

С. Г. НАРИНЯН

О ВЫСОКОКАЧЕСТВЕННОСТИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ БИОМАССЫ БИОГЕОЦЕНОЗОВ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА АРМЕНИИ

Биогеоценология—наука о кругообороте веществ и потока энергии в мире животных и растений. Ее основоположником является В. Н. Сукачев [38, 39]. О необходимости возникновения науки, изучающей взаимосвязь и взаимодействие живой и косной природы, писал еще в 1899 году В. В. Докучаев [9].

Биогеоценология становится одним из основных направлений биологических наук, изучающих живой покров нашей планеты, «биогеоценоз—биокосная система» (Лавренко Е. М. и Н. З. Дылис [18]). Тенсли [61] биогеоценоз рассматривает как экосистему, как одну из категорий разнообразных физических систем вселенной. Известно, что методы биогеоценологической науки стали основой для планетарного исследования продуктивности биомассы, проводимого по Международной биологической программе в течение 1968—1972 годов.

В Советском Союзе опубликован ряд работ о первичной продуктивности фитомассы [1, 14, 19, 20], о фитомассе отдельных типов растительности [10, 22, 33] и высокогорной растительности СССР [21, 25—31, 48]. Но все эти исследования доведены только до определения количественной продуктивности надземной части растений, сведений по подземной массе, в особенности по ее динамике, почти нет. В работах, касающихся биологического круговорота элементов и азота в планетарном масштабе [34, 35, 36], есть сведения только по широтно-географическому, зональному разрезу.

Совершенно отсутствуют данные о динамике этих же элементов и круговороте веществ в вертикально-поясном профиле горных стран. О работах по первичной продуктивности из зарубежных ботаников известны некоторые [50—52, 54—56, 59, 60].

В особенности в США в настоящее время, помимо изучения количества биомассы на единицу площади, многие исследователи изучают количество выделяемой энергии в различных биогеоценозах или экосистемах в килокалориях. В этом отношении интересны работы Джолей Франк [55]. Массу биологических объектов сжигали в бомбовом кислородном калориметре Парра и определяли количество энергии. Установлено существование энергетических различий между различными растительными материалами, собранными в разные периоды года и в различных экологических условиях. Наиболее энергетически богатыми оказались семена и корни растений, собранных в осенний и зимний периоды, а также

доминанты сосновых лесов и альпийских лугов. Наиболее бедны оказались доминанты тропических лесов и мангровых зарослей.

Факт обнаружения большого количества энергии у биомассы альпийских лугов, в то время как по количеству продуктивности фитомассы на единицу площади она занимает одно из последних мест среди травянистых луговых фитоценозов низинных поясов гор и широтных зон, наводит нас на мысль, высказанную А. В. Благовещенским [5], об очень важной закономерности, что в условиях обострения борьбы за существование вследствие неблагоприятных условий среды естественным отбором выделяются из популяций и выживают особи с ферментами высокого качества (с энергетически высоким уровнем), что приводит к столь же прогрессивной морфологической эволюции.

Таким образом, по Л. В. Благовещенскому, высокое количество ферментов с большой энергией характерно для растений, живущих в крайних термических условиях существования как на Памире, так и на Тянь-Шане.

Помимо постоянно действующего на биохимическую структуру альпийских растений низкого термического фактора, необходимо отметить большое значение светового фактора (в особенности ультрафиолетового излучения), действующего на альпийские растения, особенно в фитогенезе при эволюции альпийской флоры, как мутагенный фактор [11, 23, 28, 37, 47, 49].

Нет сомнений, что ультрафиолетовые лучи проникают в хромосомный комплекс и, вероятно, немалую роль играют в мутационных изменениях наследственных свойств и в создании видовых форм. А. Л. Тахтаджян [43] отмечает, что явление неадаптивного полиморфизма, вызванного процессами случайного распределения генов в изолированных малых популяциях, особенно характерно для многих видов, произрастающих в горных странах. Неадаптивный внутривидовой полиморфизм очень ясно выражен у горных ксерофитов и у растений высокогорных скал и осыпей. На известняках в условиях, способствующих изоляции малых популяций, возникает значительное число узколокальных эндемичных и мелких видов. Опыты, проведенные авторами [6] в альпийском поясе Арагаца, показали, что в клетках *Allium fistulosum* с увеличением высоты над уровнем моря увеличиваются мейотическая активность, число мутаций хромосом на измененную клетку, появляются двухъядерность и другие цитологические нарушения в клетке. Приводятся новые данные об увеличении полиплоидности одних и тех же видов по мере подъема в горы [40, 41, 56].

