Journal of Siberian Federal University. Biology 2 (2010 3) 211-223
~ ~ ~

УДК 630.114.35:551.312.2

Минеральная компонента подстилок болотных березняков: условия накопления и связь с производительностью древостоев

Т.Т. Ефремова *, А.Ф. Аврова, С.П. Ефремов, Н.В. Мелентьева
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Россия 660036, Красноярск, Академгородок 50/28 [1]

Received 4.06.2010, received in revised form 11.06.2010, accepted 18.06.2010

На градиенте от крупнотравных до сфагново-мёртвопокровных типов болотных березняков, объективно приуроченных к определенным местообитаниям, формируются следующие типы подстилок: сильноразложившаяся, среднеразложившаяся, корневищная, торфянистая, торфяная и оторфованная. Мощность и запасы подстилок изменяются соответственно: 5,7 см (4,5 кг/м^2) > 4,7 (3,7) > 3,6 (2,1) < 4,5 (2,5) < 6,1 (3,0) < 6,2 см (3,2 кг/м^2). В пределах типологического профиля содержание зольных (минеральных) веществ в подстилке составляет в среднем 12,5 %, изменяется от 4,6 до 22,2 % и характеризуется высокой изменчивостью. Источниками поступления зольных веществ в подстилку изучаемых болотных березняков служит главным образом древесный опад, напочвенный растительный покров и наносы паводковых вод. Их аддитивный вклад в накопление золы подстилкой составляет 56 %, а увеличение минеральных веществ на 1 г/м^2 за счет всех источников поступления сопровождается повышением содержания золы в подстилке на 0,76 г/м^2 (в пределах запасов золы: подстилка 179–1119, источники поступления 111–1310 г/м^2). Множественный регрессионный анализ показал, что напочвенный растительный покров и наилок – лучшие предсказывающие факторы. Вклад опада древесного яруса недостоверен. Древесный опад формирует в основном некую минеральную основу подстилок, на фоне которой проявляется влияние типологического разнообразия болотных березняков и других, главным образом гидрологических, факторов. Парный регрессионный анализ запасов древесины и зольности подстилок выявил высокую достоверную связь этих показателей.

Ключевые слова: местообитания, болотные березняки, подстилка, зольность, напочвенный растительный покров, древесный опад, наилок.

Введение

К числу ведущих факторов среды, определяющих разнообразие состава, строения и производительности лесных насаждений, относятся минеральные питательные вещества почвы. В силу единства организма и среды сама растительность в процессе своей жизнедеятельности превращается в среду – органический опад, гумус, торф, лесную подстилку. Подстилка рассматривается как одно из главных биогеоценотических образований, способствующих возобновлению роста и произ-

* Corresponding author E-mail address: efr2@ksc.krasn.ru
[1] © Siberian Federal University. All rights reserved

водительности лесных биогеоценозов (Зонн, 1983; Карпачевский, 1983). В ней концентрируется огромная масса физиологически активных корней. Например, в подстилке болотных лесов их сконцентрировано от 33 до 52 % в зависимости от типа насаждений (Ефремов, Ефремова, 1973). Поэтому лесоводы издавна придавали огромное значение подстилке как источнику минерального питания.

В лесоболотных комплексах одним из наиболее значимых показателей трофности корнеобитаемой зоны (0–20-40 см) является зольность торфа, в формировании которого непосредственное участие принимает подстилка. Поэтому подходы к оценке потенциального плодородия торфяного субстрата вполне применимы к подстилке. Под зольностью понимается несгораемый (минеральный) остаток, представленный главным образом нелетучими окислами элементов преимущественно Fe, Al, Si, P, Ca, Mg, K, Na, выраженный в %.

На основе показателей зольности торфяных почв (до 12–15 %) составлены шкалы классов бонитета и установлены тесные связи с производительностью хвойных насаждений (Вомперский, 1968; Капустинскайте, 1973; Вомперский и др., 1975; Пятецкий и др., 1976; Чертов и др., 1976; Чертов, 1981; Ефремова и др., 1993; Ефремова и др., 1995 и др.). Практически не изученными в этом плане остаются берёзовые насаждения, хотя им принадлежит значительная доля в формационной структуре лесных болот, в частности, по Западной Сибири – 27,4 % (Ефремов и др., 2005). Кроме того, несмотря на высокую насыщенность лесной подстилки сосущими корнями, её оценка как источника минерального питания древесных растений, не стала предметом специальных исследований. Цель данной работы – оценить вклад различных источников в накопление минеральных веществ подстилки и выявить их связь с продуктивностью болотных березняков.

Объекты и методы исследований

Исследования проводили на одном из самых крупных лесоболотных массивов (2,3 тыс. га) северной части междуречья Оби и Томи (южнотаежная подзона). К настоящему времени здесь сформировалась локально обособленная внутриболотная гидрографическая сеть, стержневым элементом которой является русло р. Еловка и древний заторфованный тальвег в 100–140 м от русла. Воды, питающие болотный массив, кислые (pH 3,8–4,0), насыщенные органическим веществом преимущественно фульватной природы (С – 225 мг/л), слабо минерализованные – 14 мг/л, в составе катионов доминирует кальций и восстановленное железо. В период весеннего половодья наиболее узкие и пониженные участки торфяного массива практически ежегодно затопляются талыми водами и покрываются после их схождения тонкодисперсными наносами (наилком). Почвы торфяные, преимущественно верхово–переходные, сложенные на мощных (до 6–7 м) осоково-сфагновых торфах.

