

УДК 574.4(571.51+571.65)

ПОКАЗАТЕЛИ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ В ТУНДРОЛЕСЬЯХ КРАЙНЕГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

© 2014 А.А. Пугачев¹, Е.А. Тихменев²¹ Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан² Северо-Восточный государственный университет, г. Магадан

Поступила в редакцию 24.10.2013

Излагаются результаты исследований растительной массы тундролесий Крайнего Северо-Востока, характеризующиеся значительной заторможенностью процессов трансформации опада. Обсуждаются особенности биологического круговорота, определяющие накопление в составе органического вещества значительных запасов мортмассы, оторфовывание почв и наличие корневого опада различной степени деструкции.

Ключевые слова: продуктивность, растительные сообщества, тундролесье, фитомасса, опад, мортмасса, древесина.

ВВЕДЕНИЕ

Биологическая продуктивность экосистем и динамика растительной массы являются интегральным показателем взаимодействия факторов абиотической среды, влияющих на формирование и особенности функционирования экосистем. Изучение их параметров имеет большое значение для разработки стратегии рационального природопользования [1]. Охарактеризовав границы дёрн и кустарников ценообразователей на Северо-Востоке А.П. Васьковский [2] пришел к выводу, что эта территория относится к более суровой и обедненной полосе тайги по сравнению с предтундровыми редколесьями. Он отмечал, что таежные виды представлены здесь значительно беднее, но зато многочисленны арктические и арктоальпийские элементы. Поэтому им предложено называть эту полосу тундролесьем (или арктолесьем) и выделять ее в качестве зонального образования в ранге подзоны между предтундровыми редколесьями и лесотундрой. Позднее Ю.П. Пармузиным [3] показано своеобразие этого ландшафтного пояса по всем компонентам и сочетаниям природной среды. В конечном итоге закрепилось предложенное А.П. Васьковского название данного ландшафтного типа «тундролесье», на основании того, что при эдификаторной роли древесной растительности в биогеоценозах господствуют тундровые элементы.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение запасов и структуры биомассы фитоценозов основывалось на методических указаниях, разработанных Л.Е. Родиным, Н.П. Ремезовым и Н.И. Базилевич [4]. За границу раздела фитомассы на надземную и подземную принималась линия перехода «живых» частей мхов в бурые (отмершие). У лишайников к подземной массе относились более темные по сравнению с верхними части. Подземная растительная масса разбиралась на корни, остатки коры, измельченное органическое вещество, представляющее фрагменты мелких корней, так и слабо разложившийся корневой опад. Прирост лиственницы и кедрового стланика определяли по массе хвои и побегов текущего года. При расчетах ежегодно прирастающей массы стволовой древесины и ветвей массу многолетних надземных органов делили на возраст растений. Определению фитомассы кедрового стланика предшествовал сплошной пересчет ветвей и стволов, замеры их длины и толщины на площади 400 м². Средний диаметр стволов и ветвей у основания определялись выборкой по 4-6 модельных ветвей, у которых определялась площадь поперечного сечения. Все ветви были группированы по сантиметровым ступеням толщины. Полученные значения для каждой ступени толщины позволили определить фитомассу стволовой части кедрового стланика.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ имеющегося массива данных дает возможность оценить динамику растительной массы, определяемую ежегодным нарастанием живого органического вещества (П) и последующего его отмирания (0.) в конце вегетационного

Пугачев Алексей Александрович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник ИБПС ДВО РАН.

E-mail: apugachev@ibpn.ru

Тихменев Евгений Александрович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией геоботаники ИБПС ДВО РАН, профессор кафедры биологии и химии Северо-Восточного государственного университета.

E-mail: etikhmenev@bk.ru

периода [5]. При этом суммарным выражением несбалансированности этих потоков выступает фитомасса (Φ), а результатом несоответствия темпов поступления опада со скоростью его разложения - запасы мертвого органического вещества (M). Эффективный показатель функционирования продуционного блока оценивается нами отношением $\lg \Pi : \lg \Phi = K_1$, блок трансформации $\lg O : \lg M = K_2$ (табл. 1). Наши исследования показали, что по величине годового прироста кедрово-стланиковые заросли средних частей склонов ($\Pi = 0,39 - 2,25$ т/га в год) относятся к очень малопродуктивным экосистемам; кедрово-стланиковые заросли нижних частей склонов и межгорных долин, а также лиственничные редколесья ($\Pi = 2,52 - 3,81$ т/га) - к малопродуктивным.