Экземпляры одного и того же вида растений, произрастающие на различных высотах, различаются между собой по содержанию важнейших химических веществ, в связи с чем существенно изменяется их кормовая ценность [24]. Увеличивается в растениях и количество ценных химических веществ (протеина, безазотистых экстрактивных веществ).

Химизм и кормовая ценность представителей нашей флоры изменяются не только в зависимости от высоты над уровнем моря и географи-

ческого расположения места произрастания растений, но и экспозиции в отношении стран света. По богатству протеинами и витаминами растения альпийских пастбищ занимают первое место среди других поясов и зон, основная доминанта альпийских ковров *Campanula tridentata* отличается богатством витамина С (до 1200 м%), а содержание витамина Е у основной доминанты и содоминанты альпийских пастбищ *Taraxacum stevenii* доходит до 32 м% [16, 17].

Содержание витамина С и Е в растениях увеличивается с повышением местности над уровнем моря [12, 13].

Помимо качественной продуктивности, интересна характеристика продуктивности альпийской растительности в отношении количественной стороны ее в зависимости от экологических условий. Альпийский пояс на территории Армянской ССР занимает 88 000 га, в среднем расположенный до 3000 м над ур. м. составляет 13,7% всех пастбищных угодий республики (в пределах от 2700 до 3500 м над ур. моря).

Вопросы изучения динамики накопления фитомассы в крайних условиях существования, каким представляется альпийский пояс, представляют большой интерес.

Распространенное мнение о том, что в альпийском поясе все растения имеют карликовый рост, не подтверждается. В альпийском поясе Армении рядом с коврами, где на холодной и сырой почве действительно господствуют карликовые виды, на осыпях, россыпях и скалах растут виды *Delphinium foetidum* с широкими листьями и от 30 до 70 см высоты. Причина кроется не только в экологических условиях, но и в формировании этих видов в связи с эволюцией субстрата. Эти скальные осыпные и россыпные растения более термофильные, а инсоляции солнечной радиации создают на каменистом субстрате тепличные условия, снежный покров держится здесь недолго, сдувается ветром, и поэтому вегетационный период на этих субстратах длиннее, чем на коврах, где снег задерживается дольше. На коврах произрастают типичные хионофиты, на скалах—криоксерофиты. Происхождение ковровых хионофитов тесно связано с ледниковым периодом. Гетерогенность проявляется также на внутривидовом популяционном уровне, где каждая особь вида находится в различной стадии онтогенетического развития, вследствие чего сохраняет свою свежесть весь вегетационный период, поэтому продуктивность альпийских видов и особей весьма различна и не всегда связана с действующими в настоящее время факторами среды.

Вопросами продуктивности альпийских фитоценозов мы занимались в течение пяти лет (1961—1965). Объектами наших стационарных исследований были три ассоциации альпийских ковров на приозерном плато южного склона г. Арагац в окрестностях озера Каре (Сев-лич) высотой 3250 м над ур. м. Пробные площадки для учета надземной фитомассы закладывались по методу проф. Н. А. Троицкого в трех повторностях при размере делянки 15 м², всего для каждой ассоциации 45 м². Помимо ежегодного сбора урожая, учитывалась и динамика влажности почвы на разных глубинах. Опыты проводились с момента схода снега на участке

и до его появления осенью. Метеорологические условия 1961—1965 гг. были неодинаковы, в связи с чем вегетационные периоды отличались по продолжительности (табл. 1).

Продуктивность альпийских ковров в зависимости от ассоциации и экологических условий (осадков, температуры, рельефа)

Ассоциации	Годы	Зеленый вес с 1 м ² , г	Воздушно-сухой вес с 1 м ² , г	Количество осадков за год	На поверхности почвы	
					мин.	макс.
<i>Campanulatum tridentata</i>	1961	310	90	805	—5°	50°
	1962	285	90	890	—5°	46°
	1963	230	60	1505	—2	46°
	1964	300	85	850	—2	50°
	1965	270	65	1205	—2	46°
	Средн.	279	78			
<i>Festucato-campanuletum</i>	1961	140	55	805	—5°	50°
	1962	160	45	890	—5	46°
	1963	80	40	1505	—2	46°
	1964	170	77	850	—2	50°
	1965	173	75	1205	—2	46°
	Средн.	144,6	58,4			
<i>Campanuleto-festucetum</i>	1961	180	60	805	—5°	50°
	1962	148	65	890	—5	46°
	1963	110	50	1505	—2	46°
	1964	190	70	850	—2	50°
	1965	80	40	1205	—2	46°
	Средн.	129	59			

Анализируя наши данные по продуктивности за пять лет по трем ассоциациям, находящимся в разных рельефных и экспозиционных условиях, мы замечаем некоторое постоянство веса в апогее динамики продуктивности для каждой ассоциации (таблица). Диапазон изменений по годам в зависимости от погодных условий незначителен.

