

Номер 11

ISSN 0032-180X

Ноябрь 2024



ПОЧВОВЕДЕНИЕ

125 лет журналу

Журнал основан в январе 1899 г. На его страницах публикуются оригинальные статьи, обзоры; отражаются различные аспекты теоретических и экспериментальных исследований генезиса, географии, физики, химии, биологии, плодородия почв; освещаются результаты теоретических и экологических исследований в глобальном и региональном планах.



НАУКА
— 1727 —

Российская академия наук

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

№ 11 2024 Ноябрь

Основан в январе 1899 г.
Выходит 12 раз в год
ISSN: 0032-180X

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Главный редактор
П.В. Красильников

Редакционная коллегия:
М.И. Герасимова (*ответственный секретарь*),
А.Н. Геннадиев (*заместитель главного редактора*),
Н.Б. Хитров (*заместитель главного редактора*),
А.О. Алексеев, Б.Ф. Апарин, Р.У. Арнольд (США),
В.Е.Х. Блюм (Австрия), А.Г. Болотов,
К.Б. Гонгальский, С.В. Горячкин, Г. Жан (Китай),
А.Л. Иванов, Э. Костантини (Италия),
В.Н. Кудеяров, А. МакБратни (Австралия), О.В. Меняйло,
А. Мермут (Турция), Т.М. Минкина, И.Ю. Савин,
А.Л. Степанов, А. Хартеминк (США),
С.Н. Чуков, Е.В. Шеин, К. Штар (Германия),
С.А. Шоба, А.С. Яковлев

Зав. редакцией Е.В. Манахова

E-mail: esoils@yandex.ru

Адрес редакции: 119991, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

Москва
ФГБУ «Издательство «Наука»

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 11, 2024

СПЕЦИАЛЬНЫЙ ВЫПУСК «ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ЛЕСНЫХ ПОЧВ»

Редакторы номера: член-корр. РАН, д.б.н. Н. В. Лукина, д.б.н. А. А. Дымов

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ ЕСТЕСТВЕННО РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Вклад подземных растительных остатков в формирование пула углерода
в почве лесных экосистем Средней и Южной Сибири

*Л. В. Мухортова, М. Д. Ложенко, М. А. Рязанова, Л. В. Кривобоков,
М. К. Метелева, И. А. Михайлова, Э. Ф. Ведрова* 1443

Особенности органического вещества и биологических свойств
торфов лесных болот и их изменение в процессе функционирования

Л. И. Инишева, Н. В. Юдина, А. В. Головченко 1463

Оценка пространственной неоднородности почвенных свойств
при организации мониторинга запасов углерода в лесных экосистемах

*В. В. Киселева, В. Н. Карминов, С. И. Чумаченко,
А. Ю. Агольцов, Е. М. Митрофанов* 1475

Запасы углерода и азота, микробная активность гумусового горизонта
суглинистых почв после массового ветровала в широколиственном лесу
заповедника “Калужские засеки”

Л. Г. Ханина, К. В. Иващенко, В. Э. Смирнов, М. В. Бобровский 1488

Оценка запасов углерода в лесных подстилках среднетаежных лесов
Восточной Фенноскандии

*Г. В. Ахметова, С. Г. Новиков, Е. В. Мошкина,
М. В. Медведева, А. Н. Солодовников, А. К. Сараева, К. М. Никерова* 1503

Запас лесной подстилки и динамика разложения опада
в среднетаежных ельниках на элювиально-метаморфической почве

Е. В. Мошкина, А. В. Мамай, М. В. Медведева, Г. В. Ахметова, К. М. Никерова 1519

Буроземы юга Витимского плоскогорья: гумусовые карманы,
морфология, свойства, микробиом

*Э. О. Чимитдоржиева, Ц. Д-Ц. Корсунова, Ю. Б. Цыбенов,
Г. Д. Чимитдоржиева* 1533

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ПОЧВ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Пулы и потоки углерода в хвойно-лиственном лесу и на вырубке

*А. А. Дымов, А. Ф. Осипов, В. В. Старцев, Н. М. Горбач,
Д. А. Севергина, С. А. Огородняя, И. Н. Кутявин, А. В. Манов* 1545

Водорастворимые компоненты органического вещества лесных подстилок
в подзолистых почвах хронологического ряда вырубок

Н. Н. Бондаренко, Е. М. Лаптева, Е. В. Кызьюрова, Е. М. Перминова 1558

Постпирогенное восстановление биологической активности
почвы искусственных лесных насаждений в аридной зоне
Ширинской степи Республики Хакасия

*В. А. Сенашова, О. А. Сорокина, Г. И. Антонов,
О. Э. Пашкеева, И. Д. Гродницкая*

1569

Биохимическая активность подстилки как индикатор качества почв
сосновых лесов Восточной Фенноскандии

Н. А. Галибина, К. М. Никерова, Е. В. Мошкина, А. В. Климова

1589

Содержание различных форм гумуса в почвах вторичных лесов
и субсредиземноморских степей Северо-Западного Кавказа
(на примере хребта Грузинка)

*С. Н. Горбов, С. С. Тагивердиев, С. А. Литвинская, П. Н. Скрипников,
Н. В. Сальник, Д. А. Козырев, О. С. Безуголова*

1605

Пул лигниновых фенолов в почвах вторичных лесов

И. В. Ковалев, Н. О. Ковалева

1619

ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИРОВАНИЯ ДЛЯ ОЦЕНКИ И ПРОГНОЗА ИЗМЕНЕНИЙ ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА ПОЧВ

Факторы пространственного распределения почвенного
органического углерода в горах Южного Урала:
подход с использованием машинного обучения

*А. Р. Сулейманов, Р. Р. Сулейманов, Л. Н. Белан, И. Г. Асылбаев,
И. О. Туктарова, Р. Д. Шагалиев, Е. А. Богдан, И. И. Файрузов,
Р. Р. Мирсаяпов, А. Н. Давыдычев*

1630

Модельные оценки изменений запасов органического вещества
в почвах лесных территорий Европейской России
при разных режимах лесопользования

*И. В. Припутина, В. Н. Шанин, П. В. Фролов,
С. И. Чумаченко, Д. Н. Тебенькова*

1639

Contents

No 11, 2024

SPECIAL ISSUE “ORGANIC MATTER OF FOREST SOILS”

