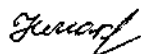


*На правах рукописи*



**ШМАКОВА**  
**Наталья Юрьевна**

**ФОРМИРОВАНИЕ И ТРАНСФОРМАЦИЯ  
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА  
В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ  
ГОРНОЙ ТУНДРЫ ХИБИН**

03.00.16 - экология

03.00.05 - ботаника

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Петрозаводск – 2006

Работа выполнена в Полярно-альпийском ботаническом саду-институте им. Н.А. Аврорина Кольского научного центра Российской академии наук

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор,  
Марковская Евгения Федоровна

доктор биологических наук, профессор,  
Бобкова Капитолина Степановна

доктор биологических наук, профессор,  
Лукина Наталья Васильевна

Ведущая организация                      Ботанический институт им. В.Л. Комарова  
РАН

Защита состоится 18 октября 2006 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 212.190.01 при Петрозаводском государственном университете по адресу: 185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина 33, Эколого-биологический факультет, ауд. 326 теоретического корпуса.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета.

Автореферат разослан «25» августа 2006 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета

 Крупень И.М.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Функционирование тундровых сообществ, по сравнению с другими зональными типами сообществ, происходит на фоне общей экстремальности условий существования при остром недостатке тепла. В последнее время в связи с прогнозируемым глобальным потеплением климата, последствия которого, как считают, затронут, прежде всего, Арктику, возрос интерес к содержанию и балансу углерода в различных тундровых экосистемах.

Количественные показатели продукционного процесса, балансовые данные по бюджету углерода для разных ландшафтно-климатических зон и географических поясов приводятся в большом числе работ (Базилевич, 1993; Алексеев, Бердси, 1994; Вомперский, 1995; Кудеяров, Курганова, 2005; Титлянова и др., 2005). Однако, оценка вклада экосистем Арктики и Субарктики в глобальный баланс углерода весьма неоднозначна из-за недостатка информации. Для тундровых экосистем северо-востока Российской Арктики сделан вывод о слабом стоке углерода или стационарном состоянии, близком к нулевому значению углеродного баланса (Замолодчиков и др., 1996, 1997, 2000; Замолодчиков, 2003). Для арктических тундр Аляски показано обратное изменение характера углеродного баланса - со стока в источник на фоне повышения температуры (Oechel et al., 1993, 1995; Oechel, Vourlitis, 1995). По Северо-Западному региону России имеются данные только по биопродуктивности тундровых и лесотундровых сообществ (Чепурко, 1966; Манаков, 1972), на основании которых сделаны расчеты содержания углерода в фитомассе и почве (Карелин и др., 1995; Честных и др., 1999). Однако недостаток фактических экспериментальных данных по балансовому потоку углерода в экосистемах на локальном уровне для Кольского полуострова определяет актуальность представленной работы.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы состояла в оценке параметров биологической продуктивности и определении основных составляющих цикла углерода в биогеоценозах горных тундр Кольской Субарктики.

Для достижения поставленной цели необходимо было:

1. Исследовать первичную продуктивность растительных сообществ горной тундры с использованием различных методических подходов (биопродуктивности, хлорофильный и листовой индексы,  $\text{CO}_2$ -газообмен) и выявить минимальную структурную единицу для ее оценки.
2. Дать сравнительную характеристику  $\text{CO}_2$ -газообмена различных по видовому составу микрогруппировок в системе растительных сообществ в зависимости от микроклиматических условий.
3. Изучить составляющие деструкционных процессов в различных типах растительных сообществ.

4. Оценить запасы и распределение углерода в блоках биогеоценозов, составить для них схемы углеродного цикла.

**Научная новизна.** Впервые дана детальная количественная характеристика продукционных и деструкционных составляющих функционирования горно-тундровых биогеоценозов. Первичная продуктивность растительных сообществ горной тундры Хибин оценена на основе данных различных методов (весового, газометрического, по хлорофильному индексу). Показаны существенные различия основных показателей углекислотного газообмена отдельных листьев и растительных микрогруппировок – по зависимости от светового и температурного факторов, по суточной динамике в течение полярного дня. Впервые показан характер распределения потоков  $\text{CO}_2$  в системе «растительное сообщество-почва» и составлены схемы углеродного цикла в биогеоценозах горной тундры Кольской Субарктики, для которых установлено функционирование в режиме стока углерода и депонирования его в почвах.

**Практическая значимость.** Разработанные нами методические приемы косвенной оценки первичной продукции сообществ (по хлорофильному индексу) и углеродного цикла могут использоваться при проведении мониторинговых исследований структурно-функционального состояния легко уязвимых экосистем Крайнего Севера. Полученная база данных для показателей продукционно-деструкционных процессов и распределения потоков углерода в системе «растительное сообщество-почва» может быть использована для построения прогнозных зональных моделей реакции растительности на глобальные климатические изменения. Материалы могут быть включены в курсы лекций и методические пособия по особенностям продукционных процессов растительных сообществ Субарктических регионов России, в учебные курсы ВУЗов по экологии и фитоценологии.

**Основные положения, выносимые на защиту.**

1. Микрогруппировки горно-тундровых сообществ Хибин представляют собой элементарную структурную единицу продуктивности, на уровне которых проявляется наибольшая вариабельность показателей и зависимость биологической продуктивности от климатических факторов.

2. В формирование первичной продукции сообществ горной тундры основной функциональный вклад вносят растительные микрогруппировки со средним уровнем активности фотосинтетического аппарата.

3. Горно-тундровые сообщества Хибин функционируют в режиме стока  $\text{CO}_2$ , что приводит к увеличению запаса углерода в почве.

**Апробация работы.** Результаты и основные положения диссертационной работы были представлены в виде устных докладов на следующих научных конференциях: II областной научно-производственной конференции «Охрана окружающей среды и рациональное использование

приарктических государств по вопросам окружающей среды (Ленинград, 1988); Республиканской конференции «Актуальные проблемы биологии и рациональное использование природных ресурсов Карелии» (Петрозаводск, 1989); Всесоюзном совещании «Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах» (Воркута, 1989); Всесоюзной научной конференции «Проблемы охраны окружающей среды Севера» (Мурманск, 1990); конференции «Газообмен растений в посевах и природных фитоценозах» (Сыктывкар, 1992); II съезде Русского ботанического общества «Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков» (Санкт-Петербург, 1998); Международной конференции «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии» (Петрозаводск, 1999); IV съезде общества Физиологов растений России «Физиология растений – наука III тысячелетия» (Москва, 1999); Международной конференции «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке» (Сыктывкар, 2001); Годичном собрании Общества физиологов растений России и Международной конференции «Проблемы физиологии растений Севера» (Петрозаводск, 2004); совместном заседании секций экологической физиологии растений и флоры и растительности Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, БИН, 2001); заседаниях секции экологической физиологии растений Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, БИН, 2002; 2005).

Личный вклад автора состоит в определении направления исследований, непосредственном участии во всех полевых исследованиях и лабораторных работах, обработке, анализе и обобщении данных, подготовке публикаций. Исследования по изучению запасов опада, подстилки, скорости их разложения в растительных сообществах, определение углерода в основных блоках биогеоценозов проведены совместно с к.б.н., с.н.с. ПАБСИ КНЦ РАН Г.И. Ушаковой. Все случаи использования результатов совместных исследований оговорены в соответствующих разделах работы. Основой диссертации являются материалы, собранные в ходе работ по плановым тематикам НИР: «Роль углекислотного газообмена в продукционном процессе растений Кольской Субарктики» (№ гос. регистрации 01870057115), «Формирование и трансформация органического вещества в биогеоценозах Хибинских гор» (№ гос. регистрации 01990009278); поддержаны Грантом комиссии РАН по работе с молодежью (1998-2000 гг.), грантами РФФИ (№ 01-04-48206; № 05-04-97518).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 66 работ, в том числе одна монография и 26 научных статей.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы и 14 приложений. Общий объем составляет 263 страницы, включая 47 рисунков, 29 таблиц. В списке литературы 432 источника, в том числе 117 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор глубоко признателен к.б.н. Л.М. Лукьяновой за руководство и неоценимую помощь в организации исследований. Считаю необходимым принести слова благодарности первому руководителю и инициатору биогеоэкологического направления работы безвременно ушедшему д.б.н., профессору В.В. Никонову. Искреннюю благодарность выражаю своим коллегам, принимавшим активное участие в полевых и аналитических работах, Т.М. Булычевой, Л.М. Федоровой, к.б.н. О.В. Кудрявцевой, к.б.н. Г.И. Ушаковой, к.б.н. Н.Е. Королевой. Автор выражает признательность за ценные консультации и замечания при обсуждении материалов диссертации д.б.н. В.И. Костюку, д.с.-х.н., профессору В.Н. Переверзеву, д.б.н. Н.А. Константиновой, к.б.н. О.А. Белкиной, В.А. Костиной.

Особую благодарность выражаю сотрудникам лаборатории экологической физиологии Ботанического института им. В.Л. Комарова чл.-кор. РАН, профессору Ю.В. Гамалею, д.б.н., профессору О.А. Семихатовой, д.б.н., профессору О.Д. Быкову, д.б.н. Н.Н. Слемневу, к.б.н. Т.Г. Масловой за консультации и моральную поддержку при обсуждении материалов исследования.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Тундровые экосистемы и проблемы изучения их структуры и продуктивности

В последние десятилетия резкое усиление антропогенного воздействия выявило высокую уязвимость и ранимость, медленное восстановление экосистем Крайнего Севера (Крючков, 1976, 1997; Чернов, 1980, 1989). Несомненна необходимость всестороннего изучения структурно-функциональной организации этих экосистем с целью получения информации, позволяющей понять, как протекают процессы накопления и трансформации органического вещества. При биогеоэкологическом подходе растительное сообщество (фитоценоз) анализируется как стержневая продуцирующая часть биогеоценоза. Фитоценоз – условно отграниченный и однородный (на глаз) контур растительности, часть континуума фитоценозического (Матвеева, 1998). В горизонтальной структуре фитоценоза выявляются повторяющиеся пятна, различающиеся составом видов или их количественным соотношением, - *микроруптуровки* (Миркин, 2000). В трактовке В.И. Василевича (1983): *микроруптуровки* - это наиболее мелкие отдельные, не только пространственно гомогенные, но и

гомонтонные, так как эти элементарные структуры не содержат никаких подчиненных им растительных микрогруппировок. Микрогруппировка может занимать довольно большую площадь, а фитоценоз, как бы он ни был мал, должен обязательно включать одну или несколько микрогруппировок. По мнению В.Н. Миркина (2000) в мозаичных фитоценозах формируются закономерно повторяющиеся сочетания видов – микрогруппировки, которые, как и фитоценозы, составляют континуум и различаются среднестатистически. Это означает, что при сравнении разных микрогруппировок, выборки из них должны выявить статистически достоверные различия показателей.

При эколого-физиологических исследованиях, когда необходимо получить корректные данные для характеристики функционирования фитоценозов, эта проблема возникает особенно остро. Детальных исследований продукционных и деструкционных процессов на уровне структурных единиц более мелких, чем биогеоценоз, фитоценоз и ассоциация, до сих пор не проводили. Центральная функция экосистем - это устойчивое поддержание биологического круговорота в конкретных локальных условиях. Круговорот углерода - один из информативных показателей скорости биогенного круговорота. Главной характеристикой биологического круговорота углерода является продуктивность экосистемы, которая отражает биологический потенциал и характеризуется двумя параметрами – запасом фитомассы и чистой первичной продукцией.

## **Глава 2. Природно-климатические условия района исследования**

В главе рассматриваются географическое положение, рельеф, геологическое строение, почвы Хибинского горного массива, который простирается на 150 км севернее полярного круга, между 67°32' и 67°54' с. ш. и 33°12' и 34°17' в. д. Подробно описаны климатические условия региона. Главной особенностью светового режима Хибин является непрерывный полуторамесячный полярный день. Наиболее характерными чертами климата в горно-тундровом поясе являются возрастающая с высотой сумма осадков (до 1000 мм в год) и большая роль ветров в их перераспределении. Заморозки возможны в любой день лета.

