

УДК 630*182.59 (470.343)

НАДЗЕМНАЯ МАССА ПОДПОЛОГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В КЛИМАКСОВЫХ СОСНЯКАХ НА ОЛИГОТРОФНЫХ БОЛОТАХ МАРИЙСКОГО ПОЛЕСЬЯ

Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин

Приведены данные о пространственной изменчивости надземной массы кустарничкового и мохового ярусов в климаксовых сосняках на олиготрофных болотах Марийского Полесья и характере её распределения между различными видами растений и органами растений.

Человеческая деятельность, взрывообразно возросшая в XX столетии, оказывает влияние на процессы, протекающие во всех сферах нашей планеты, нарушая естественную интенсивность глобальных биогеохимических циклов и трансформации энергии в экосистемах, что не может не привести к негативным явлениям, а порой и к необратимым последствиям для самого человечества. Одним из таких явлений, с которым уже сталкивается наша цивилизация, является глобальное потепление, причинам и последствиям которого посвящено в настоящее время множество публикаций, порой довольно противоречивых [5, 6, 16, 28, 30, 31, 35]. Несмотря на отсутствие неопровержимых доказательств вины человечества в этом процессе, приняты международные соглашения по сокращению выбросов, вызывающих этот эффект парниковых газов, одним из которых является углекислый газ (диоксид углерода).

Важнейшую роль в глобальном цикле углерода играют, как показали многочисленные исследования [1-3, 18], леса, особенно бореальные. В связи с этим, задача по оценке углерододепонирующих способностей лесных экосистем и общего потенциала лесов по поглощению парниковых газов становится одной из наиболее актуальных в экологическом и экономическом отношениях. На текущий момент времени установлено [1, 13, 20, 21], что запасы углерода и темпы его депонирования в лесных экосистемах зависят от многих факторов: климата, лесорастительных условий, структуры, возраста и состояния насаждений. Особенно велика роль в процессе депонирования углерода заболоченных лесов и болот (эти земли занимают порядка 20% территории России), мощные залежи торфа в которых являются прямым подтверждением данного положения. Несмотря на этот неоспоримый факт, вопрос о закономерностях продукционного процесса в лесоболотных комплексах и скорости накопления органического вещества в торфяниках окончательно не решен, хотя имеет давнюю историю [10, 11, 14, 15, 19, 22-26, 29, 33, 34].

Объекты и методика

Объектами исследований послужили разновозрастные климаксовые сосняки сфагновые, расположенные в кв. 3, 17, 34 и 48 Старожильского лесничества Пригородного лесхоза Республики Марий Эл, территория которого примыкает к заповеднику «Большая Кокшага» с юга. На каждой пробной площади, размер которой изменялся от 0,21 до 0,42 га в зависимости от густоты насаждения, была проведена оценка таксационных показателей древостоя (табл. 1). Относительная полнота древостоев изменялась от 0,54 до 0,88, запас стволовой древесины – от 58 до 165 м³/га; предельный возраст деревьев в них достигал 280 лет, а диаметр ствола – 40 см. На объектах был проведен также замер уровня грунтовых, мощности торфяного пласта и построены вертикальные профили торфяной залежи (максимальная мощность пласта достигала 420 см).

Таблица 1

Краткая характеристика древостоя на объектах исследования

Номер пробной площади	Размер, га	Значения таксационных показателей						
		Густота, экз./га	Полнота		Запас, м ³ /га	Высота, м	Диаметр, см	
			м ² /га	относит.			сред.	макс.
3-1	0,25	1040	22,51	0,77	95	11,0	16,6	32,5
17-1	0,21	1000	16,35	0,75	45	8,4	14,4	36,0
34-4	0,50	678	20,65	0,80	110	12,0	19,7	32,0
48-1	0,42	553	23,70	0,88	164	13,4	23,4	40,4

Для оценки структуры и запасов фитомассы кустарничкового покрова на пробных площадях было заложено по 15 учетных площадок размером 1×1 м, на которых проводили срезку всех побегов. Проведение учетных работ было приурочено к периоду максимального развития кустарничков, которое наблюдается в конце июля – начале августа. Укосы доводили до воздушно сухого состояния, сортировали по фракциям (листья и побеги) и взвешивали образцы по каждой площадке отдельно. Затем из каждой фракции брали образцы навесок в трехкратной повторности, которые высушивали до абсолютно сухого состояния и снова взвешивали на электронных весах с погрешностью ±1 мг.

Для изучения видовой структуры и плотности стеблестоя мхов на каждой пробной площади было также заложено по 15 площадок размером 10×10 см. Для оценки фитомассы брали образцы стеблей мхов разных видов в количестве 50 экземпляров, обрезали у них отмершие части, доводили до абсолютно сухого состояния и взвешивали на электронных весах с погрешностью 0,1 мг.

Обработку цифрового материала проводили на ПК с использованием пакетов стандартных статистических программ.

В сборе и обработке материала принимали участие студенты-дипломники факультета лесного хозяйства и экологии МарГТУ Бирюкова С.А. и Хренова А.А. В определении видов мхов большую помощь оказал научный сотрудник заповедника Г.А. Богданов.

Результаты и обсуждение

Проективное покрытие почвы кустарничковым ярусом, в состав которого входило шесть видов, составляло на заложенных нами пробных площадях 75-90% (рис. 1). Наиболее высокую встречаемость, приближающуюся к 100%, имели два вида: мирт болотный *Chamaedaphne calyculata* L. и багульник болотный *Ledum palustre* L. (табл. 2), а наименьшую – черника *Vaccinium myrtillus* L., которая обнаружена на двух пробных площадях. Встречаемость подбела *Andromeda polifolia* L. и голубики *Vaccinium uliginosum* L. изменялась в довольно широких пределах: от 7 до 80%. Присутствие клюквы болотной *Oxycoccus palustris* Pers. везде довольно высокое, однако обилие её, вследствие сильного угнетения более крупными кустарничками, крайне низкое. В среднем на 1 м² встречалось 3-4 вида кустарничков.



Рис. 1. Общий вид насаждения (слева) и кустарничкового яруса на олиготрофном болоте.
Фото автора.

Надземная фитомасса мирта болотного очень сильно изменяется как в пределах одного биотопа, достигая на отдельных площадках в воздушно-сухом состоянии 231 г/м², так и между ними (табл. 3). Из общей величины дисперсии показателя 62,4% приходится на внутривидовую, 28,3% - на межвидовую изменчивость и 9,3% - на случайные эффекты.

Таблица 2

Встречаемость кустарничков на олиготрофных болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Встречаемость различных видов кустарничков, %						ВН*
	Мирт болотный	Багульник	Голубика	Подбел	Черника	Клюква	
3-1	100	93	7	60	33	67	3,60
17-1	100	93	67	80	0	53	3,93
34-4	100	100	47	47	0	60	3,54
48-1	93	93	80	7	7	40	3,20
В среднем	98,3	94,8	50,3	48,5	10,0	55,0	3,57

Примечание: ВН – видовая насыщенность кустарничков, соответствующая среднему числу видов на 1 м².

