

О НАКОПЛЕНИИ ФИТОМАССЫ И ЭНЕРГИИ ПОЛУПУСТЫННЫМИ СООБЩЕСТВАМИ г. АРАГАЦ

А. Н. ЗИРОЯН

Изучались фитомасса, калорийность и листовая поверхность растений. Наибольшая калорийность установлена у многолетников, наименьшая — у мхов и лишайников, средняя — у эфемеров. В полупустынных сообществах КПД ФАР за вегетационный период варьирует в пределах 0,050—0,103%, а для отдельных видов — 0,002—0,065%, причем высоким КПД отличается основной эдификатор — полынь душистая.

В настоящее время вопросам изучения фитомассы и энергии растительных сообществ уделяется большое внимание. По этому поводу Дылис [9] пишет, что «в ближайшей перспективе среди крупных задач изучения биогенетического покрова Земли следует отметить, прежде всего, необходимость форсированного изучения структурно-функциональной организации и энергетики биогеоценозов, как систем, получающих и преобразующих определенные количества вещества и энергии в живой массе растений, животных и микроорганизмов».

Накопление растительной массы при фотосинтезе с энергетической точки зрения рассматривается как прибыль свободной энергии, запасенной в форме органического вещества растения. Исходя из этого, продукцию фитоценоза можно выразить в энергетических величинах на единицу площади, а одним из важных показателей, определяющих энергетическую эффективность растений и растительного покрова (РП) в целом, будет коэффициент полезного действия (КПД), представляющий собой отношение энергии чистой продукции к энергии фотосинтетически активной радиации (ФАР).

Энергетические оценки накопленной фитоценозами биомассы имеются в работах многих авторов [1, 2, 5—8, 16, 17, 20—24, 28—31, 34, 35 и др.]. Для условий Армении приводятся лишь некоторые сведения об интенсивности фотосинтеза и действия ультрафиолетовой радиации на спектральные свойства высокогорных растений [32, 33]. Что касается изучения качественной стороны биомассы, т. е. вопросов биоэнергии и ее трансформации в ценозе, то таких работ мы не встречали.

Нами предпринята попытка определить калорийность растений и количество энергии, аккумулированной в фитомассе ценозов г. Арагац.

Материал и методика. Для определения фитомассы использовались методы Родина и др. [26], Кильдюшевского [14], Бязрова и Старостина [3]. Теплотворная способность фитомассы определялась в калориметрической установке В-08 в лабора-

тории биогеоэкологии Львовского отделения Института ботаники им. Холодного АН УССР. Калориметрический опыт проводился в соответствии с инструкцией, приложенной к прибору. Расчеты и необходимые поправки производились согласно Попову [25]. Для подсчета ФАР за вегетационный период использовалась формула, предложенная Молдау, Россом [19] и Ефимовой [10]. $Q_{\phi} = 0,43 S' + 0,57 D$, где Q_{ϕ} — ФАР, а S' и D — прямая и рассеянная солнечная радиация, которые были взяты из «Справочника по климату СССР».

Площадь листьев в фазе цветения для каждого вида определялась весовым методом контуров с использованием кальки. Измерения производились на 10—20-ти побегах или растениях каждого вида. У видов, имеющих сложные конфигурации листьев, определение проводилось по формуле: $A = \frac{Ж_A}{Ж_a}$, где A — площадь листьев одного побега или растения, $Ж_A$ — вес листьев, $Ж_a$ — средний вес 1 кв. см листьев.

