

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ ЕСТЕСТВЕННО РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 630*114.351

ВКЛАД ПОДЗЕМНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В ФОРМИРОВАНИЕ ПУЛА УГЛЕРОДА В ПОЧВЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ СРЕДНЕЙ И ЮЖНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. Л. В. Мухортова^{a,*} (<http://orcid.org/0000-0002-1390-9091>),
М. Д. Ложенко^b, М. А. Рязанова^b, Л. В. Кривобоков^a,
М. К. Метелева^a, И. А. Михайлова^a, Э. Ф. Ведрова^a

^aИнститут леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, ул. Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

^bИнститут экологии и географии Сибирского федерального университета,
пр. Свободный, 79, Красноярск, 660041 Россия

*e-mail: l.mukhortova@gmail.com

Поступила в редакцию 02.03.2024 г.

После доработки 27.06.2024 г.

Принята к публикации 27.06.2024 г.

На примере 67 пробных площадей, расположенных в разных природных зонах на территории Красноярского края и в горных лесах Западного и Восточного Прибайкалья (Иркутская область и Республика Бурятия), проведена оценка вклада подземных растительных остатков в запасы углерода в почве и проанализированы основные факторы, которые могут влиять на величину запасов этого компонента лесных экосистем. Исследования проводили как в ненарушенных ста-ровозрастных лесах, так и в лесных экосистемах, подвергшихся воздействию рубок, пожаров и аэробиогенного загрязнения. Показано, что запасы углерода в корневом детрите могут быть сопоставимы с запасами углерода в лесной подстилке или даже превосходить их в 1.3–1.9 раз и могут составлять 3.6–167% от запасов углерода в гумусе почвы. Величина этих запасов и их вклада в пул углерода органического вещества почвы зависит от вида лесообразователя, типа почвы и природно-климатической зоны и может существенно увеличиваться после нарушений, затрагивающих надземную часть растительного покрова и пул растительных остатков на поверхности почвы. Недоучет этого компонента при оценке бюджета углерода лесных экосистем может приводить к занижению общих запасов углерода в почве на 5–32% в ненарушенных лесных экосистемах и до 40% после различных нарушений.

Ключевые слова: органическое вещество почвы, корневой детрит, мертвые корни, лесная подстилка, гумус, запасы углерода

DOI: 10.31857/S0032180X24110014, **EDN:** JOZMSF

ВВЕДЕНИЕ

Оценка биологического круговорота химических элементов в лесных экосистемах тесно связана с расчетом запасов органического вещества в почвах. Последнее представляет собой резервуар, контролирующий деструкционное звено углеродного цикла и обеспечивающий возврат в атмосферу углерода, изъятого из нее в ходе фотосинтетической ассимиляции. В процессе разложения органического вещества почвы освобождаются и другие химические элементы, включенные в его состав во

время роста и развития растений и животных. Благодаря этому они становятся доступны для использования растениями, наряду с подвижной формой этих соединений в почве.

Значительная часть органического вещества почвы представлена растительными остатками, находящимися на разных стадиях разложения [15, 38]. Эти растительные остатки распределены в почвенной системе в двух сферах: на поверхности минеральной толщи почвы в виде лесной подстилки как результат ежегодного поступления опада

надземных частей растений; и в толще почвы, где основным источником поступления растительных остатков являются корневые системы растений [33].

В подземной сфере, как и в составе лесной подстилки, одновременно присутствуют растительные остатки, различной степени распада. Это обусловлено продолжительным временем их полного разложения и регулярным поступлением свежих порций растительного материала. Предполагается, что около 33% глобальной чистой первичной продукции используется для производства и функционирования тонких корней [47], которые являются одним из основных источников формирования пула подземных растительных остатков.

Скорость и направленность процессов разложения растительных остатков в толще почвы отличается от таковых в подстилке, что связано с различием гидротермических и окислительно-восстановительных условий в этих двух сферах. Существует значительная неопределенность оценок относительного вклада корней и надземных частей растений в запасы почвенного органического вещества [43, 46, 56]. Предполагается, что корневые системы растений представляют собой важный источник стабильного органического вещества почвы [54, 55, 57]. Это может быть обусловлено как особенностями биохимического состава подземных и надземных растительных остатков (например, алифатические соединения остатков корней обладают большей относительной стабильностью, чем алифатические соединения, полученные из лиственного опада [41]), так и тем, что корневой детрит может выступать доступным источником углерода для синтеза специфических органических соединений микроорганизмами [40, 58].

Хотя надземный растительный детрит обычно составляет наибольшую долю общего поступления углерода в лесные почвы, биохимические маркеры указывают на то, что корни вносят основной вклад в органическое вещество лесных почв [37, 53], а данные исследований пищевых цепей в почвах свидетельствуют о доминирующей роли поступающих подземных растительных остатков [44, 56].

Значительное количество исследований было проведено по количественной оценке продукции корней [42, 45, 59] и общего ризодепонирования [49, 51]. Однако крайне мало информации о запасах и обороте корневого детрита в толще почвы, что существенно затрудняет создание точных моделей круговорота углерода в лесных экосистемах [50, 54].

Исследования состава и структуры запасов подземных растительных остатков в лесных экосистемах Средней Сибири начаты в 1995 г. под руководством Эстеллы Федоровны Ведровой, доктора биологических наук, ведущего научного сотрудника

Института леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук. Эти работы продолжаются по настоящее время. Исследования проводили как в ненарушенных старовозрастных лесах, так и в лесных экосистемах, подвергшихся воздействию рубок, пожаров и аэробиогенного загрязнения. Данная работа представляет собой обобщение и анализ результатов, полученных за период 1995–2023 гг.

Цель исследования – анализ вклада подземных растительных остатков в запасы углерода в почвах лесных экосистем в условиях разных природных зон Средней и Южной Сибири, а также выявление основных факторов, влияющих на величину запасов этого компонента лесных экосистем. Информация об объеме запасов растительных остатков на поверхности и в толще почвы позволяет точнее оценивать запасы углерода в лесных экосистемах, прогнозировать последствия изменения климата и воздействия природных или антропогенных нарушений на бюджет углерода в биогеоценозах и их вклад в глобальные биогеохимические циклы.

В настоящей работе под органическим веществом почвы подразумевается сумма растительного детрита (в разной степени разложившиеся растительные остатки, частично сохранившие свое анатомическое строение) на поверхности и в толще почвы и гумуса – органического вещества не сохранившего тканевого строения [15].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Анализ запасов подземных растительных остатков и их роли в формировании запасов органического вещества в почве лесных экосистем проводили на основе собственных данных, собранных в ходе исследований на пробных площадях в лесных экосистемах лесотундры, северной и южной тайги, подтайги на территории Красноярского края и в горных лесах Западного и Восточного Прибайкалья (Иркутская область и Республика Бурятия) и имеющихся данных из опубликованных работ, выполненных в данном регионе по таким же методикам. Распределение ключевых участков по территории Средней и Южной Сибири представлено на карте (рис. 1).

Лесопокрытые земли Средней Сибири, объединяющие лесотундру, тайгу, лесостепь и горные леса юга края, составляют 117.3 млн га. Основную их часть (91%) занимают бореальные леса. Старовозрастными (спелыми и перестойными) насаждениями занято 80% площади бореальных лесов [12].

Главным лесообразователем притундровых редколесий и северной тайги является лиственница. Она занимает, соответственно, 93 и 84% территории в этих зонах. В средней тайге преобладают темнохвойные леса из сибирского кедра и ели. Сосна

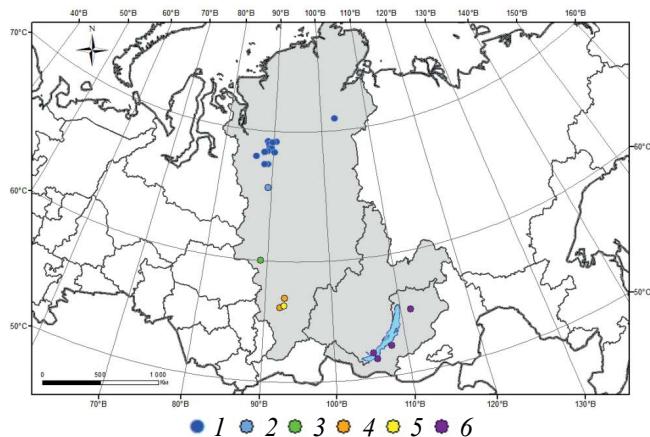


Рис. 1. Расположение анализируемых ключевых участков по градиенту природно-климатических условий: 1 – лесотундра; 2 – северная тайга; 3 – средняя тайга; 4 – южная тайга; 5 – подтайга; 6 – горно-таежные и подтаежные леса.

является здесь интразональной породой и распространена в основном на песчаных отложениях. Восстановление сосняков после рубок и пожаров чаще всего происходит без смены пород. Восстановление темнохвойных лесов происходит преимущественно через смену пород, поэтому преобладают спелые и перестойные насаждения этих видов, молодых и средневозрастных мало. Южнотаежные леса характеризуются более высоким разнообразием лесообразующих пород. Наличие здесь высокой доли лиственных видов связано с восстановлением коренных темнохвойных лесов через смену пород. Только сосна также восстанавливается без смены породы [12].

В лесотундре исследования проводили на трех пробных площадях, заложенных в послепожарных березово-елово-лиственничных и березово-лиственнично-еловых древостоях 270–300-летнего возраста (Хантайская станция, 68° N, 86° E), а также на 16 фоновых и 9 в разной степени нарушенных аэробиогенным загрязнением пробных площадях, расположенных в зоне влияния Норильского промышленного комплекса (67–69° N, 89–90° E). Основные характеристики исследованных пробных площадей приведены в табл. 1.

Пробные площади Хантайской станции представляют собой смешанные низкополнотные и среднеполнотные разновозрастные древостои, с запасом древесины от 34 до 90 м³/га. Древесный ярус состоит из ели сибирской (*Picea obovata* (Ledeb.) Domin), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* (Ledeb.)) и березы пушистой (*Betula pubescens* (Ehrh.)). Основной фон в структуре почвенного покрова в криогидроморфных условиях

этих притундровых лесов составляют криоземы гомогенные и тиксотропные (Turbic Cryosols) [23].

Лесные экосистемы в зоне влияния Норильского промышленного комплекса представлены, в основном, лиственничниками кустарничково-мшистого или травянистого типа, расположенными в автоморфных, транзитных и аккумулятивных позициях рельефа. Часть этих экосистем испытывала влияние аэробиогенного загрязнения, приведшего к полной деградации древостоя. На таких пробных площадях распад древесного яруса сопровождается замещением кустарниками. В напочвенном покрове возрастает участие травянистых растений, на фоне деградации мохово-лишайникового покрова [10]. Почвы представлены криоземами грубогумусовыми (Turbic Histic Cryosol), торфяно-криоземами (Histic Cryosol), подбурами (Spodic Cryosols) и грануземами (Haplic Cambisols).

