра. - В кн.: Тез. докл. VII симпозиума "Биологические проблемы Севера". Петрозаводск, 1976.

П о л о з о в а Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.

П о л о з о в а Т.Г., Б о ч М.С. Основные черты фенологии растений. - В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., 1970.

П о л о з о в а Т.Г., Д е е в а Н.М. Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах Таймырского биогеоценологического стационара. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.

Р о м а н о в а Е.Н. Микроклимат тундр в районе Таймырского стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.

Р о м а н о в а Е.Н. Микро- и мезоклиматы Таймыра. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.

С е р е б р я к о в И.Г. Некоторые данные о ритме сезонного развития растений долины р. Пясины в ее нижнем течении. - Бюл. МОИП, 1963, т. 68, отд. биол., вып. 2.

С о л о н е в и ч Н.Г. Эколого-биологическая характеристика растений. - В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., 1970.

Т и х о м и р о в Б.А. К биологии растений Крайнего Севера. - Бюл. МОИП, 1960, т. 55, отд. биол., вып. 4.

Т и х о м и р о в Б.А. Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. - В кн.: Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., 1966а.

Т и х о м и р о в Б.А. Снежный покров тундры и его влияние на распределение растительности. - В кн.: Снег и талые воды. М., 1956б.

Т и х о м и р о в Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л., 1963.

Т и х о м и р о в Б.А., Ш а м у р и н В.Ф., Ш т е п а В.С. Температура арктических растений. - Изв. АН СССР. Отд. биол., 1960, № 3.

Ф е д о р о в Н.С. Весна, лето и осень в Хатангской тундре. - Изв. Среднесиб. гос. геогр. о-ва, Красноярск, 1920, т. 3, вып. 4.

Х о д а ч е к Е.А. Цветение и плодоношение арктических растений на Западном Таймыре. - В кн.: Вопросы антропоэкологии. Пермь, 1969. (Матер. к симпозиуму по антропоэкологии, 26-30 мая 1969 г.).

Х о д а ч е к Е.А. К биологии цветения и плодоношения растений Западного Таймыра. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.

Х о д а ч е к Е.А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л., 1974.

Ш а м у р и н В.Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений в районе бухты Тикси. - Тр. фенолог. совещания 1957 г. Л., 1960.

Ш а м у р и н В.Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. - В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.; Л., 1966, вып. 8.

Ш в е ц о в а В.М. Зависимость некоторых растений Арктики от температуры. - Бот. журн., 1970, т. 55, № 11.

В i l l i n g s W.D., M o o n e y H.A. The ecology of arctic and alpine plants. - Biol. Rev., 1968, vol. 43, N 4.

В l i s s L.C., K e r i c J. Primary production of plant communities of the Truelove Lowland, Devon Island, Canada - rock outcrops. - In: Proceedings of the Conference on Primary Production Processes, Tundra Biome, L.C. Bliss and F.E. Wielgolaski (ed.). Dublin, Ireland, 1973.

Н o d g s o n H.J. Floral initiation in Alaskan Gramineae. - Bot. Gaz., 1966, vol. 127, N 1.

J e s s e n K. Rosaceae. - Medd. Grønland, 1912, vol. 36.

K i h l m a n A. Pflanzenbiologische studien aus Russisch Lapland. - Acta Soc. fauna et flora fenn., 1890, vol. 6, N 3.

K j e l l m a n F.R. Aus dem Leben der Polarpflanzen. - In: N o r d e n s k j ö l d A.E. Studien und Fors-

- chungen veranlasst durch meine Reisen in Hohen Norden. Leipzig, 1885.
- M o o n e y H.A., B i l l i n g W.D. The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth. - Amer. J. Bot., 1960, vol. 47, N 7.
- M u c M. Primary production of plant communities of the Truelove Lowland, Devon Island, Canada - sedge meadows. - In: Proceedings of the Conference on Primary Production Processes, Tundra Biome. L.C. Bliss and F.E. Wielgolaski (ed.). Dublin, Ireland, 1973.
- S ø r e n s e n T. Temperature relation and phenology of the Northeast Greenland flowering plants. - Medd. Grønland, 1941, Bd 125, N 9.
- S v o b o d a J. Vascular plant productivity studies of raised beach ridges (semi-polar desert) in the Truelove Lowland. - In: Devon Island IBP Project, High Arctic Ecosystem, Project Report 1970 and 1971. L.C. Bliss (ed.). Edmonton, 1972.
- S v o b o d a J. Primary production of plant communities of the Truelove Lowland, Devon Island, Canada - beach ridges. - In: Proceedings of the Conference on Primary Production Processes, Tundra Biome. L.C. Bliss and F.E. Wielgolaski (ed.). Dublin, Ireland, 1973.
- T i e s z e n L.L. CO₂ exchange in the Alaskan Arctic tundra: measured course of photosynthesis. Reprinted from Proceedings 1972 Tundra Biome Symposium Lake Wilderness Center, University of Washington. U.S. Tundra Biome. Ecosystem Analysis Studies U.S. 1972. International Biological Program U.S. Arctic Research Program.
- W a n g s J.V. A critique of the heat unit approach to plant response studies. - J. Ecol., vol. 41, N 4.
- W a r m i n g E. The structure and biology of arctic flowering plants. - Medd. Grønland, 1912-1913, Bd 36, 37.
- W a r m i n g E. Caryophyllaceae. - Medd. Grønland, 1914, Bd 36.
- W i e l g o l a s k i F.E. Phenological studies in tundra. Phenology and Seasonality Modeling. Ecological Studies. Analysis and Synthesis. Springer-Verlag. New York-Heidelberg-Berlin, 1974, vol. 8.
- W i e l g o l a s k i F.E., K ä r e n l a m p i L. Plant phenology of fennoscandian tundra areas. Ecological Studies. Analysis and Synthesis, Fennoscandian Tundra Ecosystem. Part 1. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg-New York, 1975, vol. 16.

А.Д. В и т а л ь

О СВЯЗИ ЛИНЕЙНЫХ ПРИРОСТОВ ПОБЕГОВ
И ЛИСТЬЕВ АРКТИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ
С ХОДОМ ТЕМПЕРАТУРЫ
И РИТМОМ ФЕНОЛОГИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

В Арктике, как известно, термический режим является основным фактором, регулирующим все жизненные процессы растений, в том числе и их рост. Как отмечали Б.А. Тихомиров (1963) и другие исследователи, наибольшее влияние на растения оказывает температура приземного слоя воздуха. С целью выявления связи линейных приростов побегов и листьев ряда видов с ходом этой температуры нами в течение 2 лет были проведены наблюдения в районе Таймырского биогеоценологического стационара (пос. Тарей). В предыдущем сообщении (Виталь, 1978) у 21 вида рассматривалась динамика сезонных приростов побегов различной морфологии, а также листьев (у злаков и осок). В результате сопоставления средних за сроки наблюдений приростов с ходом средних за те же сроки температур выяснилось, что отдельные пики соответствующих кривых могут совпадать по времени. Однако только совпадение максимальных приростов с максимальными температурами дает высокую корреляцию. Среди исследованных растений было выделено 6 групп по ритму фенологического развития. Наиболее высокую корреляцию приростов с температурой обнаруживают генеративные побеги видов средне- и позднелетнего развития, а также удлиненные вегетативные побеги *Betula nana*. Остальные виды дают менее значительную и даже отрицательную корреляцию.

Максимальные приросты генеративных побегов растений всех групп обычно наблюдаются в период набухания бутонов и начальных стадий цветения, с окончанием которого рост этих побегов обычно прекращается независимо от температуры, что дает часто отрицательную корреляцию последней с приростами. Динамика приростов побегов зависит также от принадлежности вида к тому или иному географо-генетическому элементу флоры. Арктические виды, более приспособленные к существованию в условиях географической широты пос. Тарей, обычно развиваются быстрее и дают несколько большие приросты, чем виды гипоарктические.

В дополнение к первому сообщению (Виталь, 1978) здесь мы приводим сопоставление прироста с температурой методом нарастающих итогов, примененным Н.В. Ловелиусом (1970) при изуче-

нии прироста деревьев на северном пределе их произрастания. Кривые увеличения роста разных пород почти совпадали с кривыми хода температур, что дает возможность, по мнению этого автора, прогнозировать ход прироста, имея температурные прогнозы. По указанной методике нами подсчитывались нарастающие итоги приростов. Каждая последующая сумма выражалась в процентах к суммарному приросту за весь период вегетации. Для удобства графического выражения и сопоставления нарастающие итоги температур также были выражены в процентах к общей сумме. Кривые нарастающих итогов приростов являются в сущности кривыми роста каждого побега (или листа), поэтому в дальнейшем для краткости мы так и будем их называть. У исследованных нами растений они не всегда обнаруживают такое четкое соответствие кривым температуры, как показано Н.В. Ловелиусом (1970) для деревьев, однако виды, объединяющиеся в каждую группу, имеют свой определенный ход кривой. Более полный период наблюдений (с весны до поздней осени) и приближающиеся к средним многолетним метеоусловиям 1972 г. позволили получить и более характерные кривые (что, однако, нуждается в проверке наблюдениями еще за ряд лет). Сокращенный (из-за метеоусловий), но более теплый вегетационный период 1971 г. дал укороченные и более крутые кривые роста, но общий характер их сходен с таковыми 1972 г.

Иногда кажущееся несоответствие кривых роста 1971 г. с таковыми 1972 г. можно объяснить тем, что наблюдения были начаты не с самого начала развития побегов данного вида. Похолодание 26 июля 1971 г. на фоне других сравнительно высоких температур вызвало замедление или прекращение прироста почти у всех видов, что отразилось в кривых роста четкой ступенькой. Отдельные похолодания в течение вегетационного периода 1972 г. не были столь значительными на фоне общего хода температуры, поэтому кривые роста получились более плавными.

В первую группу, как нами уже сообщалось (Виталь, 1978), вошли ивы — *Salix arctica* Pall., *S. reptans* Rupr., *S. pulchra* Cham. и *Betula nana* L., цветущие рано весной. Объектами измерения у этих растений были удлиненные ростовые побеги, в развитии и динамике прироста которых нами обнаружены общие черты. Вначале будущий облиственный побег очень медленно увеличивается в длину, оставаясь на стадии свернутой почки. В какой-то момент, обычно при повышении температуры, происходит резкий скачок — почка набухает и лопаются, прирост становится значительным в основном за счет удлиняющихся листьев. Когда же листья полностью разворачиваются и возможно измерить непосредственно сам побег, он дает уже ничтожные приросты, причем в течение довольно длительного времени.

У *Salix arctica*, самого первого по фенологическому развитию растения из всей группы даже в 1972 г., несмотря на

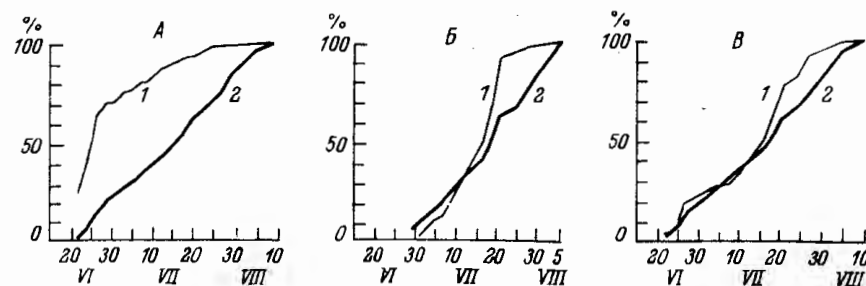


Рис. 1. Нарастающие итоги прироста ростовых побегов (1) и соответствующих температур (2).

А — *Salix arctica* из ложбины, Б — *S. pulchra*, В — *Betula nana*.

раннее начало наблюдений, период удлинения туго свернутой почки был пропущен. Измерения были начаты на уже сильно набухших лопнувших почках, поэтому кривая роста дает вначале крутой подъем (рис. 1, А), соответствующий интенсивному росту листьев в почке. Период роста собственно побега растянутый (до 40 дней), с ничтожными приростами. Корреляция с температурой очень слабая. У двух других ив, происходящих из одного местообитания, где позже, чем в других местах, сходит снег, начальный период роста был пропущен только в 1971 г., а в 1972 г. удалось проследить полный цикл развития побегов (рис. 1, Б). Период разворачивания и бурного роста почек совпал у *S. pulchra* с максимальной температурой сезона, что дало значительную корреляцию. У *S. reptans* этот процесс происходил в другие сроки, и корреляция получилась отрицательной.

Удлиненные побеги карликовой березки дают кривую (рис. 1, В), сходную с кривой роста ив, но период роста свернутых почек у нее более растянут, что можно объяснить более северным положением нашего района исследований, где этот гипоарктический кустарник находится близ северного предела своего распространения. Сходные с нашими кривые роста удлиненных побегов получены Т.Г. Полозовой (1966) при детальном изучении биологии развития карликовой березки.

Представителем второй группы является *Carex ensifolia* (Turcz. ex Gorodk.) V. Crecz. ssp. *arctisibirica* Jurtz., цветущая поздней весной. Как отмечалось нами в первом сообщении (Виталь, 1978), эта осока наблюдалась на 3 местообитаниях, поскольку она доминирует почти во всех сообществах исследованного района. У нее изучался прирост генеративных побегов, а также листьев, о которых будет сказано ниже. На всех 3 местообитаниях кривые роста генеративных побегов различны:

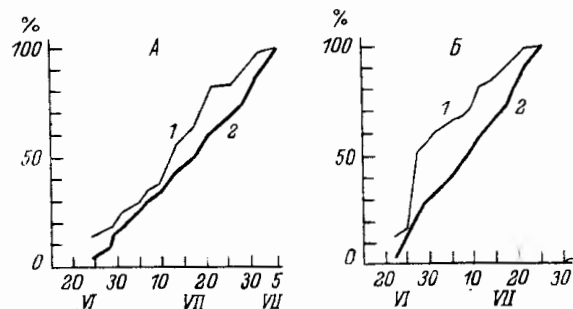


Рис. 2. Нарастающие итоги прироста генеративных побегов *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* из пятнистой тундры (А) и с бровки коренного берега р. Пясины (Б). Обозначения кривых те же, что и на рис. 1.

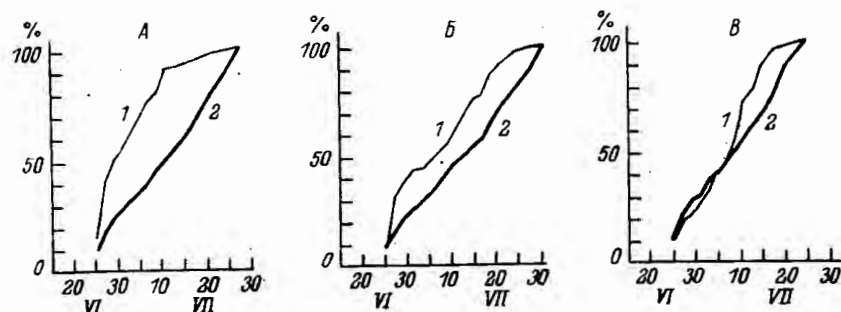


Рис. 3. Нарастающие итоги прироста генеративных побегов видов раннелетнего развития: *Dryas punctata* с бровки коренного берега (А), *Polemonium boreale* (Б) и *Pedicularis oederi* (В).

Обозначения кривых те же, что и на рис. 1.

на обдуваемой бровке коренного берега р. Пясины эта кривая (рис. 2, Б) дает вначале крутой подъем, соответствующий разгару цветения, а затем пологий — с ничтожными приростами в период созревания плодов (корреляция с температурой довольно высокая), в пятнистой и бугорковой тундрах интенсивные приросты генеративных побегов (рис. 2, А) осоки сдвинуты к концу периода роста (корреляция с температурой слабая).

Третья группа растений неоднородна по составу жизненных форм и обнаруживает не совсем идентичные кривые роста генеративных побегов, ее объединяет цветение всех входящих сюда видов в начале июля (раннее лето) и крутой подъем кривой роста в начальный период. В эту группу входит арктоальпийский кустарничек *Dryas punctata* Luz., являющийся содоминантом

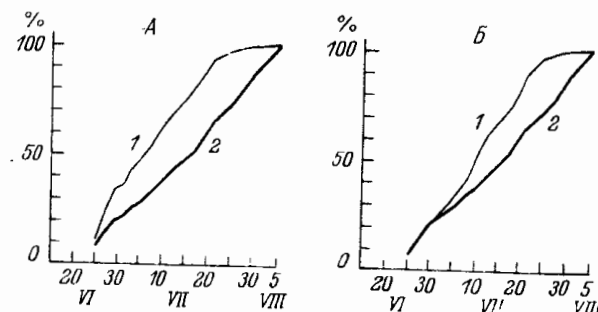


Рис. 4. Нарастающие итоги прироста генеративных побегов видов среднелетнего развития: *Pachypleurum alpinum* (А) и *Pedicularis verticillata* (Б).

Обозначения кривых те же, что и на рис. 1.

во всех сообществах района, так же как вышеописанная осока. Поэтому для сравнения мы наблюдали его также в 3 различных местообитаниях. Кривые роста генеративных побегов дриады, произрастающей на бровке коренного берега и в ложбине яров, довольно сходны между собой (рис. 3, А). Однако у экземпляров, растущих в ложбине, рост побегов продолжается на 5–7 дней дольше и цветение более растянуто по сравнению с местообитанием на бровке. Конечная длина побегов дриады из ложбины была также больше. Корреляция приростов с температурой слабая или отрицательная. На бугорковой тундре приросты у дриады вначале были довольно слабыми, максимальные же — во время набухания бутонов и раскрытия цветков — совпали с максимальной температурой сезона, что дало умеренную корреляцию.

Кроме дриады в эту же группу входит ряд травянистых растений нивально-луговых группировок (Матвеева и др., 1973) крутых южных склонов (яров) коренного берега р. Пясины: *Oxytropis middendorffii* Trautv., *Ranunculus borealis* Trautv., *Polemonium boreale* Adams. и *Pedicularis oederi* Vahl. Для всех этих видов, за исключением последнего, характерен крутой подъем кривой роста в начале развития и выполаживание ее в конце цветения (рис. 3, Б). Иной вид имеет кривая роста *P. oederi*, что связано с удлиненной метельчатой формой его соцветия. Зацветание начинается с нижних цветков и постепенно передвигается вверх. Рост генеративного побега прекращается с окончанием цветения последнего верхнего цветка в соцветии. Максимальные приросты связаны, очевидно, с растяжением и интенсивным цветением средней части соцветия, поэтому кривая приобретает несколько S-образную форму и вначале довольно близко соприкасается с температурной кривой (рис. 3, В).

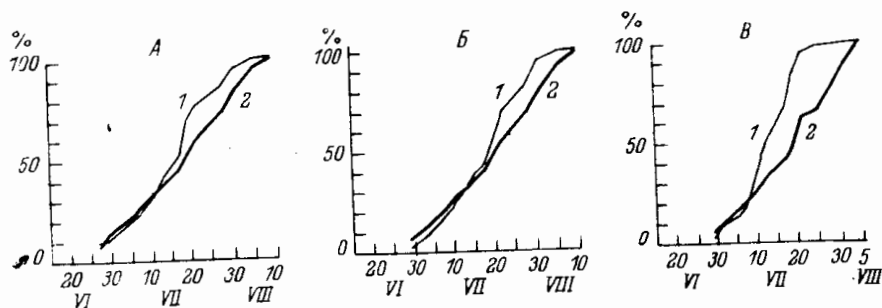


Рис. 5. Нарастающие итоги прироста генеративных побегов видов средне-позднелетнего развития: *Valeriana capitata* (А), *Artemisia tilesii* (Б) и *Rubus chamaemorus* (В).

Обозначения кривых те же, что и на рис. 1.

Четвертую группу составляют *Papaver pulvinatum* Tolm., *Pachypleurum alpinum* Ledeb. и *Pedicularis verticillata* L., являющиеся также растениями яров, но цветущие позже видов предыдущей группы – в середине лета (в июле). Кривые их роста (рис. 4, А, Б) подобны таковым третьей группы, но без ярко выраженных максимумов. У *P. verticillata* и у *P. oederi* заметно сходство кривых роста, и хотя строение соцветия у второго вида несколько иное, цветение происходит также снизу вверх, что и обуславливает это сходство. Корреляция прироста с температурой у всех этих видов слабая.

Морозку (*Rubus chamaemorus* L.) мы были вынуждены выделить в особую подгруппу, между четвертой и пятой, так как кривая роста ее более соответствует видам пятой группы (рис. 5, В), но цветение происходит в более ранние сроки. Корреляция ее приростов с температурой довольно значительная.

В пятую группу входят *Saxifraga punctata* L., *Potentilla stipularis* L., *Valeriana capitata* Pall. и *Artemisia tilesii* Ledeb., цветущие предпоследними в вегетационном сезоне (Виталь, 1978). Для них, как и для морозки, характерны вначале медленное развитие генеративных побегов со слабыми приростами, интенсивные приросты в период набухания бутонов и начале цветения и прекращение роста к концу цветения. Форма кривой роста (рис. 5, А, Б) приближается к S-образной. Корреляция приростов с температурой зависит от общего количества тепла за вегетационный сезон. В более теплом 1971 г. эти растения менее зависели от тепла, и корреляция получилась слабой. Более прохладный 1972 г. обусловил у всех этих видов значительную корреляцию.

Последний аспект цветения дают виды, объединяемые нами в шестую группу: *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal, *Delphinium middendorffii* Trautv. и *Tripleurospermum phaeocephalum* (Rupr.) Pobed.

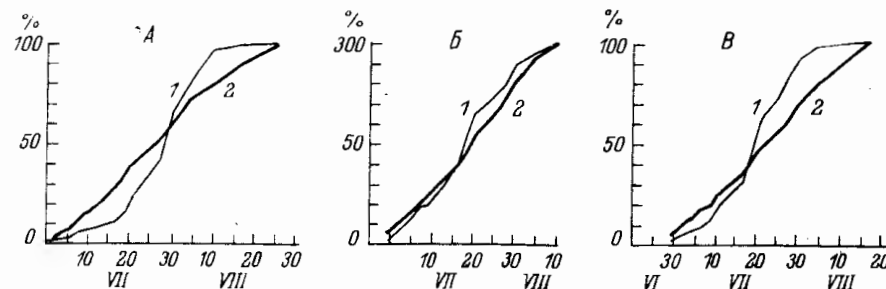


Рис. 6. Нарастающие итоги прироста генеративных побегов видов позднелетнего развития: *Arctagrostis arundinacea* (А), *Delphinium middendorffii* (Б) и *Tripleurospermum phaeocephalum* (В).

Обозначения кривых те же, что и на рис. 1.

Все они являются представителями гипоарктического элемента флоры и характеризуются вначале весьма слабыми приростами генеративных побегов. Бутоны почти не увеличиваются в размерах, и только к концу сезона наблюдается их интенсивный рост. Обычно максимальные приросты совпадают с максимальными температурами. Корреляция с температурой от значительной до сильной. Кривые роста видов этой группы имеют почти правильную S-образную форму (рис. 6, А-В). Рост, как и у остальных описанных видов, прекращается с окончанием цветения.

Отдельно рассмотрим кривые роста листьев некоторых осок и злаков. Как указывалось в нашем предыдущем сообщении (Виталь, 1978), а также у Н.Г. Солоневич (1970), многие осоки и, в частности, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* имеют листья 2 генераций. Листья, появившиеся в предшествующем вегетационном сезоне, уходят под снег с зелеными основаниями и на следующий год продолжают расти примерно до середины лета. Новые листья развиваются с начала и до конца вегетации. Последний листик может появиться незадолго перед выпадением снега. Кривые роста в зависимости от времени образования листа имеют характерный вид (рис. 7, А, 1-6): прошлогодние листья дают вначале крутой подъем этой кривой, а затем – пологий; листья, сформированные в середине сезона, – почти ровный на всем протяжении подъем кривой или вначале более пологий, а затем крутой; последние листья – короткую кривую с крутым подъемом и почти без перегибов. Корреляция с температурой у большинства листьев незначительная или даже отрицательная и только у отдельных, возникших в середине сезона, – значительная.

У *Arctagrostis arundinacea* приросты листьев вегетативных побегов не обнаруживают четкой связи с температурой,

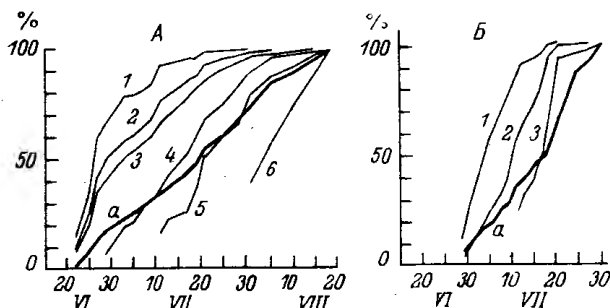


Рис. 7. Нарастающие итоги прироста листьев осок и злаков.

А - *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*: 1-3 - прошлогодние листья, 4-6 - листья текущего года; Б - *Arctagrostis arundinacea*: 1-3 - верхние листья генеративных побегов. а - нарастающие итоги приростов температур.

а генеративных - более зависят от нее. Молодые листья даже показывают значительную корреляцию. Как нами ранее сообщалось (Виталь, 1978), нижние листья этих побегов короче верхних, рано прекращают свой рост и засыхают. Верхние же, более молодые листья интенсивно растут вначале, выдвигаясь из влагалища предыдущего листа, когда же пластинка листа выдвигается полностью, разворачивается и показывается язычок, рост листа прекращается. Кривые роста этих листьев почти параллельны друг другу (рис. 7, Б, 1-3).

Л и т е р а т у р а

- В и т а л ь А.Д. Сезонная динамика прироста арктических растений по наблюдениям на Западном Таймыре. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Л о в е л ь у с Н.В. Рост деревьев на пределах распространения. - В кн.: XXII Герценовские чтения (межвузовская конференция). География и геология. Л., 1970.
- М а т в е е в а Н.В., П о л о з о в а Т.Г., Б л а г о д а т с к и х Л.С., Д о р о г о с т а й с к а я Е.В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- П о л о з о в а Т.Г. К биологии и экологии карликовой березки (*Betula nana* L.) в восточноевропейской лесотундре. - В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. Л., 1966.
- С о л о н е в и ч Н.Г. Эколого-биологическая характеристика растений. - В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., 1970, ч. 1.
- Т и х о м и р о в Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л., 1963.

Е.А. Х о д а ч е к

К ВОПРОСУ ОБ ОПЫЛЕНИИ РАСТЕНИЙ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ (ЗАПАДНЫЙ ТАЙМЫР)

Ботанический институт им. В.Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Опыление тундровых растений изучали еще первые исследователи Арктики (Warming, 1886; Ekstam, 1897, 1898; Knuth, 1898-1905; Hoog, 1932, и др.). Подробная сводка по опылению арктических растений дана В.Ф. Шамуриным (1966а). В последнее десятилетие вопросам опыления в Арктике посвящены работы М.С. Кузнецовой (1969, 1970), В.Ф. Шамурина и Е.А. Тихменева (1971), М.С. Кайгородовой (1972), Е.А. Тихменева и В.П. Левковского (1973), В.Ф. Шамурина и др. (1974), Е.А. Ходачек (1969, 1973, 1974), М.П. Солнцевой и др. (1977), Ю.И. Чернова (1966, 1973, 1978), В.П. Левковского и Е.А. Тихменева (1979), Кевана (Kevan, 1972, 1973, 1978), Свейлз (Swales, 1979).

Почти во всех работах у арктических растений отмечается значительное распространение самоопыления, что связано с недостатком насекомых-опылителей в районах Арктики. В.Ф. Шамурин (1969) считал, что автогамия здесь имеет резервный характер, однако довольно часто она является облигатной.

В последнее время многими авторами подчеркивается лабильность способов опыления у покрытосеменных растений, способность переходить от перекрестного опыления к самоопылению в зависимости от погодных условий (Шмальгаузен, 1946; Hagerup, 1951, 1954; Пономарев, 1960, 1961; Беспалова, 1962, 1965; Солнцева, 1965; Первухина, 1970).¹

Имеются высказывания о неодинаковой значимости перекрестного опыления и автогамии для эволюционного преобразования популяций. По мнению А.Н. Пономарева (1969), широкое распространение автогамии в крайних условиях среды (в Арктике, в пустыне, в темнохвойной тайге) приводит к некоторой ослабленности процессов видообразования в этих областях. И.И. Шмальгаузен считает, что некоторое ограничение свободного скрещивания необходимо для прогрессивной эволюции (Шмальгаузен, 1946). Самоопыление растений способствует изоляции новых форм, их распространению и препятствует дезинтеграции. Пере-

¹ В книге Н.В. Первухиной вопросам лабильности способов опыления посвящена специальная глава.

крестное опыление повышает уровень гетерозиготности, автогамия снижает этот уровень. При самоопылении фиксируются благоприятные результаты перекрестного опыления (Heslopp-Harrison, 1964; Первухина, 1970). С точки зрения Проктора (Proctor, Yeo, 1975), в природе существует баланс между перекрестным опылением и самоопылением. Таким образом, самоопыление, если оно чередуется с перекрестным, имеет большое биологическое значение.

В Арктике, как уже отмечалось выше, автогамия у перекрестноопыляющихся видов — частое явление. Еще Ауривилиус (Aurivillius, 1885), несмотря на закон Ч. Дарвина о вреде постоянного самооплодотворения, предложил регулярную автогамию у *Pedicularis lanata* и *P. hirsuta* на Швалбарде (Шпицберген). Работы Экстама (Ekstam, 1897, 1898) развили идею увеличения автогамии у арктических растений. Пластичность способов опыления отмечалась Вармингом (Warming, 1885, 1886) в Гренландии и Хагерупом (Hagerup, 1954) для растений Фарерских островов. В.Ф. Шамурин и Е.А. Тихменев на о-ве Врангеля заметили, что у мытников (*Pedicularis langsdoiffii*, *P. sudetica* и *P. verticillata*) пыльца липкая и, связанная в комочки в начале жизни цветка, постепенно становится сыпучей и при сотрясении растения вылетает из его шлема в виде облачка. Авторы предполагают, что при отсутствии насекомых у мытников возможна автогамия или гейтоногамия, осуществляемая ветром.

По мнению В.Ф. Шамурина (1966а, 1966б), в тундровой зоне автогамия имеет ряд преимуществ перед другими способами опыления: растения до известной степени становятся независимыми от насекомых и других агентов перекрестного опыления. В условиях краткого арктического лета самоопыление обеспечивает завязывание семян и в плохую погоду. В районе бухты Тикси среди семейств с наибольшим количеством автогамных видов автор называет представителей *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Cruciferae*, *Saxifragaceae* и *Boraginaceae*. Исследования, проведенные на Полярном Урале М.С. Кузнецовой (1969, 1970), подтвердили широкое распространение самоопыления у тундровых растений. Из 74 изученных видов (вересковых, гвоздичных, злаков, осок, пушиц и др.) более чем у половины самоопыление — резервный способ. Некоторые авторы считают (Чернов, 1978), что фактов, подтверждающих более широкое распространение автогамии в Арктике по сравнению с южными районами, пока нет.

Изучение анэкологии 29 арктических злаков, проведенное В.П. Левковским (1978) на о-ве Врангеля, показало, что арктические злаки цветут в основном хазмогамно, поэтому ксеногамия у большинства из них играет ведущую роль. Однако при неблагоприятных температурных условиях отмечена склонность и к самоопылению. У *Alopecurus alpinus*, *Festuca cryophila*,

Hierochloë pauciflora и других преобладает перекрестное опыление. Около 40% изученных злаков сочетают перекрестное опыление с автогамией. У *Poa arctica* и *P. glauca* обнаружен апомиксис, хотя не исключено и половое размножение.

Наши наблюдения над опылением на стационаре Тарей не были специальными. Они проводились в связи с изучением семенной продуктивности. Опыление входит в группу главных факторов, влияющих на ее величину. Эта внутренняя наследственная особенность вида в значительной степени определяет количество плодов, которое завязывается у представителей различных семейств. По словам Р.Е. Левиной (1969), процесс опыления — это начальный момент в долгом пути семенного размножения.

Широко поставить исследования по опылению не представлялось возможным. Основное внимание было уделено вопросу самоопыления у перекрестноопыляющихся растений, главным образом у доминантов, содоминантов и у растений, наиболее распространенных в растительном покрове района.

Способность к самоопылению отражается на протекании процесса плодоношения и в значительной степени определяет величины семенной продуктивности, ее верхние и нижние пределы. Сопоставление показателей плодоношения (% плодобразования, % семяобразования, семенной продуктивности) у автогамных растений и у перекрестноопыляющихся видов отражает эффективность того или иного способа опыления и характеризует возможность оплодотворения вида. Погодичные колебания в продукции семян могут служить обоснованием для установления способа опыления.

Возможность самоопыления у растений стационара Тарей изучалась на 2–3 модельных генеративных побегах при наблюдении за ходом цветения. Побеги фиксировались в фазе плотных бутонов. В ходе наблюдений отмечался характер цветения (хазмогамный, клейстогамный) и тип развития цветка (гомोगамия, дихогамия). При гомогамном развитии цветка отмечалось взаимное расположение тычинок и рыльца пестика во время пыления, продолжительность тычиночной и пестичной фаз, выяснялись возможности контакт-автогамии и гейтоногамии. Кроме наблюдений за ходом цветения и изучения морфологии цветка для определения способов опыления проводились опыты с изоляцией соцветий (у 20 видов).¹ Для каждого вида было взято по 10 генеративных побегов (соцветий), контролем служили расположенные вблизи и отмеченные этикетками особи в той же фазе, что и под изоляторами (в том же количестве).

Изучение хода цветения морфологии цветка и опыты с его изоляцией показали, что у некоторых видов автогамии способствует и морфология цветка, и гомогамное его развитие. В го-

¹ Применялись марлевые изоляторы.

Вид	Аллогамия			Автогамия	
	энто-мофи-лия	анемофи-лия	гейто-ногамия	кон-такт-авто-гамия	другие виды автога-мии
<i>Hierochloë pauciflora</i>		+			
<i>Alopecurus alpinus</i>		+			
<i>Arctagrostis latifolia</i>		+			
<i>Trisetum sibiricum</i> ssp. <i>litorale</i>		+			
<i>Koeleria asiatica</i>		+			
<i>Poa arctica</i>		+			
<i>P. alpigena</i>		+			
<i>P. glauca</i>		+			
<i>Dupontia fisheri</i>		+			
<i>Fetuca cryophila</i>		+			
<i>Eriophorum medium</i>		+			
<i>Carex chordorrhiza</i>		+			
<i>C. stans</i>		+	+		
<i>C. ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i>		+	+		
<i>Juncus biglumis</i>		+			
<i>Luzula confusa</i>					+
<i>L. nivalis</i>					+
<i>Llyodia serotina</i>				+	+
<i>Salix polaris</i>	+				
<i>S. arctica</i>	+				
<i>S. reptans</i>	+				
<i>S. pulchra</i>	+				
<i>S. lanata</i>	+				
<i>Betula nana</i>		+			
<i>Oxyria digyna</i>		+			
<i>Claytonia joanneana</i>					+
<i>Cerastium maximum</i>	+		+		
<i>Minuartia macrocarpa</i>	+				
<i>M. arctica</i>	+				
<i>Ranunculus nivalis</i>				+	
<i>R. borealis</i>				+	
<i>Papaver pulvinatum</i>				+	
<i>Eutrema edwardsii</i>					+
<i>Erysimum pallasii</i>					+
<i>Parrya nudicaulis</i>	+				
<i>Draba pilosa</i>					+

Вид	Аллогамия			Автогамия и гейтоногамия	
	энто-мофи-лия	анемофи-лия	гейто-ногамия	кон-такт-авто-гамия	другие виды автога-мии
<i>Polemonium boreale</i>	+			+	
<i>Draba oblongata</i>					+
<i>D. micropetala</i>					+
<i>D. macrocarpa</i>					+
<i>D. fladnizensis</i>					+
<i>Thlaspi cochleariforme</i>	+				
<i>Arabis septentrionalis</i>	+				
<i>Saxifraga punctata</i>	+		+		
<i>S. nivalis</i>	+		+		
<i>S. hieracifolia</i>	+		+		
<i>Potentilla stipularis</i>				+	+
<i>Dryas punctata</i>	+				
<i>Astragalus subpolaris</i>	+				
<i>A. umbellatus</i>	+				
<i>Oxytropis adamsiana</i>	+				
<i>O. nigrescens</i>	+				
<i>O. middendorffii</i>	+				
<i>Hedysarum arcticum</i>	+				
<i>Pedicularis verticillata</i>	+				
<i>P. sudetica</i>	+				
<i>P. hirsuta</i>	+				
<i>P. dasyantha</i>	+				
<i>P. oederi</i>	+				
<i>P. capitata</i>	+				
<i>Arnica iljinii</i>				+	

могамных цветках *Lloydia serotina*, *Polemonium boreale*, *Ranunculus borealis* и *Potentilla stipularis* рыльца пестиков во время пыления располагаются ниже пыльников или на одном уровне, поэтому пыльца беспрепятственно попадает на рыльце. У *Papaver pulvinatum* во время пыления рыльце пестика покрыто густым слоем пыльцы. У остальных перечисленных выше видов наблюдается то же самое. Тесное соприкосновение пыльников с рыльцами пестиков свидетельствует о контакт-авто-

гамии (см. таблицу), наличие которой у этих видов подтверждается также их изоляцией. На всех 10 генеративных побегах завязывались нормальные плоды. Поставленные на проращивание семена *Potentilla stipularis* и *Polemonium boreale* имели высокий процент всхожести (более 80). У некоторых из перечисленных видов (*Ranunculus borealis*, *Papaver radiatum* и *Potentilla stipularis*) наблюдается регулярное из года в год завязывание семян, что тоже служит доказательством самоопыления.²

Гомогамное развитие цветков наблюдается также у *Cassiope tetragona*. Этот вид в литературе относят к самоопылителям (Hagerup, 1951; Шамурин, 1966а, 1966б). Хэгеруп описывает 2 способа автогамии у *C. tetragona*: 1) под ударом ветра пыльца высыпается из пыльников и попадает на расположенное ниже рыльце; 2) опадающий венчик с прикрепленными тычинками скользит вниз и пыльники попадают прямо на рыльце, иногда задерживаясь вместе с венчиком. Вероятно, самоопыление у этого вида осуществляется одним из описанных способов. Контакт-автогамия у *C. tetragona* невозможна, так как во время цветения отсутствует контакт между пыльниками и рыльцем, пыление обычно проходит на согнутых тычиночных нитях. Наличие самоопыления у этого вида подтверждается также завязыванием плодов под изоляторами (см. таблицу).

В литературе среди автогамных видов называют виды рода *Saxifraga* (Low, 1887; Knuth, 1898-1905; Шамурин, 1966а, 1966б; Кузнецова, 1969): *S. hieracifolia*, *S. nivalis*, *S. caespitosa* и др.

Нами проведены наблюдения над 3 видами камнеломок - *S. hieracifolia*, *S. nivalis* и *S. punctata*. У первых 2 видов морфология цветка не препятствует самоопылению. Рыльце пестика во время пыления располагается ниже пыльников. Однако цветки у них развиваются дихогамно, только после окончания пыления начинают расходиться рыльца. У 3-го вида - *S. punctata* - не только дихогамное развитие цветка препятствует автогамии, но и его морфология. Тычиночные нити у этого растения очень короткие, и пыльники располагаются ниже пестиков, кроме того, тычиночные нити располагаются почти горизонтально, поэтому пыльца никак не может попасть на рыльце пестика. Таким образом, дихогамное развитие цветков у изученных видов рода *Saxifraga* и в некоторых случаях морфология цветка не способствуют автогамии. Однако на генеративных побегах камнеломок всегда имеются цветки в разных стадиях развития (бутоны, цветки, начавшие пылить, в разгаре пыления, заканчивающие пылить и т.д.), в результате создаются возможности

² Такое регулярное завязывание может быть еще в случае апомиксиса.

для переопыления внутри соцветия (Ходачек, 1973). Доказательством гейтоногамии служит хорошее завязывание плодов под изоляторами (см. таблицу). Осуществляется она мухами, которые часто встречаются на камнеломках (Чернов, 1973). Ветер тоже может играть роль агента переопыления, особенно в случае *S. nivalis* и *S. punctata*, у которых генеративный побег тоньше, а соцветие более разветвленное, чем у *S. hieracifolia*.

Почему же в районе бухты Тикси и на Полярном Урале эти виды самоопылители, а на Таймыре опыляются перекрестно? По мнению Хэгерупа (Hagerup, 1954), такие расхождения объясняются тем, что вид может образовывать расы, связанные с условиями опыления, например автогамные расы. Автор также указывает, что способы опыления могут варьировать из года в год, в зависимости от погодных условий.

Cerastium maximum подобно камнеломкам имеет дихогамное развитие цветков и наличие цветков в разных стадиях развития на одном генеративном побеге. Цветки этого вида тоже часто посещаются мухами, а также шмелями (Чернов, 1973). Переопыление внутри соцветия может иметь место благодаря ветру и различным токам воздуха, при никтинастических движениях (см. таблицу). Под изоляторами образуются хорошо сформированные плоды с нормально развитыми семенами (плодообразование около 80%).

В ряде работ указывается, что дихогамия - состояние временное. У дихогамных цветков, если не произошло перекрестного опыления, тычинки и рыльца могут догонять друг друга по зрелости и становиться способными к самоопылению (Бородин, 1896; Голенкин, 1937). Иногда дихогамия исчезает к концу цветения и появляются гомогамные цветки (Первухина, 1970). Кроме того, на побеге могут присутствовать одновременно и дихогамные, и гомогамные цветки.

В наших исследованиях почти стопроцентное завязывание плодов под изоляторами наблюдалось у некоторых драб (*Draba pilosa*, *D. parvisiliquosa*), а также у представителей семейства сложноцветных (*Arnica montana* и *Erigeron eriophorus*). Семена, образовавшиеся под изоляторами у перечисленных видов, хорошо развиты, быстро и дружно прорастают, особенно у сложноцветных. Это семейство отличается большим числом апомиктичных видов (Хохлов, 1950; 1965; Jrgenson e. a., 1958).

Некоторые авторы высказывают предположение, что автогамия и гейтоногамия имеют место и в семействах *Cyperaceae* и *Juncaceae*. Нам не удалось провести подробных наблюдений за представителями этих семейств, однако ежегодное, почти стопроцентное завязывание плодов у некоторых видов осок (*Carex stans*, *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*) и ожик (*Luzula nivalis*, *L. confusa*, *L. tundricola*) в районе исследования

говорит о том, что самоопыление у этих видов, если не основной то, во всяком случае, резервный способ опыления (см. таблицу). Свидетельством может служить тот факт, что в холодный 1968 г. у осок (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и *S. stans*) было найдено много обоеполых колосков. Самоопыление является резервным способом для таких перекрестноопыляющихся растений, как ивы. В холодные годы у них встречалось значительное количество не только однодомных сережек, но и обоеполых цветков. В теплые годы это явление не наблюдалось.

Доминант растительного покрова *Dryas punctata*, по литературным данным, относится к энтомофильным растениям. В.А. Гаврилюк (1966) на юго-востоке Чукотки и В.Ф. Шамурин (1966а) в северной Якутии отмечали интенсивное посещение цветков этого вида шмелями и другими насекомыми. На Таймыре нами не было отмечено посещение *D. punctata* шмелями, опыляется она здесь главным образом двукрылыми. По сведениям Ю.И. Чернова (1973), цветки дриады посещает мелкая *Melanostoma dubium*.

В связи с дихогамным развитием цветка самоопыление у *D. punctata* отсутствует. Под изоляторами плоды, как правило, не завязываются. В тех редких случаях, когда плоды были обнаружены под изоляторами, они оказались пустыми, без семян.

Автогамия является резервным способом опыления и у тех видов, у которых плоды образуются под изоляторами, но не на всех генеративных побегах (под изоляторами - 30-40%, у контрольных же побегов - более 80%). К таким видам относятся *Androsace bungeana*, *Cassiope tetragona*, *Pachypleurum alpinum* (см. таблицу).

У *P. alpinum* на изолированных побегах образуется от 2-3 до 15 семян, в то время как на контрольных экземплярах образуется до 50 семян на 1 побег. Такое явление можно объяснить тем, что у некоторых экземпляров этого вида в соцветии есть женские, мужские и обоеполые цветки. У обоеполых под изоляторами в результате самоопыления и образуются семена.

Бобовые - *Astragalus subpolaris*, *A. umbellatus*, *Oxytropis middendorffii*, *O. adamsiana*, *O. nigrescens* и *Hedysarum arcticum* и норичниковые - *Pedicularis verticillata*, *P. capitata* и *P. oedery* в районе стационара Тарей облигатные энтомофилы и постоянно посещаются шмелями (см. таблицу).¹ Под изоляторами плоды у них не завязывались. Процент плодообразования колеблется по годам в зависимости от интенсивности лёта насекомых, но никогда не дости-

¹ Более подробно опыление энтомофильных растений данного района описывается в статье Ю.И. Чернова (1978).

гает 100%, что, по мнению В.Ф. Шамурина (1969), свидетельствует об отсутствии облигатной автогамии. В районе бухты Тикси и на о-ве Врангеля (Шамурин, 1966а, 1966б; Шамурин, Тихменев, 1969) эти виды также являются энтомофилами. Мартин и Москвин (Martin, Mosquin, 1967) относят их к облигатным энтомофилам.

Однако в литературе есть сведения о наличии автогамии у арктических норичниковых. По данным Линдмана (Lindman, 1887), пыльца у *P. oedery* совершенно сухая, свободная, не собрана в тетрады. Согласно Кернеру (Kerner, 1898), в конце цветения у этого вида возможна автогамия, если не произошло перекрестного опыления. По мнению Экстама (Ekstam, 1897) и Порсилда (Porsild, 1920), в арктических областях самоопыление у норичниковых играет важную роль, так как посещения насекомыми очень редки. Ауривиллиус (Aurivillius, 1885) отмечает, что, несмотря на отсутствие шмелей на о-ве Шпицберген, *P. hirsuta* и *P. lanata* регулярно приносят плоды, а у *P. oederi* в конце цветения рыльца пестиков занимают такое положение, при котором создается возможность попадания на них пыльцы. Сильвен (Silven, 1905) у нескольких экземпляров *P. hirsuta*, привезенных с о-ва Шпицберген, обнаружил контакт рыльца и тычинок. Как уже было сказано выше, В.Ф. Шамурин и Е.А. Тихменев у мытников с о-ва Врангеля (*P. langsdoeffii*, *P. sudetica*, *P. verticillata*) не отрицают возможности автогамии и гейтоногамии. Следовательно, в более северных районах, бедных насекомыми, мытники могут самоопыляться. На Таймыре же, где насекомых для опыления достаточно, норичниковые, как правило, энтомофилы.

