

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ БОЛОТОВЕДЕНИЯ И ТОРФОВЕДЕНИЯ

УДК 574.42

Н. П. Косых, Н. П. Миронычева-Токарева, Е. К. Паршина

ФИТОМАССА, ПРОДУКЦИЯ И РАЗЛОЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В ОЛИГОТРОФНЫХ БОЛОТАХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Приведены новые экспериментальные данные по биологической продуктивности и разложению растительного вещества в сообществах олиготрофных болот средней тайги. Дана количественная оценка запасов фитомассы, мортмассы, продукции и скорости разложения основных видов-торфообразователей. Выделены 5 групп растений по скорости разложения. Прослежена зависимость скорости разложения растительного вещества от чистой первичной продукции. Показано, что в экосистемах олиготрофных болот с увеличением продукции увеличивается скорость разложения.

Ключевые слова: болота, фитомасса, биологическая продуктивность, разложение растительных остатков.

Болота занимают огромные площади на территории средней тайги Западной Сибири, и значение их в биологических процессах трудно переоценить. Болотные экосистемы имеют свои особенности в функционировании и вносят значительный вклад в круговорот и баланс углерода всей территории. В процессе функционирования болотные экосистемы не только создают растительное вещество, накапливают его в многолетних частях растений и торфе, но при этом происходит и процесс разложения растительных остатков. Растительное вещество в процессе торфообразования проходит несколько стадий. На начальных этапах происходит формирование запасов фитомассы, которая с продукцией вносится в экосистему. В процессе разложения часть фитомассы переходит в мертвое растительное вещество, часть из которого идет на формирование торфа. Скорость процессов торфообразования зависит от многих факторов: от погод-

ных условий года, от зоны (подзоны), растительности экосистемы и доминантов-торфообразователей. Целью данной работы является определение современного состояния продуктивности растительности в болотных экосистемах средней тайги и скорости разложения растительного вещества в болотах средней тайги Западной Сибири в зависимости от состава растительного покрова, топографии и микрорельефа.

Объекты и методы исследований. Район исследований охватывает подзону средней тайги. Исследования проводились на ключевом участке, расположенном в междуречье Оби и Иртыша в окрестности г. Ханты-Мансийск. На ключевом участке «Ханты-Мансийск» было выбрано олиготрофное грядово-мочажинное выпуклое болото и были заложены следующие пробные площадки: гряда, олиготрофная мочажина в ГМК, мезотрофная топь и рям. Характеристики пробных площадей представлены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика пробных площадей и экосистем олиготрофного болота

Пробные площади и их координаты	Пробные площадки (экосистемы)	Растительное сообщество	Доминанты
Ключевой участок «Ханты-Мансийск»			
1. Выпуклое олиготрофное болото «Кукушкино» (61° с. ш.; 69° в. д.)	Рям	Сосново-кустарничково-сфагновый	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Andromeda polifolia</i> , <i>Oxycoccus microcarpus</i> , <i>S. fuscum</i>
	Гряда	Кустарничково-сфагновое с сосной	<i>Andromeda polifolia</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Oxycoccus microcarpus</i> , <i>S. fuscum</i>
	Мочажина олиготрофная	Осоково-сфагновое	<i>Carex limosa</i> , <i>Scheuchzeria palustris</i> , <i>Sphagnum lindbergii</i> , <i>S. balticum</i>
	Мочажина мезотрофная	Осоково-сфагновое	<i>Carex rostrata</i> , <i>C. lasiocarpa</i> , <i>Betula nana</i> , <i>S. majus</i> , <i>Sphagnum papillosum</i>

Описание растительных сообществ проводилось по общепринятым методикам в наиболее типичных участках болота с учетом характера микрорельефа. На выделенных площадках послойно отбирались пробы растительного вещества до глубины 30 см. Кустарнички и травы срезались с площадок 40×40 см, мхи вместе с корневыми системами трав и кустарничков вырезались квадратом в 1 дм³ от поверхности головок мха. В лабораторных условиях отобранные образцы разделялись на следующие фракции: фотосинтезирующие части трав, кустарничков, мхов (апикальные верхушки и стебли), однолетние, многолетние побеги кустарничков, живые и мертвые подземные органы трав и кустарничков, погребенные стволы.