Объектом исследования стали насаждения берёзы пушистой, представляющие собой экологический ряд лесоболотных ценозов, расположенных по признаку нарастания степени увлажнения торфяных почв по мере удаленности от дренирующего влияния внутриболотной речки. Экологический профиль (270 м × 50 м), заложенный перпендикулярно береговой линии, был разбит на 10-метровые секции: насаждение как целое во многом затушевывает или даже стирает проявление его важных пространственных особенностей. В экологическом ряду в силу континуальности напочвенного растительного покрова визуальная индикация границ типов леса оказалась затруднённой. Поэтому в основу

Рис. 1. Осенние уровни стояния болотных вод в пределах экологического профиля болотных березняков

классификации, согласно П.С. Погребняку (1955), были положены эдафические условия местообитаний, преимущественно степень увлажнения. Наиболее низкие уровни стояния болотных вод, лучшая их проточность и, следовательно, более благоприятные условия аэрации характерны для прирусловой зоны (рис. 1). Удаленные от речки участки в силу более слабой гидрологической разгрузки из-за меньших уклонов поверхности отличаются сильнее выраженными застойными явлениями и анаэробиозисом.

На основании изложенного по комплексу показателей – осенне-летним уровням почвенно-грунтовых вод, расстоянию от береговой линии (в качестве фактора проточности вод) и запасам подстилки (как результату жизнедеятельности леса) – экологический профиль объективно с помощью метода древовидной кластеризации был разбит на участки леса (кластеры) различной протяженности.

«Отбив» статистически достоверно границы местообитаний, выделили в их пределах следующие типы леса: 0–30 м – лабазниково–крапивно–страусниковый, состав 10Б; 30–70 м – крапивно–лабазниковый, состав 10Б; 70–100 м – папоротниково–вейниково–лабазниковый, состав 10Б; 100–140 м – вейниково–осоковый закочкаренный, состав 10Б; 140–190 м – сфагново–вейниково–осоковый, состав 10Б; 190–230 м – осоково–сфагновый, состав 8Б2С; 230–270 м – сфагново–мёртвопокровный, состав 6Б4С. Средний возраст березняков по градиенту проточности последовательно снижается с 78 до 63 лет. Наименее производительным является вейниково–осоковый тип леса: полнота 0,59 (количество стволов 558 шт/га), запасы древесины 128 м^3/га. Он занимает древнюю заторфованную ложбину стока – срединную часть экологического профиля. По обе стороны от него формируются более производительные высокополнотные древостои. Вдоль русла сосредотачиваются крупнотравные березняки I-II классов бонитета с максимальными для данных местообитаний запасами древесины 319 м^3/га, полнотой 0,83–1,0 (688–723 шт/га). В глубине торфяного массива произрастают типы леса II-III классов бонитета: полнота 1,16–1,18 (1457–1865 шт/га), запасы – 194–207 м^3/га.

Исследования запасов минеральных веществ выполняли по типам болотных березняков на протяжении четырех лет. Пространственные вариации изучали по следующей схеме. С шагом в 10 м выбиралось 10 точек опробования по пять справа и слева от сре-

динной линии в пределах конкретного типа леса. Древесный опад учитывали в течение трех лет по 70 опадоуловителям (100×100 см), установленным через 10 м друг от друга по линии отбора образцов подстилки. Биомасса напочвенного растительного покрова определялась одноразово с площадок 50×50 см по 20 вариантам в каждом типе березняков. Пробы наилка взяты в год обильного и продолжительного половодья (в 2007 г.) по схеме отбора образцов подстилки.

Дифференциация подстилки болотных березняков на подгоризонты и соответствующие им типы основывалась на общепризнанных руководствах (Богатырев, 1996, Богатырев и др., 2004, Карпачевский, 1981, Сапожников, 1984 и др.).

Отбор образцов подстилки производили при помощи цилиндрического шаблона площадью 283,5 см^2, по окружности которого вырезали весь объем подстилки до торфяной почвы. Разделение подстилки на подгоризонты L-F-H проводили по степени переработанности растительного материала, его дисперсности и агрегированности, сложению, окраске, освоенности живыми корнями, почвенными беспозвоночными и плесневыми грибами. Напочвенный растительный покров (вес надземных органов) изучали методом укоса с учетных площадок в середине августа. В пробах срезанного растительного материала учитывали все слагающие его виды растений весовым методом. Границу прироста мхов текущего года от предшествующего определяли согласно руководству: Программа и методика биогеоценотических исследований (1966).

Зольность устанавливали путем прокаливания образцов в муфельной печи до постоянного веса при температуре 500 °С и рассчитывали на навеску, высушенную при температуре 105 °С. В силу рыхлости сложения подстилки, данные по зольности, учитывая плотность, пересчитывали на запасы, чтобы получить наиболее полное представление о трофности корнеобитаемой зоны. Кроме того, такой прием позволил оценить влияние весенних наносов, зольность которых можно было определить только в местах их максимального осаждения – в прирусловой зоне внутриболотной речки.

Статистический анализ результатов исследования выполнен в программе Ststistica 6 с помощью следующих модулей: descriptive statistics (среднее, минимум, максимум, различия средних по t-критерию Стьюдента), simple regression (парная регрессия), multiple regression (множественная регрессия). Пространственную вариабельность зольности подстилок характеризовали, применив классические статистические методы оценки параметров случайного распределения (Лакин, 1990).