Как показали собственные метеонаблюдения в местообитаниях исследованных сообществ горной тундры Хибин, средняя температура воздуха в течение периода вегетации варьирует незначительно - 8,2...9,8°C; наиболее теплой является вторая декада июля, затем происходит постепенное понижение температуры воздуха, вплоть до первых заморозков в третьей декаде августа. Средняя температура сентября уже не превышает 4,0...6,8°C.

Относительная влажность воздуха в среднем в течение вегетации изменяется в пределах 70...90%, максимум наблюдается обычно во 2-3-ей декадах августа. Сумма активных температур воздуха ( $>+10^{\circ}\text{C}$ ) составляет 500-700° при средней продолжительности вегетации около 90 дней.

Район исследований расположен на северной части северо-таежной зоны и непосредственной близости к зонам южной субарктической тундры и лесотундры. В главе приводится характеристика растительности Хибин по высотным поясам.

### Глава 3. Объекты и методы исследований

Сбор материала и исследования проводились с 1987 по 2003 гг. В качестве объектов были выбраны наиболее типичные растительные сообщества (лишайниковые, кустарничково-лишайниковые, кустарничковые, травяные) в поясе горных тундр Хибин на высоте от 450 до 600 м над уровнем моря на склонах юго-западной и северо-восточной экспозиции.

Всего было исследовано 10 растительных сообществ и 30 составляющих их микрогруппировок, на которых проводились мониторинговые исследования. Сообщества на северо-восточном склоне, представляют собой геохимически сопряженный ландшафт по градиенту оснеженности (нивальности), здесь наиболее подробно изучены процессы трансформации органического вещества.

В исследованных сообществах были заложены пробные площади размером 10 x 10 м для мониторинговых эколого-физиологических исследований. Для всех изученных сообществ характерна неоднородная горизонтальная структура нерегулярно-мозаичного типа (Матвеева, 1998). Составленные карты горизонтальной структуры растительного покрова (в масштабе 1:100) позволили выделить микрогруппировки (по доминирующим видам) и определить их проективное покрытие (%) в структуре сообществ, величина которого используется далее при расчетах всех параметров биологической продуктивности.

Методы исследований. Синтаксономическая принадлежность и названия сообществ даны в соответствии с флористической классификацией горно-тундровой растительности Хибин (Королева, 2001). Названия видов приводятся по С.К. Черепанову (1995) для сосудистых растений, М.С. Игнатову и О.М. Афонинной (1992) для листостебельных мхов, R. Santesson (1993) для лишайников.

Запасы и структуру надземной фитомассы сообществ определяли методом учетных площадок (размером 25x25 см) во всех микрогруппировках в 4-х кратной повторности, подземной фитомассы – методом монолитов на



глубину проникновения корней (Александрова, 1958; Базилевич и др., 1978). Размер учетных площадок репрезентативно отражает структуру и видовой состав выделенных микрогруппировок. Разделение структурных элементов фитомассы было сделано по верхней границе органогенного почвенного горизонта – подстилки. Массу живых подземных органов учитывали суммарно без разделения по видам. Годичный прирост и опад фитомассы рассчитывали по стандартным методикам (Родин, Ремезов, Базилевич, 1968). Годичный прирост мхов и лишайников принимали согласно литературным данным как 20 и 5% фитомассы соответственно (Левина, 1960; Richardson, Finegan, 1973). Годичный прирост корней рассчитывали, используя литературные данные для кустарничковых горно-тундровых сообществ - 10-13% от запаса живых корней (Чепурко, 1966, 1972). Прирост корней травянистых многолетников условно принимали как 1/3 от количества их массы (Родин и др., 1968). Всего для учета фитомассы микрогруппировок было отобрано 290 образцов монолитов с надземной и подземной фитомассой.

Содержание углерода во фракциях фитомассы, подстилке и почве определяли по И.В. Тюрину (1965). Содержание углерода определено для всех видов растений и лишайников. Запасы углерода в почве рассчитывали на глубину распространения основной массы корней и на всю глубину почвенного профиля с учетом объемного веса почвы, наличия крупнозема и мощности горизонтов. Скорость разложения подстилки микрогруппировок изучали в течение трех лет в пакетах из капроновой сетки с ячейми 1 мм в трехкратной повторности. Пакеты закладывали в среднюю часть подстилки, извлекали один раз в год осенью (Ушакова, Шмакова, Королева, 2004).

Изучение  $\text{CO}_2$ -газообмена растительных микрогруппировок проводили при помощи инфракрасных газоанализаторов (Infralyt-4 и ГИАМ-15М) по общепринятым методикам (Вознесенский, 1986; Вознесенский и др., 1965, 1982). На пробные площадки (25x25 см), которые были выбраны во всех растительных микрогруппировках, устанавливали алюминиевые рамки, которые служили основанием ассимиляционных камер из оргстекла, высотой 15-30 см в зависимости от видового состава растений. Газообмен подземной сферы микрогруппировок (дыхание подземной сферы) определяли на площадках, где предварительно на уровне подстилки срезали надземную часть растений. Условно принимали, как и большинство авторов, что 2/3  $\text{CO}_2$ , выделяемого из почвы образуется за счет деятельности микроорганизмов, а 1/3 - за счет дыхания корней. Показатель наблюдаемого  $\text{CO}_2$ -газообмена измеряли в прозрачной камере при естественном освещении, валовое дыхание микрогруппировок, которое включает дыхание автотрофных и гетеротрофных организмов (бактерии, грибы, почвенные беспозвоночные) - в темной непрозрачной камере.

Определения углекислотного газообмена для каждой

микрогруппировки проводили почти ежедневно в течение каждого вегетационного сезона. Для измерений в суточных и сезонных циклах использовали одни и те же площадки микрогруппировок в качестве мониторинговых на протяжении всех лет исследования. Для сезонной динамики измерения проводили обычно в утренние (9-12) часы, т.е. до периода заметного снижения влажности воздуха. Показатели углекислотного газообмена в суточной динамике получали в течение суток через каждые 1-2 часа. После каждого определения наблюдаемого газообмена прозрачную камеру меняли на темную для измерения темнового дыхания. Как и в большинстве работ по изучению газообмена, мы условно принимали величину выделения  $\text{CO}_2$  ассимилирующими органами на свету равной величине их темнового дыхания. Расчет интенсивности газообмена производили в  $\text{мг CO}_2$  на  $\text{м}^2$  площади, занимаемой микрогруппировкой за единицу времени. Всего в сезонной динамике проведено 2296 определений  $\text{CO}_2$ -газообмена и 43 суточных хода для микрогруппировок.

Содержание зеленых пигментов в листьях сосудистых растений, листостебельных мхов, талломах лишайников определяли по общепринятым методикам (Сапожников и др., 1978; Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Используя полученные данные по содержанию хлорофиллов и массе ассимилирующих органов отдельных видов, рассчитывали хлорофилльный индекс микрогруппировок и затем сообществ в целом. Хлорофилльный индекс (ХИ,  $\text{г/м}^2$ ) - отношение количества хлорофиллов в зеленых частях всех растений и лишайников сообщества к площади почвы, занимаемой им (Тарчевский, Андрианова, 1980). Листовой индекс (ЛИ,  $\text{м}^2/\text{м}^2$ ) рассчитывали по удельной поверхностной плотности листьев растений сообщества и массе всех ассимилирующих органов. В тех сообществах, где роль мхов и лишайников была незначительна, сочли возможным пренебречь их участием. Там, где они были доминантами и содоминантами, их листовую индекс принимали равным единице (как сплошной покров) и прибавляли к листовому индексу сосудистых растений. Всего сделано около 1000 определений содержания хлорофиллов.

Для всех физиологических показателей данные получены в 2-х кратной биологической и 3-6-кратной аналитической повторностях. Расчеты всех показателей биологической продуктивности и углекислотного газообмена производили на пробные площади микрогруппировок с дальнейшим расчетом на  $1 \text{ м}^2$  сообщества с учетом карт горизонтальной структуры покрова и проективного покрытия (%) микрогруппировок. Статистическая обработка данных проведена с помощью стандартного пакета программ «Statistica 6.0» и «Microsoft Excel». Взаимосвязи параметров оценивали при помощи коэффициентов корреляции Пирсона. Достоверность различий между средними арифметическими оценивалась по критерию Стьюдента (t-критерий) на доверительном уровне  $P=95\%$ .

#### Глава 4. Биологическая продуктивность сообществ горной тундры Хибин

Продуктивность растительного покрова зависит от состояния и интенсивности работы фотосинтетического аппарата, одним из информативных показателей которого является содержание пигментов пластид. Детальные исследования содержания хлорофиллов у растений горно-тундрового пояса выявили зависимость их накопления от жизненной формы, фитоценотической роли в растительном покрове.

Как показали наши исследования, в формировании растительного покрова сообществ участвует 55 видов, в том числе 36 видов сосудистых растений (65%), 10 – мхов (19%) и 9 – лишайников (16%). Преобладают виды бореальной (39%) и арктической (36%) фракций, на долю гипоарктической фракции приходится около 25%. Общими видами, которые встречаются во всех изученных сообществах независимо от условий местообитания, экспозиции склона и имеют проективное покрытие более 10%, являются: среди арктоальпийских – *Juncus trifidus* L., среди гипоарктических – *Betula nana* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. и *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, среди бореальных – *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Festuca ovina* L. Эти виды можно рассматривать как основные ценозообразователи в данных климатических условиях.

Наиболее высокими значениями содержания хлорофиллов характеризуются злаки, травянистые многолетники (3.5...8.0 мг/г) и листопадные кустарники и кустарнички (4...6); более низкими значениями - вечнозеленые формы (1.5...4.0), мхи (1.5...3.0) и лишайники (0.2...1.0 мг/г сухой массы). Выявлено, что доминирующие в наиболее распространенных сообществах горной тундры виды вечнозеленых кустарничков (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.), мхов и лишайников характеризуются средним уровнем содержания хлорофиллов (Лукьянова и др., 1990, 1992; Шмакова и др., 1993).

Величина хлорофилльного индекса исследованных сообществ, определяемая содержанием хлорофилла и массой ассимилирующих органов доминирующих видов, составляет 0.39...1.18 г/м<sup>2</sup>. Максимальное значение ХИ получено в злаковом сообществе. В кустарничковых, кустарничково-лишайниковых и лишайниковых сообществах диапазон изменений индекса невелик - 0.40...0.67 г/м<sup>2</sup> (Шмакова и др., 1993, 1996; Шмакова, Кудрявцева, 2002a). Величины ХИ отдельных микрогруппировок варьируют сильнее, чем на уровне целого сообщества. Варьирование ЛИ в отдельных микрогруппировках сообществ велико - 0.99...4.41 м<sup>2</sup>/м<sup>2</sup>, тогда как в целом для сообществ горной тундры диапазон изменений ЛИ значительно уже - 1.31...2.30 м<sup>2</sup>/м<sup>2</sup>.

На основании полученных данных по хлорофилльным индексам и

годовой продукции горно-тундровых сообществ нами была выявлена высокая корреляционная зависимость, описываемая уравнением линейной регрессии (рис. 1). Зависимость годичной продукции от ХИ имеет сходный характер в местообитаниях с разными микроклиматическими условиями (экспозиция склона) и видовым составом. Это подтверждается близкими величинами коэффициентов при независимой переменной.