Editors: N. V. Lukina, A. A. Dymov

ORGANIC MATTER AND BIOLOGICAL PROPERTIES OF SOILS OF PRIMARY FOREST ECOSYSTEMS

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

*L. V. Mukhortova, M. D. Lozhenko, M. A. Riazanova, L. V. Krivobokov,
M. K. Meteleva, I. A. Mikhailova, and E. F. Vedrova* 1443

Features of Organic Matter and Biological Properties of Forest Swamp Peats
and Their Changes in the Process of Functioning

L. I. Inisheva, N. V. Yudina, and A. V. Golovchenko 1463

Evaluation of Spatial Heterogeneity of Soil Properties in the Organization
of Carbon Stocks Monitoring on Forest Ecosystems

*V. V. Kiseleva, V. N. Karminov, S. I. Chumachenko,
A. Yu. Agoltsov, and E. M. Mitrofanov* 1475

Carbon and Nitrogen Stocks and Microbial Activity of Humus Horizon
of Loamy Soils After Mass Windthrow in the Broad-Leaved Forest
of the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve

L. G. Khanina, K. V. Ivashchenko, V. E. Smirnov, and M. V. Bobrovskii 1488

Estimating the Contribution of the Forest Floor to the Soil Carbon Stock
of East Fennoscandian Mid-Boreal Ecosystems

*G. V. Akhmetova, S. G. Novikov, E. V. Moshkina, M. V. Medvedeva,
A. N. Solodovnikov, A. K. Saraeva, and K. M. Nikerova* 1503

Forest Floor Volume and Litter Decomposition Dynamics
in Mid-Boreal Spruce Stands on Albic Stagnosols

*E. V. Moshkina, A. V. Mamai, M. V. Medvedeva,
G. V. Akhmetova, and K. M. Nikerova* 1519

Brown Soils of the South of the Vitim Plateau: Humus Pockets,
Morphology, Properties, Microbiome

E. O. Chimitdorzhieva, Ts. D-Ts. Korsunova, Yu. B. Tsybenov, and G. D. Chimitdorzhieva 1533

ORGANIC MATTER OF SOILS OF SECONDARY FOREST ECOSYSTEMS

Carbon Pools and Flows in Coniferous-Deciduous Forests and Clearcutting

*A. A. Dymov, A. F. Osipov, V. V. Startsev, N. M. Gorbach,
D. A. Severgina, S. A. Ogorodnya, I. N. Kutyavin, and A. V. Manov* 1545

Water-Soluble Components of Soil Organic Matter of Forest Litter
in Podzolic Soils of Chronological Series of Cuttings

N. N. Bondarenko, E. M. Lapteva, E. V. Kyzurova, and E. M. Perminova 1558

Post-Pyrogenic Restoration of Soil Biological Activity of Artificial Forest Plantations in the Arid Zone of the Shirinsky Steppe of The Republic of Khakassia

*V. A. Senashova, O. A. Sorokina, G. I. Antonov,
O. E. Pashkeeva, and I. D. Grodnitskaya*

1569

The Biochemical Activity of Litter as an Indicator of Soil Quality in Pine Forests of Eastern Fennoscandia

N. A. Galibina, K. M. Nikerova, E. V. Moshkina, and A. V. Klimova

1589

Pool of Lignin Phenols in Soils of Secondary Forests

I. V. Kovalev, and N. O. Kovaleva

1619

APPLICATION OF MODELING TO ASSESS AND FORECAST CHANGES IN SOIL CARBON STOCKS

Drivers of Soil Organic Carbon Spatial Distribution in the Southern Ural Mountains: A Machine Learning Approach

*A. R. Suleymanov, R. R. Suleymanov, L. N. Belan, I. G. Asylbaev,
I. O. Tuktarova, R. D. Shagaliev, E. A. Bogdan, I. I. Fairuzov,
R. R. Mirsayapov, and A. N. Davydychev*

1630

Model Estimates of Changes in Soil Organic Matter Stocks in Forested Areas of European Russia under Different Forest Management Regimes

I. V. Priputina, V. N. Shanin, P. V. Frolov, S. I. Chumachenko, and D. N. Tebenkova

1639

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 старовозрастных лесах, так и в лесных экосистемах, подвергшихся воздействию рубок, пожаров и аэротехногенного 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, изъятую 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 листового 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 аэротехногенного 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 методам. Распределение ключевых участков по территории Средней и Южной Сибири представлено на карте (рис. 1).

Лесопокрываемые 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 темновойные леса из сибирского кедра и ели. Сосна

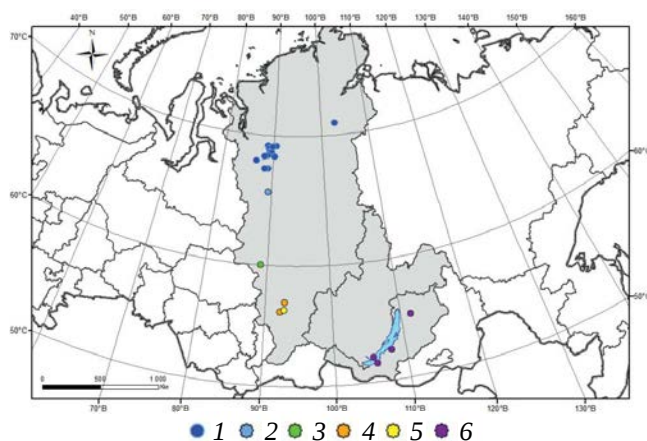


Рис. 1. Расположение анализируемых ключевых участков по градиенту природно-климатических условий: 1 – лесотундра; 2 – северная тайга; 3 – средняя тайга; 4 – южная тайга; 5 – подтайга; 6 – горно-таежные и подтаежные леса.

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 аэротехногенным 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.)). Основным 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 аэротехногенного 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 гранузами (Haplic Cambisols).

