

К вопросу о структуре дерновины и продуктивности сфагновых мхов на олиготрофных болотах

И. А. ГОНЧАРОВА

*Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок*

АННОТАЦИЯ

Приведены экспериментальные данные по плотности дерновинок отдельных видов сфагновых мхов на олиготрофном болоте. Проведен фракционный анализ стеблей мхов по весовым и морфологическим показателям. Исследован вклад каждой фракции в продукцию биомассы. Определены линейные и весовые параметры фотосинтезирующей поверхности отдельных видов мхов. Оценена продуктивность доминирующих видов мхов на болотах олиготрофного типа.

ВВЕДЕНИЕ

В Западной Сибири болотные и заболоченные земли занимают более 100 млн га, из них на долю олиготрофных комплексов приходится более 46 % [1]. Естественно, что на болотах этого типа водно-минерального питания сфагновые мхи играют ведущую роль в сложении растительного покрова, продукционном процессе и круговороте веществ. В связи с этим процесс формирования и структурная организация их дерновин всегда вызывали пристальный интерес исследователей [1–6]. Влияние густоты сфагновых дерновин и темпов роста мхов в конечном итоге кумулируется в показателях годичного прироста биомассы и депонировании органического вещества. Степень сомкнутости сфагновых дерновин зависит от видовой принадлежности мхов, микроэкологических условий, густоты размещения пучков ветвей на стеблях, длины ветвей, количества и величины листьев. Сочетание этих количественных и качественных характеристик определяет устойчивость сфагновой дерновины и ее стабильное функционирование. Эти показатели у сфагновых мхов весьма специфичны и широко варьируют в пределах вида в зависимости от экологичес-

ких условий, в чем проявляются высокая морфолого-физиологическая пластичность и экобиоморфное разнообразие сфагнумов [7–9]. Для сфагновых мхов характерны неограниченный верхушечный рост стеблей и постоянное отмирание снизу. Известно, что мхи начинают расти сразу после таяния снега, и их линейный прирост зависит от вида мха, уровня почвенно-грунтовых вод, климатических условий и трофности среды [10]. Исследования и обзоры работ по учету величины годичного прироста сфагновых мхов проведены рядом ученых [1, 11–25]. Но следует отметить, что как обобщающих, так и локальных сведений по структурной организации сфагновых дерновинок и приросту мхов к настоящему времени накоплено мало. Авторы вышеуказанных работ ограничились преимущественно 1–2-летними наблюдениями за ростовыми процессами сфагнов, используя при этом самые разнообразные методы диагностики годичных приростов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены на выпуклом болотном массиве олиготрофного типа (Цы-

ганово болото), расположенном в Тимирязевском лесхозе Томской области. Для него характерна значительная мозаичность растительного покрова, связанная с расчленением микрорельефа на разновысокие сфагновые подушки диаметром до 150 см, пушицевые кочки высотой 20–25 см и межкочечные понижения, местами расширяющиеся до мочажин. Положительные элементы микрорельефа занимают в среднем 40–50 % поверхности. Распространение деревьев (*Pinus sylvestris* L.), как правило, приурочено к положительным элементам. Состав древостоя 10С, высота в среднем составляет 5 м. Мощность торфяной залежи достигает 3,5–4,7 м. Разреженный в микропонижениях и более густой на микроповышениях травяно-кустарничковый ярус покрывает 50–80 % поверхности. В его составе господствуют хамаедафне (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), пушица влагалистная (*Eriophorum vaginatum* L.), в примеси находятся багульник (*Ledum palustre* L.) и береза карликовая (*Betula nana* L.). В нижнем подъярусе находятся брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и черника (*Vaccinium myrtillus* L.), среди которых встречаются подбел (*Andromeda polifolia* L.), клюква (*Oxycoccus palustris* Pers.), морозка (*Rubus chamaemorus* L.), росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia* L.), довольно равномерно распределенные по сфагновому ковру микропонижений. В мохово-лишайниковом покрове абсолютное господство принадлежит сфагновым мхам. На микроповышениях преобладает *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., в примеси находятся *S. magellanicum* Brid., *S. russowii* Warnst., *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw. Микропонижения заняты *S. obtusum* Warnst. Роль лишайников в сложении растительного покрова на болоте незначительна. Их суммарное покрытие не превышает 2–3%. Из эпигейных видов преобладают *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzard et Vězda, *C. arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina* (L.) Web. Ex Wigg. Названия таксонов лишайников приведены с учетом современных изменений по сводке R. Santesson [26].

10 августа 1987 г. сотрудниками Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН был заложен опыт по определению долгопериодного прироста сфагновых мхов. В сфагновые ковры на микроповышениях, образованных

S. fuscum, и в мочажинах с *S. obtusum* на глубину 1,5 м вводились металлические стержни (34 шт.) с перпендикулярно припаянными к ним в верхней части дюралевыми пластинками. Стержни помещали в моховую дерновину таким образом, чтобы пластинки находились вровень с головками сфагнов.