Результаты и обсуждение

В экологическом ряду болотных березняков выделены шесть типов лесной подстилки следующего строения. Сильно разложившаяся мощная подстилка (5,7 см) ($L_{0,7} – F_{2,1} – H_{2,9}$) древесно–крупнотравного состава формируется в березняках с участием в напочвенном покрове лабазника, крапивы и страусника. Среднеразложившаяся аналогичного состава мощная подстилка (5 см) ($L_{1,4} – F_{3,3} – H_{фрагментарно}$) – в вейниково–лабазниковом. Корневищная (груборазложившаяся) древесно–осоково–вейниковая подстилка малой мощности 3,6 см ($L_{1,7} – F_{1,9}$) образуется в вейниково–осоковом березняке. Торфянистая маломощная 4,5 см ($L_{2,4} – F_{2,5}$) мелкотравно–сфагново–древесная – в сфагново–болотно–разнотравных типах леса. Оторфованная древесного состава мощная 6,2 см подстилка ($L_{3,3} – F'_{2,2} – F''_{0,7}$) формируется в мочажинах сфагново–мёртвопокровного березняка.

В сфагновых синузиях данного типа леса образуется торфяная древесно–моховая мощная (6,1 см) подстилка (Оч.$L_{3,3}$ – Оч.$F_{2,8}$), сложенная очесом – бурыми отмершими частями стеблей и веточек мхов с включением остатков древесных растений и болотных трав. Запасы подстилок в пределах экологического профиля образуют следующий ряд: 4,5 кг/м^2 (0–30 м) > 3,7 кг/м^2 (30–100 м) > 2,1 кг/м^2 (100–140 м) < 2,5 кг/м^2 (140–230 м) < 3,1 кг/м^2 (230–270 м) и характеризуются средней изменчивостью по типам леса (коэффициент вариации *Cv* = 16–26 %) и высокой – по формации болотных березняков в целом (*Cv* = 34 %).

Источниками поступления зольных компонентов в лесоболотные экосистемы могут служить: подстилающие породы, почвенно–грунтовые воды, наносы весеннего половодья, атмосферная пыль, пожары, остатки растений–торфообразователей. В подстилку изучаемых болотных березняков минеральные вещества поступают главным образом с фитодетритом: древесным опадом, остатками напочвенного растительного покрова, а также с наносами паводковых вод. Другие источники слабо или практически не влияют на этот процесс: подстилающие породы – по причине их перекрытия мощным торфяным плащом, атмосферная пыль – из-за удаленности от промышленных объектов. Влияние почвенно-грунтовых вод опосредованно проявляется через парцеллярную структуру напочвенного растительного покрова. Следов пожара в изучаемых березняках не обнаружено.

Установлено, что в пределах формации содержание зольных (минеральных) веществ в подстилке составляет в среднем 12,5 % от сухого веса, изменяется от 4,6 до 22,2 % и характеризуется высокой изменчивостью: *Cv* – 36 % (табл. 1). Половина данных находится в диапазоне 8,5–16 % (согласно нижней P_{25} и верхней P_{75} квартилям). В пределах кластеров наибольшее количество золы около 17 % (9,7–22,2) и средняя вариабельность показателей (*Cv* – 10–21 %) обнаруживается в подстилках крупнотравных типов леса на расстоянии 100 м от русла. В глубь массива (100–270 м) количество золы снижается в среднем почти в 2 раза с минимумом на расстоянии 190–230 м (7,0 %). При этом изменчивость показателей несколько возрастает, хотя по-прежнему характеризуется средней или близкой к ней вариабельностью (*Cv* – 17–29 %). Средневзвешенные запасы золы в пределах экологического профиля составляют 505,3 г/м^2 и сильно варьируют (*Cv* – 59 %). Содержание минеральных веществ по типам леса закономерно снижается от крупнотравной группы (702–986 г/м^2) к мелкотравно–болотно–мшистой (216–342 г/м^2), характеризуя в основном средний уровень изменчивости (коэффициент вариации, как правило, менее 25 %).

Средневзвешенное количество древесного опада – источника зольных веществ – составляет 221,2 г/м^2 и слабо изменяется в пределах экологического профиля от 208,1 до 235 г/м^2 (*Cv* = 4,5 %). Величина коэффициента вариации 25 % рассматривается как пороговая, разделяющая участки на однородные и неоднородные в отношении того или иного свойства (Розанов, 1983). На этом основании типы леса изучаемых болотных березняков являются однородными по количеству поступающего древесного опада и, согласно t–критерию Стьюдента, достоверно не различаются между собой (рис. 2 А, табл. 2). В составе опада доминируют листья березы в количестве 70–80 %, ветви составляют 7–12 %, другие компоненты (кора, семенные чешуи, семена, листовая крошка) – 11–24 %. Средневзвешенная зольность опада (относительно фракционного состава) составляет 4,4 %. Она варьирует от 3,5 % в сфагново-мертвопокровном березняке до 5,2 % в лабазниково–крапивном. Уровень

Таблица 1. Статистические показатели зольности подстилок, древесного опада и напочвенного растительного покрова на экологическом профиле болотных березняков, % от сухого веса

