Е.Р. Абрамова, А.В. Кондратова

ПРОЦЕССЫ РАЗЛОЖЕНИЯ ОПАДА В ЛИСТВЕННИЧНИКАХ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ*

Выступая большим потенциальным пулом С (С) как в биомассе так и в почвах благодаря своей огромной площади, лиственничные леса бореальной зоны играют ведущую роль в регуляции глобального баланса С [Kolchugina and Vinson, 1993]. Разложение опада является основным процессом, определяющим аккумуляцию почвенного С. Несмотря на большое внимание к изучению процессов разложения лесного опада, подобные сведения о лиственничных лесах до сих пор единичны. Кроме того, насколько нам известно, нет данных о полевом длительном опыте разложения смеси подстилки, а также всех компонентов, разлагающихся в одиночку в бореальных лесах Дальнего востока (например, хвоя лиственницы, листья березы, травяная подстилка) и их смешивания. Многие исследования, проведенные в других регионах, рассматривают разложение однокомпонентных, часто листовых видов опада [Gartner et al., 2004]. В естественных условиях бореальных лиственных лесов процесс разложения лиственницы, по-видимому, отличается от такового в вечнозеленых.

Из ранее опубликованных экспериментов ясно, что разложение смеси опада не всегда предсказуемо из динамики разложения отдельных видов («аддитивная реакция»). Часто разложение смеси компонентов опада характеризуется как «неаддитивное», когда скорость разложения в смеси отклоняется от прогнозной, рассчитанной по разложению отдельных видов опада. Процесс распада может быть усилен («синергистический» ответ), а также сдержан («антагонистический» ответ) в смеси по сравнению со скоростью разложения моноспецифических фракций. Важно определить взаимное влияние отдельных компонентов опада в смеси, состав которой приближен к естественным условиям бореального леса. В естественных условиях бореальных лиственничников этот механизм до сих пор мало изучен. Насколько нам известно, до сих пор нет исследований,

* Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-35-00454.

проверяющих влияние смеси подстилки на скорость разложения. Поэтому полевые эксперименты по разложению отдельных фракций опада и их смеси в условиях бореального лиственничника с использованием преобладающих видов растительности представляет несомненный интерес в понимании механизма цикла С.

Исследования проводили в естественных северных бореальных свет-лохвойных лесах, расположенных в Зейском заповеднике (54°00' с. ш., 127°02' в. д.) (Россия, восточная часть хр. Тукурингра). В древесном ярусе преобладают лиственница и береза – виды, типичные для лиственничников.

Опад преобладающих видов растений собран с использованием опа-доуловителей согласно методике Н.И. Базилевич с соавторами [Базилевич и др., 1978]. Сбор травянистой растительности осуществляли с площадок в 1 м². Отобранный опад разделяли на фракции: листья (береза плоско-листная *Betula platyphylla* Sukacz. и тополь дрожащий *Populus tremula* L.), ветви (береза плосколистная, тополь дрожащий и лиственниц Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., хвоя (лиственница Гмелина и частично ель си-бирская *Picea obovata* Ledeb.), трава (майник средний *Maianthemum intermedium* Worosch., вейник *Calamagrostis* sp. и осока шаровидная *Carex globularis* L.). Кроме того, все эти фракции смешивали (mix) для наблюде-ния за процессами разложения каждой фракции опада в смеси.

Рис. 1. Закладка эксперимента по разложению опада в бореальном лиственничнике (фото Абрамовой Е.Р.)

Для оценки скорости разложения опада применяли метод изоляции растительного материала в мешочках из ткани [Карпачевский и др., 1980]. В нейлоновые мешочки размером 10х10 см помещали 7 г отдельных фрак-

ций опада (листья, хвоя, трава, ветви) а так же их смеси ($n=6$). Размер ячеек мешочков 40 мкм. Всего на площадке заложено 124 образца. Мешочки с сухими фракциями опада помещали между верхним слоем опада и подстилкой (рис. 1). Сбор материала произведен через 75, 150, 500, 850 дней после закладки. Для однокомпонентных фракций и их смеси потеря массы определялась как разница между исходным и конечным сухим весом. По окончании эксперимента (850 день) оставшаяся смесь (mix) подвергалась разделению на компоненты, для установления взаимного влияния типов опада.

Потеря массы в смеси сравнивалась с прогнозной, рассчитанной на основе измерения потери массы каждого компонента, при его отдельном разложении [Gartner et al., 2004] по формуле:

$$M_{Pt}=(M_{At}+ M_{Bt}+...M_{nt})/N,$$

где M_{Pt} – прогнозируемая оставшаяся масса смеси в данный момент времени; M_{At} – оставшаяся масса опада, измеренная в мешочке, содержащем только компонент опада А в данный момент времени; M_{Bt} – оставшаяся масса опада, измеренная в мешочке, содержащем только компонент опада В в данный момент времени; M_{nt} – масса, остающаяся в мешке, содержащем только n -ый вид опада; N – число видов опада в смеси.