Настоящие ковры, с доминантами *Campanula tridentata* с 100% покрытием (в основном из *Campanula tridentata*, а также *Taraxacum stevenii*), имеют на 1 м² от 10—11 видов, число особей на этой же площади доходит до 7000—8000. Урожай зеленой массы в среднем с 1 м²—279 г, воздушно-сухой—78 г.

Вторая ассоциация, *Festuca ovina*+*Campanula tridentata*,—олуговевший ковер, расположенный на пологом склоне. Здесь, кроме *Festuca ovina*, много также *Belardiachloa polychroa*, создающих мягкий дернистый покров, между дернами злаков на самой поверхности почвы располагаются розетки *Campanula tridentata*. Процент покрытия доходит до 70—80%, 6—10 видов. Урожай зеленой массы с 1 м² составляет 114 г, а воздушно-сухой массы—в среднем 56,4.

Третья ассоциация, *Campanuleto-festuceta*, развивается на крутом южном мезосклоне на мелкозернистой почве, слегка ступенчатом микро-рельефе. Здесь, кроме *Campanula tridentata*, из разнотравья встречается

Sibbaldia parviflora. Этот участок дает сравнительно низкий урожай: зеленая масса с 1 м²—129 г, воздушно-сухая—59 г. Сравнивая продуктивность всех трех ассоциаций с количеством выпадающих за год осадков, нетрудно заметить, что существует норма осадков для оптимального урожая (800—900 мм за год), повышение этой нормы сказывается на продуктивности в сторону ее снижения, т. к. осадки в альпийском поясе выпадают осенью и зимой в виде снега; чем больше снега, тем короче вегетационный период, и температура ниже, в особенности ночью, что отрицательно отражается на росте растений.

Продуктивность фитоценоза альпийских ковров зависит также от доминантов эдификаторов ассоциации. Там, где доминантом являются представители разнотравья и покрытие 100%, продуктивность участка большая. Злаковые эдификаторы дают меньше урожая, в особенности это касается зеленой массы.

Для ковровой растительности альпийского пояса характерны два пика урожайности за вегетационный период. Первый пик по сравнению со вторым по времени сравнительно низкий. Это урожайность эфемероидных видов и раннелетних видов, которая повышается в зависимости от погодных условий во вторую половину июля или в начале августа. Второй пик, или апогей продуктивности доминантов эдификаторов ковров, бывает в основном во вторую половину августа. При очень коротком вегетационном периоде эти пики совмещаются, что особенно заметно в годы, когда много осадков и очень низкие ночные минимумы температур, до —5° и ниже, как в 1961 и 1962 гг.

Надо отметить, что эти пики или апоген урожайности во времени очень лабильны в зависимости от погодных условий. Важно и то обстоятельство, что время наступления апогея продуктивности находится в прямой зависимости от температуры на поверхности почвы и резком снижении почвенной влажности. Это не касается пиков эфемероидов—таких ранних летних растений как *Primula algila*, *Gagea anisanthos*, *Ranunculus aragazii*, которые цветут на очень влажных, даже затопленных снежной водой местах.

Что касается основных доминантов эдификаторов, как *Campanula tridentata*, *Taraxacum steveni*, *Myosotis alpestris* *Carum caucasicum*, *Chamaesciadium acaule*, *Festuca ovina*, *Belardiochloa polychroa* и др.,—все они дают высокую продукцию, когда температура на поверхности почвы достигает 35—40°, а процент влажности почвы резко снижается.