Таблица 3

Изменчивость воздушно-сухой массы надземной части мирта болотного

Номер пробной площади	Значения статистических показателей*							
	M _x	min	max	размах	S _x	m _x	V	p
Общая фитомасса, г/м ²								
3-1	78,48	17,08	230,82	213,74	60,55	15,63	77,2	19,9
17-1	108,42	6,39	207,14	200,75	52,55	13,57	48,5	12,5
34-4	76,14	12,29	149,90	137,61	42,94	11,09	56,4	14,6
48-1	28,50	0,00	102,60	102,60	25,25	6,52	88,6	22,9
Стебли, г/м ²								
3-1	66,56	13,33	215,57	202,24	55,51	14,33	83,4	21,5
17-1	74,26	4,39	164,45	160,06	38,53	9,95	51,9	13,4
34-4	51,54	7,92	112,29	104,37	31,39	8,11	60,9	15,7
48-1	20,22	0,00	80,35	80,35	19,40	5,01	96,0	24,8
Листья, г/м ²								
3-1	11,91	3,75	24,41	20,66	7,33	1,89	61,5	15,9
17-1	34,16	2,00	57,59	55,59	15,99	4,13	46,8	12,1
34-4	24,60	4,37	52,08	47,71	12,94	3,34	52,6	13,6
48-1	8,28	0,00	22,25	22,25	6,44	1,66	77,7	20,1
Доля листовой массы, %								
3-1	17,59	6,61	30,52	23,91	5,64	1,46	32,1	8,3
17-1	31,74	20,61	35,76	15,15	4,13	1,07	13,0	3,4
34-4	33,54	25,09	42,94	17,85	5,09	1,32	15,2	3,9
48-1	32,71	15,64	60,53	44,89	10,96	2,93	33,5	9,0

Примечание. Здесь и далее: M_x – среднее арифметическое значение показателя, min, max – минимальное и максимальное значения показателя в выборке, размах – разность между максимумом и минимумом, S_x – среднее квадратическое отклонение, m_x – ошибка среднего, V – коэффициент вариации, p – относительная ошибка среднего (точность опыта).

Наиболее высока фитомасса кустарничка на пп 17-1 (болото «Дачное»), которая составляет в среднем $108,42 \text{ г/м}^2$ ($1,08 \text{ т/га}$). Внутрипробная изменчивость показателя здесь самая низкая. Самая же малая фитомасса отмечена на пп 48-1, расположенной в болоте «Илюшкино». Внутрипробная её изменчивость здесь, наоборот, самая высокая. Различия между отметками этих биотопов достигают 380% и являются статистически значимыми ($t = 5,31$ при $t_{0,05} = 2,05$). Значимо отличается среднее значение фитомассы мирта на пп 48-1 и от отметок других биотопов. Показатели на пп 3-1, 17-1 и 34-4 статистически значимо между собой не различаются.

Сравнение полученных нами результатов с литературными данными показало, что фитомасса мирта на олиготрофных болотах Марийского Полесья в целом ниже, чем в других регионах. Так, на болотах Подмосковья она составляет в воздушно-сухом состоянии $130\text{-}132 \text{ г/м}^2$ [4], а Западной Сибири – $139\text{-}186 \text{ г/м}^2$ [33].

Наибольший «вес» в общей надземной фитомассе приходится у мирта на стебли. Доля листьев, которая служит индикатором жизнеспособности и онтогенетического состояния кустарничков, составляет от 17,6 до 33,5%. Наиболее молоды и жизнеспособны, исходя из этого, популяции мирта на болоте «Илюшкино» (пп 34-4, 48-1), а более стары и наименее жизнеспособны – на болоте «Безымьянное» (пп 3-1), где грунтовые воды залегают глубже, чем в других биотопах. Вариабельность величины этого показателя в пределах биотопов изменяется от слабой до средней ($V = 13,0\text{...}33,5\%$).

Установлено, что значение как общей величины фитомассы кустарничка, так и отдельных его фракций изменяется обратно пропорционально толщине торфяной залежи, запасу и полноте древостоя.

Изменчивость надземной фитомассы багульника болотного, которая достигает на отдельных площадках в воздушно-сухом состоянии $191,7 \text{ г/м}^2$, еще более значительна (табл. 4). Из общей величины дисперсии показателя 53,3% приходится на внутрипробную, 23,4% - на межпробную изменчивость и 23,3% - на случайные эффекты.

Наиболее высокие и низкие значения фитомассы кустарничка, составляющие соответственно $60,73$ и $11,62 \text{ г/м}^2$, отмечаются в тех же биотопах, как и у мирта болотного. Различия между отметками этих биотопов достигают значительно больших величин (523%) и являются статистически значимыми. Значимо отличается среднее значение фитомассы мирта на пп 48-1 и от отметок других биотопов.

Провести сравнения полученных нами результатов по фитомассе багульника с литературными данными не удалось, так как в них приведе-

ны сведения лишь о сырой массе годичных побегов, используемых в качестве лекарственного сырья. Эта величина в различных биотопах изменяется от 82,2 до 158,9 г/м² [17], что несомненно выше, чем на олиготрофных болотах Марийского Полесья.

Наибольшая доля в общей надземной фитомассе багульника приходится, как и у мирта, на стебли, однако доля листьев у багульника более весома (на нее приходится от 19,1 до 46,5%). Наиболее молоды и жизнеспособны популяции багульника, так же как и у мирта, на болоте «Илюшкино (пп 34-4, 48-1), а более стары и слабы – на болоте «Безымянное» (пп 3-1).

Значение фитомассы данного кустарничка, как и у мирта, изменяется обратно пропорционально толщине торфяной залежи, запасу и полноте древостоя, хотя в изменении значений этих двух видов на учетных площадках сопряженности практически не отмечается ($r = 0,32$).

Таблица 4

Изменчивость воздушно-сухой массы надземной части багульника

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	M_x	min	max	размах	S_x	m_x	V	p
Общая фитомасса, г/м ²								
3-1	32,86	0,00	81,82	81,82	28,43	7,34	86,5	22,3
17-1	60,73	0,00	191,70	191,70	57,90	14,95	95,3	24,6
34-4	24,50	2,93	62,05	59,12	15,92	4,11	65,0	16,8
48-1	11,62	0,00	39,52	39,52	12,10	3,12	104,2	26,9
Стебли, г/м ²								
3-1	26,44	0,00	64,02	64,02	23,02	5,94	87,1	22,5
17-1	37,51	0,00	124,93	124,93	37,38	9,65	99,7	25,7
34-4	13,67	1,54	42,76	41,22	10,35	2,67	75,7	19,5
48-1	7,68	0,00	25,22	25,22	8,54	2,20	111,1	28,7
Листья, г/м ²								
3-1	6,42	0,00	18,07	18,07	5,79	1,49	90,2	23,3
17-1	23,23	0,00	66,77	66,77	20,89	5,39	89,9	23,2
34-4	10,83	1,39	23,69	22,30	6,18	1,60	57,1	14,7
48-1	3,94	0,00	14,30	14,30	3,88	1,00	98,5	25,4
Доля листовой массы, %								
3-1	19,14	3,17	27,86	24,69	7,03	1,88	36,7	9,8
17-1	38,51	9,29	48,22	38,93	10,01	2,68	26,0	6,9
34-4	46,51	31,09	57,43	26,34	7,03	1,82	15,1	3,9
48-1	40,98	20,31	69,23	48,93	14,61	1,37	35,6	3,3

Довольно широко распространена на олиготрофных болотах Марийского Полесья голубика, изменчивость надземной фитомассы которой еще более значительна (табл. 5). Наиболее высокие и самые низкие значения её фитомассы, составляющие соответственно 67,06 и 3,92 г/м², отмечаются совсем в других биотопах, нежели двух предыдущих кустарничков. Различия между отметками двух крайних биотопов достигают значительно больших величин (17,1 раза).

Наибольшая доля в общей надземной фитомассе кустарничка приходится, как и у двух предыдущих кустарничков, на стебли, однако доля листьев у голубики менее весома (на нее приходится от 11,8 до 33,7%). Наиболее молоды и жизнеспособны её популяции на болоте «Дачное» (пп 17-1), а более стары и слабы – на болоте «Безымянное» (пп 3-1).