Чистая первичная продукция (NPP) складывается из надземной продукции трав, кустарничков и мхов (ANP) и продукции подземных органов (BNP). Надземная продукция трав представляет собой фракции фотосинтезирующей фитомассы. Надземная продукция кустарничков представляет собой прирост веток текущего года с растущими на них листьями. Подземная продукция осок, пушиц, трав и кустарничков определялась по приросту текущего года корней, корневищ и узлов кущения.

Эксперименты по определению скорости разложения растительных остатков доминантных видов в торфяном слое олиготрофных болотных комплексов в средней тайге велись в течение 3 лет. Для определения характера и скорости разложения отдельных видов-торфообразователей применялся метод закладки растительности в торф [1]. Для этого на болоте собирался опад доминантных видов растений. Растительный материал высушивался в сушильном шкафу при температуре 60 °С, развешивался в мешочки в лаборатории и закладывался в торф на глубины 5, 15 и 25 см. Кроме того, опавшие листья болотных кустарничков и трав закладывались на поверхности мохового покрова, так как разложение их вначале происходит на поверхности. Скорость разложения характеризуется потерей веса за год. Потеря веса за год выражается в граммах, в процентах от исходного веса или константой разложения, которая вычисляется по формуле: $k = -(\ln X_1 / X_0) / t$, где X_0 – исходная масса образца, X_1 – масса образца после эксперимента, t – промежуток времени, месяцы (Bartsch I., Moore T. R., 1985). Константа изменяется от 0 до 1. При $k = 0$ разложения нет, при k , приближающейся к 1, скорость разложения высока, и наблюдаются наибольшие потери массы.

Результаты и обсуждение

Продуктивность экосистем определяется запасами фитомассы, мортмассы, продукции и зависит от зоны (подзоны), типа экосистемы, растительного покрова и микротопографии. **Общие запасы растительного вещества** в разные годы на болотах средней тайги колеблются в пределах 6 400–9 700 г/м². Во

всех экосистемах преобладает мертвое растительное вещество или **мортмасса (М)**, образующая 70–90 % общих запасов. Живое растительное вещество или фитомасса (Ф) исследуемых экосистем может изменяться в несколько раз – от 800 до 2 600 г/м² в зависимости от типа растительности, трофности системы и болотной зоны. Минимальные запасы формируются в экосистемах олиготрофных мочажин средней тайги и составляют 970 г/м², с увеличением водно-минерального питания в транзитных мезотрофных топях они значительно возрастают. На повышенных элементах рельефа в экосистемах гряд и рямов запасы фитомассы занимают промежуточное положение и колеблются от 1100 до 2 300 г/м².

Запасы живой фитомассы формируются на разных элементах рельефа разными группами растений: в понижениях, в мочажинах – осоками, пушицами; на повышенных элементах рельефа, на грядах, рямах – кустарничками и кустарниками. С увеличением трофности экосистемы эти две группы растений достигают максимальной величины в мезотрофных экосистемах (мезотрофные мочажины и мезотрофные болота). А при развитии еще и трав (вахта, сабельник и др.) запасы фитомассы становятся максимальными. Среодообразующая роль мхов сохраняется во всех экосистемах средней тайги и в олиготрофных мочажинах севера, и их запасы всегда достаточно высоки, но доля зависит от трофности экосистемы.