Дополнительно определяли запас корневого детрита в лиственничном кустарничково-зеленомошном 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 (Туруханская 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 разновозрастных 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 Туруханской 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		Состав древостоя (возраст, лет)	Полнота	Тип леса (фитоценоза)	Тип почвы*	Тип нарушения (лет после последнего нарушения)/степень нарушения
	N	E					
ЛТ	68	86	6Лц(300)4Е(270) ед.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)	–
			8Лц2Б + Е	0.5	Лишайничково-мшистый	Торфяно-криозем (Histic Cryosol)	Аэротехногенное загрязнение фоновое
			10Лц 8Лц1Е1Б	0.7 0.4	Ерниково-зеленомошный Ерниково-зеленомошный	Криозем (Turbic Cryosols) Торфяно-криозем (Histic Cryosol)	
ЛТ	67.5	88.5	10Лц	0.3	Ерниково-лишайничково-мшистый	Торфяно-криозем (Histic Cryosol)	
			8Лц2Е ед.Б	0.3	Ерниково-лишайничковый	Торфяно-криозем (Histic Cryosol)	
			6Лц3Е1Б	0.4	Зеленомошный-лишайничковый	Криозем (Turbic Cryosols)	
			7Лц2Б1Е	0.6		Подбур (Sporic Cryosols)	
			5Лц3Б2Е	0.4	Чернично-зеленомошный	Подбур (Sporic Cryosols)	
			7Лц2Е1Б	0.4	Кустарничково-зеленомошный	Криозем (Turbic Cryosols)	
			7Е2Лц1Б	0.4	Зеленомошно-лишайничковый	Криозем (Turbic Cryosols)	
			8Лц1Б + Е	0.6	Лишайничково-зеленомошный	Гранузем (Haplic Cambisols)	
			10Лц	0.6	Вейниково-крупнотравный	Гранузем (Haplic Cambisols)	
			6Лц2Б2Е	0.2	с ерником разнотравный	Гранузем (Haplic Cambisols)	
ЛТ	69.2	88.7	Древостой погиб	-	Ивняково-травяно-моховый	Криозем (Turbic Cryosols)	Аэротехногенное загрязнение/сильная степень
			Древостой погиб	-	Кустарничково-злаковый	Криозем (Turbic Cryosols)	
			Древостой погиб	-	Кустарничково-редкотравный	Криозем (Turbic Cryosols)	
ЛТ	68.8	89.3	Древостой погиб	-	Ивняково-мохово-злаковый	Криозем (Turbic Cryosols)	Аэротехногенное загрязнение/средняя степень
			Древостой погиб	-	Ивняково-мохово-осоковый	Криозем (Turbic Cryosols)	
			Древостой погиб	-	Ивняково-хвощево-шикшевый	Криозем (Turbic Cryosols)	
			Древостой погиб	-	Ивняково-осоково-злаковый	Криозем (Turbic Cryosols)	
ЛТ	68.7	89.6	5Е4Б1Лц 4Е3Лц3Б	0.4 0.1	Хвощево-кустарничково-мшистый	Криозем (Turbic Cryosols) Криозем (Turbic Cryosols)	Аэротехногенное загрязнение/слабая степень
					Кустарничково-лишайничково-мшистый		

Продолжение табл. 1

Зона	Координаты, град		Состав древостоя (возраст, лет)	Полнота	Тип леса (фитоценоза)	Тип почвы*	Тип нарушения (лет 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)	0.3	Кустарничково-зеленомошный	Подбур (Entic Podzols)	Послепожарный (110)
			8Лц(380)2К(200)ед Е, Б	0.7	Кустарничково-зеленомошный	Подбур (Entic Podzols)	Послепожарный (110)
			8Лц(110)1К(110)1Б(110)ед. Е	0.3	Кустарничково-лишайниковый	Подбур (Entic Podzols)	Послепожарный (110)
			7Лц(380)3К(200) ед Е, Б	0.4	Кустарничково-лишайниковый	Подбур (Entic Podzols)	Послепожарный (110)
Ср. т.	60	89	7С(20)3Б(23)ед Ос	0.6	Зеленомошный	Подзол (Carbic Podzols)	Сплошная рубка (20)
			10С(55)ед К, П	1.3	Зеленомошный	Подзол (Carbic Podzols)	Сплошная рубка (55)
			10С(90) ед Б	1.0	Зеленомошный	Подзол (Carbic Podzols)	Сплошная рубка (90)
			10С(250)	0.9	Зеленомошный	Подзол (Carbic Podzols)	Контроль
			10С(15)	0.4	Лишайниковый	Подзол (Carbic Podzols)	Сплошная рубка (15)
			10С(50)	1.1	Лишайниковый	Подзол (Carbic Podzols)	Сплошная рубка (50)
			10С(100)	0.7	Лишайниковый	Подзол (Carbic Podzols)	Сплошная рубка (100)
			10С(260)	0.9	Лишайниковый	Подзол (Carbic Podzols)	Контроль
ЮТ	57	93	10Б (60)	0.6	Осочково-разнотравный	Серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Сплошная рубка (60)
			10Б (65)	0.7	Осочково-разнотравный	Серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Сплошная рубка (65)
			6Б4К (100)	0.4	Осочково-зеленомошный	Серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Сплошная рубка (100)
			10П+Е (50)	0.9	Осочково-зеленомошный	Серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Сплошная рубка (50)
			6П2Е2Б (91)	0.9	Разнотравно-зеленомошный	Серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Сплошная рубка (91)
			5Е3П1К1Л(170)	0.4	Разнотравно-осочковый	Серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Контроль
ЮТ	56	92	10К(25)	1.6	Мертвопокровный	Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Культуры (25)
			10С(25)	1.2	Мертвопокровный	Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems) Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Культуры (25)
			10Лц(25)	1.1	Разнотравный	Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Культуры (25)
			10Е(25)	1.7	Мертвопокровный	Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Культуры (25)
			10Ос(25)	0.8	Разнотравный	Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Культуры (25)
			10Б(25)	0.6	Разнотравный	Темно-серая (Luvic Greyzemic Phaeozems)	Культуры (25)