Статистические показатели*	Расстояние от русла внутриболотной речки, м							В целом по профилю
	0-30	30-70	70-100	100-140	140-190	190-230	230-270	
Лесная подстилка								
x	16,43	17,61	16,76	10,75	8,27	6,98	9,83	12,46
min	10,10	14,76	9,70	7,16	5,87	5,19	4,64	4,64
max	21,04	21,61	22,17	15,10	11,88	9,12	13,99	22,17
Cv	15	10	21	21	22	17	29	36
n	30	15	15	30	15	15	30	150
Древесный опад								
x	4,94	5,22	4,72	4,75	4,13	3,73	3,54	4,42
min	3,83	4,66	3,96	3,31	3,84	3,16	2,83	2,83
max	5,55	5,73	5,43	5,26	4,41	3,98	4,25	5,73
Cv	10	9	12	12	6	9	13	14
n	30	30	28	29	30	28	29	204
Напочвенный растительный покров								
x	7,38	8,43	7,03	5,74	6,00	5,12	4,28	6,14
min	4,47	4,88	4,48	4,49	4,81	4,82	3,44	3,44
max	12,14	10,76	8,29	7,42	7,64	5,38	4,94	12,14
Cv	39	29	21	21	18	4	14	23
n	20	20	20	20	20	20	20	140

* *x* – среднее, *min* – минимум, *max* – максимум, *Cv* – коэффициент вариации, %, *n* – число наблюдений.

изменчивости этого показателя в пределах типов леса характеризуется как низкий (*Cv* = 6–13 %), а по формации в целом – как средний (*Cv* = 14,5 %). Количество зольных веществ, поступающих с древесным опадом в подстилку болотных березняков, составляет в среднем 11,05 г/м^2 и слабо варьирует по типам леса (*Cv* = 8–15 %). Максимальное поступление закономерно более высокое в крупнотравных березняках (0–100 м от русла) – 12–13 г/м^2 (рис. 2Б).

Средневзвешенная биомасса напочвенного растительного покрова в болотных березняках составляет 175,5 г/м^2 и отличается значительным варьированием в силу сложной синузиально–парцеллярной структуры (*Cv* = 56 %). В крупнотравных типах леса (на расстоянии 100 м от русла) количество биомассы самое высокое и практически равное – около 280 г/м^2 (рис. 2 А). Болотно–разнотравно–мшистая группа (140–270 м) также характеризуется относительно близкими между типами леса запасами фитомассы 77,1–96,6 г/м^2. Неким промежуточным звеном выступают осоково–вейниковые березняки (100–140 м) – 206 г/м^2. Оценка значимости различий по t–критерию Стьюдента подтверждает сделанные выводы: гипотеза о равенстве средних не отвергается только в пределах групп типов леса – крупнотравных березняков и болотно–разнотравно–мшистых (табл. 2).

Содержание минеральных веществ в напочвенном растительном покрове оценивали исходя из его синузиально–парцеллярной структуры, выраженной в весовых единицах, количественных показателей удельного веса каждой синузии в сложении сообщества и зольности видов

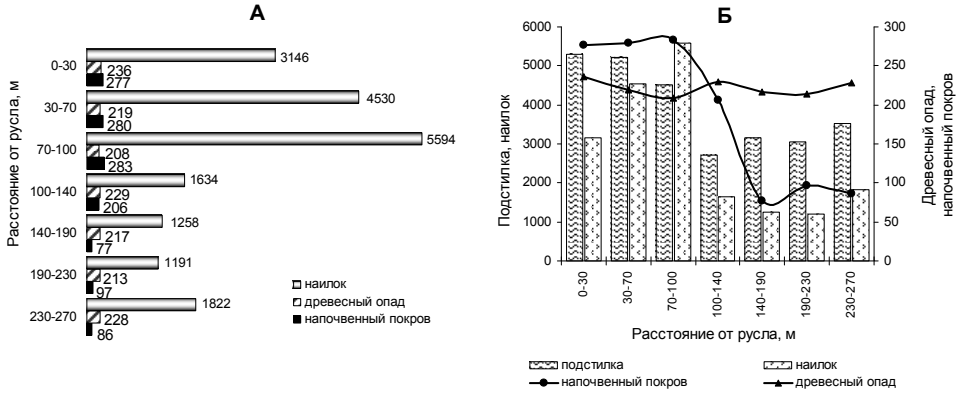

Рис. 2. Содержание наилка и фитомассы древесного опада, напочвенного растительного покрова (А), запасы золы в подстилке, наилке и фитомассе (Б) по секциям типологического профиля болотных березняков, г/м^2

Таблица 2. Оценка по t–критерию Стьюдента значимости различий средних запасов древесного опада, напочвенного растительного покрова и наилка в связи с удаленностью от русла внутриболотной речки (ρ–уровень)