Чистая первичная продукция (NPP) болотных экосистем средней тайги изменяется от 600 до 1200 г/м² в год в зависимости от растительного сообщества, водно-минерального питания и климатических условий года. Продукция экосистем средней тайги достигает максимальной величины в мезотрофных топях, с дополнительным притоком питательных веществ и ее величина составляет 1 000–1 015 г/м² в год за все годы исследований. Структура продукции BNP:ANP:ANP относится как 7:2:1. Подземная продукция составляет 60–70 % общей продукции и создается в основном подземными органами трав и осок. На грядах NPP снижается до 560–800 г/м² в год, в рямах – 650–900 г/м² в год. Минимальное значение NPP дают растительные сообщества олиготрофных мочажин (580–680 г/м² в год), где большая часть продукции создается мхами. Но в отдельные годы шейцерия разрастается осенью, создавая второй осенний пик роста, и продукция сравнивается с мезотрофными топями. В среднем (по 4 экосистемам за три года) продукция на болотах Ханты-Мансийска составляет 870 г/м² в год при запасах фитомассы 2004 г/м². Запасы фитомассы мезотрофных топей превосходят запасы олиготрофных болот на 20 %. Чистая первичная продукция олиготрофных мочажин изменяется от 580 до 610 г/м². Максимальная величина NPP наблюдается в мезотрофных топях – 1200 г/м² в год.

Разложение растительного вещества в болотных экосистемах определяется видом растения и фракцией

самого растения. Типичной реакцией растения при его разложении является изменение скорости в течение времени. На примере верескового кустарничка *Chamaedaphne calyculata* рассмотрено разложение всех фракций этого вида. Показано, что в течение трех лет происходит изменение скорости разложения (рис. 1). Максимальная скорость разложения отмечается на начальных этапах разложения, через два месяца после закладки опыта. Наивысшее значение константы отмечается для корней кустарничков $k = 0.11$, для листьев $k = 0.08$. Уже через несколько месяцев происходит замедление процесса в 5–8 раз. С течением времени скорость процесса разложения заметно снижается и уменьшается диапазон (разброс), в пределах которого варьирует константа. Через три года константа разложения снижается с 0.08 (в среднем по всем фракциям) в начале опыта до 0.01 в конце опыта.

В целом разложение растительного вещества в болотных экосистемах определяется как видом растения и фракцией этого растения, так и его биологией, т. е. химическим составом этого растения. На болотах средней тайги деструкция изучалась у 15 разных видов-доминантов: 2 видов кустарничков, 6 видов трав, 5 видов сфагновых мхов и 2 видов лишайников (рис. 2). Разложение растений происходит неравномерно в течение трех лет наблюдений. Наибольшие потери массы всех фракций, кроме листьев кустарничков и ветоши трав, наблюдаются в течение первого года эксперимента, во второй и третий годы потери массы значительно уменьшаются. Корни кустарничков разлагаются в 2 раза быстрее, чем их многолетние части, такие как стволы и ветки. Скорость

разложения видоспецифична и сильно различается для разных фракций одного вида растений. Это объясняется биохимическими характеристиками растительных тканей. Листья трав и кустарничков разлагаются за 2–3 года и почти не оставляют следов в торфе. Сфагновые мхи весьма устойчивы к разложению. Скорость деструкции увеличивается в ряду: сфагновые мхи (7–15 %), многолетние части кустарничков (10–18 %), узлы кушения и корневища осок и пушиц (15–30 %), корни кустарничков (20–40 %), ветошь и опавшие листья трав и кустарничков (20–40 %), корни осок и разнотравья (вахты) (30–40 %), зеленые листья трав и кустарничков (50–86 %), корневища вахты (80 % потери массы за год).

В первый год фракция листьев кустарничка *Chamaedaphne calyculata* при разложении теряет 15 % массы на повышенных элементах рельефа (рям, гряд) и 18 % – на пониженных элементах рельефа (мезотрофная топь). Во второй год на повышенных элементах рельефа их масса снижается ещё на треть, а на пониженных – только на 7 %. К концу третьего года листья в ряме и на грядах теряют две третьих исходной массы.