Из всех изученных видов остался неясным способ опыления у *Myosotis asiatica* и *Parrya nudicaulis*. Плоды под изоляторами у них не завязываются. Посещение их цветков мухами позволяет предполагать гейтоногамию, тем более что дихогамные цветки *P. nudicaulis* самоопыляться не могут; у *Myosotis asiatica* наблюдения за типом развития цветка не проводились, так как это оказалось очень сложным в связи с его мелкими размерами. *M. asiatica* в литературе относят к самоопылителям, *Parrya nudicaulis*, согласно наблюдениям Экстама (Ekstam, 1897), опыляется шмелями. В.Ф. Шамурин относит этот вид к самоопылителям, однако отмечает единичные посещения мухами. М.С. Кузнецова относит *Myosotis asiatica* к энтомофилам, которые опыляются шмелями.

Таким образом, изоляция генеративных побегов и наблюдение за ходом цветения позволили сделать некоторые выводы относительно способов опыления растений на Западном Таймыре.

1. В первую очередь следует отметить лабильность способов опыления у арктических растений. Многие перекрестноопыляющиеся виды в холодные годы переходят к самоопылению.

2. У многих видов основной способ опыления - автогамия (*Lloydia serotina*, *Polemonium boreale*, *Potentilla stipularis*, *Ranunculus borealis*, *Papaver pulvinatum*, *Androsace septentrionalis*, а также драбы и сложноцветные). Этому способствует как морфология цветков, так и их гомогамное развитие. Об автогамии свидетельствует наличие пыльцы на рыльцах пестиков, высокий процент завязывания плодов под изоляторами и близкое к стопроцентному завязывание плодов у контрольных экземпляров, регулярное ежегодное успешное плодоношение, тесное контактирование мужских и женских генеративных органов во время пыления (контакт-автогамия). Для некоторых видов автогамия является резервным способом опыления (осоки, ожики, ивы, а также *Androsace bungeana* и *Pachypleurum alpinum*).

3. У многих камнеломок - гейтоногамия (*Saxifraga punctata*, *S. nivalis*, *S. hieracifolia*), а также у *Cerastium maximum* и *Pachypleurum alpinum*. Это в основном диогамные растения, у которых разновременность созревания тычинок и пестиков препятствует самоопылению. Из-за растянутости цветения у этих видов на одном генеративном побеге присутствуют одновременно цветки в разных стадиях развития, что создает благоприятные возможности для гейтоногамии, осуществляемой разными способами: насекомыми, ветром, благодаря различным токам воздуха и никтинастическим движениям. Тип соцветия и расположение цветков на генеративном побеге создают возможность переопыления внутри соцветия всеми перечисленными способами. В таких компактных соцветиях, типа корзинки или зонтика (*Pachypleurum alpinum*), переопыление внутри соцветия осуществляется главным образом мухами.

4. Облигатность энтомофильного способа опыления - у бобовых и норичниковых, а также у доминанта растительного покрова *Dryas punctata*.

Л и т е р а т у р а

- Б е с п а л о в а З.Г. Характеристика цветения и диссеминация ковылей. - Проблемы ботаники, 1962, т. 6.
Б е с п а л о в а З.Г. Суточная ритмика цветения и плодоношения некоторых растений Центрального Казахстана. - Бюл. МОИП, 1965, т. 70.
Б о р о д и н И.П. Процесс оплодотворения в растительном царстве. Спб., 1896.
Г а в р и л ю к В.А. К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова. - В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды, М.; Л., 1966.
Г о л е н к и н М.И. Курс высших растений. М.; Л., 1937.

- К а й г о р о д о в а М.С. Антэкология растений тундр Полярного Урала. Автореф. канд. дис. Пермь, 1972.
К у з н е ц о в а М.С. Антэкология растений тундр Полярного Урала. - В кн.: Вопросы антэкологии. Л., 1969. (Матер. к симпозиуму по антэкологии, 26-30 мая 1969 г., Пермь).
К у з н е ц о в а М.С. Антэкология некоторых основных компонентов ракомитриевой тундры Полярного Урала. - Учен. зап. Перм. ун-та, 1970, № 206, Биология.
Л е в и н а Р.Е. О "монографическом изучении семенного размножения отдельных видов". - В кн.: Вопросы антэкологии. Л., 1969. (Матер. к симпозиуму по антэкологии, 26-30 мая 1969 г., Пермь).
Л е в к о в с к и й В.П. Антэкология арктических злаков. Автореф. канд. дис. Л., 1978.
Л е в к о в с к и й В.П., Т и х м е н е в Е.А. Экология опыления некоторых арктических овсяниц (*Festula* L.). - Бот. журн., 1979, т. 64, № 1.
П е р в у х и н а Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970.
П о н о м а р е в А.Н. Изучение цветения и опыления растений. - В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л., 1960, т. 2.
П о н о м а р е в А.Н. О протерандрии зонтичных. - Учен. зап. Перм. ун-та, 1961, т. 18, вып. 3.
П о н о м а р е в А.Н. Предмет и некоторые аспекты антэкологии. - В кн.: Вопросы антэкологии. Л., 1969. (Матер. к симпозиуму по антэкологии, 26-30 мая 1969 г., Пермь).
С е р е б р я к о в И.Г. Некоторые данные о ритме сезонного развития растений долины р. Пясины в ее нижнем течении. - Бюл. МОИП, 1963, т. 68.
С о л н ц е в а М.П. К биологии цветения и эмбриологии ковылей. - Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1965, сер. 3, вып. 17.
С о л н ц е в а М.П., Л е в к о в с к и й В.П., К и ш е ч н и к о в а Т.И. К эмбриологии арктических мятликов (*Poa* L.). - ДАН СССР, 1977, т. 237, № 1.
Т и х м е н е в Е.А. К антэкологии некоторых видов *Salix* L. в арктической тундре о. Врангеля. - Бот. журн., 1973, т. 58, № 9.
Т и х м е н е в Е.А. Экология опыления некоторых арктических осоковых (*Carex* L.). - Бот. журн., 1979, т. 64, № 2.
Т и х м е н е в Е.А., Л е в к о в с к и й В.П. К антэкологии злаков арктической тундры острова Врангеля. - Бот. журн., 1973, т. 58, № 10.
Х о д а ч е к Е.А. Цветение и плодоношение арктических растений на Западном Таймыре. - В кн.: Вопросы антэкологии. Л., 1969. (Матер. к симпозиуму по антэкологии, 26-30 мая 1969 г., Пермь).

- Х о д а ч е к Е.А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л., 1974.
- Х о х л о в С.С. Перспективы эволюции высших растений. - Учен. зап. Саратов. пед. ин-та, 1950, вып. 11.
- Х о х л о в С.С. Задачи и методы исследования биологии бесполосеменного размножения. - В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Саратов, 1965. (Учен. зап. Саратов. пед. ин-та, 1965, т. 20, вып. 6.).
- Ч е р н о в Ю.И. Комплекс антофильных насекомых в тундровой зоне СССР. - Вопр. географии, 1966, т. 69.
- Ч е р н о в Ю.И. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Ч е р н о в Ю.И. Антофильные насекомые в подзоне типичных тундр Таймыра. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Ш а м у р и н В.Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. - В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л., 1966а.
- Ш а м у р и н В.Ф. Роль насекомых-опылителей в тундровых сообществах. - Вопр. географии, 1966б, т. 69.
- Ш а м у р и н В.Ф. К антокологии растений Арктики. - В кн.: Вопросы антокологии. Л., 1969. (Матер. к симпозиуму по антокологии, 26-30 мая 1969 г., Пермь).
- Ш а м у р и н В.Ф., Т и х м е н е в Е.А. Цветение и плодоношение бобовых (Leguminosae) и норичниковых (Scrophulariaceae) на о. Врангеля. - Бот. журн., 1971, т. 56, № 3.
- Ш м а л ь г а у з е н И.И. Факторы эволюции и теория стабилизирующего отбора. М.; Л., 1946.
- A u r i v i l l i u s Ch. Das Insectenleben in arctischen Ländern. - In: V o n d e n s k j o l d A.E. Student und Forscherer veranlasst durch meine Reisen in hohen Norden. Leipzig, 1885.
- E k s t a m O. Blütenbiologische Beobachtungen auf Novaja Semla. - Troms mus., Aarsh., 1897, vol. 18.
- E k s t a m O. Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Spitzbergen. - Troms mus., Aarsh., 1898, vol. 20.
- H a g e r u p O. Pollination in the Faroes in spite of rain and poverty in insects. - Dan. Biol. Medd., 1951, vol. 8, N 4.
- H a g e r u p O. Autogamy in some drooping Biscione flowers. - Bot. tidsskr., 1954, vol. 51.
- H e s l o p p - H a r r i s o n J. 40 years of geneecology. - Adv. Ecol. Res., 1964, vol. 2.

- H o e g O.A. Blütenbiologische Beobachtungen aus Spitzbergen? Medd., Norges Svalbard-og Shavsunderskelser., 1932, vol. 16.
- J o r g e n s e n C.A., S ö r e n s e n Th., W e s t e r g a a r d M. The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. Kobenhavn, 1958.
- K e r n e r A. Pflanzenleben. Von Anton von Marilaun. 2., gänzl. neubearb. Aufl. Leipzig, 1898, Bd 1-2.
- K e v a n P. Insect pollination of high Arctic flowers. - Ecology, 1972, vol. 60.
- K e v a n P. Flowers, insects and pollination ecology in the Canadian High Arctic. - Polar Rec., 1973, vol. 16, N 104.
- K e v a n P. Anthophilous springtails (Collembola) from the Alaskan north slope, from Signy Island, Antarctica, and from near Ottawa, Ontario. - Rev. Ecol. Biol. sol., 1978, vol. 15.
- K n u t h P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1898-1905.
- L i n d m a n C.A. Blumen und Bestäubungseinrichtung im Scandinavischen Hochebige (Ref.). - Bot. Centralbe, 1887, Bd 30.
- L o w E. Blütenbiologische Floristik des Mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten. - Bot. Centralbe, 1887, Bd 30.
- M o s q u i n T., M a r t i n T.E. Observation the pollination biology of plants on Meevile Island. - N.W.T., Canfield Natur, 1967, vol. 8.
- P o r s i l d M.A. Sur les pades et les dimensions des Aries Arctiques. - Rev. gen. bot., 1920, vol. 32.
- P r o c t o r M., Y e o P. The pollination of flowers. Second edition. By Williams Collis Sonsard, C^o Ltd. London, 1975.
- S i l v e n F. Blombiologiska jakttagelseri. Kittilä Lappmark. - Medd. fauna et flora fenn., 1905, vol. 31.
- S w a l e s D. Nectaries of certain Arctic and sub-Arctic plants with notes, on pollination. - Rhodora, 1979, vol. 81, N 827.
- W a r m i n g E. Biologiske Optheleser om grönlandcke Plater. - Bot. tidsskr., 1885, vol. 15.
- W a r m i n g E. Om ngle arctishe vaexters biologi at Eug. Stockholm, 1886.

О ПЕРИОДИЧНОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ НА ЗАПАДНОМ ТАЙМЫРЕ

Ботанический институт им. В.Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

О периодичности плодоношения растений можно судить по годичной динамике генеративных побегов. Учет их числа в течение ряда лет дает представление о перерывах в плодоношении и об их длительности. Погодичные изменения количества генеративных побегов показывают влияние климатических экологических и фитоценологических условий на жизнь растений. Число генеративных побегов, подсчитанное на единицу площади или на одну особь, отражает особенности протекания генеративных фаз (в том числе и плодоношения) в данном сообществе в тот или иной сезон.

Для Арктики сведений о перерывах в плодоношении и о годичной динамике генеративных побегов очень мало, лишь отдельные высказывания имеются в ряде работ (Kevan, 1970; El-kington, 1971; Savile, 1972; Деева, 1977). Данные по числу генеративных побегов на единицу площади приводятся в работе В.А. Гаврилюка (1961), однако они относятся только к одному сезону.

Изучение погодичной динамики генеративных побегов проводилось нами на Таймырском биогеоценологическом стационаре (пос. Тарей) в связи с изучением семенного размножения у арктических растений. Наблюдения проводились с 1967 по 1970 г. Летние сезоны 1967 и 1969 гг. были достаточно теплыми. Снег сошел в III декаде июня. В июле средняя температура воздуха составляла 12-13° (превышая среднюю многолетнюю на 2-3°); в августе — около 6,5°. Однако влажность воздуха в 1969 г. была на 10% выше (90%) и осадков выпало в 10 раз больше (74 мм), чем в 1967 г. (7,4 мм). Сезоны 1968 и 1970 гг. были более холодные. Снег сошел только в начале июля. Среднемесячная температура воздуха в июле составляла 5,7° (ниже средней многолетней почти на 4°), а в августе не превышала 6°.

Район стационара Тарей относится к подзоне типичных тундр (Александрова, 1971; Матвеева и др., 1973).

Исследования проводились в 5 фитоценозах: в дриадово-осоково-моховой пятнистой и дриадово-осоково-моховой бугорковой тундрах, в болотно-тундровом полигональном комплексе, на полигональном болоте и в разнотравных группировках берегового

склона р. Пясины. Эти сообщества наиболее распространены в данном районе и отражают основные особенности растительного покрова. В пятнистой и бугорковой тундрах и в полигональном комплексе 5 постоянных площадок размером 2x3 м располагались на расстоянии 3 м друг от друга. В первых 2 сообществах они закладывались в форме буквы Z, а в полигональном комплексе — по прямой линии и охватывали все элементы микрорельефа. На полигональном болоте площадки (по 5 на каждом элементе микрорельефа) имели размеры 50x50 см на валике и в центральной части полигона, а в канавке — 25x25 см и были расположены вразброс. В разнотравных группировках южного склона берега р. Пясины было выбрано 10 площадок (в разных частях гребня) размером 1x1 м. Все данные пересчитаны на 1 м².

Кроме площадок в разнотравных сообществах берегового склона у 20 наиболее распространенных видов были выделены по 20 модельных особей, на которых в течение 3 лет — с 1967 по 1969 г. — подсчитывались генеративные побеги.

Наблюдения показали, что для изученных сообществ характерна невысокая насыщенность генеративными побегами единицы площади (табл. 1). В пятнистой и бугорковой тундрах только доминантные виды (*Dryas punctata* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*) и некоторые содоминанты имеют число генеративных побегов на 1 м² больше единицы. Ивы, которые играют заметную роль в этих 2 сообществах, имеют, как правило, меньше одного побега на 1 м². Только у *Salix reptans* в бугорковой тундре во все годы наблюдений обнаружено более одного побега на 1 м². В болотно-тундровом полигональном комплексе наибольшее количество побегов (150) имеет доминант сообщества *Betula nana* (табл. 1). Фитоценологическая роль ив здесь возрастает, число их генеративных побегов на 1 м² значительно увеличивается. *Dryas punctata*, которая тоже достаточно распространена в данных комплексах, имеет незначительное количество побегов. Наибольшей насыщенностью генеративными побегами отличаются элементы полигонального болота. На валике полигонального болота основную роль в растительной микрогруппировке играют *D. punctata* — до 40 побегов на 1 м² и *Salix reptans* — до 16 побегов (табл. 1). Остальные его микрогруппировки (центральной части и канавки) отличаются бедностью видового состава, но насыщенность генеративными побегами распространенных здесь видов довольно значительна (табл. 1).

В разнотравных сообществах берегового склона вследствие большого видового разнообразия число генеративных побегов на 1 м² не так велико, как казалось бы (табл. 2): у *Dryas punctata* — от 8 до 22, у *Luzula confusa* — 1-2 и у злаков — от 1 до 18. Особенно обильны генеративные побеги у *Myosotis asiatica*, *Ranunculus borealis*, *Dryas punctata* и *Pachypleurum alpinum*, причем в одни годы

Т а б л и ц а 1

Количество генеративных побегов
на постоянных площадках в разные годы

Вид	Год наблю- дения	Номера площадок (2x3 м)					Ср. кол-во генерат. по- бегов	
		1	2	3	4	5	на пло- щадку	на 1 м ²
		П я т н и с т а я т у н д р а						
<i>Salix rep- tans</i>	1967	-	-	-	6	1	1.4	0.23
	1968	4	3	6	4	2	3.8	0.6
	1969	8	-	5	7	-	2.8	0.5
	1970	-	-	1	2	1	0.8	0.1
<i>S. arctica</i>	1967	-	2	5	-	-	1.4	0.23
	1968	-	-	-	-	-	-	-
	1969	-	4	1	-	-	1	0.16
	1970	1	-	1	-	-	0.4	0.07
<i>S. pulchra</i>	1967	3	-	-	-	-	0.6	0.1
	1968	3	6	10	-	-	3.8	0.6
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. polaris</i>	1967	-	-	-	-	-	-	-
	1968	2	18	-	35	-	10.8	1.8
	1969	-	7	-	-	-	1.4	0.2
	1970	-	-	-	11	5	3.2	0.5
<i>Dryas pun- ctata</i>	1967	14	16	59	18	64	34.2	5.7
	1968	32	10	35	15	21	22.8	3.8
	1969	23	5	21	19	6	14.8	2.5
	1970	14	3	17	2	4	3.0	1.5
<i>Cassiope tetragona</i>	1967	8	-	1	9	20	7.6	1.1
	1968	3	80	28	37	132	56.0	9.3
	1969	-	1	-	-	12	2.6	0.4
	1970	10	284	21	94	200	121.8	20.3
<i>Luzula nivalis</i>	1967	3	-	3	-	1	1.4	0.2
	1968	16	-	10	-	2	5.6	0.9
	1969	2	-	-	-	3	1.0	0.6
	1970	5	-	5	-	3	2.6	0.4

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Вид	Год наблю- дения	Номера площадок (2x3 м)					Ср. кол-во генерат. по- бегов	
		1	2	3	4	5	на пло- щадку	на 1 м ²
<i>Luzula confusa</i>	1967	1	1	1	1	-	0.8	0.13
	1968	7	-	5	-	-	2.4	0.4
	1969	2	-	2	-	-	0.8	0.1
	1970	2	-	10	1	2	5.0	0.8
<i>Juncus big- lumis</i>	1967	7	-	-	-	-	1.4	0.23
	1968	-	1	-	-	-	0.2	0.03
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	1	-	-	-	-	0.2	0.03
<i>Carex ensi- folia ssp. arctisibirica</i>	1967	26	1	19	2	6	10.8	1.8
	1968	200	152	138	59	260	161.8	27.0
	1969	-	-	-	1	-	0.2	0.03
	1970	124	62	95	47	96	101.7	16.9
<i>Arctagros- tis latifolia</i>	1967	3	2	1	3	-	1.6	0.3
	1968	2	3	2	2	-	2.6	0.4
	1969	3	1	6	3	-	2.6	0.4
	1970	3	1	6	3	-	2.6	0.4
<i>Poa arcti- ca</i>	1967	-	-	23	1	-	4.8	0.8
	1968	3	-	3	2	-	1.6	0.3
	1969	3	-	13	-	-	3.2	0.5
	1970	-	-	21	-	-	4.2	0.7
Б у г о р к о в а я т у н д р а								
<i>Salix rep- tans</i>	1967	11	40	16	17	13	19.4	3.2
	1968	10	40	20	16	35	24.2	4.0
	1969	5	38	13	10	10	14.8	2.5
	1970	4	27	7	4	6	8.8	1.5
<i>S. arctica</i>	1967	-	-	-	-	-	-	-
	1968	-	-	-	13	-	2.6	0.43
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	-	-	-	1	-	0.2	0.03

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Вид	Год наблю- дения	Номера площадок (2x3 м)					Ср. кол-во генерат. по- бегов	
		1	2	3	4	5	на пло- щадку	на 1 м ²
		Б у г о р к о в а я т у н д р а						
<i>S. pulchra</i>	1967	-	-	-	5	-	1.0	0.16
	1968	-	-	-	-	-	-	-
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. polaris</i>	1967	-	-	-	-	-	-	-
	1968	-	-	45	-	-	9	1.5
	1969	-	-	30	-	-	6	1.0
	1970	-	-	6	-	-	1.2	0.2
<i>Dryas pun- ctata</i>	1967	30	62	100	38	120	70.0	11.6
	1968	61	22	58	160	60	72.0	12.0
	1969	13	11	15	23	8	14.0	2.3
	1970	23	15	17	38	21	22.8	3.8
<i>Cassiope tetragona</i>	1967	30	10	-	32	31	20.6	3.0
	1968	45	15	64	30	50	40.8	6.7
	1969	6	-	3	2	-	2.2	0.36
	1970	10	284	21	94	200	121.8	20.3
<i>Luzula ni- valis</i>	1967	-	-	-	-	-	-	-
	1968	1	6	7	-	-	3.2	0.53
	1969	-	1	-	-	-	0.2	0.03
	1970	2	3	4	1	1	2.2	0.36
<i>L. confusa</i>	1967	-	-	-	-	-	-	-
	1968	-	-	-	-	-	-	-
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex ensi- folia ssp. arctisibirica</i>	1967	-	65	-	-	-	13	2.1
	1968	105	216	190	100	29	127.8	21.3
	1969	-	-	1	-	-	0.2	0.03
	1970	37	41	57	38	8	36.2	6.0
<i>Arctagrostis latifolia</i>	1967	-	2	-	1	-	0.6	0.1
	1968	-	-	-	-	-	-	-

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Вид	Год наблю- дений	Номера площадок (2x3 м)					Ср. кол-во генерат. по- бегов	
		1	2	3	4	5	на пло- щадку	на 1 м ²
		Б у г о р к о в а я т у н д р а						
Arctagrostis latifolia	1969	-	1	-	-	-	0.2	-
	1970	-	-	-	-	-	-	-
		Б о л о т н о - т у н д р о в ы й п о - л и г о н а л ь н ы й к о м п л е к с						
Salix rep- tans	1967	70	48	4	16	37	35.0	5.8
	1968	52	6	64	55	-	35.4	5.9
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	33	8	42	16	122	44.2	7.4
S. pulchra	1967	-	4	6	7	12	5.8	1.0
	1968	2	5	49	11	13	16.0	2.7
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	1	-	5	2	-	1.6	0.3
Betula na- na	1967	-	1217	3184	-	249	950	158
	1968	-	540	1020	-	150	342	57
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	-	79	239	110	-	85.6	14.2
Dryas pun- ctata	1967	7	-	8	-	-	3.0	0.5
	1968	-	-	7	4	-	2.2	0.4
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	-	-	5	-	-	1.0	0.2
Carex stans	1967	-	2	-	2	3	1.4	0.23
	1968	4	16	71	93	162	69	11.5
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	0	3	27	16	30	15.2	2.5
Luzula ni- valis	1967	7	2	3	-	-	24	0.6
	1968	10	4	3	1	-	36	0.6
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	3	3	7	-	-	2.6	0.4

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Вид	Год наблю- дений	Номера площадок (50x50 см)					Ср. кол-во генерат. по- бегов	
		1	2	3	4	5	на пло- щадку	на 1 м ²
П о л и г о н а л ь н о е б о л о т о								
Валик								
Salix rep- tans	1967	6	3	4	-	7	4	16
	1968	12	2	3	-	2	3.8	15.2
	1969	-	3	-	-	6	1.8	7.2
	1970	1	1	-	-	-	0.4	1.6
Dryas pun- ctata	1967	12	12	9	14	2	9.8	39
	1968	11	4	9	5	10	7.8	31
	1969	8	4	-	1	-	2.6	10.4
	1970	7	1	2	5	-	3.0	12.4
Cassiope tetragona	1967	-	-	12	69	-	16.2	65
	1968	-	-	12	4.0	-	3.2	12.8
	1969	-	-	-	2	-	0.4	1.6
	1970	-	-	14	35	-	9.8	39.2
Betula nana	1967	-	-	-	-	5	1.0	4.0
	1968	-	-	-	-	6	1.2	4.8
	1969	-	11	6	14	35	13.2	52.8
	1970	-	2	-	-	11	-	-
Полигон								
Hierochloë pauciflora	1967	50	-	88	22	20	36	144
	1968	-	-	-	-	10	2.0	8.0
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	-	1	2	1	3	1.2	4.8
Carex stans	1967	3	2	2	-	-	1.5	6.0
	1968	3	-	-	-	3	1.4	5.6
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	-	1	-	-	-	0.2	0.8
C. chordor- rhiza	1967	-	1	7	-	-	1.6	6.4
	1968	-	-	13	-	15	5.6	22
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	16	18	12	16	1	12.2	48.8

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Вид	Год наблю- дения	Номера площадок (50x50 см)					Ср. кол-во генерат. по- бегов	
		1	2	3	4	5	на пло- щадку	на 1 м ²
Carex stans		Канавка						
	1967	1	2	4	1	1	2	32
	1968	2	3	11	1	1	3.6	58
	1969	-	-	-	-	-	-	-
	1970	-	1	1	-	-	0.4	6.4

их больше, в другие - меньше, но в целом их всегда больше, чем у других видов (табл. 2).

Таким образом, фитоценотическая роль вида в большинстве случаев находит свое отражение в количестве генеративных побегов на 1 м², и наоборот, насыщенность генеративными побегами единицы площади, при изучении ее в течение ряда лет, в какой-то степени может служить критерием для оценки значения вида в сложении того или иного сообщества. По насыщенности генеративными побегами 1 м² иногда можно судить о способе размножения вида, хотя не всегда суждение о способе размножения по этому признаку бывает правильным. В наших исследованиях доминант пятнистой и бугорковой тундр *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* имеет в этих сообществах значительную насыщенность 1 м² генеративными побегами. По этому признаку можно было бы говорить о генеративном размножении у этого вида. Однако изучение семенной продуктивности показало, что часть семян из года в год поражается грибами, многие не имеют зародыша и только единичные оказываются нормально развитыми. Проростков или всходов этого растения в природе не обнаружено.

Изучение погодичной динамики генеративных побегов показало, что каждому виду присуща своя специфическая изменчивость по годам. Она зависит как от внутренних биологических причин (времени заложения цветочных почек, возрастного состава особей, перерывов в цветении), так и от погодных условий в период заложения цветочных почек, дифференциации органов цветка и в период цветения. Известно, что у большинства арктических видов заложение цветочных почек начинается в предшествующий цветению год, а к периоду покоя дифференциация органов цветка полностью или частично заканчивается (Sørensen, 1941; Серебряков, 1963; Гаврилюк, 1966; Деева, 1977). Веро-

Таблица 2

Количество генеративных побегов на площадках
в разные годы в разнотравных сообществах берегового склона

Вид	Год наблю- дения	Номера площадок (1x1 м)										Ср. кол-во генерат. побегов	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
												на пло- щадку	на 1 м ²
<i>Salix arctica</i>	1968	2	20	-	-	-	-	-	-	-	26	4.8	4.8
	1969	6	45	-	-	-	-	-	-	-	11	6.2	6.2
	1970	1	-	-	-	-	-	-	-	-	33	3.4	3.4
<i>Dryas punctata</i>	1968	120	-	50	-	-	-	-	-	-	50	22.0	22.0
	1969	57	-	25	-	-	-	-	-	-	62	14.4	14.4
	1970	12	-	-	-	-	-	-	-	-	72	8.4	8.4
<i>Luzula confusa</i>	1968	17	-	2	-	-	-	-	-	-	4	2.3	2.3
	1969	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	0.3
	1970	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3	1.3
<i>Poa glauca</i>	1968	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	1969	-	-	-	-	-	30	-	35	20	-	8.5	8.5
	1970	-	-	-	-	-	-	13	47	-	-	6.0	6.0
<i>Trisetum sibiricum ssp. littorale</i>	1968	-	14	12	-	19	12	16	3	4	-	8.0	8.0
	1969	-	6	-	3	13	4	-	5	5	-	3.6	3.6
	1970	4	15	3	-	1	1	7	4	2	-	3.7	3.7
<i>Festuca cryophila</i>	1968	-	-	-	5	10	18	-	12	18	-	6.3	6.3
	1969	-	-	-	10	16	2	-	5	5	-	3.8	3.8
	1970	-	-	-	-	-	-	-	-	15	-	1.5	1.5
<i>Festuca brachifolia</i>	1968	-	-	-	-	11	3	1	-	9	-	2.4	2.4
	1969	10	12	30	6	-	70	-	26	30	-	18.4	18.4
	1970	8	-	-	-	8	31	9	-	-	-	5.6	5.6
<i>Alopecurus alpinus</i>	1968	-	-	-	8	-	4	-	-	-	-	1.2	1.2
	1969	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-	0.8	0.8
	1970	-	-	-	5	-	4	-	-	-	-	0.9	0.9
<i>Poa sp. (pratensis)</i>	1968	-	1	-	8	19	3	-	-	-	-	3.1	3.1
	1969	-	-	-	7	17	-	-	-	-	-	2.4	2.4
	1970	-	-	-	23	-	-	-	-	-	-	2.3	2.3
<i>Oxytropis middendorffii</i>	1968	15	-	2	3	5	10	2	5	8	-	5.0	5.0
	1969	8	-	-	-	15	10	-	2	4	-	3.9	3.9
	1970	1	-	-	-	1	1	1	-	2	-	0.6	0.6
<i>Astragalus subpolaris</i>	1968	1	-	-	9	-	17	15	18	4	-	6.4	6.4
	1969	-	-	-	50	20	20	8	190	15	-	30.3	30.3
	1970	-	-	-	1	-	-	21	31	3	-	5.6	5.6

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Год наблю- дения	Номера площадок (1x1 м)										Ср. кол-во генерат. побегов	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
												на пло- щадку	на 1 м ²
<i>Pedicularis verticillata</i>	1968	-	-	-	-	14	11	-	-	9	-	3.4	3.4
	1969	-	-	4	-	16	40	-	-	2	-	6.2	6.2
	1970	-	-	-	-	1	3	-	-	3	-	0.7	0.7
<i>Papaver pulvinatum</i>	1968	22	-	21	9	7	26	-	-	11	-	9.0	9.0
	1969	4	-	8	7	14	24	4	-	5	3	6.9	6.9
	1970	3	-	1	-	-	2	-	-	1	1	0.8	0.8
<i>Ranunculus borealis</i>	1968	22	40	-	100	28	73	4	3	4	-	27.4	27.4
	1969	-	15	-	60	25	45	4	4	3	-	15.6	15.6
	1970	-	5	-	15	7	16	11	10	3	-	6.7	6.7
<i>Pachypleurum alpinum</i>	1968	1	12	12	38	21	51	4	10	14	-	16.3	16.3
	1969	-	11	5	21	22	25	7	14	-	-	10.5	10.5
	1970	-	3	2	2	-	4	6	4	8	-	2.9	2.9
<i>Polemonium boreale</i>	1968	-	9	-	-	4	5	-	-	4	-	2.2	2.2
	1969	-	32	4	25	-	10	-	-	4	-	7.5	7.5
	1970	-	-	-	3	-	1	-	-	2	-	0.6	0.6
<i>Potentilla stipularis</i>	1968	-	12	-	1	-	1	-	-	4	-	1.8	1.8
	1969	-	20	-	-	-	-	-	-	1	-	2.1	2.1
	1970	-	7	-	3	-	-	-	-	3	-	1.3	1.3
<i>Myosotis asiatica</i>	1968	13	30	24	75	80	101	16	20	39	-	38.8	38.8
	1969	17	32	21	80	80	93	23	25	50	-	22.3	22.3
	1970	2	12	11	53	29	19	20	31	19	-	19.6	19.6
<i>Androsace septentrionalis</i>	1968	-	-	16	7	-	2	-	7	-	-	3.4	3.4
	1969	9	7	4	-	-	-	-	5	1	-	2.6	2.6
	1970	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	0.6	0.6

ятно поэтому многие наблюдавшиеся нами виды имели максимальное число генеративных побегов в холодный 1968 г., которому предшествовал очень теплый летний сезон 1967 г. Более конкретных данных о времени заложения цветочных почек и степени сформированности органов цветка к периоду цветения для наших видов еще очень мало. В.А. Гаврилюк (1961, 1966) описывает внутривершинное формирование цветка у *Cassiope tetra-*

зона на юго-востоке Чукотки. Автор относит этот вид к группе, у которой дифференциация цветка начинается в период бутонизации-цветения. По его данным, полное формирование цветка у каспиопы заканчивается к середине августа предыдущего года.¹ Этим можно объяснить значительное преобладание в наших исследованиях генеративных побегов изучаемого вида в холодные 1968 и 1970 гг. Такая закономерность динамики генеративных побегов у *C. tetragona* наблюдалась в 2 сообществах - в пятнистой и бугорковой тундрах. На валике полигонального болота, где отмечено максимальное число генеративных побегов каспиопы во все годы, эта закономерность несколько нарушена. Наибольшее количество генеративных побегов наблюдалось в 1967 г. Это объясняется, вероятно, тем, что климатические условия лета 1966 г. тоже были достаточно благоприятными для их нормального развития.

Каспиопу мы относим к числу видов, у которых определенная закономерность в изменении количества генеративных побегов по годам выражена довольно четко. Для них характерно значительное преобладание числа побегов на 1 м² в холодные годы и резкое их падение в теплые годы. Сюда можно отнести также *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. chordorrhiza*, *Luzula nivalis* и *L. confusa*. Эта закономерность проявляется во всех или почти во всех изученных сообществах, где встречается каждый из этих видов (табл. 1).

У ряда растений разнотравных сообществ максимальное число генеративных побегов отмечено в теплые годы: *Salix arctica*, *Astragalus subpolaris*, *Pedicularis verticillata*, *Polemonium boreale*, *Potentilla stipularis* и многие злаки - *Poa glauca*, *Festuca cryophila* и *F. brachiphylla*.

Часть видов - с постепенным уменьшением генеративных побегов от года к году: *Oxytropis middendorffii*, *Papaver pulvinatum*, *Ranunculus borealis*, *Pachypleurum alpinum* и *Myosotis asiatica*.

Некоторые виды составляют группу с двухгодичным максимумом, после которого идет значительное уменьшение числа генеративных побегов: *Dryas punctata*, *Salix reptans*, *Betula nana* и *Carex stans*. Поскольку максимум падает и на теплый, и на холодный год, можно сделать вывод, что годовичная динамика генеративных побегов у этих видов определяется не погодными условиями, а внутренними биологическими причинами.

У остальных растений не наблюдается четко выраженной закономерности в изменении числа генеративных побегов в разные годы: *Poa arctica*, *Arctagrostis latifolia* и *Alopecurus alpinus*.

¹ Это подтверждено и более поздними исследованиями Н. М. Девой (1977).

Изучение погодичной динамики генеративных побегов дает представление о перерывах в плодоношении. Для растений тундровой зоны такие сведения до сих пор отсутствовали. Перерывы в плодоношении и их длительность могут быть установлены при изучении числа генеративных побегов не менее чем за 5-10 лет. Однако некоторое представление о перерывах получено нами при изучении количества генеративных побегов в течение 3-4 лет: настоящие перерывы в плодоношении, когда генеративные побеги полностью отсутствуют, имеют место у небольшого числа видов полигональных болот - у *Hierochloë pauciflora*, *Carex stans* и *C. chordorrhiza*, а также у *Salix pulchra*. Перерыв в плодоношении был у них в 1969 г. и каждый подошел к нему по-своему. У *Hierochloë pauciflora* максимальное количество генеративных побегов в 1967 г. сменилось резким их уменьшением в 1968 г., за которым последовал перерыв в плодоношении в 1969 г. В 1970 г. побеги появились вновь, хотя и в небольшом количестве. У *Carex stans* перерыв в 1969 г. наступил после 2-годового максимума. В 1970 г. появились единичные побеги. Перерыв в плодоношении *C. chordorrhiza* наступил после года со значительным числом побегов. После перерыва последовал взрыв в цветении - максимальное количество генеративных побегов. У *Salix pulchra* перерыв в плодоношении был отмечен в 4 сообществах, но длительность его в каждом сообществе разная: в бугорковой тундре и в полигональном болоте он продолжается по крайней мере в течение 3 лет (1968, 1969, 1970), в пятнистой тундре и на ярах - не менее 2 лет (1969, 1970).

У большинства видов перерывов в плодоношении не было, так как генеративные побеги были отмечены в течение всех 4 лет исследования. Однако в некоторые годы у ряда растений наблюдалось резкое уменьшение числа особей с генеративными побегами и количества побегов у отдельных особей (до одного).

Таким образом, изучение погодичной динамики генеративных побегов на постоянных площадках и на модельных особях в течение 3-4 лет показало, что изменение числа побегов по годам отражает особенности генеративного развития отдельных особей, всей популяции и растительного сообщества в целом, дает представление о перерывах в плодоношении и о длительности этих перерывов.

Л и т е р а т у р а

- А лек с а н д р о в а В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики. - Бот. журн., 1971, т. 56, № 1.
Г а в р и л ю к В. А. Продолжительность периода плодоношения и семенная продуктивность на юго-востоке Чукотки. - Бот. журн., 1961, т. 46, № 1.

- Гаврилюк В.А. К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова. - В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л., 1966.
- Деева Н.М. Сезонное развитие растительных сообществ западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л., 1977. (Бот. ин-т им. В.Л. Комарова АН СССР).
- Матвеева Н.В., Полозова Т.Г., Благодарских Л.С., Дорогостайская Е.В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2.
- Elkington T. *Dryas octopetala* L.G. - Ecology, 1971, vol. 59.
- Kevin P.A. High arctic insect-flower relations. The interrelationships of arthropods and flowers at Lake Hazen Ellesmere solans. Canada, 1970.
- Savile D. Arctic adaptations in plants. Ottawa, 1972.
- Sørensen Th. Temperature relation and phenology of the north-east Greenland flowers. - Bot. tidskr., 1941, vol. 51.
- Söyrinki N. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samanphanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. - Bot. Fenn. Vanamo, 1938-1939, vol. 14, N 1.

Т.Г. Полозова

К ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ
ВИДОВ РОДА *Eriophorum* L.
НА ЗАПАДНОМ ТАЙМЫРЕ

Ботанический институт им. В.Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Изучение скорости обновления надземных и подземных органов (т.е. продолжительности и характера циклов побего-, листо- и корнеобразования) имеет большое значение для познания биологической продуктивности (Борисова, Попова, 1966).¹ Доминирующие виды - основные продуценты биомассы - представляют особый интерес с этой точки зрения. Объектами изучения послужили 5 видов пушицы - *Eriophorum vaginatum*, *E. brachyantherum*, *E. medium*, *E. angustifolium* и *E. scheuchzeri*.

Материал для эколого-биологической характеристики пушиц собирався на Таймырском биогеоценологическом стационаре (пос. Тарей). Изучались фенология и сезонный ритм развития побегов, листьев, корней, побегообразование, семенное и вегетативное размножение.

E. angustifolium играет в районе стационара наибольшую ценотическую роль по сравнению с другими видами пушицы: на полигональных болотах обычна в центральных частях полигонов и по трещинам между валиками, встречается в сырах пятнистых дриадово-осоково-моховых тундрах, является доминантом в пушицево-моховых и осоково-пушицево-моховых тундрах, распространенных на пологих склонах и водоразделах. По ложбинам стока *E. angustifolium* достигает большой вегетативной мощности и местами образует почти чистые заросли.

Узколистная пушица разрастается посредством горизонтальных корневищ, имеющих в длину 12-15 см, в редких случаях достигающих 20-25 см, формирующихся в течение одного сезона² и несущих (6)7-9(10) чешуевидных листьев. На конце корневище изгибается и переходит в вертикальный утолщенный

¹ Хороший пример применения биолого-морфологических данных для определения биологической продуктивности можно найти в работе Гудмана и Перкинса (Goodman, Perkins, 1968) по *Eriophorum vaginatum*.

² Имеется указание на то, что рост корневища под землей может продолжаться более одного вегетационного сезона (Солоневич, 1970).

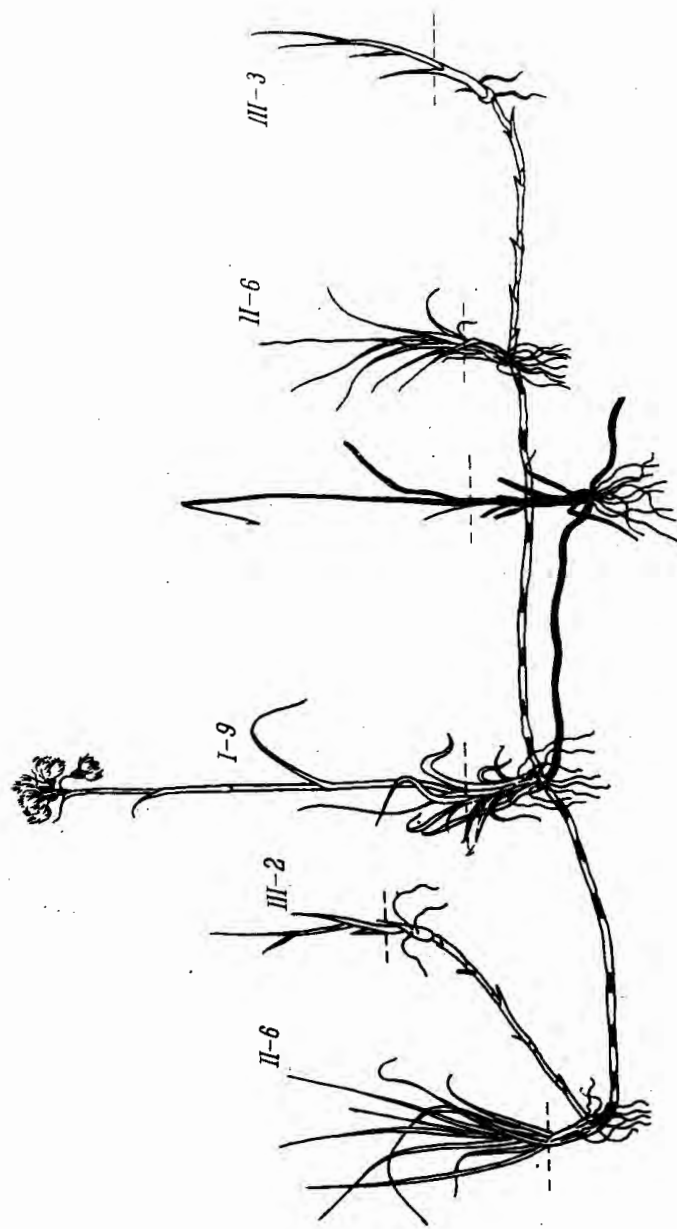


Рис. 1. Схема побегообразования у *Eriophorum angustifolium*.

Римские цифры — порядок ветвления, арабские — возраст побега (в годах). Зачернены отмершие части особи.

и укороченный стебель, несущий ассимилирующие розеточные листья; в пазухах последних закладываются почки, из которых впоследствии разовьются новые побеги, подобные материнскому; в этой же части развиваются и придаточные корни. Нередки случаи, когда особь у *E. angustifolium* состоит всего из одного вертикального стебля, отмирающего в нижней части. Но чаще всего она представляет собой симподиальную систему из нескольких (5-10) побегов, сходных по своей структуре и роли (рис. 1). В большинстве своем побеги на 7-9-й год развивают верхушечное соцветие, после чего целиком отмирают (по данным Филлипс (Phillips, 1953), на Британских островах цикл развития побега узколистной пушицы продолжается только 3-4 года). Ветвление наступает на 2-3-й год, но отдельные побеги ветвятся и позже, вплоть до времени вступления в генеративную фазу. В основном развивается по одному дочернему побегу, бывает и больше, но не более 5. Придаточные корни длиной от нескольких до 20-25 см. Живые корни располагаются строго в самой верхней части стебля, на 2 последних годичных приростах, откуда мы заключаем, что они живут не более 2 лет. Побеги *E. angustifolium* несут ассимилирующие листья 2 генераций: прошлогодние и развившиеся в текущем вегетационном сезоне. Часть листьев прошлогодней генерации сохраняет живые основания, но не растет, другие же (самые верхние), перезимовав, продолжают расти. За один вегетационный сезон на побеге развивается 3-5 листьев, которые растут до III декады августа, и самые верхние из них не успевают закончить рост в течение данного сезона. Из всех видов пушицы *E. angustifolium* — самый поздноцветущий, его цветение обычно заканчивается к середине июля, причем пестичная фаза на несколько дней обгоняет тычиночную.

E. medium — менее широко распространенный вид пушицы по сравнению с *E. angustifolium*: наиболее обычным его местообитанием является центральная часть полигонов полигонально-валиковых болот; встречается как примесь также в осоково-моховых и пушицево-моховых тундрах в озерных понижениях и ложбинах стока.