Окончание табл. 1

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

Примечание. ЛТ – лесогундра, Сев. т – северная тайга, Ср. т – средняя тайга, ЮТ – южная тайга, ПТ – полтайга, ГТ – горно-таежные, ГП – горно-подтаежные.
*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 осочково-зеленомошного типа (возраст 50 лет) и разнотравно-зеленомошного типа (возраст 91 год). Восстановительный ряд со сменой породы включал березняки осочково-разнотравные (60- и 65-летнего возраста) и осочково-зеленомошный (100-летнего возраста). В качестве контроля служил ельник разнотравно-осочковый (возраст 170 лет). Древостои формируются на серых лесных почвах со вторым гумусовым горизонтом (Luvic Greyzemis 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 слабоподзоленной 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 припевающих

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 крайне континентальному сектору, а внутри него — к Северо-Забайкальской горной лесорастительной области горно-таежных лиственничных (*Larix gmelinii*) лесов, кедрово-стланиковых 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 отдельно по слоям 0–5, 5–10 и 10–20 см. Из монолитов отмывали растительные остатки декантированием воды над залитым образцом почвы, после интенсивного перемешивания образца с водой. Декантирование 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 потерявшие 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 пула 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	OH	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 древостой характеризуется 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 мертвой 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 $\pm$ среднеквадратическое отклонение, под чертой — диапазон значений), т С/га

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

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

Зеленомошные и лишайниковые сосняки одного возраста незначительно различаются 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 мертвой 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 восстановительных 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, сосной и лиственницей 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-кустарничкового 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 контрольном, 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 наземной 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 вырубленных 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 мертвой биомассы в ненарушенных горно-таежных сосняках. Сразу после рубки 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 рубке, 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 пасажах и до 212% на волоке свежей рубки. 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 мертвой 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 подбурях, составляет около 2%.

В ненарушенных сосняках 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 сосняках.

Запасы углерода в корневом детрите в средневозрастном высотном-поясном подтаежном сосняке на восточном макросклоне Приморского хребта составляют до 6.7 т С/га. В приспевающем таежном сосняке запасы корневого детрита в 2 раза выше (13.35 т С/га). В подтаежном сосняке в корневом детрите аккумулировано количество углерода эквивалентное 89% запасов углерода в подстилке, а в таежном сосняке 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 сосняками, 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 сосняке. Соответственно, снизилась и доля этого компонента по отношению к запасу углерода в подстилке (до 59%) и почве (до 17%). Под таежным сосняком наиболее сильное уменьшение 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 мертвой биомассе запасы углерода в корневом детрите составляли 3–5% в ненарушенных сосняках. Через 5 лет после низового пожара этот вклад снижался до 2–3% соответственно, под пологом подтаежных и таежных сосняков.

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 контрольного, 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 пула 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 грубогумусовые 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 подбурях (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 органической 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 подбурях, 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 подбурях 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].

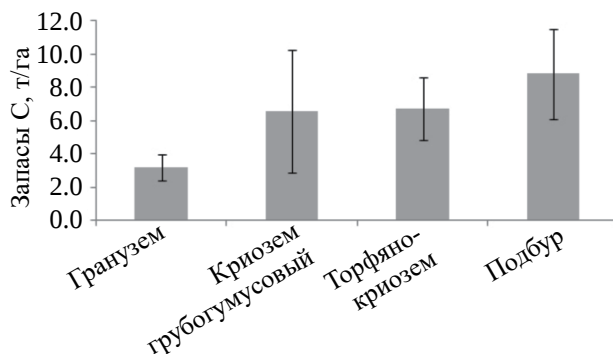


Рис. 2. Запасы корневого детрита в разных типах почвы лесных экосистем лесотундры: планки погрешностей показывают среднее квадратическое отклонение.

В настоящих исследованиях чистые лиственничные древостой в лесотундре отличаются наиболее низкими запасами и вкладом подземного детрита. Древостой с примесью березы и ели аккумулируют в толще почвы относительно большее 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 и 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 кустарничковая 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 древостоях (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 подбуров) 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 органических 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

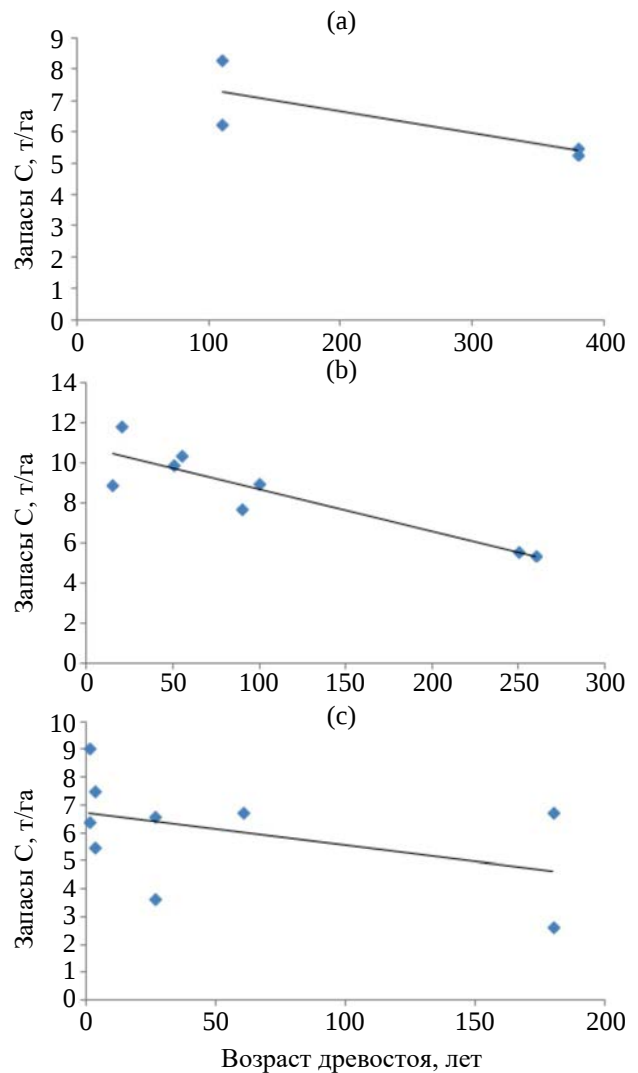


Рис. 3. Изменения запаса углерода в корневом детрите в зависимости от возраста древостоя: а — лиственничники северной тайги; б — сосняки средней тайги; с — горно-таежные сосняки и пихтарники.