Таблица 5

Изменчивость воздушно-сухой массы надземной части голубики

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	M _x	min	max	размах	S _x	m _x	V	p
Общая фитомасса, г/м ²								
3-1	3,92	0,00	58,85	58,85	15,20	3,92	387,3	100,0
17-1	52,85	0,00	238,80	238,80	68,01	17,56	128,7	33,2
34-4	10,60	0,00	58,41	58,41	19,80	5,11	186,8	48,2
48-1	67,06	0,00	166,92	166,92	63,24	16,33	94,3	24,4
Стебли, г/м ²								
3-1	3,46	0,00	51,90	51,90	13,40	3,46	387,3	100,0
17-1	36,05	0,00	170,69	170,69	47,19	12,18	130,9	33,8
34-4	8,16	0,00	44,30	44,30	15,32	3,96	187,7	48,5
48-1	48,56	0,00	128,18	128,18	46,26	11,94	95,2	24,6
Листья, г/м ²								
3-1	0,46	0,00	6,95	6,95	1,79	0,46	387,3	100,0
17-1	16,80	0,00	68,11	68,11	21,42	5,53	127,5	32,9
34-4	2,44	0,00	15,72	15,72	4,61	1,19	188,9	48,8
48-1	18,50	0,00	51,77	51,77	17,86	4,61	96,6	24,9
Доля листовой массы, %								
3-1	11,81	11,81	11,81					
17-1	33,67	27,34	48,80	21,45	6,49	2,05	19,3	6,1
34-4	28,90	18,49	43,59	25,10	9,79	3,70	33,9	12,8
48-1	27,82	20,73	38,17	17,44	5,55	1,60	20,0	5,8

Обычен на олиготрофных болотах и подбел многолистный, однако фитомасса его на порядок ниже, чем у мирта и багульника, а изменчивость её как в пределах одного биотопа, так и между ними гораздо выше (табл. 6), что свидетельствует об агрегированном распределении его популяции. Самые низкие значения фитомассы кустарничка отмечаются на болоте «Илюшкино» (пп 48-1), а наиболее высокие, превышающие отметку этого биотопа в 45,3 раза, - на болоте «Дачное» (пп 17-1). Этот вид кустарничка является, судя по всему, индикатором условий среды.

Таблица 6

Изменчивость воздушно-сухой массы надземной части подбела многолистного

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	M_x	min	max	размах	S_x	m_x	V	p
Общая фитомасса, г/м ²								
3-1	1,15	0,00	3,82	3,82	1,57	0,40	136,0	35,1
17-1	2,72	0,00	9,19	9,19	2,65	0,69	97,5	25,2
34-4	0,33	0,00	2,66	2,66	0,69	0,18	208,3	53,8
48-1	0,06	0,00	0,84	0,84	0,22	0,06	387,3	100,0
Стебли, г/м ²								
3-1	0,73	0,00	2,55	2,55	1,02	0,26	138,7	35,8
17-1	1,50	0,00	4,67	4,67	1,50	0,39	100,2	25,9
34-4	0,13	0,00	1,19	1,19	0,31	0,08	227,7	58,8
48-1	0,03	0,00	0,46	0,46	0,12	0,03	387,3	100,0
Листья, г/м ²								
3-1	0,42	0,00	1,42	1,42	0,56	0,15	134,1	34,6
17-1	1,23	0,00	4,52	4,52	1,21	0,31	99,0	25,6
34-4	0,20	0,00	1,47	1,47	0,39	0,10	196,5	50,7
48-1	0,03	0,00	0,38	0,38	0,10	0,03	387,3	100,0
Доля листовой массы, %								
3-1	38,08	29,52	51,52	22,00	6,48	2,16	17,0	5,7
17-1	47,45	30,57	66,81	36,24	10,60	3,06	22,3	6,5
34-4	61,98	52,17	72,73	20,55	7,84	2,97	12,7	4,8
48-1	45,24	45,24	45,24					

Доля листовой массы в общей надземной фитомассе у подбела гораздо выше, чем у всех других кустарничков, что свидетельствует о высокой его жизнеспособности и хорошей приспособленности к произрастанию на олиготрофных болотах. Наиболее молоды и жизнеспособны

его популяции на пп 34-4, а более стары и слабы, как и у всех остальных кустарничков, – на болоте «Безымянное» (пп 3-1).

Черника встречается далеко не на всех олиготрофных болотах Марийского Полесья и её парцеллярные кусты распределяются в пространстве биотопов крайне неравномерно, что находит отражение в высокой изменчивости величины фитомассы на учетных площадках (табл. 7). Наиболее обильна черника на болоте «Безымянное» (пп 3-1), которое является наименее обводненным. На долю листьев у неё приходится 10,8-25,9% фитомассы, что меньше, чем у других кустарничков.

Таблица 7

Изменчивость воздушно-сухой массы надземной части черники

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	M_x	min	max	Размах	S_x	m_x	V	p
Общая фитомасса, г/м ²								
3-1	35,70	0,00	157,77	157,77	61,60	15,91	172,5	44,6
48-1	5,38	0,00	80,70	80,70	20,84	5,38	387,3	100,0
Стебли, г/м ²								
3-1	32,54	0,00	146,68	146,68	56,44	14,57	173,5	44,8
48-1	3,99	0,00	59,82	59,82	15,45	3,99	387,3	100,0
Листья, г/м ²								
3-1	3,16	0,00	19,82	19,82	6,28	1,62	198,6	51,3
48-1	1,39	0,00	20,88	20,88	5,39	1,39	387,3	100,0
Доля листовой массы, %								
3-1	10,80	2,33	18,30	15,97	6,77	3,03	62,6	28,0
48-1	25,87	25,87	25,87					

Надземная фитомасса всех кустарничков изменяется от 111,58 до 224,73 г/м² (1,12...2,95 т/га), достигая на отдельных площадках в воздушно-сухом состоянии 410 г/м² (табл. 8). Вариабельность её как в пределах одного биотопа, так и между ними значительно меньше, чем вариабельность отдельных видов кустарничков. Из общей величины дисперсии показателя 63,8% приходится на внутрипробную, 32,2% - на межпробную изменчивость и 4,0% - на случайные эффекты. Для оценки фитомассы с относительной погрешностью $\pm 10\%$ требуется, исходя из известной формулы математической статистики $n = (V/p)^2$, провести учет в пределах одного биотопа на 14...36 площадках размером 1×1 м, а с погрешностью $\pm 5\%$ - на 56...142 площадках, что весьма трудоемко.