Листья *Ledum palustre* разлагаются несколько медленнее – за год потери составляют 10 %. Корни кустарничков за первый год и на повышениях и на понижениях имеют сходные потери – 25 %. В течение второго и третьего года эксперимента масса корней снижалась ещё на 5–10 % ежегодно. Медленнее, чем другие части кустарничков, разлагаются стволы. Снижение их массы за год в ряме и на гряде составляет 15 %, и чуть меньше в топи – 12 %. В течение второго

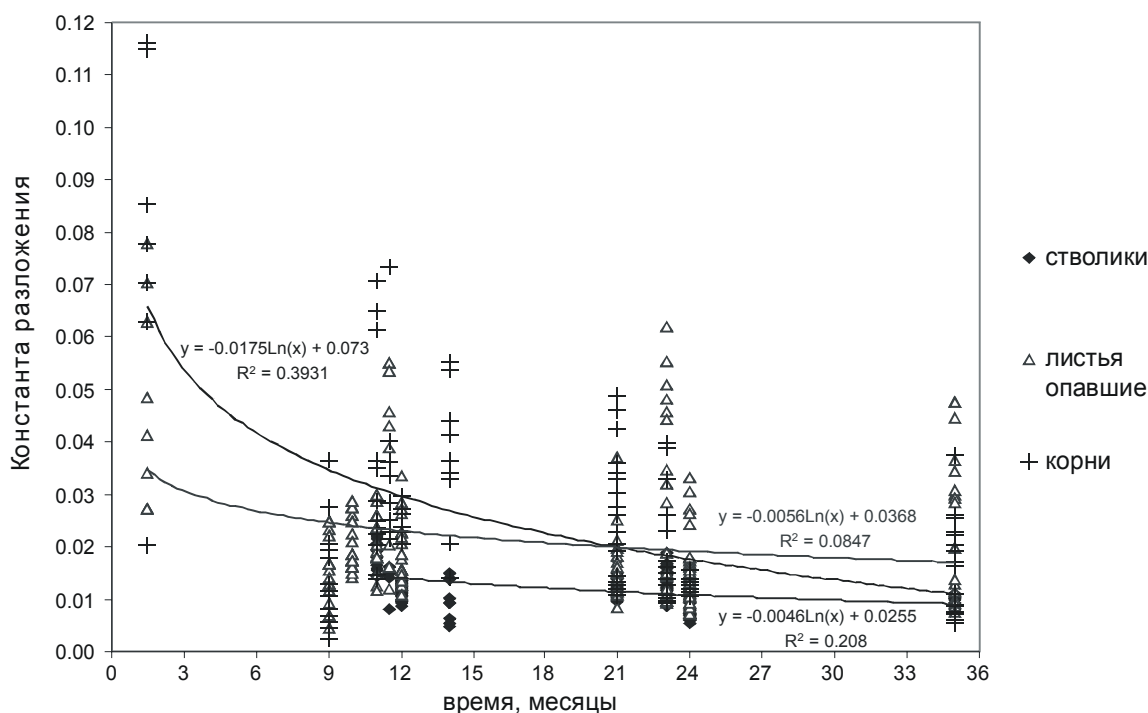


Рис. 1. Изменение скорости разложения разных фракций *Chamaedaphne calyculata*

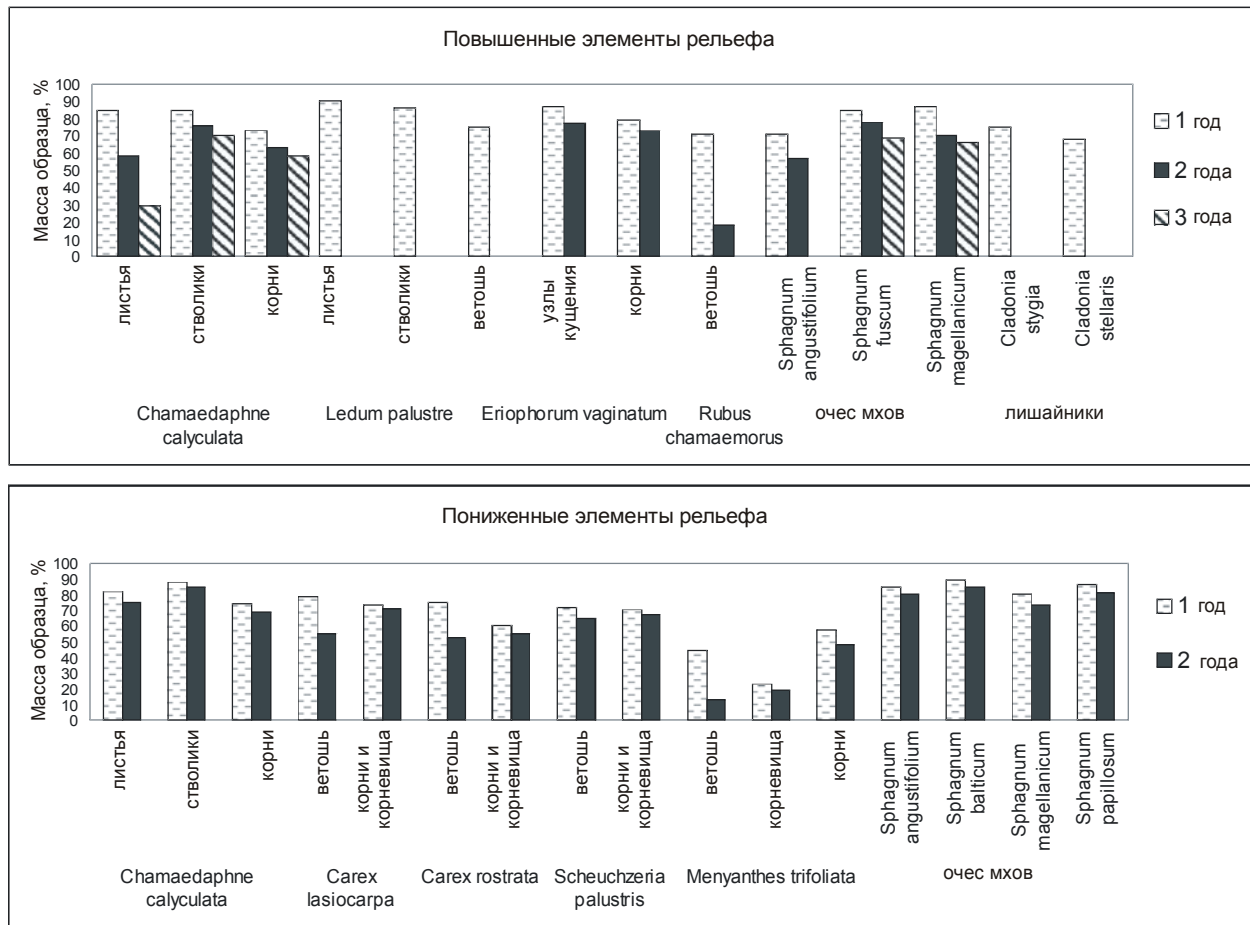


Рис. 2. Изменение массы различных фракций растений в течение двух лет на пониженных участках рельефа (мезотрофная топь) и в течение трех лет на повышенных участках рельефа (гряды, рямы)

года масса стволоиков понижается на повышениях на 9 %, в понижениях только на 3 %.

Сравнивая скорость разложения кустарничка *Chamaedaphne calyculata* в разных экосистемах, можно сказать, что хамедафна разлагается быстрее на повышенных элементах рельефа в ряме и гряде, чем в топи и олиготрофной мочажине, где разложение происходит медленнее.

Разложение трав, осок и пушиц изучается в тех же сообществах, где они составляют основу растительного покрова и являются доминантами или содоминантами в экосистеме. Пушица (*Eriophorum vaginatum*) и морощка (*Rubus chamaemorus*) закладываются в ряме и на грядах; осока (*Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*) и вахта (*Menyanthes trifoliata*) – в топном сообществе; шейхцерия (*Scheuchzeria palustris*) – в топи и олиготрофной мочажине. Ветошь пушицы разлагается в первый год на повышенных элементах рельефа на четверть массы, корневища и узлы кушения на 15 %, корни на 20 %. Значительное снижение массы наблюдается для ветоши морощки – 30 % за первый год и 50 % за второй. В экосистеме осоково-сфагновой топи ветошь осок теряет по одной четвертой части массы ежегодно в течение двух лет

наблюдений. Корни и корневища осок за первый год разложения теряют треть массы, потери второго года не превышают 5 %. Ветошь листьев и корневища *Scheuchzeria palustris* разлагаются примерно одинаково. Они теряют треть массы за первый год, в течение второго года их потери составляют не более 3 %.