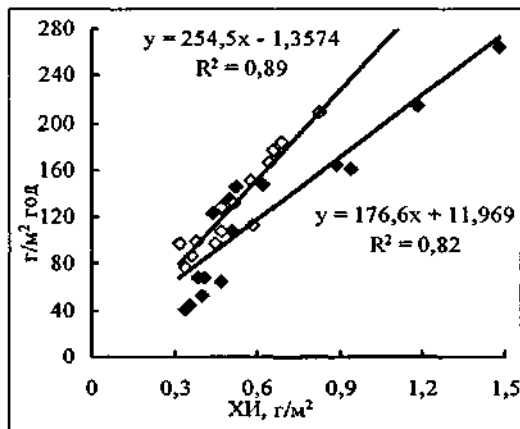


Рис. 1. Зависимость годичной продукции от хлорофилльного индекса в горно-тундровых сообществах на склонах северо-восточной (окрашенные значки) и юго-западной экспозиций (полые значки)

Аналогичная зависимость между величинами листового индекса и годичной продукцией сообществ горной тундры Хибин описывается следующим уравнением линейной регрессии -  $y=59.70 + 53.16x$  (где  $x$  – безразмерные величины ЛИ;  $R^2=0.69$ ;  $n=98$  и  $p<0.05$ ). Однако, в микрогруппировках, где доминируют лишайники и мхи, связь не достоверна, что, по-видимому, связано с отсутствием корректных методов определения площади их ассимилирующих органов.

Эти результаты представляют практический интерес для оценки годичной продукции многовидовых сообществ косвенным методом при помощи довольно просто определяемых индексов (ХИ и ЛИ). Несомненно меньшая трудоемкость и нарушение растительного покрова в этом случае по сравнению с весовым методом определения первичной продукции. ХИ, как более точный из двух предложенных индексов, можно использовать для определения эффективности работы единицы хлорофилла по фотосинтетическому связыванию углерода. Годичная производительность хлорофилла в изученных сообществах составляет в среднем около 100 кг углерода на 1 кг хлорофилла. В литературе нет аналогичных данных по

другим горно-тундровым сообществам. Наши результаты согласуются с имеющимися результатами для лесных и агрофитоценозов о наличии высокой корреляции ХИ с первичной продукцией (Цельникер, Малкина, 1994; Воронин и др., 1995; Тужилкина и др., 1998; Тарчевский, Андрианова, 2000).

**Запасы и структура фитомассы.** Биологическая продуктивность горно-тундровых сообществ характеризуется следующими показателями: запас общей фитомассы составляет 700...2400 г органического вещества /м<sup>2</sup> в год: в лишайниковых и кустарничково-лишайниковых - в среднем до 1300 г/м<sup>2</sup>, в кустарничковых - до 1800 г/м<sup>2</sup>, в злаковых и кустарниковых - до 2400 г/м<sup>2</sup>. Значительные различия по величине общей фитомассы сообществ обусловлены запасами подземных органов, доля которых составляет в большинстве случаев 40...70%, а в злаковых - до 75...85% (Политова, 1991; Шмакова и др., 1996, Шмакова, Кудрявцева, 2002).

Запасы надземной фитомассы по сравнению с подземной имеют более узкий диапазон варьирования – 250...970 г/м<sup>2</sup>, при этом нет четкой зависимости от запасов общей фитомассы. В большинстве микрогруппировок и сообществ в надземной фитомассе преобладают ассимилирующие органы – 200...600 г/м<sup>2</sup> (табл. 1).

Основной вклад в создание надземной фитомассы вносят сосудистые растения - до 57%, среди кустарничков основную роль играют вечнозеленые - 19...44%. Лишайники присутствуют во всех сообществах, но с разной долей (4...69%). Участие мхов в структуре надземной фитомассы незначительно, их доля увеличивается до 24% только там, где поздний сход снега и длительный подток талых вод обеспечивает достаточные условия увлажнения для их произрастания.

Годичный прирост (продукция) надземной фитомассы изменяется от 45 до 214 г/м<sup>2</sup> год<sup>-1</sup>, что составляет не более 5...12% от общей фитомассы. Годичный прирост подземных органов равен - 43-218 г/м<sup>2</sup> в год, что составляет для кустарничковых и лишайниковых – 10...12%, для злаковых сообществ - 30 % от запаса живой массы. Минимальная годичная продукция выявлена в сообществах северо-восточного склона, приуроченных к субнивальному местообитанию и автономному элементу ландшафта. Максимальная – в аккумулятивно-элювиальном элементе ландшафта – злаковом сообществе, где создаются условия значительной оснеженности и увлажнения. Непрерывный подток питательных элементов с боковым стоком со склонов обеспечивает высокую продуктивность растений этого местообитания (Ушакова, Шмакова, Королева, 2002). Для кустарничковых и кустарничково-лишайниковых сообществ характерны средние величины годичной продукции (110...170 г/м<sup>2</sup> год<sup>-1</sup>). В структуре годичного прироста надземной фитомассы преобладают ассимилирующие органы. В лишайниковых и кустарничково-лишайниковых сообществах их доля увеличивается за годна 10...20%, в кустарничковых - на 30...40%,

Таблица 1

Запасы и структура фитомассы ( $г/м^2$ ) в сообществах горной тундры Хибин

Сообщество	Общая фитомасса	Надземная (Н) фитомасса		Подземная (П) фитомасса	Н:П	Годичный прирост надземной фитомассы		
		Ассимилирующие органы	Стебли			Ассимилирующие органы	Стебли	Всего
Воронично-черничное	2406	331	425	1650	0.46	96	34	131
Злаковое	2361	240	87	2034	0.16	214	-	214
Мохово-ерниковое	1797	448	414	935	0.92	118	19	137
Воронично-ерниковое	1547	426	319	801	0.93	144	29	173
Арктоусово-лишайниковое	1533	652	321	562	1.73	114	37	151
Мохово-кустарничковое	1394	287	239	867	0.61	111	22	133
Воронично-лишайниковое	1341	392	156	793	0.69	86	20	106
Лишайниковое	1154	594	136	424	1.72	58	10	68
Цетрариево-осоковое	921	209	28	684	0.35	104	3	107
Гарриманеллиево-лишайниковое(субнивальное)	662	204	83	376	0.76	38	7	45

в злаковых - на 90%. Прирост одревесневших органов не превышает 7...9% от их массы. Наибольший вклад в формирование годичного прироста горно-тундровых сообществ вносят листопадные кустарнички - 10...50%.

Первичная продуктивность сообществ определяется не столько количеством ассимилирующих органов, сколько их фотосинтетической продуктивностью. По удельной скорости формирования органического вещества сообщества располагаются в следующем порядке: лишайниковые - 1.3...3.0 мг органического вещества на один грамм ассимилирующих органов в сутки, кустарничковые - 4...5.5 мг/г, злаковые - до 9 мг/г в сутки. Средняя эффективность работы хлорофилла по формированию годичной продукции оценивается в 98...295 г сухого органического вещества на один г хлорофилла в год.

Анализ основных характеристик первичной продуктивности растительных микрогруппировок показал высокую вариабельность рассматриваемых показателей, в сообществах же различия сглаживаются, при этом поддерживается относительное постоянство функционирования, позволяющее сообществу существовать на некотором среднем уровне продуктивности. Наиболее продуктивные микрогруппировки (можевельниковая, ивовая) не играют значительной роли в растительном покрове исследованных сообществ, также как и высоко продуктивные сообщества (злаковые), которые являются мало распространенными в поясе горных тундр. Специализированные в узком диапазоне условий сообщества занимают локальные местообитания.

**Формирование и трансформация опада и подстилки горно-тундровых сообществ.** Непрерывный процесс создания органического вещества сопровождается его трансформацией. Обменные процессы в тундровых сообществах осуществляются с относительно большой скоростью за счет массы ежегодно отмирающих и активно разлагающихся ассимилирующих органов. Большая часть биогенных элементов находится в одревесневших частях кустарников и кустарничков, нарастание и разложение которых происходит крайне медленно. Поэтому тундровые сообщества в целом характеризуются не только крайне малой емкостью, но и низкой скоростью круговорота элементов (Ушакова, 1999; Андреяшкина, Пешкова, 2001; 2003).

Сообщества горной тундры Хибин отличаются от равнинных тундровых сообществ Кольского полуострова большим накоплением мортмассы (2.4...13.7 кг/м<sup>2</sup>), что в 2...5.5 раза превышает запасы фитомассы. Соотношение величин мортмассы и годичной продукции в исследованных сообществах составляет 15...27, что свидетельствует о низкой скорости разложения растительных остатков и застойности процессов разложения. По данным Н.И. Базилевич (1993, 1994) в горных тундрах скорость разложения растительных остатков наименьшая (соотношение - 20...50).

Масса опада определяется видовым составом, структурой и продуктивностью растительных сообществ. Максимальное количество опада характерно для злакового сообщества (около  $400 \text{ г/м}^2$ ), минимальное - для субниваального и лишайникового (около  $100 \text{ г/м}^2$ ). В структуре опада всех сообществ, кроме лишайникового, преобладают подземные органы. Низкая скорость разложения опада в горной тундре Хибин ( $20\%$  за год) обусловлена большой долей участия в нем медленно разлагающихся подземных органов, малым количеством в составе опада листопадных кустарничков и злаков, а также слабой биологической активностью почв из-за неблагоприятных климатических условий (табл. 2).

Запасы подстилки изменяются от  $2.3 \text{ кг/м}^2$  в лишайниковом до  $13.4 \text{ кг/м}^2$  в воронично-черничном сообществах. В злаковом сообществе, несмотря на максимальное поступление опада, запасы подстилки ( $6 \text{ кг/м}^2$ ) в 2.2 раза ниже, чем в воронично-черничном. Это обусловлено повышенной влажностью почвы и высокой скоростью разложения опада злаков. Отмечена значимая прямая связь запасов подстилки с ее влажностью ( $r=0.62$ ) и обратная - с температурой почвы на глубине  $10 \text{ см}$  ( $r=-0.98$ ).

Подстилка разлагается значительно медленнее, чем опад. На скорость и направленность разложения подстилки в горно-тундровых сообществах основное влияние оказывает температура и влажность почвы. Потеря массы подстилки при разложении в среднем за год составила в лишайниковом сообществе -  $2.5\%$ , в воронично-черничном -  $1.7$ , в злаковом -  $1.6$ , в субниваальном -  $1.1\%$  от исходного количества. Соотношение масс подстилки и опада, изменяющееся в исследованных сообществах от 14 до 51, является косвенным показателем интенсивности разложения опада (Гришина, 1986). Величина обратная этому коэффициенту свидетельствует о том, что процесс разложения характеризуется как застойный (2-4) в воронично-черничном и субниваальном, и как сильно заторможенный (5-7) - в лишайниковом и злаковом сообществах.

Таким образом, низкая скорость разложения опада в горной тундре обусловлена с одной стороны, большей долей в нем медленно разлагающихся подземных органов, небольшим количеством интенсивно разлагающихся ассимилирующих органов листопадных кустарничков и травянистых многолетников; с другой стороны - слабой биологической активностью почв из-за неблагоприятных климатических условий. Заторможенность процесса минерализации способствует консервации органического вещества и накоплению мощного органогенного горизонта в почве горной тундры.



Таблица 2

**Запасы опада, подстилки и скорость их разложения  
в горно-тундровых сообществах северо-восточного склона**

Структурные элементы	Субнивальное			Лишайниковое			Воронично-черничное			Злаковое		
	г/м <sup>2</sup>	%	% за год*	г/м <sup>2</sup>	%	% за год*	г/м <sup>2</sup>	%	% за год*	г/м <sup>2</sup>	%	% за год*
<b>Опад, всего</b>	86	100	20	105	100	20	266	100	20	431	100	40
Наземная часть опада, в том числе	41	48	30	62	59	27	118	44	33	213	49	61
<i>Ассимилирующие органы, всего</i>	34.5	40.1	-	57.0	54.3	-	94.9	35.7	-	213	49.4	-
Вечяозеленые	11.4	13.3	31	16.6	15.8	31	13.4	5.0	31	-	-	-
Листопадные	4.3	5.0	39	14.7	14.0	39	57.6	21.7	39	-	-	-
Травы	7.1	8.3	62	-	-	-	11.7	4.4	62	208	48.3	62
Мхи	7.4	8.6	18	0.3	0.3	18	2.3	0.9	18	4.6	1.1	18
Лишайники	4.3	5.0	20	25.4	24.2	20	9.9	3.7	20	-	-	-
<i>Одревесневшие органы</i>	6.6	7.7	10	4.9	4.7	10	22.9	8.6	10	-	-	-
Подземная часть опада	45	52	10	43	41	10	148	56	10	218	51	19
<b>Подстилка</b>	2369	100	1.1	226	100	2.5	13440	100	1.7	5979	100	1.6

Примечание \* - скорость разложения по убыли массы.