Расстояние от русла, м	0-30	30-70	70-100	100-140	140-190	190-230	230-270
Древесный опад							
0-30		0,228	0,052	0,638	0,161	0,135	0,550
30-70	0,228		0,439	0,434	0,894	0,714	0,449
70-100	0,052	0,439		0,115	0,487	0,715	0,102
100-140	0,638	0,434	0,115		0,331	0,266	0,923
140-190	0,161	0,894	0,487	0,331		0,793	0,334
190-230	0,135	0,714	0,715	0,266	0,793		0,265
230-270	0,550	0,449	0,102	0,923	0,334	0,265	
Напочвенный растительный покров							
0-30		0,575	0,391	0,313	0,000	0,001	0,000
30-70	0,575		0,765	**0,005**	**0,000**	**0,000**	**0,000**
70-100	0,391	0,765		0,007	0,000	0,000	0,000
100-140	0,313	**0,005**	**0,007**		0,000	0,000	0,000
140-190	0,000	0,000	0,000	0,000		0,232	0,433
190-230	0,001	0,000	0,000	0,000	0,232		0,478
230-270	**0,000**	**0,000**	**0,000**	**0,000**	0,433	0,478	
Наилок – весенние наносы							
0-30		**0,013**	0,053	**0,015**	**0,014**	**0,024**	0,031
30-70	0,013		**0,049**	**0,002**	**0,016**	**0,008**	0,064
70-100	0,053	**0,049**		0,026	0,048	0,044	0,033
100-140	0,015	0,002	0,026		0,769	0,652	0,693
140-190	**0,014**	**0,016**	**0,048**	0,769		0,888	0,588
190-230	**0,024**	**0,008**	**0,044**	0,652	0,888		0,194
230-270	**0,031**	0,064	**0,033**	0,693	0,588	0,194	

Примечание. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые различия средних.

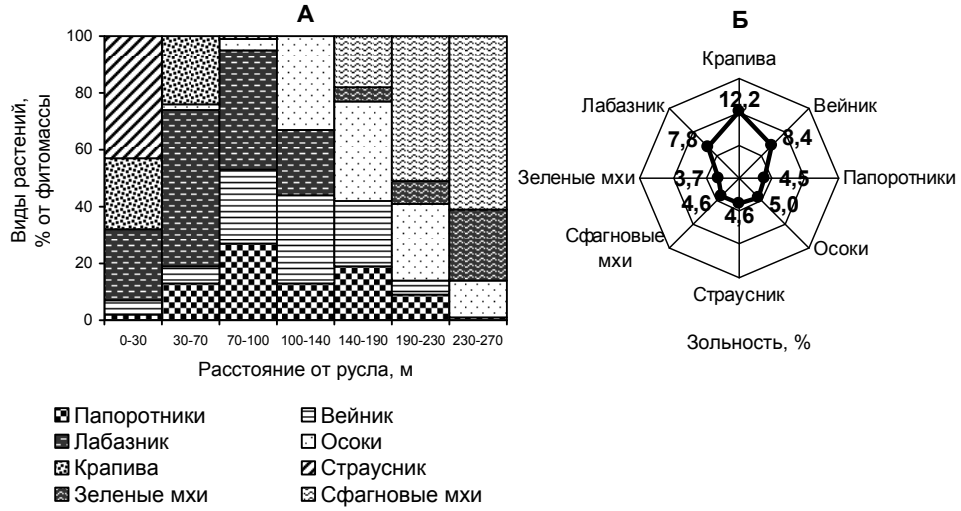

Рис. 3. Относительный вклад в фитомассу напочвенного покрова отдельных видов растений (А) и их зольность (Б), %

растений, образующих фитомассу. Содержание минеральных веществ в напочвенном покрове болотных березняков характеризуется средним варьированием (*Cv* = 23 %) и составляет 6,1 % (табл. 1). Максимальное количество золы сосредоточено в фитомассе крупнотравной группы типов леса. В составе фитоценоза здесь доминируют крапива, лабазник, вейник Лангсдорфа (54–79 % от фитомассы), которые в болотных березняках характеризуются наибольшей зольностью – 7,8–12,2 % (рис. 3 А, Б). При этом наблюдается среднее и значительное варьирование обсуждаемого показателя (*Cv* = 21–39 %) вследствие неодинаковой доли низкозольных папоротников (4,6 %) в парцеллярной структуре различных типов леса крупнотравных березняков. В глубь массива в составе фитоценозов последовательно нарастает участие осок, сфагновых и зелёных мхов, которые характеризуются примерно одинаковой низкой зольностью (3,7–5,0 %). В результате в разнотравно–болотно–мшистой группе типов леса варьирование показателей зольности снижается до уровня слабой и средней (4–18 %).

Весенние наносы наиболее полно были исследованы в 2007 г., который в гидрологическом отношении можно охарактеризовать как исключительный. В этот год талые воды стояли на 50–60 см выше поверхности в пределах 100–метровой полосы вдоль русла ещё в середине июля. Такого явления не отмечалось нами за многие годы наблюдений. Оставшийся после паводка слой наилка составлял 0,7–3,4 см. Это темно–бурая тонкодисперсная, мажущая органоминеральная субстанция, которая легко скатывается в шнур, относительно плотная – объемная масса 0,165 г/см^3 (для сравнения: плотность подстилок 0,049–0,08 г/см^3). В органоминеральном осадке содержится 18,7 % зольных веществ, 49,29 % углерода, 2,75 % азота. Отношение углерода азоту (C/N = 17,9) свидетельствует о глубокой трансформации органического вещества. Гумусовые компоненты в составе наилка равны 49,82 %, а отношение углерода гуминовых кислот к углероду фульвокислот (Сгк / Сфк), равное 1,24, характеризует фульватно–гуматный тип гумуса.