Закономерности изменчивости воздушно-сухой фитомассы надземной части кустарничков на олиготрофных болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	M_x	min	max	Размах	S_x	m_x	V	p
Общая фитомасса, г/м ²								
3-1	152,11	49,63	281,07	231,44	67,10	17,33	44,1	11,4
17-1	224,73	88,64	410,07	321,43	84,07	21,71	37,4	9,7
34-4	111,58	58,91	266,30	207,39	54,54	14,08	48,8	12,6
48-1	112,61	5,34	235,20	229,86	67,08	17,32	59,6	15,4
Стебли, г/м ²								
3-1	129,74	39,89	229,35	189,46	61,11	15,78	47,1	12,2
17-1	149,32	61,38	287,02	225,64	61,52	15,88	41,2	10,6
34-4	73,51	33,14	199,35	166,21	42,06	10,86	57,2	14,8
48-1	80,48	2,49	177,60	175,11	51,66	13,34	64,2	16,6
Листья, г/м ²								
3-1	22,38	9,48	51,72	42,24	10,50	2,71	46,9	12,1
17-1	75,41	27,26	123,05	95,79	25,17	6,50	33,4	8,6
34-4	38,07	19,72	68,63	48,91	14,44	3,73	37,9	9,8
48-1	32,13	2,85	62,63	59,78	16,58	4,28	51,6	13,3

Анализ литературных материалов [32] показал, что фитомасса подпологовой растительности в сосняках сфагновых лесной зоны Евразии, изменяется в довольно больших пределах (рис. 2), составляя в абсолютном сухом состоянии 0,6...16,7 т/га, что чаще всего значительно превышает отметки наших биотопов. Значение этого показателя, исходя из представленного в [32] табличного материала, слабо зависит не только от возраста, но и от производительности древостоев. Полученные нами результаты не совсем согласуются с этими данными. Наиболее высокая фитомасса кустарничков на пп 17-1 (болото «Дачное»), где грунтовые воды наиболее близки к поверхности почвы, а запас древостоя минимален. Самая же малая фитомасса отмечена на болоте «Илюшкино» (пп 34-4 и 48-1), где мощность торфяной залежи и запас древостоя, наоборот, самые высокие. Различия между крайними отметками биотопов достигают 200% и статистически являются достоверными ($t = 4,37$). Отмечено, что вырубка древостоя не приводит к снижению фитомассы кустарничков (рис. 3), негативное влияние на которую оказывает лишь высокая густота древостоя, сформировавшегося со временем на лесосеках.

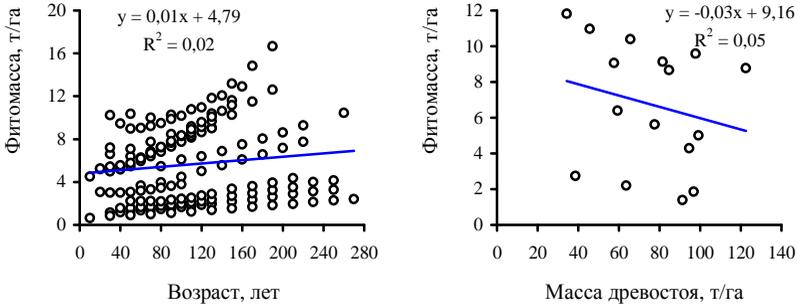


Рис. 2. Характер изменения фитомассы подполевой растительности с возрастом древостоя (левый график) и его производительностью в возрасте 120 лет в сосняках сфагновых лесной зоны Евразии (по данным В.А. Усольцева, [32]).



Рис. 3. Внешний облик кустарничковой растительности на вырубке 15-летней давности (левый снимок) и под пологом загущенного 75-летнего древостоя на олиготрофных болотах Марийского Полесья (Старожильское лесничество, болото «Илюшкино»).

Доминантом на олиготрофных болотах Марийского Полесья по величине фитомассы является в целом мирт (рис. 4), хотя структура кустарничкового яруса в биотопах непостоянна (табл. 9). Так, его доля в общей фитомассе изменяется от 25,3 до 68,2%, багульника – от 10,3 до 27%, голубики – от 2,6 до 59,5%, черники – от 0 до 23,5%. Наименьшая доля приходится на подбел многолистный, а роль клюквы болотной в сложении кустарничкового покрова вообще ничтожна.

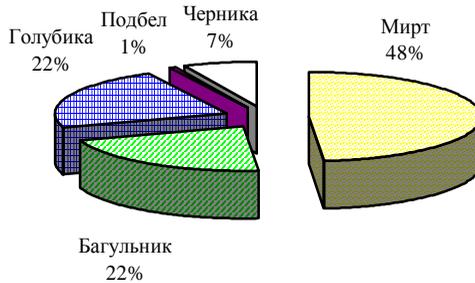


Рис. 4. Структура кустарничкового покрова по фитомассе видов на олиготрофных болотах Марийского Полесья.

Таблица 9

Видовая структура кустарничкового яруса по общей его фитомассе на олиготрофных болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Доля участия вида в сложении яруса, %				
	Мирт	Багульник	Голубика	Подбел	Черника
3-1	51,5	21,6	2,6	0,8	23,5
17-1	48,3	27,0	23,5	1,2	0,0
34-4	68,2	22,0	9,5	0,3	0,0
48-1	25,3	10,3	59,5	0,1	4,8

На объектах исследования большую роль в сложении фитомассы подпологовой растительности играют также четыре вида мхов (табл. 10). Наиболее высокую встречаемость на учетных площадках имеют два вида: *Sphagnum angustifolium* (Russow) C. Jens. и *Sphagnum magellanicum* Brid., а наименьшую – *Polytrichum commune* Hedw., который обнаружен только в одном биотопе. Довольно изменчива степень присутствия в биотопах *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr., который отмечен нами только на болоте «Илюшкино» (пп 34-4 и 48-1).

Таблица 10

Видовая структура мохового покрова на верховых болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Встречаемость различных видов мхов, %				ВН
	<i>Sphagnum angustifolium</i>	<i>Sphagnum magellanicum</i>	<i>Sphagnum fallax</i>	<i>Polytrichum commune</i>	
3-1	60	73	0	0	1,33
17-1	100	50	0	0	1,50
34-4	73	53	47	0	1,73
48-1	86	93	21	7	2,07
В среднем	79,8	67,4	17,0	1,8	1,66

Экологические условия биотопа и биологическую продуктивность мохового покрова в большей степени характеризует не встречаемость видов, позволяющая сделать лишь грубую оценку, а густота стеблестоя мхов, которая, как показал анализ литературы [7, 27], является индикатором гидрологического режима болот (рис. 5).

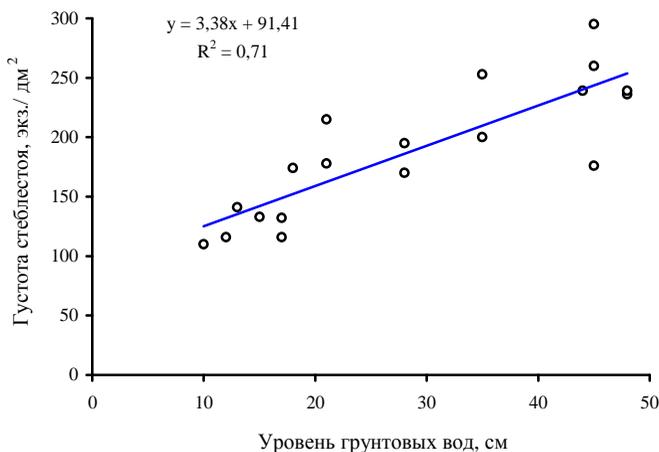


Рис. 5. Влияние глубины залегания грунтовых вод на густоту стеблестоя *Sphagnum magellanicum* (график построен по данным Л.Я. Смоляницкого, [27]).

Проведенный нами учет показал, что густота стеблестоя мхов в биотопах довольно изменчива, особенно у *Sphagnum fallax* (табл. 11), и находится несколько ниже значений, установленных другими исследователями [27]. Наибольшая густота стеблестоя *Sph. angustifolium*, который является гигрофил, отмечается на болоте «Дачное» (пп 17-1), где запас древостоя наименьший, а фитомасса кустарничкового яруса, наоборот, наибольшая. Плотность же ценопопуляции *Sph. magellanicum* в этом биотопе самая низкая, что свидетельствует о близком залегании грунтовых вод. У *Sph. fallax* наибольшая густота наблюдается на пп 34-4. Общая густота стеблестоя мхов изменяется как в пределах биотопов, так и между ними в гораздо меньшей степени, чем отдельных видов. Для оценки этого показателя с относительной погрешностью $\pm 10\%$ требуется провести учет мхов на 5...25 площадках размером 10×10 см, а с погрешностью $\pm 5\%$ - 20...102 в зависимости от густоты стеблестоя (рис. 6).