## Глава 5. Основные элементы продукционного процесса в сообществах горной тундры Хибин

Интенсивность фотосинтетического газообмена и его изменения в зависимости от внутренних и внешних факторов в значительной степени определяют биологическую продуктивность растений. Влияние комплекса внешних и внутренних факторов приводит к сдвигу общего баланса между такими процессами, как фотосинтез, дыхание, транспирация, экспорт и запасание ассимилятов, рост (Гамалей, 2004).

**Суточная и сезонная динамика  $\text{CO}_2$ -газообмена.** Начальным источником информации об особенностях фотосинтетической деятельности растений служат сведения о дневных (суточных) изменениях усвоения углекислоты.

На рис. 2 представлена суточная динамика  $\text{CO}_2$ -газообмена некоторых микрогруппировок на склонах разной экспозиции. Эти микрогруппировки выбраны по доминированию видов разных жизненных форм (вечнозеленые и листопадные кустарники и кустарнички, лишайники). Максимальные величины газообмена во всех микрогруппировках приурочены к первой половине дня. Однако на северо-восточном склоне освещенность в послеполуденные часы снижается быстрее, чем на юго-западном, что приводит к более раннему снижению интенсивности фотосинтеза. В предвечерние часы (17...19 ч.) в микрогруппировках с преобладанием листопадных кустарничков наблюдается второй небольшой подъем интенсивности газообмена или, как в микрогруппировках с доминированием вечнозеленых кустарничков - плавное снижение. Возможно, это связано с прогревом растительного покрова и создающимися оптимальными условиями для фотосинтетической деятельности. После 20-21 часа резко падают освещенность и температура, что сопровождается повышением относительной влажности воздуха, при этом усиливается дыхательная составляющая газообмена. Газообмен лишайниковых микрогруппировок четко следует за изменениями влажности воздуха, только в утренние часы при максимальной влажности, несмотря на невысокую температуру, их фотосинтез становится максимальным к 7...9 часам (Шмакова и др., 1996; Шмакова, 2005).

Для выявления характера суточной динамики  $\text{CO}_2$ -газообмена разных типов микрогруппировок были использованы усредненные величины газообмена, полученные по микрогруппировкам в разные годы исследований в соответствующие часы суток (рис. 3). Правомерность такого усреднения определяется небольшими различиями в величинах  $\text{CO}_2$ -газообмена за соответствующие часы в пределах биологического разброса (15-20%). Можно видеть почти одновременное начало положительного газообмена во всех случаях в утренние часы (4-6). Последовательность расположения групп по величинам максимального газообмена - от злаковой (300 мг  $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{ч}$ ),

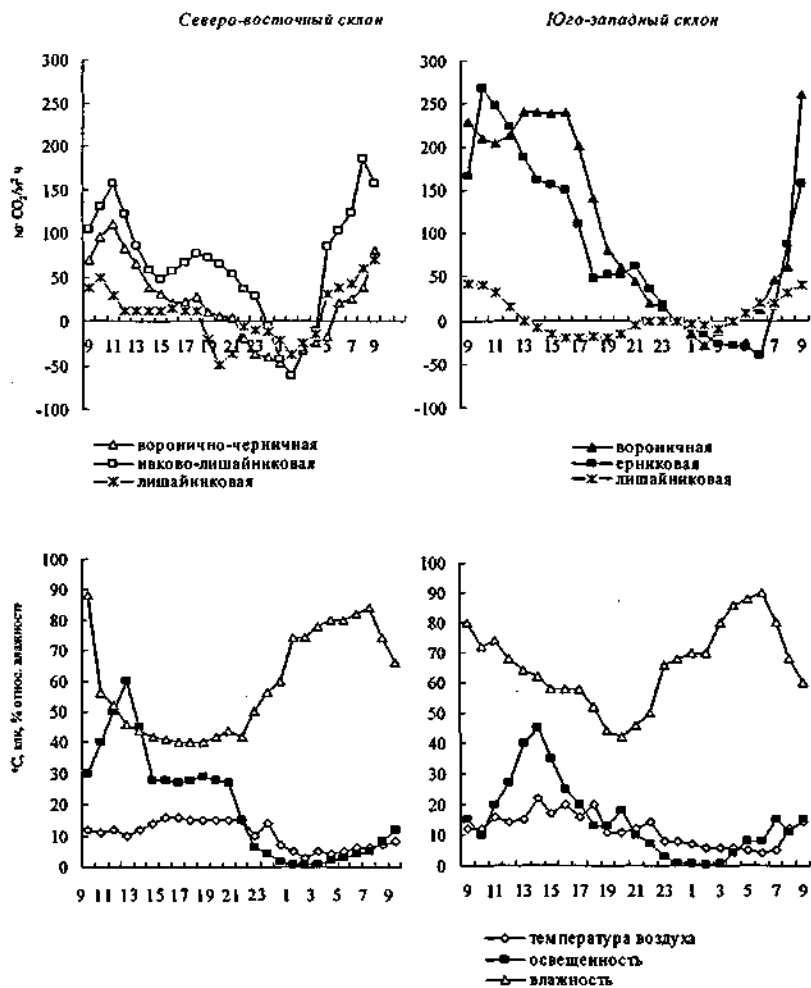


Рис. 2. Суточная динамика CO<sub>2</sub>-газообмена микрогруппировок сообществ горной тундры Хибин

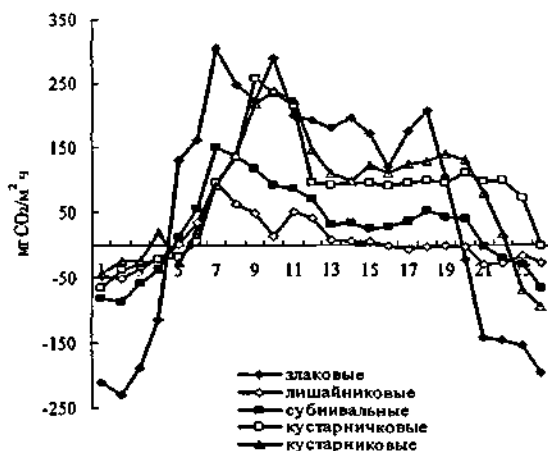


Рис. 3. Суточная динамика  $\text{CO}_2$ -газообмена в разных типах микрогруппировок сообществ горной тундры Хибин

кустарниковых и кустарничковых ( $250 \text{ mg CO}_2/\text{m}^2\text{ч}$ ), нивальных ( $150 \text{ mg CO}_2/\text{m}^2\text{ч}$ ) до лишайниковых – не более  $100 \text{ mg CO}_2/\text{m}^2\text{ч}$ . Четко выражен платообразный участок кривой газообмена с 14-15 до 19-20 часов – около нуля у лишайниковых, на низком уровне ( $25\text{-}30 \text{ mg CO}_2/\text{m}^2\text{ч}$ ) у нивальных, на почти одинаковом среднем уровне ( $100\text{-}150 \text{ mg CO}_2/\text{m}^2\text{ч}$ ) у кустарниковых и кустарничковых и менее выраженный (до  $200 \text{ mg CO}_2/\text{m}^2\text{ч}$ ) у злаковых. Переход к отрицательным ночным значениям газообмена растянут от 20 до 24 часов.

В отличие от данных, полученных ранее разными авторами для отдельного листа растения (Герасименко, Заленский, 1973; Лукьянова и др., 1986; Ледяйкина, 1987; Герасименко, Швецова, 1989; Mayo et al., 1973; Oechel, Sveinbjornsson, 1978; Tieszen et al., 1981) в нашем исследовании ни в одной микрогруппировке не обнаружено круглосуточного положительного наблюдаемого  $\text{CO}_2$ -газообмена в течение полярного дня. Не обнаружено также и четко выраженной дневной депрессии фотосинтеза - при повышенной температуры в послеполуденные часы происходит некоторое снижение и стабилизация интенсивности фотосинтеза. Растительный покров горных тундр Хибин во время полярного дня осуществляет видимое поглощение углекислоты в течение 18-20 часов. Во всех микрогруппировках в ночные часы выделение углекислоты преобладает над ее ассимиляцией в связи со

слабой освещенностью и смещением светового компенсационного пункта в сторону более высоких освещенностей (3-7 клк), по сравнению с отдельными листьями, а также с повышением дыхания подземной сферы сообществ.

Нами установлено, что суточный ход изменений углекислотного газообмена растительных микрогруппировок зависит не от уровня отдельных метеофакторов, а от их сложного взаимодействия. Применение многофакторного регрессионного анализа выявило наибольшую значимость относительной влажности и температуры воздуха на  $\text{CO}_2$ -газообмен, а также их взаимодействия. В большинстве микрогруппировок выявлена слабая положительная связь газообмена с освещенностью (Шмакова, 2005). В этом еще раз проявилось отличие газообмена целостного сообщества от отдельных листьев, для которых в суточных циклах была отмечена сильная зависимость фотосинтеза от освещенности.

Колебания температуры и, особенно, освещенности в течение сезона более значительны, чем в течение суток. В сезонном аспекте для всех микрогруппировок исследованных нами сообществ, кроме лишайниковых, наиболее высокий уровень ассимиляции  $\text{CO}_2$  получен в июле, когда температура воздуха редко снижается до нижней границы оптимума и большинство горно-тундровых видов находится в фазах цветения или начала плодоношения. Понижение уровня наблюдаемого газообмена начинается в начале августа, достигая в конце месяца значений, ненамного превышающих весенние. Однако следует отметить и некоторые характерные особенности. Так, в микрогруппировках с доминированием листопадных кустарников и кустарничков, снижение интенсивности газообмена относительно июльского максимума происходит на 25...50%, а при доминировании вечнозеленых кустарничков - на 15...25%. Объяснить это можно тем, что листья, ассимилирующие в течение одного сезона, с началом листопада быстрее теряют фотосинтетическую активность, поскольку в них ускоряются процессы старения. Многолетние хвоя и листья осенью продолжают ассимилировать углекислоту вплоть до заморозков и даже до выпадения снега, хотя и на низком уровне. Лишайниковые сообщества в силу ряда физиологических особенностей отличаются незначительными колебаниями интенсивности газообмена в сезоне, некоторое повышение ассимилирующей способности отмечено именно весной и осенью, когда повышена влажность воздуха и почвы. В злаковой микрогруппировке интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена держится на высоком уровне более длительный период сезона, что можно объяснить благоприятными условиями увлажнения и питания в местобитании этого сообщества.

Сезонные изменения ассимиляционной способности растений в значительной мере определяются эндогенными циклами и строгой зависимостью от фаз развития. Вероятно, поэтому в многовидовых сообществах, где присутствуют растения разных жизненных форм и ритмов

развития, не удается в сезонном цикле отметить четко выраженного периода максимальной фотосинтеза.

**Зависимость  $\text{CO}_2$ -газообмена от климатических факторов.** Для изучения зависимости  $\text{CO}_2$ -газообмена от основных факторов среды – освещенности и температуры воздуха в 3-мерном пространстве были построены поверхности отклика (сплайн-функций) наблюдаемого газообмена для разных типов микрогруппировок и местообитаний (экспозиция склона). Проекция сечений поверхности отклика дают представление об изменении зон оптимумов на протяжении периода вегетации.

На основе такого способа обработки всего массива полученных за годы исследований данных  $\text{CO}_2$ -газообмена выявлено, что зона оптимума максимальной фотосинтетической продуктивности для кустарничковых и злаковых микрогруппировок, независимо от условий местообитания имеет следующие координаты – 9-19°C и 20-45 клк. Лишайниковые микрогруппировки на склонах разной экспозиции характеризуются температурной зоной оптимума 10-15°C и более низким оптимумом освещенности – 10-25 клк.