Особь *E. medium* представляет собой симподиальную систему, состоящую из 5-15 побегов (рис. 2). Каждый побег состоит из удлиненной горизонтальной корневищной части с чешуевидными листьями и укороченной вертикальной, несущей ассимилирующие листья. Горизонтальное корневище имеет в среднем 12-15 см в длину, в редких случаях 25-30 см, и несет 6-8 низовых чешуевидных листьев. Вертикальная часть корневища утолщена, имеет длину до 2-3 см. На 6-8-й год побег вступает в генеративную фазу, после чего отмирает целиком; в отдельных случаях цикл развития побега затягивается до 9-10 лет. Дочерние побеги развиваются в нижней части вертикального корневища, изредка — в зоне перехода от горизонтальной к

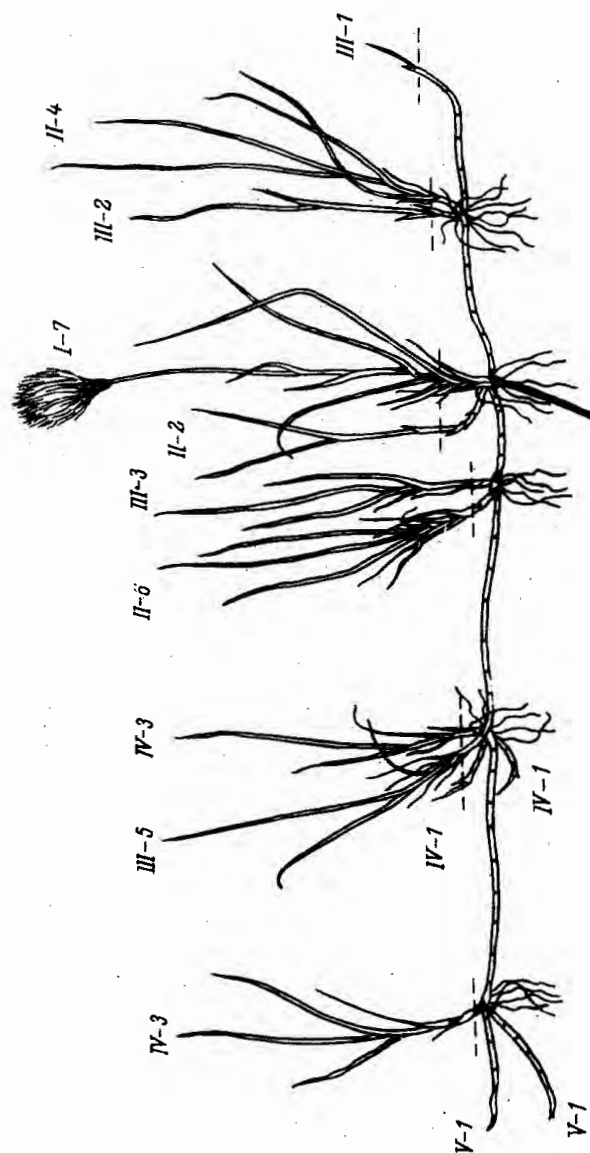


Рис. 2. Схема побегообразования у *Eriophorum medium*.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

вертикальной. Побег ветвится на 2-3-й год, но с меньшей интенсивностью ветвление может продолжаться и в последующие годы, причем, чем выше расположен дочерний побег на материнском, тем короче его собственное горизонтальное корневище. На один материнский побег приходится в среднем около 3 дочерних, иногда же их бывает 5-6. У этого вида намечается дифференциация побегов по длине их горизонтальной части на более длиннокорневишные и менее длиннокорневишные; последние слабее ветвятся (причем их дочерние побеги также с укороченной горизонтальной корневишной частью) и, по-видимому, часто остаются вегетативными. Эта неоднородность побегов приводит к тому, что в пределах особи намечается группировка побегов в парциальные кусты (рис. 3; Б). Живые корни расположены на 3 самых верхних узлах вертикального корневища, следовательно, продолжительность жизни их невелика - около 2 лет, также невелика их длина - до 10-15 см. Листья довольно рано оканчивают рост (иногда к концу 1 декады августа). Ежегодно вегетативные побеги развивают по 2 листа, нижний из них отмирает, а верхний сохраняет зеленое основание, но на следующий год уже не растет.

E. scheuchzeri встречается главным образом на речных и озерных песчаных и илистых отложениях в пушицево-моховых (очень часто с *E. angustifolium*), хвощово-пушицевых, арктофилово-пушицевых и дюпоницево-пушицевых сообществах, а также на переувлажненном грунте снежников в нижней части склонов, особенно в зоне контакта их с пойменными сообществами на террасах ручьев и рек.

Очень пластичный в отношении морфологии и ритмики вид пушицы. Устойчивость этого вида в условиях изменяющейся интенсивности седиментации объясняется его способностью к нерегулярному и многократному чередованию удлиненных и укороченных приростов на протяжении моноподиальных многолетних побегов, причем корневище может расти несколько сезонов горизонтально, не выходя на поверхность (Sørensen, 1941). Боковые побеги развиваются как в пазухах ассимилирующих розеточных листьев, так и в пазухах чешуй на удлиненных приростах корневища и уже на следующий год могут в свою очередь ветвиться. Длина горизонтальной чешуеносной части корневища в большой степени зависит от мощности ежегодно образующегося наилка; если же уровень поверхности более или менее устойчив, то от положения побега на материнском: на удлиненной его части развиваются побеги с более длинными корневищами. Таким образом, нерегулярное чередование коротких и длинных междоузлий на протяжении побега приводит к образованию неупорядоченного рыхлого скопления связанных корневищами побегов вместо отчетливо выраженной парциально-кустовой структуры, как у *E. medium*, которой свойственна определенная периодичность ветвления и приуроченность боковых побегов в ос-

новном к вертикальной укороченной или переходной части корневища. В пределах особи *E. scheuchzeri* можно проследить до 6 последовательных генераций моноподиальных побегов. Цикл развития побегов заканчивается на 4-6-й год образованием верхушечного соцветия. Для восточноевропейской лесотундры Н.Г. Солоневич (1970) указывает продолжительность цикла, равную 3 годам. Побегов, относящиеся к разным генерациям, могут одновременно вступать в генеративную фазу. Интенсивность ветвления у этого вида выше, чем у других: 5-7 дочерних побегов на один материнский. В отличие от других видов пушицы у *E. scheuchzeri* обильно ветвящиеся придаточные корни возникают не только на вертикальной укороченной части корневища, но и на его горизонтальной части с удлинёнными междоузлиями.

E. scheuchzeri отличается разновременным прохождением одних и тех же фаз в зависимости от сроков схода паводка или освобождения из-под снега: в то время как на прибрежных речных и озерных отмелях она плодоносит, в затенённых оврагах, где лишь недавно стоял снег, только начинается отрастание листьев и бутонизация. Даже в одних и тех же местообитаниях можно найти растения в разных фенологических состояниях: так, периферические разрастающиеся части клонов отстают в своем развитии от центральных частей. Это относится также и к степени сформированности генеративных органов в почках. Вегетативные розеточные побеги несут 3 ассимилирующих листа: из них 1-2 - прошлогодней летне-осенней генерации и 2 - весенней генерации текущего года. Нижний лист прошлогодней генерации обычно не растёт и в течение зимы отмирает с верхушки; верхний лист, скрытый старыми влагалищами, перезимовав, продолжает рост.

E. vaginatum имеет на Западном Таймыре довольно широкую эколого-ценотическую амплитуду: обычно растёт в сырых осоково-пушицево-моховых (с *E. angustifolium*) и ивняково-осоково-моховых тундрах на пологих склонах водоразделов; в небольшом количестве - на валиках полигональных болот, а также по окраинам понижений и сырых незадернованных пятен в дриадово-осоково-моховых влажных тундрах; кроме того, она доминирует в пушицевых кочкарных тундрах, которые, правда, занимают в районе исследований очень небольшие площади. Как правило, образует небольшие кочки диаметром до 25-30 см и высотой до 15, изредка до 20 см, в оптимальных условиях (кочкарные тундры) кочки достигают 20-25 см в высоту и 35-40 см в диаметре. По краям пятен и сырых термокарстовых западинок иногда растёт небольшими дерновинками.

Живая часть кочки *E. vaginatum* состоит из побегов 2 типов (Полозова, 1970): одни из них, более мощные, отходят от родительского побега под углом 45-90° и являются инициальными побегами парциальных кустов, из которых состоит кочка.

У этих побегов различаются корневищная часть 1.5-3(5) см длиной, несущая 3-5 чешуевидных листьев, и более или менее утолщённая часть с 1-2 переходными и 12-20 ассимилирующими розеточными листьями. Базальная удлинённая часть корневища заканчивает рост за один вегетационный сезон, в то время как утолщённая розеточная часть побега продолжает развитие в течение 7-11 лет, после чего он вступает в генеративную фазу. В лесной зоне, согласно данным И.Г. Серебрякова и Т.М. Галицкой (1952), цикл развития побега продолжается 3-4 года, такую же продолжительность отмечают Гудман и Перкинс (Goodman, Perkins, 1968) для Уэльса (Англия). Ветвление начинается на 3-6-й год и оканчивается в год цветения. Боковые побеги развиваются экстраагинально в пазухах розеточных листьев по 2-5 на каждый материнский. Самые нижние из дочерних принадлежат к тому же типу, что и материнский, отходят под большим углом от материнского и могут дать начало новым парциальным кустам. Остальные представляют собой второй тип побегов, имеющих очень короткую (в несколько миллиметров длиной) корневищную часть с 3 листьями переходного типа, и розеточную часть, несущую ассимилирующие листья; направление их роста совпадает с направлением материнского побега. Большинство побегов данного типа остаются стерильными и в свою очередь ветвятся (ветвление внутри парцеллы до 1У порядка), так что отдельный парциальный куст насчитывает около 2 десятков разновозрастных побегов.

Вегетативные розеточные побеги развивают большей частью 2, изредка - 3 листа ежегодно. Нижние из них, листья весенне-летней генерации, отмирают в конце сезона, верхний, лист осенней генерации, засыхает лишь с верхушки, и основание его продолжает рост в следующий вегетационный период. Наличие 2 генераций листьев и в связи с этим свойство зимнезелености было отмечено И.Г. Серебряковым и Т.М. Галицкой (1952), а также Н.Г. Солоневич (1956). Рост листьев продолжается до 15-20 августа. Генеративные побеги несут 3 листа, причем только нижний из них имеет нормально развитую листовую пластинку; рост их заканчивается в сезон, предшествующий цветению.

По своему фенологическому развитию пушица влагалищная опережает все другие виды пушицы. Корни развиваются на прошлогоднем участке побега, растут в течение 2 вегетационных сезонов, а затем отмирают. Они растут вертикально или косо вертикально вниз, пронизывают весь почвенный профиль под кочкой, достигая в длину 50-60 см, и проникают до уровня мерзлоты. Отношение живых корней к отмершим в почвенном профиле под кочкой, по данным Вейн (Wein, 1973), равно 1:45 для бассейна р. Юкон (США).

E. brachyantherum имеет более узкую фитоценотическую амплитуду, чем *E. vaginatum*. Встречается на влажных

задернованных суглинистых пятнах в сырых пятнистых осоковых тундрах, на молодых полигональных болотах по днищам озерных понижений и на поверхности пойменных террас; предпочитает сырые, слабо замоховелые участки, но избегает отмелей и наилок в долинах, вообще местообитаний с неустойчивым уровнем субстрата. Это объясняется некоторыми биолого-морфологическими особенностями вида, а именно его дернистым, а не кочковатым ростом. Дерновинки 3-8 (до 15) см в диаметре. Кущение в отличие от *E. vaginatum* происходит у самой поверхности почвы, все побеги имеют вертикальное направление роста, поэтому при отмирании отдельных фрагментов (парциальных кустов) дерновинка распадается на части. Этому способствует также и более быстрое разложение корневищ, листьев и листовых влагалищ, наблюдаемое у этого вида. Цикл развития побегов продолжается 4-6 лет, причем все они более или менее однотипны в отношении своей структуры и большинство из них достигает генеративной фазы. Ветвление происходит на 3-5-й год жизни, при этом на один материнский приходится 3-4 боковых дочерних побега, которые в свою очередь могут ветвиться. Вегетативные розеточные побеги развивают ежегодно 3 листа, заканчивающих рост к 15 августа, 2 из них полностью отмирают, а верхний имеет зеленое основание, но весной следующего года не растет.

Можно констатировать наличие общих структурных особенностей у всех изученных видов пушицы: 1) симподиальный тип разрастания клонов; 2) вневлагалищное возобновление побегов; 3) наличие в основании большинства многолетних побегов более или менее удлиненной части, несущей чешуевидные листья и сменяющейся многолетней розеточной частью; 4) недолговечность корней, функционирующих не более 2 лет.

Видоизменение этого единого типа в связи с эволюционной адаптацией видов к произрастанию в разных условиях среды привело к образованию существенно отличающихся форм роста. Резкое сокращение горизонтальной части многолетних побегов сопровождается формированием более или менее плотных дерновинок при ослабленном вегетативном размножении; виды этой группы (*E. vaginatum* и *E. brachyantherum*), как правило, энергично возобновляются семенным путем в местах, где моховой покров отсутствует или слабо развит (Wein, Bliss, 1973; Wein, MacLean, 1973). У *E. brachyantherum* укорочение горизонтальной части побега выражено наиболее резко, длительность жизни побегов меньше, отмершие их части разлагаются быстрее, что вызывает дробление дерновинок. Эти особенности соответствуют условиям обитания на участках с более богатыми почвами, лучшим гидротермическим режимом и ослабленной конкуренцией (суглинистые голые пятна, слабо замоховелые участки поймы). У *E. vaginatum* ясно прослеживается дифференциация побегов (в частности, образуются побеги

с удлиненной горизонтальной частью), увеличивается длительность их жизни, замедляется разложение отмерших частей, что и приводит в специфических условиях среды к формированию типичных кочек как биогенных форм нанорельефа. Это увеличивает автономность растений, позволяет им осваивать более широкую амплитуду условий, в том числе с предельно бедными, слабо аэрированными почвами, плотно заросшими мхами и кустарничками. Способность *E. vaginatum* существовать на олиготрофных местообитаниях отчасти также объясняется продуриванием огромного числа недолговечных длинных корней, что особенно важно в связи с отсутствием у этого вида микоризы (Катенин, 1972; Wein, 1973).

У длиннокорневищных видов образование корневищ резко расширяет площадь, занятую растением, повышает значение вегетативного размножения, позволяет виду существовать в условиях торфянистых и минеральных болот с нестабильным уровнем поверхности. Различия в интенсивности ветвления, в положении почек возобновления, в длительности цикла развития и длине горизонтальной части многолетних побегов объясняют структурные особенности клонов различных корневищных видов.

Для *E. medium* и отчасти для *E. scheuchzeri* характерно наличие рыхлых скоплений многолетних побегов типа парциальных кустов (рис. 3, Б, В), тогда как у *E. angustifolium* такие скопления отсутствуют (рис. 3, А). *E. angustifolium* и *E. medium* населяют торфянистые низинные болота, т. е. местообитания со сплошным задернением почвы, и размножаются преимущественно вегетативным путем. *E. scheuchzeri* же характерна для минеральных пойменных и нивальных болот с нестабильным режимом седиментации, с более богатыми почвами и ослабленной конкуренцией и хорошо размножается не только вегетативным, но и семенным путем. У этого вида было обнаружено гнездовое прорастание семян и развитие всходов и ювенильных особей в тесных группах с последующим изреживанием растений. Эти группы образовались из целых, упавших на землю колосков пушицы, причем волокна пуховки действуют в этом случае как гигроскопический материал, подтягивающий влагу, необходимую для прорастания. *E. scheuchzeri* — единственный вид из числа изученных, у которого почки возобновления и придаточные корни образуются не только на розеточной вертикальной, но и на удлиненной горизонтальной части многолетних побегов. Этот вид обнаруживает наибольшую пластичность во многих биологических признаках, таких как положение почек возобновления, длительность цикла развития многолетних побегов, сроки прохождения отдельных фаз, интенсивность ветвления.

Определить абсолютный возраст клонов пушицы невозможно, так как связь между их живыми фрагментами не сохраняется, отмершие части быстро разлагаются. Возраст же особей опре-

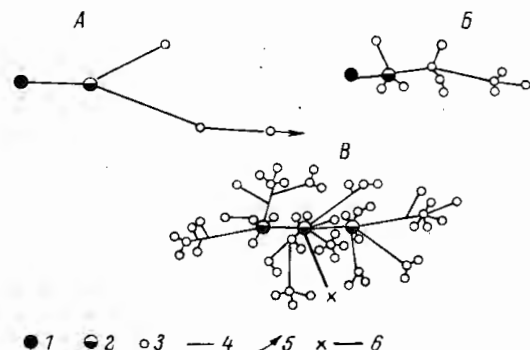


Рис. 3. Схематическое изображение побеговых систем особей из краевых частей клонов у длиннокорневищных видов пушицы.

А - *Eriophorum angustifolium*, Б - *E. medium*, В - *E. scheuchzeri*. 1 - отмерший побег, 2 - генеративный побег, 3 - вегетативный розеточный побег, 4 - коммуникативный корневищный побег, 5 - растущее корневище, 6 - отмерший корневищный побег.

деляется предельной продолжительностью жизни самого старого побега в побеговой системе, связанного с отмершей частью клона. Он складывается из возраста горизонтального корневища (1 год у всех видов, кроме *E. scheuchzeri*) и возраста укороченной розеточной части побега (число листовых рубцов, отнесенное к годичной продукции листьев вегетативных розеточных побегов). Этот показатель возраста (для *E. angustifolium* 7-9 лет, *E. medium* 6-8 лет, *E. scheuchzeri* 4-6 лет) одновременно означает и темпы отмирания осевых частей особи, так как при переходе побега к цветению вместе с прекращением листообразования прекращается и образование новых придаточных корней, старые же корни по истечении 2 лет перестают функционировать. Поэтому побег после цветения целиком отмирает, в том числе и его подземная корневищная часть; таким образом прерывается связь между всеми побегами последующей генерации (рис. 1, 2).

Одним из показателей урожайности семян является количество генеративных побегов на определенной площади. Как показали трехлетние наблюдения на постоянных площадках, ежегодное количество их в одних и тех же популяциях сильно варьирует (табл. 1). Особенно резкие колебания имели место у *E. vaginatum* и *E. medium*: на площадках в 10 м² в 1967 г. наблюдались буквально единичные генеративные побеги, т.е. во много раз меньше, чем на тех же площадках в смежные годы. Возможно, такое резкое уменьшение их числа связано с мак-

Т а б л и ц а 1

Число генеративных побегов у различных видов пушицы на постоянных площадках (1-15) размером 10 м² в различные годы наблюдений (1966-1968 гг.)

	Eriophorum vagi- natum						E. angus- tifolium			E. medi- um			E. scheu- chzeri		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1966 r.	71	27	43	175	75	165	92	136	164	137	55	104	286	447	482
1967 r.	7	3	1	4	2	3	70	98	73	1	3	15	225	268	295
1968 r.	89	72	44	27	18	37	164	64	89	239	254	175	446	330	390

П р и м е ч а н и е. Площадки 1-3 заложены в кустарничково-пушицево-моховой кочкарной тундре на гривке в приозерном, понижении, 4-6 - в кустарничково-осоково-пушицево-моховой пятнистой тундре на пологом склоне, 7-9 - в осоково-пушицево-моховой тундре по дну пологой ложбины стока, 10-12 - в зубровково-пушицево-моховом сообществе на полигональном болоте, 13-15 - в разнотравно-пушицевой группировке в пойме ручья.

симальной численностью популяции леммингов в 1967 г., которые в зимнее время среди других кормов употребляют в пищу мясистые основания побегов пушицы (Тихомиров, 1959; Сезонная и погодная динамика..., 1978).

Пушицы наряду с другими болотными растениями способны накапливать минеральные элементы, в особенности калий и фосфор, что является важным свойством при бедности болотных и тундровых почв элементами минерального питания. По данным Гудмана и Перкинса (Goodman, Perkins, 1959), в живых частях *E. vaginatum* калия содержится в 52 раза, а фосфора - в 28 раз больше, чем в торфяном горизонте. Между тем именно калий и фосфор, согласно данным тех же авторов (Goodman, Perkins, 1968), в первую очередь влияют на прирост пушицы влажностной.

В.Д. Друзиной в лаборатории Ботанического института были проанализированы собранные нами на Таймырском биогеоценологическом стационаре образцы, принадлежащие 2 видам пушицы.¹ Как видно из табл. 2, в корневищах, генеративных побегах и листьях наблюдается наибольшее содержание фосфора. Калий, помимо листьев, цветочных стеблей и корневищ, в значительном количестве накапливается также и в живых корнях обоих видов. Интенсивное обновление корней (через 2 года) и очень

¹ Образцы были собраны в I декаде августа 1968 г. к моменту достижения максимального прироста фитомассы.

Содержание минеральных элементов в различных частях растений у 2 видов пушицы
(% на абсолютно сухую навеску)

Вид	Часть растения, взя- тая для анализа	Нераст- воримый остаток	Чис- лая бонат- ная зола	Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	P ₂ O ₅	CaO	MgO	MnO	K ₂ O	Na ₂ O	SO ₃	Σ	H ₂ O
Eriophorum angustifolium	Листья: живые	3.72	6.43	0.62	Нет	0.82	0.36	0.56	0.02	3.42	0.05	0.54	6.49	8.47
	отмершие	4.03	4.50	1.15	0.35	0.22	2.27	0.38	0.04	0.52	0.06	0.16	4.43	8.40
	Побеги ге- нератив- ные	0.43	8.70	0.48	Нет	1.30	1.44	0.34	0.03	3.68	0.09	1.06	8.60	8.25
	Корневища: верти- кальные	2.49	3.75	0.07	Нет	1.18	0.36	0.55	0.01	1.30	0.05	0.04	3.61	7.66
E. vaginatum	горизон- тальные	1.48	4.95	0.56	0.07	0.70	0.38	0.53	0.01	1.83	0.10	0.38	4.72	8.30
	Корни: живые	1.19	7.20	1.02	0.20	0.55	0.60	0.72	0.02	2.60	0.16	0.57	7.07	8.23
	мертвые	6.50	7.00	1.52	0.20	0.50	0.96	1.03	0.02	1.70	0.01	0.35	6.92	8.15
	Листья: живые	0.43	5.50	0.81	Нет	0.45	0.72	1.37	0.03	1.47	0.07	0.37	5.42	7.70
	отмершие	2.72	2.28	0.81	0.15	0.10	0.60	0.38	0.03	0.08	0.02	0.09	2.40	8.15
	Побеги ге- нератив- ные	0.35	4.20	0.39	Нет	0.57	0.36	0.38	0.02	2.02	0.04	0.03	4.11	7.40
	Корневища	0.46	3.93	0.19	Нет	0.92	0.36	0.77	0.02	1.24	0.03	0.20	3.81	7.95
	Корни: живые	0.95	7.60	1.30	0.28	0.50	0.95	1.69	0.01	1.90	0.16	0.32	7.47	7.22
	мертвые	16.78	4.51	1.55	0.10	0.10	0.90	0.42	0.03	0.42	0.03	0.12	4.43	8.20

быстрое их разложение способствуют обогащению почвы минеральными элементами и, в частности, калием. При известной автономности кочек *E. vaginatum* их можно рассматривать как резервуары питательных веществ. Это дополнительный фактор, благоприятствующий поселению на них других растений, например *Dryas punctata*.

Наши аналитические данные несколько расходятся с данными, приводимыми из низовий р. Колымы (Сезонная и погодная динамика..., 1978). В наших образцах содержание фосфора в листьях *E. vaginatum* оказалось в 1.5-2 раза, в корнях - в 4 раза, в листьях *E. angustifolium* - в 3 раза выше. Также выше в 2.5-3 раза содержание кальция в листьях *E. vaginatum*.

Л и т е р а т у р а

- Б о р и с о в а И.В., П о п о в а Т.А. Значение исследования биолого-морфологических особенностей растений для разработки методики учета их биологической продуктивности. - Бот. журн., 1966, т. 51, № 9.
- К а т е н и н А.Е. Микориза растений Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1972.
- П о л о з о в а Т.Г. Биологические особенности *Eriophorum vaginatum* L. как кочкообразователя (по наблюдениям в тундрах Западного Таймыра). - Бот. журн., 1970, т. 55, № 3.
- ✓ С е з о н н а я и п о г о д о в а я д и н а м и к а фитомассы в субарктической тундре. Новосибирск, 1978.
- С е р е б р я к о в И.Г., Г а л и ц к а я Т.М. К биологии сезонного развития болотных растений Подмосковья в связи с условиями их жизни и происхождением. - Учен. зап. Моск. пед. ин-та им. В.П. Потемкина, 1952, т. 19.
- С о л о н е в и ч Н.Г. Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков. - В кн.: Рас- тительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1956, вып. 2.
- С о л о н е в и ч Н.Г. Эколого-биологическая характеристика растений. - В кн.: Экология и биология растений восточно- европейской лесотундры. Л., 1970.
- Т и х о м и р о в Б.А. Взаимосвязи животного мира и рас- тительного покрова тундры. М.; Л., 1959.
- G o o d m a n G.T., P e r k i n s D.E. Mineral up- take and retention in cottongrass (*Eriophorum vagi- natum* L.) - Nature, 1959, vol. 184, N 4684.
- G o o d m a n G.T., P e r k i n s D.E. The role of mineral nutrients in *Eriophorum* communities. III. Growth response to added inorganic elements in two *E. va- ginatum* communities. - J. Ecol., 1968, vol. 56, N 3.

- Phillips M.E. Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. I. The rhizome system. - J. Ecol., 1953, vol. 41, N 2.
- Sørensen Th. Temperature relations and phenology of the Northeast Greenland flowering plants. - Medd. Grønland, 1941, Bd 125.
- Wein R.W. *Eriophorum vaginatum* L. Biological flora of the British Isles. - J. Ecol., 1973, vol. 61, N 2.
- Wein R.W., Bliss L.C. Changes in Arctic *Eriophorum* tussock communities following fire. - Ecology, 1973, vol. 54.
- Wein R.W., MacLean D.A. Cotton-grass (*Eriophorum vaginatum*) germination requirements and colonizing potential in the Arctic. - Can. J. Bot., 1973, vol. 51, N 12.

Т.В.Герасименко, Н.М.Деева,
Т.К.Гаген, О.В.Заленский

ПОТЕНЦИАЛЬНЫЙ ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА

Ботанический институт им.В.Л. Комарова АН СССР, Ленинград

Исследованию различных сторон фотосинтетической деятельности растений Крайнего Севера уделяется в настоящее время большое внимание. Результаты такого рода работ могут существенно дополнить наши знания о путях приспособления растений к экстремальным условиям среды, о лабильности и устойчивости фотосинтетического аппарата, а сравнительный анализ данных о способности растений к фотосинтезу может оказаться полезным для ботаников, работающих в самых разных направлениях.

Широкое эколого-физиологическое исследование фотосинтеза растений Заполярья является частью того цикла работ, которые ведутся под руководством О.В.Заленского в различных природных зонах и в ходе которых сложились основные принципы и подходы к изучению этого процесса у дикорастущих растений в естественных условиях их обитания (Вознесенский, 1977; Заленский, 1977).

Начиная с 1968 г. по инициативе Б.А.Тихомирова в программу разносторонних комплексных исследований биогеоценозов Западного Таймыра были включены и эколого-физиологические работы. Данные по ассимиляционной деятельности тундровых растений были необходимы для решения задач, поставленных Международной Биологической Программой, предусматривающей всестороннее изучение биологических основ продуктивности в различных экосистемах.

Детальные исследования фотосинтеза растений Таймырского биогеоценологического стационара (пос.Тарей) проводились в 1968-1969 гг. В.М.Швецовой и В.Л.Вознесенским. На основании полевых наблюдений выявлены его суточные изменения (Швецова, Вознесенский, 1970) и зависимость от света и температуры (Швецова, 1971а, 1971б). Много внимания уделено определению наблюдаемой интенсивности фотосинтеза, что позволило рассчитать его суточную продуктивность. Однако до сих пор характер и особенности вегетационных изменений фотосинтетической способности арктических растений оставались малоизученными. При этом значительный интерес представляет оценка интенсивности фотосинтеза в разные фазы фенологического развития растений, и особенно у растений с разными темпами их прохождения. Такого рода исследования, проведенные на фоне детальных фенологических наблюдений на протяжении всего периода вегетации, и явились основой работы, выполненной в 1975

и 1977 гг. на Таймырском стационаре. Кроме того, мы стремились выяснить характер изменений потенциальной интенсивности фотосинтеза при разных типах погоды, а также на основании массовых измерений выявить максимальную потенциальную интенсивность фотосинтеза для ряда объектов, не изучавшихся ранее. Такого рода сведения имеются в работах В.М. Швецовой, но прохладная и пасмурная погода в период проведения исследований не позволила автору в некоторых случаях оценить особенности суточной динамики при более благоприятных погодных условиях, что особенно важно для светолюбивых растений. В связи с этим большой интерес представлял сбор дополнительного материала по световым кривым потенциальной интенсивности фотосинтеза.

В качестве объектов исследования были выбраны 19 видов цветковых растений (табл.3), наиболее распространенных в основных типах тундр стационара: на участках, расположенных в дриадово-осоково-моховой пятнистой тундре, на полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе, в разнотравных группировках коренного берега р.Пясины. Выбор объектов исследования предполагал получение сведений об ассимиляционной деятельности растений разных жизненных форм и разных географических типов.

Исходя из поставленных задач, мы применили радиометрический метод определения интенсивности фотосинтеза, разработанный и традиционно используемый в лаборатории фотосинтеза Ботанического института им.В.Л. Комарова АН СССР (Вознесенский и др., 1965). Этот метод позволяет найти потенциальную интенсивность фотосинтеза (ПИФ), которая дает представление об истинной величине фотосинтеза при насыщающих значениях концентрации CO_2 . (В литературе неоднократно указывались причины, придающие интерес определениям этого показателя (Вознесенский, 1977; Заленский, 1977)). Создание оптимальных величин концентрации CO_2 в воздухе, т.е. исключение одного из ведущих ограничивающих факторов в естественной обстановке, позволяет сравнивать ассимиляционные возможности различных видов. На основе оценки величин интенсивности, зарегистрированных при наилучшем сочетании всех внешних условий среды (высокая освещенность, оптимальная температура, нормальное водообеспечение и т.д.), выявляется максимальная ПИФ (Заленский, 1963, 1977).

ПИФ определялась нами в полевых условиях при концентрации CO_2 0,3–1,0% и сравнительно коротких экспозициях (5–10 мин). В каждом опыте в камеру помещали листья 2 видов растений, которые затем фиксировали в парах кипящего этанола. Таким образом, за 2 экспозиции получали 4 определения интенсивности фотосинтеза. При отборе листьев строго следили за тем, чтобы растения брали из сходных местообитаний и чтобы они находились в одной фазе. Опытную камеру устанавливали перпендикулярно солнечным лучам. При определении световых кривых использовали камеру-клин (Чмо-ра, Оя, 1967). В каждом опыте температура листа контролировалась с помощью датчика микроэлектротермометра АФИ. В жаркие дни следили

за тем, чтобы температура листа в опытной камере возможно меньше (не более $2-3^\circ$) отклонялась от значений, зафиксированных в это время в естественных условиях произрастания. Для этого использовали фильтр СЗС-14, а в некоторых случаях – водный фильтр. Освещенность оценивали с помощью люксметра, оснащенного дополнительным фильтром. При изучении суточной динамики фотосинтеза определения проводили с интервалом 2–3 ч. Погрешность измерений оценивалась на основании десятикратного опыта, в котором использовалась камера с 6 отсеками. В течение полутора часов последовательно замерялась интенсивность фотосинтеза одного растения. Затем определялась погрешность 60 средних величин, которая с учетом значительной неоднородности биологического материала составляла $\pm 6\%$.

Суточная и сезонная динамика потенциальной интенсивности фотосинтеза

Важность получения сведений по суточной и сезонной динамике основных физиологических процессов, происходящих в растениях в естественной среде их обитания, определяется тем, что в этом случае оценивается влияние длительно действующей сложной природной обстановки, основные параметры которой весьма изменчивы на протяжении периода вегетации. Подобные данные могут быть полезными при выявлении ведущего фактора среды в условиях данного биотопа, а также при разработке мероприятий по увеличению продуктивности растений. При сопоставлении временных изменений скорости поглощения CO_2 у разных видов растений мы имеем возможность отобрать виды, наиболее приспособленные по данному признаку к условиям района.

В Арктике в связи с непрерывным полярным днем возникает необходимость следить не только за дневными, но и за суточными колебаниями интенсивности фотосинтеза. Полученный нами для Таймырского стационара материал (рис.1) указывает на тесную связь формы кривой суточных изменений ПИФ с ходом основных метеоземента, т.е. с типом погоды. На основании отдельных наблюдений за микроклиматом Е.Н. Романовой (1971) сделана попытка выделить основные типы погоды для района стационара. Однако приведенная автором классификация не исчерпывает всего разнообразия погодных условий этого района и не включает, например, один из основных типов – погоду с резко переменной облачностью, когда можно ожидать значительных колебаний в суточном ходе основных физиологических процессов.

На основании многолетних стационарных наблюдений для района было выделено более 10 типов погоды. Все их разнообразие укладывается в три группы. Первая из них включает солнечные малооблачные дни, вторая – пасмурные с преобладанием сплошной облачности, третья – типы погоды с резко переменной облачностью. Причем каж-

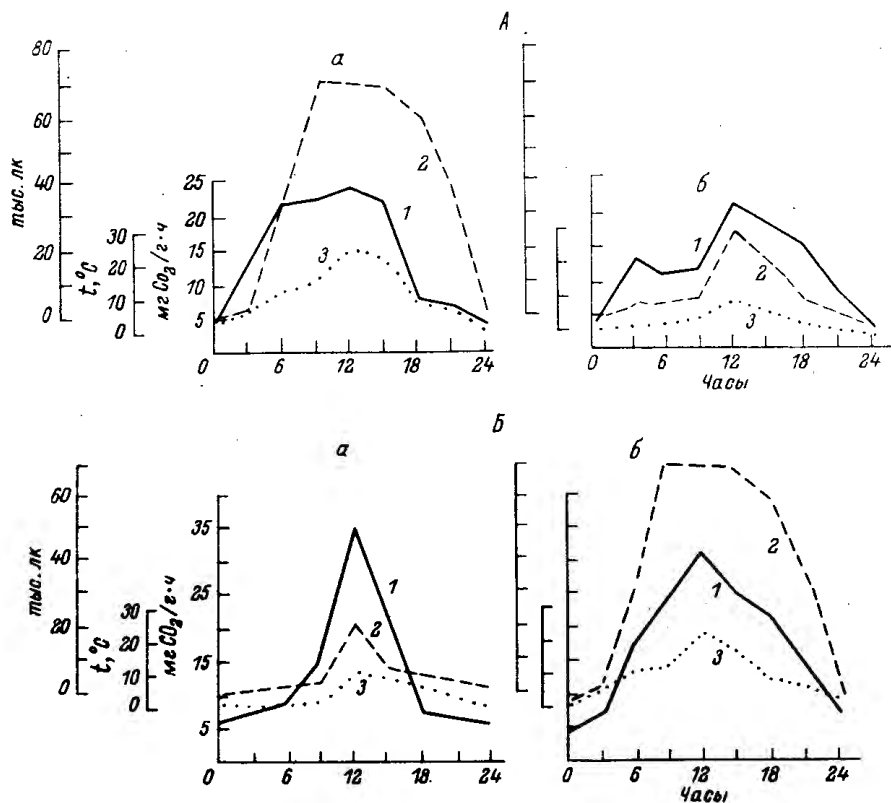


Рис.1. Суточные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза (1) растений Западного Таймыра в зависимости от освещенности (2) и от температуры листа в камере (3). 1977 г.

A - *Vaccinium vitis-idaea* (а - 2 VIII, б - 19 VIII), Б - *Comarum palustre* (а - 18 VIII, б - 2 VIII), В - *Pyrola grandiflora* (а - 18 VIII, б - 23 VIII), Г - *Saxifraga punctata* (а - 21 VII, б - 18 VIII), Д - *Rubus chamaemorus* (а - 18 VIII, б - 2 VIII).

дая группа объединяет варианты, различающиеся по температурным характеристикам и по скорости ветра.

Для первой группы типов погоды нами были получены одновершинные и куполообразные кривые суточного хода ПИФ с максимальными амплитудами дневных и ночных величин скорости поглощения CO_2 (рис.1, А, а, Б, б); для второй - суточные изменения ПИФ изображаются более сглаженной кривой за счет небольших ее различий днем и ночью, особенно это проявляется при холодной пасмурной по-

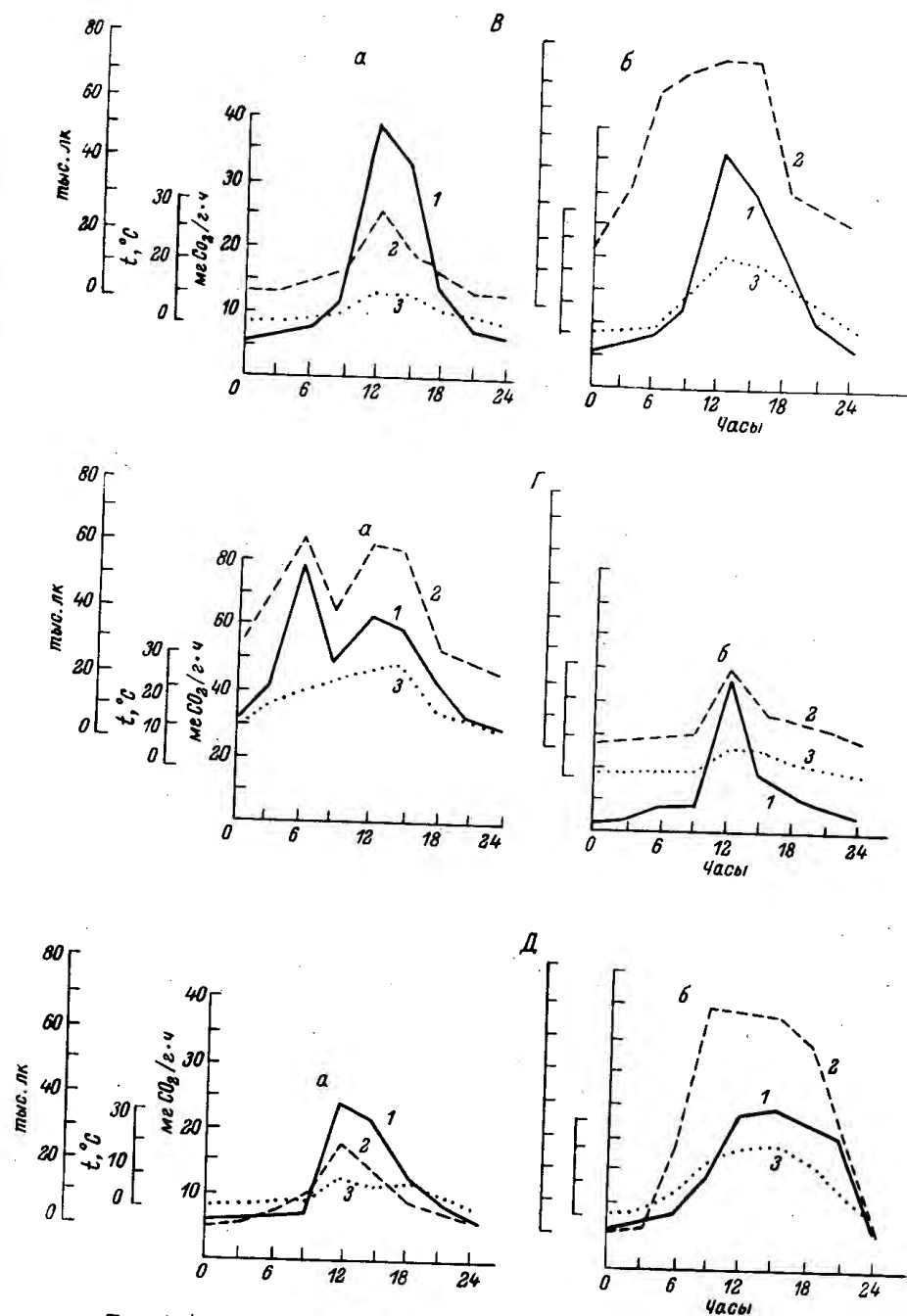


Рис.1 (продолжение).

годе (рис. 1, Д, а); для третьей группы типов погоды суточные изменения ПИФ описываются одно-, двух- (рис. 1, Б, а, Г, а) и многовершинными (Швецова, Вознесенский, 1970) кривыми со значительными перепадами, при этом резкие возрастания скорости поглощения CO_2 совпадают с наивысшими подъемами величин освещенности в течение суток.

Для большинства типов погоды наибольшие величины интенсивности фотосинтеза зафиксированы в полуденные часы, когда наступает дневной максимум освещенности и температуры. В редкие для Западного Таймыра жаркие солнечные дни в 1975 г. суточный максимум у ряда исследованных видов растений был приурочен к утренним часам; к полудню из-за естественного перегрева листьев интенсивность фотосинтеза падала. В этих случаях температура воздуха в приземном слое достигала 28° , а листья нагревались до $32-35^\circ$. В облачные дни с прояснением во второй половине дня максимум ПИФ сдвигается на это время суток.

Ассимиляционный аппарат тундровых растений может успешно работать при сравнительно низких температурах (Mayo e. a., 1973; Moser, 1973; Tieszen, 1973; Larcher, 1975). У многих растений о-ва Врангеля ПИФ при температуре от 0° до $+5^\circ$ составляет около 40% от величины, найденной в зоне температурного оптимума при $20-25^\circ$ (Герасименко, 1973, 1974). Это позволяет растениям сохранять высокие скорости усвоения CO_2 в ночные часы, когда температура нередко снижается до 0° , а освещенность еще достаточно высока. В наших опытах самая низкая температура в тундре ночью составляла $+1^\circ$, при этом ПИФ брусники достигала 5 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$, грушанки – 6 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$, что соответствует 12 и 25% от максимальной интенсивности фотосинтеза названных растений.

Температурный оптимум ПИФ для растений Западного Таймыра лежит в диапазоне от 20° до 30° (Швецова, 1970, 1971б). Повторяемость значений температуры воздуха около 20° в слое обитания растений при вариантах первой группы погоды – довольно высокая, хотя отнесенные к ней типы погоды не являются для района преобладающими.

Растения стационара обладают некоторым „запасом прочности“ в области высоких температур, поскольку сохраняют способность поглощать CO_2 вплоть до 50° (Швецова, 1970). Как показывают наблюдения за суточной динамикой интенсивности фотосинтеза и температурой листьев, столь высоких значений последней никогда в естественных условиях обитания не бывает.

Таким образом, фотосинтетический аппарат арктических растений обладает широкой толерантной зоной по отношению к температуре, причем объяснить этот факт температурными условиями местообитания не удается.

Вся жизнедеятельность таймырских растений проходит в условиях полярного лета, главной особенностью которого является круглосуточная инсоляция, что позволяет растениям более продолжительное время усваивать углекислоту по сравнению с районами, где ночь прерывает ее активное поглощение в процессе фотосинтеза. 24-ча-

Т а б л и ц а 1

Потенциальная интенсивность фотосинтеза (мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сух.веса $\cdot\text{ч}$) у некоторых растений Западного Таймыра в ночные часы

Название вида	1977 г.	Время суток		Дневной максимум
		0 ч	3 ч	
<i>Comarum palustre</i> L.	2 VIII	3	7	31
	18 VIII	6	7	35
<i>Pyrola grandiflora</i> Rad.	18 VII	6	7	35
	23 VIII	5	7	38
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	2 VIII	6	7	25
	18 VIII	7	8	23
<i>Saxifraga punctata</i> L.	21 VII	32	42	75
	18 VIII	3	4	48
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	2 VIII	5	12	23
	19 VIII	3	13	21

совая ассимиляция углекислоты прослеживается как при естественной (Mayo e. a., 1973; Tieszen, 1975) концентрации CO_2 , так и при ее насыщающих значениях (Нифонтова, 1970; Швецова, Вознесенский, 1970; Герасименко, Заленский, 1973). По нашим наблюдениям, проведенным на Западном Таймыре в 1977 г., ПИФ в полночь при освещенности 8–15 тыс. лк составила 14–16%, а в 3–6 ч утра, когда освещенность достигала уже 40–60 тыс. лк, – 30–85% от дневного максимума (табл. 1; рис. 1).

Однако значительная облачность в ночные часы, которая столь обычна для Западного Таймыра, резко снижает освещенность, а следовательно, и интенсивность фотосинтеза у обитающих здесь растений. Способность арктических растений непрерывно в течение суток поглощать CO_2 является главной особенностью их ассимиляционной деятельности по сравнению с растениями других природных зон, что позволяет им максимально использовать короткое полярное лето и тем самым несколько увеличить период активной вегетации.

Рассмотрим, как относятся к свету изученные нами растения стационара. Полученные экспериментально световые кривые ПИФ (рис. 2) указывают на различные требования фотосинтетического аппарата исследованных видов к этому фактору: у большинства из них обнаружено сравнительно низкое плато насыщения ПИФ. Так, у

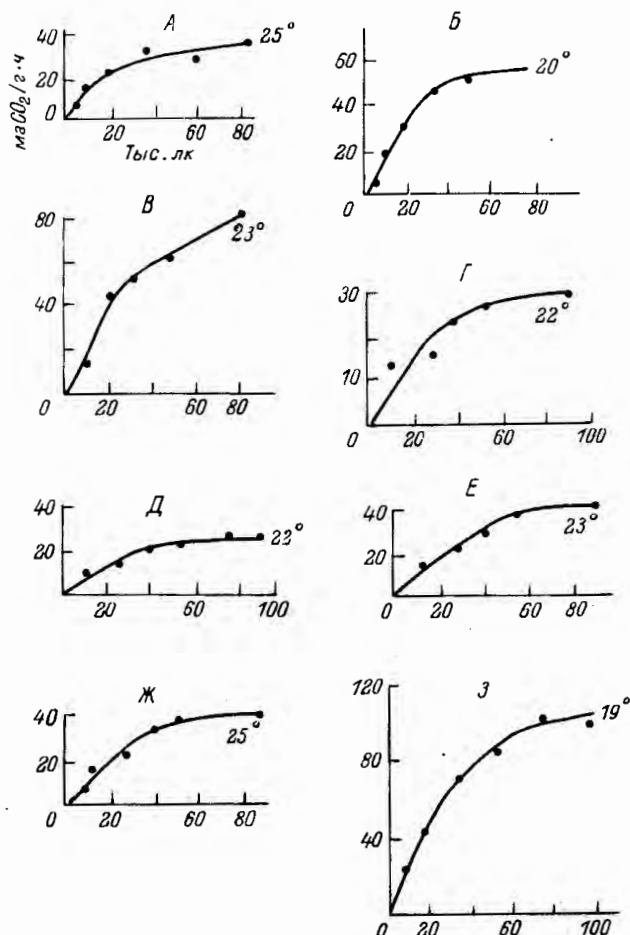


Рис.2. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза от освещенности у некоторых растений Западного Таймыра.

A - *Dryas punctata*, Б - *Artemisia tilesii*, В - *Cassiope tetragona*, Г - *Comarum palustre*, Д - *Salix polaris*, Е - *S.pulchra*, Ж - *S.reptans*, 3 - *Astragalus umbellatus*. Число у кривой - температура листа (°C) во время опыта.