Изменчивость густоты стеблестоя мхов на объектах исследования

Номер пробной площади	Значения статистических показателей густоты стеблестоя, экз./дм ²							
	M _x	min	max	Размах	S _x	m _x	V	p
<i>Sphagnum angustifolium</i>								
3-1	46,80	0	244	244	72,91	18,82	155,8	40,2
17-1	174,14	34	273	239	79,65	21,29	45,7	12,2
34-4	88,13	0	241	241	83,08	21,45	94,3	24,3
48-1	47,79	0	240	240	82,04	21,93	171,7	45,9
<i>Sphagnum magellanicum</i>								
3-1	87,00	0	177	177	63,84	16,48	73,4	18,9
17-1	9,64	0	48	48	15,98	4,27	165,8	44,3
34-4	19,15	0	103	103	31,31	8,08	163,5	42,2
48-1	76,07	0	182	182	54,44	14,55	71,6	19,1
<i>Sphagnum fallax</i>								
34-4	89,87	0	213	213	100,09	25,84	111,4	28,8
48-1	3,14	0	36	36	9,60	2,57	305,4	81,6
<i>Polytrichum commune</i>								
48-1	13,00	0	182	182	48,64	13,00	374,2	100,0
Все мхи в целом								
3-1	133,80	78	274	196	48,10	12,42	36,0	9,3
17-1	183,79	70	273	203	68,62	18,34	37,3	10,0
34-4	197,93	118	275	157	44,63	11,52	22,5	5,8
48-1	140,00	51	263	212	70,52	18,85	50,4	13,5

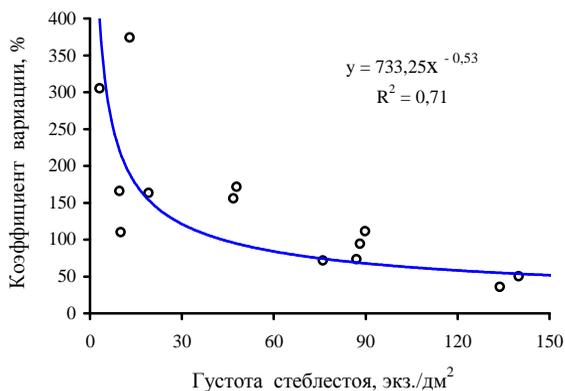


Рис. 6. Влияние густоты стеблестоя мхов на внутриценотическую изменчивость показателя (площадки размером 10×10 см).

По густоте стеблестоя доминантом на олиготрофных болотах Марийского Полесья является в целом *Sphagnum angustifolium* (рис. 7), хотя структура мохового яруса на пробных площадях довольно изменчива (табл. 12). Так, доля участия в сложении покрова этого вида мха изменяется по биотопам от 34,1 до 94,8%, *Sphagnum magellanicum* – от 5,2 до 65%, а *Sphagnum fallax* – от 0 до 45,6%. В пределах биотопа доля участия какого-либо вида мха также довольно изменчива (табл. 13).

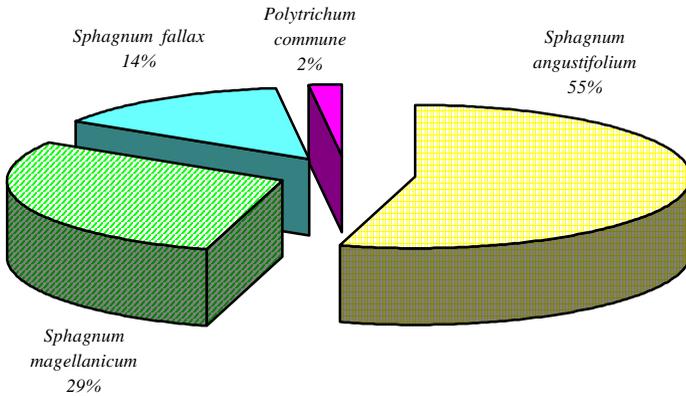


Рис. 7. Структура мохового покрова по густоте стеблестоя видов на олиготрофных болотах Марийского Полесья.

Таблица 12

Видовая структура мохового яруса в биотопах по густоте стеблестоя

Номер пробной площади	Доля участия различных видов мхов, %			
	<i>Sphagnum angustifolium</i>	<i>Sphagnum magellanicum</i>	<i>Sphagnum fallax</i>	<i>Polytrichum commune</i>
3-1	35,0	65,0	0,0	0,0
17-1	94,8	5,2	0,0	0,0
34-4	44,7	9,7	45,6	0,0
48-1	34,1	54,3	2,2	9,3

Изменчивость доли участия *Sphagnum angustifolium* в сложении стеблестоя мхов на объектах исследования

Номер пробной площади	Значения статистических показателей доли участия, %							
	M _x	min	max	Размах	S _x	m _x	V	p
3-1	35,0	0,0	100,0	100,0	46,8	12,1	137,3	34,5
17-1	94,8	44,8	100,0	55,2	19,1	5,1	21,1	5,4
34-4	44,7	0,0	100,0	100,0	43,6	11,3	91,2	25,2
48-1	34,1	0,0	99,2	99,2	34,6	9,6	112,8	28,1

Фитомасса мхов определяется не только плотностью ценопопуляций, но и длиной живой части стеблей, соответствующей их годовичному приросту. Исследования показали, что величина этого показателя даже у одного вида мха не является постоянной, а изменяется как в пределах одного биотопа, так и между различными болотными массивами, характеризуя специфичность условий среды обитания (табл. 14). У *Sphagnum angustifolium* и *Sphagnum magellanicum* наиболее велика длина живой части стебля (47,1 и 31,5 мм соответственно) на пп 34-4, где густота стеблестоя мхов наивысшая. Самые низкие значения показателя (13,8 и 19,6 мм), как и плотности ценопопуляций мхов, отмечены на болоте «Безымянное», где грунтовые воды залегают глубже, чем в других биотопах. Между значениями показателя у этих двух видов мхов наблюдается определенная связь, хотя и не особенно тесная (рис. 8). Установить какого-либо влияния на длину живой части стеблей мхов фитомассы кустарничков и запаса древостоя не удалось.