Общим свойством тундролесий является заторможенность процессов трансформации опада, что реализуется в оторфовывании почв и накоплении значительных запасов измельченного корневого опада разной степени гумификации. На основании значений K_2 минимальные темпы разложения отмершей растительной массы свойственны кедровым стланикам горных склонов (0,39 - 0,46). Несколько выше данный показатель у кедровых стлаников долин и плато (0,48 - 0,55) и лиственничных редколесий (0,65 - 0,67). В качестве критерия уровня биопродуктивности экосистем нами обоснован показатель $K = \lg \Pi + \lg \Phi / \lg B$, где Π - ежегодный прирост, Φ - фитомасса, B - общая биомасса, отражающий взаимосвязь процессов синтеза и трансформации растительного вещества, характеризуя при этом степень однородности типа ландшафта [6]. Четкая приуроченность конкретных почвенно-растительных комплексов к определенному интервалу значений данного коэффициента позволила выделить на территории региона 15 природно-территориальных комплексов, обладающих сходными параметрами биопродуктивности. Ведущими из них являются: 1 - 0,47-0,48 - типичные и горные тундры арктических и континентальных районов, 2 - 0,50 - 0,51 - равнинные и горные болота, 3 - 0,53 - 0,54 - крупнокустарниковые тундры, 4 - 0,56 - 0,58 - горные тундры гумидных районов, 5 - 0,64 - 0,65 - кедровые стланики горных склонов, 6 - 0,69 - 0,70 - кедровые стланики долин и плато, 7 - 0,76-0,78 - лиственничные редколесья, 8 - 0,76 - 0,78 - лиственничные леса. Данные свидетельствуют о том, что тундролесья Крайнего Северо-Востока по величине и соотношению продуционных показателей (K_3) занимают особое место в растительном покрове регионе. Это полностью подтверждает мнение А.П. Васьковского и Ю.П. Пармузина о своеобразии этого ландшафтного

пояса по всем компонентам и сочетаниям. Специфической особенностью тундролесий Крайнего Северо-Востока является формирование почв разной степени оторфованности. Рядом исследователей [6] образование торфянистых горизонтов почв в условиях интенсивного поверхностного и внутрипочвенного дренажа охарактеризовано как процесс "сухого" торфонакопления. Скорость разложения отмерших частей растений характеризуется очень низкими темпами. Относительно быстро разлагаются листья рододендрона (в среднем 21,0% в год) и осоки (15,7%), значительно медленней - хвоя кедрового стланика (11,9%) и листья кустарничков (12,5 - 13,7%), наименее активно - мхи (6,4%) и, особенно, лишайники (3,4%). Результатом несоответствия массы ежегодного опада и темпов его трансформации является формирование сравнительно мощных органогенных горизонтов. Разложение образцов, состоящих из хвои кедрового стланика и листьев кустарничков происходит сравнительно более быстрыми темпами в отличие от образцов, состоящих только из хвои: 17,0-24,3% уже в первый год. Наиболее благоприятные условия для разложения опада растений складываются в средней части торфянистых горизонтов. Аналогичное явление отмечалось и в лесных почвах континентальных районов Аляски [7]. Как показали исследования, активность разложения опавов определяется рядом факторов, среди которых первостепенное значение имеют их химический состав и условия среды, в которой происходит разложение. Большинство растений характеризуется низким содержанием зольных элементов - 0,59 - 1,96%. Сопоставление активности разложения опавов с их химическим составом свидетельствует о наличии корреляции с содержанием азота и кальция. Существенным фактором, снижающим темпы разложения, является относительно высокое содержание в опавках кремнезема. В частности, отношение кальция к кремнию в торфянистом горизонте составляет 1,0, в отмерших частях мхов - 1,2, в подстилке - 1,4, в опаде хвои кедрового стланика - 2,2, листьях багульника - 3,9, брусники - 6,4. Большое влияние на активность процессов разложения оказывает биохимический состав опавов. Высокое содержание в них восков, смол и дубильных веществ угнетает почвенную микрофлору и тормозит трансформацию опада в целом. Фактором, ограничивающим темпы разложения лишайников, является наличие в них специфических лишайниковых кислот, многие из которых обладают сильными антибиотическими свойствами по отношению к ряду микроорганизмов [8]. Причиной угнетения целлюлозоразлагающей микрофлоры и почвенных беспозвоночных является

кислый характер опада. В частности, рН хвои кедрового стланика составляет 4,73, листьев березы – 4,29, багульника – 4,73, брусники – 4,86.