Дополнительно определяли запас корневого детрита в лиственничном кустарничково-зелено-мошном редколесье, произрастающем восточнее, описанных выше районов (70.9° N, 102.9° E), и формирующемся на карбонатных породах. Почвы представлены карболитоземами перегнойными (Calcaric Skeletic Leptosols).

В лиственничниках северной тайги исследовали четыре постоянных пробных площади. В составе фитоценозов на пробных площадях в подзоне северной тайги (Турханская станция, 65° N, 89° E) преобладает лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.). Из сопутствующих пород присутствуют ель сибирская, кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) и береза пушистая. Пробные площади были заложены в одноярусных одновозрастных перестойных 380- и 110-летних послепожарных насаждениях зеленомошной и лишайниковой групп типов леса V и Va классов бонитета. Доля лиственницы в них достигает 61–77% общего запаса в 31–118 м³/га при относительной полноте 0.26–0.68. Исследованные пробные площади отражают восстановительно-возрастные ряды послепожарных сукцессий двух преобладающих групп типов леса [23]. В пределах территории Турханской станции фоновыми почвами являются подбуры (Entic Podzols).

В средней тайге (60° N, 89° E) исследовали восемь пробных площадей в возрастных рядах (от 15–20 до 260 лет) сосняков лишайникового и зеленомошного типа, которые произрастают на иллювиально-железистых подзолах (Carbic Podzols) [12, 35]. Здесь молодое и средневозрастное сосновые насаждения восстанавливаются после сплошной рубки.

В южной тайге (56–57° N, 92–93° E) запасы растительных остатков в толще почвы определяли в восстановительных рядах, в которых коренные пихтарники восстанавливаются после рубки

Таблица 1. Основные характеристики лесных экосистем – объектов исследования

Зона	Координаты, град N E	Состав древостоя (возраст, лет)	Полнота	Тип леса (фитоценоза)	Тип почвы*	Тип нарушения (после последнего нарушения)/степень нарушения
ЛТ	68 86	6Лц(300)4Е(270) ел.Б, 4Лц(300)5Е(270)1Б(100) 4Лц(300)6Е(270) + Б	0.3 0.7 0.3	Кустарничково-зеленомошный Кустарничково-зеленомошный Мохово-болотный	Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols)	–
ЛТ	67.5 88.5	8Лц2Б + Е 10Лц 8Лц1Е1Б	0.5 0.7 0.4	Лишайниково-милистый Ерниково-зеленомошный Ерниково-зеленомошный	Торфяно-криозем (Histic Cryosol) Криозем (Turbic Cryosols) Торфяно-криозем (Histic Cryosol)	Аэroteхногенное загрязнение фоновое
	10Лц 8Лц2Е ел.Б		0.3 0.3	Ерниково-лишайниковомилистый Ерниково-лишайниковый	Торфяно-криозем (Histic Cryosol) Криозем (Turbic Cryosols)	–
	6Лц3Е1Б 7Лц2Б1Е 5Лц3Б2Е		0.4 0.6 0.4	Зеленомошный-лишайниковый Чернично-зеленомошный	Криозем (Turbic Cryosols) Подбур (Spodic Cryosols)	–
	7Лц2Е1Б 7Е2Лц1Б 8Лц1Б + Е		0.4 0.4 0.6	Кустарничково-зеленомошный Зеленомошно-лишайниковый Лишайниково-зеленомошный	Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols) Гранузем (Haplic Cambisols)	–
	10Лц 6Лц2Б2Е 7Е2Б1Лц 9Лц1Е		0.6 0.2 0.2 0.2	Вейниково-крупнотравный с ерником разнотравный Редина травяно-милистая Редина кустарничково-милистая	Гранузем(Haplic Cambisols) Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols)	–
	10Лц + Е ел.Б		0.6	Редина кустарничково-милистая	Криозем (Turbic Cryosols)	–
				Кустарничково-зеленомошный		
ЛТ	69.2 88.7	Древостой погиб Древостой погиб Древостой погиб	- - -	Ивняково-травяно-моховый Кустарниково-злаковый Кустарниково-редкотравный	Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols)	Аэroteхногенное загрязнение/сильная степень
ЛТ	68.8 89.3	Древостой погиб Древостой погиб Древостой погиб Древостой погиб	- - - -	Ивняково-мохово-злаковый Ивняково-мохово-осоковый Ивняково-хвоцево-шикшевый Ивняково-осоково-злаковый	Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols)	Аэroteхногенное загрязнение/средняя степень
ЛТ	68.7 89.6	5Е4Б1Лц 4Е3Лц3Б	0.4 0.1	Хвоцево-кустарничковомилистый Кустарничково-лишайниковомилистый	Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols)	Аэroteхногенное загрязнение/слабая степень

Продолжение табл. 1

Зона	Координаты, град		Состав древостоя (возраст, лет)	Полнота	Тип леса (Фитоценоза)	Тип почвы*	Тип нарушения (лег после последнего нарушения)/степень нарушения
	N	E					
ЛТ	70.8	102.9	10Лц (86–96)	0.2	Кустарничково-зеленомошный	Карбо-литозем (Calcaric Skeletic Leptosols)	—
Сев. т.	65	89	6Лц(110)2К(200)2Б(110) 8Лц(380)2К(200)ед Е, Б 8Лц(110)1К(110)1Б(110)ед Е 7Лц(380)3К(200) ед Е, Б	0.3 0.7 0.3 0.4	Кустарничково-зеленомошный Кустарничково-зеленомошный Кустарничково-лишайниковый Кустарничково-лишайниковый	Подбур (Entic Podzols) Подбур (Entic Podzols) Подбур (Entic Podzols) Подбур (Entic Podzols)	Последпожарный (110) Контроль Последпожарный (110) Контроль
Ср. т.	60	89	7C(20)3Б(23)ед Ос 10C(55)ед К, П 10C(90) ед Б 10C(250) 10C(15) 10C(50) 10C(100) 10C(260)	0.6 1.3 1.0 0.9 0.4 1.1 0.7 0.9	Зеленомошный Зеленомошный Зеленомошный Лишайниковый Лишайниковый Лишайниковый Лишайниковый	Подзол (Carbic Podzols) Подзол (Carbic Podzols) Подзол (Carbic Podzols) Подзол (Carbic Podzols) Подзол (Carbic Podzols) Подзол (Carbic Podzols) Подзол (Carbic Podzols)	Сплошная рубка (20) Сплошная рубка (55) Сплошная рубка (90) Контроль Сплошная рубка (15) Сплошная рубка (50) Сплошная рубка (100) Контроль
ЮТ	57	93	10Б (60) 10Б (65) 6Б4К (100) 10П+Е (50) 6П2Е2Б (91) 5Е3П1КЛ(170)	0.6 0.7 0.4 0.9 0.9 0.4	Осочково-разнотравный Осочково-разнотравный Осочково-зеленомошный Разнотравно-зеленомошный Разнотравно-осочковый	Серая (Luvic Greyzemic Phaeozems) Серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Сплошная рубка (60) Сплошная рубка (65) Сплошная рубка (100) Сплошная рубка (50) Сплошная рубка (91) Контроль
ЮТ	56	92	10К(25) 10C(25) 10Лц(25) 10E(25) 10Oc(25) 10Б(25)	1.6 1.2 1.1 1.7 0.8 0.6	Мертвопокровный Мертвопокровный Разнотравный Мертвопокровный Разнотравный Разнотравный	Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems) Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems) Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems) Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems) Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems) Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Культуры (25) Культуры (25) Культуры (25) Культуры (25) Культуры (25) Культуры (25)

Окончание табл. 1

Зона	Координаты, град N E		Состав древостоя (возраст, лет)	Полнота	Тип леса (фитоценоза)	Тип почвы*	Тип нарушения (лет после последнего нарушения)/степень нарушения
ПТ	56,2	92,6	10C(56)едБедОс	1.3	Разнотравно-зеленомошный	Дерново-подзолистая (Albic Retsol)	Последпожарный (60)
ГП	52	107	10C(180) + Ли 10C(60) + Ли ед К ед С	0.7 1.0 —	Рододендроново-бриснично-лишайниковый Рододендроново-бриснично-разнотравный Разнотравное сообщество	Подзол (Carbic Podzols) Подзол (Carbic Podzols) Подзол (Carbic Podzols)	Контроль Сплошная рубка (60) Сплошная рубка (1)
ГТ	51	105	10П (180)едК 10П(55) ед К ед П	1.7 0.8 —	Чернично-зеленомошный Чернично-зеленомошный Вейниково-разнотравное	Полбур (Entic Podzols) Полбур (Entic Podzols) Полбур (Entic Podzols)	Контроль Рубка с оставлением подроста (26) Рубка с оставлением подроста (3)
ГТ	52	105	5C(65) 5Ли 4C(65) 6Ли ед Б 8C(95) 2Ли + Б 8C(95) 2Ли ед Б 9C(95) 1Ли	0.7 0.7 0.9 0.8 0.7	Разнотравный Осоково-остепненно-разнотравный Рододендроново-бриснично-разнотравный Бриснично-разнотравный Разнотравный	Серогумусовая (Umbrisols) Серогумусовая (Umbrisols) Серогумусовая (Umbrisols) Серогумусовая (Umbrisols) Серогумусовая (Umbrisols)	Низовой пожар (5)/ средняя Низовой пожар (5)/ низкая Контроль Низовой пожар (5)/средняя Низовой пожар (5)/ высокая
ГТ	55	111	10Ли (100-150) ед Ли (100-150)	0.7 —	Бриснично-зеленомошный Осиново-кипрейно-разнотравное	Полбур (Entic Podzols) Полбур (Entic Podzols)	Контроль Последпожарный (5)/ высокая

Примечание. ЛТ – лесогундра, Сев. т – северная тайга, ЮТ – южная тайга, ПТ – подтайга, ГТ – горно-таежные, ГП – горно-полтаежные.

*Типы почв приведены по [19] и по WRB 2014.

без смены породы и через производные березняки [7, 22] и в 25-летних культурах шести основных лесообразующих пород Сибири: сибирского кедра (*Pinus sibirica*), сосны (*Pinus sylvestris*), лиственницы (*Larix sibirica*), ели (*Picea obovata*), осины (*Populus tremula*) и березы (*Betula fruticosa*), которые формируются в одинаковых почвенно-климатических условиях [25].

Восстановительный ряд без смены породы представлен пихтарниками осоково-зеленомошного типа (возраст 50 лет) и разнотравно-зеленомошного типа (возраст 91 год). Восстановительный ряд со сменой породы включал березняки осоково-разнотравные (60- и 65-летнего возраста) и осоково-зеленомошный (100-летнего возраста). В качестве контроля служил ельник разнотравно-осоковый (возраст 170 лет). Древостои формируются на серых лесных почвах со вторым гумусовым горизонтом (*Luvic Greyzemic Phaeozems*) [7, 12, 22].