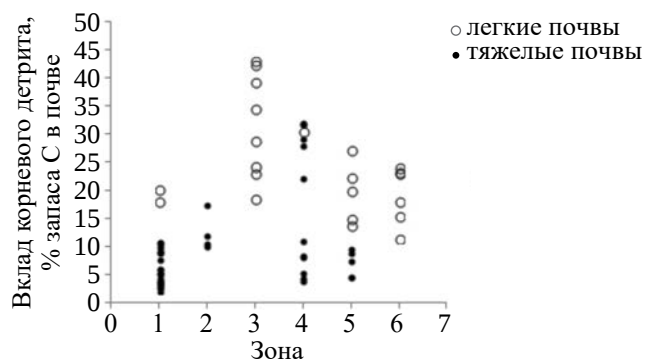


Рис. 4. Вклад корневого детрита в запасы углерода в тяжелых и в легких почвах: 1 — лесотундра; 2 — северная тайга; 3 — средняя тайга; 4 — южная тайга; 5 — горно-таежные леса; 6 — горные подтаежные леса.

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 двукратного снижения запаса подстилки. В результате вклад корневого детрита становится значительным (29.4%) даже в богатых гумусом серых 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 формирующимися сосновыми древостоями на отвалах вскрышных 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-

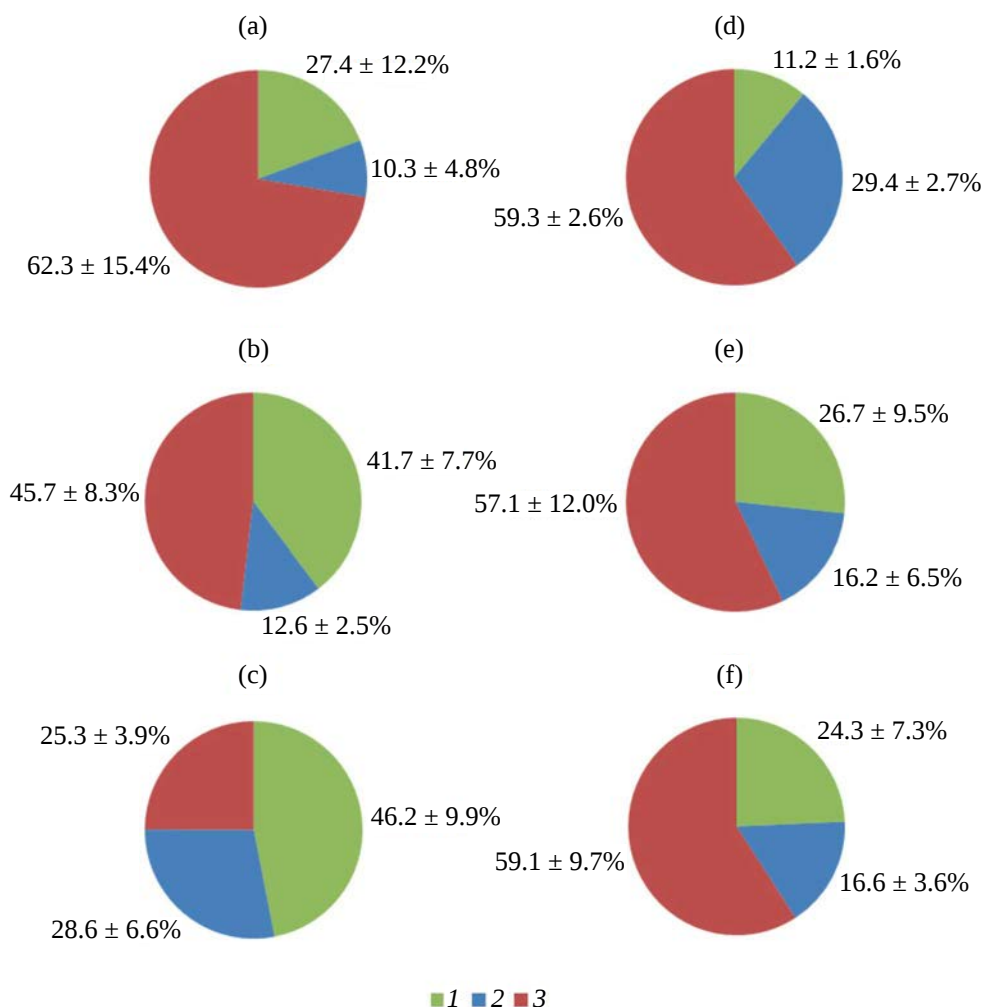


Рис. 5. Вклад корневого детрита в запасы углерода в почве в лесотундре (а), северной (б), средней (с) и южной (д) тайге Средней Сибири и в почве лесов горно-таежного (е) и подтаежного (ф) поясов гор Южной Сибири: 1 – подстилка; 2 – корневой детрит; 3 – гумус почвы.

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 мертвой 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 слабо-развитых 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. *Безкоровая И.Н., Климченко 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. *Буркин 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 бореальных 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., Безкоровая 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., Климченко 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., Кривобоков 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 бореальной 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 трапповой 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., Замолотчиков 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. Карпечко А.Ю., Туюнен А.В., Медведева М.В., Мошквина 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 постагrogenных 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: Ойкумкна, 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 меридиана / Под ред. Плешикова 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. Прокушкин С.Г., Петренко А.Е., Зырянова О.А., Прокушкин 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., Хромычкина 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., Хромычкина 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. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2006. 17 с.
35. Трефилова О.В., Ведрова Э.Ф., Кузьмичев В.В. Годичный цикл углерода в зеленомошных 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 soilorganic 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., Grofman 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 exceeding 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

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ ЕСТЕСТВЕННО РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 551.510+556+631

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И БИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ТОРФОВ ЛЕСНЫХ БОЛОТ И ИХ ИЗМЕНЕНИЕ В ПРОЦЕССЕ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ

© 2024 г. Л. И. Инишева^{а,*} (<http://orcid.org/0000-0002-7549-8339>),

Н. В. Юдина^б, А. В. Головченко^с

^аТомский государственный педагогический университет, ул. Киевская, 60, Томск, 634061 Россия

^бИнститут химии нефти СО РАН, пр-т Академический, 4, Томск, 634021 Россия

^сМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

*e-mail: inisheva@mail.ru

Поступила в редакцию 08.02.2024 г.