Сочетание гидротермических условий в почвах региона также неблагоприятно для разложения отмерших частей растений. Периодическое высушивание подстилок до воздушно-сухого состояния делает их непригодными для обитания большинства организмов. Летнее прогревание верхней части профиля до 7 - 10° ограничено 1 - 1,5 месяцами в году [9], что служит препятствием для существования насекомых, проходящих в почве длительный цикл развития. Свидетельством недостаточной влажности подстилок является низкая численность в них почвенных беспозвоночных. Населенность ими торфянистых горизонтов значительно выше и вполне сопоставима по численности и видовому составу с постоянно и периодически переувлажненными болотными и дерново-перегнойно-глеевыми почвами. Все процессы трансформации в конечном итоге преломляются в биохимической деятельности микроорганизмов, которым принадлежит решающая роль в разложении растительного опада. Разовые посевы образцов из подстилки и торфя-

нистого горизонта свидетельствуют о крайней бедности микрофлоры в почвах экосистем кедрового стланика [10]. Период проявления суммарной протеазной активности по Е.Н. Мишустину [11] в органогенных горизонтах ограничивается 1-1,5 месяцами. В процессе разложения растительной массы химический состав опадов претерпевает существенные изменения. В подстилке происходит относительное увеличение содержания железа, алюминия и, отчасти, кремния, резко снижается содержание магния, калия и фосфора; в хвое кедрового стланика и листьях березы отмечается разрастание азота и кальция. Отношение кальция к кремнию в опаде листьев березы уменьшается до 2,4, брусники до 3,9, что еще более способствует замедлению их разложения. Существенным фактором, способствующим подавлению деструктивных процессов, является значительное снижение рН растительного опада – у листьев березы до 3,52, хвои кедрового стланика – 3,75, брусники – 3,85, багульника – 4,16.

Биохимический состав торфянистых горизонтов, по сравнению со свежим спадом и подстилкой, характеризуется уменьшением содержания жиров и клетчатки на фоне увеличения со-

Таблица 1. Показатели биопродуктивности почвенно-растительных комплексов, т/га.

| Почвы | П. | Ф. | Б. | К ₁ | К ₂ |
|--|------|--------|--------|----------------|----------------|
| Кустарничково-осоково-моховая тундра | | | | | |
| Тундровая глеевая | 0,81 | 5,38 | 54,06 | 0,52 | 0,33 |
| Крупнокустарничково-моховая тундра | | | | | |
| Тундровая торфянистая глеевая | 1,95 | 7,17 | 123,80 | 0,69 | 0,38 |
| Кустарничково-лишайниковая горная тундра | | | | | |
| Подзол иллювиально-гумусовый | 1,33 | 20,98 | 91,97 | 0,40 | 0,30 |
| Кедрово-стланиковая кустарничково-лишайниковая горная тундра | | | | | |
| Подбур таежный сухомерзлотный | 1,95 | 62,08 | 151,59 | 0,69 | 0,38 |
| Кедрово-стланиковые кустарничковые заросли горных склонов | | | | | |
| Подзол иллювиально-многогумусовый | 2,07 | 58,30 | 134,85 | 0,48 | 0,41 |
| Кедрово-стланиковые кустарничково-моховые заросли долин | | | | | |
| Подзол надмерзлотно-глееватый | 3,41 | 78,56 | 168,19 | 0,53 | 0,48 |
| Осоково-сфагновое болото | | | | | |
| Торфянистая болотная | 2,55 | 34,11 | 45,30 | 0,56 | 0,67 |
| Лиственничник разнотравно-хвощевый | | | | | |
| Пойменная мелкодерновая | 9,52 | 277,11 | 303,11 | 0,57 | 0,82 |
| Злаково-разнотравная степь | | | | | |
| Криоаридная | 2,01 | 2,77 | 25,47 | 0,90 | 0,43 |

Условные обозначения: П.- прирост, т/га в год, Ф.- фитомасса, т/га, Б.- биомасса, т/га.

Таблица 2. Запасы и структура подземной биомассы в бруснично-шикшицево-лишайниковой редине