Изменчивость живой части стеблей мхов на объектах исследований

Номер пробной площади	Значения статистических показателей годовичного прироста, мм							
	M _x	min	max	Размах	S _x	m _x	V	p
<i>Sphagnum angustifolium</i>								
3-1	13,80	10	20	10	4,80	1,20	34,7	9,0
17-1	25,95	14	42	28	8,28	2,21	31,9	8,5
34-4	47,12	28	70	42	13,59	3,51	28,8	7,4
48-1	32,25	20	45	26	7,96	2,13	24,7	6,6

Номер пробной площади	Значения статистических показателей годичного прироста, мм							
	M_x	min	max	Размах	S_x	m_x	V	ρ
<i>Sphagnum magellanicum</i>								
3-1	19,60	20	30	10	3,90	1,00	20,0	5,2
17-1	28,60	10	54	44	16,33	4,36	57,1	15,3
34-4	31,53	7	50	43	15,03	3,88	47,7	12,3
48-1	30,02	20	46	26	8,89	2,38	29,6	7,9
<i>Sphagnum fallax</i>								
34-4	38,89	29	62	33	11,40	2,94	29,3	7,6
48-1	29,03	19	49	30	16,87	4,51	58,1	15,5

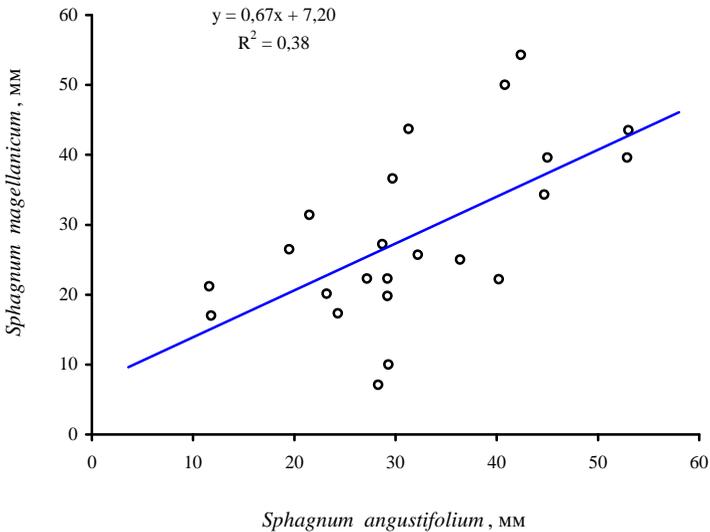


Рис. 8. Взаимосвязь длины живой части стебля у мхов *Sphagnum angustifolium* и *Sph. magellanicum* на площадках размером 10×10 см.

Величина фитомассы всех видов мхов изменяется на объектах исследования от 1,60 до 4,47 г/дм² (1,6...4,47 т/га), достигая на отдельных площадках в абсолютно сухом состоянии 8,86 г/дм² (табл. 15). Вариабельность её в пределах одного биотопа составляет 45,3...75,0%. Из

общей величины дисперсии показателя 41,5% приходится на внутри-пробную, 35,5% - на межпробную изменчивость и 23,0% - на случайные эффекты. Для оценки фитомассы с относительной погрешностью $\pm 10\%$ требуется провести учет в пределах одного биотопа на 19...56 площадках размером 10x10 см, а с погрешностью $\pm 5\%$ - на 76...225 площадках, что трудно выполнимо. Установлено, что между величиной фитомассы мхов и общей густотой их стеблестоя существует прямая зависимость со средней теснотой связи (рис. 9).

Таблица 15

Изменчивость абсолютно сухой фитомассы годичного прироста стеблей мхов на олиготрофных болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Значения статистических показателей фитомассы, г / дм ²							
	M _x	min	max	Размах	S _x	m _x	V	p
<i>Sphagnum angustifolium</i>								
3-1	0,23	0,00	1,20	1,20	0,36	0,09	155,8	40,2
17-1	3,17	0,62	4,98	4,36	1,45	0,39	45,7	12,2
34-4	0,81	0,00	2,22	2,22	0,77	0,20	94,3	24,3
48-1	0,27	0,00	1,28	1,28	0,45	0,12	165,6	44,3
<i>Sphagnum magellanicum</i>								
3-1	1,65	0,00	3,36	3,36	1,21	0,31	73,4	18,9
17-1	0,04	0,00	0,20	0,20	0,07	0,02	165,8	44,3
34-4	0,06	0,00	0,37	0,37	0,11	0,03	179,3	46,3
48-1	1,26	0,00	3,02	3,02	0,94	0,25	74,4	19,9
<i>Sphagnum fallax</i>								
34-4	3,59	0,00	8,52	8,52	4,00	1,03	111,4	28,8
48-1	0,07	0,00	0,72	0,72	0,20	0,05	293,9	78,5
Все мхи в целом								
3-1	1,88	0,38	3,36	2,97	0,97	0,25	51,5	13,3
17-1	3,21	0,77	4,98	4,21	1,40	0,37	43,6	11,7
34-4	4,47	0,92	8,86	7,94	3,35	0,87	75,0	19,4
48-1	1,60	0,70	3,02	2,32	0,73	0,19	45,3	12,1

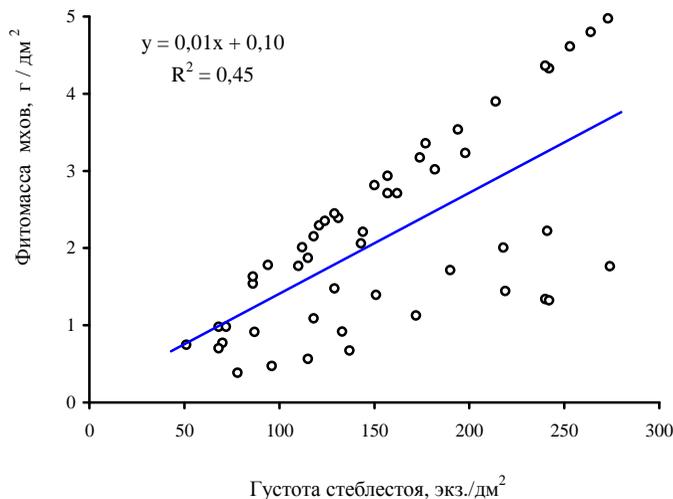


Рис. 9. Влияние густоты стеблестоя мхов на их фитомассу на площадках размером 10×10 см.

Проведя все измерения и расчеты, мы смогли оценить структуру органического вещества на объектах исследования [8, 9]. Основная его доля (89,9-95,6%), как было установлено, сосредоточена в торфе, запасы которого изменяются, в зависимости от мощности торфяного пласта, от 642,96 до 1786,61 т/га в абсолютно сухом состоянии (табл. 16). На втором месте находится древесной. На долю кустарничков и мхов приходится вместе менее 1%.

Таблица 16

Структура абсолютно-сухой массы органического вещества в лесных экосистемах на олиготрофных болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Запас органического вещества различных компонентов экосистемы, т / га (%)				
	Торф	Древесной	Кустарнички	Мхи	В целом
3-1	642,96 (89,9)	68,68 (9,6)	1,72 (0,2)	1,88 (0,3)	715,24
17-1	900,18 (95,6)	32,53 (3,5)	2,55 (0,3)	3,21 (0,3)	938,47
34-4	1109,14 (92,8)	79,53 (6,7)	1,26 (0,1)	4,47 (0,4)	1194,40
48-1	1786,61 (93,6)	118,57 (6,2)	1,27 (0,1)	1,60 (0,1)	1908,05
В среднем	1109,72 (93,4)	74,83 (6,3)	1,70 (0,1)	2,79 (0,2)	1189,04

По величине общей фитомассы господствующее положение занимает древесной (рис. 10); на долю кустарничков приходится в среднем 2,4%, а мхов 3,5%. По величине фитомассы ассимиляционного аппарата доминирует также древесной (табл. 17). На втором месте находятся мхи, на долю которых приходится от 8,0 до 33,7% фитомассы (в среднем 18,7%). По величине же годичной продукции на первое место выходят в среднем мхи (табл. 18), хотя на ряде болот лидирует древесной. На долю кустарничков приходится от 5,7 до 16,7% годичной продукции фитоценоза.

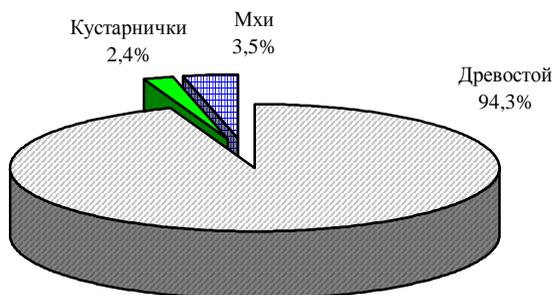


Рис. 10. Структура фитомассы растительности на олиготрофных болотах.