Результаты и обсуждение. Каменистая полынная полупустыня на г. Арагац занимает подножье южного и юго-западного макросклонов и нижнее предгорье на высотах 1000—1300 м над ур. м. Почвы бурые. Основным источником влаги являются атмосферные осадки (360 мм), выпадающие в основном осенью, зимой и весной. Общее количество осадков на 1 кв. м сильно варьирует: 200—500, а местами до 1200—1500. Покрытие почвы весной, в разгар цветения эфемерных растений, достигает 50—70%, после их отмирания — 30—40%. Основным эдификатором является *Artemisia fragrans*. На изученных нами участках (высота 1050—1250 м над ур. м.) *A. fragrans* вместе с другими наиболее распространенными видами образует отдельные ассоциации (табл. 1). В травостое большую роль играют также эфемерные растения. Из них наиболее распространены *Androsace maxima*, *Alyssum desertorum*, *Ceratocarpus falcatus* и др. Видовой состав богат и разнообразен. На опытных участках произрастает около 140 видов цветковых растений.

В изученных ассоциациях нами собраны 7 видов мхов, из которых 5 встречаются на почве, а 2 на камнях [4]. Из лишайников наиболее часто встречаются *Parmelia pulla* и *Lecanora frustulosa*.

В полупустынных фитоценозах максимальное количество фитомассы накапливается в начале мая, особенно в полынно-мятликовой ассоциации, где травостой сравнительно густой, высокий и равномерный; надземная и подземная массы составляют 148 и 1473 г/кв. м соответственно; отношение подземной массы к надземной — 10,0 (табл. 1). Наименьшая фитомасса была отмечена в полынно-осоковой ассоциации, где осока *Carax pachystylis* благодаря хорошему вегетативному размножению, способствует сильному задернению почвы, что тормозит развитие других растений. В этих ассоциациях масса мхов и лишайников составляет соответственно 3—4 и 4—7 г/кв. м.

Исследования показали, что рост корней усиливается главным образом в неблагоприятных условиях корнеобитаемой среды (недостаточность воды, минеральных веществ и др.), при этом фотосинтетические продукты направляются в основном на развитие корневой системы [12, 13, 18]. Следовательно, в условиях полупустыни из-за выраженной континентальности климата, сухости почвы и воздуха ослабляется рост надземных органов, уменьшается листовая поверхность и увеличивается

Фитомасса (г/кв. м) и аккумуляция энергии (ккал/кв. м) в различных ассоциациях

Ассоциации	Высота над ур. м.	Фитомасса			Отношение подземных частей к надземным	КПД надземной части, %
		общая	надземная	подземная		
Artemisia fragrans + Carex pachystylis—Ephemeræ	1050	906	72	834	11,6	0,050
		3653	317	3336	10,5	
Artemisia fragrans + Kochia prostrata—Poa bulbosa—Ephemeræ	1100	1318	130	1188	9,1	0,090
		5324	572	4752	8,3	
Artemisia fragrans + Astragalus ornithopodioides—Ephemeræ	1250	1116	120	996	8,3	0,083
		4512	528	3984	7,5	
Artemisia fragrans + Poa bulbosa—Ephemeræ	1250	1621	148	1473	10,0	0,103
		6543	651	5892	9,0	

Примечание: числитель—сухой вес, знаменатель—энергия.

подземная масса. Как видно из табл. 3, резко изменились как отношение массы подземных органов к массе надземных, так и общей и подземной массы к листовой поверхности, особенно у многолетних видов—полукустарников, обладающих мощными стержневыми корнями. По данным наших исследований, глубина проникновения корневой системы *A. fragrans* и ряда других видов (*Kochia prostrata*, *Capparis spinosa* а достигает 130—150 см. Основная масса корней растений в различных ассоциациях обычно сосредоточена в толще 0—60 см и составляет 78—82% их общей массы [11].

Как свидетельствуют данные табл. 1, наибольший запас энергии в растительных сообществах аккумулируется в подземных частях, а наименьший—в надземных, соответственно составляя 3336—5892 и 317—651 ккал/кв. м. Аналогичная закономерность отмечена у видов многолетних растений, у эфемеров же количество аккумулированной энергии в надземных и подземных сферах почти одинаково (табл. 2). Большой запас энергии в подземных органах, обеспечивающих долговечность, способствует ежегодному формированию надземных органов и, следовательно, обуславливает высокую способность к отрастанию и возобновлению при непрерывной и интенсивной пастьбе.