Средневзвешенные запасы наилка по экологическому профилю составляют 2564 г/м^2 и имеют значительную вариабельность (*Cv* =

67 %). Максимальная масса обнаружена в пределах 100 м от русла – 3146–5594 г/м^2, наименьшая – на расстоянии 140–230 м – 1225 г/м^2 (рис. 2 А). Согласно t–критерию Стьюдента разница в количестве паводковых наносов между крупнотравными березняками в 100 м от береговой линии и другими типами леса в высокой степени достоверна (табл. 2). В мелкотравно–болотно–мшистой группе березняков (100–270 м от русла) гипотеза о равенстве средних не отвергается (ρ-уровень >0,05). Выявленные особенности концентрации наилка определяются, вероятнее всего, более высокой скоростью движения потока воды в прирусловой части, снижающей интенсивность осаждения паводковых наносов и темпы падения частиц разного размера: сначала крупных, потом все более мелких.

В экогенетическом ряду болотных березняков запасы минеральных веществ в подстилке, судя по тренду, довольно четко сопряжены с такими источниками поступления золы, как напочвенный растительный покров и наилок (рис. 2 Б). Максимум накопления фиксируется на расстоянии 30–70 м от русла, резкое снижение – в границах 100–140 м. Слабо выраженное варьирование наблюдается в пределах 140–270 м, что соответствует нулевой гипотезе относительно параметров сравниваемых групп как по характеру напочвенного растительного покрова, так и весенних наносов. Запасы золы в древесном опаде, судя по тренду, слабо изменяются по типологическому профилю болотных березняков. Они формируют некий фон, на котором варьирование зольности подстилки по типологическому профилю болотных березняков определятся главным образом структурой напочвенного растительного покрова и количеством весенних наносов, то есть интенсивностью паводков.

Установлено, что все основные источники минеральных веществ подстилки по запасам золы тесно положительно коррелируют между собой по типу линейной функции: напочвенный покров и наилок (R^2 = 0,775, F = 17,3, ρ = 0,009), древесный опад и наилок (R^2 0,617, F = 8,07, ρ = 0,036), древесный опад и напочвенный покров (R^2 = 0,878, F = 35,9, ρ = 0,002). Тем не менее, их вклад в обогащение подстилки зольными веществами не является равнозначным.

Согласно уравнению парной регрессии (рис. 4 А) коэффициент детерминации (R^2) между зольностью подстилки и древесного опада составляет 0,33. Как известно, R^2 измеряет качество построенной регрессии и показывает долю общего разброса относительно выборочного среднего зависимой переменной (Боровиков, Боровиков, 1997), в конкретном случае – зольности подстилки. Из этого следует, что лишь 33 % вариации зольности подстилки определяются варьированием зольности древесного опада (оценка уравнения регрессии: F = 24,05, ρ < 0,000, значимость коэффициентов уравнения: a = 0,051, b < 0,000). Сила влияния зольности весенних наносов на результативный признак (рис. 4 Б) составляет 51 % (F = 53,75, ρ < 0,000, a = 0,002, b < 0,000), напочвенного растительного покрова (рис. 4 В) – 58 % (F = 65,05, ρ < 0,000, a <0,000, b < 0,000).

Аддитивный вклад предикторов в запасы золы подстилки составляет 56 % и аппроксимируется высокозначимым уравнением следующего вида: $y = 151,5 + 0,76x$ (F = 56,2, ρ < 0,000, a = 0,011, b < 0,000). Согласно коэффициенту парной регрессии суммарное повышение содержания золы на 1 г/м^2 во всех изученных потенциальных источниках приводит к повышению содержания минеральных веществ в подстилке на 0,76 г/м^2 (пределы запасов золы в подстилке

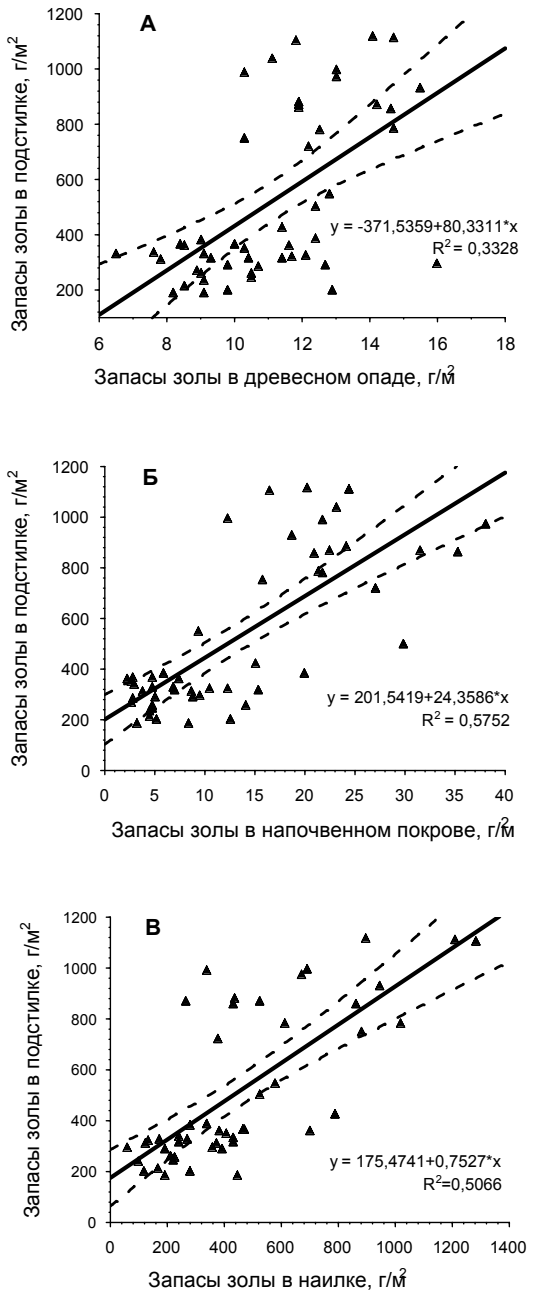

Рис. 4. Регрессионная связь запасов золы подстилки, древесного опада (А), напочвенного растительного покрова (Б) и наилка (В)

составляют 179–1119, а в источниках – 111–1310 г/м^2).