А 25-летние культуры шести основных лесообразующих древесных видов Сибири (сибирского кедра, сосны, лиственницы, ели, осины и березы) произрастают на темно-серой лесной слабооподзоленной глееватой почве.

В подтаежной зоне определяли запасы корневого детрита в средневозрастном сосняке разнотравно-зеленомошном, произрастающем на супесчаной дерново-подзолистой почве (*Albic Retisol*).

В горно-таежных лесах Южной Сибири исследования проводили в послерубочных восстановительных рядах сосняков и пихтарников (52° N, 107° E) [11] и в послепожарных рядах сосняков (52° N, 105° E) [8] и лиственничников (55° N, 111° E) [26].

Исследования в послерубочных восстановительных рядах проводили на территории Восточно-прибайкальской горной лесорастительной провинции темнохвойных лесов Прибайкальской горной лесорастительной области, согласно лесорастительному районированию [31]. Пробные площади были заложены в сосняках Улан-Бургасского лесорастительного округа подтаежных сосново-лиственничных и горно-таежных темнохвойных лесов и в пихтарниках Хамар-Дабанского лесорастительного округа таежно-черневых и горно-таежных пихтовых и кедровых лесов. Возрастной ряд послерубочной сукцессии включал свежую вырубку (1–3 года), средневозрастный древостой (55–60 лет) и спелый древостой 180 лет для сосны и пихты, соответственно.

Сосняки в этом регионе формируются на подзолах грубогумусированных (трансформированных под свежей вырубкой) (*Carbic Podzols*), почва под пихтарниками представлена подбурами грубогумусированными и оподзоленными (*Entic Podzols*) [11].

Пробные площади послепожарных сосняков заложены в средневозрастных и приспевающих

светлохвойных насаждениях Голоустненского лесничества Иркутской области: в высотно-поясных комплексах подтаежно-лесостепных сосновых лесов (восточный макросклон Приморского хребта) и таежных сосновых лесов. Пробные площади характеризуют разную степень интенсивности низового пожара, прошедшего в данных экосистемах за 5 лет до проведения исследований [8]. В почвенном покрове фоновыми служат серогумусовые: типичные темнопрофильные и глинисто-иллювирированные хрящевато-глинистые почвы (*Umbrisols*) [8].

Пробные площади в послепожарных лиственничниках были заложены в горно-таежном светлохвойном высотно-поясном комплексе лиственничных лесов [31], который относится к Восточно-Сибирскому краине континентальному сектору, а внутри него – к Северо-Забайкальской горной лесорастительной области горно-таежных лиственничных (*Larix gmelinii*) лесов, кедрово-стланниковых редколесий и горных тундр [20]. Исследования проводили в лиственничнике бруснично-разнотравно-зеленомошном 100–120-летнего возраста [26]. На поврежденной пожаром площади погибло до 80% всего древостоя. В качестве контроля использовали участок лесного массива, который не был пройден пожаром. Почвенный покров пробных площадей представлен подбуром (*Entic Podzols*).

Методы исследований. На пробных площадях, заложенных в лиственничниках и ельниках лесотундровой зоны, в лиственничниках северной тайги, в сосняках средней тайги, в лесных экосистемах основных лесообразователей южной тайги, в горнотаежных сосняках, лиственничниках и пихтарниках определяли запасы лесной подстилки, запасы растительных остатков в толще почвы (корневой детрит) и запасы гумуса в минеральном профиле почвы.

Образцы для расчета запасов лесной подстилки отбирали круговым шаблоном диаметром 20 см в 5–10-кратной повторности. Для определения подземных растительных остатков после отбора подстилки ниже отбирали монолиты минерального слоя почвы такой же площади раздельно по слоям 0–5, 5–10 и 10–20 см. Из монолитов отмывали растительные остатки декантацией воды над залитым образцом почвы, после интенсивного перемешивания образца с водой. Декантование проводили через сито с размером ячеек 0.5 мм. Остающиеся на сите растительные остатки собирали, высушивали до воздушно-сухого состояния при комнатной температуре и разбирали на фракции: корни живые древесные (раздельно по категориям <1 , <2 , <10 , >10 мм), корни живые напочвенного покрова (отдельно корни трав и корни кустарничков <2 , >2 мм), корневища, корни мертвые древесные (<2 мм, <10 , >10 мм), корни мертвые кустарничков (<2 , >2 мм), древесные угли,

полуразложившаяся древесина (остатки скелетных корней деревьев и погребенных стволов), и прочая подземная мортмасса, которая представляла собой смесь фрагментированных, частично разложившихся растительных остатков (мертвых корней, чешуек коры, корневых чехликов, грибного мицелия).

Отобранные образцы лесной подстилки разделяли на фракции, составляющие подгоризонты подстилки: OL – растительные остатки, не потерявшее своего анатомического строения; OF – частично разложившиеся и частично фрагментированные растительные остатки; OH – гумифицированные растительные остатки, полностью потерявшие свое исходное строение. Каждую из выделенных фракций высушивали, определяли абсолютно-сухую массу и содержание углерода.

Для определения плотности почвы из разреза, заложенного на пробной площади, с помощью металлического кольца объемом 100 см³ в трехкратной повторности отбирали образцы из минерального профиля почвы раздельно по глубинам 0–5, 5–10, 10–15, 15–20, 20–30, 30–50 см и т.д. Дополнительно образцы на плотность почвы и содержание углерода отбирали по глубинам 0–5, 5–10, 10–15 и 15–20 см в местах отбора почвенных монолитов для нахождения массы подземного растительного детрита. Из образцов почвы удаляли крупные корни и фрагменты растительных остатков, высушивали при комнатной температуре до воздушно-сухого состояния, взвешивали, растирали в фарфоровой ступке и определяли массу мелкозема – фракции с размером частиц меньше 1 мм. В смешанном образце этой фракции отдельно для каждого из выделяемых слоев определяли содержание углерода гумуса после тщательного удаления растительных фрагментов и корешков с помощью пинцета, лупы или наэлектризованной стеклянной палочки, растирания в агатовой ступке и просеивания через сито с отверстиями диаметром 0.25 мм [1]. Одновременно определяли содержание гигроскопической влаги в мелкоземе для расчета абсолютно-сухой массы почвы.

Содержание углерода в растительном материале исследовали методом Анстета в модификации Пономаревой и Николаевой [27], или на элементном CN-анализаторе (Elementar Vario Cube, Германия). Содержание органического углерода в образцах почвы определяли мокрым сжиганием по методу Тюрина [1, 39], или также методом сухого сжигания на элементном CN анализаторе. Неполное соответствие значений содержания органического углерода, получаемых методами мокрого и сухого сжигания [36], не учитывали в связи с недостатком необходимых данных для корректировки. Подавляющее большинство измерений, используемых в настоящей работе, выполняли методом мокрого сжигания как для растительных, так и для почвенных образцов.

Запасы углерода в лесной подстилке и в компонентах подземных растительных остатков определяли на основе запасов массы каждого из компонентов и содержания в нем углерода. Расчет запасов углерода в подземных растительных остатках и в гумусе проводили для слоя минеральной почвы 0–20 см. Запасы углерода в гумусе минеральной части почвы рассчитывали как сумму запасов углерода в каждом из выделяемых слоев почвы, полученных на основе данных о плотности почвы каждого слоя и содержания в нем углерода. Вклад корневого детрита (мертвые корни 0.5–10 мм и прочая мортмасса) в общие запасы углерода на поверхности и в толще почвы определяли как процент от общих запасов углерода и от его отдельных компонентов (лесная подстилка, органическое вещество в минеральном профиле почвы).

Статистическую обработку выполняли с помощью пакета программ Microsoft Excel 2007. Рассчитывали средние значения запасов углерода в отдельных компонентах для каждой из исследованных пробных площадей и их стандартные отклонения. Для попарных сравнений использовали двухвыборочный *t*-тест для выборок с различными дисперсиями пакета анализа данных, позволяющий сравнивать выборки малого объема.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Мертвые корни древесных и кустарниковых растений и растений напочвенного покрова (в основном кустарничков), а также прочая мортмасса являются основными компонентами пульпы растительных остатков в толще почвы. Кроме этих компонентов, во многих лесных экосистемах разных природных зон в значительном количестве в составе подземного детрита были обнаружены древесные угли, которые вместе с полуразложившейся древесиной не были учтены при анализе вклада подземных растительных остатков в настоящей работе.

Содержание углерода в компонентах корневого детрита не отличается существенно от содержания углерода в лесной подстилке и составляет от 23 до 47% (табл. 2).

Чтобы оценить влияние различных факторов (природных и антропогенных) на запасы растительных остатков в толще почвы, анализ вклада подземного детрита в запасы углерода в почве проводили как для ненарушенных лесных экосистем, так и для экосистем, подвергнувшихся естественным и антропогенным нарушениям. В первую очередь, все исследованные лесные экосистемы были сгруппированы по природно-климатическим зонам, затем внутри каждой из зон анализировали отдельно данные для относительно ненарушенных экосистем и для экосистем, испытавших какое-либо влияние нарушающих факторов.

Таблица 2. Диапазон содержания углерода в растительных остатках на поверхности и в толще почвы, %

Зона	Лесообразователь	Лесная подстилка			Подземные растительные остатки			Источник
		OL	OF	ОН	корни мертвые	прочая мортмасса	корневой детрит*	
ЛТ	<i>Larix sibirica</i>	27–42	—	—	42–47	27–40	—	**
ЛТ	<i>Picea obovata</i>	40	—	—	44	33	—	**
ЛТ	—	24–34	—	—	36–56	22–30	—	**
Сев. т.	<i>Larix sibirica</i>	51	45	37–40	—	—	39–43	**
Сев. т.	<i>Larix sibirica</i>	53	47–49	48–49	—	—	42–43	**
Ср. т.	<i>Pinus sylvestris</i>	49–53	43–50	33–43	—	—	31–39	[34]
Ср. т.	<i>Pinus sylvestris</i>	—	—	—	—	—	36–47	[34]
ЮТ	<i>Betula</i>	43–45	—	—	—	—	40–42	[22]
ЮТ	<i>Abies sibirica</i>	44–49	—	—	—	—	40–42	[22]
ЮТ	<i>Pinus sibirica</i>	45–51	33–44	34–45	39	25	—	**
ЮТ	<i>Pinus sylvestris</i>	39–51	28–44	33–41	37	25	—	**
ЮТ	<i>Larix sibirica</i>	39–49	32–43	28–36	36	28	—	**
ЮТ	<i>Picea obovata</i>	39–50	25–40	—	39	25	—	**
ЮТ	<i>Populus tremula</i>	37–50	24–35	27–34	33	23	—	**
ЮТ	<i>Betula fruticosa</i>	37–52	45–48	—	34	27	—	**
ГТ	<i>Larix gmelinii</i>	47	45	27	—	—	40	**
ГТ	<i>Larix gmelinii</i>	40	22	—	—	—	41	**
ГП	<i>Pinus sylvestris</i>	43–43	33–40	—	42–48	29–35	—	**

* Сумма мертвых корней и прочей мортмассы.