Скорость разложения за отдельные периоды характеризовалась константой разложения (k), рассчитанной с помощью простой отрицательный экспоненциальный модели [Olson, 1963]. Поскольку скорость разложения опада неравномерна и может изменяться с течением времени константа разложения (k) рассчитана отдельно за первый вегетационный период эксперимента (0-75 дней) и за весь период (850 дней).

Проверку гипотез на статистическую достоверность различий и значимость рассчитанных статистик осуществляли при 5%-м уровне значимости. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы R [R: A language...].

В фоновом листовенничнике наиболее интенсивно разложение протекало в первые месяцы эксперимента (75 дней) (рис. 2А). Такая тенденция характерна для разложения опада и отмечается во многих исследованиях [Heim, Frey, 2004; Berg, McClaugherty, 2014]. Потеря массы за этот период составила примерно 30%, константы k варьировали от 0,7 для ветвей до 2,6 для травы (рис.3). Затем произошло замедление скорости биодеструкции. Ранние темпы разложения связаны с гидротермическими усло-

виями, химическим составом опада и его физическими особенностями, которые определяют активность организмов биодеструкторов, поздние темпы разложения в большей степени зависят от концентрации лигнина в опаде [Cornwell et al., 2008, Berg, 2000]. В наших исследованиях изучаемые фракции опада существенно различались по скорости потери массы. Так, трава и листья на протяжении всего эксперимента, а хвоя лиственницы с 550 дня разлагались быстрее, чем ветви ($p < 0.001$).

В нашем эксперименте изучаемые фракции существенно различались по скорости потери массы. Трава и листья на протяжении всего эксперимента, а хвоя лиственницы с 550 дня разлагались быстрее, чем ветви. За весь период разложения значение k для фракций убывало в ряду: трава > хвоя > листья > *mix* > ветви. В конце эксперимента мы не обнаружили статистически значимых различий между потерей массы хвои лиственницы, листьев широколиственных видов и травой: через 850 дней потеря массы составила 66, 55 и 67% соответственно. В отличие от вечнозеленых хвойных пород деревьев хвоя лиственницы разлагается быстрее. Аналогичные нашим результаты получены при изучении интенсивности разложения основных лесообразующих видов бореальной зоны Сибири (Россия) (Ведрова, Решетникова, 2014). Данные исследования показали, что наиболее быстро разлагается опад листопадных видов: в годичном цикле разложения потеря массы для лиственницы, осины и березы составляла 24-26, 14-25 и 14-23%, подстилка вечно зеленых хвойных разлагалась значительно медленнее – 6-11%. Наши результаты несколько противоречат исследованиям, проведенным в ненарушенных лиственничниках на северо-востоке Китая, где хвоя лиственницы разлагалась медленнее широколиственных листопадных видов (Zhang et al., 2019).

При смешивании фракций опада (*mix*) потеря массы существенно не отличалась от прогнозируемой, рассчитанной по потере массы моно фракций (рис. 2, 3). То есть потеря массы была «аддитивной». Это теоретически свидетельствует о том, что по потере массы отдельных компонентов опада мы можем предположить скорость потери массы смеси.

Одним из способов определить, какие взаимодействия происходят между различными видами опада при их перемешивании, является сравнение скорости потери массы каждого компонента при его разложении в смеси с потерей массы при его моно разложении. [Prescott et al., 2000; Gartner et al., 2004]. В исследованиях Mudrick et al. [1994] несмотря на то, что потеря массы смеси существенно не отличалась от прогнозируемой,

выявлено значительное влияние одних видов опада на другие. Понимание этих взаимных влияний имеет важное значение, поскольку в лесной экосистеме опад не разделяется четко на отдельные виды [Gartner et al., 2004]. Изменения химических и физических характеристик опада, разнообразия и активности микробного сообщества, происходящие при смешивании различных видов опада, могут влиять на скорость разложения. Смешивание подстилки различных видов растений может вызвать сдвиги в микробных сообществах и повлиять на скорость разложения [Chapman et al., 2013]. Так, химическое разнообразие подстилочных смесей обеспечивает микроорганизмам разнообразное питание, которое оказывает сильное воздействие на микробные сообщества и функциональное разнообразие и, следовательно, может увеличивать или уменьшать скорость разложения [Gartner et al., 2004; Zhang et al. 2019]. Когда в нашем эксперименте компоненты смеси (mix) после 850 дней разложения были разделены и проанализированы отдельно, оказалось что на скорость разложения одних видов опада значительно влияет присутствие других типов опада (рис. 4). Анализ соотношения компонентов смеси в фоновом листовеннике показал, что ветви теряют больше массы при разложении в смеси по сравнению с моно разложением ($p < 0,001$).