| Компоненты биомассы | Горизонт, см | Биомасса | | |
|------------------------------------|--|---|--------------------------------|--------|
| | | г/м ² | г/м ² * в 1 см гор. | ц/га |
| Огмершие части мхов | A ₀ 0-3 см | 11,2 | 3,7 | 1,12 |
| Огмершие части лишайников | | 411,2 | 137,1 | 41,12 |
| Итого | | 422,4 | 140,8 | 42,24 |
| Живые корни лиственницы >0,7 см** | A _{от} 3-10 см | 182,6 | 26,1 | 18,26 |
| Огмершие корни лиственницы >0,7 см | | 42,4 | 6,1 | 4,24 |
| Живые корни стланика >0,7 см | | 987,0 | 141,0 | 98,70 |
| Огмершие корни стланика <0,7 см | | 197,0 | 28,1 | 19,70 |
| Живые корни стланика 0,1 – 0,7 см | | 748,4 | 106,9 | 74,84 |
| Живые корни стланика <0,7 см | | 183,6 | 26,2 | 18,36 |
| Огмершие корни <0,7 см | | 936,3 | 133,8 | 93,63 |
| Древесные угли | | 891,5 | 127,4 | 89,15 |
| Измельченный корневой опад | | 3834,3 | 547,8 | 383,43 |
| Итого | | 8003,1 | 1143,4 | 800,31 |
| Огмершие корни лиственницы >0,7 см | | A ₀ A ₁ 10-12 см | 7,8 | 3,5 |
| Огмершие корни стланика >0,7 см | 36,7 | | 16,7 | 3,67 |
| Корни 0,1 – 0,7 см | 360,2 | | 51,5 | 36,02 |
| Корни <0,7 см | 623,8 | | 89,1 | 62,38 |
| Измельченный корневой опад | 328,1 | | 46,9 | 32,81 |
| Итого | 1356,6 | 207,7 | 135,66 | |
| Корни 0,1 – 0,7 см | A ₂ h 12-24 см | 18,7 | 1,6 | 1,87 |
| Корни <0,7 см | | 268,6 | 22,4 | 26,86 |
| Древесные угли | | 14,4 | 1,2 | 1,44 |
| Измельченный корневой опад | | 321,7 | 26,8 | 32,17 |
| Итого | 623,4 | 52,0 | 62,34 | |
| Корни <0,7 см | Bhfar ¹ 24-38 см | 7,2 | 0,5 | 0,72 |
| Измельченный корневой опад | | 37,2 | 2,7 | 3,72 |
| Итого | | 44,4 | 3,2 | 4,44 |
| Корни <0,7 см | Bhfar ² 38-55 см | 2,3 | 0,1 | 0,23 |
| Измельченный опад корней | | 13,3 | 0,8 | 1,33 |
| Итого | | 15,6 | 0,9 | 1,56 |
| Огмершие части мхов | A ₀ - Bhfar ² | 11,2 | - | 1,12 |
| Огмершие части лишайников | | 411,2 | - | 41,12 |
| Живые корни лиственницы | | 182,6 | - | 18,26 |
| Живые корни стланика | | 1919,0 | - | 191,90 |
| Огмершие корни лиственницы | | 50,2 | - | 5,02 |
| Огмершие корни стланика | | 233,7 | - | 23,37 |
| Корни 0,1 – 0,7 см | | 378,9 | - | 37,89 |
| Корни <0,7 см | | 1838,2 | - | 183,82 |
| Древесные угли | | 905,9 | - | 90,59 |
| Измельченный корневой опад | | 4534,6 | - | 453,46 |
| Общая подземная биомасса | | | 10465,5 | 27,0 |

Примечание: * – содержание биомассы в 1 см генетического горизонта почв;

** – здесь и далее указан диаметр корней

держания лигнина и, отчасти, протеина и фракции воскосмол. В составе подземной растительной массы наряду с корнями (живыми и мертвыми) содержится значительное количество сильно измельченных растительных остатков (табл. 2). Накопление данной фракции в почвах особенно характерно для арктических и субарктических районов [12-15]. Оно вызвано слабой активностью процессов разложения корневых опавов в условиях низких температур и сильнокислой реакции почв. Кроме того известно, что в почвах Крайнего Севера количество микроорганизмов с глубиной резко уменьшается, интенсивность распада целлюлозы крайне низка [15].

Наиболее насыщена корневой массой верхняя часть профиля почв (торфянистые и торфянисто-перегнойные горизонты). Поверхностное распределение корневых систем обусловлено поступлением на поверхность почвы растительных остатков, которые в этих условиях служат основным источником питания растений. В горных местообитаниях это является основным фактором, препятствующим выносу элементов-органогенов за пределы ландшафта. Визуальное изучение мелких корней в минеральной части почв показало, что значительная часть их мертва. Это косвенно указывает на возможность микотрофного питания. В составе подземной биомассы содержится около 43% измельченного корневого опада и растительных остатков. Накопление данной фракции вызвано слабой активностью разложения мортмассы в условиях низких температур и сильнокислой реакции почв, а также уменьшением количества микроорганизмов с глубиной. Это приводит к относительному накоплению измельченного корневого опада в генетических горизонтах почв, что хорошо видно по их соотношению с общей подземной биомассой – если в органогенных горизонтах оно составляет 2, то в нижних снижается до 1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общим свойством экосистем региона является заторможенность процессов трансформации опада, что реализуется в накоплении в составе растительного органического вещества значительных запасов мортмассы, оторфовывании почв и корневого опада различной степени гумификации. В процессе разложения растительной массы в тундролесьях химический состав опавов претерпевает существенные изменения. В подстилке происходит относительное увеличение содержания железа, алюминия и, отчасти, кремния, резко снижается содержание магния, калия и фосфора. В хвое кедрового стланика и листьях березы отмечается разрастание азота и кальция,