По многолетним данным в начале и конце вегетации в дневные часы преобладают среднесуточные температуры ниже 10°C, в середине сезона (июль) - от 11 до 18...20°C, температуры выше 20°C отмечены только в ясные дни, которых в условиях Хибин не так много. Наиболее эффективное использование солнечной энергии в обычном для Кольской Субарктики диапазоне освещенностей (10...30 клк) происходит в среднем интервале температур 10...18°C.

Относительно постоянный уровень интенсивности фотосинтеза в условиях, наиболее характерных для вегетационного периода в горно-тундровом поясе Хибин, выявлен для микрогруппировок разного видового состава, что, по-видимому, определяет относительное постоянство величин продуктивности растительных сообществ. Это подтверждает мнение Х.Г. Тооминга (1968) о том, что растения, составляющие многовидовые ценозы, должны быть приспособлены к низкому уровню радиации, чтобы успешно фотосинтезировать без конкуренции за световую энергию. Согласно концепции максимальной продуктивности, углекислотный газообмен отдельного вида должен стремиться к максимально возможному значению в данных условиях среды. Однако на уровне многовидового сообщества это положение изменяется. Как показали наши исследования, световой компенсационный пункт  $\text{CO}_2$ -газообмена микрогруппировок смещен в сторону большей интенсивности света (3-7 клк), по сравнению с отдельным листом (1-1.5 клк). Интенсивность радиации приспособления для микрогруппировок также выше, чем для отдельного листа (Шамакова и др., 1996). Таким образом, *растительные микрогруппировки, по сравнению с отдельными листьями, способны более эффективно использовать световую*

энергию.

**Дыхательные затраты сообществ.** Процесс накопления органического вещества за счет поглощения углерода из атмосферы в результате фотосинтеза сопровождается его трансформацией при дыхании различных компонентов экосистемы и минерализации органического вещества с возвратом углерода в атмосферу. Поэтому определение потоков углекислого газа из подземной сферы (почвенное дыхание) и сообщества в целом (валовое дыхание) в данном исследовании представляет интерес как основная расходная статья для расчетов бюджета углерода.

Сравнение величин валового дыхания в сезонной динамике кустарничковых микрогруппировок разных местообитаний Хибин показало отсутствие достоверных различий между ними (50...76 мг  $\text{CO}_2/\text{гм}^2$  ч на юго-западном склоне и 73 мг  $\text{CO}_2/\text{м}^2$  ч на северо-восточном). Для лишайниковых микрогруппировок в первом местообитании - 38, а во втором - 51 мг  $\text{CO}_2/\text{м}^2$  ч, что связано с несколько более высокими значениями температуры и влажности на северо-восточном склоне. Валовое дыхание субнивальных микрогруппировок северо-восточной экспозиции изменяется в пределах 92...117 мг  $\text{CO}_2/\text{м}^2$  ч, что можно объяснить своеобразным видовым составом этих микрогруппировок (значительное количество мхов), способствующим сохранению влаги. Наибольшее значение валового дыхания отмечено у злаковой микрогруппировки - 265 мг  $\text{CO}_2/\text{м}^2$  ч в связи с повышенной влажностью подстилки, большой массой подземных органов и максимальным запасом почвенных микроорганизмов (Давыдов, Егоров, 2005).

Интенсивность дыхания почвы в кустарничковых микрогруппировках варьирует незначительно (24...42  $\text{CO}_2/\text{м}^2$  ч). Высокое дыхание почвы злаковой микрогруппировки (131  $\text{CO}_2/\text{м}^2$  ч) объясняется указанными выше для валового дыхания причинами. Дыхание почвы микрогруппировок в течение суток варьировало меньше, чем валовое дыхание (Шмакова, 1994; Шмакова и др., 1996). Суточная динамика дыхания почвы, независимо от видового состава, характеризуется вечерним или ночным максимумом (100...200 мг  $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{ч}$ ) в 22...23 ч или в 1...4 часа, что в 3...4 раза превышает послеобеденные значения (рис. 4).

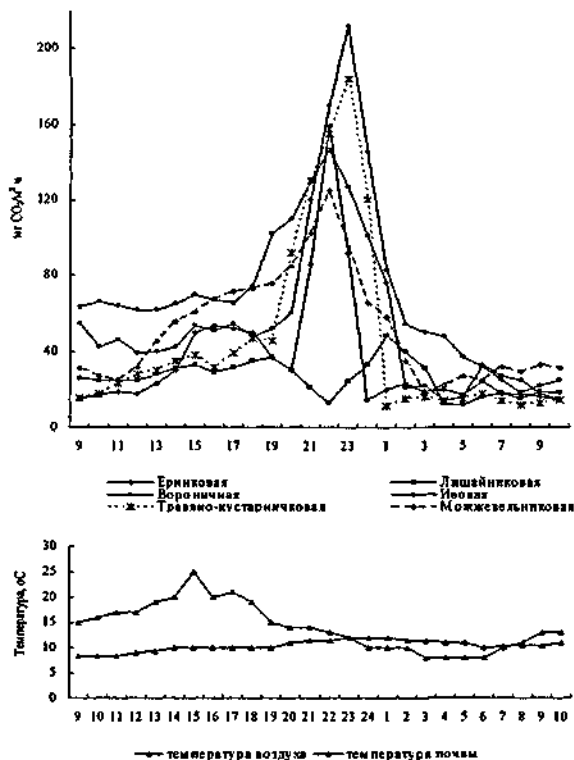


Рис. 4. Суточная динамика дыхания подземной сферы растительных микрогруппировок (на склоне юго-западной экспозиции)

Минимальные значения дыхания почвы совпадают со вторым вечерним максимумом поглощения  $\text{CO}_2$  растительным покровом, а последующее увеличение дыхания почвы - с прекращением фотосинтеза растений и повышенным дыханием корней в ночное время. Изменения температуры почвы в течение суток на глубине 5...10 см выражены слабо - незначительное повышение отмечено в вечерние и ночные часы и понижение - в утренние. При низкой температуре почвы - около  $5^{\circ}\text{C}$  - суточные колебания величин дыхания отсутствуют.

Для кустарничковых микрогруппировок нами выявлено наличие достоверной связи дыхания почвы с температурами почвы, воздуха и относительной влажностью ( $R^2=50...90\%$ ). Для лишайниковых микрогруппировок ведущими факторами являются только температура



почвы и относительная влажность воздуха ( $R^2=44...58\%$ ).

## **Глава 6. Компоненты углеродного цикла в сообществах горной тундры Хибин**

При оценке продукционных и деструкционных процессов в экосистемах и изучении углеродного цикла необходимы данные по содержанию углерода в различных органах растений и фракциях фитомассы. В литературе такие данные для тундровых сообществ практически отсутствуют.

**Содержание углерода в основных блоках биогеоценоза.** По нашим данным содержание углерода в горно-тундровых растениях колеблется от 35% до 53% на абсолютно-сухой вес, составляя следующий ранжированный ряд: кустарники и кустарнички > злаки > мохообразные > лишайники. Содержание углерода в надземной части фитомассы выше, чем в подземной. Ассимилирующие органы сосудистых растений содержат углерода, как правило, больше, чем стебли. В горно-тундровых сообществах Хибин усредненное содержание углерода в фитомассе составляет  $42.5 \pm 3.3\%$  (Ушакова, Шмакова, Королева, 2004).

Содержание углерода, в зависимости от структуры фитомассы и доминирующих в растительном покрове видов, составляет в общей фитомассе лишайникового сообщества  $110 \text{ г/м}^2$ , субнивального -  $272$ , злакового -  $1005$  и воронично-черничного -  $1041 \text{ г/м}^2$ . Годичная продукция общей фитомассы в сообществах закрепляет от  $40$  (субнивальное сообщество) до  $190 \text{ г/м}^2$  углерода (злаковое сообщество).

Для оценки эффективности работы фотосинтетического аппарата в сообществах использовали показатель удельной скорости накопления углерода на грамм ассимилирующих органов в сутки. Наиболее эффективно в этом отношении злаковое сообщество ( $0.044 \text{ г С/г}$  в сутки), в воронично-черничном сообществе  $1 \text{ г}$  листьев продуцирует  $0.033 \text{ г С/г}$ . Минимальная продукционная способность ассимилирующих органов отмечена в субнивальном ( $0.014 \text{ г С/г}$ ) и лишайниковом сообществах ( $0.008 \text{ г С/г}$ ).

Средневзвешенное содержание углерода в надземной части опада исследованных сообществ составляет  $44...48\%$ , в подземной -  $37...44\%$ . Опад ассимилирующих органов сосудистых растений содержит углерода несколько больше ( $44...52\%$ ), чем опад мхов и лишайников ( $37...45\%$ ). В целом, размеры поступления углерода с опадом в горно-тундровых сообществах низкие -  $37...190 \text{ г/м}^2$ . Для сравнения - в лесных сообществах с опадом поступает около  $300 \text{ г С/м}^2$  в год (Кобак, 1988). Во всех сообществах горной тундры (за исключением лишайникового) больше углерода поступает в почву с опадом подземной части фитомассы.

Содержание углерода в подстилке сообществ горной тундры Хибин --  $32...35\%$ . Подстилка воронично-черничного сообщества накапливает

больше всего углерода ( $4.7 \text{ кг/м}^2$ ), в два с лишним раза меньше ( $2.0 \text{ кг/м}^2$ ) подстилка злакового сообщества и совсем мало - подстилки субнивального ( $0.8 \text{ кг/м}^2$ ) и лишайникового ( $0.7 \text{ кг/м}^2$ ) сообществ.

Содержание углерода в минеральной части почвы зависит от величины и качества поступления опада, гидротермических условий, определяющих скорость и направленность разложения органического вещества, минералогического состава почвообразующих пород, интенсивности промывания почвы атмосферными осадками и миграции органоминеральных комплексов в профиле почв (Ушакова, 1999). Средневзвешенное содержание углерода для минеральной части профиля почвы колеблется от 12.9 до 2.2%, составляя в среднем 6%. Максимальное количество углерода накапливается в почве воронично-черничного сообщества ( $27 \text{ кг/м}^2$ ), минимальное - в лишайниковом ( $5.26 \text{ кг/м}^2$ ).

По величине суммарного накопления углерода во всех блоках сообщества размещаются в убывающем порядке: воронично-черничное > злаковое > субнивальное > лишайниковое (рис. 5).

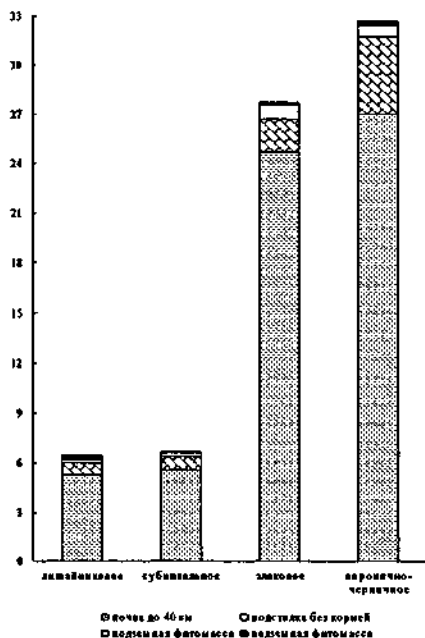


Рис. 5. Запасы и распределение углерода ( $\text{кг/м}^2$ ) в блоках биогеоценозов (на склоне северо-восточной экспозиции)

Накопление и перераспределение углерода по блокам биогеоценоза неравномерно: на долю почвы приходится от 81 до 87 % от общего запаса углерода в биогеоценозе, подстилки – не более 8...16%, фитомассы - всего 1...5%.