Таблица 17

Структура абсолютно сухой массы ассимиляционного аппарата растительности на олиготрофных болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Фитомасса различных компонентов экосистемы, т / га (%)			
	Древесной	Кустарнички	Мхи	В целом
3-1	5,13 (78,1)	0,50 (7,6)	0,94 (14,3)	6,57
17-1	2,43 (50,8)	0,74 (15,5)	1,61 (33,7)	4,78
34-4	5,94 (69,5)	0,37 (4,3)	2,24 (26,2)	8,55
48-1	8,85 (88,3)	0,37 (3,7)	0,80 (8,0)	10,02
В среднем	5,59 (74,7)	0,50 (6,6)	1,40 (18,7)	7,48

Структура абсолютно сухой массы годичной продукции растительности на олиготрофных болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Величина годичной продукции компонентов экосистемы, т / га (%)			
	Древостой	Кустарнички	Мхи	В целом
3-1	2,45 (51,9)	0,39 (8,3)	1,88 (39,8)	4,72
17-1	1,19 (22,5)	0,88 (16,7)	3,21 (60,8)	5,28
34-4	2,83 (36,6)	0,44 (5,7)	4,47 (57,8)	7,74
48-1	4,04 (66,9)	0,40 (6,6)	1,60 (26,5)	6,04
В среднем	2,63 (44,2)	0,53 (8,9)	2,79 (46,9)	5,95

Проведенные нами расчеты показали [8, 9], что для накопления существующего запаса торфа на олиготрофных болотах Марийского Полесья, исходя из величины годичной продукции растительности на них, требуется около 300 лет (для сравнения, в незаболоченных лесах для образования существующего запаса мортмассы и гумуса требуется всего 18 лет). Олиготрофные же болота начали формироваться в лесной зоне, по данным многих исследователей [11, 24], 10-12 тыс. лет назад. Таким образом, эффективность торфонакопления, которая отражает результативность депонирования углерода, в данных условиях очень мала и не превышает 3%. Основная масса органического вещества либо вымывается в подстилающие породы, а из них в реки (об интенсивном вымывании железа из болот свидетельствует, как показали исследования А.В. Егошина [12], высокое содержание его в тех реках республики, на водосборах которых много верховых болот), либо разлагается и углекислота вновь возвращается в атмосферу. Следует также отметить, что продукционный процесс на верховых болотах не отличается во временном разрезе большим постоянством (рис. 11).

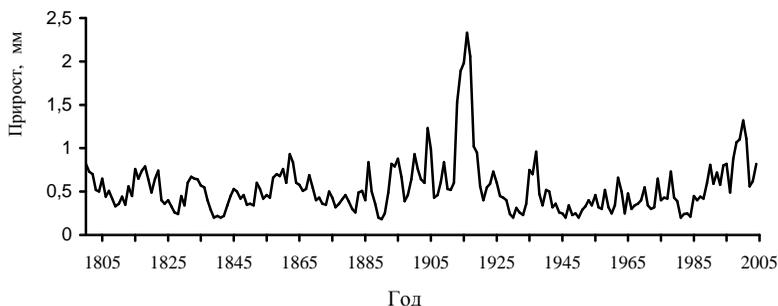


Рис. 11. Динамика годичного радиального прироста деревьев на пп 17-1.

Несмотря на низкую результативность торфонакопления, часть органического вещества, т.е. те 3% величины годичной продукции, сохраняются, в отличие от незаболоченных лесов, в экосистеме тысячелетиями. Разумеется, интенсивность выноса зависит, как показали исследования [11, 14, 15, 25], от типа болотного массива, его обводненности и проточности, химических особенностей болотной среды и подвижности гуминовых веществ.

Полученные нами, как впрочем и другими исследователями, результаты отражают, в виду ограниченности и невысокой точности исходного материала из-за трудоемкости его сбора, особенности продукционного процесса лишь в конкретных биотопах и не могут претендовать на всеобщность. Современный уровень научных знаний не позволяет однозначно судить о роли олиготрофных болот в глобальном углеродном цикле и снижении парникового эффекта, так как скорость накопления углерода фитocenозом и его трансформация в трофических цепях многочисленными видами организмов не поддается из-за большой пространственно-временной изменчивости точной количественной оценке. Трудно оцениваемыми являются вынос органики подземными водами, а также величина эмиссии диоксида углерода из торфа в атмосферу от дыхания почв и пожаров, которые периодически возникают на олиготрофных болотах, вызывая коренные изменения состояния экосистем и интенсивности продукционного процесса. Исследователями, в дополнении к сказанному, не учитывается еще и величина транспирации фитocenоза, которая может оказывать через увеличение содержания в атмосфере водяного пара значительно большее влияние на формирование парникового эффекта, нежели диоксид углерода.

Заключение

Результаты проведенного нами исследования позволяют сделать следующие выводы.

1. Надземная фитомасса кустарничкового яруса на олиготрофных болотах Марийского Полесья изменяется между биотопами в воздушно-сухом состоянии от 1,12 до 2,95 т/га, достигая на отдельных площадках 410 г/м². Различия между крайними отметками биотопов достигают 200% и являются статистически значимыми. Коэффициент вариации ее в биотопах при использовании учетных площадок 1×1 м составляет, в зависимости от мощности развития кустарничков, 37,4...59,6%. Для оценки величины фитомассы с относительной погрешностью ±10% требуется провести учет в пределах одного биотопа на 14...36 площадках этого размера, а с погрешностью ±5% - на 56...142 площадках. Из об-

щей величины дисперсии показателя 63,8% приходится на внутривидовую, 32,2% - на межвидовую изменчивость и 4,0% - на случайные эффекты.

2. Наиболее высока фитомасса кустарничкового яруса в биотопах с близким залеганием грунтовых вод и невысокой полнотой древостоя; вырубка древостоя не приводит к существенному снижению фитомассы кустарничков, негативное влияние на которую оказывает лишь высокая густота древостоя.

3. Структура кустарничкового яруса, в состав которого входит пять видов, довольно изменчива, но доминирует по величине фитомассы в большинстве биотопов мирт болотный; роль клюквы болотной в сложении фитомассы кустарничкового покрова ничтожна и может не приниматься во внимание.

4. Наибольшая доля фитомассы у всех видов кустарничков приходится в основном на стебли; доля листьев, которая может служить индикатором жизнеспособности и онтогенетического состояния кустарничков, составляет, в зависимости от вида растения и биотопа, от 11 до 62%.

5. Структура мохового яруса, которая является индикатором условий увлажнения, на объектах исследования нестабильна, однако по густоте стеблестоя, которая изменяется от 134 до 198 экз./дм², доминирует в большинстве случаев гигрофильный вид *Sphagnum angustifolium*.

6. Величина фитомассы всех видов мхов изменяется на объектах исследования от 1,60 до 4,47 г/дм² (1,6...4,47 т/га), достигая на отдельных площадках в абсолютно сухом состоянии 8,86 г/дм². Вариативность её в пределах одного биотопа составляет 45,3...75,0%. Из общей величины дисперсии показателя 41,5% приходится на внутривидовую, 35,5% - на межвидовую изменчивость и 23,0% - на случайные эффекты. Для оценки фитомассы с относительной погрешностью $\pm 10\%$ требуется провести учет в пределах одного биотопа на 19...56 площадках размером 10×10 см, а с погрешностью $\pm 5\%$ - на 76...225 площадках. Между величиной фитомассы мхов и общей густотой их стеблестоя существует прямая зависимость со средней теснотой связи.