а отношение кальция к кремнию в опаде листьев березы уменьшается до 2,4, в брусники достигает 3,9, что еще более замедляет процесс их разложения. Существенным фактором, способствующим подавлению деструкции, является значительное снижение рН опада. При этом большое влияние на активность процессов разложения оказывает биохимический состав растительных остатков. Высокое содержание в них восков, смол и дубильных веществ угнетает почвенную микрофлору и тормозит трансформацию опада в целом. Биохимический состав торфянистых горизонтов, по сравнению со свежим спадом и подстилкой, характеризуется уменьшением содержания жиров и клетчатки на фоне увеличения содержания лигнина и, отчасти, протеина и фракции воскосмол.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Пугачев А.А. Экологические основы рационального использования почвенных ресурсов Крайнего Северо-Востока России. Автореф. дисс. ... док. биол. наук. Владивосток, 1996. 46 с.
2. Васьковский А.П. Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников-ценообразователей на Крайнем Северо-Востоке СССР. // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан, 1958. Вып. 13. С. 187-204.
3. Пармузин Ю.П. Тундролесье СССР. М.: Мысль, 1979. 295 с.
4. Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 144 с.
5. Перельман А.И. Геохимия ландшафта. М.: Высшая школа, 1975. 342 с.
6. Соколов И.А. Вулканизм и почвообразование. М.: Наука, 1973. 224 с.
7. Van Cleve K. Organic matter quality in relation to decomposition // Soil organisms and decomposition in tundra. Tundra Biome Steering Committee. Stockholm, 1974. P. 311-324.
8. Куревич В.Ф., Щербакова Т.А. Почвенная энзимология. Минск: Наука и техника, 1980. 275 с.
9. Игнатенко И.В., Мельникова Т.В., Пугачев А.А. Физико-географические условия Северного Охотоморья и гидротермический режим почв (стационар "Снежная долина") // В кн.: Компоненты биогеоценозов тундролесий Северного Охотоморья. - Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1977. - С. 5-23.
10. Берман Д.И., Игнатенко И.В., Пугачев А.А. О торфо-накоплении в интенсивно дренированных почвах Крайнего Северо-Востока СССР. В кн. Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 143-154.
11. Звягинцев Д.Г., Асеева И.В., Бабьева И.П., Мирчинк Т.Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 1980. 224 с.
12. Александрова В.Д. Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца Иосифа) Проблемы ботаники. - Л.: Наука, 1969. Т.11. С.47-60.
13. Вихирева-Василькова В.В., Гаврилюк В.А., Шамурин В.Ф. Надземная и подземная растительная масса некоторых кустарничковых сообществ Корякской

- Земли // Проблемы Севера. М.-Л.: Наука, 1964. Вып. 8. С.130-147.
14. *Игнатенко И.В., Хакимзянова Ф.И.* Почвы и запасы общей фитомассы в ерниково-дриадовой и ивняково-вой тундрах // Экология, 1971. №5. С.17-24.
15. *Мишустин Е.Н., Мирзоева Б.А.* Микрофлора северных почв (литературный обзор). Л.: Наука, 1964. Вып. 8. С.170 - 199

INDICATORS DYNAMICS OF PLANT MASS IN TUNDRAFOREST OF THE EXTREME NORTH EAST OF RUSSIA

© 2014 A.A. Pugachev¹, E.A. Tikhmenev²

¹Institute of biological problems of North of FEB RAS,
²North-Eastern State University

Results of researches of vegetable weight of tundra-forest of the Extreme North East, being characterized by considerable slow processes of transformation plant material are stated. The features of biological circulation defining accumulation in structure of organic substance of considerable stocks mortmass, peat and existence root fragments various stage of destruction in soil are discussed.

Key words: productivity, plant communities, tundra-forest, phytomass, mortmass, wood.

Alexei Pugachev, Doctor of Biological Sciences, Leading Research Fellow of the Institute of Biological problems of the North of the FEB RAS. E-mail: apugachev@ibpn.ru
Evgeny Tikhmenev, Candidat of Biology, Head of Geobotany Laboratory of the Institute of Biological problems of the North of the FEB RAS, Professor at the Biology and Chemistry Department of North-Eastern State University. E-mail: etikhmenev@bk.ru