Dryas punctata, *Salix polaris*, *S. reptans* и *S. pulchra* наблюдается перегиб световых кривых с последующим выходом на плато при освещенности 30-40 тыс. лк, для полони, сабельника найдено плато насыщения при освещенности 45-50 тыс.лк. Это составляет приблизительно половину от максималь-

ных значений освещенности, зарегистрированных для района Тарей. Всего 20 тыс. лк требуется для насыщения светом ПИФ *Vaccinium vitis-idaea* (Швецова, 1971а). В связи с этим в суточных изменениях рассматриваемого показателя можно уловить более тесную связь с температурой, а не с освещенностью, которая в большинстве случаев является оптимальной. 2 августа 1977 г. (рис.1, А, а) за период с 6 до 9 ч утра освещенность возросла в 2 раза (с 35 до 70 тыс.лк), а температура почти не менялась (13-15°), невелики оказались и изменения интенсивности фотосинтеза брусники за этот отрезок времени. Аналогичные примеры можно привести для не требовательной к свету морошки.

При объяснении суточной динамики ПИФ чаще всего бывает трудно разделить влияние света и температуры на колебания скорости поглощения CO_2 , поскольку суточный ход этих 2 ведущих факторов тесно сопряжен. На это указывает и Тиззен (Tieszen, 1973), подсчитавший коэффициенты корреляции между интенсивностью фотосинтеза и каждым из названных факторов.

При резко переменной облачности замечены значительные колебания ПИФ и у таких не требовательных к свету растений, как *Comarum palustre* и *Pyrola grandiflora* (рис.1, Б, а, В, а). Подъем интенсивности фотосинтеза сабельника был отмечен при прояснении неба и возрастании освещенности до 25 тыс. лк. Из рассмотрения его световой кривой (рис.2) следует, что для выхода на плато световой кривой ПИФ при оптимальной температуре требуется около 35 тыс.лк, следовательно, полученный ход суточных изменений фотосинтеза этого растения с резким максимумом объясняется ограничением светом более низкой величины, чем та, которая насыщает ПИФ.

Следует отметить высокий угол наклона кривых, описывающих зависимость ПИФ от освещенности, что свидетельствует о хорошей способности фотосинтетического аппарата большинства растений использовать свет низкой интенсивности. Если учесть погодные условия в районе стационара Тарей, то, вероятно, в наиболее выгодном положении оказываются виды с низким световым порогом насыщения. Процесс ассимиляции CO_2 чаще будет для них ограничиваться низкими температурами. Менее требовательным к условиям освещения фотосинтетическим аппаратом обладают виды, являющиеся доминантами и содоминантами основных фитоценозов стационара: *Dryas punctata*, *Salix reptans*, *S. pulchra*, *S. polaris* и *Vaccinium vitis-idaea*.

Однако среди объектов нашего исследования встречены виды (*Astragalus umbellatus* и *Cassiope tetragona*), предъявляющие высокие требования к свету, о чем говорит отсутствие плато насыщения на кривых, иллюстрирующих зависимость ПИФ от освещенности (рис.2). Линейная зависимость сохраняется даже при максимально высоких для стационара величинах - около 90 тыс. лк. По-видимому, ПИФ этих крайне требовательных к свету растений

будет ограничиваться его недостатком света даже в полуденные часы наиболее ясных теплых дней, хотя температура листа и поднимается до оптимальной. В литературе описаны примеры зависимости ПИФ от освещенности, которые выражаются кривой, не имеющей плато насыщения: это крайне светолюбивые растения высокогорного Памира (Заленский, 1963, 1977) и растения пустыни Каракум (Вознесенский, 1977). Таким образом, и среди обитателей тундр Западного Таймыра встречаются виды, обладающие высокими потенциальными возможностями фотосинтетического аппарата по усвоению солнечной энергии, но сильно лимитированные недостатком света в условиях их произрастания. Однако ассимиляционный аппарат большинства рассмотренных нами растений оказывается хорошо адаптированным к световому режиму тундр этого района.

Для понимания основных закономерностей развития тундровых растений важно принимать во внимание не только ритм фенологического развития, но и характер сезонной динамики основных физиологических процессов, ведущим из которых является фотосинтез. Особенности вегетационных изменений фотосинтетической способности у обитателей в тундрах района исследований растений почти не рассматривались.

Нами сделана попытка проследить вегетационные изменения ПИФ у 9 представителей высших растений с различными темпами их фенологического развития. Изученные растения по срокам зацветания относятся к следующим группам: ранневесенние - *Salix arctica*, раннелетние - *Luzula confusa*, *Myosotis arctica* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, среднелетние - *Dryas punctata*, *Saxifraga hirculus*, *S. punctata* и *Carex stans* и позднелетние - *Arctagrostis latifolia*. Интенсивность фотосинтеза определяли в фазу вегетации, бутонизации, цветения, созревания семян, а для некоторых растений также и в фазу обсеменения. Измерения интенсивности фотосинтеза проводились в каждую из указанных фаз при наилучших для данного отрезка вегетации режимах освещенности и температуры. При такой постановке наблюдений мы могли ожидать в каждую фазу максимального проявления активности фотосинтетического аппарата.

На рис.3 вегетационные изменения ПИФ сопоставлены с феноспектрами. Обнаружено значительное непостоянство рассматриваемого показателя в течение лета. Многие растения уже в начале вегетации характеризуются высокими скоростями поглощения CO_2 . Сезонный максимум ПИФ был выявлен во второй-начале третьей декады июля и для большинства растений совпал с прохождением фазы цветения. Этот период отличается наиболее благоприятным сочетанием внешних условий и наилучшим развитием листового аппарата. На последних фазах сезонного развития растений вследствие ухудшения условий (снижение освещенности в полдень, общее понижение температуры, последствие заморозков, сокращение периода круглосуточного освещения), а также, по-видимому, в результате старения листового аппарата происходит резкое снижение интенсивности фотосинтеза.

Максимальные скорости поглощения CO_2 у 8 из 9 обследованных растений выявлены именно в фазу цветения. У *Salix arctica*, которая по времени зацветания относится к ранневесенним и цветет одновременно с разворачиванием и отрастанием листьев, максимум ПИФ отмечен в фазу плодоношения. Эти результаты совпадают с данными, полученными для растений арктической тундры о-ва Врангеля (Герасименко, Заленский, 1973).

При проведении исследований в естественных условиях трудно ответить на вопрос, что в большей степени определяет сезонные колебания фотосинтеза - фаза развития или уровень напряженности внешних факторов, на изменение которых так отзывчива скорость поглощения CO_2 . Л. Д. Хецуриани (1976) указывает, что при помещении высокогорных растений в факторостатные условия ПИФ была наибольшей в фазу цветения или бутонизации. Мы не имели возможности проводить подобные эксперименты, поэтому ограничились опытами в полевых условиях. Наличие местообитаний, контрастных по характеру снегонакопления, существенно сказывается на сроках снеготаяния, что в свою очередь приводит к большим различиям в Арктике темпов сезонного развития растений. Это позволило нам в один день собрать экземпляры одного вида растения, находящиеся в различном фенологическом состоянии, и одновременно замерить интенсивность фотосинтеза у вегетирующих, цветущих и плодоносящих *Dryas punctata* и *Saxifraga hirculus*. Листья этих растений помещались в одну камеру, поэтому условия определения фотосинтеза для разных экземпляров были одинаковыми. Результаты этих неоднократных опытов не выявили сколько-нибудь существенных различий интенсивности фотосинтеза в зависимости от фенологической фазы развития. Отклонения некоторых определений не имели закономерного характера и отражали биологический разброс.

Таким образом, изменения интенсивности фотосинтеза в процессе вегетации, прослеживаемые в естественных условиях, определяются, по-видимому, колебаниями внешних факторов в течение лета. Это согласуется и с результатами наблюдений за сезонной динамикой ПИФ растений арктической тундры о-ва Врангеля (Герасименко, Заленский, 1973) и позволяет говорить об общих ее закономерностях в различных районах Заполярья.

Исследование сезонной динамики фотосинтеза растений стационара Тарей привело нас к мысли, что физиологические показатели могут оказаться полезными при рассмотрении вопроса о периодизации годичного цикла в Арктике. Они могут дополнить характеристику отдельных сезонов года, каждому из которых свойственна не только определенная стадия развития генеративной сферы слагающих фитоценозов растений и степень сформированности ярусов сообществ, но и определенная интенсивность работы фотосинтетического аппарата, которая тесно сопряжена с уровнем напряженности внешних факторов.

При разделении года на отдельные сезоны за фитофенологическую границу между зимним и весенним сезонами принимается начало вегетации растений, но при этом возникает вопрос, что считать на-

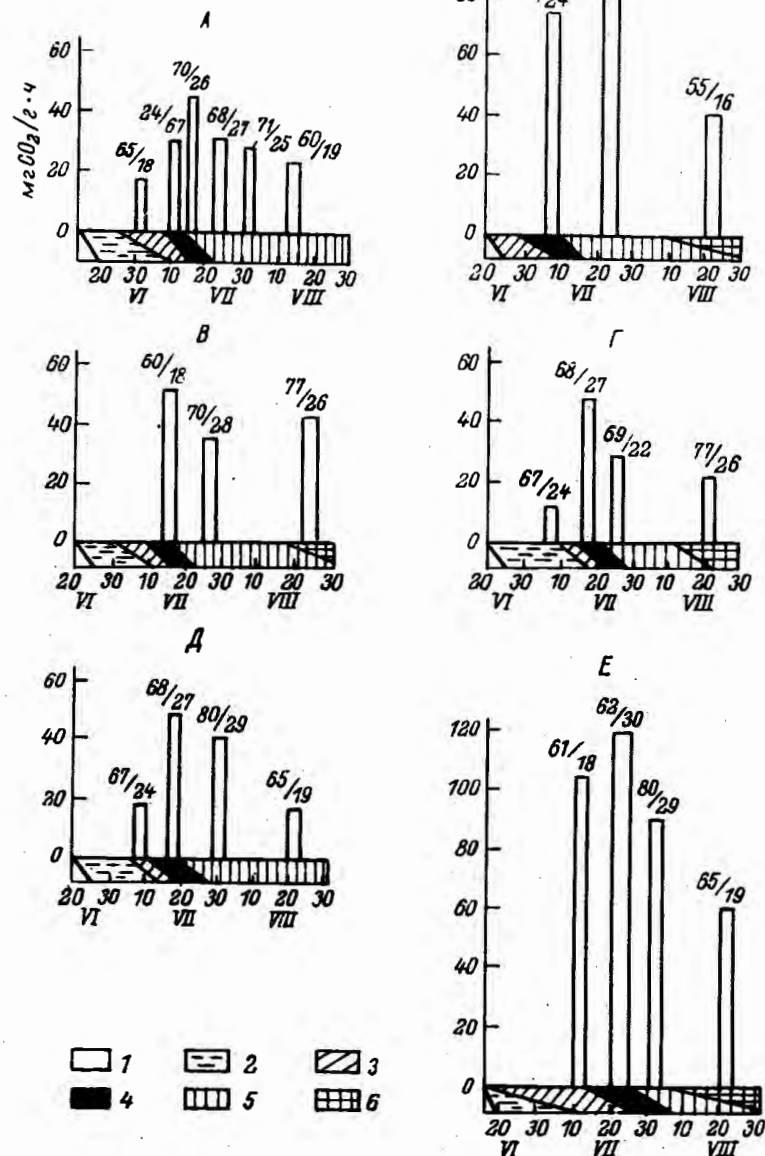


Рис. 3. Сезонные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза растений Западного Таймыра в 1975 г.

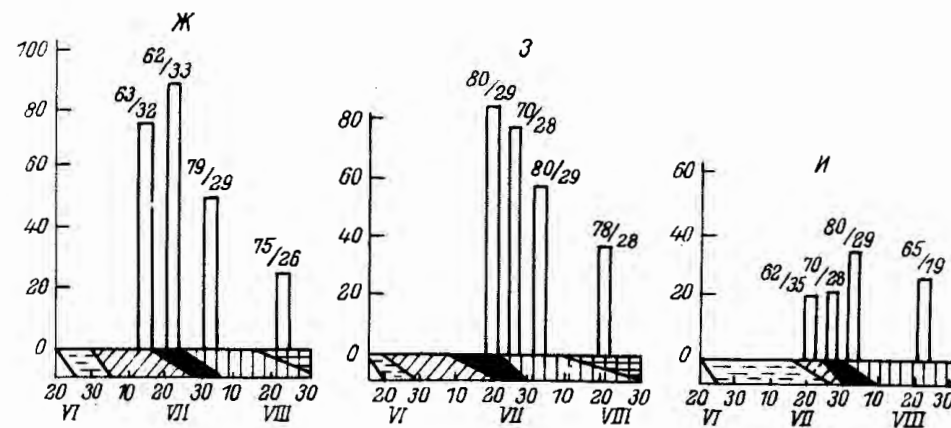


Рис. 3 (продолжение).

А - *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, Б - *Salix arctica*, В - *Luzula confusa*, Г - *Dryas punctata*, Д - *Carex stans*, Е - *Myosotis asiatica*, Ж - *Saxifraga hirculus*, З - *Astragalus umbellatus*, И - *Arctagrostis latifolia*.

1 - покой, 2 - вегетация, 3 - бутонизация, 4 - цветение, 5 - плодоношение, 6 - обсеменение. В числителе - освещенность (тыс. лк), в знаменателе - температура листа ($^{\circ}C$).

началом вегетации. Ряд исследователей начало вегетации летнезеленых растений отмечает по времени появления новых надземных органов из зимующих почек возобновления. Гораздо труднее установить этот момент для многолетне- и зимне-летнезеленых растений. Чаще всего начало вегетации для этих растений определяется сходом снега. Ряд авторов (Ковакина, 1952, 1958; Кильдюшевский, 1956) приводят сведения и о подснежном росте и развитии растений Крайнего Севера. Можно допустить, что уже под снегом перезимовавшие в зеленом состоянии листья могут поглощать CO_2 , тем более что освещенность под снегом нередко превышает величину светового компенсационного пункта, когда газообмен становится положительным и CO_2 , поглощаемый в процессе фотосинтеза, превосходит количество CO_2 , выделяемого в процессе дыхания. Так, Тиззен (Tieszen, 1974) показал, что на мысе Барроу (Аляска) через слой снега 12 см проникает до 4-5% от величины суммарной радиации, приходящейся на его поверхность, а через 30-сантиметровую толщу снега - до 3% от названной величины. Несмотря на это, листья злаков не поглощали CO_2 под снегом, что свидетельствовало об отсутствии фотосинтеза. Более того, активность ключевого фермента фо-

тосинтеза РДФ-карбоксилазы у растений, взятых из-под снега, была равна 0.

В ранневесенний сезон под снегом мы определяли ПИФ у перезимовавших в зеленом состоянии листьев осок - *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и *C. stans* и пушицы - *Eriophorum angustifolium*, а также у кустарничка - *Dryas punctata*. В условиях Западного Таймыра величины освещенности под снегом оказались достаточно высокими для возможной ассимиляции CO_2 и составили 4-5% от величины, приходящейся на поверхность почвы (табл.2). Эти изменения согласуются с данными Тиззена (Tieszen, 1974) и определениями, выполненными на о-ве Врангеля (Герасименко и др., 1978). Поглощение CO_2 растениями не превосходило величин адсорбции, зафиксированных нами в контрольном варианте в темноте (табл.2). Таким образом, под снегом у перезимовавших в зеленом состоянии листьев фотосинтетической деятельности не наблюдается.

Результаты экспериментального определения температурной зависимости фотосинтеза (Герасименко, 1973; Moser, 1973) тундровых растений показывают, что они могут приступать к поглощению CO_2 при околонулевой температуре, в связи с чем начало вегетации многолетне- и зимне-летнезеленых растений на участках, свободных от снега, можно датировать по времени перехода максимальных температур в приземном слое воздуха от отрицательных к положительным, в местах же, где снег тает после устойчивого установления положительных температур, - по времени схода снежного покрова.

Наступление поздневесеннего периода характеризуется не только массовым отрастанием листьев и побегов (рис.4), но и подъемом интенсивности фотосинтеза растений. Отрастают листья осенней генерации зимне-летнезеленых растений. Весной на листья этой генерации падает еще значительная нагрузка (рис.4) по усвоению CO_2 в системе целого растения, что удалось обнаружить для *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, а также для *C. stans* и *Eriophorum angustifolium* и что является, по-видимому, характерным признаком для представителей данного феноритмотипа. Отметим, что именно к этой группе принадлежат многие доминанты основных растительных сообществ стационара Тарая.

В раннелетний фитофенологический подсезон наблюдается ускорение ростовых процессов и увеличение ПИФ растений. Активно отрастают листья новой генерации у зимне-летнезеленых растений и одновременно затухают ростовые процессы и интенсивность фотосинтеза прошлогодних листьев. В это время идет быстрое формирование листового аппарата у основной для данного района группы летнезеленых растений, которые уже к концу подсезона отличаются высокими скоростями ПИФ.

Максимальные величины интенсивности фотосинтеза были отмечены в среднелетний подсезон. Кроме этого, во вторую декаду июля отмечена и наивысшая скорость ростовых процессов, и интенсив-

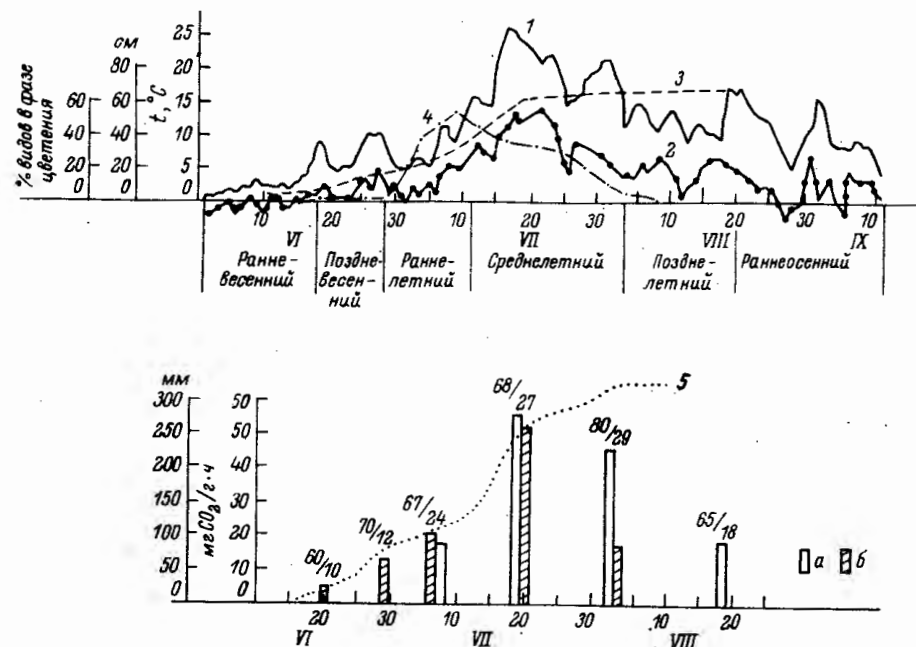


Рис.4. Основные фитофенологические сезоны в районе стационара Тарая в 1975 г.

1 - максимальные и 2 - минимальные температуры воздуха ($^{\circ}C$), 3 - динамика оттаивания мерзлых почв и 4 - динамика цветения растений в пятнистой тундре, 5 - сезонный ход роста листьев вегетативных побегов *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* в 1975 г. а - потенциальная интенсивность фотосинтеза листьев весенней и б - осенней генерации *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*. В числителе - освещенность (тыс. лк), в знаменателе - температура листа в камере ($^{\circ}C$).

ное накопление фитомассы. В каждом из сообществ цветет максимальное количество растений (рис.4). В 1975 г. максимум ПИФ совпал со временем вступления большинства исследуемых видов в фазу цветения, а для растений с быстрыми темпами сезонного развития - с фазой плодоношения (*Salix arctica*, *S. reptans*, *S. pulchra* и *Betula nana* L.). Отметим, что эти растения на основании сопоставления ростовых процессов и ритма развития генеративной сферы относятся к группе растений, продолжающих и заканчивающих рост после цветения (Полозова, Деева, 1978). Следовательно, и для этих растений наибольшие значения ПИФ также совпадают с наибольшей скоростью ростовых процессов. У 30 изучавшихся на стационаре растений в этот период лета отмечена наи-

Т а б л и ц а 2

Измерение ПИФ у растений Западного Таймыра под снегом
17 VI 1975

Объект	ПИФ (мг CO ₂ /г.ч)		Тол- щина снега (см)	Осве- щен- ность (тыс. лк)	ФАР (кал./ см ² . мин)
	опыт	тем- новой конт- роль			
<i>Dryas punctata</i> Juz.	0.7	0.9	11-13	4	0.02
<i>Carex stans</i> Drej.	1.4	1.1	6-7	8	0.04
<i>Eriophorum angustifo- lium</i> Honck.	0.6	0.4	4-5	13	0.06

большая скорость прироста как вегетативных, так и генеративных побегов (до 6-10 мм/сут).

Как видно из рис.4, именно в середине арктического лета, когда наблюдается наиболее благоприятное сочетание внешних условий (температурные минимумы устойчиво держатся выше 5°, а максимумы - выше 15°, высоки величины освещенности, наилучшими в сезоне являются температурные условия почвы, достаточно низко в это время падает сезонный уровень оттаивания вечной мерзлоты и т.д.), обнаруживается и наивысшая фотосинтетическая способность большинства растений, и наибольшие темпы ростовых процессов.

Таким образом, полученные на Западном Таймыре данные показывают на органическую согласованность различных процессов в экосистемах тундры и на глубокие адаптации арктических растений к периодически меняющимся факторам среды.

Как уже говорилось, важнейшая задача эколого-физиологических работ - выявление потенциальных возможностей различных растений в отношении использования ими солнечной энергии. Нами были найдены максимальные ПИФ для 19 видов растений Западного Таймыра (табл.3). Прослеживается значительная дифференциация в величинах рассматриваемого показателя: имеются растения как с высокими (*Astragalus umbellatus* - 102 и *Myosotis asiatica* - 118 мг CO₂/г.ч), так и с низкими величинами (*Vaccinium vitis-idaea* - 24 и *Pyrola grandiflora* - 38 мг CO₂/г.ч). Ранее упоминалось, что по периодичности смены листового аппарата таймырские растения делятся на несколько групп (Полозова, Дева, 1978). Самая многочисленная - группа летнезеленых растений: *Salix polaris*, *S. arctica*, *Oxyria digyna* (L.) Hill., *Astragalus umbellatus* и др., затем уже упоминавшиеся зимне-летнезеленые: *Luzula confusa*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex stans*, *C. ensifolia* ssp.

Т а б л и ц а 3

Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Западного Таймыра

Название вида	Осве- щенность (тыс.лк)	Тем- пера- тура (°C)	ПИФ (мг CO ₂ /г.ч)
А р к т и ч е с к и е			
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R.Br.) Griseb.	80	29	32
<i>Carex stans</i> Drej.	68	27	50
<i>C. ensifolia</i> (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. ssp. <i>arctisiopiri- ca</i> Jurtz.	70	26	48
<i>Luzula confusa</i> Lindb.	60	18	50
<i>Salix arctica</i> Pall.	80	29	80
<i>S. polaris</i> Wahl.	80	29	80
<i>S. reptans</i> Rupr.	80	25	38
<i>Astragalus umbellatus</i> Bunge	70	19	102
<i>Pyrola grandiflora</i> Rad.	80	23	38
<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don.	80	18	80
<i>Artemisia tilesii</i> Ledeb.	63	20	63
А р к т о а л ь п и й с к и е			
<i>Saxifraga punctata</i> L.	80	25	80
<i>S. hirculus</i> L.	80	29	90
<i>Myosotis asiatica</i> Schischk. et Serg.	62	33	118
<i>Dryas punctata</i> Juz.	68	27	48
Г и п о а р к т и ч е с к и е			
<i>Salix pulchra</i> Cham.	80	26	40
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	68	23	35
Б о р е а л ь н ы е			
<i>Comarum palustre</i> L.	70	26	35
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	70	25	24

arctisibirica и, наконец, небольшое число видов образуют группу многолетне-летнезеленых: *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Pyrola grandiflora*. У большинства исследованных нами представителей второй и особенно третьей группы максимальные ПИФ значительно ниже, чем у видов первой группы (табл.3). Однако и в пределах каждой группы есть значительные колебания.

Таким образом, в условиях Западного Таймыра, так же как и в других районах Арктики (Герасименко, Заленский, 1973; Mayo e.a., 1973; Tieszen, Wieland, 1973), имеются виды как с низкой, так и с высокой интенсивностью фотосинтеза. Отметим, что у изученных нами гипоарктических и бореальных видов растений не было обнаружено столь высоких величин ПИФ, как у арктоальпийских и арктических видов. Бореальные виды растений обнаруживают, как правило, крайне низкие скорости усвоения CO_2 .

В целом представленный материал подтверждает ранее сделанный вывод (Заленский, 1977), что в любой экосистеме имеются виды с высокими ассимиляционными возможностями в отношении усвоения CO_2 .

Л и т е р а т у р а

- ✓ Вознесенский В.Л. Фотосинтез пустынных растений (Юго-Восточные Каракумы). Л., 1977.
- ✓ Вознесенский В.Л., Заленский О.В., Семихатова О.А. Методика исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., 1965.
- ✓ Герасименко Т.В. Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр о.Врангеля. - Бот. журн., 1973, т.58, №4.
- ✓ Герасименко Т.В. Эколого-физиологическое исследование фотосинтеза растений о.Врангеля. Автореф. канд. дис. Л., 1974.
- ✓ Герасименко Т.В., Деева Н.М., Заленский О.В. Сезонная динамика фотосинтеза арктических растений. - Тез. докл. VI Делегат. съезда Всесоюз. бот.о-ва. Кишинев, 12-17 сентября 1978 г. Л., 1978.
- ✓ Герасименко Т.В., Заленский О.В. Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о.Врангеля. - Бот. журн., 1973, т.58, № 11.
- ✓ Заленский О.В. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей. - В кн.: Тр. Памир. биол. станции. 1963, вып.1.
- ✓ Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Л., 1977. (37 Тимирязевское чтение).
- Кильдюшевский И.Д. Подснежное развитие некоторых видов флоры Малого Ямала. - Бот. журн., 1956, т.41, № 11.
- Ковакина В.А. О перезимовывании некоторых злаков на Крайнем Севере. - Бот. журн., 1952, т.37, № 5.

- Нифонтова М.Г. Суточная динамика потенциального фотосинтеза *Betula nana* и *Arctous alpina* в условиях лесотундры. - В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970.
- Полозова Т.Г., Деева Н.М. Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах Таймырского биогеоценологического стационара. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.
- Полозова Т.Г., Тихомиров Б.А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тареи, Западный Таймыр). - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Романова Е.Н. Микроклимат тундр в районе Таймырского стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Хецуриани Л.Д. Эколого-физиологическое исследование фотосинтеза некоторых высокогорных растений Центрального Кавказа. Автореф. канд. дис. Тбилиси, 1976.
- Чмора С.Н., Оя В.М. Измерение световых кривых фотосинтеза радиометрическим методом с применением камеры-клина. - Физиол. растений, 1967, т.14, вып.1.
- ✓ Швецова В.М. Зависимость фотосинтеза некоторых растений Западной Арктики от температуры. - Бот. журн., 1970, т.56, № 11.
- ✓ Швецова В.М. Зависимость фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра от интенсивности освещения. - Бот. журн., 1971а, т.56, № 5.
- Швецова В.М., Интенсивность фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л., 1971б.
- ✓ Швецова В.М., Вознесенский В.Л. Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра. - Бот. журн., 1970, т.55, № 1.
- Larcher W. Physiological plant Ecology. Springer Verlag, Berlin, 1975.
- Mayo J.M., Despain D.J., Zinderen Bakker E.M. van. CO_2 assimilation by *Dryas integrifolia* on Devon Island² Northwest territories. - Can. J. Bot., 1973, vol. 51, N 3.
- Moser W.C. Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station Hoher Nebelkögel (3184 m). - In: Okosystemforschung. Berlin, 1973.
- Tieszen L.L. Primary production and photosynthesis at Barrow intensive site (Alaska). Augustiana College, Depart. biol., 1972.
- Tieszen L.L. Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: field light intensity and temperature responses. - Arct. and Alp. Res., 1973, vol. 5, N 1.

- T i e s z e n L.L. Photosynthesis competence of the subnivean vegetation of an arctic tundra. - *Arct. and Alp. Res.*, 1974, vol.6, N 3.
- T i e s z e n L.L. CO₂ exchange in the Alaskan Arctic Tundra: seasonal course in the rate of photosynthesis of four species. - *Photosynthetica*, 1975, vol.9, N 4.
- T i e s z e n L.L., W i e l a n d N.K. Physiological Ecology of Arctic and Alpine photosynthesis and respiration. - In: *Proceedings of a symposium held at the 1973 meeting of the American Institute of Biological Sciences*. F. John (ed.). Vernberg, New York, 1973.

И. В. Степанова, Б. А. Томили

ГРИБЫ - КОМПОНЕНТЫ ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград

Микологические исследования, результаты которых излагаются ниже, являлись составной частью комплексных биогеоценологических исследований, предусмотренных Международной Биологической Программой (МБП) по изучению тундровых биогеоценозов. Они посвящены изучению грибов Таймырского биогеоценологического стационара, расположенного в окрестностях пос. Тарей (Таймырский (Долгано-Ненецкий) автономный округ Красноярского края).

Связь грибов с определенными растительными сообществами подмечена давно. В отечественной литературе сведения об этом приведены в работе геоботаника М. Ф. Короткого (1912). На необходимость изучения грибов как естественных компонентов ценоза указывали А. А. Ячевский (1922), Ю. Д. Цинзерлинг (1925), А. П. Шенников (1927, 1943), В. Н. Сукачев (1964), Н. В. Дылис и др. (1964) и др.

В настоящее время существует достаточно много микологических работ фитоценологического направления. Большая часть из них посвящена напочвенным макромицетам (Haas, 1932, 1958; Васильков, 1938, 1955, 1966, 1967, 1968, 1969; Höfler, 1937; Leischner-Siska, 1939; Ubrizsy, 1955; Васильева, 1959, 1960, 1967, 1973; Bohus, Babos, 1960; Каламеев, 1960, 1965, 1966, 1969, 1975; Мелик-Хачатрян, 1965, 1969; Мелик-Хачатрян, Авакян, 1974; Сержанина, 1965, 1968; Томили, 1965; Бурова, 1968, 1969, 1971, 1973а, 1973б, 1974; Нездоймино, 1968, 1969, 1970; Нахуцришвили, 1971; Bujakiewicz, 1975; Laursen, Miller, 1975; Lisiewska, 1975; Miller, Laursen, 1975; Михайловский, 1975; Sadowska, 1975).

Только в последние 20 лет начали появляться работы, посвященные участию микроскопических грибов в растительных сообществах. Среди них нужно отметить работы Б. А. Томилиной (1957, 1959, 1962, 1964, 1969а, 1969б, 1971, 1974), М. А. Литвинова и Т. С. Шербиной (1958), Э. З. Коваль (1965), Л. Л. Осипян (1965, 1970), А. В. Сирко (1968), Н. А. Черемисинова (1967, 1973, 1974), И. А. Селиванова, Н. Г. Елеусновой, А. В. Лузина (1968), Т. М. Ахундова и Л. И. Прилипко (1970), С. А. Симонян и А. М. Барсегян (1971, 1974), Элизабет (Elisabeta, 1972), Херинга (Hering, 1972), Ханса (Hanns, 1972), Сильвестра (Sylvester, 1973), Л. К. Казанцевой и А. В. Сирко (1974), Т. Н. Селивановой (1975).

Но все эти исследования проводились авторами в лесной и степной зонах, а также в лесотундровой подзоне арктической зоны. О грибах как компонентах тундровых фитоценозов до сих пор существует всего несколько работ (Абрамов, Томилин, 1973; Степанова, Томилин, 1973; Степанова, 1975, 1976).

1. Микромитеты — компоненты тундровых фитоценозов

П а р а з и т н ы е м и к р о м и ц е т ы

Распространение микроскопических грибов по растительным сообществам прежде всего зависит от распространения растений, на которых они произрастают. На это указывали в своих работах Б.А.Томилин (1957, 1959, 1964, 1971), Н.А.Черемисин (1967, 1973), Л.Г.Бурова и Б.А.Томилин (1974), Ханс (Hanns, 1973), И.В.Степанова (1976), Л.К.Казанцева и А.В.Сирко (1974) и др. Эта приуроченность к растению-хозяину прослеживается особенно четко у паразитных микромитетов. Среди них можно выделить узкоспециализированных паразитов, поражающих растения одного вида, и широкоспециализированных, поражающих растения одного рода, но разных видов, и даже виды растений из разных родов. Большинство паразитных микромитетов Таймыра относятся к группе узкоспециализированных: *Pucciniastrum pyrolae* (на *Pyrola grandiflora*), *Phragmidium boreale* (на *Potentilla stipularis*), *Chrysomyxa ramischiae* (на *Ramischia obtusata*), *Uromyces hedysari-obscuri* (на *Hedysarum arcticum*), *Uromyces punctatus* (на *Oxytropis adamsiana*), *Uromyces phacea-frigidae* (на *Astragalus umbellatus*), *Puccinia claytoniae* и *Ustilago claytoniae* (на *Claytonia joanneana*), *Puccinia commutata* (на *Valeriana capitata*), *Puccinia conglomerata* (на *Nardosmia frigida*), *Puccinia frigida* (на *Pachypleurum alpinum*), *Puccinia saxifragae* (на *Saxifraga punctata*), *Puccinia myosotidis* (на *Myosotis asiatica*), *Puccinia polemonii* (на *Polemonium scutiflorum*), *Puccinia polygoni-vivipari*, *P.septentrionalis*, *Ustilago reticulata* и *Sphacelotheca ustilaginea* (на *Polygonum viviparum*), *Puccinia ranunculi* (на *Ranunculus borealis*).

Группу широкоспециализированных паразитов представляют: *Melampsora arctica*, паразитирующая на листьях *Salix arctica* и *S. polaris*; *Melampsora salicina*, поражающая листья *Salix pulchra* и *S. reptans*; *Puccinia saxifragae*, обнаруженная на видах *Saxifraga punctata*, *S. cernua*, *S. hirculus* и *S. hirculus*; *Cintractia*

caricis, отмеченная на видах *Carex ensifolia* и *C.stans*, а также *Ustilago triseti*, зарегистрированная на нескольких злаках; *Puccinia arenariae*, обнаруженная на видах *Stellaria ciliatosepala*, *Cerastium maximum* и *Lychnis sibirica*.

В распространении грибов по фитоценозам наряду с наличием растений-хозяев важную роль играют также экологические условия. Некоторые материалы по экологии грибов Таймырского стационара содержатся в работе Б.А.Томилина (1971). Используя данные Б.А.Томилина, а также собственные наблюдения, мы сделали попытку обобщить имеющийся материал.

Цветковые растения *Polygonum viviparum*, *Stellaria ciliatosepala* и *Carex stans* распространены во всех типах тундры, однако поражаются они паразитными грибами не во всех местообитаниях и не в одинаковой степени. На *Polygonum viviparum* гриб *Puccinia polygoni-vivipari* очень обилен на ярах, в остальных же экологических условиях он встречается очень редко. Что касается второго вида — *P.septentrionalis*, развивающегося на этом же питающем растении, то он встречается только в мелкобугорковой тундре. Выводковые почки горца живородящего бывают сильно поражены головным грибом *Sphacelotheca ustilaginea* на ярах и довольно слабо — в болотно-тундровом комплексе и пятнистой тундре. *Stellaria ciliatosepala* поражается ржавчинником *Puccinia arenariae* только на ярах. *P.saxifragae* поражает камнеломку *Saxifraga punctata* довольно сильно на ярах и очень слабо — на полигональных болотах. Другой вид камнеломки — *S.hirculus* — поражается этим же грибом только на ярах. Головня на *Carex ensifolia* в большом количестве была обнаружена на полигональном болоте и единично — во всех остальных фитоценозах. Ива *Salix pulchra* распространена во всех типах тундр, кроме яров. На ней паразитируют 2 вида ржавчинных грибов: *Melampsora salicina* и *M.amygdalina*. Первый из них встречается в большом количестве везде, кроме полигональных болот, второй — единично только на полигональных болотах.

Salix arctica и *S. polaris* произрастают в одних и тех же экологических условиях, однако *Melampsora arctica* на *Salix arctica* развивается только на ярах, а на *S. polaris* — изредка только в мелкобугорковой тундре. Ива *S.reptans*, которая растет в болотно-тундровом комплексе и в пятнистых и мелкобугорковых тундрах, поражается грибом *Melampsora salicina* только в последней. *Parrya nudicaulis* и *Valeriana capitata* характерны для всех типов тундр, кроме полигональных болот, но соответствующие этим растениям ржавчинные грибы *Puccinia oudemansii* и *P.commutata* были встречены лишь на ярах и в мелкобугорковой тундре. *P.conglomerata* паразитирует на *Nardosmia frigida* на ярах.

На полигональном болоте, где данное растение также встречается, этот вид ржавчинников до сих пор зарегистрирован не был. *Pyro-la grandiflora* типична для болотно-тундрового комплекса и мелкобугорковых тундр, *Ramischia obtusata* - для пятнистых и мелкобугорковых, однако грибы *Pucciniastrum pyrolae* и *Chysomyxa ramischiae* развиваются на этих растениях только в мелкобугорковых тундрах. *Claytonia joanneana*, *Myosotis asiatica*, *Trisetum sibiricum* и *Ranunculus borealis* характерны для яров и пятнистых тундр, однако на *Claytonia joanneana* грибы *Puccinia claytoniae* и *Ustilago claytoniae* развиваются только на ярах, на *Myosotis asiatica* ржавчинник *Puccinia myosotidis* встречается тоже только на ярах, так же как грибы *Ustilago triseti* - на *Trisetum sibiricum* и *Puccinia ranunculi* - на *Ranunculus borealis*.

Все приведенные ранее материалы были получены на основе простых наблюдений в природе. С целью уточнения данных о степени поражения различных растений ржавчинными и головневыми грибами нами были впервые применены количественные методы учета их в природной обстановке, использование которых позволяет, кроме того, более детально проследить за сезонной и годовой динамикой развития исследуемых грибов.

Объектами исследования были выбраны ржавчинники *Melampsora arctica* (на *Salix arctica*), *Puccinia saxifragae* (на *Saxifraga punctata*), *Puccinia polygonivivipari* (на *Polygonum viviparum*), развивающиеся на ярах, и *Melampsora salicina*, сильно поражающая *Salix pulchra* в пятнистой и мелкобугорковой тундрах, а также в болотно-тундровом комплексе. Из головневых грибов была взята *Sphacelotheca ustilaginea*, поражающая луковички *Polygonum viviparum* на ярах, в мелкобугорковой тундре, а также в болотно-тундровом комплексе.

В основу наших исследований была положена методика Б.А.Томина (1972): предлагается подсчитывать листья пораженных и не пораженных растений по одной или 2 диагоналям пробной площадки. В настоящей работе автором использовались 10 пробных площадок размером в 1 м², на которых производился подсчет всех пораженных и не пораженных листьев растений. Такой подсчет в сравнении с ранее предложенным повышает достоверность опыта. Интенсивность поражения учитывалась по следующей шкале: 1 балл - 10% поражения площади листа, 2 балла - 20% и т.д. За время вегетационного периода учет производился 3-6 раз.

При количественном учете головневых грибов на 10 площадках в 1 м² подсчитывалось общее количество колосков *Polygonum viviparum* и количество пораженных. Процент поражения луковичек определялся следующим образом: на 10 колосках с каждой площадки подсчитывалось общее количество луковичек и количество пораженных. Учет производился один раз за сезон, в конце вегета-

Т а б л и ц а 1

Учет поражения ржавчиной листьев *Salix arctica* и *S. pulchra* в основных типах тундр в 1970-1974 гг.

Объект учета	Год	Виды грибов и типы тундр					
		Puccinia saxifragae	Puccinia polygoni-vivipari	Melampsora arctica	Melampsora salicina		
		яры			болотно-тундровый комплекс	пятнистая тундра	мелкобугор-ковая тундра
Общее количество листьев на площадке	1970	-	-	1422	1560	1815	2224
	1971	-	-	406	351	291	552
	1972	308	298	732	1425	821	507
	1973	441	158	333	833	841	613
	1974	-	-	-	803	390	-
Количество пораженных листьев	1970	-	-	252	1520	1650	2115
	1971	-	-	15	69	24	58
	1972	96	98	241	965	448	229
	1973	88	28	108	218	449	164
	1974	-	-	-	50	14	-
Процент поражения	1970	-	-	17,7	98,0	90,0	95,0
	1971	-	-	3,6	16,8	8,2	10,5
	1972	31,1	32,8	34,2	67,7	54,5	46,0
	1973	22,2	17,8	30,0	26,8	51,0	26,7
	1974	-	-	-	6,0	3,6	-

Учет поражения колосков и луковичек *Polygonum viviparum* грибом *Sphaelotheca ustilaginea* в различных типах тундр на площадках 1 м² в 1970-1973 гг.

Тип тундры	Общее количество колосков на площадке				Количество пораженных колосков				Процент поражения			
	1970	1971	1972	1973	1970	1971	1972	1973	1970	1971	1972	1973
Разнотравно-элазовые группировки яров	103	134	147	170	65	82	84	56	63	61.5	57.0	32.9
Дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра	-	108	-	-	-	16	-	-	-	14.6	-	-
Болотно-тундровый комплекс	-	50	-	-	-	7	-	-	-	14.0	-	-
Разнотравно-элазовые группировки яров	28	30	29	28	25	26	26	27	89.7	86.6	89.6	98.4
Дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра	-	28	-	-	-	12	-	-	-	42.8	-	-
Болотно-тундровый комплекс	-	27	-	-	-	8	-	-	-	25.9	-	-

П р и м е ч а н и е. В 1970, 1972 и 1973 гг. в мелкобугорковой тундре и болотно-тундровом комплексе, а в 1974 г. во всех типах тундр поражение было единичным, поэтому подсчет не производился.

ционного периода. Работы проводились с 1970 по 1974 г. В 1970, 1972 и 1973 гг. в мелкобугорковой тундре и в болотно-тундровом комплексе поражение головней было единичным и поэтому учет не проводился. В 1971 г. поражение было единичным во всех типах тундр, поэтому подсчет не производился вообще.

Результаты исследований приведены в табл.1 и 2.

Относительно поражения растений ржавчиной можно сказать следующее. Из всех исследованных растений ржавчиной более всего поражалась ива *Salix pulchra*, затем в порядке убывания идут *S. arctica*, *Polygonum viviparum* и *Saxifraga punctata*.

Ржавчина на *Salix pulchra* очень обильно развивалась в 1970 и в 1972 гг., когда процент поражения листьев исследуемых растений колебался в первом случае от 90 до 98%, во втором - от 54.5 до 67.7%. В 1973 г. болезнь поразила от 28 до 51% листьев исследуемых растений. Наиболее благополучным можно назвать 1971 и 1974 гг., когда максимально поражением было охвачено соответственно 16.8 и 12.4% листьев всех исследуемых растений. Ежегодно с 1970 по 1972 г. этот вид ивы наиболее сильно поражался ржавчиной в болотно-тундровом комплексе, слабее - в мелкобугорковой и менее всего - в пятнистой тундре. В 1973 г. в полигональном комплексе и в мелкобугорковой тундре грибок развивался практически в одинаковой степени. В пятнистой тундре поражение было почти в 2 раза сильнее. То же наблюдалось и в 1974 г. В мелкобугорковой тундре в 1974 г. ржавчина на *S. pulchra* зарегистрирована не была.

Ива *S. arctica* в значительной степени была инфицирована грибом *Melampsora arctica* на ярах в 1972 г. (34.2%) и в 1973 г. (30%), меньше - в 1970 г. (17.7%) и совсем незначительно - в 1971 г. (3.6%). В 1974 г. ржавчины на *Salix arctica* не было.

На *Saxifraga punctata* и *Polygonum viviparum* ржавчина обильно развивалась в 1972 г. и в 1973 г. В остальные годы поражение было единичным, поэтому учет его не производился.

Относительно сезонного развития ржавчинных грибов можно сказать следующее. В 1970 и в 1973 гг. развитие ржавчинников началось рано. Уже 21 июня на листьях было отмечено поражение. В 1971, 1972 и 1974 гг. признаки развития данных грибов появились только к 31 июля. В 1970 г. процент и балл поражения листьев *Salix arctica*, *Saxifraga punctata* и *Polygonum viviparum* увеличивались со временем, тогда как процент пораженных листьев *Salix pulchra* был очень высок и увеличивался со временем только балл поражения. Во все остальные годы развитие ржавчинников было постепенным. На этом же основании в сезонной динамике поражения можно выделить 3 периода: первый - с 29 июня по 6 августа, когда листья поражаются на 1-3(5) балла; второй - промежуточный, когда балл поражения повышается до 5-7; тре-

тий — этап массового распространения ржавчины, балл поражения листьев — до 7-9. Исключением является 1974 г., когда и балл, и процент поражения листьев были малы и со временем практически не изменялись.

О развитии головневой гриба *Sphacelotheca ustilaginea* на *Polygonum viviparum* можно сказать, что наиболее сильное поражение горца живородящего наблюдалось на ярах (табл.2). Причем в 1970 г. наблюдался максимум поражения — 63%; в 1973 г. — минимум — 32.9%; 1971 и 1972 гг. занимали промежуточное положение — 44.5 и 57%.

Следует отметить, что при любом проценте поражения общего количества исследуемых растений наблюдался высокий процент поражения луковичек в колосках *Polygonum viviparum*. В 1973 г. при минимальном поражении растений наблюдалось максимальное количество пораженных луковичек — до 98%, в 1971 г. — минимальное; 1970 и 1972 гг. занимали промежуточное положение. Следовательно, на ярах при поражении головней колосков *P. viviparum* наблюдалось снижение продуктивности более чем на 80%.