После доработки 08.06.2024 г.

Принята к публикации 08.06.2024 г.

Исследовали групповой состав органического вещества (ОВ) торфов разного генезиса таежной зоны Западной Сибири. Установили важность учета видового состава торфов, слагающих естественные и мелиорируемые лесные болота, а также их пространственную неоднородность, что является необходимой составляющей оценки запасов углерода в торфяном профиле лесных экосистем в рамках создаваемой национальной системы мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов. Эксперименты по трансформации ОВ торфов показали, что активность определяется их ботаническим составом. По скорости разложения ОВ верховые торфа располагаются в ряд: сфагново-мочажинный > комплексный > фускум > шейхцеригово-сфагновый > пушицево-сфагновый > шейхцериговый > пушицевый; низинные торфа: гипновый > осоковый > осоково-гипновый > вахтовый > древесный > древесно-осоковый. Опыты по трансформации ОВ растений-торфообразователей в полевых условиях показали, что компонентный и химический составы их органического вещества существенно меняются, но индивидуально по каждому растению. Увеличивается содержание ароматических полисопряженных систем и карбоксильных групп, и уменьшается количество углеводных фрагментов. Агролесомелиорация продолжительностью в 60 лет оказала влияние на процесс трансформации ОВ торфов. Степень разложения торфа травяного и осокового вида в условиях агролесомелиорации увеличилась на 5% в слое 0.75 м. Снизилось содержание битумов, а легкогидролизуемых веществ, гуминовых кислот и лигнина — увеличилось. Приведена характеристика микробиомов и ферментов торфов лесных болот таежной зоны Западной Сибири. Подтверждено положение В.Е. Раковского, что различия болотных растений в составе торфов проявляются в их химических и биологических характеристиках.

Ключевые слова: ботанический состав, Западная Сибирь, микробиом, ферменты, агролесомелиорация, трансформация

DOI: 10.31857/S0032180X24110026, **EDN:** JOZJVD

ВВЕДЕНИЕ

В настоящий период большое внимание исследователей уделяется изучению цикла углерода и его составляющих, как наиболее важных для биосферы. В России, в отличие от международного акцента на растительный покров, уделяется внимание трансформации органического вещества (ОВ) в поверхностном слое зоны гипергенеза. Лесное

хозяйство является основным фондодержателем болотных и заболоченных земель. Около 22% лесного фонда страны — заболочено. К категории болота в лесном хозяйстве относят естественные участки с поверхностным слоем торфа мощностью не менее 30 см. За последнее время проблема лесоразведения и сельскохозяйственного использования болотных земель вызвала интерес к изучению

ОВ и биологических свойств торфов лесных болот, прогнозу последствий их изменения.

Преобразования ОВ в торфяном профиле лесных болот имеют особенности, которые определяются наличием неспецифических соединений ОВ в торфе (целлюлоза, липиды, лигнин), отсутствием достаточных количеств минеральной составляющей, низкой скоростью трансформации [19], а также разной устойчивостью их ОВ к биологической деструкции. Именно вследствие уменьшения скорости трансформации ОВ растений на более ранней стадии при подъеме грунтовых вод, состав ОВ торфяных почв в большей степени зависит от исходного химического состава растений-торфообразователей. Этот фактор должен учитываться при прогнозе варьирования распределения углерода и изменения характеристики ОВ торфов в лесных болотах в условиях антропогенных и естественных нарушений болотных экосистем. Химический состав растений-торфообразователей в последующих циклах торфогенеза оказывает существенное влияние на процесс их трансформации, обуславливая активность микробиологических и энзимологических процессов и формируя индивидуальный состав ОВ торфов.

Определяющее влияние химического состава растений на уровень деструкции ОВ в торфяном профиле доказывает тот факт, что “ботанически чистые” виды торфа, т.е. состоящие почти целиком из растительных остатков одного вида, имеют постоянную и неизменно встречаемую в природе степень разложения [26]. Так, степень разложения древесного торфа составляет 40–50%, травяного 30–40% и мохового 25% и меньше. Однако присутствие в торфах других видов растений существенно влияет на химический состав торфа. Заметим, что особенности состава растений-торфообразователей проявляются не только в различии химического состава, но и в их биохимической устойчивости, которая в свою очередь обуславливают уровень интенсивности микробиологического и энзимологического распада и приводят к образованию различных видов торфа. Исследования, основанные на учете видового состава малочисленны [4, 5, 12, 13, 30].

Цель работы — изучение ОВ и биологической составляющей представителей торфов лесных болот и их изменение в процессе функционирования.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили с торфами таежной зоны Западной Сибири, которая занимает 60% территории Западной Сибири и выделяется по преобладанию растительных сообществ бореального типа [22, 27]. Если на европейской территории России известно, что из 40 видов торфа, слагающих профили болот, лишь 10 видов являются

представительными (пластообразующими), то Западная Сибирь в этом отношении изучена слабо. На основании обработки данных геологических отчетов по территории таежной зоны с привлечением карты торфяных месторождений Западной Сибири М 1 : 1 000 000 и схем районирования болот [22], выделены 15 представительных торфов. Характеристики некоторых торфов представлены в настоящей статье. Пробы отбирали торфяным буром ТБГ-1 в 3–4 пунктах с наиболее мощными слоями представительного торфа из середины генетического слоя. Всего отобрали 12 видов торфа. Каждый вид торфа по ботаническому составу представлен выборкой из 6–12 образцов одинаковой зольности и степени разложения. В образцах определяли ботанический состав, степень разложения, валовой азот и углерод, групповой состав ОВ торфов по Инсторфу [29]. Дополнительно привлекали результаты из базы данных [16].