Рис. 2. Масса опада, оставшаяся после разложения: А-по фракциям за изучаемый период, Б – mix расчетный и фактический через 850 дней. Буквами а и б показана достоверность различий ($p < 0.05$)

Рис. 3. Константа разложения (k ; год⁻¹) по фракциям за 0-75 дней и за весь период эксперимента (850 дней) ($n=6$)

Рис. 4. Масса фракций опада, оставшаяся после однокомпонентного разложения и разложения в смеси через 850 дней эксперимента.

Плankи погрешностей отражают ошибки средних величин ($n=6$)

Таким образом, изучение разложения отдельных фракций опада в естественном лиственном бореальной зоны показало, что через 3 года полевого эксперимента потеря массы листьев, хвои и травы при однокомпонентном разложении статистически значимо не различалась и составила 55, 68 и 67% соответственно. Ветви разлагались медленнее – потеря массы составила 33,1%. Смешивание фракций опада способствовало более быстрому разложению ветвей, и не оказало влияния на потерю массы листьев, травы и хвои. Мы показали, что смешивание видов опада в равных пропорциях способствует ускорению потери массы трудно разлагаемых компонентов по сравнению с однокомпонентным разложением. Однако не понятно, будет ли наблюдаться данная закономерность при изменении соотношения компонентов опада вследствие антропогенных нарушений, таких как пожары и рубки.

Литература

1. Базилевич Н. И., Титлянова А. А., Смирнов В. В., Родин Л. Е., Нечаева Н. Т., Левин Ф. И. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / Под ред. А. А. Роде. М.: Мысль, 1978. 185 с.
2. Ведрова Э. Ф., Решетникова Т. В. Масса подстилки и интенсивность ее разложения в 40- летних культурах основных лесообразующих пород Сибири // Лесоведение. – 2014. – № 1. – С. 42–50.
3. Карпачевский Л. О., Воронин А. Д., Дмитриев Е. А., Строганова М. Н., Шоба С. А. Почвенно-биогеоценотические исследования в лесных биогеоценозах. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 160 с.
4. Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. // For. Ecol. Manage. 2000. V. 133. Is. 1-2. P. 13–22.
5. Berg B., McClaugherty C. Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. Third edition, fully revised and updated with much new material. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag GmbH, 2014. 315 p.
6. Cornwell W. K., Cornelissen J. H., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V. T., Godoy O., Hobbie S. E., Hoorens B., Kurokawa H., Páez-Harguindeguy N., Quested H. M., Santiago L. S., Wardle D. A., Wright I. J., Aerts R., Allison S. D., van Bodegom P., Brovkin V., Chatain A., Callaghan T. V., Dñaz S., Garnier E., Gurvich D. E., Kazakou E., Klein J. A., Read J., Reich P. B., Soudzilovskaia N. A., Vaieretti M. V., Westoby M. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide // Ecol. Lett. 2008. V. 11. Iss. 10. P. 1065–1071.
7. Chapman S. K., Newman G. S., Hart S. C., Schweitzer J. A., Koch G. W. Leaf litter mixtures alter microbial community development: mechanisms for non-additive effects in litter decomposition. 2013. PLoS One 8, e62671. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062671>
8. Gartner T. B., Cardon Z. G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter // Oikos 2004. V. 104. P. 230–246.
9. Heim A., Frey B. Early stage litter decomposition rates for Swiss forests // Biogeochemistry. 2004. V. 70. Iss. 3. P. 299–313.
10. Kolchugina T.P., Vinson T.S. 1993. Equilibrium analysis of carbon pools and fluxes of forest biomes in the former Soviet Union // Can. J. Forest Res.-Revue Canadienne de Recherche Forestiere. 2004. V. 23 (1). P 81–88.

11. Mudrick D. A., Hoosein M., Hicks R. R. Jr et al. Decomposition of leaf litter in an Appalachian forest: effects of leaf species, aspect, slope position and time // *Forest Ecol. Manage.* 1994. V. 68. P. 231–250.
12. Olson JS (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44:322–331
13. Prescott C. E., Zabek L. M., Staley C. L. et al. Decomposition of broad-leaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures // *Can. J. Forest Res.* 2000. V. 30. P. 1742–1750.
14. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
15. Zhang W., Yang K., Lyu Z., Zhu J. Microbial groups and their functions control the decomposition of coniferous litter: A comparison with broad-leaved tree litters // *Soil Biology and Biochemistry.* 2019. V. 133. P. 196–207. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.03.009>.