** Неопубликованные данные авторов.

Примечание. ЛТ – лесотундра, Сев. т. – северная тайга, Ср. т. – средняя тайга, ЮТ – южная тайга, ГТ – горно-таежные, ГП – горно-подтаежные.

В лесотундровой зоне в условиях вечной мерзлоты древостои характеризуются низкой полнотой и производительностью (V, Va классы бонитета). Для таких экосистем характерна замедленность процессов энерго- и массообмена и низкая биологическая продуктивность.

В перестойных лесах (Хантайская станция) основным компонентом фитомассы является древесный полог, фитодетрита – лесная подстилка [12]. Масса подземного (корневого) детрита в криоземах достигает 12.7–15.6 т С/га (табл. 3), что составляет от 16 до 22% общих запасов углерода в живой и мертвый биомассе этих экосистем. На фракцию мертвых корней толщиной 0.5–10 мм в составе корневого детрита (аналог L подгоризонта подстилки) в слое 0–20 см приходится от 13 до 17%. Оставшиеся 84–87% приходятся на долю прочей мортмассы (аналог FH подгоризонта подстилки). Соответственно, запасы углерода в мертвых корнях в толще почвы эквивалентны 6–13% от

общих запасов углерода в подстилке (растительные остатки на поверхности почвы) и 1.3–2.6% от запасов углерода в минеральном слое почвы 0–20 см. Вклад мортмассы намного выше и составляет от 42 до 69% по сравнению с запасами углерода в подстилке. По отношению к запасам углерода в минеральном профиле почв (в слое 0–20 см), запасы углерода, аккумулированные во фракции прочей мортмассы составляют от 9 до 13%.

В зоне влияния Норильского промышленного комплекса общие запасы углерода в растительных остатках в толще 0–20 см почвы в фоновых лесных экосистемах составляют от 2.0 до 13.5 т С/га. Это составляет от 12 до 109% от запасов углерода в лесной подстилке этих экосистем.

В составе растительных остатков в толще почвы преобладает фракция прочей мортмассы. Доля этой фракции составляет от 70 до 95% общих запасов растительных остатков в толще почвы. На долю

Таблица 3. Средние запасы углерода в основных компонентах органического вещества почвы (над чертой – среднее ± среднеквадратическое отклонение, под чертой – диапазон значений), т С/га

Зона	Основной лесообразователь	Специфика экосистем (лет после нарушения)	Количество пробных площадей	Подстилка	Корневой детрит всего	Гумус	Ссылка
ЛТ	<i>Picea obovata</i> , <i>Larix sibirica</i>	Старовозрастные (270–300 лет)	3	<u>23.8 ± 5.8</u> 18.1–32.4	<u>14.4 ± 1.1</u> 12.7–15.6	<u>120.1 ± 25.4</u> 82.0–151.7	[5, 12]
ЛТ	<i>Larix sibirica</i>	Аэротехногенное загрязнение/фоновые	16	<u>15.7 ± 3.3</u> 10.5–23.9	<u>6.2 ± 3.0</u> 1.9–13.5	<u>41.5 ± 15.1</u> 10.6–58.9	*
ЛТ	<i>Larix sibirica</i>	Аэротехногенное загрязнение/сильная степень	3	<u>10.4 ± 0.8</u> 8.5–11.6	<u>3.5 ± 1.4</u> 2.0–6.5	<u>74.4 ± 24.8</u> 45.1–111.1	[10]*
ЛТ	<i>Larix sibirica</i>	Аэротехногенное загрязнение/средняя степень	4	13.7 ± 1.1 12.3–15.7	<u>3.5 ± 1.5</u> 1.6–5.7	<u>56.3 ± 16.7</u> 24.5–82.9	[10]*
ЛТ	<i>Larix sibirica</i>	Аэротехногенное загрязнение/слабая степень	2	<u>14.3 ± 3.2</u> 11.5–17.4	<u>5.3 ± 2.7</u> 2.1–13.5	<u>50.2 ± 19.1</u> 24.5–54.7	[10]*
ЛТ	<i>Larix gmelinii</i>	Редина	1	<u>16.26</u> 7.8–24.1	<u>5.90</u> 2.0–9.4	<u>121.32</u> 62.4–221.3	*
Сев.Т	<i>Larix sibirica</i>	Послепожарные (110 лет) и контроль (380 лет)	4	<u>20.8 ± 2.4</u> 18.0–23.9	<u>6.3 ± 1.0</u> 5.3–8.3	<u>25.2 ± 8.5</u> 10.9–42.2	[12, 52]
Ср.Т	<i>Pinus sylvestris</i>	Рубка сплошная (15–100 лет) и контроль	8	<u>12.0 ± 3.7</u> 6.1–18.8	<u>8.6 ± 1.8</u> 5.4–11.8	<u>6.9 ± 0.8</u> 5.7–9.4	[35, 12]
ЮТ	<i>Abies sibirica</i>	Рубка сплошная (50–100 лет) и контроль	6	<u>9.2 ± 2.15</u> 6.3–14.0	<u>23.9 ± 5.2</u> 15.0–35.3	<u>49.7 ± 13.8</u> 25.5–67.8	[22, 7, 21]
ЮТ	<i>Pinus sibirica</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Larix sibirica</i> , <i>Picea obovata</i> , <i>Betula fruticosa</i> <i>Populus tremula</i>	Культуры (25 лет)	6	<u>4.6 ± 2.1</u> 1.6–7.1	<u>5.0 ± 1.6</u> 2.6–7.9	<u>61.7 ± 3.7</u> 54.0–68.8	[25]
ПТ	<i>Pinus sylvestris</i>	Послепожарный средневозрастный (60 лет)	1	<u>18.6</u> 15.0–24.3	<u>17.1</u> 10.9–38.3	<u>33.3</u> 21.8–43.6	*
ГТ	<i>Larix gmelinii</i>	Послепожарный (5 лет) и контроль	2	<u>24.8 ± 19.9</u> 4.9–44.7	<u>12.0 ± 0.9</u> 11.1–12.9	<u>33.9 ± 1.6</u> 28.3–39.5	[26]
ГТ	<i>Abies sibirica</i>	Рубка с сохранением подроста (3–26 лет) и контроль	2	<u>7.9 ± 3.2</u> 2.6–10.8	<u>5.2 ± 1.6</u> 2.7–7.5	<u>58.7 ± 9.6</u> 42.1–70.7	[11]*
ГП	<i>Pinus sylvestris</i>	Рубка сплошная (1–60 лет) и контроль	2	<u>9.9 ± 3.9</u> 5.4–14.6	<u>7.2 ± 0.9</u> 6.4–9.1	<u>15.9 ± 0.5</u> 14.9–16.8	[11]*
ГП	<i>Pinus sylvestris</i>	Низовой пожар (5 лет) и контроль	5	<u>7.5 ± 0.3</u> 6.6–7.8	<u>8.6 ± 3.1</u> 4.6–13.4	<u>30.4 ± 2.5</u> 27.5–34.3	[8]

*Неопубликованные данные авторов.

мертвых корней, еще не утративших своего строения, приходится от 2 до 12%. Другой значительной фракцией растительных остатков в толще почвы является полуразложившаяся древесина, доля которой в некоторых случаях может достигать 20% общего запаса. Но распределение этой фракции в пространстве носит точечный характер и зависит от количества погибших деревьев в данном древостое.

В этих лесных экосистемах в корневом детрите может быть сосредоточено количество углерода, эквивалентное 4–48% от запаса углерода в минеральной толще почвы, из них на долю мертвых корней приходится от 0.7 до 12.0%, а на прочую мортмассу – от 3.2 до 36.2%.

В экосистемах, подвергшихся воздействию техногенных выбросов в сильной и средней степени, на пул углерода в корневом детрите приходится от 1.9 до 6.5 т С/га [10]. Это составляет от 18.5 до 62% от запасов углерода в лесной подстилке этих экосистем и от 4 до 7% от запасов углерода в гумусе слоя почвы 0–20 см. На долю мертвых корней из этого количества приходится не более 2%. Основной вклад в запасы углерода корневого детрита вносит прочая мортмасса – от 76 до 96%.

Запасы корневого детрита под лиственничным редколесием на карболитоземе перегнойном близки к таковым, обнаруженным в фоновых лиственничниках в зоне влияния Норильского промышленного комплекса и составляют 5.9. т С/га. Это количество эквивалентно 36% от запасов углерода в подстилке этой экосистемы и до 5% запасов углерода в гумусе минерального профиля почвы, что также находится в диапазоне величин, характерных для других экосистем лесотундровой зоны.

В спелых и перестойных лиственничниках северной тайги основным компонентом фитодетрита является лесная подстилка. Масса корневого детрита в подбурах под лиственничниками зеленомошными составляет 5.3–8.5 т С/га, под лишайниками – 5.5–6.3 т С/га. На фракцию мертвых корней толщиной 0.5–10 мм в составе корневого детрита в слое 0–20 см в подбурах под лиственничниками в возрасте 110 и 380 лет приходится 22–24 и 26–33% соответственно. Основную часть запасов мертвого растительного материала в толще почв составляет фракция прочей мортмассы (67–78%).

Запасы углерода, аккумулированные во фракции прочей мортмассы составляют в экосистемах северной тайги от 12 до 27% от запасов углерода органического вещества в минеральной толще почвы (0–20 см), определяемых стандартными методами с отбором растительных фрагментов из мелкозема [52]. Запасы углерода в составе этой фракции составляют от 18 до 22% от запасов подстилки на поверхности почвы в перестойных лиственничниках и до 40–42% под лиственничниками 110-летнего возраста. Такие различия между спелыми и

перестойными экосистемами обусловлены, большими запасами подземного детрита и меньшими запасами подстилки под 110-летними древостоями. Более высокие запасы растительных остатков в толще почвы этих экосистем могут частично представлять собой растительный материал, унаследованный от предыдущего древостоя, погибшего в результате прохождения пожара 110 лет назад. Холодные условия мерзлотных почв в этой зоне препятствуют активному разложению растительных остатков в толще почвы, так что вполне можно предполагать, что остатки корней древесных растений могут сохраняться в почве в течение 110 лет. К 380-летнему возрасту, вероятно, масса унаследованных растительных остатков уменьшается на фоне аккумуляции лесной подстилки на поверхности почвы. В результате вклад подземного детрита в запасы растительных остатков в этих экосистемах уменьшается практически в 2 раза.