Таким образом, в одних и тех же биоклиматических условиях на однородной почвообразующей породе, но под разной по видовому составу, структуре и продуктивности растительностью, накопление и перераспределение углерода в биогеоценозах заметно различается. Величина его накопления в почве зависит от вида и количества опада, скорости и характера трансформации подстилки и интенсивности ее промывания атмосферными осадками.

**Основные потоки  $\text{CO}_2$  в сообществах.** Баланс углерода экосистемы складывается из суточных и сезонных циклов потоков углекислоты. Мы придерживаемся общих биологических позиций, принимая поглощение  $\text{CO}_2$  в процессе фотосинтеза положительным, а выделение в процессе дыхания - отрицательным (Кобак, 1988).

Валовая первичная продуктивность экосистемы (GPP) представляет собой разность между балансовым потоком углекислоты (наблюдаемый газообмен) и валовым дыханием экосистемы. Разность между GPP и дыханием автотрофов представляет собой чистую первичную продуктивность (NPP). Разность между чистой первичной продуктивностью и дыханием гетеротрофов дает величину чистой продуктивности сообщества (NEP).

Дневной поток углекислого газа над растительным покровом – сумма атмосферного и почвенного потоков. По нашим данным атмосферный поток в сообществах составляет 66...80%, а почвенный – 20...34% от дневного потока углекислоты. Траты органического вещества на дыхание корней в сутки не превышают 10...15 % от дневного потока углекислоты. В ночные часы дыхание надземных органов растений составляет 6...11% суммарного дневного потока  $\text{CO}_2$ . Величина NPP возрастает от 0.5 г  $\text{C}/\text{m}^2$  в сутки в лишайниковых сообществах, до 0.8 в кустарничковых и 1.6 г  $\text{C}/\text{m}^2$  в сутки в злаковых, что составляет 75...82% дневного потока углекислоты. Общие потери углерода на дыхание корней и ночное дыхание надземных органов не превышают 20...35% от суточной нетто-ассимиляции.

Валовая первичная продукция в сообществах изменяется от 0.84 до 2.77 г  $\text{C}/\text{m}^2$  в сутки. Валовое дыхание в лишайниковых и кустарничковых сообществах в 3.5 раза меньше, чем в злаковом, где оно составляет 90% от GPP.

В среднем за вегетационный сезон для исследованных сообществ валовая первичная продукция составляет +1.57 г  $\text{C}/\text{m}^2$  сут, валовое дыхание - 1.29 г  $\text{C}/\text{m}^2$  сут, чистая продуктивность сообщества +0.27 г  $\text{C}/\text{m}^2$  сут. Эти величины согласуются с данными для российских тундр (Замолодчиков,

2003) – соответственно +1.77, -1.52, +0.24 г С/м<sup>2</sup> сут. (знаки изменены в соответствии с принятыми нами), а также для арктических тундр Аляски (Oechel et. al., 1993).

Используя многолетние экспериментально полученные величины наблюдаемого СО<sub>2</sub>-газообмена, валового дыхания сообществ и дыхания почвы в суточной и сезонной динамике, а также запасы фитомассы, годичного прироста, опада и подстилки, мы рассчитали первичную валовую и чистую продукции, составили схемы баланса углерода для семи сообществ горной тундры Хибин.

Для примера здесь приведена схема баланса углерода для наиболее распространенного воронично-черничного сообщества (рис. 6). Левая часть схемы представляет собой потоки углерода в системе «атмосфера-фитоценоз-почва» во внутригодичном цикле, правая – запасы углерода в основных блоках биогеоценоза и его круговорот в годовом цикле по данным процессов минерализации опада, подстилки и гумуса почв. Для других исследованных сообществ, где наиболее подробно изучены процессы трансформации органического вещества, данные представлены в табл. 3. Величина валовой первичной продуктивности сообществ (66...224 г С/м<sup>2</sup> в год) зависит от фотосинтетической активности доминирующих видов, структуры фитомассы и длительности вегетационного периода. В условиях горной тундры Хибин соотношение NPP/GPP, дающее представление о доле потерь органического вещества на дыхание автотрофов, изменяется от 0.53 до 0.74 (в среднем – 0.64). Выявлено, что в сообществах (злаковое и цетрариево-осоковое), где в структуре надземной фитомассы преобладают ассимилирующие органы (более 70%), дыхание автотрофов составляет 43...47% от валовой первичной продукции; там, где преобладают многолетние одревесневшие органы кустарников и кустарничков – не выше 30%. Следует отметить, что чем выше затраты углерода на дыхание растений, тем меньше время его пребывания в фитомассе – 6...8 лет, при меньших затратах на автотрофное дыхание время релаксации углерода увеличивается до 10...15 лет.

Доля дыхания гетеротрофных организмов максимальна (до 50% от GPP) в сообществах с высокой удельной скоростью формирования органического вещества, приуроченных к местообитаниям с хорошими условиями увлажнения и минерального питания и, соответственно, большими запасами микроорганизмов в почве (Давыдов, Егоров, 2005). Лимитирование гетеротрофной составляющей в лишайниковых и кустарничково-лишайниковых сообществах (не более 40% от GPP) связано с наличием больших пятен пустоши, сухостью подстилки, низкой продуктивностью доминирующих видов, которые не обеспечивают транслокации достаточного количества органического вещества в подземную сферу, снижая биологическую активность почвы. Кроме того, возможно закрепление углерода в медленно разлагающихся многолетних

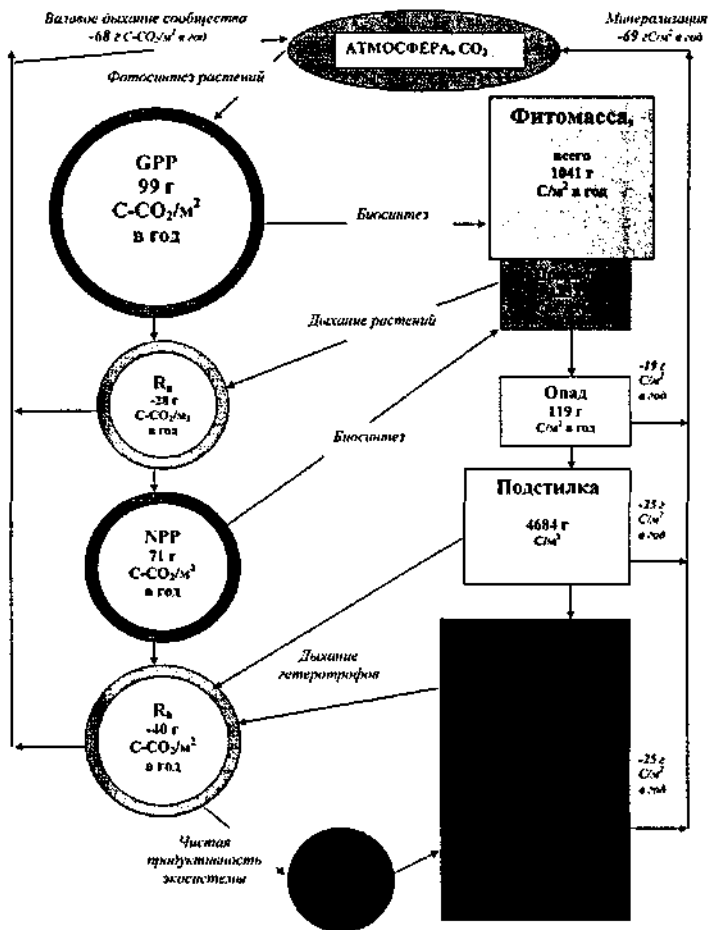


Рис. 6. Баланс углерода в воронично-черничном сообществе (на склоне северо-восточной экспозиции)

Таблица 3

Показатели баланса углерода в растительных сообществах  
на склоне северо-восточной экспозиции

Показатели, г С/м <sup>2</sup> год	Лишай-никовое	Субни-вальное	Воро-нично-чернич-ное	Злако-вое
<b>Внутригодовой цикл углерода</b>				
Валовая первичная продуктивность (GPP)	66	76	99	224
Автотрофное дыхание (R <sub>A</sub> )	21	33	28	96
Чистая первичная продуктивность (NPP)	45	43	71	128
Гетеротрофное дыхание (R <sub>H</sub> )	27	23	40	107
Валовое дыхание (R)	48	56	68	203
% потерь при дыхании от GPP	73	74	69	91
Чистая продуктивность сообществ (NEP)	18	20	31	21
Суммарный поток из подземной сферы (R <sub>s</sub> )	34	33	50	132
<b>Годовой цикл углерода</b>				
Содержание в фитомассе	463	272	1041	1004
Содержание в годичной продукции	47	39	125	190
Содержание в опаде	45	37	119	190
Выделение из опада при разложении	8	6	19	57
Содержание в подстилке	723	830	4684	2022
Выделение из подстилки при разложении	32	9	25	47
Содержание в гумусе почвы	5260	5612	27035	24708
Выделение из почвы	2	24	25	85
Общее выделение при минерализации	42	39	69	189
% потерь при минерализации от общих запасов в биогеоценозе	0,8	0,6	0,2	0,7

одревесневших органах. Нами показано, что чем больше величина гетеротрофного дыхания сообщества, тем меньше углерода закрепляется в

подстилке (например, в злаковом  $R_H$  - 107 г  $C/m^2$  год при запасе  $C$  в подстилке 2 кг/ $m^2$ ; в воронично-черничном – дыхание гетеротрофов 40 г  $C/m^2$  год и в подстилке - 4.7 кг  $C/m^2$ ).

Исследованные сообщества по доле затрат ассимилированного углерода на валовое дыхание можно условно разделить на группы: 1) свыше 60% от GPP (кустарничковые с доминированием вороники); 2) свыше 70% (лишайниковые); 3) свыше 90% (злаковые). Соответственно этому соотношению распределились величины NEP. В сообществах первой группы величина NEP максимальна – 30...42 г  $C/m^2$  год (31...39% от GPP); во второй группе – 18...20 г  $C/m^2$  год (26...27% от GPP); в третьей – 4...21 г  $C/m^2$  год (5...9% от GPP). NEP исследуемых растительных сообществ в большей степени ингибируется дыхательной составляющей, как растительной, так и почвенной компоненты.

Таким образом, в растительных сообществах горной тундры Хибин фотосинтетическая ассимиляция углерода превышает затраты на валовое дыхание, то есть идет накопление углерода, и с биологических позиций баланс положителен (нетто-сток), составляя 4...42 г  $C/m^2$  год. Наиболее распространенные в поясе горных тундр (лишайниковые, воронично-лишайниковые, воронично-ерниковые и воронично-черничные) сообщества отличаются невысокими затратами углерода на дыхание растений и гетеротрофных организмов, большим временем релаксации углерода в фитомассе, большими величинами NEP. Злаковое и субнивальные (цетрариево-осоковое и гарриманеллиево-лишайниковое) сообщества, мало распространенные в растительном покрове горных тундр, характеризуются максимальными скоростями большинства показателей круговорота углерода и, вероятно, функционируют в переходном режиме близком к стационарному. Это подтверждают невысокие величины NEP, максимальные значения валового дыхания сообщества и автотрофного дыхания.

Данные по круговороту углерода во внутригодичных циклах, полученные по данным  $CO_2$ -газообмена, согласуются с данными годового цикла круговорота углерода по разложению органического вещества опада, подстилки и почвы. Суммарная величина высвобождения углерода при минерализации опада, подстилки и гумуса почвы оказалась наибольшей в злаковом сообществе, в 2.7 раза ниже в воронично-черничном и самая низкая – в субнивальном и лишайниковом сообществах. Однако доли потерь углерода в атмосферу от его запасов в почве, подстилке и опаде оказались наибольшими в лишайниковом (0.8%, в связи с высокой скоростью разложения подстилки и незначительным содержанием углерода в гумусе почвы) и в злаковом сообществах - (0.7%, благодаря высокой продуктивности и большому количеству опада). Минимальная доля потерь углерода – в воронично-черничном сообществе (0.2%). Величина потребления углерода на образование годичной продукции и его выделения в

атмосферу оказалась выше всего в злаковом сообществе ( $190 \text{ г C/m}^2$  год закрепляет годовичная продукция и  $189 \text{ г C/m}^2$  выделяется в атмосферу в процессе минерализации), а самая низкая – в гарриманеллиево-лишайниковом сообществе ( $39$  и  $39 \text{ г C/m}^2$ ). Это свидетельствует о сбалансированности круговорота углерода в годовом цикле. В лишайниковом и воронично-черничном сообществах затраты углерода на образование годовичной продукции превышают величину его возврата в атмосферу ( $47$  и  $42$  в первом и  $125$  и  $69 \text{ г C/m}^2$  - во втором). Наиболее интенсивно на сток углерода работает воронично-черничное сообщество, что и обуславливает накопление больших запасов углерода в подстилке ( $4.7 \text{ кгC/m}^2$ ) и гумусе почвы ( $27 \text{ кг C/m}^2$ ).