Максимальная скорость разложения проявляется у вахты трехлистной. В течение первого года фракция ветоши уменьшается в 2 раза от исходного веса. В течение второго года потери достигают 70 %. Быстрому разрушению подвергается также фракция с корневищами вахты: в первый же год потери составляют 3/4 массы, во второй год снижение незначительное, всего около 4 %. Корни вахты разлагаются не так быстро, как другие части этого растения. Значительная потеря массы наблюдается в первый год (чуть меньше половины исходной массы), в течение второго года корни вахты теряют еще 9 %. Всего за два года потери составляют до 60 % исходного веса.

Сфагновые мхи сильнее разлагаются на повышенных элементах рельефа – в ряме и на грядах, и медленнее в пониженных – в топи и мочажинах. Максимальная потеря массы среди сфагновых мхов отмечается для *Sphagnum angustifolium* – 32 % в первый

год в экосистеме яряма. В течение второго года потери этого вида мха составляют 10 %. Этот же вид сфагнума в топяном сообществе разлагается гораздо медленнее. Его разрушение тормозится из-за недостатка кислорода примерно в два раза. Доминант мохового покрова в яряме и на грядах, *Sphagnum fuscum*, за год разлагается на четверть, в последующие два года эксперимента он теряет еще по 5–10 % ежегодно. Общая потеря массы очеса *Sphagnum fuscum* за три года разложения составляет 40 % от исходного веса. Наименьшей скоростью разложения обладают доминанты мохового яруса в мочажине и топи – *Sphagnum balticum*, *S. papillosum* и *S. Lindbergii*. Их потери составляют 10–14 % за первый год и 5–10 % в течение второго года. За два года потеря массы не превысила 25 %.

Разложение лишайников происходит быстро, и в первый год потеря массы составляет до 30 % в экосистеме гряды. Причем *Cladonia stigia* разлагается немного медленнее, чем другой вид кладоний *Cl. stellaris*.

Таким образом, фракции разных видов растений можно разделить по скорости разложения на 5 групп:

- 1) очень быстро разлагающиеся (ветошь и корневища вахты и морошки);
- 2) быстро разлагающиеся (листья кустарничков, ветошь пушицы и осок);
- 3) средне разлагающиеся (корни вахты, корни кустарничков, корни и корневища осок);
- 4) медленно разлагающиеся (ветошь и корневища шейхцерии, корни пушицы, лишайники, сфагновые мхи, доминирующие в яряме и на грядах);
- 5) очень медленно разлагающиеся (стволы кустарничков, узлы кушения и корневища пушицы, сфагновые мхи, доминирующие в топяных и мочажинных сообществах).

Влияние факторов, влияющих на деструкцию, уменьшается в ряду: вид растения, фракция этого растения, тип экосистемы.

Разложение отдельных видов в экосистеме является составной частью экосистемы в целом и влияет на изменение растительного вещества в экосистемах при разложении. Нами был сделан расчет потерь растительного вещества в процессе разложения, происходивший в каждой болотной экосистеме с учетом вклада отдельных видов растений и их фракций в течение 2 лет (табл. 2). От 16 до 34 % поступившего с NPP растительного вещества разлагается в первый год в ряду экосистем: олиготрофные мочажины, гряды, ярямы, мезотрофные топи. Во второй год во всех экосистемах продолжается разрушение растительных остатков, только происходит снижение скорости на 10–15 %.