Запасы фракции прочей мортмассы в 5 раз пре-восходят запасы мертвых корней в 110-летних лиственничниках. В 380-летних экосистемах это со-отношение сужается как за счет сокращения запасов прочей мортмассы, так и за счет увеличения в перестойных экосистемах запасов мертвых корней в 1.5–2.0 раза. Это может служить еще одним свидетельством того, что в 110-летних лиственничниках более высокие запасы мортмассы обусловлены присутствием подземных растительных остатков, унаследованных от предыдущего древостоя. Поскольку все исследованные экосистемы развиваются в схожих климатических и почвенных условиях, то и скорость трансформации растительных остатков в толще этих почв должна быть близка. Поэтому логично предположить, что при меньшем запасе еще сохранивших свое строение мертвых корней, запас сильноразложившихся растительных остатков тоже должен быть ниже при одинаковой склонности их разложения.

В сосняках средней тайги большая часть биомассы во всех насаждениях представлена древостоем (95–97%). Напочвенный покров состоит из растений травяно-кустарникового яруса и лишайников в зеленомошных и лишайниковых сосняках, соотвественно [12].

Зеленомошные и лишайниковые сосняки одного возраста незначительно отличаются по массе фитодетрита. Запасы углерода в корневом детрите изменяются от 5.6 до 11.8 и от 5.4 до 9.9 т С/га в возрастном ряду зеленомошных и лишайниковых сосняков, соответственно. На 87–97% эти запасы формируются за счет прочей мортмассы [34, 35].

Запасы углерода корневого детрита в целом и прочей мортмассы в частности, снижаются практически в 2 раза в возрастном ряду сосняков обоих типов (с 8.9–11.8 т С/га в 15–20-летних древостоях до 5.6–5.4 т С/га в 250–260-летних экосистемах).

Причиной этого является, вероятно, также присутствие унаследованных растительных остатков в составе корневой мортмассы в молодняках и в средневозрастных насаждениях [12]. В то же время масса подстилки увеличивается по мере созревания древостоя. Вследствие таких разнонаправленных тенденций изменения запасов растительных остатков на поверхности и в толще почвы в возрастном ряду сосняков наблюдается изменение соотношения пулов углерода в этих двух сферах: в молодняках запас углерода в корневом детрите может превосходить таковой в составе лесной подстилки в 1.2–1.6 раза, в средневозрастных и приспевающих сосняках запасы углерода в корневом детрите уже становятся почти в 2 раза ниже, по сравнению с подстилкой, а в перестойных древостоях запас углерода в корневом детрите уже составляет не более 30–45% от запасов в лесной подстилке [34].

Запасы углерода в корневом детрите исследованных сосняков либо эквивалентны (под приспевающими и перестойными древостоями), либо даже превосходят (в молодняках и средневозрастных древостоях) пул углерода в гумусе соответствующего слоя почвы 0–20 см.

По отношению к общему запасу живой и мертвых фитомассы вклад корневого детрита составляет в этих сосняках 3–8% под приспевающими и перестойными древостоями и 11–17% под молодняками и средневозрастными [12]. Это обусловлено как меньшими запасами живой древесной фитомассы в молодняках, так и наличием унаследованного от предыдущего древостоя корневым детритом в толще почвы этих экосистем.

В востановительных рядах послерубочных пихтарников **южной тайги** запас органического вещества в биомассе производных березняков заметно больше, чем в пихтарниках, развивающихся без смены породного состава [7, 21]. Во всех изучаемых экосистемах от 94 до 97% запаса формируется древостоем [12].

Запасы подземного детрита в почве под этими древостоями составляют от 15 до 23.5 т С/га под производными березняками, до 28.2–35.3 т С/га под пихтарниками [12]. На долю корневого детрита (мертвые корни 0.5–10 мм и прочая мортмасса) в этих запасах приходится от 53 до 74% [22]. В составе корневого детрита на долю прочей мортмассы приходится от 92 до 95%. Ее запасы эквивалентны или превосходят запасы углерода в лесной подстилке под этими древостоями в 1.3–1.9 раз. По сравнению с запасами углерода в гумусе почвы запасы углерода в прочей мортмассе в слое 0–20 см составляют от 22 до 40% [21].

В молодых пихтарниках аккумулируется в 2 раза большее количество корневого детрита, по сравнению с производными березняками близкого возраста. Подземный детрит может составлять от 12

до 22% общих запасов углерода в живой и мертвой биомассе южнотаежных пихтарников. Вклад прочей мортмассы может составлять от 7 до 15% в зависимости от возраста древостоя.

В корневом детрите под 25-летними культурами шести основных лесообразующих древесных видов Сибири аккумулировано от 4.4 до 7.8 т С/га под хвойными видами и от 2.6 до 3.1. т С/га под лиственными [25]. На долю фракции прочей мортмассы приходится от 74 до 92% этих запасов. Под кедром сибирским, сосновой и лиственицей пул углерода в прочей мортмассе составляет от 64 до 71% от запасов углерода в лесной подстилке. Под елью, осиной и березой в мортмассе сосредоточено в 1.3–1.8 раз больше углерода, чем в составе подстилки. Это обусловлено в 2–3 раза большими запасами подстилки под пологом кедра, сосны и лиственницы, по сравнению с елью, осиной и березой. Запасы углерода в прочей мортмассе под хвойными культурами составляют от 6 до 12% от запасов углерода в гумусе почвы. Под лиственными на долю этой фракции корневого детрита приходится только около 4%.

Меньший вклад прочей мортмассы под лиственными культурами обусловлен более высокой скоростью разложения растительных остатков лиственных видов, что было подтверждено результатами полевых экспериментов [25]. Более низкая скорость разложения хвойного опада на поверхности и в толще почвы способствует аккумуляции частично-разложившихся растительных остатков в этих двух сферах.

Запасы корневого детрита в почве под **подтаежным** сосняком разнотравно-зеленомошным составляют 5.9 т С/га. На долю прочей мортмассы в этих запасах приходится до 94%. Это составляет до 34% от запасов углерода в подстилке этих экосистем и до 17% от запасов углерода в минеральном профиле почвы 0–20 см.

В горнотаежных лесах Южной Сибири запасы углерода в корневом детрите под ненарушенным сосняком 180-летнего возраста и на 60-летней вырубке составляют 6.8 и 6.4 т С/га соответственно. На пасеке свежей вырубки 180-летнего сосняка эти запасы несколько выше (9.1 т С/га), в то время как на волоке они ниже и составляют 6.8 т С/га. Меньшие запасы на волоке по сравнению с пасекой могут быть следствием нарушения верхнего слоя почвы во время трелевки стволов, а на пасеке большие запасы корневого детрита могут быть обусловлены более высокой биомассой растений травяно-кустарникового яруса [11], которые могут получать преимущества и увеличивать свой прирост после осветления древесного полога в результате рубки. В этих сосняках на долю прочей мортмассы в составе корневого детрита приходится от 88 до 98%. По сравнению с запасами углерода

в подстилке, запасы углерода, аккумулированные в корневом детрите, составляют от 46.3% в контролльном, ненарушенном древостое, до 104–118% под вырубками разного возраста. Следовательно, на вырубках запасы углерода в растительных остатках в толще почвы практически эквивалентны запасам лесной подстилки. Такое изменение соотношения запасов растительных остатков в надземной и подземной сферах, вероятно, отчасти является следствием механического нарушения слоя подстилки во время заготовки древесины и снижения поступления растительных остатков после изъятия части древостоя. В подземной сфере запасы растительных остатков меньше подвержены механическому воздействию и после рубки получают дополнительные источники поступления в виде корневых систем выбуренных деревьев и активного роста травянистой растительности после осветления полога.

Запасы углерода, аккумулированные в подземной мортмассе, составляют от 42 до 54% от запасов углерода в гумусе в минеральном профиле подзолов. На их долю приходится около 8% общих запасов живой и мертвый биомассы в ненарушенных горно-таежных сосновых насаждениях. Сразу после вырубки древостоя их вклад в эти запасы может увеличиваться до 29–43% на разных технологических элементах. Восстановление древесного яруса ведет к снижению их роли в формировании общих запасов углерода, однако даже через 60 лет после рубки вклад подземного растительного детрита в общие запасы биомассы составляет около 11%.

В ненарушенном пихтарнике 180-летнего возраста в корневом детрите сосредоточено 2.7 т С/га. Вырубка древостоя ведет к 2–3-кратному увеличению этих запасов (до 7.5 т С/га). К 55-летнему возрасту они снижаются незначительно (до 6.6 т С/га). Меньшими запасами подземных растительных остатков характеризуются волоки (5.5 и 3.7 т С/га на 3-летней и 55-летней вырубке, соответственно). От 86 до 94% этого количества приходится на долю прочей мортмассы.

В ненарушенном древостое углерод, аккумулированный в корневом детрите, составляет 24% от величины запасов углерода в лесной подстилке. На вырубках разного возраста доля этого компонента относительно подстилки возрастает от 73–64% на пасеках и до 212% на волоке свежей вырубки. Вклад в органическое вещество минерального профиля почвы этих экосистем изменяется от 6.3% в ненарушенном древостое до 11–13% на вырубках.

Вклад корневого детрита в общие запасы живой и мертвый биомассы в ненарушенной экосистеме составляет около 3%. На вырубках разного возраста он увеличивается почти в 10 раз (до 25–32%).

В целом, вклад корневого детрита в общие запасы углерода в ненарушенных пихтарниках, формирующихся на подбурах, составляет около 2%.

В ненарушенных сосновых насаждениях на бедных органическим веществом подзолах вклад этого компонента в 3 раза выше – 6.5%. Вырубка древостоя ведет к значительному увеличению роли подземного детрита в формировании общих запасов углерода: до 8% в пихтарниках и до 18–20% в сосновых насаждениях.

Запасы углерода в корневом детрите в средневозрастном высотно-поясном подтаежном сосновом насаждении на восточном макросклоне Приморского хребта составляют до 6.7 т С/га. В приспевающем таежном сосновом насаждении запасы корневого детрита в 2 раза выше (13.35 т С/га). В подтаежном сосновом насаждении в корневом детрите аккумулировано количество углерода эквивалентное 89% запасов углерода в подстилке, а в таежном сосновом насаждении он превосходит подстилку в 1.7 раз. По отношению к запасам углерода гумуса в минеральном профиле серогумусовой почвы, запас углерода в корневом детрите, может составлять до 23 и до 47% под подтаежным средневозрастным и приспевающим таежным сосновым насаждением, соответственно. В составе корневого детрита на долю прочей мортмассы приходится от 71 до 98%.

Через 5 лет после низового пожара низкой интенсивности наблюдалось уменьшение количества корневого детрита на 13–31%. Наиболее это выражено в подтаежном сосновом насаждении. Соответственно, снизилась и доля этого компонента по отношению к запасу углерода в подстилке (до 59%) и почве (до 17%). Под таежным сосновым насаждением наблюдалось после низового пожара высокой интенсивности: общее количество корневого детрита снизилось в 2 раза. Но даже в этом случае этот пул был эквивалентен запасам углерода в составе лесной подстилки и составлял до 19% от углерода в минеральном профиле серогумусовой почвы.