Чтобы оценить, какой из рассматриваемых показателей лучший предиктор, применили процедуру множественной регрессии. Установлено судя по коэффициенту детерминации, что 75 % от исходной изменчивости запасов золы подстилки могут быть объяснены вариабельностью минеральных веществ в потенциальных источниках (табл. 3). Согласно *F*-критерию и уровню его значимости модель является хорошо подогнанной. На основании стандартизованных коэффициентов уравнения множественной регрессии можно достоверно утверждать, что изменчивость запасов минеральных веществ в подстилке практически в равной мере определяется их запасами в наилке и напочвенном растительном покрове. После учета взаимодействия с данными компонентами незначимым оказывается вклад древесного яруса. Такой результат объективно подтверждает ранее высказанное суждение, что в болотных березняках древесный опад участвует главным образом в формировании некой минеральной основы подстилки, на фоне которой проявляется влияние иных факторов, как биотических, так и абиотических. Вероятнее всего, это объясняется тем, что поступление опада в берёзовых насаждениях характеризуется слабой не только пространственной, но и временной изменчивостью и практически не зависит от варьирования эдафотипов болотных местообитаний (Ефремова и др., 2009). То есть опад древесного яруса, будучи величиной более или менее постоянной, формирует в подстилке некий минеральный фон, в вариабельность которого весомый вклад вносят напочвенный растительный покров и весенние наносы, тесно связанные с гидрологическими особенностями различных местообитаний болотных березняков, в том числе и временными.

Таблица 3. Статистическая оценка уравнения множественной регрессии зависимости запасов минеральных веществ подстилки от содержания минеральных веществ в потенциальных источниках поступления (по данным 2004–2007 гг.)

Предикторы	Стандартизованные коэффициенты		Регрессионные коэффициенты			
	величина	ошибка	величина	стандартная ошибка	*t*-критерий	ρ-уровень
Оценка достоверности модели: $R^2 = 0,754$, $F = 45,00$, $p < 0,000$						
Константа			28,26	125,40	0,23	0,823
Древесный опад	0,03	0,10	4,63	13,48	0,34	0,733
Напочвенный покров	0,51	0,10	16,07	3,03	5,31	0,000
Наилок	0,48	0,09	0,50	0,09	5,39	0,000

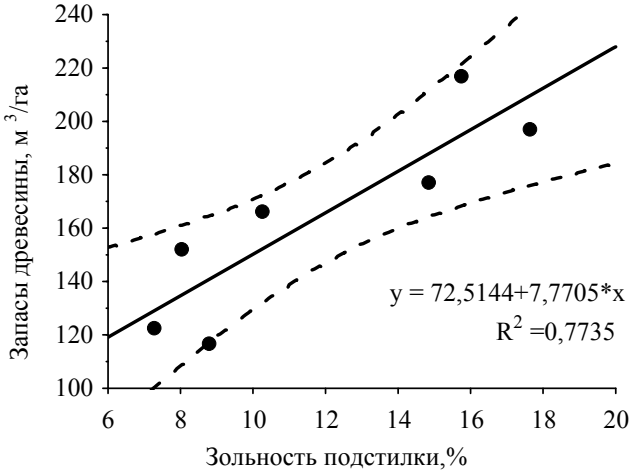

Рис. 5. Регрессионная связь запасов древесины и зольности подстилок болотных березняков

При этом влияние наилка двоякое: а) прямое, благодаря обогащению подстилки органоминеральными взвесями и б) опосредованное высокозольным характером растительности, формирующейся в условиях наибольшего скопления весенних наносов.

Действительно ли содержание минеральных веществ в лесной подстилке болотных березняков, подобно торфу, можно использовать в качестве критерия лесорастительных условий и оценки производительности древостоев? Рассмотрим это на примере зольности подстилок – показателя, более распространённого в практике исследований, чем запасы золы в подстилке, и менее трудоёмкого в определении. Парный регрессионный анализ запасов древесины и зольности подстилок по типам березняков выявил положительную достоверную связь этих показателей высокой тесноты: F – 17,07, ρ – 0,01, значимость параметров уравнения: a – 0,027 и b – 0,009 (рис. 5). Согласно коэффициенту регрессии, увеличение зольности подстилок на 1 % сопровождается повышением запасов древесины на 7,7 м^3/га (в пределах 6,1–18,6 % и 117–217 м^3/га). Следовательно, зольность подстилки не только отражает особенности лесорастительных условий различных типов болотных березняков, но и служит одним из важных показателей потенциального плодородия местообитаний.

Заключение

В пределах типологического профиля болотных березняков содержание зольных (минеральных) веществ в подстилке составляет в среднем 12,5 %, изменяется от 4,6 до 22,2 % и характеризуется высокой изменчивостью.

Регрессионный анализ выявил достоверную положительную связь минеральной компоненты подстилки с зольностью древесного опада, напочвенного покрова и весенних наносов. Лучшими предикторами минерального состава подстилки практически в равной мере служат запасы золы напочвенного растительного покрова и наилка. Древесный опад формирует некую минеральную основу подстилки, на фоне которой проявляется влияние иных факторов, как биотических, так и абиотических.