Ս. Գ. ՆԱՐԻՆՅԱՆ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԱԼՊՅԱՆ ԳՈՏՈՒ ԲԻՈԳԵՈՑԵՆՈՋՆԵՐԻ ԲԱՐՁՐՈՐԱԿ ԲԻՈՄԱՍՍՍՅԻ
ԱՌԱՋՆԱՅԻՆ ԱՐԴՅՈՒՆԱՎԵՏՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Բազմաթիվ գիտական տվյալների և Հայաստանի ալպյան բուսատեսակների հետազոտության հիման վրա հանգում ենք այն եզրակացությանը, որ ալպյան բիոգեոցենոզները կազմող բուսականության բիոմասսայի քանակական արդյունավետությունը մի միավոր տարածության վրա թեև շատ ցածր է, բայց որակի տեսակետից, իր կալորիականությամբ, բիոքիմիական յուրահատուկ ֆերմենտների, թթուների ու վիտամինների հարստությամբ, հետևաբար և իր կերարժեքով, համեմատաբար շատ բարձր է այլ գոտիներում գտնվող արոտավայրերի ու խոտհարքների բուսականության բիոմասսայի արդյունավետությունից: Այստեղ մեծ դեր է խաղում ալպյան գոտու անբարենույաստ բնական գործոնների՝ ցածր ջերմության, խոնավության և հատկապես ճառագայթման պայմանների կոմպլեքս ազդեցությունը, այսինքն ուլտրամանուշակագույն ճառագայթների, գույցե և կոսմիկական ճառագայթների հարստությունը, որոնց դերը մեծ է նրանց օնտոգենեզում, նամանավանդ ֆիլոգենեզում, որպես մուտացիոն պրոցեսների վրա ազդող գործոններ:

Ելնելով վերը շարադրվածից, հեղինակը հանգում է այն եզրակացությանը, որ անհրաժեշտ է նախ՝ պահպանել և նպատակահարմար ձևով օգտագործել այդ բնական բարիքը, և երկրորդ՝ բոլոր ագրոտեխնիկական ու ագրոքիմիական միջոցներով նպաստել բարձրացնելու նրանց արդյունավետությունը:

Գորգերի բերքատվության դինամիկան սերտորեն կապված է տարվա ընթացքում թափվող տեղումների քանակի հետ: Ամենաբարձր բերքատվությունը պայմանավորված է 800-ից մինչև 900 միլիմետր տեղումների քանակով: Այդ օպտիմումից ցածր և բարձր տեղումների դեպքում բերքատվությունն իջնում է:

Բերքատվությունը կախված է նաև դոմինանտ էդիֆիկատորից: Այս գորգերը, որտեղ գերակշռում են բազմախոտյա դոմինանտ-էդիֆիկատորները, բերքատվությունը որոշ տարածության վրա ավելի բարձր է, քան այն խմբակցություններում, որտեղ գերակշռում են հացազգիները:

Վեգետացիոն շրջանում ալպյան գորգերի բերքատվության դինամիկային բնորոշ են բերքի բարձրացման երկու գագաթներ: էֆեմերոիդների բերքի առաջին գագաթը սովորաբար լինում է ալպյան ամռան առաջին կեսում, այսինքն հուլիսին: Բերքատվության երկրորդ գագաթը, դա որը հիմնական դոմինանտ-էդիֆիկատորների ամենաբարձր բերքատվությունն է, լինում է օգոստոսի ընթացքում:

Որպես կանոն բերքի բարձր գագաթը համընկնում է հողի մակերեսին ջերմության մինչև 35—40° և հողի խոնավության խիստ անկման հետ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Андреев В. Н. Ботан. журн. СССР, т. 51, 10, 1966.
2. Базилевич Н. И., Родин П. Г. Сб. Современ. проблемы геогр., 1961.
3. Базилевич Н. И., Родин П. Г. Изв. геогр. об-ва, 3, 1967.