По отношению к общей живой и мертвый биомассе запасы углерода в корневом детрите составляли 3–5% в ненарушенных сосновых насаждениях. Через 5 лет после низового пожара этот вклад снижался до 2–3% соответственно, под пологом подтаежных и таежных сосновых насаждений.

В ненарушенном горно-таежном лиственничнике на поверхности почвы в составе лесной подстилки аккумулировано 44.7 т С/га. Через 5 лет после пожара высокой интенсивности запасы углерода в подстилке восстановились всего на 11% (до 4.9 т С/га). В то же время запасы корневого детрита отличаются незначительно между вариантом контролльного, ненарушенного пожаром, лиственничника и экосистемой через 5 лет после пожара, и составляют в этих вариантах 14.0 и 12.4 т С/га, соответственно. На 79–83% этот компонент состоит из фракции прочей мортмассы. Запасы углерода в прочей мортмассе достигают 28% от запасов углерода в лесной подстилке ненарушенного лиственничника. Через 5 лет после пожара пул углерода в

корневой мортмассе в 2 раза превосходит запасы этого элемента в подстилке. По сравнению с содержанием углерода в минеральном профиле почвы на долю этой фракции приходится 26–27% как под пологом ненарушенного лиственничника, так и через 5 лет после прохождения пожара.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных данных для разных природных зон, типов экосистем и типов почв позволяет проследить некоторые возможные тенденции и закономерности в формировании пуль подземных растительных остатков и влияния отдельных факторов на эти запасы.

Для лесотундровых экосистем установлено некоторое влияние типа почвы на запасы подземного растительного детрита. В частности, наиболее низкими запасами растительных остатков в толще почвы отличались грануземы (3.2 ± 0.78 т С/га), криоземы грунтовые и торфяно-криоземы содержали в своей толще больше растительных остатков и практически не различались между собой по этому параметру (6.5 ± 1.4 и 6.7 ± 1.9 т С/га соответственно), а наибольшие запасы корневого детрита были обнаружены в подбурах (8.8 ± 1.9 т С/га) (рис. 2). Такие отличия между разными типами почв могут быть обусловлены особенностями гидротермических условий. Для криоземов характерно мерзлотное смещение и перемешивание органогенной и минеральной частей почвенного профиля [14, 24], что может служить дополнительным источником поступления растительных остатков в толщу этих почв, по сравнению с грануземами. Более дренированные условия в подбурах, вероятно, более благоприятны для произрастания растений, а холодные условия мерзлотной зоны тормозят разложение отмирающей их части, так же как в других мерзлотных почвах данной зоны. Это можно объяснить в 2–3 раза большей биомассой мертвых корней в этих почвах по сравнению с криоземами и грануземами и соответственно большими запасами прочей мортмассы, как результата постепенной трансформации корневых остатков.

В то же время в подбурах северной тайги запасы углерода в растительных остатках в толще почвы в 2 раза меньше по сравнению с криоземами и подбурами лесотундры, вероятно, из-за менее выраженного влияния мерзлоты на процессы в почве в северной тайге.

Как было показано другими исследователями, на количество подземного растительного детрита могут влиять и другие факторы, такие как тип леса [28], возраст древостоя [18], история нарушений [16, 32], видовая принадлежность лесообразователя [16, 18].

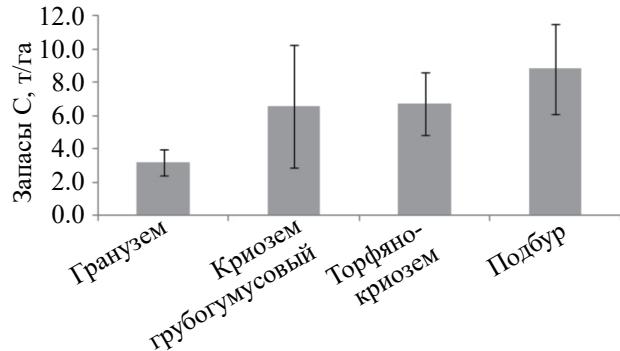


Рис. 2. Запасы корневого детрита в разных типах почвы лесных экосистем лесотундры: планки по грешностей показывают среднеквадратическое отклонение.

В настоящих исследованиях чистые лиственничные древостои в лесотундре отличаются наиболее низкими запасами и вкладом подземного детрита. Древостои с примесью берески и ели аккумулируют в толще почвы относительно большое количество детрита. В южной тайге в пихтарниках аккумулируется больше корневого детрита, по сравнению с производными березняками. Вклад корневого детрита может достигать 70–80% суммарных запасов фитодетрита на поверхности и в толще почвы. Под чистыми лесными культурами, произрастающими в одинаковых почвенных и климатических условиях, большие запасы корневого детрита также аккумулируются под хвойными, что связано, в первую очередь, с более высокой скоростью разложения подземного опада лиственных [25]. Наибольшее количество корневого детрита среди хвойных обнаружены под культурой ели (7.99 т С/га против 4.4–6.5 т С/га под другими хвойными видами). Поскольку под пологом этого древесного вида практически отсутствовала травянистая или кустарниковая растительность, можно предположить, что аккумуляция корневого детрита здесь происходит в основном за счет оборота корней ели.

В молодняках, восстанавливающихся после нарушений, во многих случаях запасы корневого детрита были выше, чем в средневозрастных и спелых древостоих (рис. 3а–3с). В первую очередь это было обусловлено поступлением большого количества растительных остатков с корневыми системами после гибели надземной части древесного яруса вследствие нарушений и сохранением в почве этого унаследованного от предыдущего древостоя подземного растительного детрита.

Кроме того, в экосистемах, восстанавливающихся после пожара, может значительно увеличиваться относительный вклад подземного детрита за счет того, что в таких экосистемах происходит частичное или полное сгорание слоя подстилки.

При исследованиях в северотаежных лиственничниках было показано, что сразу после пожара запасы подстилки могут снижаться в 20–50 раз, и на восстановление исходной массы требуется от 25 [2] до 60 лет [48]. Соответственно, в течение этого времени относительный вклад корневого детрита в запасы органического вещества почвы будет выше, по сравнению с ненарушенной экосистемой. Подобное уменьшение массы подстилки более чем в 10 раз по сравнению с исходным наблюдалось и в исследованиях в послепожарных горно-таежных лиственничниках [26].

Необходимость учета корневого детрита в целом и его преобладающей фракции прочей мортмассы при оценках пула углерода в лесных экосистемах обусловлена их вкладом в запасы органического вещества в минеральном профиле почвы. На бедных почвах легкого гранулометрического состава (подзолы, серогумусовые, дерново-подзолистая супесчаная, часть подбров) вклад корневого детрита в запасы органического вещества минерального профиля почвы был, как правило выше, чем на тяжелых почвах с высоким содержанием гумуса (рис. 4). Поэтому учет этого компонента органического вещества почвы будет, по-видимому, наиболее актуален для почв легкого гранулометрического состава, для которых он может скорректировать оценку пула углерода в почве на 15–45%.

На климатическом градиенте при движении с севера на юг, от лесотундры к южной тайге, наблюдается закономерное увеличение вклада корневого детрита в суммарные запасы углерода в почвенной системе (подстилка + гумус + корневой детрит) (рис. 5). В лесотундре в условиях низкой продуктивности фитомассы и возможности поступления растительных остатков в толщу почвы в результате криогенного перемешивания минеральных и органогенных горизонтов, на долю корневого детрита приходится $10.3 \pm 4.8\%$ общего количества углерода в органическом веществе почвы. В северной тайге роль мерзлотных процессов в формировании запасов подземных растительных остатков снижается на фоне увеличения продуктивности фитоценозов. Вклад корневого детрита в пул углерода в почве здесь составляет $12.6 \pm 2.5\%$. В более южных экосистемах средней и южной тайги на долю корневого детрита приходится уже около 29%. Однако причины такого высокого участия корневого детрита в формировании запасов углерода отличаются для этих двух подзон. В средней тайге исследования проводили исключительно в сосняках, произрастающих на легких песчаных почвах, поэтому высокий вклад корневого детрита в общие запасы углерода в почве обусловлен здесь низким содержанием гумусовых веществ в минеральном профиле почвы. Абсолютная величина запасов корневого детрита здесь не намного отличается от таковых в северной тайге и лесотундре (8.0 ± 1.8

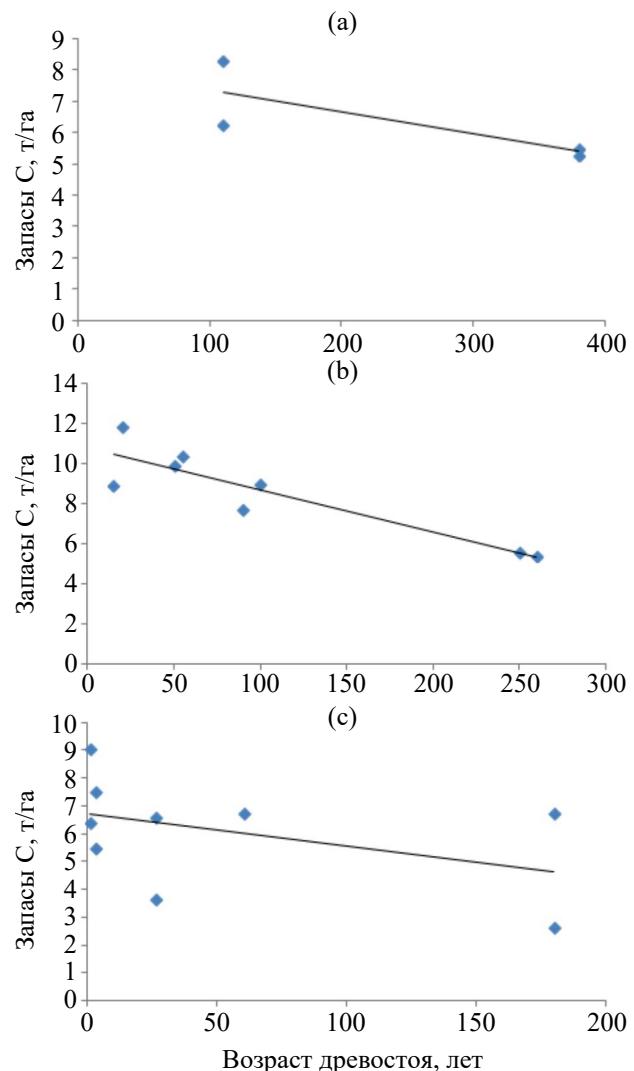


Рис. 3. Изменения запаса углерода в корневом детрите в зависимости от возраста древостоя: а – лиственничники северной тайги; б – сосняки средней тайги; в – горно-таежные сосняки и пихтарники.