В мелкобугорковой тундре и болотно-тундровом комплексе поражением охватывалось значительно меньшее, чем на ярах, количество растений (табл.2). Во все годы, кроме 1971 г., поражение вообще было единичным. В 1971 г. пораженных растений было не более 16.6%. Пораженных луковичек в колоске *Polygonum viviparum* в этих типах тундр, т.е. снижение семенной продуктивности, было также значительно меньше: 42.9% в мелкобугорковой тундре и 25.9% в болотно-тундровом комплексе. Следует отметить, что в мелкобугорковой тундре наблюдалось более сильное, чем в болотно-тундровом комплексе, поражение головней как общего количества исследуемых растений, так и количества луковичек в колоске.

Сапрофитные микромицеты

Сапрофитные микромицеты менее разборчивы в выборе растений-хозяев. Они селятся на отмерших частях самых различных травянистых и кустарничковых растений. Следует, однако, заметить, что грибы родов *Gnomonia*, *Gnomoniella*, *Didymosphaeria* и *Venturia* в Тарее отмечались, как правило, на отмерших стеблях определенных видов кустарничковых растений: *Didymosphaeria nana*, *Gnomonia campylostyla*, *Gnomoniella amarginata* и *Venturia ditricha* (на *Betula nana*), *Didymosphaeria dryadis*, *Gnomonia dryadis* и *Gnomoniella vagans* (на *Dryas punctata*), *Didymosphaeria cassiopes*, *Gnomoniella hyparctica* и *Venturia myrtilli* (на *Cassiope tetragona*), *Venturia austro-germanica* (на *Salix arctica*), *Venturia chlorospora* (на *Salix pulchra*).

Сапрофитные микромицеты, обнаруженные на травянистых растениях, малоспецифичны в выборе хозяев. Многие виды были встречены на 2 и более растениях: *Physalospora moutoni* и *Leptosphaeria caricis* (на *Carex chordorrhiza* и *C. stans*), *Leptosphaeria caricinella* (на *Carex ensifolia* и *C. stans*), *Leptosphaeria culmifraga* (на *Arctagrostis latifolia* и *Poa arctica*), *Leptosphaeria stellariae* (на *Arenaria stenophylla* и *Draba micropetala*), *Metasphaeria avenae* (на *Arctagrostis latifolia* и *Hierochloë alpina*), *Phaeosphaeria herpotrichoides* (на *Carex ensifolia* и *Eriophorum angustifolium*), *Pleospora ambigua* (на *Lychnis sibirica* и *Pedicularis verticillata*), *Pleospora androsaces* (на *Androsace septentrionalis* и *Arenaria stenophylla*), *Pleospora comata* (на *Oxytropis middendorffii* и *Ranunculus borealis*), *Pleospora heleocharidis* var. *arctica* (на *Poa alpigena* и *P. arctica*).

Приведенные ниже виды, кроме того, что были отмечены на 4 растениях и более, отмечались еще с большим обилием: *Leptosphaeria culmorum* (на *Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum angustifolium*, *Koeleria asiatica* и *Poa alpigena*), *Leptosphaeria doliolum* (на *Arctagrostis arundinacea*, *Trisetum sibiricum*, *Pedicularis sudetica* и *Polygonum viviparum*), *Mycosphaerella allicina* (на *Arctagrostis latifolia*, *Cerastium maximum*, *Oxytropis middendorffii*, *Parrya nudicaulis*, *Polemonium boreale*, *Polygonum viviparum* и *Draba hirta*), *Pleospora herbarum* (на *Arnica iljinii*, *Hedysarum arcticum*, *Lychnis sibirica*, *Myosotis asiatica*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis hirsuta*, *Polygonum viviparum*, *Pyrola grandiflora*, *Saxifraga punctata* и *Senecio resedifolius*), *Pleospora scrophulariae* (на *Arnica iljinii*, *Oxytropis middendorffii* и *Saxifraga punctata*).

Распределение микромицетов по растительным сообществам

Все выявленные микромицеты были обнаружены в различных растительных сообществах в соответствии с распространением питающих их растений.

Как говорилось ранее, богатство флористического состава микромицетов в сообществах прежде всего зависит от флористического богатства цветковых растений, как таковых, а также от их экологических условий.

Всего в тундрах стационара было выявлено 255 видов микромицетов. Наибольшее количество грибов было обнаружено на ярах — 136 видов. Это объясняется богатством флористического состава цветковых и значительным разнообразием экологических условий. Больше всего грибов было найдено в средних (70 видов) частях склонов, прежде всего за счет разнообразия флористического состава высших растений. В верхних частях склонов (44 вида) и в днищах (31 вид) яров грибов было обнаружено значительно меньше. Это связано, вероятно, с обеднением видового состава цветковых. Общими для верхних, средних и нижних частей склонов яров были *Mycosphaerella allicina*, *Puccinia arenariae*, *Pleospora androsaces*, *P. herbarum*, *P. tragacanthae*, *P. phaeocomoides* и *Heteropatella umbilicata*.

В мелкобугорковых тундрах был зарегистрирован 51 вид, причем на бугорках было отмечено 33 вида микромицетов, в ложбинках — 32. Общими для обоих элементов были *Mycosphaerella allicina*, *Pleospora herbarum*, *P. tragacanthae* и *Puccinia polygoni-vivipari*, а наиболее характерными — *Leptosphaeria andromedae*, *L. valesiaca*, *Massaria macrotheca*, *Mycosphaerella vivipari*, *M. volkarti*, *Venturia tirolensis* и *Ascochyta pedicularis*.

Болотно-тундровый комплекс и полигональные болота отличались обедненным видовым составом как высших растений, так и микроскопических грибов.

В болотно-тундровом комплексе был обнаружен 41 вид грибов, при этом на полигонах их встречено 30, на мочажинах — 16. Общими для обоих элементов были *Leptosphaeria culmorum*, *L. doliolum*, *Pleospora herbarum*, *Melampsora salicina*, *Cintractia caricis*, *Ascochyta papaveris* и *Selenophoma drabae*, а наиболее характерными — *Gnomonia campylostyla*, *Griphosphaeria hyperborea*, *Leptosphaeria nitschkei*, *Melanomma dryadis*, *Phaeosphaeria graminis*, *Hysteropezizella diminuens*, *Hendersonia caricis* и *Phoma pirolae*.

На полигональных болотах было отмечено 46 видов микромицетов. В центре болота и в мочажине, т.е. в наиболее влажных условиях, было обнаружено соответственно 11 и 9 видов, на более возвышенном и сухом элементе микрорельефа — валике — 26. Общих видов не обнаружено, а наиболее характерными здесь были *Gnomoniella comari*, *Massariella delitschii*, *Metasphaeria neglecta*, *Mycosphaerella capronii*, *M. densa*, *M. isariforae*, *Melampsora nearum*, *Pleospora phaeocomoides* и *Venturia ditricha*.

Ниже приводятся виды микромицетов, общие для различных типов тундр: яры и пятнистые тундры — *Leptosphaeria stellariae*, *Pleospora comata*, *P. helvetica*, *P. gigaspora*, *Uromyces phaeae-frigidae*, *Ustilago reticulata*, *Ascochyta ducis-aprutii*, *Hendersonia arundinacea*, *Placosphaeria cerastii* и *Septoria eriophori*; яры и мел-

кобугорковые тундры — *Leptosphaeria stellariae*, *Pleospora comata*, *P. helvetica*, *P. gigaspora* и *G. islandica*; яры и болотно-тундровый комплекс — *Leptosphaeria culmorum*, *Metasphaeria avenae*, *Lophodermium maculare* и *Puccinia myosotidis*; яры и полигональные болота — *Pleospora heleocharidis* var. *arctica*, *P. lactucicola*, *Puccinia saxifragae* и *Selenophoma drabae*; яры, пятнистые и мелкобугорковые тундры — *Mollisia poae*, *Pleospora scrophulariae* и *Melampsora arctica*; яры, мелкобугорковые тундры и болотно-тундровый комплекс — *Leptosphaeria doliolum*; яры, мелкобугорковые тундры и полигональные болота — *Pleospora longispora* и *Heteropatella umbilicata*; яры, болотно-тундровый комплекс и полигональные болота — *Sphaecelotheca ustilaginea*; пятнистые и мелкобугорковые тундры — *Trichometasphaeria taminensis*, *Mollisia atrata* и *Lophodermium arundinaceum*; пятнистые тундры и болотно-тундровый комплекс — *Platispora pentamera* и *Phoma salicis*; пятнистые тундры и полигональные болота — *Phaeosphaeria herpotrichoides*, *Venturia chlorospora* и *Ascochyta graminea*; мелкобугорковые тундры и болотно-тундровый комплекс — *Mycosphaerella vivipari*, *Trichometasphaeria culmifraga*, *Gnomoniella amarginata* и *Rhabdospora valerianae*; мелкобугорковые тундры и полигональные болота — *Lophodermium caricinum*; пятнистые, мелкобугорковые тундры и болотно-тундровый комплекс — *Melampsora salicia* и *Hysteropezizella leporinae*; мелкобугорковые тундры, болотно-тундровый комплекс и полигональные болота — *Leptosphaeria caricinella* и *L. caricis*; болотно-тундровый комплекс и полигональные болота — *Physalospora moutoni*, *Pleospora vagans*, *Septoria punctoidea* и *Stagnospora caricis*; все типы тундры, кроме болотно-тундрового комплекса, — *Mycosphaerella allicina* и *Pleospora tragacanthae*; все типы тундры — *Pleospora herbarum*, *Puccinia polygoni-vivipari* и *Cintractia caricis*.

2. Макромицеты — компоненты тундровых биогеоценозов

Макромицеты в своем распределении по растительным сообществам зависят от субстрата, на котором они произрастают, от того, с какими растениями они вступают в микоризное сожительство, и от экологических факторов среды.

На стационаре Тарей были проведены исследования по изучению макроскопических грибов с целью получить сведения об их фенологии, о распределении их по фитоценозам и по элементам микрорельефа. Кроме того, ставилась задача получить данные о количестве биомассы макромицетов стационара, для того чтобы проследить или-

яние на их развитие и распространение таких экологических факторов, как температура и влажность почвы, количество осадков, характер микрорельефа, а также иметь представление о запасах шляпочных грибов в подзоне типичных тундр арктической зоны. До сих пор подобных исследований в Арктике не проводилось.

Работы велись на 5 пробных площадях в основных типах тундр стационара: дриадово-осоково-моховых пятнистых и мелкобугорковых тундрах, болотно-тундровом комплексе, полигональном болоте и разнотравно-элаковых группировках яров.

Вопросом разработки методики количественного учета и, в частности, выбора размеров учетной площади занимались многие исследователи, но этот вопрос до сих пор полностью не разрешен. «Величина выбранной пробной площади должна удовлетворять наиболее полному собранию субстратов и экологических ниш для поселения макромицетов. На этой площади должны сохраняться основные соотношения трофических групп макромицетов и характер их распространения» (Бурова, 1971, с. 8).

Авторами предлагаются различные методы учета. Так, Вилкинс и др. (Wilkins e.a., 1937) пользовались транsekтами 10 x 1 м в количестве 20 повторностей/га. Фридрих (Fridrich, 1936, 1937), Хефлер (Höfler, 1937) и Лейшнер-Сиска (Leischner-Siska, 1939) выбирали квадраты 10 x 10 м. Ланге (Lange, 1948) считал, что квадрат 1 x 1 м наиболее удобен для учета. Кук и Фурнел (Cook, Fournell, 1955) работали на 18 площадках по 900 м. Бохус и Бабош (Bohus, Babos, 1960) использовали учетные площади размером в 500 м². Хаас (Haas, 1932, 1958) выбирал квадраты со сторонами 100, 150 и 200 м. Л.Н. Васильева и М.М. Назарова (1965) работали с квадратами 10x10 м, которые были расположены по углам и в центре пробной площади. К.А. Каламеес (1965, 1975) — с транsekтами 15 x 2 м в количестве 30 повторностей на пробной площади, а Л.Г. Бурова (1971) использовала квадраты со сторонами 1, 2, 3 м, а также транsekты 10x1 м.

До сих пор все работы по количественному учету макроскопических грибов касались лесных фитоценозов. Наши исследования проводились в тундровых сообществах, которые характеризуются повторяющимися элементами микрорельефа в пространстве. При этом на каждом элементе встречаются одни и те же или сходные растительные группировки. Вследствие такой однородности субстратов нами за основу была взята площадь среднего полигонального болота, равная 10x10 м. Такой площадью мы пользовались во всех типах тундр. В пятнистых и мелкобугорковых тундрах это были квадраты со стороной 10 м, а на ярах и болотно-тундровом комплексе — транsekты 50x2 м с целью захватить все элементы микрорельефа. Сбор грибов проводился 3, 13, 20, 26 и 30 августа 1971–1973 гг. На площадках собирались все имеющиеся плодовые тела макромицетов. Впоследствии они взвешивались в свежем и в абсолютно сухом состоянии. В силу нахождения района исследования в арктической зоне следует отметить, что самый главный экологический фактор, определяющий

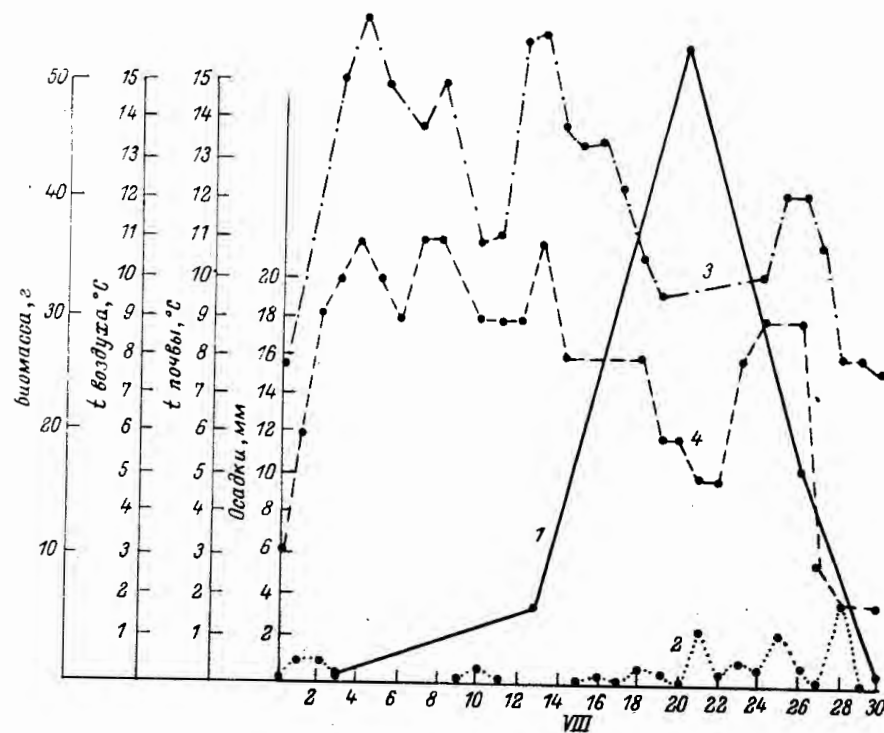


Рис. 1. Взаимосвязь между биомассой макромицетов (1), количеством осадков (2), температурой приземного слоя воздуха (3) и почвы на глубине 5 см (4) в 1971 г.

рост и развитие шляпочных грибов, — термический режим. Это хорошо видно из рис. 1, 2, 3, где показана взаимосвязь между биомассой макромицетов, температурой приземного слоя воздуха и почвы на глубине 5 см, а также количеством выпадающих осадков в 1971–1973 гг., причем для роста грибов последний фактор в этом районе не играет решающей роли. По-видимому, это объясняется и без того излишней увлажненностью тундровых почв в силу летнего оттаивания вечной мерзлоты. Основное значение, вероятно, имеют изменения температуры почвы на глубине 5 см. Это связано с тем, что температура почвы отражает любые изменения в температуре воздуха и является наиболее важной для роста и развития грибов.

Три года исследований различались по метеорологическим условиям вегетационных периодов. Июнь в течение всех 3 лет характеризовался отрицательной среднемесячной температурой почвы, в июле среднемесячная температура почвы не поднималась выше 4–5 °C. Август в данном случае следует разобрать подробнее, так как именно в этом месяце появляются грибы. В 1972 г. в начале I декады

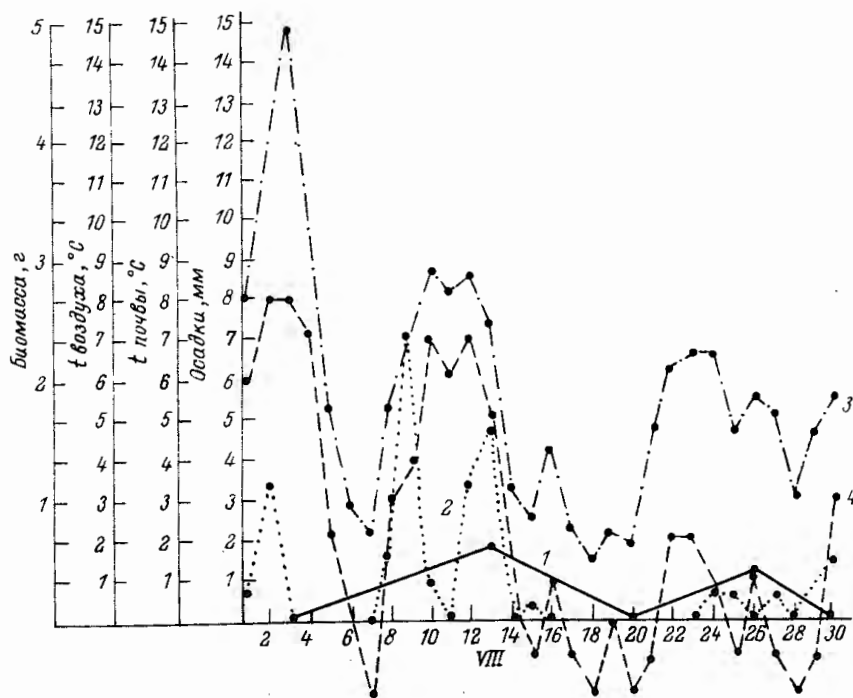


Рис. 2. Взаимосвязь между биомассой макромицетов (1), количеством осадков (2), температурой приземного слоя воздуха (3) и почвы на глубине 5 см (4) в 1972 г.

было повышение температуры, к ее концу похолодало до минусовой температуры почвы. В начале II декады тоже потеплело, но с 14 по 21 августа наблюдались заморозки, сменившиеся небольшим потеплением, а в конце месяца снова наступили заморозки. Такие неблагоприятные условия сказались на количестве грибов: 3 августа грибов зарегистрировано вообще не было; 13 августа биомасса в абсолютно сухом весе была равна 1.7 г/0.1 га; 20 августа в связи с заморозками новых плодовых тел грибов также не появилось; 26 августа биомасса грибов в абсолютно сухом весе была равна 1.2 г/0.1 га; 30 августа грибов не было.

В 1973 г. в августе тоже наблюдались заморозки во II и III декадах, но этот период был более кратковременным, чем в 1972 г. Потепление в III декаде благотворно сказалось на количестве грибов: 26 августа биомасса грибов в абсолютно сухом весе была равна 4.5 г/0.1 га. Остальные сроки повторяют таковые 1972 г., с тем лишь изменением, что 3 августа было собрано 0.4 г/0.1 га, 20 – 0.3 г абсолютно сухого веса, а в 1972 г. в это время грибов вообще не было.

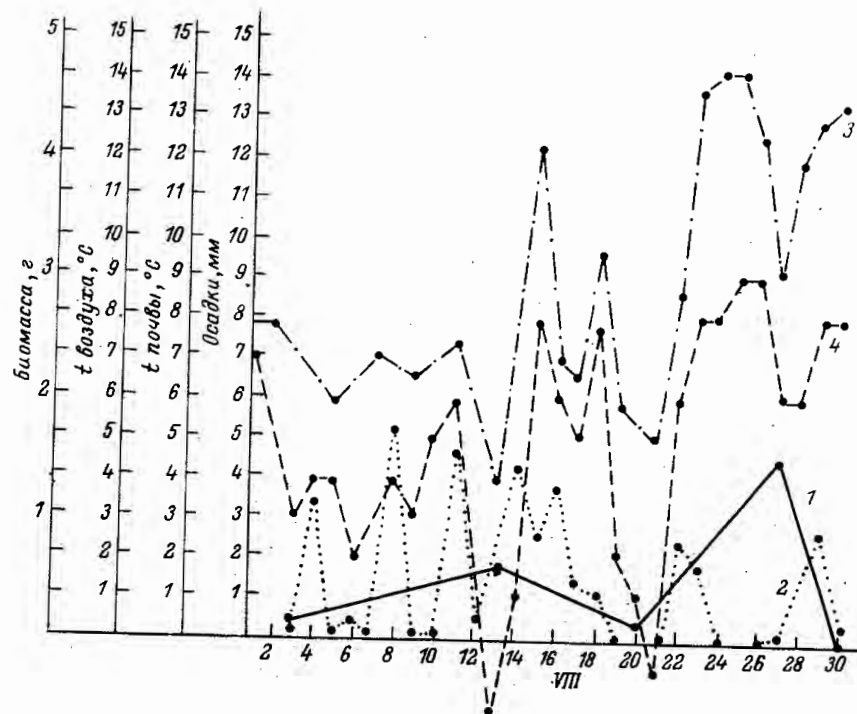


Рис. 3. Взаимосвязь между биомассой макромицетов (1), количеством осадков (2), температурой приземного слоя воздуха (3) и почвы на глубине 5 см (4) в 1973 г.

Наиболее благоприятным оказался 1971 г. В течение августа температура почвы не опускалась ниже 6 °C, только 26-го числа температура почвы снизилась до 2 °C. Все это благотворно сказалось на количестве грибов: 3 августа собрали 0.7 г, а 13 августа – 5.7 г абсолютно сухого веса грибов. Пик количества биомассы пришелся на 20 августа, когда было собрано 49.9 г, 26-го числа уже наблюдался ее спад – 17.6 г, а 30 августа собрали только 1 г абсолютно сухого веса грибов.

Всего за вегетационный сезон 1971 г. было собрано 77.2 г абсолютно сухого веса грибов. Это – максимальная величина макромицетов, зарегистрированная в тундрах стационара Тарей. Насколько в целом невелико это количество, показывает сравнение его с биомассой макромицетов в лесах Подмосквья (Бурова, 1971) и Эстонии (Каламеес, 1975):

Стационар

Общая биомасса микромицетов (кг абс.сух.веса/га)

Малинки (Подмосковье)	109.3
Вооремаа (Эстония)	33.3
Тарей (п-ов Таймыр)	0.072

Так как 1971 г. оказался наиболее „грибным“, все дальнейшие обсуждения будут вестись на примере этого года.

Ниже показано распределение биомассы макромицетов по эколого-биологическим группам:

Эколого-биологические группы	Количество биомассы, (в %)
Микоризообразователи	78.5
Гумусовые и подстилочные сапрофиты	16.5
Бриофилы	4.1
Капрофилы	0.9

Наиболее значительной в отношении общего количества биомассы является группа микоризообразователей – 78,5%, что объясняется взаимовыгодным положением симбионтов при неблагоприятных микроклиматических условиях. Подстилочные и гумусовые сапрофиты составляют всего 16,5%. Представители этих 2 групп более чувствительны к изменениям внешней среды: низкие температуры и повышенная влажность почв, малая мощность подстилки, мощный моховой покров, покрывающий почву, небольшое количество питательных веществ в почвах – все это отрицательно влияет на их развитие. На долю бриофилов и капрофилов приходится соответственно 4,1 и 0,9% общего количества биомассы.

Рассмотрим распределение макромицетов по основным типам тундр (табл.3).

Наибольшее количество грибов было собрано в болотно-тундровом комплексе: 60,5 г абс.сух.веса/0,1 га. Основную массу составляют микоризообразующие макромицеты из рода *Lactarius*, которые образуют микоризу с обильными здесь *Salix pulchra* и *Betula nana*. Затем в порядке убывания биомассы грибы из родов *Leccinum*, *Cortinarius*, *Inocybe* и *Entoloma* и т.д. Ввиду того что биомасса макромицетов была мала, здесь и дальше будет говориться о биомассе родов, а не видов.

Следует отметить, что на отрицательных элементах рельефа – мочажинах – грибов было зарегистрировано значительно меньше, чем на положительных – полигонах. Это, видимо, объясняется тем, что почва полигонов суше и лучше прогревается (табл.4).

Таблица 3

Общая продуктивность представителей различных родов макромицетов в основных типах тундры стационара Тарей (г абс.сух.веса/0,5 га)

Род	Общее кол-во	Болотно-тундровый комплекс		Разнотравно-злаковые группировки яров			Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра		Дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра		Полигональное болото	
		полигон	мочажина	гребень	южн. склон	сев. склон	валик	канавка	бугорок	ложбица	центр полигона	валик
<i>Lactarius</i>	32.63	24.34	8.29	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cortinarius</i>	11.76	6.2	2.05	0.52	0.46	-	0.8	0.53	1.2	-	-	-
<i>Leccinum</i>	10.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Inocybe</i>	9.03	2.15	0.35	1.2	5.27	-	0.06	-	-	-	-	-
<i>Entoloma</i>	5.01	2.9	1.5	0.02	-	0.49	-	-	-	0.1	-	-
<i>Russula</i>	2.85	1.15	0.4	-	-	1.4	-	-	-	-	-	-
<i>Omphalina</i>	2.37	0.08	0.02	-	-	-	0.04	0.13	-	0.5	-	1.6
<i>Galerina</i>	0.88	0.19	0.24	-	-	-	0.03	0.12	-	0.1	0.2	-
<i>Marasmius</i>	0.87	-	-	0.05	0.1	-	0.5	0.22	-	-	-	-
<i>Psilocybe</i>	0.62	0.22	0.07	0.03	0.1	-	-	-	-	0.2	-	-
<i>Mycena</i>	0.41	0.03	0.01	-	-	0.11	0.18	0.08	-	-	-	-
<i>Hebeloma</i>	0.36	0.23	0.03	-	-	-	0.09	0.01	-	-	-	-
<i>Laccaria</i>	0.18	-	-	-	-	-	0.17	0.01	-	-	-	-
<i>Stropharia</i>	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Всего	77.17	47.59	12.96	1.86	5.93	2.00	1.87	1.1	1.2	0.9	0.2	1.6

Т а б л и ц а 4

Общая продуктивность шляпочных грибов основных типов тундр стационара Тарей (г абс.сух.веса/0.1 га) за летний период 1971 г.

Болотно-тундровый комплекс		Разнотравно-злаковые группировки яров			Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра			Дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра		Полигональное болото		
полигон	мочажина	гребень	южный склон	северный склон	пятно	бровка	канавка	бугор	ложбинка	центр полигона	валик	мочажина
47.59	12.96	1.82	5.98	2.0	-	1.87	1.10	1.2	0.9	0.2	1.6	-
60.55		9.75			2.97			2.1		1.8		

На ярах биомасса макромицетов составила 9.7 г абс.сух.веса/0.1 га. Такое резкое ее падение может быть объяснено следующим: во-первых, недостаточным количеством микоризообразующих растений, а, во-вторых, отрицательным влиянием травостоя, о чем указывали ряд авторов (Васильева, 1959; Бурова, 1971; Томили, 1971). Это подтверждается тем фактом, что большая часть грибов была обнаружена в разделяющих бугорки трещинах, которые лишены растительности. Наибольшую биомассу здесь дают представители родов *Inocybe*, *Cortinarius*, *Entoloma* и *Russula* (табл.1). По элементам микрорельефа грибы распределяются следующим образом. Большая часть макромицетов была обнаружена на южном склоне, в его нижней части. Во-первых, потому, что южные склоны лучше прогреваются, получая больше прямой солнечной радиации, во-вторых, сомкнутость растительности сверху вниз уменьшается. На северном склоне и на гребне было собрано одинаково малое количество грибов. Гребни хорошогреваются, но из-за сильных ветров там постоянно происходит выдувание подстилки. Это, возможно, и служит причиной недостаточного их роста.

По сравнению с болотно-тундровым комплексом и ярами в пятнистой и мелкобугорковой тундрах, а также на полигональных болотах складываются неблагоприятные условия для произрастания грибов. В пятнистой тундре их биомасса составила всего 2.9 г абс.сух.веса/0.1 га, в основном – грибы родов *Cortinarius*, *Omphalina* и *Marasmius*. На голых пятных, несмотря на то что они хорошогреваются, грибов обнаружено не было. Причина этого

еще не совсем ясна. Большая их часть была обнаружена на валиках, которые, как и канавки, одеты сплошным моховым покровом. Но валики как положительные элементы микрорельефа более сухие и лучше прогреваются. В канавках грибов было собрано вдвое меньше, чем на валиках. В мелкобугорковой тундре грибов было собрано 2.1 г абс.сух.веса/0.1 га. Недостаточное количество растений-хозяев для микоризообразователей, сплошной моховой покров, сильное увлажнение почв в течение всего вегетационного периода, недостаточное их прогревание и незначительный запас в них питательных веществ – все это создает неблагоприятные условия для роста грибов. Как на бугорке, так и в ложбинке их было собрано одинаково малое количество. Биомасса грибов на полигональном болоте составила 1.8 г абс.сух.веса/0.1 га. Основным фактором, препятствующим росту грибов, является переувлажнение почвы в течение всего вегетационного периода. В центре болота были обнаружены плодовые тела *Galerina heterocystis*, на валике – *Omphalina ericetorum* и *O. luteolilacina*. В мочажине грибов обнаружено не было.

Проследивая сезонную динамику появления грибов, можно сказать следующее: 3 августа в болотно-тундровом комплексе были отмечены единичные экземпляры макромицетов, на полигоне – *Cortinarius mucosus f. alpina*, *Lactarius torminosus*, *L. rufus* и *Psilocybe montana*, на мочажине – только *Psilocybe montana*, на ярах, на гребне и на южном склоне – *Inocybe acuta*, *I. dulcamara f. malenconii* и *Psilocybe montana*. В пятнистой и мелкобугорковой тундрах, а также на полигональном болоте к этому времени грибов еще не было.

13 августа в болотно-тундровом комплексе на полигоне кроме ранее названных появились виды *Agrocybe paludosa*, *Cortinarius sphagnogenus*, *Lactarius glyciosmus*, *L. uvidus*, *Leccinum scabrum f. rotundifolia* и *Inocybe lacera*, в наиболее влажных местах – *Galerina heterocystis* и *Omphalina ericetorum*; в канавке – *Cortinarius favrei*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Lactarius torminosus*, *Mycena pura*, *Psilocybe montana*, *Galerina heterocystis* и *Omphalina ericetorum*; на ярах, на южном склоне и на гребне – *Cortinarius favrei*, *C. acutus* и *Inocybe lacera*. В пятнистой тундре, на валике и в канавке появились макромицеты *Cortinarius acutus*, *Galerina heterocystis*, *Mycena pura*, *Marasmius epidryas*, *Omphalina ericetorum*, *Russula emetica f. alpina* и *Hebeloma crustuliniforme*. На полигональном болоте, в центре – *Galerina heterocystis*. В мелкобугорковой тундре к этому времени грибов еще не появилось.

Наибольшее количество грибов (качественно и количественно) было собрано до 20 августа. В болотно-тундровом комплексе на по-

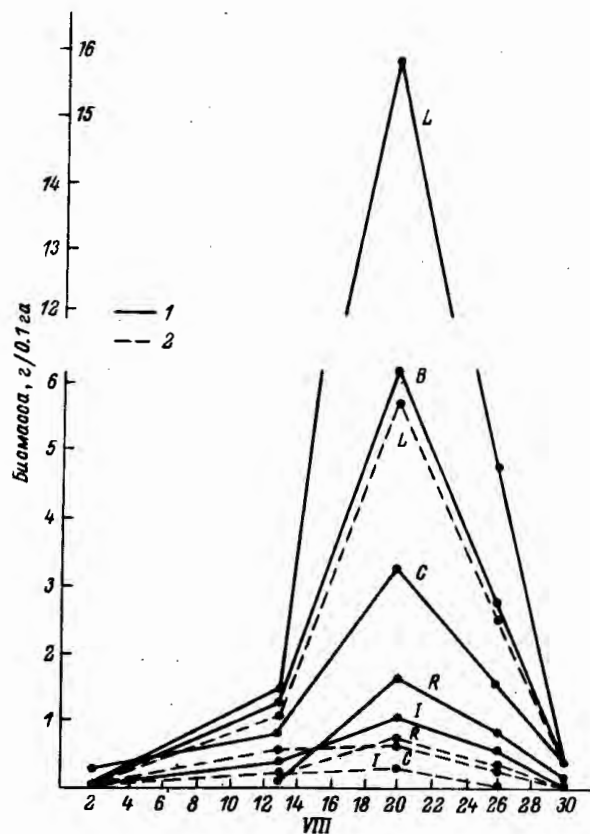


Рис. 4. Сезонное изменение биомассы представителей основных родов макромицетов в болотно-тундровом комплексе за летний период 1971 г.

1 - полигон, 2 - мочажина, L - *Lactarius*, B - *Boletus*, C - *Cortinarius*, I - *Inocybe*, E - *Entoloma*, R - *Russula*, G - *Galerina*, M - *Marasmius*, O - *Omphalina*.

лигоне появились виды *Cortinarius acutus*, *C. decoloratus*, *Lactarius griseus*, *Inocybe acuta*, *I. lacera*, *Hebeloma mesophaeum*, *Russula nitida*, *Entoloma clypeatum* и *Stropharia aeruginosa*; в канавке - *Russula nitida*, *Omphalina luteolilacina*, *Inocybe dulcomara*, *Tricholoma album*; на ярах, на гребне - *Marasmius*

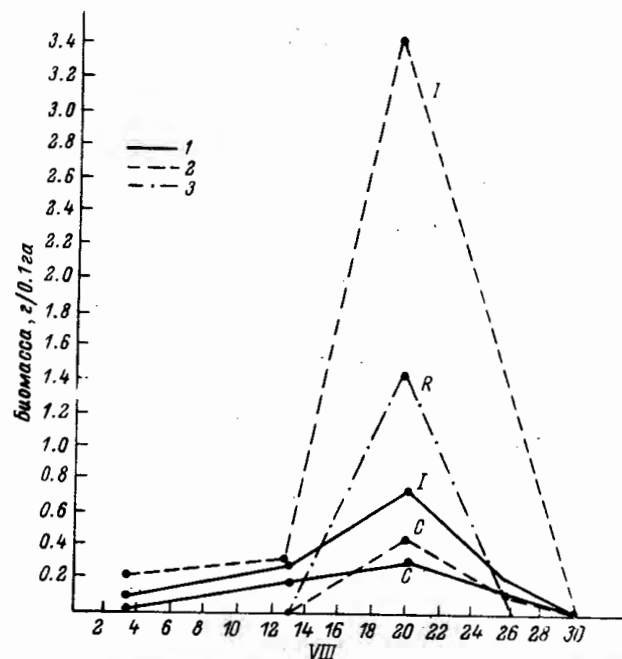


Рис. 5. Сезонное изменение биомассы представителей основных родов макромицетов в разнотравно-злаковых группировках яров за летний период 1971 г.

1 - гребень, 2 - южный склон, 3 - северный склон. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

epidryas и *Entoloma clypeatum*, на южном склоне - *Inocybe fastigiata* f. *alpestris* и *Russula emetica*; в пятнистой тундре, на валике и в канавке - *Cortinarius sphagnogenus*, *Laccaria altaica* и *L. laccata*; в мелкобугорковой тундре - *Cortinarius acutus*, *C. sphagnogenus*, *Marasmius epidryas* и *Psilocybe montana*, в наиболее влажных местах - *Galerina heterocystis*; на полигональном болоте новых видов зарегистрировано не было. 26 августа грибов стало значительно меньше. В болотно-тундровом комплексе на полигоне исчезли грибы из родов *Omphalina* и *Psilocybe*, в канавке - *Hebeloma*. Из новых видов была обнаружена только *Stropharia aeruginosa*. На ярах исчезли грибы из родов *Entoloma* и *Russula*. В пятнистой тундре были обнаружены только *Cortinarius acutus*, *C. sphagnogenus* и *Galerina heterocystis*. В мелкобугорковой тундре и на полигональном болоте грибов не было.

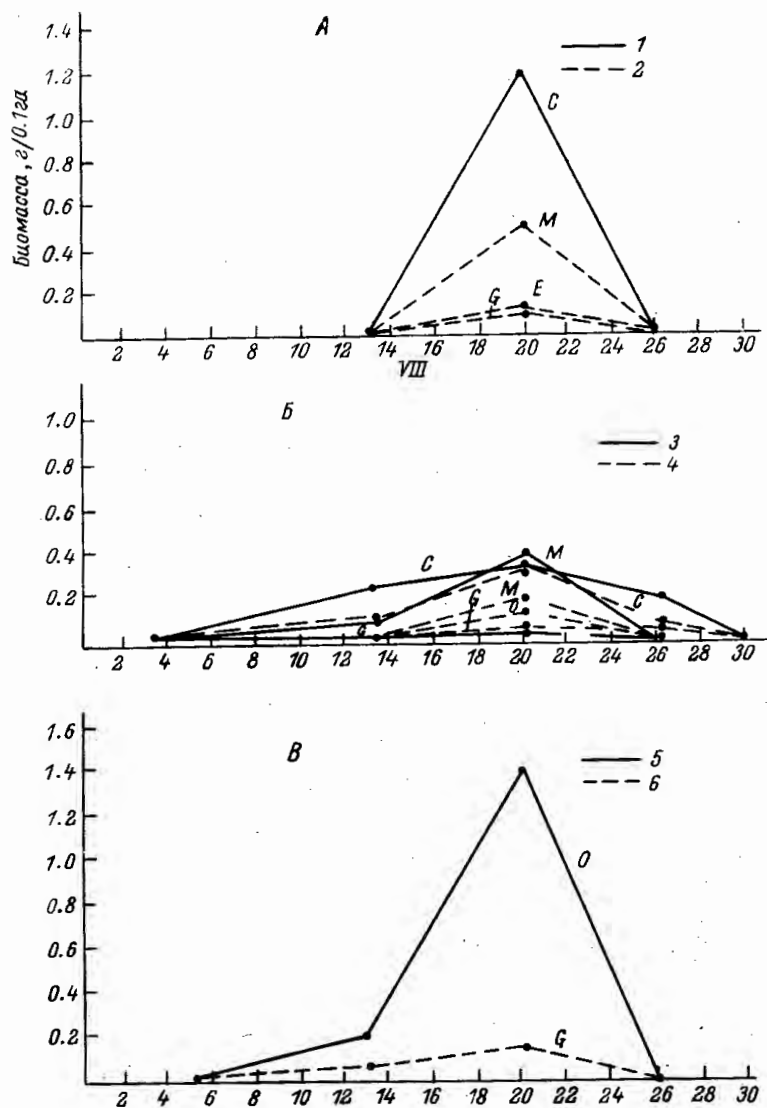


Рис. 6. Сезонное изменение биомассы представителей основных родов макромицетов в мелкобугорковой (А) и пятнистой (Б) тундрах и в полигональном болоте (В) за летний период 1971 г.

1 – бугор, 2 – ложбина, 3, 5 – валик, 4 – канавка, 6 – полигон. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

До 30 августа грибы были найдены только на полигоне болотно-тундрового комплекса: *Cortinarius mucosus* f. *alpina*, *Lactarius rufus* и *L. torminosus*.

Что касается обилия макромицетов, то только представители родов *Cortinarius*, *Inocybe* и *Lactarius* встречались группами, все остальные – единичными экземплярами.

На рис. 4, 5, 6 показано сезонное изменение биомассы представителей основных родов макромицетов в различных типах тундр.

Вследствие короткого вегетационного периода в Таймырских тундрах наблюдается только один летний урожай шляпочных грибов.

Л и т е р а т у р а

- Абрамов И.И., Томилини Б.А. Основные вопросы изучения грибов Крайнего Севера. – В кн.: Тез. докл. У делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Киев, 1973.
- Ахундов Т.М., Прилипко Л.И. Новое местонахождение синеголовика Ванатура (*Eryngium wanatur* Woronov) в Южном Закавказье и его консортивные микологические связи. – ДАН Аз ССР, 1970, т.26, № 3.
- Бурова Л.Г. Макромицеты парцелл елово-широколиственных лесов Подмосковья. – Микология и фитопатология, 1968, т.2, № 5.
- Бурова Л.Г. Макромицеты широколиственно-еловых лесов Смоленской области. – Микология и фитопатология, 1969, т.3, № 4.
- Бурова Л.Г. Группировки макромицетов в лесных биогеоценозах (подзона широколиственно-еловых лесов). Автореф. канд. дис. М., 1971.
- Бурова Л.Г. Формирование группировок макромицетов в сосновых культурах разного возраста. – Лесоведение, 1973а, № 1.
- Бурова Л.Г. Участие макромицетов в лесных биогеоценозах. – Микология и фитопатология, 1973б, т.7, № 4.
- Бурова Л.Г. Экологические особенности макромицетов в елово-широколиственных лесах Подмосковья. I. Влияние древостоя на развитие и распределение макромицетов. – Микология и фитопатология, 1974, т.8, № 5.
- Бурова Л.Г., Томилини Б.А. Изучение грибов как компонента биогеоценоза. – В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974.
- Васильева Л.Н. Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ. – В кн.: Полевая геоботаника. М., 1959.
- Васильева Л.Н. Микромицеты лесов Приморского края. – Комаровские чтения, 1960, № 8.
- Васильева Л.Н. Агариковые или шляпочные грибы (пор. Agaricales) Приморского края. Автореф. докт. дис. Ереван, 1967.
- Васильева Л.Н. Агариковые шляпочные грибы Приморья. Л., 1973.

- Васильева Л.Н., Назарова М.М. Грибы-макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края. - В кн.: Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Л., 1965.
- Васильков Б.П. Опыт изучения грибов при геоботанических исследованиях. - Сов. ботаника, 1938, № 4-5.
- Васильков Б.П. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.; Л., 1955.
- Васильков Б.П. Ксилофильные грибы восточноевропейской и западноевропейской лесотундры. - Бот. журн., 1966, т.51, № 5.
- Васильков Б.П. О грибах (макромицетах) Советской Арктики. - Микология и фитопатология, 1967, т.1, № 1.
- Васильков Б.П. Методы учета съедобных грибов в лесах СССР. Л., 1968.
- Васильков Б.П. Сумчатые грибы (макромицеты) Советской Арктики. - Микология и фитопатология, 1969, т.3, № 2.
- Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. - Бюл. МОИП, отд. биол., 1964, т. 30, вып. 4.
- Казанцева Л.К., Сирко А.В. Сумчатые грибы как компоненты некоторых растительных сообществ Полярного Урала. - В кн.: Биомасса и динамика раст. покрова и животн. населения в лесотундре. Свердловск, 1974.
- Каламеев К.А. О значении и методике исследований грибов в фитоценозах. - Изв. АН ЭССР. Сер. биол., 1960, т.9, № 4.
- Каламеев К.А. Основные проблемы и методика микоценологических исследований. - В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965.
- Каламеев К.А. О проблемах микоценологии. - Учен. зап. Лав. ун-та, 1966, № 74.
- Каламеев К.А. О ресурсах съедобных грибов в некоторых типах леса Восточной Эстонии. - Ежегод. о-ва естествоисп., 1969, т.59.
- Каламеев К.А. Агариковые грибы Эстонии. Автореф. докт. дис. Тарту, 1975.
- Коваль Э.З. Участие некоторых групп микромицетов в лесных биоценозах юга Приморья. - В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965.
- Короткий М.Ф. К вопросу о распределении растительности лугов и лесов в зависимости от почвы. Спб., 1912.
- Литвинов М.А., Щербина Т.С. К вопросу о значении микроскопических паразитных грибов в различных фитоценозах сухих степей Казахстана. - Бот. журн., 1958, т.43, № 11.
- Мелик-Хачатрян Д.Г. Фитоценологическое изучение агариковых грибов сосновых насаждений Армении. - В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965.
- Мелик-Хачатрян Д.Г. Новые сведения о распространении напочвенных макромицетов в Армянской ССР. - Биол. журн. Армении, 1969, т.22, № 4.

- Мелик-Хачатрян Д.Г., Авакян К.Г. Обзор базидиомицетов остаточных лесов Цахкуняцкого хребта Армянской ССР. - Биол. журн. Армении, 1974, т.17, № 11.
- Михайловский Л.В. Макромицеты (пор. Agaricales) Хибинского горного массива. Автореф. канд. дис. Л., 1975.
- Нахуцришвили И.Г. Агариковые грибы Грузии. Автореф. докт. дис. Тбилиси, 1971.
- Нездойминого Э.Л. Влияние экологических факторов на распределение грибов макромицетов по растительным сообществам северо-восточного побережья Байкала. - Микология и фитопатология, 1968, т.2, № 4.
- Нездойминого Э.Л. Шляпочные грибы лесных сообществ северо-восточного побережья Байкала. - Микология и фитопатология, 1969, т.3, № 2.
- Нездойминого Ц.Д. Шляпочные грибы северо-восточного Байкала. Автореф. канд. дис. Л., 1970.
- Осипян Л.Л. Некоторые наблюдения над воздействием микроскопических грибов на сукцессионные явления фитоценоза. - В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965.
- Осипян Л.Л. Патогенные гифальные и пероноспорные грибы Армянской ССР. Автореф. докт. дис. Ереван, 1970.
- Селиванов И.А., Елеуенова Н.Г., Лузан А.В. Материалы к характеристике микориз тундровых растений. - Учен. зап. Перм. пед. ин-та, 1968, № 64.
- Селиванова Т.Н. Грибы рода *Uromyces* Lk. Воронежской обл. Автореф. канд. дис. Воронеж, 1975.
- Сержанина Г.И. Грибы порядка Agaricales в СССР. - В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965.
- Сержанина Г.И. Агариковые грибы Беловежской пуши. - В кн.: Беловежская пуша. Минск, 1968, вып. 2.
- Симомян С.А., Барсегян А.М. Консортивные взаимосвязи микромицетов и высших растений в водно-болотных фитоценозах Армении. - Микология и фитопатология, 1971, т.5, № 6.
- Симомян С.А., Барсегян А.М. К познанию фитоценологической роли микромицетов в различных типах растительности Армении. - Микология и фитопатология, 1974, т.8, № 4.
- Сирко А.В. Сравнительная характеристика дискомицетов горной и равнинной лесотундры. Свердловск, 1968. (Матер. отчетн. сессии Ин-та экологии растений и животных Уф АН СССР за 1967 г. Ботаника).
- Степанова И.В. Ржавчинные грибы северо-западного Таймыра. - Микология и фитопатология, 1975, т.9, № 6.
- Степанова И.В. Разложение органического материала почвенными микромицетами в условиях Арктики. - Микология и фитопатология, 1976, т.10, № 3.
- Степанова И.В., Томилини Б.А. Грибы основных растительных сообществ Таймырской тундры. - Микология и фитопатология, 1973, т.7, № 1.