Таким образом, максимальное разрушение происходит в мезотрофной топи в первый год – 34 %, затем скорость деструкции снижается до 36 %. В торф поступает до 64 % растительных остатков. В экосистеме яряма на первом этапе разрушается 31 %, но уже

во второй год потери сравнимы с экосистемой мезотрофной топи и достигают 46 %. В торф поступает минимальное количество (54 %) растительных остатков. В экосистеме олиготрофной мочажины в первый год потери не превышают 16 %, во второй года потери увеличиваются до 21 %.

В ходе анализа результатов полевых экспериментов по разложению разных фракций растительного материала была построена зависимость величины потерь растительных остатков при разложении фитомассы от NPP (рис. 3).

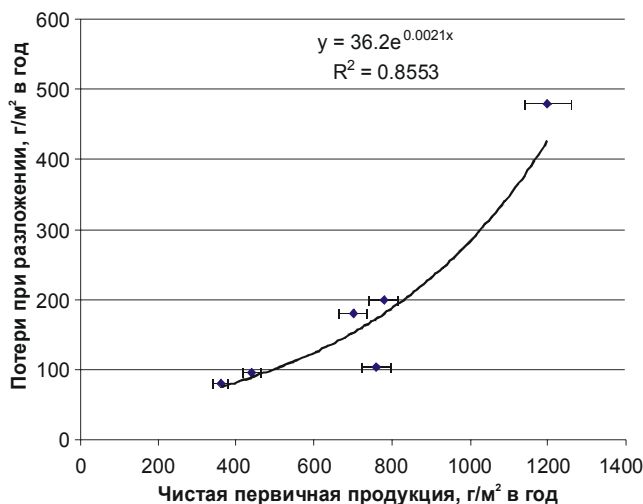


Рис. 3. Зависимость скорости разложения фитомассы от величины первичной продукции

Для поддержания равновесного состояния был сформирован регуляторный механизм и установились определенные количественные соотношения между продукционным и деструкционным звеном углеродного цикла [2]. Выявленная степенная зависимость подтверждает наличие сильной функциональной связи между первичными продуцентами и деструкторами в болотных экосистемах. Таким образом, чем выше чистая первичная продукция, тем больше потери растительного вещества при разложении.

Выводы

Таким образом, ведущими факторами, влияющими на скорость круговорота и накопление мортмассы, являются климатические условия, тип водно-минерального питания в экосистеме, уровень болотных вод и видовой состав растительного сообщества. Основными торфообразователями на болотах верхового типа являются сфагновые мхи. После отмирания сфагновый очес в яряме и на грядах сохранил еще 60 % исходной массы, в топяных и мочажинных экосистемах по истечении двух лет после отмирания – 80 %. Легче других растений подвергались разложению ветошь и корневища вахты трехлистной (*Menyanthes trifoliata*) и морошки (*Rubus chamaemorus*). Скорость разложения зависит от вида растений и его фракции. Разложение растительного веще-

Таблица 2

Изменение растительного вещества в болотных экосистемах средней тайги в течение 2 лет
(г/м² в год)