7. Масса органического вещества и характер её распределения между различными компонентами экосистем олиготрофных болот Марийского Полесья изменяются в пространстве биотопов в очень больших пределах и могут быть оценены реально лишь со значительной погрешностью (порядка 20%). Основная доля органического вещества (89,9-95,6%) в зрелых экосистемах на олиготрофных болотах Марийского Полесья заключена в торфе, средняя мощность пласта которого

изменяется от 0,6 до 8,7 м; на долю кустарничков и мхов приходится вместе менее 1%.

8. По величине общей фитомассы и фитомассы ассимиляционного аппарата господствующее положение в болотных фитоценозах занимает в большинстве случаев древесной.

9. По величине годичной продукции на первое место выходят в среднем мхи, хотя на ряде болот лидирует древесной; на долю кустарничков приходится от 5,7 до 16,7% годичной продукции фитоценоза.

10. Эффективность торфонакопления на олиготрофных болотах Марийского Полесья, отражающая результативность депонирования углерода, очень мала и не превышает 3%, однако, несмотря на это, органическое вещество сохраняется здесь, в отличие от незаболоченных лесов, тысячелетия.

11. Полученные нами, как впрочем и другими исследователями, результаты отражают, в виду ограниченности и невысокой точности исходного материала из-за трудоемкости его сбора, особенности продукционного процесса лишь в конкретных биотопах и не могут претендовать на всеобщность, требуя проведения дальнейших исследований.

Библиографический список

1. Алексеев В.А., Бердси Р.С. Углерод в экосистемах лесов и болот России. – СПб., 1994. 365 с.
2. Атлас биологического разнообразия лесов Европейской России и сопредельных территорий. – М.: ПАИМС, 1996. 144 с.
3. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии – М.: Наука, 1993. 262 с.
4. Баландина Т.П., Мусина Г.В. Хемедафне болотная (болотный мирт) // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. – М.: МГУ, 1990. С. 189-197.
5. Белов С.В., Ротфельд И.С. Причины изменения климата: человек или геологические процессы? // Использование и охрана природных ресурсов России: информационно-аналитический бюллетень. – М.: НИА-Природа, 2004. № 1. С. 43-49.
6. Будыко М.И. Современные изменения климата – Л.: Гидрометеоздат, 1987. 360 с.
7. Грабовик С.И. Флуктуации продуктивности сфагновых мхов // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. – Тула, 2001. С. 343-345.
8. Демаков Ю.П., Сафин М.Г. Структура органического вещества на олиготрофных болотах Марийского Полесья и эффективность процесса торфонакопления в них // Проблемы использования и воспроизводства лесных ресурсов: Мат-лы научно-практ. конф., посвященной 80-летию Татарской лесной опытной станции ВНИИЛМ. – Казань, 2006. С. 120-124.

9. Демаков Ю.П., Сафин М.Г. Проблема оценки углероддепонирующей способности экосистем олиготрофных болот и пути ее решения // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия «Лес. Экология. Природопользование». – 2007. № 1. С. 55-66.

10. Доктуровский В.С. Болота и торфяники, строение и развитие их - М.: Новая деревня, 1922. – 216 с.

11. Дубах А.Д. Очерки по гидрологии болот. – М., 1936. 278 с.

12. Егошин А.В. Влияние природных факторов и хозяйственного освоения территории на формирование качества речных вод Республики Марий Эл: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 2006. 21 с.

13. Исаев А.С., Коровин Г.Н., Уткин А.И. и др. Оценка запасов годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России // Лесоведение. 1993. № 5. С. 3-10.

14. Козловская Л.С., Медведева В.М., Пьявченко Н.М. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. – Л.: Наука, 1978. 176 с.

15. Коломьшев В.А. Болотообразовательный процесс в среднетаежных ландшафтах Восточной Фенноскандии. – Петрозаводск, 1993. 83 с.

16. Котляков В.М. Глобальные изменения климата: антропогенное влияние или естественные вариации? // Экология и жизнь. 2001. № 1. С. 44-47.

17. Крылова И.Л., Прокошева Л.И. Багульник болотный // Биологическая флора Московской области. Вып. 10 – М.: МГУ, 1995. С. 174-186.

18. Курбанов Э.А. Бюджет углерода сосновых экосистем Волго-Вятского района. – Йошкар-Ола: Периодика, 2002. 243 с.

19. Лисс О.Л. Астахова В.Г. Лесные болота. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. 128 с.

20. Моисеев Б.Н., Алферов А.М., Страхов В.В. Об оценке запаса и прироста углерода в лесах России // Лесн. хоз-во. 2000. № 4. С. 18-20.

21. Моисеев Б.Н., Алябина И.О. Оценка потоков и баланс органического углерода в основных биомах России // Использование и охрана природных ресурсов России: информационно-аналитический бюллетень. – М.: НИИ-Природа, 2004. № 1. С. 61-69.

22. Нейштадт М.И. Возникновение и скорость развития процесса заболачивания // Научные предпосылки освоения болот Западной Сибири. – М.: Наука, 1997. С. 39-47.

23. Пьявченко Н.И. Биологическая продуктивность и круговорот веществ в болотных лесах Западной Сибири // Лесоведение. 1967. № 3. С. 28-36.

24. Пьявченко Н.И. Вопросы комплексного изучения болот. – Л.: Наука, 1973. 117 с.

25. Пьявченко Н.И. Прирост фитомассы и скорость накопления торфа // Повышение продуктивности заболоченных лесов. – Л.: ЛенНИИЛХ, 1983. С. 42-46.

26. Смоляк Л.П., Рубан Н.Н. Сравнительная продуктивность болот Полесья. – Минск: Ураджай, 1985. 128 с.

27. Смоляничий Л.Я. Исследование некоторых особенностей водного обмена сфагнума в связи с малой реакцией верхних болот на осушение // Изв. высш. уч. заведений: Лесной журн. 1971. № 4. С. 129-131.

28. Сорохтин О.Г. Парниковый эффект: миф или реальность // Вестник РАЕН. 2001. № 1. С. 8-21.
29. Сукачев В.Н. Болота, их образование, развитие и свойства. – Л., 1926. 163 с.
30. Сун В., Балюнас С., Демирчан К.С. и др. Влияние антропогенных выбросов CO₂ на климат: нерешенные проблемы // Изв. РГО. 2001. Т. 133. Вып. 2. С. 1-19.
31. Тарко А.М. Парниковый эффект и климат // Экология и жизнь. 2001. № 1. С. 48-51.
32. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии – Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 761 с.
33. Храмов А.А., Валуцкий В.И. Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья (структура и биологическая продуктивность). – Новосибирск, 1977.
34. Шадрин Н.И. Продуктивность надземной биомассы болотных лесов Тавдинского Зауралья // Лесоведение. 1968. № 4. С.39-47.
35. Ясаманов Н.А. Современный климат и парниковый эффект // Известия РАЕН. Секция наук о Земле. 2003. № 10. С. 98-116.

OVERGROUND MASS OF THE UNDER-CANOPY VEGETATION IN CLIMAX PINE FORESTS GROWING ON OLIGOTROPHIC MIRES OF THE MARI POLES'YE

Yu.P. Demakov, M.G. Safin

The article presents the data on spatial variability of overground mass values for under-shrub and moss layer plants in climax pine forests growing on oligotrophic mires of the Mari Poles'ye region; distinctions between different plant species and organs are discussed.