- С у к а ч е в В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии. - В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., 1964.
- Т о м и л и н Б.А. Обзор микромицетов Курской области. - Бот. журн., 1957, т.42, № 2.
- Т о м и л и н Б.А. Ржавчинные грибы (Uredinales) Курской области. - Бот. журн., 1959, т. 44, № 7.
- Т о м и л и н Б.А. Грибы некоторых типичных фитоценозов Амурской подтайги. - Бот. журн., 1962, т.47, № 8.
- Т о м и л и н Б.А. Факторы внешней среды, влияющие на распределение грибов в растительных сообществах. - Бот.журн., 1964, т.49, № 2.
- Т о м и л и н Б.А. Шляпочные грибы некоторых сообществ Денежкина Камня (Средний Урал). - Бот. журн., 1965, т.50, № 6.
- Т о м и л и н Б.А. Грибы некоторых типичных фитоценозов широколиственно-хвойных лесов Амуро-Зейского междуречья. - В кн.: Амурская тайга. Компл. ботан. исслед. Л., 1969а.
- Т о м и л и н Б.А. Грибы (микромицеты). - В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., 1969 б.
- Т о м и л и н Б.А. Некоторые сведения о географическом распространении и экологии грибов Таймырского стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971.
- Т о м и л и н Б.А. Стационарные микоценологические исследования в тундрах. - В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., 1972.
- Т о м и л и н Б.А. Адаптация грибов к условиям существования в Арктике и микофлора тундр. - Микология и фитопатология, 1974, т.8, № 6.
- Ц и н з е р л и н г Ю.Д. Материалы к вопросу о связи грибов с различными растительными сообществами. - Защита растений от вредителей, 1925, № 3.
- Ч е р е м и с и н о в Н.А. Синусии микромицетов некоторых дубрав Теллерияновского леса. - Микология и фитопатология, 1967, т.1, № 6.
- Ч е р е м и с и н о в Н.А. Микоценоз - компонент лесного биогеоценоза. - Микология и фитопатология, 1973, т.7, № 1.
- Ч е р е м и с и н о в Н.А. Консортивные взаимоотношения грибов и растений в лесных биогеоценозах. - Микология и фитопатология, 1974, т.8, № 3.
- Ш е н н и к о в А.П. Некоторые данные о флоре напочвенных грибов в различных ассоциациях. - Изв. Главн. бот. сада, 1927, № 26, вып. 3.
- Ш е н н и к о в А.П. О фитоценологических исследованиях шляпочных грибов. - Сов. ботаника, 1943, № 2.
- Я ч е в с к и й А.А. О собирании материала по грибной фитосоциологии. - Матер. по микологии и фитопатологии, 1922, т.4.
- В о h u s, В а b o s. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behaviour in Hungary. - Bot. Jahrb. Sist. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr., 1960, vol. 80, N 1.

- B u i a k i e w i w c z A. Mycosociological research in the forest associations on the north slope of Babia Gora. - Abstr. XII International Bot. Congr. Leningrad, 1975.
- C o o k e W., F o u r n e l l H. Some soil fungi from Alaskan tundra area. - Arctic, 1955, vol. 13, N 4.
- E l i s a b e t a S. Forschungen über die höhenlagenbedingte Abänderung der Mikromycetenanzahl. - Rev. roum. biol. Ser. bot., 1972, Bd 17, N 4.
- F r i e d r i c h K. Zur Ökologie der höheren Pilze. - Ber. Dtsch. bot. Ges., 1936, Bd 54.
- F r i e d r i c h K. Zur Ökologie der höheren Pilze. 2. - Ibid., 1937, № 55.
- H a a s H. Die Bodenbewohnenden Grosspilze in den Waldformationen einiger Gebiete von Württemberg. - Beih. Bot. Zbl., 1932, Bd 50, N 2.
- H a a s H. Zusammenarbeit auf dem Gebiete der Pilzsoziologie. - Z. Pilzkunde, 1958, Bd 24, H. 1.
- H a n n s K. Bibliographie der Verbreitungskarten von Pilzen. II. Hemi und Phragmobasidiomyceten 1917-1971. - Feddes repert., 1973, Bd 83, N 9-10.
- H e r i n g T. Fungal associations in broad-leaved woodland in North-West England. - Mycopathol. et mycol. appl., 1972, vol. 48, N 1.
- H ö f l e r K. Pilzsoziologie. - Ber. Dtsch. bot. Ges., 1937, Bd 55.
- L a n g e M. The Agarics of Maglemose. - Dansk Bot. Arkiv, 1948, vol. 13, N 1.
- L a u r s e n G., M i l l e r O. Seasonal fluctuations of fungal biomass in Alaskan arctic tundra. - Abstr. XII International Bot. Congr. Leningrad, 1975.
- L e i s c h n e r - S i s c a E. Zur Soziologie und Ökologie der höheren Pilze. Untersuchungen der Pilzvegetation in der Umgebung von Salzburg während des Maximalaspekter. - Bot. Zentralb., 1939, Bd 59.
- L i s i e w s k a M. The productivity of fruit bodies of Agaricales under the influence of the artificial raining. - Abstr. XII International Bot. Congr. Leningrad, 1975.
- M i l l e r O., L a u r s e n G. The diversity in higher fungi in live major plant communities in Alaskan arctic tundra. - Abstr. XII International Bot. Congr. Leningrad, 1975.
- S a d o w s k a B. Продуктивность базидиомицетов в экосистемах лугов. - Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л., 1975.

- S y l v e s t e r F. Grzyby Wyzsze cotla Morskiego Oka w Tatrach. - Acta mycol., 1973, vol.9, N 1.
- U b r i z s y G. Neuere Untersuchungen über die Zönologie bodenbewohnender Grosspilze der Walddtypen. - Acta bot., 1955, Bd 2, N 3-4.
- W i l k i n s W., E l l i s E., H a r l e y J. The ecology of the larger fungi. 1. Constancy and frequency of fungali species in relation to certain vegetation communities, particularly oak and beech. - Ann. Biol., 1937, vol. 24.

Н.М.Ш а л а е в а, И.Н.О б у ш е н к о в

ЦЕСТОДОФАУНА ПТИЦ П-ОВА ТАЙМЫР

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова

Территория Таймырского биогеоценологического стационара (пос. Тарей), в окрестностях которого нами была добыта большая часть гельминтологического материала, охватывает преимущественно слабо всхолмленный плакор на правобережье р.Пясины (в окрестностях пос.Тарей) с неглубокими разветвленными распадками, по которым текут ручьи, впадающие в реки Неру, Пясину и Танунку-Тари. В понижениях на плакоре расположено несколько не соединяющихся между собой озер и заболоченных межувальных понижений. Территория стационара располагается на стыке 2 подзон (типичных и арктических тундр). Упомянутые реки (кроме Пясины) имеют исток в горах Бырранга.

В 1972 г. часть материала была собрана во время маршрута по р.Верхней Таймыре, впадающей в оз.Таймыр (в центральной части полуострова). Упомянутая р.Шайтан является притоком р.Верхней Таймыры.

М а т е р и а л и м е т о д и к а. Работа является результатом изучения цестод, полученных от 124 вскрытых птиц, относящихся к различным отрядам, семействам и видам. Все птицы, или отстрелянные, или погибшие, подвергались полному (Скрябин, 1928) или неполному гельминтологическому вскрытию.

Цестоды, извлеченные из птиц-хозяев, промывались в воде и фиксировались 70%-ным этиловым спиртом (Дубинина, 1955). Дальнейшая их обработка проводилась на кафедре зоологии и сравнительной анатомии беспозвоночных животных МГУ. Цестоды окрашивались (только) уксусно-кислым кармином или гематоксилином, промывались дистиллированной водой и проводились через спирты повышающейся концентрации для обезвоживания. В сосуде со спиртом каждой концентрации препараты содержались не менее 5 мин. Затем проводилось просветление препаратов в гвоздичном масле (не менее 15 мин), после чего кусочки стробил помещались на предметное стекло и заливались канадским бальзамом или полистиролом. Предметные и покровные стекла обезжиривались жидкостью Никифорова. Для изучения готовых препаратов мы использовали микроскоп МБИ-1. Необходимые измерения проводились с помощью окулярного микрометра, отградуированного по цейсовскому объект-микрометру.

Ниже приводится систематический обзор полученного гельминтологического материала.

Семейство HYMENOLEPIDIDAE Fuhrmann, 1907

1. *Anserilepis barrowensis* Spassky et Tolkatcheva, 1965.

Гельминт был впервые описан Шиллером (Schiller, 1952) по материалу от белолобого гуся, или белолобой казарки (*Anser albifrons*) с Аляски под названием *Hymenolepis barrowensis*, затем он был обнаружен среди паразитов канадской казарки (*Branta canadensis*) в бассейне р. Пенжины на Чукотке и у гуся-гуменника (*A. fabalis*)¹ в низовьях Енисея. Все находки сделаны в зоне тундры (Рыжиков, Губанов, 1959; Рыжиков и др., 1974).

Нами обнаружен в 1975 г. у 4 молодых особей гуся-гуменника в пос. Тарее.

Локализация: тонкий кишечник.

Интенсивность инвазии: от одной до массы стробил.

О п и с а н и е

Сколекс 0.110 мм в диаметре.² Присоски невооруженные, диаметром 0.040 мм. Хоботок вооружен 10 крючьями диорхонидного типа длиной 0.020 мм. Дно хоботкового влагалища на 0.08 мм глубже заднего края присосок, ширина хоботкового влагалища 0.06 мм. Стробила плоская, с пильчатыми краями, членики сильно вытянуты в поперечном направлении. Отношение длины членика к его ширине в мужских члениках 1:9, в гермафродитных — 1:11. Половые отверстия односторонние. Семенников 3, их размеры 0.20x0.15 мм; располагаются в один ряд. Бурса цирруса заходит за поральные экскреторные сосуды, не достигая немного средней линии членика. Ее размеры 0.50x0.07 мм. Внутренний семенной пузырек занимает около 2/3 полости бursy. В нашем материале отсутствуют членики с эвагинированным циррусом, поэтому мы не могли увидеть его характерного вооружения. Яичник лопастной, лопасти различны по форме и размеру. Желточник по форме напоминает уменьшенный

¹ Латинские названия птиц-хозяев гельминтов приведены в соответствии с „Кратким определителем птиц СССР“ А.И.Иванова и Б.К.Штегмана (1978).

² В цестодологической литературе с равной частотой используются термины „диаметр сколекса“ и „ширина сколекса“. Мы всюду придерживаемся первого термина.

яичник. Размеры яичника 0.40 x 0.14 мм, желточника — 0.12x0.03 мм.

2. *Aploparaksis filum* Clerc, 1903.

Первоначально описан в 1782 г. (Goeze) как *Taenia filum*.

По А.А.Спасскому (1963), облигатными хозяевами являются кулики рода *Capella*, однако другие авторы (Скрябин, Матевосян, 1945; Спасская, 1966) приводят более обширный список хозяев.

Дефинитивные хозяева: камнешарка (*Arenaria interpres*), песчанка (*Calidris alba*), чернозобик (*C. alpina*), исландский песочник (*C. canutus*), кулик-воробей (*C. minutus*), белохвостый песочник (*C. temminckii*), дупель (*Gallinago media*), азиатский бекас (*G. stenura*), галстучник (*Charadrius hiaticula*), морской зюк (*Ch. alexandrinus*), грязовик (*Limicola falcinellus*), малый веретенник (*Limosa lapponica*), гаршнеп (*Limnocryptes minimus*), большой кроншнеп (*Numenius arquata*), тонкоклювый кроншнеп (*N. tenuirostris*), плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius*), круглоносый плавунчик (*Ph. lobatus*), турухтан (*Philomachus pugnax*), вальдшнеп (*Scolopax rusticola*), мородунка (*Xenus cinerea*), шероль (*Tringa erithropus*), фифи (*T. glareola*), перевозчик (*Actitis hypoleucos*), большой улит (*T. hebnaria*), черныш (*T. ochropus*), травник (*T. totanus*), кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*) и др.

Места обнаружения: СССР — Украина, Грузия, Узбекистан, средняя полоса европейской части РСФСР, Кольский полуостров, Кандакшский государственный заповедник, Урал, Коми АССР, Якутия, Новосибирская обл., Тува, Алтай, Забайкалье, Приморский край, Нижний Амур, п-ов Камчатка; Англия, Польша, Румыния, ФРГ, Испания, Северная Америка, Африка.

Нами обнаружен в Тарее в 1973 г. у лапландского подорожника (*Calcarius lapponica*) и в 1975 г. у бурокрылой ржанки (*Pluvialis dominica*), лапландского подорожника, белохвостого песочника (*Calidris temminckii*) и у 4 особей (из них 3 молодые) кулика-воробья (*C. minutus*).

Локализация: тонкий кишечник.

Интенсивность инвазии: от 2 до 30 стробил.

О п и с а н и е

Сколекс 0.170 мм длины и 0.180 мм в диаметре. Дно хоботкового влагалища находится на уровне заднего края присосок. Присоски невооруженные, с толстыми мышечными стенками, 0.078 мм в диаметре. Диаметр хоботка 0.042 мм. Хоботок вооружен короной из 10 аплопараксоидных крючьев. Длина крючьев 0.018 мм. Членики стробилы вытянуты в ширину, отношение длины членика к его ширине

1 : 6.5. Половые отверстия односторонние, открываются чуть каудальнее середины бокового края члеников. Отмеченное Л.П.Спасской (1966) апоральное смещение семенника если и есть, то крайне незначительное. Семенник вытянут в поперечном направлении, размер его 0.140x0.080 мм. Бурса цирруса слегка заходит за середину членика. Ее ширина 0.080 мм. Циррус 0.010 мм в толщину, поверхность цирруса покрыта мелкими шипиками. Яичник двукрылый, чуть лопастной. Желточник компактный. Матка мешковидная.

3. *Dicranotaenia coronula* Railliet, 1892.

Этот вид впервые описан в 1845 г. (Dujardin) как *Taenia coronula*.

Дефинитивные хозяева: 34 вида пластинчатоклювых, а также (факультативно) домашняя курица (*Gallus gallus dom.*) и лысуха (*Fulica atra*) (Павлов, 1966). Промежуточные хозяева: пресноводные ракообразные родов *Rhysocypris*, *Cyclocypris*, *Eucypris*, *Heterocypris*, *Mesocyclops*, *Notodromas*, *Potamocypris* и *Candona*.

Места обнаружения: повсеместно, кроме Австралии и Южной Америки. Нами обнаружен в 1973 г. в Тарее у белолобого гуся (*Anser albifrons*).

Локализация: тонкий кишечник.

Интенсивность инвазии: одна стробила.

О п и с а н и е

Сколекс 0.18 мм длины (без хоботка) и 0.18 мм в диаметре. Присоски невооруженные, 0.058 мм в диаметре. Дно хоботкового влагалища заходит за линию заднего края присосок. Хоботок вооружен 18 корнуподными крючьями длиной 0.016 мм. Членики стробилы многочисленные, их около тысячи (Абласов, 1953). Отношение длины членика к его ширине в молодых члениках 1:6, в гермафродитных - 1:5, в зрелых - 1:3.5. Половые отверстия односторонние, открываются в середине бокового края члеников. Три семенника почти круглой формы, размером 0.180 мм, располагаются треугольником по так называемому корнуподному типу. Половая бурса доходит почти до 1/3 членика, ее толщина 0.080 мм. Бурса пересекает поральные экскреторные сосуды. Яичник веерообразный, размером чуть больше семенников. Желточник тесно соседствует с яичником, располагаясь возле задней стенки членика. Яичник и желточник лежат слегка апорально от средней линии членика.

4. *Microsomacanthus paramicrosoma* Yamaguti, 1959.

Этот вид впервые описан как *Hymenolepis paramicrosoma* Gasowska, 1931.

Дефинитивные хозяева: кряква (*Anas platyrhynchos*), шилохвость (*A. acuta*), серая утка (*A. strepera*), чирок-свистунок (*A. crecca*), свиязь (*A. penelope*), хохлатая чернеть (*Aythya fuligula*), красноголовый нырок (*A. ferina*), морская чернеть (*A. marila*), красноносый нырок (*Netta rufina*), средний крохаль (*Mergus serrator*), синьга (*Melanitta nigra*), серый гусь (*Anser anser*). Случайно - домашняя курица (*Gallus gallus dom.*). Промежуточные хозяева: *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclus albidus*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. crassus*, *M. oithonoides*, *Acanthocyclops bicuspidatus*, *A. viridis*, *Paracyclops fimbriatus*. Резервуарные хозяева: *Radix auricularia*, *R. ovata*, *Limnaea stagnalis*, *Galba palustris*, *Planorbis planorbis*.

Нами обнаружен у гари (*Somateria spectabilis*) и 2 особей морянки (*Clangula hyemalis*) в 1973 г.

Локализация: тонкий кишечник.

Интенсивность инвазии: более сотни стробил в каждом хозяине.

О п и с а н и е

Сколекс длиной 0.24 мм и диаметром 0.28 мм. Присоски невооруженные. Дно хоботкового влагалища на уровне заднего края присоски. Крючьев 10, длиной 0.040 мм. Членики краспедотные, слабо вытянутые в ширину. Длина стробилы 25-30 мм, ширина не более 1.1 мм. Половые отверстия односторонние, открываются в передней половине бокового края члеников. Три семенника размером 0.12 мм располагаются следующим образом: средний семенник сдвинут назад по отношению к поральному, апоральный или на уровне порального, или впереди него. Бурса цирруса 0.16x0.08 мм, не достигает средней линии членика. Яичник двукрылый, лопастной. Желточник слегка лопастной, расположен позади яичника. Матка мешковидная. Яйца 0.026x0.24 мм.

5. *Retinometra longivaginata* Spasskaja, 1966.

Вид первоначально описан как *Hymenolepis longivaginata* Fuhrmann, 1906; синоним: *Hymenosphecanthus longivaginata* Yamaguti, 1959.

Дефинитивные хозяева: белошекая казарка (*Branta leucopsis*), мандаринка (*Aix galericulata*), кряква (*Anas platyrhynchos*) и чирок-свистунок (*A. crecca*).

Места обнаружения: СССР - Приморский край; Арктика, Атлантика.

Нами этот гельминт обнаружен в 1973 г. у белолобого гуся (*Anser albifrons*) в Тарее и у 6 особей гуся-гуменника (*A. fabalis*) на р. Верхней Таймыре.

Локализация: тонкий кишечник.

Интенсивность инвазии: несколько десятков цестод у одного хозяина.

О п и с а н и е

Сколексов в материале не оказалось. Стробила длиной 40–50 мм, максимальная ширина 1.10 мм. Край стробилы пильчатый. Первые 50–60 члеников сильно сплюснены в продольном направлении. В следующих 20 члениках длина относится к ширине как 1 : 2.8–1 : 2.5. В 70–м членике замечен зачаток бursы цирруса возле переднего края членика, на его продольной оси. Размер зачатка 0.04x0.07 мм. В 78–м членике появляются зачатки 3 семенников округлой формы. Расположены в поперечный ряд в середине членика, размер их 0.01 мм. В 120–м членике половая бурса длиной 0.26 мм, ширина 0.48 мм. В 150–м членике апоральный семенник сохраняет круглую форму, диаметр его 0.10 мм. Поральный и средний семенники сплющиваются в передне-заднем направлении, размер среднего семенника 0.08x0.12 мм. Дно бursы цирруса располагается на уровне середины апорального семенника. В 160–м членике появляются зачатки женских половых желез, располагающиеся между апоральным и средним семенником, налегая на средний. В 200–м членике (размер 0.10x0.70 мм) семенники окрашиваются менее интенсивно. Дно половой бursы лишь на 0.02 мм не достигает апорального края членика. В этом и в соседних члениках семенники располагаются по-разному, чаще всего в линию, иногда поральный и средний семенники раздвинуты не более чем на половину их диаметра, иногда средний семенник как бы выталкивается вперед. В 220–м членике семенники уже не окрашиваются. Становится ясно виден двукрылый лопастью яичник, занимающий середину членика кзади от половой бursы. 1–2 лопасти в поральном крыле и 3 в апоральном. Впоследствии лопасти яичника разрастаются и создается впечатление 2-х цельных веероподобных образований, заполняющих весь членик. Желточник располагается в середине задней половины членика между крыльями яичника, имеет лопастное строение, 2–5 лопастей обращены назад. Размер желточника 0.16 мм. Желточник часто сдвигается порально под давлением разросшегося апорального крыла яичника. Циррус бывает виден начиная со 160–го членика до конца стробилы. Цирруса, эвагинированного более чем на 0.032 мм, мы не наблюдали. Циррус цилиндрический, диаметром 0.014 мм, густо вооружен шипиками, направленными к стробиле под углом 30°. На конце цирруса шипики торчат беспорядочно. Стиллет размером 0.002x0.032 мм. Матка мешковидная, заполняет весь членик.

6. *Tschertkovilepis setigera* Spassky et Spasskaya, 1954.

Первоначально описан как *Taenia setigera* Froelich, 1789. Типичный паразит гусиных птиц восточного полушария.

Дефинитивные хозяева: лебеди, гуси, настоящие и нырковые утки (всего 22 вида), случайно – домашняя курица (*Gallus gallus* dom.). Промежуточные хозяева: ракообразные родов *Eucys-*

lops, *Mesocyclops*, *Cyclops*, *Acanthocyclops*, *Sinodiaptomus* и *Cypris*. Резервуарный хозяин: моллюск *Limnaea auricularia*.

Места обнаружения: СССР – большая часть территории (в том числе низовья Енисея); Франция, Югославия, Польша, Индия, Япония.

Нами обнаружен в 1975 г. у гуся-гуменника (*Anser fabalis*).

Локализация: тонкий кишечник.

Интенсивность инвазии: 6 экз.

О п и с а н и е

Диаметр сколекса 0.28 мм, „конусовидно оттянутого переднего конца“ (Спасский, Юрпалова, 1966) мы не обнаружили (впрочем, на их рисунке он тоже не показан). Присоски невооруженные, диаметром 0.10 мм. Хоботок узкий в основании, вооружен короной из 10 крючков диорхондного типа размером 0.036 мм. Членики очень короткие и широкие, край стробилы пильчатый. Половая бурса переходит за поральные экскреторные сосуды, далеко не достигая середины членика. Семенники располагаются в ряд, овальные, 0.20 мм в длину. Женские половые железы лежат между средним и апоральным семенником, налегая на последний. Средний и апоральный семенники раздвинуты. Яичник лопастью. Желточник, скорее, компактный, размером 0.10 мм (втрое меньше яичника). Зрелых члеников в материале не оказалось.

Интересно, что описание переднего участка стробилы, совпадающее с нашими препаратами, расходится с рисунком Чаплинского (Czaplinski, 1956, из: Спасская, 1966), а описание сколекса А.А. Спасского и Н.М. Юрпаловой (1966) расходится с их же рисунком. Рисунок близок к нашему.

7. *Wardium aequabilis* Spassky et Spasskaya, 1954.

Этот вид был впервые описан Рудольфи в 1810 г. как *Taenia aequabilis*.

Дефинитивные хозяева: лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*), лебедь-шипун (*C. olor*), гусь-гуменник (*Anser fabalis*), серый гусь (*A. anser*), кряква (*Anas platyrhynchos*), домашняя утка (*A. platyrhynchos* dom.), шилохвость (*A. acuta*), чирок-свистунок (*A. crecca*), чирок-трескунок (*A. querquedula*), красноголовый нырок (*Aythya ferina*), хохлатая черныш (*A. fuligula*), гоголь (*Bucefala clangula*) и, случайно, павлин (*Meleagris gallopago*).

Места обнаружения: СССР – Урал, Тува, Тургайские озера, Якутия, Омская обл., Татария; Западная Европа.

Нами обнаружен в 1973 г. у 5 особей гуся-гуменника и одного белолобого гуся в пос.Тарей и у 2 особей гуся-гуменника на р.Верх-

ней Таймыре, а в 1975 г. — у 3 особей гуся-гуменника в пос. Тарей.
Локализация: тонкий кишечник.
Интенсивность инвазии: от 3 до 9 паразитов в одном хозяине.

О п и с а н и е

Длина сколекса (без хоботка) 0.176 мм, диаметр сколекса от 0.176 до 0.240 мм. Присоски круглые, 0.09 мм в диаметре. Дно хоботкового влагалища находится на уровне заднего края присосок. Хоботок вооружен 10 крючьями коронулоидного типа, длина крючьев 0.024 мм. Членики стробилы короткие, широкие, отношение длины членика к ширине в гермафродитных члениках 1:6.5, к концу стробилы это соотношение уменьшается, достигая в маточных члениках 1:7. Половые поры открываются в передней половине боковой стенки членика. Половая бурса короткая, переходит в поральные экскреторные сосуды, достигающие середины порального семенника. Семенники шаровидные, располагаются в ряд. Размер семенников 0.18x0.20 мм. Поральный и средний семенники несколько раздвинуты. Яичник гроздевидный, двукрылый, расположен в продольной оси членика. Желточник под средним семенником.

8. *Wardium creplini* Spassky et Spasskaya, 1954.

Впервые этот вид был описан Краббе в 1869 г. как *Taenia creplini*.

Дефинитивные хозяева: белолобый гусь (*Anser albifrons*), серый гусь (*A. anser*), гусь-гуменник (*A. fabalis*), гусь-пискулька (*A. erythropus*), лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*), лебедь-шипун (*C. olor*), гоголь (*Bucephala clangula*).

Места обнаружения: СССР — бассейн р. Пенжины, оз. Чаны в Новосибирской обл., низовья Енисея, оз. Иссык-Куль; Италия, Франция, Англия, Китай, п-ов Аляска.

Нами обнаружен у белолобого гуся в 1973 г. на берегу р. Пясины.

Локализация: тонкий кишечник.

Интенсивность инвазии: одна стробила.

О п и с а н и е

Сколекс 0.26 мм в длину и 0.28 мм в диаметре. Присоски невооруженные, диаметр присосок 0.10 мм. Хоботковое влагалище простирается чуть дальше заднего края присосок. Диаметр хоботка 0.08 мм. Хоботок вооружен 10 крючьями аплопараксоидного типа, длина крючьев 0.020 мм. Членики стробилы сильно вытянуты в ширину, в гермафродитных члениках отношение длины членика к ширине 1:10.5. Половые отверстия расположены посередине бокового края члеников. Три семенника располагаются в линию. Размер се-

менников 0.280x0.280 мм. Бурса цирруса по длине примерно равна 1/3 ширины членика. Яичник и желточник лежат между поральным и средним семенником; яичник гантелеобразной формы.

Семейство CHOANOTAENIIDAE Mathevossian, 1953

1. *Anomotaenia anthusi* Mathevossian, 1963.

Вид описан Л.П. Спасской в 1958 г. от лесного конька (*Anthus trivialis*) из Тувы как *Choanoteania anthusi*. В род *Anomotaenia* переведен Е.М. Матевосян в 1963 г.

Дефинитивные хозяева: лесной конек, дрозд Науманна (*Turdus naumanni*), белая трясогузка (*Motacilla alba*).

Места обнаружения: Тува, Нижний Енисей.

Нами обнаружен у рогатого жаворонка (*Eremophila alpestris*), молодого самца, добытого в 1973 г. на р. Пясине.

Локализация: кишечник.

Интенсивность заражения: 6 стробил.

О п и с а н и е

Сколекс 0.25 мм длиной и 0.22 мм в диаметре. Диаметр хоботка 0.07 мм. На хоботке 20 крючьев, расположенных в 2 ряда. Размер крючьев 0.30 мм. Диаметр присосок 0.08 мм. Шейка по диаметру более чем вдвое меньше сколекса. Членики стробил обычной для рода формы. Половые отверстия чередуются неправильно, открываются в передней половине боковой поверхности членика. Половая бурса доходит почти до середины гермафродитного членика. Циррус вооружен. Семенников 14, форма их близка к округлой, размер 0.07 мм. Семенники расположены в задней части членика. Поральное крыло яичника много меньше апорального, лежит сзади вагины, состоит из 3-4 гроздей. Апоральное крыло яичника доходит до передней стенки членика. Желточник гантелеобразный, лежит чуть каудальнее центра членика.

2. *Anomotaenia citrus* Fuhrmann, 1908.

Этот гельминт был впервые описан Краббе в 1869 г. под названием *Taenia citrus*.

Дефинитивные хозяева: 18 видов куликов. Промежуточный хозяин: наземный моллюск *Succinea putris*.

Места обнаружения: СССР — Урал, Татарская АССР, Якутия, Коми АССР, Тува, Новосибирская, Томская и Орловская области, о-в Сахалин; ГДР, ФРГ, Франция, Испания, Китай, Бразилия.

Нами обнаружен в 1975 г. у камнешарки (*Arenaria interpres*) и у чернозобика (*Calidris alpina*).

Локализация: тонкий кишечник.

Интенсивность заражения: несколько десятков стробил.

О п и с а н и е

Диаметр сколекса 0.35, длина 0.38 мм. Присоски 0.18 мм в диаметре. Хоботок 0.15 мм в диаметре, пуговичкообразный, вооружен 22 крючьями близкого к диорхидному типу. Стробила длиной 30 мм. Длина гермафродитных члеников относится к ширине как 1 : 2.5. Крючья располагаются в 2 ряда, размер их 0.060 мм. Половые отверстия неправильно чередуются, открываются в передней части бокового края члеников. Семенников 16. 0.04 мм в диаметре, располагаются сзади и по бокам женских половых желез. Половая бурса овальная, достигает поральной границы расположения семенников. Яичник лежит в середине членика, лопастной, с перетяжкой в центре, 0.24 мм в ширину. Желточник компактный, лежит каудальнее середины яичника, соприкасаясь с последним. Матка распадается на однояйцевые капсулы, 0.05 мм в длину.

3. *Anomotaenia globulus* Fuhrmann, 1908.

Впервые этот гельминт был описан как *Taenia globulus* Wedl, 1855.

Дефинитивные хозяева: кулик-воробей (*Calidris minutus*), бурокрылая ржанка (*Pluvialis dominica*), гаршнеп (*Lymnocyptes minima*), тулес (*Squatarola squatarola*), фифи (*Tringa glareola*), перевозчик (*Actitis hypoleucos*), черныш (*Tringa ochropus*), американский пепельный улит (*Heteroscelus incanus*).

Места обнаружения: СССР – Урал, Украина, Казахстан, Приморье, Коми АССР, Якутия, Тува, дельта Волги, Новосибирская обл.; Испания, Египет.

Нами обнаружен в 1973 г. в Тарее у лапландского подорожника (*Calcarius lapponicus*) и у 2 особей белой трясогузки (*Motacilla alba*) и в 1975 г. у 3 особей кулика-воробья (*Calidris minutus*), чернозобики (*C. alpina*), камнешарки (*Arenaria interpres*), бурокрылой ржанки (*Pluvialis dominica*).

Локализация: тонкий кишечник.

Интенсивность инвазии: десятки цестод в одном хозяине.

О п и с а н и е

Сколекс округлый, 0.20 мм в диаметре. Размер присосок 0.14 мм. Хоботок 0.16 x 0.10 мм. Хоботковое влагалище простирается каудальнее заднего края присосок. Хоботок вооружен 30 крючьями близкого к диорхидному типу. Размер крючьев 0.040 мм. Длина стробилы до 40 мм. Членики краспедотного типа, отношение длины членика к ширине в гермафродитных члениках 1 : 1.25. Половые отверстия неправильно чередуются, открываются ближе к переднему концу бокового края члеников. Семенников более 50, расположены в каудальной половине членика. Половая бурса достигает поральных экскреторных

сосудов. Яичник вытянут в поперечном направлении, неправильно лопастной, располагается в центре членика. Матка ветвистая, лежит впереди семенников, распадается на капсулы.

4. *Anomotaenia microphallos* Fuhrmann, 1908.

Вид описан Краббе в 1869 г. как *Taenia microphallos*. Дефинитивные хозяева: хрустан (*Charadrius morinellus*), кулик-воробей (*Calidris minutus*), фифи (*Tringa glareola*), чибис (*Vanellus vanellus*).

Места обнаружения: СССР – Казахстан, Туркмения, Белоруссия, Урал, Новосибирская обл.; ГДР, ФРГ, Испания.

Нами обнаружен у песчанки (*Calidris alba*), у птенца в возрасте 20–25 дней, добытого в 1975 г. в окрестностях стационара Тарее.

Локализация: тонкий кишечник.

Интенсивность инвазии: один паразит.

О п и с а н и е

Длина сколекса 0.26 мм, диаметр 0.30 мм. Присоски сближены к передней части сколекса, диаметр присосок 0.12 мм. Хоботок небольшой, вооружен 24 крючьями, расположенными в 2 ряда. Форма крючьев обычная для рода, размер 0.16 мм. Членики слабовытянутые в поперечном направлении, слабокраспедотные. Половые отверстия чередуются неправильно, открываются в передней части боковой поверхности членика. Край членика впереди полового отверстия образует небольшую выемку, нарушающую внешнюю симметрию членика. Семенников более 30, расположены в задней половине членика, между экскреторными сосудами. Половая бурса переходит за поральные экскреторные сосуды, не достигая середины членика. Яичник двукрылый, лопастной, занимает среднюю часть членика. Желточник располагается между яичником и семенниками.

После рассмотрения систематического положения цестод (для более ясного их понимания) мы приводим краткий обзор хозяев и их паразитов.

Отряд ГУСЕОБРАЗНЫЕ – ANSERIFORMES.

Семейство УТИНЫЕ – ANATIDAE.

Нами обследованы 2 представителя подсемейства Гусиных (*Anserinae*) – белолобый гусь и гусь-гуменник.

Гусь-гуменник встречается в тундре и лесотундре Евразии, в лесной зоне Восточной Сибири. Зимует в Южной Европе, Иране, Средней Азии, Китае, Японии. Белолобый гусь, или белолобая ка-

зарка, населяет тундры и лесотундры от п-ова Канин Нос до низовий Анадыря на Чукотке и в Северной Америке. Зимует в Западной Европе, Средней Азии, Индостане, Китае, Японии, в южной части Северной Америки.

По нашим данным, эти 2 вида хозяев заражены цестодами: белолобый гусь - *Dicranotaenia coronula*, *Retinometra longivaginata*, *Wardium aequabilis*, *W. creplini*, а гусь-гуменник - *Anserilepis barrowensis*, *Retinometra longivaginata*, *Tschertkovilepis setigera* и *Wardium aequabilis*.

D. coronula как вид, распространенный повсеместно у очень широкого круга дефинитивных хозяев, не требует специального обсуждения из-за единичной находки его в исследуемом районе. Тем более что известные в качестве промежуточных хозяев этого паразита пресноводные ракообразные могут включаться в пищу белолобого гуся, хотя и имеют, как было указано, второстепенное значение. Из птиц в этом районе мало вскрывались пластинчатоклювые, для которых характерно питание животной пищей, в том числе ракообразными. Мы предполагаем у пластинчатоклювых возможность более экстенсивной инвазии этим паразитом.

Находка у гуся-гуменника гименолепидиды *A. barrowensis*, встреченной до нас лишь трижды (см. систематический обзор), говорит о расширении ареала этого паразита к северу, почти до зоны арктических пустынь. Одна из находок (Спасский, Толкачева, 1965), строго говоря, была сделана не в зоне тундры, а в лесотундре (Нижний Енисей).

R. longivaginata принадлежит к роду характерных паразитов пластинчатоклювых. Лишь немногие виды рода (например, *R. lintoni* от чаек) приспособились к паразитированию на других хозяевах. Наша находка является расширением круга хозяев *R. longivaginata*, так как до этого она отмечалась только у казарок и уток. Белолобый гусь и гусь-гуменник впервые регистрируются как хозяева этой цестоды.

T. setigera является обычным паразитом гусиных птиц восточного полушария. Этот вид неоднократно регистрировался у гуся-гуменника в районах, прилегающих к полярному побережью Сибири.

W. aequabilis впервые обнаруживается так далеко к северу. Этот гельминт более обычен для южной части Сибири, хотя зарегистрированы его находки в Якутии. В качестве хозяина этого паразита гусь-гуменник регистрировался неоднократно, а белолобый гусь - в первый раз. *W. creplini* также обычна для гусей более южных местобитаний. В сопредельных с Таймыром районах этот паразит зарегистрирован в низовье Енисея и в Якутии у лебедя-кликуна, гуся-пискульки, гуменника и шилохвосты. Как паразит белолобого гуся регистрируется не впервые.

Вообще из всех птиц гусиные наиболее подвержены заражению гименолепидозами: у них насчитывается 26 родов гименолепидид (Спасская, 1966), на долю остальных отрядов птиц СССР приходит-

ся только 25 родов, включая общие с отрядом Гусиных (например, *Wardium*). *Dicranotaenia*, *Anserilepis* и *Tschertkovilepis* являются специфическими паразитами пластинчатоклювых (*Anserilepis* - для гусей и казарок). В целом для гименолепидид характерно отсутствие строгой специфичности к дефинитивным хозяевам, и одни и те же виды цепней можно встретить у разных видов речных и нырковых уток, гусей, крохалей и лебедей. *D. coronula* и *T. setigera* - облигатные паразиты домашних гусиных (Хуан Шени, 1961) с высокой степенью инвазии. *W. aequabilis* отмечена у домашней индейки.

Два вида гименолепидид гусей - *A. barrowensis* и *W. aequabilis* - встречены у молодых птиц нами. *A. barrowensis* отмечен также у молодых Шиллером (Schiller, 1954). Это позволяет сделать вывод о наличии в исследуемом районе зон заражения этими видами гельминтов. *A. barrowensis* не зарегистрирован на местах зимовок птиц-хозяев.

Подсемейство Утиные - Anatinae.

Трибы Морские утки и Крохали - Mergini.

В эту группу кроме прочих входит морянка *Clangula hyemalis*. Птицы гнездятся на тундровых озерах Европы, Азии и Северной Америки. Зимой встречаются на побережьях Тихого и Атлантического океанов, южнее границы ледового покрова и в Полярном бассейне в водах Северо-Атлантического течения.

Морянка впервые зарегистрирована нами как дефинитивный хозяин гименолепидиды *Microsomacanthus paramicrosoma*. У других пластинчатоклювых, в том числе из этой же трибы, *M. paramicrosoma* встречалась и ранее. Ареал морянки не совпадает с местами находок *M. paramicrosoma* другими исследователями, кроме одного случая обнаружения этой цестоды у хохлатой чернети в Якутии, в нижнем течении р. Лены (Толкачева, 1971). Некоторые авторы находили *M. paramicrosoma* гораздо южнее, в подзонах южной и средней тайги и даже в зоне степей. Зарегистрирован этот гельминт и в Северной Америке. Промежуточные хозяева - циклопы - включаются в пищу морянки.

M. paramicrosoma способна инвазировать домашних кур.

Мы обнаружили *M. paramicrosoma* у одной молодой особи морянки. Это позволяет включить Западный Таймыр в число зон, в которых возможно заражение указанной цестодой.

Microsomacanthus как род наиболее многочислен у пластинчатоклювых в Восточной Сибири и особенно в Анадырской тундре (Спасский, Юрпалова, 1966). А. М. Толкачева (1966), обнаружившая цестод этого рода у 16 видов пластинчатоклювых в низовьях Енисея и на Норильских озерах, считает их самой распространенной группой ленточных червей этого отряда на севере Сибири.

Триба Гаги - Somaterini.

В эту трибу включается гага-гребенушка *Somateria spectabilis*, по облику - типичная утка. Ареал - тундры: от п-ова Канин Нос до Чукотки, арктическая Америка. Зимой - в Атлантике до Британских островов и Лабрадора и в Беринговом проливе.

У гаги нами обнаружена геминолепидида *Microsomacanthus paramicrosoma*, впервые зарегистрированная у гаг вообще и у гаги-гребенушки в частности.

Отряд ГАГАРООБРАЗНЫЕ - GAVIFORMES.

Нами обследовано по одному экземпляру 2 видов этих рыбающих птиц - чернозобая гагара (*Gavia arctica*) и белоносая гагара (*G. adamsi*). Инвазии цестодами не обнаружено.

Отряд РЖАНКООБРАЗНЫЕ - CHARADRIIFORMES.

Подотряд Чайковые - Lari.

Семейство ЧАЙКОВЫЕ - LARIDAE.

К этому семейству относятся 2 подсемейства - Чайки (*Larinae*) и Крачки (*Sterninae*). Мы вскрыли 2 представителей семейства - серебристую чайку (*Larus argentatus*) и полярную крачку (*Sterna paradisaea*).

Обнаружена инвазия цестодами у 4 вскрытых особей серебристой чайки, добытых в колонии. Вид паразита не определен из-за плохой сохранности материала.

Семейство ПОМОРНИКОВЫЕ - STERCORARIIDAE.

Вскрытый нами короткохвостный поморник *Stercorarius parasiticus* встречается в тундрах от Мурмана до Берингова моря, на Командорских островах, на Камчатке, в тундрах Северной Америки.

Мы не обнаружили у короткохвостого поморника инвазии цестодами. Из сопредельной с Таймыром Якутии вскрытия короткохвостого поморника неизвестны (Губанов, Сергеева, 1971).

Подотряд Куликовые - Charadrii.

Семейство РЖАНКОВЫЕ - CHARADRIIDAE.

Населяют преимущественно открытые, иногда сухие ландшафты: отмели по берегам морей и пресных водоемов, тундры, луга и болота, степи, долины горных рек и т.п.

Из обследованных нами птиц к этому семейству относится тулес (*Squatarola squatarola*), у которого инвазии цестодами не обнаружено, а также представители рода *Calidris*, турухтан (*Philomachus pugnax*), камнешарка (*Arenaria interpres*) и бурокрылая ржанка (*Pluvialis dominica*).

Кулик-песчанка (*Calidris alba*) распространен в арктических тундрах Сибири и Северной Америки. Мы впервые обнаружили у него инвазию цестодой *Anomotaenia microphallos*. Промежуточный хозяин этого вида неизвестен, для 2 других аномотений в качестве промежуточных хозяев зарегистрированы моллюски *Arion ater* и *Succinea putris*, не встречающиеся в исследуемом регионе.

Поскольку единственная обнаруженная нами песчанка, зараженная этим паразитом, оказалась молодой птицей, мы делаем вывод о расширении зоны заражения на район Западного Таймыра. К сожалению, открытым остается вопрос о промежуточном хозяине этого паразита. *A. microphallos* на Таймыре регистрируется впервые.

Кулик-чернозобик (*Calidris alpina*) инвазирован цестодами *A. citrus* и *A. globulus*. *A. citrus* является широко распространенным паразитом куликов, в том числе кулика-чернозобика. Из сопредельных с Таймыром районов этот гельминт обнаружен в Якутии. На нижнем Енисее не регистрировался (Мамаев, 1959). *A. globulus* впервые отмечается у кулика-чернозобика, ранее эта цестода была отмечена у других видов куликов (см. систематический обзор). Эта цестода регистрировалась в Якутии.

Кулик-воробей (*Calidris minutus*) встречается в тундрах от Мурома до низовьев Индигирки. У этого хозяина нами обнаружены *Aploparaksis filum*, *Anomotaenia citrus* и *A. globulus*. *A. filum* является крайне широко распространенным видом паразитов куликов. Регистрировался и на нижнем Енисее (Бондаренко, 1966), и в Якутии (Бондаренко, 1969). По мнению М.М. Белопольской (1977) и А.А. Спасского (1963), этот вид сборный, но окончательное решение этого вопроса задерживается из-за недостатка именно морфологического материала. Кулик-воробей не впервые отмечен в качестве хозяина этого вида цестод.

Оба вида аномотений также встречались ранее у этого хозяина. Перечисленные выше 3 вида цестод обнаружены у молодых особей кулика-воробья, что свидетельствует о наличии на Таймыре зон заражения этими паразитами (Спасская, 1954).

Белохвостый песочник (*Calidris temminckii*) встречается в тундрах Евразии. По нашим данным, инвазирован *A. filum*, что отме-

чается нами не впервые. Бурокрылая ржанка (*Pluvialis dominica*) инвазирована цестодами *A. filum* и *A. globulus*. Турпухан (*Philomachus pugnax*) не инвазирован, впрочем, была вскрыта только одна птица. Камешарка (*Arenaria interpres*) инвазирована цестодами *A. citrus* и *A. globulus*, что отмечается впервые.

По нашим подсчетам, из 38 вскрытых куликов 14 заражены цестодами (37%): из 19 взрослых особей заражены 7 (37%), из 18 молодых птиц инвазированы цестодами 7 (39%). Эти цифры ниже, чем те, которые указаны для куликов Чаунской низменности (Бондаренко, 1975). Мы объясняем это малой выборкой материала.

Интересно, что у куликов одна особь часто заражена 2 видами гельминтов. Это наблюдение не ново. М.Г. Баянов (1975) указывает нормальное паразитирование у одной особи поганок 3-8 (максимально 12) видов гельминтов.

Что касается вскрытой нами тундряной куропатки (*Lagopus mutus*), то она не была инвазирована цестодами.

Из воробьиных птиц нами вскрывались: варакушка (*Cyanosylvia svecica*) - не инвазирована; рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris*), белая трясогузка (*Motacilla alba*), каменка (*Oenanthe oenanthe*), лапландский по- дорожник (*Calcarius lapponicus*) и пуночка (*Plectrophenax nivalis*).

У рогатого жаворонка нами обнаружена цестода *Anomotaenia anthusi*; до этого обнаруженная у лесного конька в Туве и у дрозда Науманна и белой трясогузки на нижнем Енисее. Инвазия молодой особи позволяет утверждать наличие на Западном Таймыре зоны заражения этой цестодой. Рогатый жаворонок впервые регистрируется как хозяин этого паразита, кроме того, наша находка расширяет ареал этого вида.