Фракция	Растительное вещество=NPP	Разложение, %	Разложение от исходного веса, г	Растительные остатки через 1 год	Разложение, %	Разложение от исходного веса, г	Растительные остатки через 2 года
Рям							
Листья трав	11	38	4.2	6.8	85	9.4	1.6
Листья кустарничков	54	15	8.1	45.9	46	24.8	29.2
Многолетние части кустарничков	15	13	2	13	17	2.6	12.4
Мхи	232	32	74.2	157.8	40	92.8	139.2
Корни трав	53	50	26.5	26.5	70	37.1	15.9
Корни кустарничков	225	30	67.5	157.5	47	105.8	119.2
Всего	590		182.5	407.5		272.5	317.5
%			31	69		46	54
Гряда							
Листья трав	13	37	8.2	4.8	92	12	1
Листья кустарничков	82	13	10.7	71.3	48	39.4	42.6
Многолетние части кустарничков	29	15	4.4	24.6	25	7.3	21.7
Мхи	172	18	31	141	32	55	117
Корни кустарничков	212	24	50.9	161.1	24	50.9	161.1
Корни трав*(морозка)	73	50	36.5	36.5	70	51.1	21.9
Корни пушицы	13	21	2	11	27	3.2	9.8
Всего	594		143.7	450.3		218.9	375.1
%			24	76		37	63
Олиготрофная мочажина							
Листья осок	18	28	5	13	30	5.4	12.6
Листья кустарничков	17	13	2.2	14.8	13	2.2	14.8
Многолетние части кустарничков	4	12	0.5	3.5	15	0.6	3.4
Мхи	292	7	20.4	271.6	15	43.8	248.2
Корни трав	156	30	46.8	109.2	32	49.9	106.1
Корни кустарничков	41	26	10.7	30.3	26	10.7	30.3
Всего	528		85.6	442.4		112.6	415.4
%			16	84		21	79
Мезотрофная мочажина							
Листья осок	45	32	14.4	30.6	43	19.4	25.6
Листья трав (вахта)	4	60	2.4	1.6	88	3.5	0.5
Листья кустарничков	3	19	0.6	2.4	24	0.7	2.3
Многолетние части кустарничков	1	12	0.1	0.9	15	0.2	0.8
Мхи	180	17	30.6	149.4	19	34.2	145.8
Корни осок	398	40	159.2	238.8	40	159.2	238.8
Корни трав	34	56	22.2	11.8	50–81	24.1	9.9
Корни кустарничков	30	26	7.8	22.2	26	7.8	22.2
Всего	695		237.3	457.7		249.1	445.9
%			34	66		36	64

ства в экосистеме в первый год достигает 16–34 % исходного веса, во второй год – 21–46 % и зависит от типа экосистемы.

Работа выполнена при финансовой поддержке
08-05-92501-НЦНИЛ_а, 08-05-92496-НЦНИЛ_а.

Список литературы

1. Наумов А. В., Косых Н. П., Миронычева-Токарева Н. П., Паршина Е. К. Углеродный баланс в болотных экосистемах Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2007. № 5. С. 771–779.
2. Паршина Е. К. Разложение растительного вещества в лесотундре // Сиб. экол. журн. 2007. № 5. С. 781–787.

Косых Н. П., кандидат биологических наук, научный сотрудник.

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН.
ул. Советская, 18, г. Новосибирск, Россия, 630009.
E-mail: kosykh@issa.nsc.ru

Миронычева-Токарева Н. П., кандидат биологических наук, старший научный сотрудник.

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН.
ул. Советская, 18, г. Новосибирск, Россия, 630009.
E-mail: nina@issa.nsc.ru

Паршина Е. К., младший научный сотрудник.

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН.
ул. Советская, 18, г. Новосибирск, Россия, 630009.

Материал поступил в редакцию 20.11.2008

N. P. Kosykh, N. P. Mironycheva-Tokareva, E. K. Parshina

PHYTOMASS, PRODUCTION AND DECOMPOSITION OF PLANT MATTER IN OLIGOTROPHIC BOGS OF THE MIDDLE TAIGA WESTERN SIBERIA

Are given new experimental data on biological productivity and decomposition of plant matter in communities of oligotrophic bogs of the middle taiga. Are adduced quantitative assessments of phytomass, mortmass, production and decay rate of main peat plant species. The plants are divided on five groups by decay rate. It is found the dependence of the decay rate of plant matter and net primary production. It is shown that in the ecosystems of oligotrophic bog with increasing of the production, increases the rate of decomposition.

Key words: *bog, phytomass, biological production, decomposition plant.*

Kosykh N. P.

Institute of Soil Science and Agricultural Chemistry SB RAS.
ul. Sovetskaya, 18, Novosibirsk, Russia, 630099.
E-mail: kosykh@issa.nsc.ru

Mironycheva-Tokareva N. P.

Institute of Soil Science and Agricultural Chemistry SB RAS.
ul. Sovetskaya, 18, Novosibirsk, Russia, 630099.
E-mail: nina@issa.nsc.ru

Parshina E. K.

Institute of Soil Science and Agricultural Chemistry SB RAS.
ul. Sovetskaya, 18, Novosibirsk, Russia, 630099.