Растительные сообщества горной тундры Хибин занимают особое положение в системе представлений о балансе углерода. Их аazonальное положение, климатические особенности гор и большая значимость микрорельефа определяют их функционирование в режиме стока углерода в течение вегетационного периода.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кольский полуостров своеобразно выделяется среди регионов Севера России почти равным соотношением по площади тундровых и лесотундровых экосистем (соответственно  $40\%$  и  $50\%$ ). Согласно ландшафтному подразделению тундровых и лесотундровых экосистем России (Честных и др., 1999), на долю горных тундр на Кольском полуострове приходится около  $8\%$  площади зональных сообществ или  $13\%$  с учетом интразональных сообществ (болота и речные поймы). В других регионах тундровой и лесотундровой зоны России горные тундры составляют от  $16$  до  $50\%$ , максимальные площади отмечены на Полярном Урале.

Методологической основой настоящей работы стал системный подход, включающий изучение структурно-функциональной организации растительного сообщества, динамики продукционного и деструкционного процессов, баланса углерода. Экспериментальной базой послужили многолетние мониторинговые исследования запасов и структуры фитомассы,  $\text{CO}_2$ -газообмена, комплекса фитосенотических и эколого-физиологических процессов в кустарничковых, кустарничково-лишайниковых и травяных сообществах горно-тундрового пояса Хибин. Настоящая работа является комплексным многосторонним исследованием структурно-функциональной организации растительного сообщества по накоплению и трансформации органического вещества, выявлению особенностей углеродного цикла. В отличие от подобных исследований (известных в литературе) нами использованы детальные физиологические характеристики (интенсивность



CO<sub>2</sub>-газообмена, содержание пигментов, углерода) на разных уровнях организации - отдельных органов растений, микрогруппировок, являющихся наименьшими структурными единицами сообщества, и сообществ в целом. Исследования физиологических параметров проведены в суточной и сезонной динамике в течение нескольких вегетационных сезонов на одних и тех же участках растительного покрова на основе предварительного детального геоботанического описания.

В результате наших исследований показано, что микрогруппировки горно-тундровых сообществ Хибин представляют собой элементарную структурную единицу продуктивности, между которыми выявлена наибольшая вариабельность показателей и зависимость биологической продуктивности от климатических факторов. При переходе на более высокий уровень организации - к сообществу, слагаемому микрогруппировками, - диапазон изменений параметров продуктивности сужается, различия становятся менее выраженными. Таким образом, растительные микрогруппировки, которые явились основным структурным объектом исследования работы, следует рассматривать, как основу разнообразия сообществ по продуктивности.

Запасы фитомассы в исследованных нами сообществах горной тундры Хибин укладываются в общий диапазон изменений по всем типам зональных и аazonальных сообществ Кольского полуострова - 400-2700 г/м<sup>2</sup>. Относительная доля годичного прироста от запасов общей фитомассы составляет не более 8-19% и не различается в условиях равнинных и горных тундровых сообществ. Сравнение с другими аazonальными сообществами горных тундр России и Норвегии показало сопоставимость полученных нами данных по этим показателям.

Запасы мортмассы в горных тундрах Хибин в 2...5 раз превышают запасы фитомассы, тогда как в равнинных тундрах Кольского полуострова это превышение составляет не более 1.2...2 раза. Величина отношения мортмассы к годичной продукции в изученных нами сообществах свидетельствует о застойности процесса разложения растительных остатков.

Тундра и лесотундра, составляя по площади около 8% от всех наземных экосистем, по сумме запасов двух основных пулов углерода (в почве и фитомассе) занимают одно из ведущих мест среди остальных биомов Земного шара. На них приходится 13.7% от общего количества углерода, аккумулированного в почве (Карелин и др., 1994; Честных и др., 1999). Причем на европейскую часть России - около 21% общих запасов почвенного углерода, большая часть которого сосредоточена в Восточно-Европейской тундре (17%), на Кольский полуостров и Полярный Урал приходится лишь 4%.

Средние запасы углерода по расчетным оценкам в почвах горных тундр Кольского полуострова составляют 5.33 кг/м<sup>2</sup>, а для Российских тундр

в целом этот показатель равен  $10.3 \text{ кг/м}^2$ , в почве тундровых сообществ Аляски запасы углерода варьируют от  $14.2$  до  $32.4 \text{ кг/м}^2$  (Честных и др., 1999). По нашим данным в почве изученных сообществ запасы углерода составляют  $5.3$ - $27.0 \text{ кг/м}^2$  (Ушакова, Шмакова, Королева, 2004). Таким образом, по запасам углерода в почве горно-тундровые биогеоценозы Хибин хорошо согласуются со всеми имеющимися оценками, как для зональных равнинных, так и для других горно- тундровых биогеоценозов России.

В исследованных биогеоценозах Хибин запасы углерода в фитомассе и годичной продукции наиболее близки аналогичным показателям для горных тундр Полярного Урала (соответственно  $652$  и  $97 \text{ г/м}^2$  и  $625$  и  $81 \text{ г/м}^2$ ), что в  $1.2$  раза меньше, чем по России в целом, и в  $1.3$ - $1.4$  раза больше, чем в тундровых равнинных сообществах Кольского полуострова (Карелин и др., 1995).

В различных типах исследованных сообществ Хибин нами была подтверждена связь между проективным содержанием хлорофилла (ХИ) и годичной продукцией органического вещества. Наиболее высокие значения корреляции по ХИ отмечены для растительных сообществ с доминированием трав, что связано с особенностями ассимилирующих органов этой жизненной формы и отсутствием одревесневших органов в надземной фитомассе. Производительность хлорофилла в среднем в изученных сообществах Хибин составляет около  $100 \text{ кг}$  углерода на  $1 \text{ кг}$  хлорофилла в год. При такой эффективности работы один грамм хлорофилла создает  $100\text{...}300 \text{ г}$  сухого органического вещества в год, причем наибольшая производительность выявлена в кустарничковых сообществах. В среднем за вегетационный период растительностью любой ботанико-географической зоны России аккумулируется около  $145 \text{ кг}$  углерода на  $1 \text{ кг}$  хлорофилла (Мокроносов, 1994).

В горной тундре Хибин растения с высокой фотосинтетической активностью (злаки и травянистые многолетники) обычно не доминируют в растительном покрове наиболее распространенных кустарничковых и кустарничково-лишайниковых сообществ. В них доминируют виды со средним или низким уровнем фотосинтеза (главным образом вечнозеленые кустарнички, мхи и виды лишайнобиоты), но с большей продолжительностью активности ассимилирующих органов, чем у трав, в более широком диапазоне температур, особенно в низкотемпературной области (Лукьянова, Булычева, 1983; Лукьянова и др., 1986). Эти виды способны полностью реализовать онтогенетический потенциал продуктивности. Травяные сообщества мало распространены в поясе горных тундр, поэтому, несмотря на высокую фотосинтетическую активность доминирующих в них видов, не вносят заметного вклада в общую продуктивность растительного покрова. По-видимому, для реализации потенциальных возможностей высокопродуктивных видов растений благоприятные условия складываются

в ограниченном числе местообитаний (западины с хорошим водообеспечением, приуроченные к аккумулятивно-элювиальному элементу ландшафта).

Таким образом, поддерживается относительное постоянство функционирования, позволяющее сообществам существовать на некотором среднем уровне продуктивности, что связано с особенностями микроклимата местообитаний, где создаются условия, оптимальные для большинства видов со средними значениями фотосинтетической активности. По-видимому, это один из путей функциональной адаптации на уровне сообществ к экстремальным климатическим условиям горных тундр. Аналогичные закономерности выявлены в отношении микрогруппировок внутри сообществ: микрогруппировки с максимальной продуктивностью не играют заметной роли в формировании первичной продукции сообществ.

Исследование основных характеристик углекислотного газообмена позволило нам выявить отличительные черты сообществ по сравнению с отдельным листом растения. Во-первых, ни в одной микрогруппировке не обнаружено круглосуточного наблюдаемого фотосинтеза в течение полярного дня, а также и четко выраженной дневной депрессии фотосинтеза. Во-вторых, световой компенсационный пункт  $\text{CO}_2$ -газообмена микрогруппировок смещен в сторону большей интенсивности света, по сравнению с отдельным листом. Интенсивность радиации приспособления для микрогруппировок также выше, чем для отдельного листа. Это свидетельствует о более эффективном использовании растительными микрогруппировками света, что представляет собой еще один пример постоянства функционирования целого сообщества (как и распределение хлорофилла по площади), в котором целое не только отличается от частей, но и не всегда может быть объяснено на основе знаний об отдельных частях.

На уровне сообществ ведущими климатическими факторами для фотосинтетической активности являются температура и относительная влажность воздуха, свет не выступает ограничивающим фактором. В условиях сложного микрорельефа и мозаичности растительного покрова изученные микрогруппировки и сообщества горной тундры Хибин в зависимости от видового состава и структуры фитомассы характеризуются различной интенсивностью и динамикой физиологических процессов. Так, микрогруппировки с доминированием листопадных кустарников, кустарничков и травянистых многолетников имеют относительно высокую скорость фотосинтеза, и соответственно более высокую продуктивность, чем те, где доминантами являются вечнозеленые кустарнички и лишайники.

Невозможно идентифицировать один из факторов, который наиболее важен для продуктивности отдельных микрогруппировок: это зависит от видового состава и изменяется от года к году. Каждый вид или группа видов компенсаторно реагируют на сезонные и годичные изменения климата,

поэтому продуктивность и величины других показателей жизнедеятельности сообществ более выравнены, чем у отдельных видов и микрогруппировок, что способствует стабильности процессов в экосистемах и дает возможность сосуществовать в них видам с различными реакциями на условия среды.

Полученные в настоящей работе величины фотосинтетической продуктивности и деструкции органического вещества позволили составить схемы бюджета углерода для исследованных типов растительных сообществ горно-тундрового пояса Хибин. Исследованные сообщества по доле затрат ассимилированного углерода на валовое дыхание можно условно разделить на группы: 1) свыше 60% от GPP (кустарничковые с доминированием вороники); 2) свыше 70% (лишайниковые); 3) свыше 90% (злаковые). Соответственно этому соотношению распределились величины NEP. NEP исследуемых растительных сообществ в большей степени ингибируется дыхательной составляющей, как растительной, так и почвенной компоненты. В растительных сообществах горной тундры Хибин фотосинтетическая ассимиляция углерода превышает затраты на валовое дыхание, то есть идет накопление углерода, и с биологических позиций баланс положителен (нетто-сток).

Данные по круговороту углерода в сезонных циклах, полученные по CO<sub>2</sub>-газообмену, согласуются с показателями годового цикла круговорота углерода, полученными при разложении органического вещества опада, подстилки и почвы. Доля потерь углерода в атмосферу в процессе минерализации от его суммарных запасов в почве, подстилке и опаде оказалась наибольшей в лишайниковом и злаковом сообществах, а минимальная – в воронично-черничном.

Диапазон первичной продуктивности биогеоценозов горно-тундрового пояса Хибин определяется не наиболее продуктивными травяными растительными сообществами, а наиболее распространенными как в горных, так и в зональных тундрах Кольского полуострова кустарничковыми и кустарничково-лишайниковыми.