Производительность болотных березняков положительно линейно связана с зольностью подстилок соответствующих типов леса.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 04-08-92501.

Список литературы

Богатырев Л.Г. (1996) Образование подстилок – один из важнейших процессов в лесных экосистемах // Почвоведение 4: 501–511.

Богатырев Л.Г., Демин В.В., Матышак Г.В., Сапожникова В.А. (2004) О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок // Лесоведение 4: 17–29.

Боровиков В.П., Боровиков И.П. (1997) Statistica – Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М.: Дом Филинъ, 608 с.

Вомперский С.Э. (1968) Биологические основы эффективности лесоосушения. М.: Наука, 312 с.

Вомперский С.Э., Сабо Е.А., Формин А.С. (1975) Лесоосушительная мелиорация. М.: Лесная промышленность, 293 с.

Ефремов С.П., Ефремова Т.Т. (1973) Влияние осушения на загруженность торфяной почвы корнями древесных и травянистых растений // Комплексная оценка болот и заболоченных лесов в связи с их мелиорацией. Новосибирск: Наука, с. 113-128.

Ефремова Т.Т., Ефремов С.П., Черкашин В.П. (1993) Трофическая оценка лесоводственной продуктивности торфяных почв Западной Сибири // Сибирский биологический журнал 6: 41–48.

Ефремова Т.Т., Ефремов С.П., Черкашин В.П. (1995) Связь производительности болотных сосняков Западной Сибири с почвенными условиями // Лесоведение 2: 50–59.

Ефремов С. П., Ефремова Т. Т., Блойтен В. (2005) Биологическая продуктивность и углеродный пул фитомассы лесных болот Западной Сибири // Сибирский экологический журнал 1: 29-44.

Ефремов С. П., Ефремова Т. Т., Аврова А.Ф. (2009) Строение и пространственно-временная изменчивость накопления подстилки в болотных березняках Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета, Биология 2(6): 84-95.

Зонн С.В. (1983) Биогеоценологические и генетические основы классификации лесных подстилок. Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука, с. 80–81.

Капустинскайте Т.К. (1973) Создание лесных насаждений на осушенных болотных почвах // Наука – производству, вып. 1. Каунас, с. 35-36.

Карпачевский Л.О. (1981) Лес и лесные почвы. М.: Лесная пром-сть, 264 с.

Карпачевский Л.О. (1983) Подстилка – особый биогоризонт лесного биогеоценоза // Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука, с. 88–89.

Лакин Г. Ф. (1990) Биометрия. М.: Высшая школа, 352 с.

Погребняк П.С. (1955) Основы лесной типологии. Киев: Изд-во Акад. наук УССР, 456 с.

Программа и методика биогеоценотических исследований (1966). М.: Наука, 333 с.

Пятецкий Г.Е., Ионин И.В., Жарова Л.П. (1976) Лесохозяйственное освоение осушенных болот. Петрозаводск: Изд-во Карелия, 128 с.

Розанов Б. Г. (1983) Морфология почв. М.: Изд-во МГУ, 320 с.

Сапожников А.П. (1984) Лесная подстилка – номенклатура, классификация и индексация // Почвоведение 5: 96–105.

Чертов О.Г, Степанов М.В., Мельницкая Г.Б. (1976) Об оценке производительности торфяных почв // Осушение и освоение заболоченных земель в нечерноземной зоне РСФСР, вып. 24. Л., с. 117-118.

Чертов О.Г. (1981) Экология лесных земель. Л.: Наука, 191 с.

Mineral Component Part of Litters in the Bog Birch Forests: Storage Conditions and Relationship with Stand Productivity

Tamara T. Efremova, Ada F. Avrova, Stanislav P. Efremov and Nadejda V. Melentieva
V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Akademgorodok 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

Strongly decomposed, moderately decomposed, rhizomatous, peaty, peat and peatified litters develop on the gradient from tall-grass to sphagnum-litter (dead ground cover) birch forest types, objectively related to certain forest biotopes. Litter thickness and stock change accordingly: 5.7 sm (4.5 kg/m^2) > 4.7 (3.7) > 3.6 (2.1) < 4.5 (2.5) < 6,1 (3,0) < 6.2 sm (3.2 kg/m^2). Content of ash (mineral) substances in litter make on the average 12.5 % and change from 4.6 to 22.2 % and are characterized by high variability within the typological profile. Forest leaffall, ground vegetation, and silt deposit are main sources of coming ash substances to the litter of studied bog birch forests. Their additive contribution to litter ash accumulation by litter is 56 %. However, increase of mineral substances by 1 g/m^2 due to the coming sources is accompanied by increase of ash content in litter by 0.76 g/m^2 (within ash limits of: litter 179-1119, coming sources 111-1310 g/m^2). Using the multiple regression analysis we found that ground vegetation and silt deposit are the best predictors. Contribution of forest leaffall is not authentic. Forest leaffall forms, mainly, a certain mineral base of litters, against a background of which the influence of typological bog birch forest diversity and other hydrological factors is shown. A pair regression analysis revealed a high reliable relationship of wood biomass and litter ash percentage.

Keywords: biotopes, bog birch forests, litter, ash percentage, ground vegetation, forest leaffall, silt deposit.