Изучение скорости деструкции ОВ проводили в лабораторном эксперименте на 11 представительных торфах по методике Иванниковой [15]. В полевых условиях изучали процесс трансформации ОВ торфов в торфяном профиле сосново-кустарничково-сфагнового биогеоценоза на отрогах Васюганского болота в пределах бассейна р. Ключ (Бакчарский район, Томская область, координаты 56°58' N, 82°36' E) с использованием представителей растений-торфообразователей: *Eriophorum latifolium* Hoppe, *Carex caespitosa*, *Sphagnum fuscum* и *Sphagnum magellanicum*. Пробы торфов в капсулах из стеклоткани размером 15 × 15 см помещали в торфяной профиль на глубину 10–15 см на 2 года [4]. Из воздушно-сухого торфа последовательно выделяли компоненты группового состава. Битумы экстрагировали хлороформом в соотношении 1 : 3 при перемешивании в течение 1 ч, растворитель удаляли на ротационном испарителе при температуре 30°C. Затем выделяли водорастворимые вещества горячей водой при температуре 95°C. Гуминовые вещества извлекали 0.1 М раствором NaOH. Гуминовые кислоты в щелочном растворе осаждали 4%-ным раствором HCl, осадок промывали дистиллированной водой до pH 6.5–7.0 высушивали в вакуумном шкафу при комнатной температуре. Трудногидролизуемые вещества выделяли из лигнино-целлюлозного остатка путем обработки 80%-ной H₂SO₄ в течение 2.5 ч [23].

Исследование фрагментного состава проводили на ЯМР-спектрометре Avance 300 фирмы Bruker (Германия) с рабочей частотой для ядер ¹³C 125 МГц с использованием методики Фурье-преобразования с накоплением. Исследуемые образцы ГК растворяли в 0.5 М растворе дейтерированной NaOH. Для исключения ядерного эффекта Оверхаузера запись спектров ЯМР-¹³C проводили с подавлением протонов в режиме INVGATE. В качестве внешнего стандарта использовали тетраметилсилан,

NS-30000 (Россия). Для полной релаксации всех ядер ^{13}C длительность релаксационной задержки составляла 5.7 с [7, 36].

Влияние агролесомелиорации на изменение состава ОВ изучали на низинном болоте Таган (южно-таежная зона Томской области, координаты 56°21' N, 84°47' E). На болоте преобладает растительность эвтрофного типа, представленная древесно-осоковым, осоковым, осоково-сфагновым травяно-кустарничковыми фитоценозами. В древесном ярусе преобладает *Pinus sylvestris* и *Betula populifolia*, встречается *Picea abies*, *Pinus abias*. Высота древостоя составляет 2–2.3 м, диаметр 2–32 см, плотность 0.4–0.8.

Общую численность и биомассу микроорганизмов определяли прямым методом с использованием люминесцентной микроскопии [11, 20, 25]. Образцы в течение двух лет отбирали на отрогах Васюганского болота в пределах бассейна р. Ключ (верховые торфа) и на болоте Таган (низинные торфа). Готовые препараты для учета бактерий и актиномицетного мицелия определяли на микроскопе ЛЮМАМ-ИЗ (Россия). Готовые грибные препараты просматривали на микроскопе БиОптик В-300 FL (Россия). Определение респирометрических микробиологических показателей (базальное дыхание (БД), микробная биомасса, микробный метаболический коэффициент) проводили методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД) на газовом хроматографе Кристалл-5000.1 (Россия) [2, 32]. СИД оценивали по скорости выделения CO_2 торфом с глюкозо-минеральной смесью за 3 ч инкубации при температуре 25°C. Микробную биомассу торфа определяли на сухую навеску путем пересчета скорости СИД. Количественным критерием устойчивости микробных сообществ служит показатель микробного метаболического коэффициента (QR), представляющий собой отношение скоростей базального и СИД ($\text{QR} = \text{БД}/\text{СИД}$).

Ферменты определяли по методикам с дополнениями, изложенными в [17], с использованием спектрофотометра Гамма-Гелиос (Россия).

Все анализы выполняли в аккредитованной лаборатории Томского государственного педагогического университета (№ РОСС RU.0001.516054). Массивы данных обрабатывали с использованием пакета программ Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Свойства торфяных залежей болот изменяются в широких пределах, что определяется многообразием растений-торфообразователей, характеристикой ОВ и условиями торфонакопления. Особенности ботанического состава торфов Западной Сибири позволили выделить ряд видов торфа, не встречающихся на европейской территории

России: согровый, листовичный, пихтовый, осоково-злаковый, сосново-осоковый и др. [24]. Наиболее широкое распространение получили 40 видов, которые вошли в генетическую классификацию торфов [26]. Геохимические и климатические особенности Западной Сибири несомненно находят отражение в особенностях состава и структуры ОВ западносибирских торфов. Выявлено, что западносибирские торфа как верхового, так и низинного типа имеют повышенную зольность, при этом степень их разложения несколько ниже европейских аналогов, что связано с резко континентальными условиями торфообразования и пониженной активностью биохимических процессов [3].

Вместе с тем торфа Западной Сибири отличаются широким разнообразием химических свойств (табл. 1). Характеристика каждого представительного вида торфа получена выборкой из 6–12 образцов одинаковой зольности и степени разложения. Степень разложения является важнейшим показателем качественной характеристики торфа, при этом для каждого вида торфа существует типичное значение степени разложения. Например, широко распространенные в Сибири сфагновые малоразложившиеся торфа, которые нередко составляют торфяную залежь на всю глубину, содержат много водорастворимых и легкогидролизуемых веществ в отличие от торфов европейской территории России.

Важно отметить, что углеводный комплекс почти полностью переходит из растений в торф и имеет низкую биохимическую устойчивость. Возможно, это объясняется высокой обводненностью болот и значительным присутствием в них сфагновых мхов [22]. Пределы изменения содержания битумов по видам торфов составляют 0.2–10.0%, при этом невысокие значения отмечаются в низинных торфах (осоковый и травяной), верховом сфагново-мочажинном, а наибольшие – в верховом комплексном и сосново-пушицевом, переходном травяно-гипновом и низинном осоковом торфах. Лигнин торфов обладает высокой биохимической устойчивостью и является потенциальным источником формирования молекул ГК. В исследуемых торфах среднее содержание лигнина составляет 6.9–14.5%, но в экстремальных значениях интервал шире – 2.4–22.4%.