Белая трясогузка впервые регистрируется как хозяин специфичного для куликов паразита *A. globulus*. Инвазию эту мы признаем случайной. Объяснить ее можно совпадением в некоторых случаях корма трясогузок и некоторых куликов. Правда, в этой случайности есть некоторый элемент закономерности. Паразитофауна близких по своей физиологии хозяев (каковы птицы) зависит в первую очередь от питания этих хозяев, и чем ближе их питание по составу и способу добывания пищи, тем ближе их паразитофауна (Касимов, Фейзуллаев, 1970). При попадании личинки гельминта в несвойственный этому гельминту хозяина часто бывает возможно нормальное паразитирование и даже полное развитие гельминта (Шихобалова, Лейкина, 1965).

Л и т е р а т у р а

А б л а с о в Н.А. Гельминтофауна домашних и диких водоплавающих птиц Киргизии. Автореф. канд. дис. М., 1963.

- Б а я н о в М.Г. Гельминты поганок Башкирии. - В кн.: Эколого-фаунистические исследования животных Башкирии. Уфа, 1975.
- Б е л о п о л ь с к а я М.М. 1977. Распространение цестод рода *Aploparaksis*, Clerk. 1903 у куликов Советского Союза. - Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, Л., 1977, вып. 27.
- Б о н д а р е н к о С.К. 1966. Цестоды рода *Aploparaksis*, Clerk, 1903 (Hymenolepididae) от куликов низовья Енисея и Норильских озер. - В кн.: Гельминты животных северных районов СССР. М., 1966. (Тр. ГЕЛ АН СССР, т.17).
- Б о н д а р е н к о С.К. Гельминтофауна куликов северной части средней Сибири. - Тр. ГЕЛ АН СССР, 1969, т.20.
- Б о н д а р е н к о С.К. Влияние возраста хозяина на гельминтофауну куриных и куликов. - В кн.: Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток, 1975.
- Г у б а н о в Н.М., С е р г е е в а Т.П. К фауне гельминтов чаек Якутии. - В кн.: Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск, 1971.
- Д у б и н и н а М.Н. Паразитологическое исследование птиц. - М.; Л., 1955.
- И в а н о в А.И. Каталог птиц СССР. Л., 1976.
- И в а н о в А.И., Ш т е г м а н Б.К. Краткий определитель птиц СССР. Л., 1978.
- К а р т а ш о в П.Н. Систематика птиц. М., 1974.
- К а с и м о в Г.Б., Ф е й з у л л а е в Н.А. Зависимость гельминтофауны птиц Кура-Араксинской низменности от пищи и способа добывания ее хозяином. - В кн.: Исследования по гельминтологии в Азербайджане. Баку, 1970.
- М а м а е в Ю.Л. Гельминтофауна куриных и куликов Восточной Сибири. - Тр. ГЕЛ АН СССР, 1959, т.19.
- П а в л о в А.В. 1966. Цестоды и акантоцефалы пастушковых птиц СССР. - В кн.: Гельминты животных северных районов СССР. М., 1966. (Тр. ГЕЛ АН СССР, т.17).
- Р ы ж и к о в К.М., Г у б а н о в Н.М. К фауне цестод гусиных птиц Верхоянья (Якутия). - Тр. ГЕЛ АН СССР, 1969, т.9.
- Р ы ж и к о в К.М., Г у б а н о в Н.М., Т о л м а ч е в а Л.М. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий. Цестоды и трематоды. М., 1974, ч.2.
- С к р я б и н К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М., 1928.
- С к р я б и н К.И., М а т е в о с я н Е.М. Ленточные гельминты - гименолепидиды - домашних и охотничье-промысловых птиц. М., 1945.
- С п а с с к а я Л.П. К вопросу о значении сезонных миграций в распространении гельминтов. - Тр. ГЕЛ АН СССР, 1964, т.7.
- С п а с с к а я Л.П. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М., 1966.
- С п а с с к и й А.А. Основы цестодологии. Гименолепидиды - ленточные гельминты диких и домашних птиц. М., 1963, т.2, ч.1.

- С п а с с к и й А.А., Т о л к а ч е в а Л.М. *Anserilepis* nov.gen. Cyclophyllidae. Hymenolepididae, - новый род цестод гусиных птиц. - Тр. ГЕЛ АН СССР, 1965, т.15.
- С п а с с к и й А.А., Ю р п а л о в а Н.М. Цестоды гусиных птиц Анадырской низменности. - В кн.: Гельминты животных северных районов СССР. М., 1966. (Тр. ГЕЛ АН СССР, т.17).
- Т о л к а ч е в а Л.М. К цестодофауне гусиных птиц низовья Енисея и Норильских озер. - В кн.: Гельминты животных северных районов СССР. М., 1966. (Тр. ГЕЛ АН СССР, т.17).
- Т о л к а ч е в а Л.М. К изучению фауны цестод гусиных птиц Якутии. - В кн.: Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск, 1971.
- Х у а н Ш е н и. К гельминтофауне домашних птиц Хабаровского края. - Тр. ГЕЛ АН СССР, 1961, т.11.
- Ш и х о б а л о в а Н.П., Л е й к и н а Е.С. Паразитирование личинок гельминтов в несвойственных им хозяевах. - Тр. ГЕЛ АН СССР, 1965, т.15.
- S c h i l l e r E. L. Studies on the helminth fauna of Alaska. IX. The cestode parasites of the white-fronted goose (*Anser albifrons*) with the description of *Hymenolepis barrowensis* n.sp. - J. Parasitol., 1952, vol.38, N 1.

В.В.М и х а й л о в

К АНАЛИЗУ ДАННЫХ О ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОЛЕНЕЙ С ПОМОЩЬЮ МОДЕЛИ

Институт авиационного приборостроения, Ленинград

Стационар Тарей расположен на пути миграций в районе летних пастбищ диких северных оленей п-ова Таймыр. Летом олени - один из наиболее массовых и часто встречающихся видов, оказывающих существенное влияние на биологический круговорот и продукционные процессы в биогеоценозах тундр изучаемого района: олени поедают зеленые части цветковых растений, мхов, тундровую ветошь, вытаптывают растительный покров, особенно в межозерьях и местах переправ, удобряют почвы тундры экскрементами, они же служат источником пищи для тундрового волка и частично для песка.

Дикие северные олени исторически являлись объектом охоты и основным источником существования коренного населения Таймыра. С развитием домашнего оленеводства охота на них не утратила своего значения, например в 1950-1970 гг. оленеводческие хозяйства Таймыра и Эвенкии ежегодно заготавливали 14-16 тыс. диких оленей, что превосходило продукцию, получаемую от домашнего оленеводства (Сыроечковский, 1975). Однако в целом добыча до 1970 г. велась стихийно. Организованная эксплуатация началась с 1971 г., после создания на Таймыре госпромхоза. Из популяции с 1971 по 1978 г. было изъято около 385 тыс. оленей, из них госпромхозом около 200 тыс. (Саркин, 1977).

В настоящее время на Таймыре осуществляется комплекс организационных и научных мероприятий для управления численностью и половозрастной структурой популяции с помощью выбора соответствующей промысловой нагрузки.

Одним из элементов системы управления популяцией является математическая модель, позволяющая экстраполировать развитие популяции и определять наиболее эффективное воздействие с точки зрения поставленных целей управления. Структура популяционной модели зависит от задач, которые требуется решить, и от данных, на основе которых модель строится. Настоящая статья посвящена первому этапу работы по моделированию популяции, в ней дается описание исходного фактического материала и структуры моделей и делается попытка оценить достоверность исходных данных и величину некоторых неизвестных популяционных параметров.

Работа выполнялась в Полярной экспедиции БИН АН СССР сотрудниками кафедры ЭВМ Ленинградского института авиационного при-

боростроения с использованием материалов, полученных на стационаре Тарей, и данных НИИ сельск.хоз-ва Крайнего Севера о таймырской популяции оленей. Результаты исследований обсуждались на семинарах в отделе промысловой биологии НИИ сельск.хоз-ва Крайнего Севера.

При построении модели мы использовали следующие материалы: данные авиаучетов 1966-1978 гг. о половозрастной структуре и численности популяции (табл.1), данные о промысловом отходе, сведения о гибели оленей от хищников, болезней, несчастных случаев, об обмене мигрантами и о пополнении популяции за счет увода домашних оленей.

Материалы авиаучетов 1969-1978 гг. содержат сведения об общей численности и половозрастной структуре популяции с выделением групп телят-сеголеток, молодых оленей 1-2 лет, взрослых самок и взрослых самцов. Во время первого авиаучета 1966 г. определялась лишь общая численность популяции.

Данные о промысловом изъятии оленей включают официальные сведения (Саркин, 1977) об их добыче госпромхозом "Таймырский", эвенкийскими и таймырскими совхозами и оценку НИИ сельск.хоз-ва Крайнего Севера отстрела оленей населением Таймыра и Эвенкии. Госпромхоз ведет сплошной отстрел животных на водных переправах во время осенних миграций (август-сентябрь). Половозрастная структура добываемых госпромхозом оленей примерно соответствует структуре популяции в целом. Население и совхозы Таймыра добывают равное количество оленей в каждом полугодии. В Эвенкии около 75% оленей добывается в конце зимы и весной и 25% осенью и в начале зимы. Половозрастная структура животных, отстреливаемых совхозами и населением, неизвестна. Предпочтительность добычи оленей той или иной половозрастной группы по сезонам может быть связана с их упитанностью. В конце лета и осенью средний вес самцов в 1.5 раза превосходит вес самок, однако в зимне-весенний период самцы теряют до 25% веса, а самки сохраняют или даже увеличивают свой вес. Таким образом, несколько больший отстрел самцов в летне-осенний период компенсируется некоторым увеличением доли самок в добыче весной. Можно предположить, что в целом отстрел оленей таймырской популяции не носит выраженного избирательного характера.

Основной хищник на Таймыре - волк. Численность его (Громов, 1979) - 300-600 особей. За 1 год волк убивает приблизительно 10 оленей. Таким образом, потребности хищников эквивалентны биомассе 3-6 тыс. взрослых оленей, причем значительную часть добычи составляют телята и старые, больные или истощенные животные. Известно, что волк регулирует численность копытных при биомассе потенциальных жертв менее 12000 кг на 1 волка. На Таймыре эта величина равна 75000 - 150000 кг. Следовательно, волк не является регулятором численности оленьей популяции, хищничество его может служить лишь фактором, влияющим на половую структуру популяции.

Т а б л и ц а 1

Авиаучетные данные о половозрастной структуре и численности популяции оленей (тыс. голов)

	1966 г.	1969 г.	1972 г.	1975 г.	1978 г.
Общая численность популяции	252	332.8	386	449.2	475.6
Взрослые самки	-	139.1	161.4	157.2	185.7
Взрослые самцы	-	44.3	66	84.4	82.3
Молодняк 1-2 лет	-	63.2	77.2	102.9	96.4
Телята-сеголетки	-	86.2	81.4	104.7	111.2

Данные о гибели оленей от болезней и несчастных случаев отсутствуют. Зараженность диких северных оленей бруцеллезом, по данным бактериологических исследований (Забродин, 1975), колеблется от 1.4 до 20%, однако случаев вспышки этой болезни и падежа оленей пока не наблюдалось. Некробациллез и другие инфекционные болезни у диких оленей встречаются редко. При резких похолоданиях весной большое количество телят гибнет от простудных заболеваний. Случаи массового падежа оленей различных половозрастных групп (в особенности телят) отмечались во время осенних миграций при скоплениях в районе Норильска, газопровода Норильск-Мессояха и железной дороги Норильск-Дудинка (Якушкин и др., 1969).

Самки диких северных оленей на Таймыре достигают половой зрелости в 14-15 мес, т.е. на втором году жизни. По материалам Л.Б. Мичурина (1965), из 300 важенок, обследованных весной 1960-1962 гг., яловыми были 38, или 11.3%, причем 64% из числа яловых составляли молодые самки, впервые участвующие в размножении. В целом яловость взрослых самок составляет 4-6% и молодых - 35-65%. Отел на Таймыре начинается в первой половине июня и продолжается до начала июля. Важенка приносит, как правило, одного теленка. Соотношение полов в потомстве оленей приблизительно 1:1. Численность телят-сеголеток определяется при авиаучетах, которые проводятся в конце июля-начале августа. Количество их колеблется от 21 до 26% и в среднем составляет 22% от общей численности популяции. Таким образом, в первые 1-1.5 мес. жизни погибает от 30 до 45% родившихся телят.

Кроме естественного прироста пополнение популяции происходит за счет увода домашних оленей в осенне-зимний период. Предоставляемые оленеводческими хозяйствами сведения о потерях "без вести пропавших" включают павших, погибших от хищников и утеранных оленей. Средние потери хозяйств Таймыра и Эвенкии в 1968-1975 гг. составили 20 тыс. оленей/год. По оценкам М.Х. Геллера и др. (Гел-

лер, Боржонов, 1975; Геллер, Востряков, 1975), из числа „без вести пропавших“ оленей уводятся дикими не более 50%, т.е. около 10 тыс./год, что составляет 2–2.5% от численности популяции диких. Однако, по данным наблюдений и отстрелов, доля домашних оленей в стадах диких не превышает 0.4–0.7%. Если предположить, что относительная смертность оленей этой группы близка к смертности диких, то для ее ежегодного пополнения необходимо 500–600 новых животных. Эта величина составляет лишь незначительную долю от численности рождаемых в популяции телят (80–100 тыс./год). Период адаптации домашних оленей к условиям существования диких характеризуется повышенной смертностью от голода, болезней, хищников. По сведениям О.И. Семенова-Тян-Шанского (1977), на Колыском полуострове доля одичавших оленей в рационе волков примерно в 10 раз превосходит величину, получаемую при недифференцированном изъятии. Можно предположить, что олени, теряемые оленеводческими хозяйствами, оказывают не прямое, а в основном косвенное воздействие на баланс таймырской популяции как источник легкодоступной пищи для хищников. Обмен мигрантами между таймырской и другими популяциями диких северных оленей хотя и имеет место (Мичурин, 1965; Геллер, Боржонов, 1975), но не оказывает существенного влияния на баланс численности.

Основная задача, которая решается в данной работе, заключается в оценке величины промыслового отхода и коэффициентов естественной смертности, количественные данные о которых отсутствуют, а также в оценке возможных ошибок о промысловом отходе и половозрастной структуре популяции. Метод решения этой задачи состоит в имитации на модели развития популяции, численность, половозрастная структура и промысловый отход которой соответствуют фактическим данным, и в определении на этой модели коэффициентов выживания, прироста численности и других ее параметров. Ошибки исходных данных связываются с получением на модели абсурдных результатов или их существенных расхождений с соответствующими показателями для других популяций оленей.

Для определения величины промыслового отхода, оценки данных о промысловом изъятии оленей и естественной смертности для популяции в целом использовалась обобщенная модель:

$$Z(t+1) - Z(t) = Z_T(t) - ДБ(t) - СМ(t) - МГ(t) \quad (1)$$

или

$$Z_T(t) = Z_{пр}(t+1) + СМ(t) + ДБ(t) + МГ(t), \quad (2)$$

где $Z_{пр}(t+1) = Z(t+1) - Z(t)$ – прирост численности популяции, $Z(t)$ – численность популяции в t году, Z_T – численность телят, $СМ$ – потери от хищников, болезней, несчастных случаев, $ДБ$ – потери от промысла, $МГ$ – пополнение–потери за счет мигрантов.

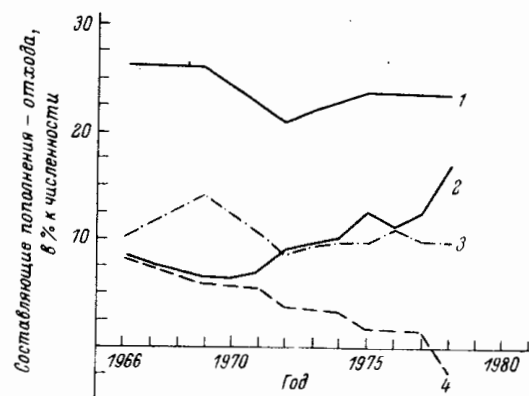


Рис.1. Баланс пополнения–отхода в популяции (в % к численности популяции).

1 – пополнение за счет родившихся телят, 2 – промысловый отход, 3 – непромысловый отход, 4 – прирост численности популяции.

При расчетах делались следующие допущения: 1) численность и половозрастная структура популяции между сроками авиаучетов изменяются по линейному закону, 2) половозрастная структура популяции в 1966 г. соответствовала средней многолетней. За начало отсчета времени в модели принято 1 августа (условный момент авиаучета), что позволяет использовать материалы авиаучетов о численности и половозрастной структуре без дополнительного пересчета при корректировке данных лишь о промысловом изъятии оленей.

В табл.2 приведены данные о приросте численности, промысловом и непромысловом отходе в популяции, а на рис.1 – относительные значения этих величин. Результаты расчетов показывают, что прирост численности популяции уменьшился как в абсолютных, так и в относительных единицах. Ежегодный прирост в 1969–1971 гг. составлял 5.5%, в 1972–1974 гг. он сократился до 3% и в 1975–1977 гг. до 1.5%, в 1978 г. произошел спад численности на 2.6%. Промысловое изъятие оленей с 1969 до 1978 г. увеличилось почти в 3 раза – с 6.4 до 16.4% в 1 год. Непромысловый отход в среднем составлял 10.6% в 1 год. В 1969 г. он превысил эту величину, достигнув 14%, а с 1971 до 1978 г. оставался примерно постоянным – близким к 9.7%.

Возникает вопрос о том, какую долю в непромысловом отходе составляет смертность от естественных факторов (болезней, хищников, несчастных случаев) и какую – неучитываемый отстрел оленей. На Колыском полуострове смертность оленей в период роста численности популяции оценивалась в 6% в 1 год и в 8% в период стабилизации и спада численности (Семенов-Тян-Шанский, 1977). Келсалл

Т а б л и ц а 2

Баланс пополнения-отхода в популяции (тыс.голов)

	1966	1967	1968	1969	1970	1971
Численность популяции без учета телят-сеголеток	186.3	206.2	226.5	256.6	265.7	284.7
Численность телят	65.5	72.5	79.5	86.2	84.2	83.2
Прирост численности	19.9	20.3	20.1	19.1	19.1	19.9
Промысловый отход	20.7	20.8	21.1	21.2	22.8	25.6
Непромысловый отход	24.9	31.4	38.3	45.9	43	37.7

	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
Численность популяции без учета телят-сеголеток	304.7	317.9	331.1	344.4	351.1	357.8	364.4
Численность телят	81.4	89.6	97.7	104.7	107.7	109.4	111.2
Прирост численности	13.2	13.2	13.3	6.7	6.7	6.8	12.6
Промысловый отход	35.2	38.3	43.2	56	51.2	57.3	78.1
Непромысловый отход	33.3	38.1	41.2	43.3	49.8	45.3	45.5

(Keisall, 1968) и другие канадские исследователи характеризуют относительную смертность карibu в Канаде величиной 5% в 1 год.

В домашнем оленеводстве отход взрослых оленей в среднем для различных хозяйств и районов составляет 7.4% (Востряков, Броднев, 1964; Карев, 1968; Курилюк, 1969; Племенная работа..., 1969). Около половины потерь вызывается гибелью от болезней и хищников, т.е. смертность достигает 3.5-3.7%. Эти данные не учитывают повышенного отхода старых или имеющих физические недостатки оленей, которые ежегодно отбраковываются, а также отход телят. С учетом всех потерь естественная смертность повышается до 5-6% в 1 год.

Непромысловый отход оленей таймырской популяции в 1.5-2 раза превосходит приведенные данные о естественной смертности. Причина может состоять в том, что таймырская популяция переживает стадию депрессии, характеризующую повышенной смертностью. Однако имеющиеся сведения о качестве пастбищ, об упитанности

Т а б л и ц а 3

Промысловый отход при 5 и 6% ежегодной смертности и недоучет фактических данных (тыс. голов)

	1968	1967	1968	1969	1970	1971
Промысловый отход при естественной смертности 5% в 1 год	33	38.3	44.1	50.5	48.3	44.9
Недоучет фактических данных	12.3	17.5	23	29.3	25.5	19.3
Промысловый отход при естественной смертности 6% в 1 год	30.5	35.5	41	47.1	44.8	41.2
Недоучет фактических данных	9.8	14.7	19.9	26	22	15.6

	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
Промысловый отход при естественной смертности 5% в 1 год	49.3	56	63	76.8	78.1	79.2	99.8
Недоучет фактических данных	14.1	17.7	19.8	20.8	26.9	21.9	21.7
Промысловый отход при естественной смертности 6% в 1 год	45.4	51.9	58.7	72.3	73.5	74.6	95.1
Недоучет фактических данных	10.2	13.6	15.5	16.3	22.3	17.3	17

животных, о половозрастной структуре популяции, а также относительное постоянство величины непромыслового отхода не дают оснований считать это предположение обоснованным. Более вероятная причина - недоучет промыслового изъятия животных. Для оценки недоучета нами произведено вычисление промыслового отхода в предположении, что естественная смертность в популяции постоянна и равна 5 и 6% в 1 год. Результаты расчетов приведены в табл.3 - для абсолютных и на рис.2 - для относительных величин отхода. Превышение рассчитанных величин ежегодной добычи над официальными данными составляет в среднем 20 тыс. оленей при естествен-

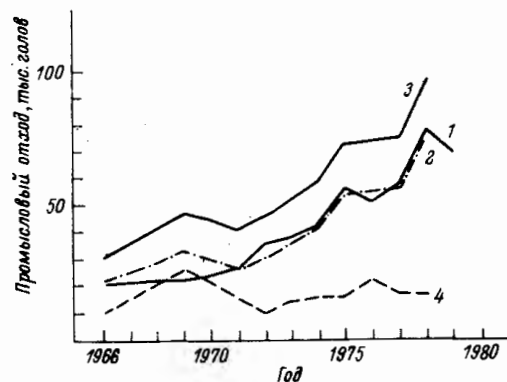


Рис. 2. Промысловый отход в популяции.

1 — фактические данные о добыче оленей на п-ове Таймыр и в Эвенкийском автономном округе, 2 — предполагаемый промысловый отход при смертности 10% в 1 год, 3 — предполагаемый промысловый отход при смертности 6% в 1 год, 4 — недоучет сведений о промысловом отходе при естественной смертности 6% в 1 год.

ной смертности 5% и 15 тыс. — при 6% в 1 год. Эти цифры характеризуют возможный недоучет промыслового изъятия оленей таймырской популяции.

Перейдем к оценке величины промыслового и непромыслового отхода в различных возрастных группах оленей. Для этой цели будем использовать систему уравнений, связывающую промысловый отход и коэффициенты выживания с численностью телят, оленей 1 и 2 лет и взрослых животных:

$$\left. \begin{aligned} Z_1(t+1) &= (Z_T(t) - ДБ_T(t)) \cdot KB_T(t), \\ Z_2(t+1) &= (Z_1(t) - ДБ_1(t)) \cdot KB_1(t), \\ Z_B(t+1) &= (Z_B(t) + Z_2(t) - ДБ_B(t)) \cdot KB_B(t), \\ Z_M(t) &= Z_1(t) + Z_2(t), \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

где Z_T, Z_1, Z_2, Z_B — численность телят, оленей 1 и 2 лет и взрослых на момент авиаучета, $ДБ_T, ДБ_1, ДБ_B, KB_T, KB_1, KB_B$ — промысловый отход и коэффициенты выживания телят, оленей 1 года и взрослых животных без различия пола, Z_M — численность молодых оленей 1-2 лет (совместно) по авиаучету.

Предположим, что численность половозрелых групп оленей в популяции между сроками авиаучетов изменяется линейно, а промысловый отход оленей не зависит от возраста.

При такой постановке задачи величины Z_T, Z_B, Z_M и промысловый отход будут определены на всем интервале авиаобследований (с 1966 до 1978 г.), и количество неизвестных величин равно 5 — это коэффициенты выживания оленей 3 возрастных групп и численность оленей 1 и 2 лет ($KB_T, KB_1, KB_B, Z_1, Z_2$). Система (3) — невырожденная, однако общее число переменных в ней превосходит количество уравнений, поэтому система допускает бесчисленное множество решений. Для получения однозначного решения необходимо наложить на переменные дополнительные связи. Например, можно использовать данные о зависимости относительной смертности оленей от возраста.

У крупных млекопитающих эта зависимость имеет, как правило, U-образную форму. Для барана Даля (Одум, 1975) и гималайского тара (Коли, 1979) смертность — минимальная в возрасте 1-2 лет перед достижением половой зрелости, но после периода детства. У диких северных оленей наибольшая смертность отмечается в возрасте до 1-1.5 мес и достигает 30-40% от числа родившихся животных (Сыроечковский, 1975). О смертности телят от 1 мес до 1 года сведения противоречивы. Так, по данным О.И. Семенова-Тян-Шанского (1977) о встречаемости останков оленей различных возрастных групп в Лапландском заповеднике, смертность телят в 1.77 раза превосходит среднюю смертность взрослых оленей возрастом до 13 лет и в 1.46 раза превосходит среднюю смертность всех животных старше 2 лет, включая дряхлых. Однако анализ таблицы возрастной структуры популяции, помещенной в той же работе (с.35), позволяет заключить, что смертность телят от 1 мес до 1 года почти равна средней смертности оленей 2 лет и старше.

Самки диких северных оленей впервые участвуют в размножении на 2-м, а самцы — на 3-5-м году жизни. Можно предположить, что для популяции в целом, без различия пола, наименьшая смертность соответствует 2-3-летнему возрасту животных. В дальнейшем смертность постепенно увеличивается и к 12-13 годам резко возрастает. В охраняемых и слабо эксплуатируемых популяциях величина относительной смертности старых оленей в 2-4 раза превосходит смертность взрослых животных, не достигших 12-13 лет (Семенов-Тян-Шанский, 1977). В интенсивно эксплуатируемой таймырской популяции (по материалам Зырянова) возрастная кривая выравнивается, полная относительная смертность оленей от 3 до 14 лет практически одинакова. Доля оленей старше 16 лет в популяции незначительна (около 1%), но отдельные особи доживают до 23-24 лет.

На основе этих данных можно составить следующие неравенства:

$KB_B(t) \geq KB_1(t) \geq KB_T(t)$ или $1 \geq KB_1(t) \geq KB_T(t)$. Первое предполагает, что относительная смертность оленей одного года не меньше средней относительной смертности взрослых оленей, но и не превосходит смертности телят, второе же не накладывает ограничений на нижнюю границу величины коэффициента смертности оленей одного года, т.е. допускается, что относительная смертность

олений одного года может быть как выше, так и ниже смертности взрослых оленей.

Связи между граничными значениями коэффициентов выживания в неравенствах могут использоваться для доопределения системы уравнений (3) и нахождения граничных величин неизвестных параметров.

Возможно и другое доопределение системы (3). Примем, что коэффициенты смертности телят и оленей одного года связаны условием $KC_T(t) = A \cdot KC_1(t)$, где A — заданная константа. Тогда неизвестные величины в (3) находятся с помощью формул:

$$\left. \begin{aligned} KC_1(t) &= \frac{Z_1(t) + Z_T(t) - Z_M(t+1) - DB_T(t) - DB_1(t)}{Z_1(t) - DB_1(t) + A \cdot (Z_T(t) - DB_T(t))}, \\ Z_1(t+1) &= (Z_T(t) - DB_T(t))(1 - A \cdot KC_1(t)), \\ KB_B(t) &= \frac{Z_B(t+1)}{Z_B(t) + Z_M(t) - Z_1(t) - DB_B(t)}, \\ KB_1(t) &= 1 - KC_1(t). \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

Для расчета коэффициентов выживания система (4) является итерационной и позволяет производить вычисления последовательно, шаг за шагом, для заданного интервала времени. Нами была исследована структура отхода в популяции при различных предположениях о соотношении коэффициентов смертности телят и оленей одного года, т.е. при различных значениях параметра A . Результаты расчетов показали, что баланс пополнения—отхода в группе взрослых оленей сводится лишь при значениях коэффициентов выживания оленей одного года, близком к максимальному, когда группа взрослых животных получает наибольшее пополнение (табл.4). При других значениях коэффициентов промысловое изъятие превосходит максимально возможный отход, и результаты теряют биологический смысл. При допустимых значениях коэффициентов отход оленей в 1966–1978 гг. характеризовался следующими средними показателями. В группе телят старше 1,5 мес основную часть составляла гибель от естественных факторов — 43% в 1 год, в группе оленей одного года непромысловый отход достигал 1,5%, а для оленей 2 лет и старше составлял лишь 0,4–0,5% в 1 год. Промысловый отход для оленей одного года и старше характеризовался величиной 10–10,5% в 1 год, в группе телят несколько меньше — около 8%.

Полученные нами результаты и данные об отходе оленей в других популяциях весьма сильно различаются. Так, на Кольском полуострове и на п-ове Камчатка (Семенов—Тян-Шанский, 1977; Филь, 1977) естественная смертность телят в возрасте от одного месяца до одного года составляет только 8–10%. Смертность взрослых оленей кольской популяции, связанная с естественными причинами, оце-

Т а б л и ц а 4

Численность (тыс.голов) и коэффициенты выживания (полные) возрастных групп оленей

	Численность:												
	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
телят	85.5	72.5	79.5	86.2	84.9	83.2	81.8	89.8	97.7	106	107.7	109.4	111
олений 1 года	20	21.3	32.4	33.1	37.6	38	42.6	48.5	52.2	58.3	50.4	55.6	47.5
олений 2 лет	10.1	19.7	19.9	30.3	30.4	34.6	34.6	37.3	42.2	44.7	50.4	43	48.9
взрослых олений	156.2	165.2	174.2	183.2	197.7	212.2	227.6	232.1	233.7	241.4	250.3	259.2	268.2
Коэффициент выживания (полный):	0.325	0.447	0.417	0.437	0.447	0.512	0.593	0.583	0.597	0.475	0.517	0.435	0.564
	0.983	0.933	0.934	0.917	0.920	0.912	0.877	0.87	0.856	0.865	0.853	0.878	0.787
	0.993	0.942	0.944	0.926	0.930	0.922	0.885	0.879	0.866	0.875	0.862	0.888	0.795

нивается 4-5% в 1 год в период роста численности популяции и 5-7% в период стабилизации и спада. В домашнем оленеводстве смертность взрослых оленей от болезней, хищников и несчастных случаев составляет 3-3.5% в 1 год.

В данной статье было высказано предположение о возможном недоучете промыслового отхода оленей. При его справедливости баланс пополнения-отхода в группе взрослых оленей нельзя обеспечить ни при каких соотношениях коэффициентов выживания $KB_T - KB_1$.

Наиболее вероятной причиной отмеченного несоответствия является неточность используемых в модели данных о численности молодых оленей 1-2 лет. Для проверки этого предположения проанализируем данные о половозрастной структуре оленей таймырской популяции (табл. 1). Можно отметить, что колебания доли оленей различных возрастных групп для отдельных сроков авиаучетов относительно средних величин не превосходят 20%, они наибольшие для взрослых самцов (19%) и наименьшие для самок (10%). Эти изменения не носят направленного характера и могут быть связаны как с погодными климатическими колебаниями, избирательно влияющими на смертность оленей, так и с ошибками в подсчетах, вызванных неоднородностью фотографируемых стад оленей. Доля телят и соотношение численности взрослых самок и самцов в таймырской популяции близки по величине к соответствующим данным для других популяций (Лавов, 1977; Семенов-Тянь-Шанский, 1977; Филь, 1977).

Численность молодых оленей определялась лишь в Лапландском заповеднике. По материалам летописей заповедника (Семенов-Тянь-Шанский, 1977), в популяции имелось около 17% молодняка второго года жизни. Исходя из приведенных данных, а также из сведений о приросте численности и отходе оленей на Колском полуострове, можно оценить долю оленей 1-2 лет (совместно) в 30-32%. Эта величина существенно превышает долю молодых оленей 1-2 лет в таймырской популяции, составляющую, по данным авиаучетов 1969-1978 гг., в среднем 20.5%.

Известно, что телята-сеголетки и взрослые самцы легко выделяются на фотоснимках. Отличить же оленей второго года жизни от взрослых самок значительно труднее. Не исключено, что наиболее крупные из оленей 1-2 лет при визуальной классификации принимаются за взрослых самок. В результате при оценке численности молодых оленей и взрослых самок допускается ошибка. Основываясь на результатах моделирования и материалах Лапландского заповедника, можно предположить, что эта ошибка носит методический характер и приводит к завышению численности взрослых самок относительно предполагаемых истинных значений на 20-25% и занижению численности молодняка 1-2 лет на 40-50%.

В заключение отметим наиболее важные из полученных в работе результатов.

1. Относительный промысловый отход в популяции в 1971-1978 гг. сохранялся почти постоянным и составлял 9.7% в 1 год, что ха-

рактеризует относительную стабильность условий существования оленей на Таймыре.

2. Величина относительного промыслового отхода на Таймыре существенно превышает естественную смертность оленей других популяций и подвидов, которая оценивается в 5-8% в 1 год. Причина превышения может состоять в недоучете промыслового изъятия, достигающем 15-20 тыс. оленей ежегодно.

3. Оценка численности 1-2-летних оленей в таймырской популяции по авиаучетным данным получается заниженной на 40-50%, а численность взрослых самок - завышенной на 20-25%. Этот вывод получен в результате анализа величины промыслового и промыслового отхода на математической модели, а также сравнением с данными о численности молодняка в других популяциях диких северных оленей.

Проведенный анализ позволяет перейти к следующему этапу работы - к построению такой модели популяции, которая удовлетворяла бы наиболее достоверным количественным данным о таймырской популяции и не противоречила бы сведениям о других популяциях диких северных оленей.

Л и т е р а т у р а

- Востряков П.Н., Броднев М.М. Оленеводство Ямала. Тюмень, 1964.
- Геллер М.Х., Боржонов Б.Б. Миграция и сезонное размещение диких северных оленей таймырской популяции. - В кн.: Дикий северный олень в СССР. М., 1975.
- Геллер М.Х., Востряков П.Н. К проблеме взаимоотношения диких и домашних северных оленей. - В кн.: Дикий северный олень в СССР. М., 1975.
- Громов Е.И. Волк на Таймырском полуострове. - Биол. проблемы севера. Тез. докл. VIII симпозиума. Апатиты, 1979.
- Забродин В.А. Материалы о некоторых болезнях диких северных оленей таймырской популяции. - В кн.: Дикий северный олень в СССР. М., 1975.
- Карев Г.И. Очерки по истории развития северного оленеводства. Архангельск, 1968.
- Колл Г. Анализ популяций позвоночных. М., 1979.
- Курилюк А.Д. Оленеводство Якутии. Якутск, 1969.
- Лавов М.А. Лесные северные олени Эвенкии и Приангарья и перспективы их хозяйственного использования. - В кн.: Дикий северный олень. Норильск, 1976.
- Мичурин Л.Н. Дикий северный олень Таймырского полуострова и рациональное использование его запасов. Автореф. канд. дис. М., 1965.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
- Племенная работа в северном оленеводстве. - В кн.: Матер. сессии учен. совета. Норильск, 1969.

- Р а ц и о н а л ь н о е и с п о л ь з о в а н и е р е с у р с о в
диких северных оленей таймырской популяции / Сост. Б.М. Павлов,
В.А. Куксов, В.Д. Савельев. Новосибирск, 1976.
- С а р к и н А.В. Итоги и перспективы деятельности таймырского
госпромхоза. — В кн.: Дикий северный олень. Норильск, 1977.
- С е м е н о в — Т я н — Ш а н с к и й О.И. Северный олень. М.,
1977.
- С ы р о е ч к о в с к и й Е.Е. Проблема дикого северного оленя
в СССР на современном этапе. — В кн.: Дикий северный олень в
СССР. М., 1975.
- Ф и л ь В.И. Некоторые особенности экологии и хозяйственного
использования дикого северного оленя на юге п-ова Камчатка. —
В кн.: Дикий северный олень. Норильск, 1976.
- Я к у ш к и н Г., П а в л о в В., Б о р ж о н о в Б., З ы -
р я н о в В., К у к с о в В. Необычный год на Таймыре. —
— Охота и охот. хоз-во, 1969, № 6.
- K e l s a l l J.P. The migratory barren-ground cari-
bou of Canada. Ottawa, 1968.

В. В. М и х а й л о в

ИМИТАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ

Институт авиационного приборостроения, Ленинград

Данная работа является продолжением исследования таймырской популяции с помощью математических моделей, проводимых на стационаре Тарей Полярной экспедицией БИН АН СССР совместно с НИИ сельск.хоз-ва Крайнего Севера. Работа посвящена построению модели, имитирующей динамику численности и половозрастной структуры популяции в предположении о постоянстве условий, влияющих на естественную смертность и рождаемость оленей.

Математические методы и ЭВМ широко используются сейчас для исследования популяций живых организмов. Однако количество публикаций, посвященных моделированию конкретных популяций диких животных, сравнительно невелико. Среди наиболее важных можно отметить отечественные работы, связанные с эксплуатацией популяций рыб (Меншуткин, 1971), исследования популяций котиков (Фрисман, Скалецкая и др., 1979) и белок (Любашкая и др., 1977), а также зарубежные (Sistem analysis..., 1975; Starfield e.a., 1976).

Любая имитационная модель отражает лишь некоторые стороны реального объекта и для ее построения используется не вся имеющаяся биологическая информация, а лишь те данные, которые характеризуют выделенные свойства объекта. Некоторые из этих данных могут быть представлены в количественной форме. Нахождение математической структуры и параметров модели, наиболее близкой этим данным, может рассматриваться как задача идентификации модели „в узком смысле“. Ее решение может быть формализовано; в частности, задача идентификации может быть сведена к экстремальной (Растрингин, Маджаров, 1977). Другая необходимая информация черпается из качественных или косвенных оценок и сведений. Подбор параметров модели, соответствующих данным этой группы, может рассматриваться как задача идентификации „в широком смысле“. Попытки ее полной формализации приводят к сложным малоэффективным программам. Поэтому при решении этой задачи обычно используется режим диалога, когда машина выполняет формальную процедуру подбора параметров модели, а человек осмысливает результаты, изменяет критерии отбора и принимает решение о следующем шаге подгонки модели, используя эвристические подходы и интуицию.

Проверить, отвечает ли имитация более общим представлениям об объекте, можно лишь на основе избыточной информации, которая при разработке модели не использовалась. В.В. Меншуткин (1971) предложил в качестве критерия для оценки модели рассматривать косвенные или побочные эффекты, которые могут иметь соответствующую биологическую интерпретацию.

В работах А.Г. Ивахненко (1975) вопросы оценок непосредственно включаются в процедуру построения модели. Для этого все исходные данные разбиваются на 2 последовательности – обучающую и контролирующую. Первая из них служит для разработки математической структуры алгоритма, а вторая – для оценки качества построения модели.

Истинность любой имитационной модели относительна и определяется уровнем нашего понимания соответствующих биологических процессов. Новые данные могут привести к частичной модификации модели или к полному пересмотру исходных концепций и переходу к более совершенной модели, новому шагу в бесконечной цепочке относительных истин.

Биологические данные о популяции, составляющие в совокупности описательную модель (Дикий северный олень..., 1975; Рациональное использование..., 1976), с одной стороны, весьма избыточны, с другой – неполны, не всегда точны. Математическая модель динамики численности популяции основывается на соотношениях баланса и в рамках исходных предположений обладает гораздо большей точностью и логической стройностью, чем описательная модель. Поэтому результаты расчета на математической модели могут служить для проверки состоятельности исходных предположений и достоверности фактических данных.

Анализ данных о таймырской популяции был выполнен в первой части работы (наст. сб., с. 211–224) с помощью обобщенных моделей. Здесь же рассматриваются вопросы построения более детальной модели для краткосрочного прогнозирования изменения численности и половозрастной структуры популяции. Особое внимание в статье уделяется вопросам идентификации, недостаточно отраженным в известных работах по моделированию популяций диких животных.

Математическая структура примененной модели дискретная, матричная, в которой выделен отход животных, связанный с отстрелом и естественной смертностью:

$$x_{i+1}(t+1) = (x_i(t) - ДБ_{xi}(t)) \cdot KB_{xi}(t),$$

$$y_{i+1}(t+1) = (y_i(t) - ДБ_{yi}(t)) \cdot KB_{yi}(t),$$

$$x_0(t+1) = x_p(t+1) \cdot KB_{xp}(t+1),$$

$$y_0(t+1) = y_p(t+1) \cdot KB_{yp}(t+1),$$

$$x_p(t+1) = y_p(t+1) = 0.5 \cdot \sum_{i=2}^{16} x_i(t+1) \cdot KP_i(t),$$

$$i = 0, 1, \dots, 15$$

где $x_i(t), y_i(t)$ – численность самок (x) и самцов (y) оленей возраста i лет в t году, x_p, y_p – численность телят – самок и самцов – при рождении, $ДБ_{xi}(t), ДБ_{yi}(t)$ – численность самок и самцов возрастом i лет, отстрелянных в t году, $KB_{xi}(t), KB_{yi}(t)$ – коэффициент выживания самок и самцов в возрасте от i до $i+1$ лет в t году, $KP_i(t)$ – коэффициент размножения самок возраста i лет в t году.

Отсчет времени ведется с 1 августа со сдвигом относительно истинного возраста животных примерно на 1 мес.

В соответствии с результатами анализа данных при построении модели было принято, что коэффициенты выживания и размножения оленей сохраняют постоянное значение. Предполагалось также, что коэффициенты выживания животных с 2 до 15 лет одинаковы по величине. Коэффициенты размножения выбирались равными 0.6 для оленей 2 лет и 0.95 для оленей 3 лет и старше. Максимальный возраст в модели ограничивался 16 годами.

При расчетах предполагалось, что половозрастная структура отстреливаемых животных соответствует половозрастной структуре популяции.

Идентификация модели выполняется в режиме диалога. Известные параметры были разделены на 2 группы. К первой относятся коэффициенты выживания взрослых самок, самцов и телят в первые 1–1.5 мес жизни, ко второй – величины, характеризующие соотношение коэффициентов смертности телят более старшего возраста, оленей одного года и взрослых животных, а также возраст оленей, при котором наступает половая дифференциация коэффициентов смертности.

Для определения параметров первой группы при фиксированных значениях параметров второй группы была разработана специальная машинная программа. Программа подбирала такие величины параметров, при которых отличие рассчитанных на модели данных о численности и половозрастной структуре от авиаучетных для всех сроков авиаучетов принимало минимальное значение, т.е. задача идентификации сводилась к экстремальной. Для поиска экстремума использовался модифицированный релаксационный метод.

Машинная программа содержит 2 блока – подпрограмму поиска экстремума и динамическую модель популяции. Программа позволяет изменять метод подбора коэффициентов и вводить дополнительную информацию об исследуемой популяции по мере ее получения. Программа написана на языке Фортран, время подбора коэффициентов для одного варианта фиксированных параметров на машине М-6000 около 10 мин.

Подбор параметров второй группы выполнялся путем сравнения полученных моделей и нахождения среди них наиболее правдоподобного варианта. Для уменьшения количества вариантов перебора нами использовались дополнительные сведения о возможных значениях фиксируемых в модели параметров.

По данным Лапландского заповедника о составе стад в 1959–1965 гг. можно заключить, что средняя смертность взрослых оленей близка по величине к смертности молодых оленей одного года (Семёнов-Тян-Шанский, 1977). Сведения о смертности телят не столь определены. По имеющимся данным можно предположить, что она не опускается ниже смертности взрослых оленей, но и не превосходит эту величину более чем в 2 раза. По наблюдениям В.А. Зырянова, смертность самцов диких северных оленей превосходит смертность самок задолго до достижения ими половой зрелости. В стадах оленей на Кольском полуострове (1959–1965 гг.) количество самок по второму году превосходило количество самцов в 1.35 раза, что также подтверждает раннюю половую дифференциацию относительной смертности оленей.

Эти сведения позволили сделать следующие предположения: 1) относительная смертность оленей одного года близка к смертности взрослых животных; 2) соотношение коэффициентов смертности телят ($КС_T$) и взрослых оленей ($КС_B$) связаны неравенством:

$КС_B \leq КС_T \leq 2КС_B$; 3) половая дифференциация коэффициентов смертности начинается в раннем возрасте – до достижения половой зрелости.

Параметры моделей были определены для различных величин отношения коэффициентов смертности телят и взрослых оленей в предположении, что смертность самок и самцов начинает различаться с 1–1.5 мес жизни.

Расчеты выполнялись при 2 допущениях о половой структуре популяции. При первой непосредственно использовались авиаучетные данные о численности взрослых самок и самцов, при втором численность взрослых самок уменьшалась на 20%, т.е. учитывались результаты предварительного анализа о возможном ее завышении.

Сравнение полученных вариантов моделей показало, что они отличаются по коэффициентам выживания оленей и возрастной структуре, однако по изменениям общей численности, доли телят и половой структуре в 1969–1978 гг. модели практически неразличимы.

Для дальнейшего отбора наиболее правдоподобной модели среди конкурирующих вариантов использовались данные В.А. Зырянова о возрастном распределении. Возраст оленей определялся по числу дентинных слоев на микросрезам зубов животных, отстрелянных бригадами госпромхоза в 1970, 1975 (самки) и в 1976 гг. (олени без различия пола). Сравнение фактических данных с возрастным распределением оленей в модели проводилось по среднему коэффициенту выживания для животных возрастом от одного года до 13 лет.

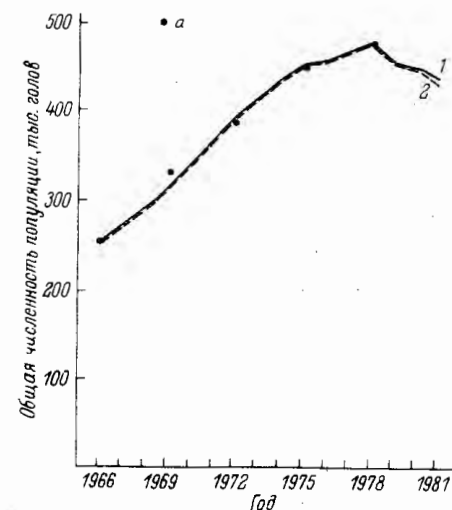


Рис.1. Динамика численности популяции без коррекции (1) и с коррекцией (2) численности самок. Метками (а) указаны фактические значения численности.