В Хибинах круглосуточный полярный день длится почти половину вегетационного периода, что, по мнению Н.А. Аврорина (1936) можно рассматривать как одно из оснований для рассмотрения горных тундр достаточно хорошей моделью более северных широтных (зональных) тундр. Полного тождества здесь нет, но его не бывает и в природе. Однако есть общие черты – тип тундровых условий и растительности, которому соответствуют тундры Хибин. Горно-тундровые сообщества Хибин имеют черты сходства с сообществами зональных тундр высокой Арктики – значительное число общих видов, наличие кустарников и кустарничков распростертых форм, упрощенная вертикальная структура, высокая мозаичность горизонтальной структуры растительного покрова. Своеобразие климатических факторов в сочетании с орографией местности

обуславливают особые условия микрорельефа в горных тундрах по сравнению с зональными равнинными типами тундр. Сравнительный анализ величин первичной продуктивности по горно-тундровым сообществам Кольского полуострова, Полярного Урала и других регионов Арктики и Субарктики, а также зональным тундровым и лесотундровым сообществам выявил достаточно хорошую согласованность этих данных. Наши результаты по горным тундрам Хибин входят в диапазон изменений величин первичной продуктивности этих регионов, что может служить основанием для их использования в качестве варианта модели продуктивности широтных тундр.

## ВЫВОДЫ

1. Первичная продуктивность сообществ горной тундры Хибин определяется массой органического вещества, создаваемого в растительных микрогруппировках, где доминируют виды со средним диапазоном фотосинтетической активности. Микрогруппировки, где доминируют высокопродуктивные виды, не играют заметной роли в растительном покрове и не вносят существенного вклада в общую продуктивность сообществ горной тундры.

2. Запасы общей фитомассы сообществ горной тундры Хибин варьируют от 700 до 2400 г/м<sup>2</sup>, из которых 40...70% - подземные органы. Годичная продукция органического вещества составляет 9...18% от запаса общей фитомассы, при этом прирост надземной фитомассы - 45...214 г/м<sup>2</sup> год. Минимальная первичная продуктивность характерна для сообществ автономных ландшафтов.

3. Запасы мортмассы в сообществах горной тундры Хибин в 2...5 раз превышают запасы фитомассы. Соотношение величин мортмассы и годичной продукции свидетельствует о застойности процессов разложения органического вещества. Скорость разложения опада составляет в среднем за год 20%, а подстилки - 1...2.5%.

4. Микрогруппировки горно-тундровых сообществ Хибин представляют собой элементарную структурную единицу продуктивности растительных сообществ, на уровне которых проявляется наибольшая вариабельность показателей биологической продуктивности и их зависимость от климатических факторов. При переходе на более высокий уровень организации - к сообществам - диапазон изменений параметров продуктивности сужается, различия становятся менее выраженными.

5. Ведущими климатическими факторами фотосинтетической продуктивности горно-тундровых сообществ являются температура и относительная влажность воздуха, в то время как для отдельных листьев ведущий фактор - свет. На уровне сообщества в отличие от отдельных листьев выявлено отсутствие круглосуточного положительного CO<sub>2</sub>-газообмена в течение полярного дня.

6. Для сообществ горной тундры показана возможность использования косвенных методов (по хлорофильному индексу) для корректной оценки годичной продукции на основании выявленной прямой связи между проективным содержанием хлорофилла и формированием органического вещества.

7. Распределение углерода по блокам горно-тундровых биогеоценозов неравномерно: максимальное количество углерода сконцентрировано в почве - 81...87%, в подстилке – не более 8...16%, в надземной фитомассе – 1...5%, в подземной – 2...4%.

8. Круговорот углерода в сезонных (по  $\text{CO}_2$ -газообмену) и годовых (по минерализации опада и детрита) циклах изученных сообществ сбалансирован. Для оценки потоков углерода при локальных мониторинговых исследованиях в тундровых биогеоценозах с высокой мозаичностью растительного покрова возможно использование данных  $\text{CO}_2$ -газообмена.

9. Наиболее распространенные растительные сообщества пояса горных тундр функционируют в направлении стока углерода, что способствует формированию почв с большим количеством закрепленного углерода; мало распространенные в поясе горных тундр сообщества (с преобладанием трав) - в переходном режиме, близком к стационарному.

#### Основные публикации:

1. Политова Н.Ю., Лукьянова Л.М. Фотосинтез и сезонное развитие некоторых видов сложноцветных // Почвенно-ботанические исследования в Кольской Субарктике. - Апатиты, 1986. - С. 59-63.
2. Политова Н.Ю. Структура и запас фитомассы в горной кустарничковой тундре Хибин // Почвообразование на Кольском Севере. - Апатиты, 1989. - С. 81-89.
3. Лукьянова Л.М., Политова Н.Ю., Локтева Т.Н., Бульчева Т.М. Содержание белка в растениях Хибинских гор // Растительные ресурсы. - 1989. - Т. 25. - В. 3. - С. 393-398.
4. Лукьянова Л.М., Политова Н.Ю., Пономаренко Т.Н., Бульчева Т.М., Никонов В.В., Кудрявцева О.В. On productivity of the phytocoenoses of the mountain tundra of the Khibiny // Arctic Research. Advances and prospects. Part 2. - 1990. - P. 252-253.
5. Лукьянова Л.М., Политова Н.Ю., Пономаренко Т.Н., Бульчева Т.М., Никонов В.В., Кудрявцева О.В. О продуктивности фитоценозов горной тундры Хибин // Экология. - 1990. - № 4. - С. 29-36.
6. Политова Н.Ю. Запас фитомассы и некоторые аспекты продукционного процесса в сообществах горной тундры Хибин. Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.16.). - Л., 1990. - 19 с.
7. Лукьянова Л.М., Политова Н.Ю., Бульчева Т.М., Пономаренко Т.Н.

- Пигментный аппарат листьев растений разных растительных поясов Хибинских гор // Ботанические исследования за Полярным кругом. - Апатиты, 1990. – С. 107-134.
8. Политова Н.Ю., Лукьянова Л.М. CO<sub>2</sub>-газообмен и продуктивность сообществ горной тундры Хибин // Плодородие почв и продуктивность фитоценозов. - Апатиты, 1991. – С. 72-85.
  9. Политова Н.Ю. CO<sub>2</sub>-газообмен и годичная продукция в сообществах горной тундры Хибин // Ботан. журн. - 1991. - Т. 76. - № 2. – С. 217-225.
  10. Лукьянова Л.М., Шамакова Н.Ю., Булычева Т.М., Кудрявцева О.В., Пономаренко Т.Н. Анатомо-физиологическая характеристика ассимилирующих органов растений Хибин и Центрального Кавказа // Влияние внешних факторов на устойчивость, рост и развитие растений. - Петрозаводск, 1992. – С. 179-189.
  11. Шамакова Н.Ю., Лукьянова Л.М., Булычева Т.М., Пономаренко Т.Н., Кудрявцева О.В. Листовой и хлорофилльный индексы – показатели формирования органического вещества в сообществах горной тундры Хибин // Биологическая продуктивность и почвообразование в лесных и тундровых фитоценозах. - Апатиты, 1993. – С. 6-21.
  12. Шамакова Н.Ю. Дыхательный газообмен подземной сферы тундровых сообществ как элемент продукционного процесса // Почвообразование и фотосинтез растений в Кольской Субарктике. - Апатиты, 1994. - С. 78-88.
  13. Шамакова Н.Ю., Лукьянова Л.М., Булычева Т.М., Кудрявцева О.В. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. Апатиты, 1996. - 125 с.
  14. Шамакова Н.Ю., Кудрявцева О.В. Состояние пигментного комплекса ассимилирующих органов растений в условиях аэротехногенного загрязнения // Проблемы адаптации растений в Субарктике. - Апатиты, 1997. – С. 79-88.
  15. Лукьянова Л.М., Пономаренко Т.Н., Шамакова Н.Ю., Булычева Т.М., Кудрявцева О.В. Продукционный процесс растений рода *Primula* в Хибинах. - Апатиты, 1997. – 31 с.
  16. Костюк В.И., Шамакова Н.Ю., Кашулин П.А., Жиров В.К. Влияние сроков посадки картофеля на величину и качество урожая картофеля на Кольском полуострове // Аграрные науки. - 2001. - № 1. - С. 16-17.
  17. Кудрявцева О.В., Шамакова Н.Ю., Кузьмин А.В. Количественно-анатомическая и продуктивная характеристики ассимилирующих органов растений-доминантов горных тундр Хибин // Ботан. журн. - 2001. - Т. 86. - № 9. – С. 108-115.
  18. Шамакова Н.Ю., Кудрявцева О.В. Сравнительная оценка листового и хлорофилльного индексов для определения годичной продукции органического вещества в сообществах горной тундры Хибин // Ботан.

- журн. – 2002 а - Т. 87. - № 3. – С. 85-98.
19. Шмакова Н.Ю., Кудрявцева О.В. Запас и структура фитомассы растительных сообществ горной тундры Хибин// Ботан. журн. – 2002 б. - Т. 87. - № 6. – С.84-91.
  20. Ушакова Г.И., Шмакова Н.Ю., Королева Н.Е. Влияние условий местообитания на структуру и продуктивность растительных сообществ горной тундры Хибин (Мурманская область) // Бюллетень МОИП. - 2002. - Т. 107. - В. 6. – С. 41-48.
  21. Кудрявцева О.В., Шмакова Н.Ю., Кузьмин А.В., Беляевский А.Т. Исследования хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях аэротехногенного загрязнения на Кольском полуострове // Растительность и растительные ресурсы Европейского Севера России. – Архангельск, 2003. – С.185-187.
  22. Ushakova G.N., Shmakova N.J., Koroleva N.E. Spatial analysis of soil, vegetation, productivity, and carbon stored in mountain tundra ecosystems, Khibiny Mountains, Russia // Polar Geography. – 2003. – V. 27. – N. 3. – pp. 210-224.
  23. Ушакова Г.И., Шмакова Н.Ю., Королева Н.Е. Влияние видового состава и структуры растительных сообществ на накопление углерода в горных и предгорных биогеоценозах Хибин (Мурманская область) // Бюллетень МОИП. - 2004. – Т. 109. – В. 2. – С. 57-65.
  24. Шмакова Н.Ю. Продуктивность злаково-кустарничково-моховых сообществ в окрестностях пос. Баренцбург (Шпицберген) // Комплексные исследования природы Шпицбергена. - Апатиты, 2005а. – В. 5. - С. 519-525.
  25. Королева Н.Е., Константинова Н.Е., Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П., Шмакова Н.Ю., Давыдов Д.А. Комплексные исследования Полярно-альпийского ботанического сада-института на архипелаге Шпицберген // Комплексные исследования природы Шпицбергена. - Апатиты, 2005б. – В. 5. - С. 396-404.
  26. Шмакова Н.Ю. Экологические аспекты углекислотного газообмена сообществ горной тундры Хибин // Ботан. журн. – 2005в. - Т. 90. - № 12. – С.57-67.
  27. Костюк В.И., Вихман М.И., Кашулин П.А., Шмакова Н.Ю., Жиров В.К., Кизеев А.Н. Влияние избыточных доз меди на фотосинтетический аппарат растений овса // Агрохимия.- 2005г.- № 12 - С. 51-58.
  28. Ушакова Г.И., Шмакова Н.Ю., Королева Н.Е. Влияние видового состава, структуры и продуктивности растительных сообществ на накопление макроэлементов в горно-тундровых биогеоценозах Хибин (Мурманская область) // Бюллетень МОИП. – 2006. – Т. 111. - В. 4. - С.



Отпечатано в ОАО КГИЛЦ  
184209, Мурманская обл., г. Апатиты, ул. Ферсмана, дом 26а  
Бумага офсетная. Гарнитура Times.  
Тираж 120 экз. Заказ № 12