Теплотворная способность у изученных видов полупустынных растений неодинакова и в сухой надземной и подземной массе варьирует соответственно в пределах 4,140—4,873 и 3,902—4,221 ккал/г. При этом межвидовые различия в калорийности надземной массы составляли 0,733 (полынь душистая—4,873, эфемеры—4,140), а подземной—0,319 ккал/г. Таким образом, калорийность эфемеров значительно ниже по сравнению с многолетниками. Еще более низка она у мхов и лишайников (табл. 2).

Теплотворная способность и аккумуляция энергии отдельными видами растений г. Арагац

Названия растений	Среднее число растений на кв. м	Теплотворная способность, ккал/г		Калорийность, ккал**		Энергия, ккал/кв. м		ФАР за вегетационный период, ккал/кв. см	КПД надземной части, %
		надземной массы	подземной массы	надземной массы	подземной массы	надземной массы	подземной массы		
<i>Artemisia fragrans</i>	7,6	4,873	4,214	53,8	222,5	408,5	1691	63,1	0,065
<i>Sapparis spinosa</i>	0,004	4,390	4,221	1846	1596	7,4	6,4	55,0	0,002
<i>Astragalus ornithopodioides</i>	4,1	4,372	3,961	3,6	17,1	14,7	70,2	30,3	0,005
<i>Veronica multifida</i>	3,2	4,364	4,142	4,4	41,4	14,0	132	30,3	0,004
<i>Poa bulbosa</i>	40,6	4,425	—	2,0	—	80,8	—	30,3	0,027
<i>Ephemerace</i>	*	4,140	3,902	—	—	16,4	16,9	25,5	0,006
Мхи	*	2,773	—	—	—	8,3—14	—	—	—
Лишайники	*	2,829	—	—	—	11—19,8	—	—	—

*—средние данные на кв. м.

**—расчетные данные по фитомассе (табл. 3).

Из отдельных органов растений энергетически наиболее богатыми были семена, далее побеги, затем корни (у *Sapparis spinosa* соответственно 5,116; 4,390; 4,221 ккал/г). Эти различия обусловлены тем, что в период бурного цветения от корней к надземным органам направляется большое количество пластических веществ и различных метаболитов для синтеза высокоэнергетических органических соединений (АТФ, белков, хлорофилла, нуклеиновых кислот и т. д.).

Исходя из фитомассы и ее теплотворной способности, мы подсчитали калорийность некоторых видов растений. Как видно из табл. 2 и 3, величина фитомассы и калорийности у отдельных видов растений резко различны, что особенно выражено у полукустарников.

Суммарная ФАР, необходимая для развития растений, у изученных видов неодинакова и в основном связана с продолжительностью их вегетационного периода (табл. 2). В связи с этим различные виды растений в сообществе поглощают неодинаковое количество энергии ФАР, приходящейся на них за год. Так как энергия ФАР является практически нерегулируемой, то для более полного использования ее большое значение имеет ассимиляционная поверхность. Некоторые исследователи считают, что фотосинтетическая деятельность тесно связана с размером общей листовой поверхности и, регулируя последнюю, можно управлять урожаями [15, 22, 23, 27]. В настоящее время считается, что высокая продуктивность фитоценоза обеспечивается при общей площади листьев от 4—5 до 12 кв. м/кв. м, благодаря чему листья могут поглощать 93—95% входящей в них энергии света [22, 23, 27]. Следовательно, необходимо добиться доведения КПД ФАР до 5—6% [22, 23].