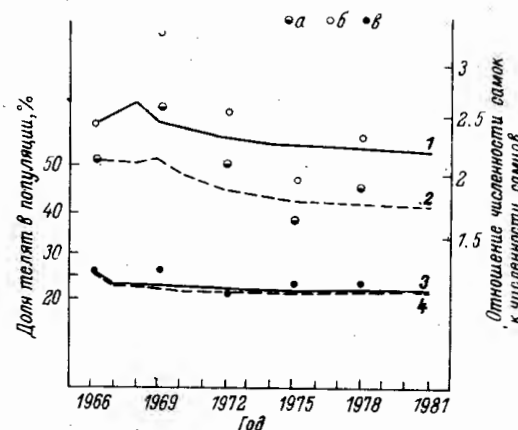


Рис.2. Динамика половозрастной структуры популяции.

1 – отношение численности взрослых самок к численности самцов без коррекции численности самок, 2 – то же, но с коррекцией численности самок, 3 – доля телят в популяции (в %) без коррекции численности самок, 4 – то же, но с коррекцией численности самок.

Метки „а“ и „б“ соответствуют фактическим данным об отношении численности взрослых самок к численности самцов с коррекцией и без коррекции численности самок, метки „в“ характеризуют фактическую долю телят в популяции.

Т а б л и ц а 1

Сравнение моделей по полному коэффициенту выживания и коэффициентам естественной смертности

	Фактиче- ские данные	Расчеты на моделях						
		без коррекции половой структуры		с коррекцией половой структуры				
		соотношение коэффициентов выживания телат и взрослых оленей						
		1:1	1:1.5	1:2	1:4	1:1	1:1.2	1:1.4
Коэффициент естественной смертности:	-	0.057	0.048	0.04	0.028	0.068	0.065	0.062
	-	0.17	0.15	0.13	0.09	0.152	0.145	0.14
	-	0.34	0.34	0.35	0.39	0.3	0.3	0.3
Полный коэффициент выжи- вания:	0.87	0.87	0.87	0.88	0.89	0.86	0.86	0.86
	0.8	0.81	0.82	0.82	0.82	0.87	0.81	0.81
	0.78	0.8	0.81	0.81	0.83	0.79	0.79	0.8
		самки, 1970 г.						
		самки, 1975 г.						
		без различия пола, 1976 г.						

Т а б л и ц а 2

Общая численность и половозрастная структура популяции с коррекцией и без коррекции данных авиучетов о численности взрослых самок

Год	Общая численность (тыс.голов)		Соотношение численности взрослых самок и самцов		Доля телят (%)		Доля оленей 1-2 лет (%)	
	фактиче- ские дан- ные	расчеты на модели	фактические данные	расчеты на моде- ли	фактиче- ские дан- ные	расчеты на модели	фактиче- ские дан- ные	расчеты на модели
С к о р р е к ц и е й д а н н ы х								
1969	332.8	311.1	2.5	2.04	26	23.1	20.5	30.8
1972	386	393.9	2	1.77	21	22.5	20	31.2
1975	449.2	453	1.5	1.88	23	22.3	23	31
1978	475.6	475.6	1.8	1.64	23	22.2	23	31
1981	-	432	-	1.61	-	22.2	-	31
Б е з к о р р е к ц и и д а н н ы х								
1969	332.8	311.5	3.15	2.39	26	23.2	20.5	30.9
1972	386	393	2.45	2.24	21	23	20	31.1
1975	449.2	452.8	1.86	2.18	23	22.9	23	31
1978	475.6	476.7	2.26	2.15	23	22.8	23	31
1981	-	437.3	-	2.12	-	22.7	-	31

Из сравнения вариантов (табл.1) видно, что наименьшее расхождение фактических и расчетных величин среднего коэффициента выживания получилось для тех моделей, где величина относительной естественной смертности телят старше 1,5 мес выбрана близкой к естественной смертности взрослых оленей.

В табл.2 и на рис.1, 2 приведены фактические данные о динамике численности и половозрастной структуры и результаты расчетов на наиболее правдоподобных моделях. Из рассмотрения таблиц и рисунков видно, что полученные в моделях данные о динамике общей численности популяции и доли телят близки к фактическим величинам, их среднеквадратическое отклонение равно соответственно 4 и 8%. В оценке половой структуры популяции для вариантов моделей без коррекции численности самок среднеквадратическое отклонение достигает 18%, при предварительной коррекции численности отклонение уменьшается до 11%.

Таким образом, расхождение расчетных и фактических данных о численности популяции, доли телят, возрастной структуре не превосходит ошибок в определении фактических данных. Полученные результаты позволяют заключить, что предположение об относительном постоянстве коэффициентов естественной смертности в популяции для 1966-1978 гг. подтверждается результатами моделирования. Замедление темпов роста численности популяции в указанном интервале времени может быть объяснено возрастанием промысловой нагрузки. Для оценки случайной погрешности в определении половозрастной структуры популяции и годовых колебаний было бы крайне желательно провести серию ежегодных авиаобследований со статистическим анализом отдельных фотоснимков фрагментов стад оленей.

Вывод о близости коэффициентов естественной смертности телят (старше 1-1,5 мес), молодых оленей одного года и среднего коэффициента смертности взрослых животных нуждается в уточнении. Такое соотношение коэффициентов соответствует лишь одному из возможных вариантов аппроксимации возрастной кривой при отсутствии достоверных сведений о величинах естественной смертности телят и молодых оленей одного года и 2 лет.

Численность молодых оленей 1-2 лет превосходит фактические величины в среднем на 40%, что соответствует выводам предварительного анализа о возможном недоучете молодых оленей по аэрофотоснимкам.

Модель была использована для краткосрочного прогноза численности. Результаты расчетов показывают, что при сохранении неизменными условий, влияющих на естественную смертность, и при отстреле 70 тыс. оленей/год в течение 1979 - 1981 гг. (эта величина изъятия рекомендована НИИ сельск.хоз-ва Крайнего Севера на 1979 г.) следует ожидать снижения численности популяции в 1981г. до 420-430 тыс. голов. При стабилизации численности популяции на уровне 450 тыс. животных ежегодное промысловое изъятие в среднем должно равняться 60 тыс. оленей.

Л и т е р а т у р а

- Д и к и й с е в е р н ы й о л е н ь в СССР/Ред. Сыроечковский Е.Е. М., 1975.
- И в а х н е н к о А.Г. Долгосрочное прогнозирование и управление сложными системами. Киев, 1975.
- Л ю б а ц к а я Е.В., С в е р и ж е в Ю.М., Н а у м о в Н.П. Математическая модель популяции белки. 1977, № 41-77.
- М е н ш у т к и н В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. М., 1971.
- Р а с т р и г и н Л.А., М а д ж а р о в Н.Е. Введение в идентификацию объектов управления. Л., 1977.
- Р а ц и о н а л ь н о е и с п о л ь з о в а н и е ресурсов диких северных оленей таймырской популяции/Сост. Б.М. Павлов, В.А. Куксов, В.Д. Савельев. Новосибирск, 1976.
- С е м е н о в - Т я н - Ш а н с к и й О.И. Северный олень. М., 1977.
- С к а л е ц к а я Е.И., Ф р и с м а н Е.Я., Ш а п и р о А.П. Дискретные модели динамики численности популяции и оптимизация промысла. М., 1979.
- S t a r f i e l d A.M., S m u t s G.L., S h i e l l L.D. A simple wildebeest population models and its application. - S. Afr. J. Wildlife Res., 1976, vol.6, N2.
- S y s t e m a n a l y s i s and symulation in ecology Patten B.C. (ed.). New York-London, 1975, vol.2, N 3.

СКОРОСТЬ РАЗЛОЖЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ТУНДРАХ П-ОВА ТАЙМЫР

Центральный музей почвоведения им. В. В. Докучаева, Ленинград

Процесс превращения органических веществ является одним из важнейших моментов функционирования экосистемы. Изучение его в зоне тундры представляет особый интерес, ибо основная часть отмершей растительной массы непосредственно включается в процесс разложения.

Работы последних лет, выполненные в рамках Международной Биологической Программы (МБП), значительно активизировали исследования в этом направлении. К настоящему времени имеется целый ряд сравнительных данных по разложению растительного опада и клетчатки в тундрах Земного шара (Kärenlampi, 1971; Rosswall, 1973, 1974; Heal, French, 1974; Heal e.a., 1974; MacLean, 1974; Rosswall, 1974; Васильевская и др., 1975; Матвеева и др., 1975; Норин, Игнатенко, 1975; Чернов и др., 1975).

Предлагаемые в настоящей работе материалы также являются частью исследований, проводившихся в рамках МБП в подзоне типичных моховых тундр на Таймырском биогеоценологическом стационаре (пос. Тарей).

Для сравнительно-географической характеристики протекания процесса разложения привлечены также данные, полученные нами в других подзонах Таймырской тундры.

Климатические условия в районах проведения наблюдений отличаются исключительной суровостью. Максимальная среднегодовая температура воздуха равняется $-12,3^{\circ}$. Продолжительность вегетационного периода составляет не более 2-3 мес, но даже и в это время, особенно в северных районах полуострова, возможно резкое падение температуры и выпадение снега. Годовое количество осадков невелико - 219-344 мм. Средняя температура воздуха самого теплого месяца колеблется в разных подзонах от 4 до 11° , тогда как в январе по всему Таймыру она не превышает -31° . Сезонная глубина оттаивания почв на плакорах составляет в среднем 50-60 см, достигая 100-120 см лишь на некоторых участках с более легкими по механическому составу почвами. Температура поверхностных слоев открытого грунта в течение вегетационного периода в среднем не превышает 7° в районах арктических и типичных моховых тундр и достигает 12° в южных районах Таймыра. Температура поверхности

задернованных участков немного выше - $8-15^{\circ}$. Влажность минеральных почв на протяжении вегетационного периода не превышает 33%. В заболоченных же участках тундры и в оторфованных горизонтах влажность колеблется в значительных пределах - 75-2000%.

Участки были заложены в различных плакорных тундрах Таймыра с типичными для каждой подзоны растительными группировками. Разнообразие условий в эксперименте достигалось не только сменой географического положения, но также проведением наблюдений в интразональных сообществах (болота, разнотравные луговины южных склонов) и в отдельных элементах микро- и нанорельефа изувачившихся тундр.

С целью получения сопоставимых данных применялась методика исследований, рекомендованная для всех участников МБП.

Для изучения скорости разложения растительного опада использовались листья растений, собранные в конце вегетации. Определенная навеска опада в сыром виде помещалась в мешки из нейлоновой ткани размером 10×10 см с порами 1×1 мм, которые располагались горизонтально на поверхности почвы. Параллельно определялся сухой вес во взятой навеске, высушенной при 105° до постоянного веса. Время экспозиции опада на поверхности почвы - 1 и 2 года со дня начала наблюдений. По окончании эксперимента опад высушивался на месте до воздушно-сухого состояния, а по возвращении в лабораторию - до постоянного веса при 105° . Скорость разложения опада определялась по величине потери веса за 1 год.

С целью получения сопоставимых результатов по скорости разложения как в различных экологических условиях и физико-географических подзонах тундры одной страны, так и в тундрах различных стран Земного шара было предложено использовать стандартную целлюлозу определенного химического состава (Photo soft extra, Borregaard A/S Sarpsborg, Norway) в качестве биологически значимого вещества.

Целлюлоза состояла примерно из 100% глюкозы, при содержании золы 0,04%, и представляла собой пластины толщиной 2-3 мм. Ее нарезали кусками размером 5×5 см и помещали либо непосредственно на поверхность почвы, либо в нейлоновые мешки с размером пор 1×1 мм. В первом случае куски целлюлозы покрывали тонкой нейлоновой сеткой, прикрепленной к почве шпильками, во втором - шпильками прикрепляли мешки. Повторность опыта 5-10-кратная.

По окончании эксперимента целлюлоза обрабатывалась (соответственно общим для участков МБП рекомендациям) последовательно 12%-ной HCl, дистиллированной водой, 5%-ным аммиаком, дистиллированной водой, 96%-ным этиловым спиртом и эфиром для удаления микробных клеток. Для этой цели куски целлюлозы измельчались, помещались в воронку с пористым дном, обрабатывались вышеуказанным способом и избыток жидкости удалялся с помощью насоса. После высушивания клетчатки при 105° до постоянного веса определялся процент потери веса в процессе разложения.

Количество целлюлозоразлагающих микроорганизмов определялось методом посева на среды Виноградского и Гетчинсона. Месячная продукция бактериальной массы рассчитывалась на основании ежедневного количественного учета бактерий при одновременном измерении их клеток и последующем переводе объемных единиц в весовые (Паринкина, 1972, 1973).

Разложение растительного опада

Разложение растительного опада представляет собой сложный процесс взаимодействия различных факторов как биогенной, так и абиогенной природы. Среди них большое значение имеют выщелачивание легкорастворимых веществ, измельчение опада и частичное его превращение почвенной фауной, микробиологические процессы разложения и минерализации растительных остатков. Начальные стадии разложения опада протекают при значительном участии абиогенных факторов.

Анализируя представленный материал (табл. 1), следует отметить, что **общим**, несколько неожиданным результатом явилась более высокая средняя скорость разложения опада в подзоне типичных моховых тундр по сравнению с южной подзоной кустарниковых тундр, имеющих более продолжительный вегетационный период и большую сумму положительных температур. Возможным объяснением этого является то обстоятельство, что осень 1975 г., когда был заложен опыт, и вегетационный период 1976 г. в изучавшемся районе кустарниковой тундры были засушливыми. Даже постоянно влажные и покрытые водой участки болота пересохли, а поверхностный слой почвы (в преобладающем большинстве своем более легкой по механическому составу, чем в типичной моховой тундре) и покрывающей ее растительности отличался исключительной сухостью (полевая влажность 10–15%).

Между тем лето и осень 1971 и 1972 гг. во время проведения исследований на участках в типичной моховой тундре были умеренно теплыми и влажными. Мочажина полигонального болота была покрыта водой, а почва на понижении в пятнистой и бугорковой тундрах – также достаточно влажной. Именно в наиболее увлажненных местах мы наблюдали наибольшую степень разложения растительного опада (табл. 1). Кроме того, опад в районе стационара Тарей был собран в основном в зеленом состоянии, с более высоким содержанием легкорастворимых веществ, тогда как в кустарниковой тундре его собирали в более поздние сроки вегетации.

Сопоставляя результаты по скорости разложения растительного опада с размером продукции бактериальной массы почв изучавшихся тундр, можно сделать вывод, что в первый год процесса разложения опада в тундре микроорганизмы почвы, во всяком случае бактерии, не играют ведущей роли.

Т а б л и ц а 1

Разложение растительного опада в таймырских тундрах

Характер опада	Участок проведения наблюдений	Число повторностей	Потеря веса (%)		Размер продукции бактериальной массы (% от веса почвы)
			за 1 год	за 2 года	
Dryas punctata (листья)	Подзона типичных моховых тундр				
	Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра:				
	пятно	5	6.3±1.2	-	1.5
	валик	5	24.2±4.6	-	-
	основная поверхность	5	29.0±7.0	-	0.2
	Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра:				
	бугорок	5	31.5±1.1	-	0.1
	понижение	5	34.5±0.4	-	0.08
	Полигональное болото:				
	валик	5	30.5±0.4	-	0.17
Salix reptans (листья)	мочажина	5	35.7±0.9	-	0.1
	Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра:				
	пятно	5	8.2±2.1	-	1.5

Характер опада	Участок проведения наблюдений	Число повтор-ностей	Потеря веса (%)		Размер продукции бактериальной массы (% от веса почвы)
			за 1 год	за 2 года	
Betula nana (листья)	трещина	5	21.3±2.0	-	-
	основная поверхность	5	38.2±1.4	-	0.2
	Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра:				
	бугорок	5	33.8±2.8	-	0.1
	понижение	5	40.6±2.8	-	0.08
	Полигональное болото:				
	валик	5	38.7±0.9	-	0.17
	мочажина	5	45.0±2.6	-	0.1
	Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра:				
	основная поверхность	5	37.0±4.0	-	0.2
Carex stans (листья)	трещина	5	16.4±9.0	-	-
	Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра:				
	бугорок	5	44.1±0.9	-	0.1
	понижение	5	47.6±0.5	-	0.08
	Полигональное болото:				
	валик	5	41.2±1.3	-	0.17
	мочажина	5	49.1±2.3	-	0.1
	Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра:				
	пятно	5	32.7±2.1	-	1.5
	трещина	5	48.6±0.5	-	-
	основная поверхность	5	45.7±3.9	-	0.2
	Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра:				
	бугорок	5	42.7±0.9	-	0.1
	понижение	5	48.5±2.1	-	0.08
	Полигональное болото:				
	валик	5	39.7±4.5	-	0.17
	мочажина	5	50.0±2.8	-	0.1

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Характер опада	Участок проведения наблюдений	Число повторностей	Потеря веса (%)		Размер продукции бактериальной массы (% от веса почвы)
			за 1 год	за 2 года	
Подзона кустарниковых тундр					
Salix pulchra (листья)	Кустарниково-осоково-моховая пятнистая тундра, основная поверхность	10	19.2±2.2	29.7±1.2	0.2
S.reptans (листья)	Кустарниково-осоково-моховой ерник	10	30.7±1.4	38.4±1.6	0.1
Betula nana (листья)	Там же	10	34.1±2.2	40.4±2.3	0.1
Alnaster fruticosa (листья)	Кустарниково-кустарничково-моховой ольшаник	10	32.2±2.5	-	-
Poa alpigena, Festuca cryophylla, Arctagrostis latifolia (листья)	Разнотравно-элаковая луговина южного склона береговых яров	10	22.8±2.3	45.3±1.3	-
Astragalus subpolaris (листья)	Там же	10	54.0±4.1	68.6±1.9	-
Rubus chamaemorus (листья)	Осоково-пушицевое болото, бугор	10	31.1±3.1	47.3±1.3	-

П р и м е ч а н и е. Типе - наблюдения не проводились.

В подзоне типичных моховых тундр максимальный процент потери веса опада отмечался в местообитаниях с минимальным объемом продукции бактерий.

На первых фазах разложения опад в большинстве своем имеет недостаточный контакт с почвой, и основную роль в этот период играют, по-видимому, абиотические факторы. Наиболее значительным из них, на наш взгляд, является влажность. Увеличение влажности способствует выщелачиванию легкорастворимых углеводов и аминокислот.

Некоторые исследователи полагают (Lohammar, Rosswall, 1974), что разложение опада происходит наиболее быстро в осенний период, когда выпадает большое количество атмосферных осадков и увеличивается влажность почвы. По мнению Виткампа (Witkamp, 1966), до 40% потери веса опада в первый год разложения осуществляется за счет выщелачивания. К аналогичному заключению приходит и Россвалл (Rosswall, 1973), отмечающий, что *Betula nana* и *Andromeda polyfolia* теряют соответственно 50 и 40% веса в первый год разложения в сентябре-мае, когда биологическая активность в тундре подавлена.

Что касается различных видов растительности, составляющей опад, то, как и следовало ожидать, наибольший процент потери веса в результате разложения даже в условиях засушливого лета показали бобовые (*Astragalus subpolaris* - 54%). Нужно отметить, что это был единственный случай, когда с помощью микробиологического анализа как в опаде, так и в почве данного участка были обнаружены целлюлозоразлагающие бактерии ($0.25 \cdot 10^3$ кл./г почвы), а это позволяет говорить об участии микроорганизмов в разложении опада бобовых уже в первый год протекания процесса.

До 50% потери веса отмечено у *Carex stans* и у *Betula nana*.

В целом различные виды опада кустарников, кустарничков, злаков, бобовых и некоторых других цветковых растений в первый год разложения теряют в среднем до 30-40% от первоначального веса. По истечении первого года разложения опад большинства изучавшихся растений остался морфологически неизменным. Исключение составляют лишь листья *Astragalus subpolaris* и до некоторой степени листья *Alnaster fruticosa*, подвергшиеся значительному измельчению и полностью утратившие свою форму.

Если говорить о соотношении размера поступления опада и степени его разложения, что является показателем процесса гумификации, то в целом, в зависимости от характера растительности, от 46 до 93% опада остается неразложившимся после первого года его экспозиции. По истечении 2 лет степень разложения опада возрастает незначительно, и даже такой благоприятный для разложения субстрат, как листья бобовых, остается на одну треть неразложившимся. Более же трудно разлагаемые субстраты имеют и по истечении двухлетнего срока экспозиции достаточно низкую степень превращения (*Salix pulchra* - 29.7%).

П р и м е ч а н и е. Типе (-) - наблюдения не проводились.

Участок наблюдений	Число повторных исследований	Время экспозиции (годы)				Месячная продукция бактерий (% от веса почвы сухой вес)	Количество целлюлозы-разлагающих бактерий (тыс./г почвы)	
		А р к т и ч е с к а я т у н д р а						
		1	2	1	2			1
Ивково-моховая полигональная пятнистая тундра: полигон на поверхности мха в трещине Лишайниково-ивково-моховая щебнистая полигонально-пятнистая тундра: полигон на поверхности мха в трещине Разнотравно-элаковая луговина	11	5.8±0.5	-	4.6±0.5	-	-	0.15	Нет
	10	6.5±0.3	-	5.6±0.2	-	-	-	"
	10	4.8±1.1	-	4.0±0.9	-	-	0.23	"
	11	6.9±2.0	-	5.4±1.0	-	-	-	"
	11	6.9±0.2	-	5.8±0.8	-	-	0.11	"
Т и п и ч н а я м о х о в а я т у н д р а								
Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра: пятно	5	6.4±1.6	6.8±1.5	4.4±1.3	4.5±0.5	18.1±3.1	1.5	0.003
Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра: бугорок основная поверхность Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра: бугорок понижение Полигональное болото: валик мочажина Разнотравно-дриадовая луговина береговых яров	5	7.3±0.9	7.9±1.6	4.8±0.3	5.3±0.4	11.7±2.5	-	Нет
	5	-	-	4.3±0.2	7.6±1.1	-	-	"
	6	7.0±1.0	7.8±0.3	-	-	-	0.2	"
	6	7.0±1.3	7.9±0.3	5.4±0.4	5.9±0.1	4.2±0.8	0.1	"
	6	5.5±0.4	5.7±0.5	4.2±0.2	7.1±0.6	5.1±1.0	0.08	"
К у с т а р н и к о в а я т у н д р а	6	6.8±2.1	6.7±0.2	5.4±0.4	5.0±0.3	-	0.17	"
	6	4.6±0.5	5.5±1.0	3.0±0.5	2.6±0.8	3.1±0.6	0.1	"
	6	7.5±1.7	8.5±2.5	-	-	15.6±1.3	1.8	0.025
Кустарниково-осоково-моховая пятнистая тундра: пятно валик Кустарниково-осоково-моховый ерник Кустарниково-кустарничково-моховой ольшаник На поверхности почвы под лиственницей Разнотравно-элаковая луговина береговых яров	10	6.8±0.8	6.7±0.3	-	-	10.2±0.3	0.15	0.03
	10	7.1±0.3	7.1±0.2	-	-	-	-	Нет
	11	6.1±0.02	6.7±0.4	-	-	-	0.1	"
	10	6.4±0.6	7.5±0.6	-	-	-	-	"
	10	6.8±0.3	8.1±0.7	-	-	-	-	"
11	5.4±0.4	6.2±0.2	-	-	35.7±5.5	-	0.25	

П р и м е ч а н и е. Тире (-) - наблюдения не проводились.

Таблица 3

Сравнительные данные по скорости разложения целлюлозы в различных зонах Земного шара¹

Район наблюдений	Средне-годовая температура воздуха (°C)	Средняя температура		Осадки (мм)	$\Sigma t^{\circ} > 0^{\circ}\text{C}$	Количество месяцев в году со средней температурой выше 0°	Степень разложения целлюлозы (% потери веса за год) ²
		января	июля				
Арктические тундры							
Бухта М.Прончишевой, Таймыр, СССР, 75°30' с.ш.	-14.0	-31.2	4.0	219	-	2	4.8-6.9
Мыс Барроу, США, 71°18' с.ш.	-12.6	-25.9	3.7	124.2	238	3	3.3
Субарктические тундры							
Тарей, Таймыр, СССР, 73° с.ш.	-13.4	-31.3	10.5	297	560	4	4.6-7.5
Ары-Мас, Таймыр, СССР, 72°30' с.ш.	-13.2	-33.8	13.1	243	730	3	1.0-5.3
Агапа, Таймыр, СССР, 71°25' с.ш.	-12.3	-30.6	11.4	344	767	4	0.5-4.5
Кресты Таймырские, Таймыр, СССР, 71°05' с.ш.	-12.3	-30.6	11.4	344	768	4	5.4-7.1
Кево, Финляндия, 69°45' с.ш.	-2.1	-13.5	13.5	375	1207	5	10.0-34.0
Стордален (Абиско), Швеция, 68°22' с.ш.	-0.7	-9.5	11.5	540	1385	6	2.5-3.5
Хардангервидда, Норвегия, 60°36' с.ш.	-0.1	-9.6	10.7	1014	733	6	0.5-85.0
Луговые и болотные сообщества приокантической зоны							
Мур Хаус, Великобритания, 54°65' с.ш.	5.1	-0.4	11.0	1980	1832	10	14.5-41.0
Гленамой, Ирландия, 54°12' с.ш.	9.2	4.7	13.6	570	934	12	8.0-52.0 ³
О-в Макквора, Австралия, 54°30' ю.ш.	4.7	3.1	6.7	926	1664	12	42.2-70.7

¹ Использованы данные автора настоящей статьи и материалы работы Россвалла (Rosswall, 1974).

² Пределы колебаний в различных участках района проведения исследований.

³ Данные за 156 дней наблюдений.

Тем не менее значительного накопления торфянистой массы в плакорных условиях тундры Таймыра не наблюдается. Это связано с незначительным приростом и малой величиной опада, а также с тем, что часть отмершей растительности не поступает сразу в почву, а остается связанной с растением еще длительное время (ветошь), выполняя защитную функцию по отношению к молодым частям растения.

Разложение стандартной целлюлозы

Данные по скорости разложения целлюлозы в различных подзонах Таймырской тундры, представленные в табл.2, свидетельствуют о крайней заторможенности этого процесса в районах проведения наблюдений. После одного года экспозиции целлюлозы на поверхности почвы средняя скорость разложения составляет 8-8.5% потери веса. Интенсивность разложения практически не меняется от того, помещается ли она непосредственно на поверхность почвы или находится в нейлоновых мешках (критерий различия $t=1.3$). О крайней вялости изучаемого процесса свидетельствует тот факт, что и по истечении 2 лет пребывания клетчатки на поверхности почвы степень ее разложения как в северных, так и в южных районах Таймырской тундры практически не изменилась.

Некоторое возрастание скорости разложения целлюлозы зафиксировано при помещении ее в поверхностные слои почвенного профиля, особенно на участках с наибольшим объемом бактериальной продукции, который, как показали наши предыдущие исследования (Паринкина, 1979), может служить показателем уровня биологической активности почвы. Увеличение степени разложения клетчатки было отмечено также в почвах, где имело место развитие аэробных целлюлозоразлагающих бактерий.

Можно предполагать, что на поверхности почвы целлюлоза имеет недостаточный контакт с подстилкой и почвой и подвергается иссушению в летний период при недостаточном количестве осадков. Сильные ветры, являющиеся характерной особенностью климата Таймыра, способствуют иссушению даже в холодное время года, сдувая снежный покров с наиболее выпуклых элементов рельефа. В глубине же почвенного профиля (в его поверхностных горизонтах), в более благоприятных и постоянных условиях температуры и влажности и при большем контакте с окружающей целлюлозу почвой степень разложения клетчатки возрастает, причем увеличение степени ее разложения при возрастании размера бактериальной продукции и в присутствии специализированной группы целлюлозоразлагающих микроорганизмов свидетельствует о несомненной роли биологического фактора в протекании в почве этого процесса.

Сравнительные наблюдения, проведенные различными исследователями над скоростью разложения клетчатки в арктических и субарктических зонах Земного шара, а также в некоторых областях при-

океанических провинций, дают основание говорить о значительной роли климатического фактора в протекании этого процесса (табл.3).

Максимальная скорость разложения целлюлозы в этой серии исследований отмечается в луговых и болотных сообществах приокеанической зоны, отличающейся влажным и теплым климатом со значительным количеством осадков и положительными значениями среднегодовой температуры воздуха.

Промежуточное положение занимают субарктические тундры Западной Европы (Норвегия, Швеция, Финляндия), климат которых смягчен близостью Гольфстрима. Отмечаемая здесь в ряде случаев заторможенность рассматриваемого процесса, выражающаяся в низких значениях потери веса целлюлозы, может быть связана с избыточным переувлажнением почв заболоченных участков, неблагоприятными значениями pH, низким содержанием питательных элементов и другими факторами, контролирующими данный процесс.

Наиболее вяло процесс разложения клетчатки протекает в арктических и субарктических тундрах Северной Америки и Советского Союза.

Материалы наших наблюдений, проведенных в различных районах Таймыра, показали, что подзональные климатические особенности здесь не находят отражения в характере процесса разложения целлюлозы (табл.2, 3). П-ов Таймыр в целом отличается исключительной суровостью природных условий на всем своем громадном протяжении, и биологическая активность почв основных зональных сообществ крайне низка, отражением чего и является исключительная инертность рассматриваемого процесса превращения органического вещества.

Л и т е р а т у р а

- (Васильевская В.Д. и др.) Vassiljevskaja V.D., Ivanov V.V., Bogatyrev L.G., Pospelova E.V., Shalaeva N.M., Grishina L.A., The Agapa word model. - In: Structure and functions of tundra ecosystems/Ed. Heal O.W., Rosswall T. Swedish natural science research council, Stockholm, 1975.
- (Матвеева Н.В., Паринкина О.М., Чернов Ю.И.) Matveeva N.V., Parinkina O.M., Chernov Ju.I. Maria Pronchistcheva bay. Word model. - In: Structure and functions of tundra ecosystems/Ed. Heal O.W., Rosswall T. Swedish natural science research council, Stockholm, 1975.
- Матвеева Н.В., Полозова Т.Г., Благодатских Л.С., Дорогостайская Е.В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоэкологического стационара. - В кн.: Биоценозы Таймырской тун-

дры и их продуктивность. Л., 1973, вып.2.

Матвеева Н.В., Чернов Ю.И. Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. - Бот. журн., 1977, т.62, № 7.

(Норин Б.Н., Игнатенко И.В.) Norin B.N., Ignatenko I.V. The station Ary-Mas word model. - In: Structure and functions of tundra ecosystems/Ed. Heal O.W., Rosswall T. Swedish natural science research council. Stockholm, 1975.

Паринкина О.М. К вопросу о продуктивности микробных сообществ в некоторых почвах Западного Таймыра - В кн.: Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л., 1972.

Паринкина О.М. Биологическая продуктивность бактериальных сообществ тундровых почв. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып.2.

Паринкина О.М. Продуктивность микрофлоры почв Таймыра как критерий их биологической активности. - В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979.

(Чернов Ю.И., Дорогостайская Е.В. и др.) Chernov Ju. I., Dorogostaiskaya E.V. e.a. The Tareya word model. - In: Structure and functions of tundra ecosystems/Ed. Heal O.W., Rosswall T. Swedish natural science research council. Stockholm, 1975.

Heal O.W., French D.D. Decomposition of organic matter in tundra. - In: Soil organisms and decomposition in tundra/Ed. Holding A.J. e.a. Tundra biome steering committee. Stockholm, 1974.

Kärenlampi L. Weight loss of leaf litter on forest soil surface in relation to weather at Kevo station. - In: Finnish Lapland reports from the Kevo Subarctic research station, 1971, N 8.

Lohammarg G., Rosswall T. Use of the Abisko model for simulating Rubus chamaemorus litter decomposition. - In: Technical report. N16. Swedish tundra biome project., 1973.

MacLean S.F., Jr. Primary production, decomposition and the activity of soil invertebrates in Tundra ecosystems: A Hypothesis. - In: Soil organisms and decomposition in tundra/Ed. Holding A.J. e.a. Tundra biome steering committee. Stockholm, 1974.

Rosswall T. Plant litter decomposition studies at the Swedish tundra site. - In: Swedish tundra biome technical report, 1973, N14.

Rosswall T. Cellulose decomposition studies on the tundra. - In: Soil organisms and decomposition in tundra /Ed. Holding A.J. e.a. Tundra biome

steering committee. Stockholm, 1974.

R o s s w a l l T., B e r g B., L u n d k w i s t
H. Use of cellulose in field decomposition experiments
Progress report, 1973. IBP Swedish tundra project
technical reports, 1974, N 16.

W i t k a m p M. Decomposition of leaf litter in rela-
tion to environment, microflora and microbial respira-
tion. - Ecology, 1966, vol. 47, N 3.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Т о м и л и н Б.А. Стационар „Тарей“ Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР: результаты научно-исследователь- ских работ	3
И г н а т е н к о И.В. Классификация почв Таймырской тундры и лесотундры	26
Б о ч М.С. Болота Таймырского биогеоценологического стацио- на (пос.Тарей) и его окрестностей	47
Д е е в а Н.М. Сезонное развитие растений и растительных сооб- ществ Таймырского биогеоценологического стационара	59
В и т а л ь А.Д. О связи линейных приростов побегов и листьев арктических растений с ходом температуры и ритмом фенологи- ческого развития	97
Х о д а ч е к Е.А. К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Таймыр)	105
Х о д а ч е к Е.А. О периодичности плодоношения растений на Западном Таймыре	118
П о л о з о в а Т.Г. К эколого-биологической характеристике ви- дов рода <i>Eriophorum</i> L. на Западном Таймыре	131
Г е р а с и м е н к о Т.В., Д е е в а Н.М., Г а г е н Т.К., З а л е н с к и й О.В. Потенциальный фотосинтез растений За- падного Таймыра	145
С т е п а н о в а И.В., Т о м и л и н Б.А. Грибы - компонен- ты тундровых биогеоценозов	165
Ш а л а е в а Н.М., О б у ш е н к о в И.Н. Цестодофауна птиц п-ова Таймыр	193
М и х а й л о в В.В. К анализу данных о таймырской популяции оленей с помощью модели	211
М и х а й л о в В.В. Имитационная модель таймырской популяции диких северных оленей	225
П а р и н к и н а О.М. Скорость разложения органического веще- ства в тундрах п-ова Таймыр	234
Рефераты	250

РЕФЕРАТЫ

УДК 581.55(571.511)

Стационар „Тарей“ Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР: результаты научно-исследовательских работ. Том и л и н Б.А. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с. 3-25.

Сообщается об истории создания стационара Тарей, а также о целях и задачах, которые ставил перед ним его основатель проф. Б.А. Тихомиров. Даются сведения о его географическом положении, о геологии и геоморфологии территории стационара, о видовом богатстве цветковых растений, мхов, лишайников, грибов, водорослей и бактерий, а также о видовом составе позвоночных и беспозвоночных животных. Говорится об исследованиях, касающихся почвенного и растительного покрова, микро- и мезоклимата, о работах в отношении жизненных форм цветковых растений, их фенологии, фотосинтеза, линейного прироста, общей и семенной продуктивности. Сообщается об исследованиях по экологии грибов и о работах по выяснению их роли в биогеоценозах. Даются сведения о численности почвенных бактерий в разных экологических условиях и об их роли в процессах разложения растительных остатков. Характеризуются исследования в отношении динамики численности популяций позвоночных и беспозвоночных животных, а также работы по изучению их трофических связей. Лит. - 179 назв.

УДК 631.41(57.511)

Классификация почв Таймырской тундры и лесотундры. И г н а т е н к о И.В. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с. 26-46.

В работе рассмотрена история исследования почв Таймырской тундры и лесотундры, вопросы разделения их на автономные и гетерономные, надтиповые группы и генетические общности. Дан анализ основных классификационных направлений в почвоведении СССР. Предложена новая для Таймыра классификация, включающая все многообразие типов, подтипов и родов почв. Лит. - 89 назв.

УДК 551.481.2(571.511)

Болота Таймырского биогеоценологического стационара (пос.Тарей) и его окрестностей. Б о ч М.С. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с. 47-58.

В исследованном районе (Западный Таймыр) болота занимают 30% территории. Среди них преобладают полигональные, представленные плоско- и валиковополигональными вариантами, являющимися взаимосвязанными динамиче-

скими стадиями в развитии этих болот. Растительность носит двух-трехчленный комплексный характер: на валиках - осоково-ивково-зеленомошные мозаичные сообщества, в мочажинах и трещинах-канавках - осоково- или пушицево-зеленомошные сообщества. Торфа маломощны (7-40 см), осоково- или осоково-гипновые, сильно разложенные (25-40%), высокозольные, слабокислые. Лит. - 42 назв., ил. - 1, табл. - 1.

УДК 581.543(571.511)

✓ Сезонное развитие растений и растительных сообществ Таймырского биогеоценологического стационара. Д е е в а Н.М. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с. 59-96.

Излагаются результаты фенологических исследований, проводившихся на стационаре в течение 9 лет. Дается фенологическая характеристика основных растительных сообществ, указывается амплитуда погодичных колебаний в их сезонном развитии. Анализируется зависимость развития растений от экологических факторов. Приводится характеристика растений по темпам сезонного развития. Сравняется сезонное развитие растений разных жизненных форм, разных географических элементов. Рассматривается вопрос о некоторых особенностях формирования генеративных побегов в почках возобновления. Лит. - 56 назв., ил. - 14, табл. - 9.

УДК 581.143(571.511)

✓ О связи линейных приростов побегов и листьев арктических растений с ходом температуры и ритмом фенологического развития. В и т а л ь А.Д. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с. 97-104.

Приводятся материалы двухлетних полевых исследований (1971, 1972 гг.). Полученные данные, касающиеся линейного прироста 20 видов цветковых растений, были сопоставлены с термическим режимом. В результате по ритму фенологического развития было выделено 6 групп растений. Лит. - 6 назв., ил. - 7, табл. - 1.

УДК 581.162(571.511)

К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Таймыр). Х о - д а ч е к Е.А. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с. 105-117.

Приводятся данные по опылению арктических растений в подзоне типичных тундр. Основное внимание уделено вопросу самоопыления у ксеногамных видов. Изучена морфология цветка, проведены наблюдения за ходом цветения, описываются опыты с изоляцией соцветий. Исследования показали значительное распространение автогамии среди изученных видов. У многих растений - это основной способ опыления, у некоторых - резервный. В ряде случаев отмечена гейтоногамия. Лит. - 54 назв., табл. - 2.

УДК 581.522.6(571.511)

О периодичности плодоношения растений на Западном Таймыре. Ходачек Е.А. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с.118-130.

Изучена погодичная динамика генеративных побегов арктических растений. Проведен учет их числа у доминантов растительных сообществ (всего 30 видов) в течение 4 лет в 5 фитоценозах на постоянных площадках. В результате наблюдений получено представление о перерывах в плодоношении. До сих пор такие сведения для Арктики отсутствовали. Исследования показали невысокую насыщенность генеративными побегами единицы площади. Перерывов в плодоношении, как таковых, большинство видов не имело. Однако в некоторые годы у отдельных видов наблюдалось резкое уменьшение числа особей с генеративными побегами. Лит. - 10 назв., табл. - 2.

УДК 581.5(571.511)

К эколого-биологической характеристике видов рода Eriophorum L. на Западном Таймыре. Полозова Т.Г. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с. 131-144.

Излагаются данные по структуре надземных и подземных органов, побегообразованию, сезонной ритмике развития, семенной продуктивности и химическому составу 5 видов пушицы, являющихся важными доминантами растительного покрова в тундрах Западного Таймыра. Проводится сравнение эколого-биологических особенностей изученных видов в связи с условиями их произрастания. Лит. - 15 назв., ил. - 3, табл. - 2.

УДК 581.198:581.132(571.511)

Потенциальный фотосинтез растений Западного Таймыра. Герасименко Т.В., Деева Н.М., Гаген Т.К., Заленский О.В. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., Наука, 1980, с.145-164.

Приводятся сведения по ассимиляционной деятельности 17 видов цветковых растений Таймырского стационара. Анализируются материалы по суточной и сезонной динамике потенциальной интенсивности фотосинтеза в связи с колебаниями основных факторов среды и фенологическим развитием растений. Рассматривается вопрос о характере зависимости света и температуры на процесс фотосинтеза растений. В результате обобщения имеющихся данных получены максимальные величины потенциальной интенсивности фотосинтеза. Лит. - 28 назв., ил. - 4, табл. - 3.

УДК 581.9 : 582.28(571.511)

Грибы - компоненты тундровых биогеоценозов. Степанова И.В., Томилини Б.А. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с.165-192.

Дается подробная характеристика видового состава макро- и микромицетов в различных биогеоценозах тундры. Приводятся количественные характеристики некоторых видов паразитных грибов. Сообщаются данные о влиянии биотрофных микромицетов на семенную продуктивность и фотосинтез пораженных растений. В работе имеются данные о приросте биомассы карпофоров шляпочных грибов в различных условиях. Лит. - 88 назв., ил. - 6, табл. - 4.

УДК 591.9 : 599.3(571.511)

Цестодофауна птиц п-ова Таймыр. Шалаева Н.М., Обушенков И.Н. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с.193-210.

Даются сведения о цестодах основных видов птиц, прежде всего промысловых (гуси, куропатки и т.д.). Сообщаются некоторые данные, касающиеся экологии этих паразитов. Лит. - 8 назв.

УДК 621.72+599.735.3(571.511)

К анализу данных о таймырской популяции оленей с помощью модели. Михайлов В.В. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с.211-224.

В статье рассматриваются вопросы комплексной оценки данных о таймырской популяции оленей с помощью математических моделей. Методика оценки состоит в реконструкции модели популяции, половозрастная структура, численность и промысловый отход в которой соответствуют фактическим данным. В модели рассчитывается относительная естественная смертность животных и другие популяционные параметры. При получении абсурдных результатов или результатов, существенно отличающихся от средних по другим популяциям, делается заключение о возможных ошибках в исходных данных и оценивается величина ошибок. Лит. - 19 назв., ил. - 2, табл. - 4.

УДК 621.72+599.735.3(571.511)

Имитационная модель таймырской популяции диких северных оленей. Михайлов В.В. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с.225-233.

Статья посвящена построению модели, имитирующей динамику половозрастной структуры популяции, численность которой регулируется промысловой нагрузкой. Задача определения неизвестных параметров в модели сведена к экстре-

мальной. Показывается, что предположение об относительном постоянстве коэффициентов естественной смертности в популяции в 1966-1979 гг. подтверждается результатами моделирования. Модель использовалась для краткосрочного прогноза численности и оценки величины промыслового изъятия оленей. Лит. - 10, ил. - 2, табл. - 2.

УДК 631.46(571.511)

Скорость разложения органического вещества в тундрах п-ова Таймыр.
П а р и н к и н а О.М. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры, Л.: Наука, 1980, с. 234-248.

Изложены результаты исследований по разложению растительных остатков и целлюлозы в таймырских тундрах. Показана крайняя заторможенность этого процесса на Крайнем Севере, а также рассмотрено влияние абиотических и биотических факторов на скорость разложения органического вещества. Лит. - 17 назв., табл. - 3.

БИОГЕОЦЕНОЗЫ ТАЙМЫРСКОЙ ТУНДРЫ

Утверждено к печати
Ботаническим институтом им.В.Л. Комарова
Академии наук СССР

Редактор издательства Л.В. Шоренкова
Художник М.И. Разулевич
Технический редактор А.П. Чистякова
Корректор М.А. Стрепетова

ИБ № 9079

Подписано к печати 03.09.80. М-20964. Формат 60х90 1/16.
Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Печ. л. 16 = 16,00 усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 16,88. Тираж 750. Изд. № 7423. Тип. зак. №1305,
Цена 2 р. 90 к.

Издательство „Наука“, Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства „Наука“
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

мальной
эффицие
дается
ного пр
Лит. -

УДК 68

Скорос
П а р
Наука,

Изложе
и целл
го прог
и биот
Лит. -

Книги издательства „Наука“
можно предварительно заказать
в магазинах конторы „Академкнига“.
Для получения книг почтой
заказы просим направлять по адресу:
117192 Москва В-192, Мичуринский пр., 12
магазин „Книга-почтой“
Центральной конторы „Академкнига“;
197110 Ленинград П-110, Петрозаводская ул., 7
магазин „Книга-почтой“
Северо-Западной конторы „Академкнига“
или в ближайший магазин „Академкнига“,
имеющий отдел „Книга-почтой“:

- 480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 („Книга-почтой“);
370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13;
320005 Днепрпетровск, пр. Гагарина, 24 („Книга-почтой“);
734001 Душанбе, пр. Ленина, 95 („Книга-почтой“);
335009 Ереван, ул. Туманяна, 31;
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289;
252030 Киев, ул. Ленина, 42;
252030 Киев, ул. Пирогова, 2;
252142 Киев, пр. Вернадского, 79;
252030 Киев, ул. Пирогова, 4 („Книга-почтой“);
277001 Кишинев, ул. Пирогова, 28 („Книга-почтой“);
343900 Краматорск (Донецкой обл.), ул. Марата, 1;
660049 Красноярск, пр. Мира, 84;
443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 („Книга-почтой“);
192104 Ленинград, Д-120, Литейный пр., 57;
199164 Ленинград, Таможенный пер., 2;
199034 Ленинград, 9 линия, 16;
220012 Минск, Ленинский пр., 72 („Книга-почтой“);
103009 Москва, ул. Горького, 8;
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
630076 Новосибирск, Красный пр., 51;
630090 Новосибирск, Академгородок, Морской пр., 22 („Книга-почтой“);
142292 Пушкино (Московской обл.), „Академкнига“;
620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 („Книга-почтой“);
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;
700100 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;
700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 („Книга-почтой“);
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;
450039 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 („Книга-почтой“);
450025 Уфа, Коммунистическая ул., 49;
720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 („Книга-почтой“);
310003 Харьков, ул. Чернышевского, 87 („Книга-почтой“).

20.90c.