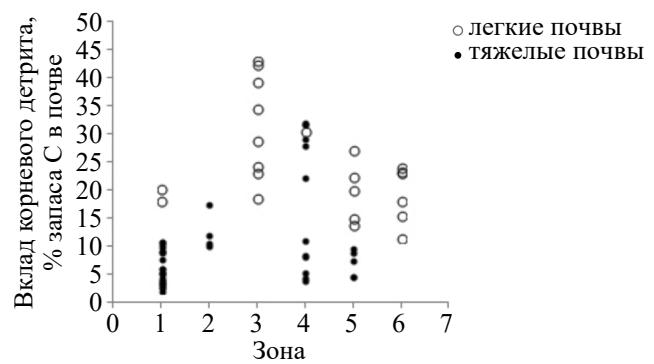


Рис. 4. Вклад корневого детрита в запасы углерода в тяжелых и в легких почвах: 1 – лесотундра; 2 – северная тайга; 3 – средняя тайга; 4 – южная тайга; 5 – горно-таежные леса; 6 – горные подтаежные леса.

против 6.3 ± 1.0 и 7.2 ± 3.6 т С/га соответственно). В южной тайге значительно увеличивается масса корневого детрита (23.0 ± 5.2 т С/га) на фоне более чем двухкратного снижения запаса подстилки. В результате вклад корневого детрита становится значительным (29.4%) даже в богатых гумусом северных лесных почвах. Аккумуляция корневого детрита в этих условиях может быть обусловлена более низкой скоростью разложения растительных остатков в толще почвы по сравнению с разложением на ее поверхности, что было показано в ряде исследований для корней и корневой мортмассы в условиях лесостепи [3, 4, 17], южной [6, 25] и северной тайги [52] и в лабораторных экспериментах с корнями древесных и травянистых растений [29, 30].

В горнотаежных лесах вклад корневого детрита в среднем составляет около 17%, при этом в подтаежных сосняках наблюдается одновременное

снижение запасов растительных остатков как на поверхности, так и в толще почвы.

При исследовании бюджета углерода под формирующими сосновыми древостоями на отвалах вскрытых пород в условиях подтаежно-лесостепной зоны также была установлена несбалансированность процессов поступления и разложения растительного детрита на поверхности и в толще почвы [13]. В результате пул углерода в корневом детрите под этими сосняками составляли от 27 до 38% от запасов углерода в подстилке. Эти величины близки полученным для подтаежных сосняков на дерново-подзолистой супесчаной почве, в которых запасы углерода в корневом детрите составляли около 34% от массы углерода, аккумулированного в подстилке.

Подземный растительный детрит может также влиять на специфику и вариабельность вертикального и горизонтального распределения органиче-

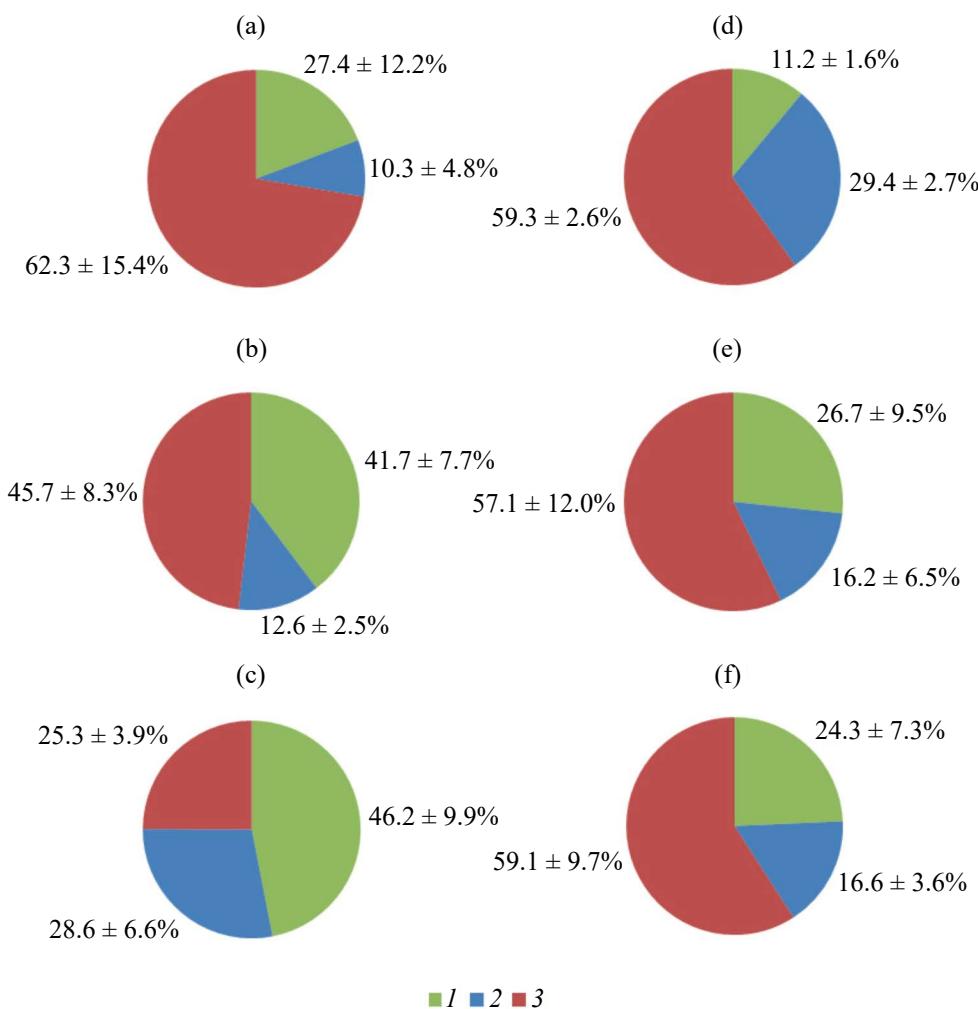


Рис. 5. Вклад корневого детрита в запасы углерода в почве в лесотундре (а), северной (б), средней (с) и южной (д) тайге Средней Сибири и в почве лесов горнотаежного (е) и подтаежного (ф) поясов гор Южной Сибири: 1 – подстилка; 2 – корневой детрит; 3 – гумус почвы.

ского углерода в почвах, которое отмечено в обзоре [36]. Наибольшая масса тонких и проводящих корней, основного источника корневого детрита, сосредоточена в верхних корнеобитаемых слоях почвы и постепенно снижается с увеличением глубины, что может в значительной степени определять вертикальное распределение запасов углерода в толще почвы. Разные растительные ассоциации могут характеризоваться различным количеством и распределением в толще почвы корней и, соответственно, корневого детрита, влияя, таким образом, на мозаику горизонтального распределения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ имеющихся данных показывает, что корневой детрит может вносить существенный вклад в запасы углерода лесных экосистем. Величина этого вклада зависит от вида лесообразователя, типа почвы и природно-климатической зоны, которая в значительной степени определяет скорость трансформации растительных остатков. Роль этого компонента существенно возрастает при нарушениях, затрагивающих надземную фитомассу и массу растительного детрита на поверхности почвы. Это происходит как за счет общего снижения количества живой фитомассы в экосистеме, так и за счет увеличения запасов подземного растительного детрита, вследствие перехода части живых корневых систем в пул мертвый биомассы.

Недоучет этого компонента в исследованиях бюджета углерода лесных экосистем может приводить к занижению общих запасов углерода в почве на 5–32% в ненарушенных лесных экосистемах и до 40% после различных нарушений. Это особенно актуально для лесных экосистем, произрастающих на бедных органическим веществом почвах легкого гранулометрического состава или на горных слаборазвитых почвах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. № 123030300031-6).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.
2. Безкоровайная И.Н., Клименко А.В. Запасы морт-массы в криогенных почвах после пожаров // Почвенные ресурсы Сибири: вызовы XXI века. Сб. матер. Всерос. науч. конф. Новосибирск: Издательский дом Томск. гос. ун-та, 2017. С. 10–14. <https://doi.org/10.17223/9785946216463/2>
3. Бурыкин А.М., Засорина Е.В. Процессы минерализации и гумификации растительных остатков молодых почвах техногенных экосистем // Почвоведение. 1989. № 2. С. 61–69.
4. Ведрова Э.Ф. Баланс углерода в сосняках Красноярской лесостепи // Лесоведение. 1996. № 5. С. 51–59.
5. Ведрова Э.Ф. Биогенные потоки углерода в boreальных лесах Центральной Сибири // Известия РАН. Сер. биологическая. 2011. № 1. С. 77–89.
6. Ведрова Э.Ф. Цикл углерода в сосновых лесах таежной зоны Красноярского края // Лесоведение. 1998. № 6. С. 3–10.
7. Ведрова Э.Ф., Кошурникова Н.Н. Масса и состав фитодетрита в темнохвойных лесах южной тайги // Лесоведение. 2007. № 5. С. 3–11.
8. Ведрова Э.Ф., Евдокименко М.Д., Безкоровайная И.Н., Мухортова Л.В., Чередникова Ю.С. Запасы углерода в органическом веществе послепожарных сосняков Юго-Западного Прибайкалья // Лесоведение. 2012. № 1. С. 3–13.
9. Ведрова Э.Ф., Клименко А.В. Динамика экологических функций лиственничников северной тайги под воздействием пожаров // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14. № 2. С. 263–273.
10. Ведрова Э.Ф., Мухортова Л.В. Биогеохимическая оценка лесных экосистем // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21. № 6. С. 933–944.
11. Ведрова Э.Ф., Мухортова Л.В., Иванов В.В., Крибоков Л.В., Болонева М.В. Восстановление запасов органического вещества после рубок в лесных экосистемах Восточного Прибайкалья // Известия РАН. Сер. биологическая. 2010. № 1. С. 83–94.
12. Ведрова Э.Ф., Мухортова Л.В., Трефилова О.В. Участие старовозрастных лесов в бюджете углерода boreальной зоны Центральной Сибири Известия РАН. Сер. биологическая 2018. № 3. С. 326–336.
13. Горбунова Ю. В. Баланс углерода в культурах сосны техногенных ландшафтов // Вестник КрасГАУ. 2008. № 2. С. 142–148.