4. Бидзиля Н. И. Бюллет. физиолог. раст. АН Укр. ССР, 1958.
5. Благовещенский А. В. Журн. общ. биологии, т. 27, 1, 1966.
6. Винклер Г. Н., Амирбемян В. А. Генетика, 2, 1968.
7. Гурский А. В., Остапович Л. Ф., Соколова Ю. Л. Тезисы докл. второго совещ. по вопр. освоения флоры высокогорн. растит. СССР, 1961.
8. Гурский А. В., Остапович Н. А., Соколова Ю. Л. Влияние УФ радиации на высшие растения, Изд. атомн. энерг. АН СССР, 1961.
9. Докучаев В. В. Учение о зонах природы. Геогр. изд. 1948.
10. Дружинин Н. П. Ин-т географии Сибири и Дальн. Вост., 3, 1963.
11. Дубров А. П. Генетич. и физиолог. эффекты действия УФ радиации на высшие растен. Изд. Наука, 1968.
12. Золотницкая С. Я., Акопян Г. О. Бюллет. Бот. сада АН АрмССР, 4, 1954.
13. Золотницкая С. Я., Акопян Г. О. ДАН АрмССР, т. XXXI, 3, 1960.
14. Ковда В. А., Якушевская И. В. Изв. АН СССР (сер. биолог.), 3, 1967.
15. Кардо-Сысоева Е. К., Попова Г. С., Маму-Ризохонов, Когоева А., Атаенко О. И. Изв. отд. биолог. наук. Тадж. ССР, 3, 1967.
16. Кезели Т. А., Тарасашвили К. М. Сообщ. АН ГрузССР, т. XIII, 7, 1952.
17. Кезели Т. А. Витамины в растениях, Тбилиси, 1966.
18. Лавренко Е. М., Дылис Н. В. Ботан. журн. СССР, т. 53, 2, 1968.
19. Лавренко Е. М., Андреев В. Н., Леонтьев В. Л. Ботан. журн. СССР, т. 10, 3, 1955.
20. Лавренко Е. М., Понятовская В. М. Ботан. журн. СССР, 11, 1967.
21. Литвилов Н. П. Проблемы ботаники, т. IX, 1967.
22. Музычкин Е. Т., Болотина Н. И. Агрехимия, 2, 1968.
23. Малышев А. А. ДАН СССР, т. 119, 1, 1958.
24. Магакьян А. К., Векилова Н. А. Тр. Ерев. зоовет. ин-та, Ереван, 1947.
25. Наринян С. Г. ДАН АрмССР, т. IX, 4, 1948.
26. Наринян С. Г. Проблемы ботаники, т. V, 1960.
27. Наринян С. Г. Труд. Бот. инст. АН АрмССР, т. XXII, 1962.
28. Наринян С. Г., Делла-Росси Р. Г., Восканян В. Е. Изв. АН АрмССР, т. XVIII, 8, 1965.
29. Наринян С. Г. Проблема ботаники, т. VIII, 1966.
30. Наринян С. Г. Проблема ботаники, т. IX, 1967.
31. Нахуцишвили Ш. Г. Проблема ботаники, т. V, 1960.
32. Погосян А. И., Наринян С. Г., Восканян В. Е. Биолог. журн. Армении, 10, 1969.
33. Рустамов И. Г. Биолог. журн. СССР, т. 52, 5, 1967.
34. Ремезов Н. П., Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Ботан. журн. СССР, т. 18, 6, 1963.
35. Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методич. указ. к изуч. динамики и биолог. круговорот в фитоценозе, 1968.
36. Родин Л. Е. и Базилевич Н. И. ДАН СССР, 151, 1, 1964.
37. д-Робертис, Новицкий В., Сазс Ф. Биология клетки, Изд. «Мир», 1967.
38. Сукачев В. Н., Дылис Н. В. Основы лесной биогеоценологии, 1964.
39. Сукачев В. Н. Программа и методы биогеоценологических исследований, 1966.
40. Соколовская А. А., Стрелкова О. С. ДАН СССР, т. XXI, 1—2, 1938.
41. Соколовская А. А., Стрелкова О. С. ДАН СССР, т. XXIX, 5—6, 1940.
42. Тахтаджян А. Л. Ботан. журн., т. 36, 3, 1951.
43. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений, 1966.
44. Тумаджанов И. И., Беридзе. Ботан. журн., т. 53, 1, 1968.
45. Шахов А. А., Наринян С. Г., Голубкова Б. М. ДАН СССР, т. XXXIII, 1, 1963.
46. Шахов А. А., Станко С. А., Наринян С. Г. ДАН АрмССР, т. XXXVII, 1, 1963.
47. Шахов А. А., Шищенко С. В., Хазаков В. С., Наринян С. Г. Изв. АН АрмССР, т. XVIII, 6, 1965.
48. Яковлев М. С. Ботан. журн., 42, 8, 1957.
49. Brodführer V. Planta 45, 1965.
50. Boysen Jensen P. Die Stoffproduktion der Pflanzen, Jena, 1932.
51. Bray V. R., Lawience D. B., Pearson L. I. Oikos, 10, 1959.

52. *Bliss L. C.* Ecological monog, 26, 1956.
53. *Ellenberg H.* Arb'gemeinschaft. Niedersachsen. 5, 1939.
54. *Golley F.* Ecological monog, 30, 1960.
55. *Golley T.* Ecology 42, 3, 1961.
56. *Löve A.* Caryologia, 3, 1951.
57. *Mathe, Becsenyi L. and Zolyomi B.* Acta botanica Acad. Scien. Hungaricae t. XIII, Fascle 3—4, 1967.
58. *Ovington J. D. and Heitkamp D.* Journal Ecol. 48, 1960.
59. *Ovington J. D., Heitkamp D., Laurence D. B.* Ecology, 44, 1963.
60. *Rajchel L. R.* Fragmenta Floristica et Geobotanica, 11, 1965.
61. *Tansley A. G.* Ecology, 16, 1935.