Результаты приведенных данных показывают, что, действительно,

Фитомасса и ассимиляционная поверхность отдельных полупустынных видов растений

Названия растений	Фитомасса, г			Отношение подземных частей к надземным	Листья		Соержание воды в листьях, %			Отношение	
	общая	надземная	подземная		площадь, кв. см	вес, мг	в листьях, %		общей массы к листу, мг/кв. см	подземной массы к листу, мг/кв. м	
							% массы листьев	в надземной части			
<i>Capparis spinosa</i>	798,4	420,4	378	0,9	3820	75600	59,8	18,0	209,0	99,0	
<i>Artemisia fragrans</i>	63,83	11,03	52,80	4,8	92,5	1203	47,6	10,9	690,0	570,8	
<i>Kochia prostrata</i>	32,48	3,98	28,50	7,2	44,2	602	54,5	15,1	734,8	644,8	
<i>Veronica multifida</i>	11,0	1,00	10,0	10,0	16,2	126	58,0	12,6	679,0	617,3	
<i>Astragalus takhtadzjanii</i>	7,39	0,75	6,64	8,9	18,0	406	60,4	54,1	410,6	368,9	
<i>Astragalus ornithopodioides</i>	5,14	0,82	4,32	5,3	10,0	240	61,4	29,3	514,0	432,0	
<i>Poa bulbosa</i>	1,63	0,45	1,18	2,6	10,4	121	62,8	26,9	156,7	113,4	
<i>Carex pachystylis</i>	1,55	0,20	1,35	6,8	8,4	88	60,0	44,0	184,5	160,7	
<i>Trigonella monantha</i>	0,34	0,14	0,20	1,4	6,0	66	60,2	47,1	56,7	33,3	
<i>Androsace maxima</i>	0,119	0,054	0,065	1,2	1,9	20	63,6	37,0	62,7	34,2	
<i>Ceratocephalus falcata</i>	0,040	0,025	0,015	0,6	0,7	8	64,6	32,0	57,1	21,4	
<i>Cerastium dubium</i>	0,020	0,010	0,010	1,0	0,6	5	60,7	50,0	33,3	16,7	
<i>Erophila verna</i>	0,009	0,005	0,004	0,8	0,2	2	62,5	40,0	45,0	20,0	
<i>Drabopsis nuda</i>	0,007	0,003	0,004	1,3	0,2	1	61,2	33,3	35,0	20,0	

общая продуктивность и калорийность растений в значительной мере связаны с листовой поверхностью.

КПД ФАР за вегетационный период у изученных растений варьирует в пределах 0,002—0,065%, при этом высоким КПД отличается основной эдификатор пустынь — душистая. Величина КПД зависит не только от калорийности растения, но и от фитомассы и обилия данного вида в сообществе (табл. 2).

В физиологическом отношении весьма интересны КПД листьев растений. У *Capparis spinosa*, имеющего стелющуюся форму и большую листовую поверхность (3820 кв. см), он составляет 0,878%. Следовательно, при оценке КПД надо учитывать как биоморфологические особенности, так и фитоценологическую роль отдельных компонентов сообществ. В изученных полупустынных ассоциациях КПД ФАР за вегетационный период составляет 0,050—0,103% (табл. 1).

Из полученных данных видно, что существует огромный разрыв между предложенным КПД ФАР—5—6% [22, 23] и КПД полупустынных сообществ. Это свидетельствует о том, что энергетические ресурсы далеко не достаточно используются полупустынными фитоценозами и для повышения КПД необходимо не только улучшение водного режима почвы и минерального питания растений, но и сознательное заполнение растениями, имеющими высокую биопроductивность, что может повысить продуктивность полупустыни как естественного уголья.

ԱՐԱԳԱՏԻ ԿԻՍԱԱՆԱՊԱՏԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԵՑՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ
ԿԵՆՍԱԶԱՆԳՎԱՏԻ ԵՎ ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ՄԱՍԻՆ

Ա. Ն. ՉԻՐՈՅԱՆ

Ուսումնասիրվել են Արագածի հարավային լանջի կիսաանապատային մի քանի համակեցությունների կենսազանգվածը և էներգիան: Վերջիններիս մեծությունը 1 մ²-ում կազմում է համապատասխանաբար 906—1621 գ և 3653—6543 կ կալորիա:

Առավել բարձր էներգիայով օժտված են բազմամյաները, այնուհետև էֆեմերները, իսկ ցածր՝ մամուռներն ու քարաքոսները:

Կիսաանապատային համակեցությունների օգտակար գործողության գործակիցը շատ ցածր է՝ 0,050—0,103%, իսկ տարբեր տեսակների համար՝ 0, 002—0,065%: Ընդ որում, բարձր օգտակար գործողության գործակիցով օժտված է հիմնական էդիֆիկատորը՝ հոտավետ օշինդրը:

ON THE ACCUMULATION OF PHYTOMASS AND ENERGY
BY THE HALF-DESERTED ASSOCIATIONS OF THE
ARAGATZ MOUNTAIN

A. N. ZIROYAN

The phytomass, calorific value and leaf-surface of plants has been studied. The highest calorific value has been found in perennial, the lowest—in moss and lichen, middle—in ephemer. The utilisation of solar energy in half-deserted associations at vegetative period has been low and varies from 0,050 to 0,103%.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асроров К. А. Сб. Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л., 1971.
2. Будыко М. И., Ефимова Н. А. Бот. журн., 53, 10, 1968.
3. Бязров Л. Г., Старостина И. Е. Бот. журн., 62, 2, 1977.
4. Восканян В. Е., Манакян Б. А., Зироян А. Н. Биолог. ж. Армении, 30, 3, 1977.
5. Герайзаде А. П. Общая теория и проблемы биологической продуктивности. Л., 1969.
6. Голубев В. Н., Махаева Л. В., Кожевникова С. Н. Бот. журн., 52, 9, 1967.
7. Дадыкин В. П., Кононенко Н. В. Известия высших учебных заведений, лесной журнал, 1, 1974.
8. Дадыкин В. П., Кононенко Н. В., Докл. на XII Междунар. бот. конгр., М.—Л., 1975.
9. Дылис Н. В. Основы биогеоценологии. М., 1978.
10. Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова. Л., 1977.
11. Зироян А. Н. Сб. Актуальные вопросы современной ботаники. Киев, 1977.
12. Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969.
13. Казарян В. О., Хуршудян П. А. Физиол. раст., 13, вып. 4, 1966.
14. Кильдюшевский И. Д. Бот. журн., 55, 9, 1970.
15. Ковда В. А. Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л., 1969.
16. Коржинский Я. С. Тез. докл. V делегатск. съезда ЕБО, Киев, 1973.
17. Лархер В. Экология растений. М., 1978.
18. Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М., 1948.

19. Молдау Х., Росс Ю. К. Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., 1968.
20. Насыров Ю. С., Логинов М. А. Тематич. сб., 2, Душанбе, 1963.
21. Ничипорович А. А. Вестн. АН СССР, 9, 1954.
22. Ничипорович А. А. Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., 1966.
23. Ничипорович А. А. Проблемы биогеоценологии. М., 1973.
24. Петров В. Е. Энергетика ассимилирующей клетки и фотосинтез. Казань, 1975.
25. Попова М. М. Термометрия и калориметрия. М., 1954.
26. Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., 1968.
27. Росс Ю. К., Нильсон Т. В. Сб. Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., 1966.
28. Тооминг Х. Г., Каллис А. Г. Проблемы биогеоценологии. М., 1973.
29. Фалькова Т. В. Тематич. сб., 2, Душанбе, 1963.
30. Федичкин Т. Я. Сб. Вопросы агрономии. Фрунзе, 1973.
31. Фрей Т. А. Тез. докл. V делегатск. съезда ВБО, Киев, 1973.
32. Шайдунов В. С., Наринян С. Г. Биолог. ж. Армении, 20, 7, 1967.
33. Шахов А. А., Шищенко С. В., Хазанов В. С., Наринян С. Г. Изв. биол. наук, 18, 6, 1965.
34. Gorham E., Sanger I. Ecology, 48, 3, 1967.
35. Ovington I. D., Heitkamp D. Ecology, 48, 5, 1960.