14. Ершов Ю. И. Криогенные почвы на породах троповой формации Центральной Сибири // Почвоведение. 2022. № 6. С. 657–672.
15. Заварзина А.Г., Данченко Н.Н., Демин В.В., Артемьева З.И., Когут Б.М. Гуминовые вещества – гипотезы и реальность (обзор) // Почвоведение. 2021. № 12. С. 1449–1480.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X21120169>
16. Иванов А.В., Сало М.А., Толстикова В.Ю., Брянин С.В., Замолодчиков Д.Г. Влияние ветровала на эмиссию диоксида углерода и запасы тонких корней в почвах Центрального Сихотэ-Алиня // Почвоведение. 2022. № 10. С. 1255–1264.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X22100057>
17. Карпачевский Л.О., Боровинская Л.Б., Хайдарова Д.Д. Роль корневых систем в формировании почвы сухой степи // Почвоведение. 1994. № 11. С. 77–84.
18. Карпачко А.Ю., Туюнен А.В., Медведева М.В., Мошкина Е.В., Дубровина И.А., Геникова Н.В., Сидорова В.А., Мамай А.В., Толстогузов О.В., Кулакова Л.М. Масса тонких корней в почвах лесных сообществ на постагренических землях в условиях средней тайги (на примере Республики Карелия) // Растительные ресурсы. 2021. Т. 57, № 2. С. 145–157.
<https://doi.org/10.31857/S0033994621010088>
19. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
20. Коротков И.А. Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под ред. Алексеева В.А., Бердси Р.А. Красноярск, 1994. С. 29–47.
21. Кошурникова Н. Бюджет углерода в темнохвойных лесах южной тайги. Оценка параметров углеродного цикла в темнохвойных лесах южной тайги Центральной Сибири. LAP Lambert Academic Publishing, 2011. 172 с.
22. Кошурникова Н.Н. Бюджет углерода в темнохвойных лесах южной тайги. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2007. 20 с.
23. Лесные экосистемы Енисейского меридиона / Под ред. Плещикова Ф.И. и др. Новосибирск: Изд-во Сибирского отд. РАН. 2002. 356 с.
24. Мергелов Н.С., Таргульян В.О. Процессы накопления органического вещества в минеральной толще мерзлотных почв приморских низменностей Восточной Сибири // Почвоведение. 2011. № 3. С. 275–287.
25. Мухортова Л.В. Запас и трансформация органического вещества почвы под лесными культурами. Дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2001. 256 с.
26. Мухортова Л.В., Кривобоков Л.В., Харпухаева Т.М., Найданов Б.Б. Влияние пожаров на запасы корней и подземного детрита в горнотаежных, лиственничниках Прибайкалья // Лесоведение. 2015. № 4. С. 282–292.
27. Пономарева В.В., Плотникова Т.А. Методические указания по определению содержания и состава гумуса в почвах (минеральных и торфяных). Л.: Наука, 1975. 105 с.
28. Прокушkin С.Г., Петренко А.Е., Зырянова О.А., Прокушkin А.С. Запасы фитодетрита и его биогенных элементов в лиственничниках малого водосборного бассейна Центральной Эвенкии // Сибирский лесной журнал. 2022. № 6. С. 34–44.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20220604>
29. Семенов В.М., Лебедева Т.Н., Зинякова Н.Б., Хромычина Д.П., Соколов Д.А., Лопес де Гереню В.О., Кравченко И.К., Ли Х.З., Семенов М.В. Зависимость разложения органического вещества почвы и растительных остатков от температуры и влажности в длительных инкубационных экспериментах // Почвоведение. 2022. № 7. С. 860–875.
30. Семенов В.М., Паутова Н.Б., Лебедева Т.Н., Хромычина Д.П., Семенова Н.А., Лопес де Гереню В.О. Разложение растительных остатков и формирование активного органического вещества в почве инкубационных экспериментов // Почвоведение. 2019. № 10. С. 1172–1184.
31. Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И., Новосельцева И.Ф., Чередникова Ю.С. Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 336 с.
32. Суслопарова Е.С. Влияние антропогенных нарушений на запасы тонких корней в лесах Зейского заповедника // VIII Дружининские чтения: Матер. Всерос. науч. конф. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2023. С. 446–448.
33. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. Подземные органы растений в травяных экосистемах. Новосибирск: Новосибирское отд. изд-ва Наука, 1996. 128 с.
34. Трефилова О.В. Годичный цикл углерода в сосняках средней тайги Приенисейской Сибири. Авт-реф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2006. 17 с.
35. Трефилова О.В., Ведрова Э.Ф., Кузьмичев В.В. Годичный цикл углерода в зеленошерстистых сосняках Енисейской равнины // Лесоведение. 2011. № 1. С. 3–12.
36. Хитров Н.Б., Никитин Д.А., Иванова Е.А., Семенов М.В. Пространственно-временная изменчивость содержания и запаса органического вещества почвы: аналитический обзор // Почвоведение. 2023. № 12. С. 1493–1521.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X23600841>
37. Angst G., Mueller K.E., Nierop K.G., Simpson M.J. Plant or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter // Soil Biol Biochem. 2021. V. 156. P. 108–189.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108189>

38. Bowden R.D., Simpson M.J., Saucedo N.P., Brozell K., DiGiacomo J., Lajtha K. Litter and root sources of soil organic matter in a temperate forest: Thirty years in the DIRT // Soil Sci. Soc. Am. J. 2024. P. 1–9. <https://doi.org/10.1002/saj2.20634>
39. Carter M.R., Gregorich E.G. Soil sampling and methods of analysis. CRC press; 2007.1240 p.
40. Cotrufo M.F., Wallenstein M.D., Boot C.M., Denef K., Paul E. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? // Glob Change Biol. 2013. V. 19. P. 988–995. <https://doi.org/10.1111/gcb.12113>
41. Crow S.E., Lajtha K., Filley T.R., Swanston C.W., Bowden R.D., Caldwell B.A. Sources of plant-derived carbon and stability of organic matter in soil: implications for global change // Global Change Biology. 2009. V. 15. P. 2003–2019. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01850.x>
42. Eissenstat D.M., Yanai R.D. The ecology of root lifespan // Adv. Ecol. Res. 1997. V. 27. P. 1–60. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60005-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60005-7)
43. Fahey T.J., Yavitt J.B., Goebel M., Pipes G. Incorporation of fine root detritus into forest soil organic matter // Biogeochemistry. 2023. V. 165(2). P. 151–63. <https://doi.org/10.1007/s10533-023-01067-2>
44. Gilbert K.J., Fahey T.J., Maerz J.C., Sherman R.E., Bohlen P., Dombroskie J.J., Groffman P.M., Yavitt J.B. Exploring carbon flow through the root channel in a temperate forest soil food web // Soil Biol. Biochem. 2014. V. 76. P. 45–52. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.005>
45. Hendrick R.L., Pregitzer K.S. The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood systems // Can. J. For. Res. 1993. V. 23. P. 2507–2520. <https://doi.org/10.1139/x93-312>
46. Jackson R.B., Lajtha K., Crow S.E., Hugelius G., Kramer M.G., Pineiro G. The ecology of soil carbon: pools, vulnerabilities, and biotic and abiotic controls // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2017. V. 48. P. 419–445. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054234>
47. Jackson R.B., Mooney H.A., Schulze E.D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 7362–7366. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.14.7362>
48. Köster E., Köster K., Berninger F., Prokushkin A., Aaltonen H., Zhou X. & Pumpanen J. Changes in fluxes of carbon dioxide and methane caused by fire in Siberian boreal forest with continuous permafrost // J. Environ. Manage. 2018. V. 228. P. 405–415. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.09.051>
49. Kuzyakov Y., Domanski G. Carbon input by plants into the soil: Review // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2000. V. 163. P. 421–431. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200008\)163:4<421::AID-JPLN421>3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200008)163:4<421::AID-JPLN421>3.0.CO;2-R)
50. Lukac M. Fine root turnover. In: Measuring Roots: an updated approach / Eds. Mancuso S. Springer, 2012. P. 363–373.
51. Lynch J.M., Whipps J. M. Substrate flow in the rhizosphere // Plant Soil. 1990. V. 129. P. 1–10. <https://doi.org/10.1007/BF00011685>
52. Mukhortova L.V., Bezkorovainaya I.N. Transformation of organic matter of the Larch Forest soils in the northern taiga of Nizhne-Tungusskoe Plateau, central Siberia // Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change. 2006. V. 11. P. 191–202. <https://doi.org/10.1007/s11027-006-1020-8>
53. Nierop K.G.J. Origin of aliphatic compounds in a forest soil // Org Geochem. 1998. V. 29. P. 1009–1016. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(98\)00165-X](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(98)00165-X)
54. Pierson D., Evans L., Kayhani K., Bowden R.D., Nadelhoffer K., Simpson M., Lajtha K. Mineral stabilization of soil carbon is suppressed by live roots, outweighing influences from litter quality or quantity // Biogeochemistry. 2021. V. 154. P. 433–449. <https://doi.org/10.1007/s10533-021-00804-9>
55. Poirier V., Roume C., Munson A.D. The root of the matter: Linking root traits and soil organic matter stabilization processes // Soil Biol. Biochem. 2018. V. 120. P. 246–259. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.016>
56. Pollierer M.M., Langel R., Korner C., Maraun M., Scheu S. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs // Ecol. Lett. 2007. V. 10. P. 729–736. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01064.x>
57. Rasse D.P., Rumpel C., Dignac M. F. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilization // Plant Soil. 2005. V. 269. P. 341–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y>
58. Sokol N.W., Kuebbing S.E., Karlsen-Ayala E., Bradford M.A. Evidence for the primacy of living root inputs, not root or shoot litter, in forming soil organic carbon // New Phytol. 2019. V. 221. P. 233–246. <https://doi.org/10.1111/nph.15361>
59. Vogt K.A., Grier C.C., Vogt D.J. Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests // Adv. Ecol. Res. 1986. V. 15. P. 303–378. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60122-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60122-1)

Contribution of Belowground Plant Residues to the Soil Carbon Pool in Forest Ecosystems of Middle and Southern Siberia

L. V. Mukhortova^{1,*}, M. D. Lozhenko², M. A. Riazanova², L. V. Krivobokov¹,
M. K. Meteleva¹, I. A. Mikhailova¹, and E. F. Vedrova

¹Sukachev Institute of Forest, Krasnoyarsk Scientific Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Krasnoyarsk, 660036 Russia

²Institute of Ecology and Geography, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041 Russia

*e-mail: l.mukhortova@gmail.com

On the basis of data from 67 sample plots located in different natural-climatic zones on the territory of Krasnoyarsk region and in mountain forests of the western and eastern Baikal region (Irkutsk region and Republic of Buryatia), the contribution of belowground plant residues to the soil carbon stock was estimated and the main factors influencing the stock of root detritus were analyzed. The studies were carried out both in undisturbed old-growth forests and in forest ecosystems affected by clear-cutting, forest fires and aerotechnogenic pollution. It has been shown that the carbon stock accumulated in root detritus can be quite comparable to that in forest litter, and in some cases can exceed it by a factor of 1.3–1.9, and accounting for between 3.6 and 167% of the carbon stock in soil humus. This stock and its contribution to the soil carbon pool depends on the forest forming species, the soil type and the natural climatic zone, and can increase significantly after the impact of disturbances that destroy above-ground vegetation and plant residues on the soil surface. Underestimating this component in the assessment of forest ecosystem carbon budgets can lead to an underestimation of total soil carbon stocks by 5–32% in undisturbed forest ecosystems and up to 40% after various types of disturbance.

Keywords: soil organic matter, root detritus, dead roots, forest litter, humus, carbon stock