В конце июля 2001 г. на данных опытных площадках произведены замеры биомассы и длины сфагновых стебельков от поверхности ковра до металлических пластинок, оказавшихся погребенными в моховых дерновинах. Таким образом, измеренная общая длина стеблей и показатели биомассы соответствуют приросту сфагнов за 14 лет.

Вычленили точечные монолитики дерновин (“упаковки” мхов) площадью 25 см² на глубину 14-летнего прироста. Дерновинки *S. fuscum* отбирали в 14-кратной повторности, а *S. obtusum* – в 20-кратной. Точечные монолитики сепарировали на морфометрические фракции в зависимости от габитусов стебельков сфагнов [1]. Для каждого из них устанавливали линейные параметры, протяженность живой (пигментированной) и физиологически инертной зон. Границу зон определяли визуально с учетом изменения в окраске и степени сохранности веточек и листьев мхов. Фиксировали абсолютно сухую массу (АСМ) “упаковок” и фракций. Сепарация на фракции производилась по совокупным визуальным признакам. К первой фракции относили сильно развитые экземпляры, имеющие наиболее крупную головку, утолщенные стебель и веточки, увеличенную площадь стеблевых и веточных листочков. Вторую фракцию образуют средние экземпляры, не попадающие под полсные признаки максимальных и угнетенных сфагновых стебельков. К третьей фракции отнесены стебельки с различным, но ясно выраженным угнетением, проявляющимся в минимальных габитусах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

S. fuscum, являющийся крайним олиготрофом, занимает верхние пояса положительных элементов микрорельефа. В связи с уменьшением индекса увлажнения от подножия моховых подушек и бугров к их вершине, жизненная стратегия данного вида заключается в образовании более плотной

Т а б л и ц а 1
Среднее количество стеблей в "упаковке"

Вид	Фракция						Общее количество	Коэффициент вариации
	первая	%	вторая	%	третья	%		
<i>S. fuscum</i>	29,3±3,4	19,5	84,1±25,63	55,95	36,9±11,25	24,55	150,3±39,02	25,97
<i>S. obtusum</i>	14,6±1,9	24,0	24,4±5,97	40,0	22±9,13	36,0	61,0±11,74	19,34

дерновины по сравнению с другими видами, занимающими более увлажненные условия местообитания. Его густота достигает (60±15,6) тыс. шт./м². Сомкнутая форма роста обеспечивает капиллярное поглощение воды из субстрата и дает возможность сокращать испарение с латеральных поверхностей растений и осуществлять его преимущественно через головки гаметофитов. *S. obtusum* является гидрофитом и тяготеет к обводненным мочажинам. Не испытывая дефицита влаги, данный вид имеет незначительную плотность дерновин – (24,5±4,7) тыс. шт./м². Распределение особей по фракциям показано в табл. 1.

У *S. fuscum* бесспорно доминирует вторая фракция, а у *S. obtusum* доминирование второй фракции выражено не столь заметно. Обращает на себя внимание тот факт, что доля первой фракции у *S. fuscum* незначительна. По-видимому, именно из-за наличия большого количества средних и мелких особей достигается максимальная сомкнутость дерновины. У *S. obtusum* доля третьей фракции весьма велика и лишь немногим уступает второй фракции. Однако вклад третьей фракции по

массе незначителен (табл. 2) и составляет менее 10 %. Первая и вторая фракции близки по массе и составляют свыше 40 % каждая, хотя количественно вторая фракция вдвое превышает первую. У *S. fuscum* как по количеству, так и по массе лидирует вторая фракция. Доли в общей массе первой и третьей фракций соответственно уменьшаются.

Сравнивая коэффициенты вариации массы стеблей двух видов, можно отметить, что масса *S. obtusum* варьирует в меньшей степени, чем *S. fuscum*. Весовые параметры упаковок позволяют оценить запас фитомассы сфагновых мхов, но их продуктивность более полно характеризуют протяженность и масса физиологически активного (фотосинтезирующего) слоя (табл. 3).

По данным таблицы видно, что длина фотосинтезирующего слоя у *S. obtusum* у особей разных фракций практически одинакова, а у *S. fuscum* достоверно отличается протяженность активного слоя у третьей фракции. *S. fuscum*, отличающийся наиболее густой дерновиной, имеет толщину фотосинтетически активного слоя всего 16–18 мм. У

Т а б л и ц а 2
Усредненные весовые параметры стеблей в "упаковке"

Вид	Фракция						Общая масса, г	Коэффициент вариации
	первая	%	вторая	%	третья	%		
<i>S. fuscum</i>	0,95±0,27	28,19	2,02±0,62	59,94	0,40±0,16	11,87	3,37±0,71	20,54
<i>S. obtusum</i>	0,62±0,09	43,97	0,66±0,10	46,81	0,13±0,06	9,22	1,41±0,13	9,22

Т а б л и ц а 3
Усредненные линейные и весовые параметры фотосинтезирующей части мхов

Вид	Фракция					
	первая		вторая		третья	
	Длина, мм	Масса, г	Длина, мм	Масса, г	Длина, мм	Масса, г
<i>S. fuscum</i>	18,0±2,46	0,204±0,13	17,5±3,02	0,303±0,09	15,8±2,63	0,117±0,12
<i>S. obtusum</i>	29,8±6,82	0,309±0,06	29,3±5,11	0,322±0,09	28,9±6,79	0,063±0,03

более рыхлых дерновинок *S. obtusum* длина фотосинтезирующего слоя достигает в среднем 29 мм. Это объясняется тем, что особи данного вида в отличие от вертикально и плотно растущих стеблей *S. fuscum* растут наклонно и большая поверхность стеблей оказывается способной поглощать солнечные лучи.

В результате исследований выяснено, что за 14 лет суммарный линейный прирост *S. fuscum* составил в среднем (128±21) мм, а *S. obtusum* – (121±22) мм. Исходя из этого, можно считать, что средний годичный прирост у *S. fuscum* составляет 9,13 мм (0,24 г), а у *S. obtusum* — 8,63 мм (0,10 г). Основываясь на данных результатах, мы делаем вывод, что продуктивность двух исследованных видов мхов достигает 96 и 40 г/м² соответственно. Важно подчеркнуть, что ежегодный захват и удержание органического углерода этими видами мхов, выражаясь пределами 48–20 г/м², вероятно, не охватывают всего многообразия пространственных вариаций показателя из-за комплексности и мозаичности сфагнового покрова болот и необходимы более детальные и массовые замеры годичных приростов мхов других видов, с более широким охватом микроэкологических условий их произрастания.

ВЫВОДЫ

Продуктивность сфагновых мхов зависит от видовой принадлежности, экологических условий произрастания и количества стеблей на единице площади. У видов, образующих более густые дерновины, продуктивность выше, хотя длина фотосинтезирующего слоя меньше. Наибольший вклад в фитомассу вносит вторая фракция у *S. fuscum*, но у *S. obtusum* вклад первой и второй фракций примерно

одинаков. Третья фракция у обоих видов в продукции биомассы играет небольшую роль.

ЛИТЕРАТУРА

1. С. П. Ефремов, Т. Т. Ефремова, *Сиб. экол. журн.*, 2000, 5, 615–625.
2. Я. Я. Гетманов, Л. Г. Кузнецова, *Изв. АН СССР. Сер. биол.*, 1954, 5, 135–144.
3. Н. Г. Солоневич, *Ботан. журн.*, 1966, 62: 9, 1297–1302.
4. Л. Я. Смоляницкий, Там же, 1977, 62: 9, 1262–1272.
5. А. И. Максимов, Болота Европейского Севера СССР, Петрозаводск, 1980, 135–155.
6. М. С. Боч, Е. О. Кузьмина, *Экология*, 1983, 3, 23–28.
7. Л. И. Савич-Любицкая, Флора споровых растений СССР. Листостебельные мхи. 1952, т. 1, Сфагновые (торфяные) мхи.
8. J. H. Tallis, *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, 1961, 4.
9. В. Н. Green *J. Ecol.*, 1968, 56: 1.
10. С. И. Грабовик, *Ботан. журн.*, 1994, 79: 4, 81–86.
11. Н. Кац, М. Криллович, Н. Лебедева, *Земледелие*, 1936, 38, 1–33.
12. R. S. Clymo, *J. Ecol.*, 1970, 58, 13–49.
13. R. S. Clymo, *Ibid.*, 1973, 61, 849–869.
14. Е. А. Галкина, Вопросы комплексного изучения болот, Петрозаводск, 1973, 5–13.
15. М. А. Илометс, *Ботан. журн.* 1981, 66: 2, 279–290.
16. А. И. Максимов, Комплексные исследования растительности болот Карелии, Петрозаводск, 1982, 170–179.
17. С. И. Грабовик, В. К. Антипин, Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот, Петрозаводск, 1982, 195–203.
18. T. R. Moore *Can. J. Bot.*, 1989, 67, 1203–1207.
19. T. Lindholm, *Ann. Bot. Fenn.*, 1990, 27, 67–78.
20. T. Lindholm, H. Vasander, *Ibid.*, 145–157.
21. С. И. Грабовик, Бриология в СССР, ее достижения и перспективы, Львов, 1991, 56–59.
22. С. И. Грабовик, Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга, Л., 1991, 88–91.
23. О. Л. Кузнецов, С. А. Малышева, Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 250-летию АН СССР. Лесоводство, лесохимия, ботаника, Петрозаводск, 1974, 122–123.
24. Н. П. Косых, Мат-лы конф. Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования, М., ГЕОС, 1992, 392–393.
25. А. А. Титлянова., Н. П. Косых, Н. П. Миронычева-Токарева, *Сиб. экол. журн.*, 2000, 5, 653–658.
26. R. Santesson, The Lichen and Lichenicolous Fungi of Sweden and Norway, SBT-forlaget, Lund, 1993.

On the Sod Structure and Productivity of Sphagnum Mosses on Oligotrophic Swamps

I. A. GONCHAROVA

Experimental data on the density of sods of separate sphagnum moss species on an oligotrophic swamp are presented. Fraction analysis of moss stalks by weight and morphological properties is carried out. The contribution of each fraction to the biomass production is studied. Linear and weight parameters of the photosynthesizing surface of separate moss species, the productivity of dominant moss species on swamps of oligotrophic type are estimated.