Содержание ГК в торфах Западной Сибири ниже на 3.0–11.0% по сравнению с торфами европейской территории России. Их средние значения в исследованных торфах (ГК + ФК) имеют интервал варьирования 19.4–50.8%. Более высокими значениями ГК отличаются верховой комплексный, травяно-гипновый переходный, низинные осоково-гипновый и осоковый. Элементный состав торфов разного вида в средних значениях колеблется менее существенно. Содержание углерода изменяется от 38.4 до 56.5%, азота – от 0.8 до 2.4%.

Таблица 1. Групповой состав торфов болот таежной зоны (в пределах Томской области)

Вид торфа	Степень разложения	Зольность	Азот общий	Углерод	Содержание, мас. %					
	%					Б	ВРВ+ЛПВ	ГК	Л	Ц
	Верховой тип									
Сфагново-мочажинный	14.7±2.9 10.0–20.0	3.3±0.3 3.0–3.8	1.6±0.1 0.75–2.0	49.8±1.1 43.6–52.6	0.5±0.2 0.2–0.9	31.4±1.2 29.9–33.7	31.3±0.8 30.5–33.0	9.9±0.3 9.4–10.5	24.9±1.0 23.1–26.5	
	29.7±2.3 25.0–32.0	2.8±0.7 1.2–8.6	0.8±0.1 0.5–1.4	48.9±0.7 45.3–51.1	7.8±1.1 6.6–10.0	37.8±4.4 33.2–46.5	40.8±6.1 32.1–52.5	10.0±1.0 8.8–10.9	3.8±1.5 1.0–6.2	
Фускум	6.2±0.75 5.0–8.0	5.5±1.9 10.8–2.1	1.0±0.1 0.6–1.6	50.6±0.9 46.5–56.2	2.6±0.5 1.7–4.0	35.9±7.5 17.8–56.3	24.7±2.1 19.2–29.5	9.5±3.6 3.2–16.4	23.4±3.6 15.0–38.5	
Мателланикум	7.5±2.0 5.0–10.0	3.4±1.1 2.1–4.7	1.0±0.0 0.9–1.0	–	1.0±0.3 0.6–1.4	33.5±0.4 33.0–33.9	19.4±0.3 19.0–19.8	12.3±1.6 10.3–14.3	33.9±1.3 32.3–35.4	
Сосново-пушицевый	43.3±5.6 27.0–51.0	5.7±0.2 5.5–5.9	2.0±0.2 1.7–2.2	–	5.9±2.2 0.7–9.6	29.3±3.1 23.9–34.6	37.5±3.6 27.6–44.7	10.1±2.6 4.2–15.1	22.5±7.3 4.9–40.3	
Переходный тип										
Древесно-пушицевый	53.3±4.4 45.0–60.0	8.7±0.5 7.7–9.4	2.4±0.1 2.3–2.5	56.5±0.3 56.2–57.1	2.4±0.8 0.9–3.6	33.6±2.3 29.9–37.8	28.5±5.7 22.7–39.8	9.4±0.8 8.1–11.0	26.1±6.0 15.2–37.5	
	29.3±3.7 15.0–38.0	20.7±4.2 6.3–43.8	1.8±0.1 1.6–2.0	54.7±0.8 53.5–57.7	8.5±0.9 6.8–9.5	30.6±2.4 26.4–34.7	42.8±2.4 40.2–49.6	14.5±0.7 13.1–15.2	2.7±1.3 0.2–4.8	
Осоковый	30.0±3.3 25.0–45.0	4.8±0.1 4.7–4.9	1.9±0.1 1.6–2.1	52.6±0.4 51.5–53.3	6.5	29.2	48.9	(Л+Ц) 15.4	–	
Низинный тип										
Травяной	40.0±3.5 30.0–50.0	8.9±1.1 6.3–12.1	2.0±0.1 2.3–2.5	45.1±2.7 30.9–56.3	2.0±0.6 0.2–3.9	36.5±5.7 14.8–47.1	34.3±5.0 21.2–47.9	11.5±1.1 8.8–16.0	13.0±4.4 5.2–7.0	
	26.1±2.3 15.0–38.0	20.7±4.2 6.3–43.8	2.0±0.2 1.8–2.2	38.4±4.6 27.9–50.4	3.8±0.6 2.8–5.0	32.1±3.4 25.3–36.2	50.8±3.8 45.0–58.1	6.9±2.3 2.4–9.8	5.3±3.5 1.4–12.2	
Древесно-осоковый	28.0±0.6 27.0–29.0	15.9±3.8 10.0–23.1	2.3±0.17 1.0–2.8	39.3±2.4 30.1–48.2	8.2±0.5 7.3–8.6	25.1±2.3 21.5–29.4	41.9±3.8 34.4–46.0	12.9±4.9 6.5–22.4	10.1±4.9 1.1–17.9	
	38.0±6.2 29.0–50.0	6.25 6.0–6.5	2.4±0.14 1.8–3.7	44.9±3.6 31.5–52.5	3.9±1.9 0.2–6.1	24.2±4.1 16.6–30.6	44.4±9.9 25.2–58.1	10.0±4.1 3.1–17.2	17.8±11.8 1.4–40.8	

Примечание. Над чертой – средние значения, под чертой – экстремальные значения; Б – битумы; ВРВ – водорастворимые; ЛГВ – легкогидролизуемые; Ц – целлюлоза; ГК – гуминовые кислоты (ГК+ФК); Л – лигнин, ± – стандартное отклонение; прочерк – не определено.

Количество азота в верховых торфах невысокое, в пределах 0.8–1.6%, и только в сосново-пушицевом торфе достигает 2.0%. Содержание углерода в данных торфах стабильное и изменяется от 43.6 до 56.2%. В переходных торфах содержание азота и углерода увеличивается. Наибольшее значение содержания азота (до 3.7%) определено в осоковом низинном торфе. Таким образом, состав ОВ разных видов торфов иногда существенно отличается, и связано это с исходным составом растений, входящих в состав торфа.

Химический состав торфообразователей играет существенную роль в процессе гумификации, обуславливая выход и структуру ГК. Рассмотрим процесс гумификации на примере полевого эксперимента в торфяном профиле сосново-кустарничково-сфагнового биогеоценоза с использованием представительных растений торфообразователей — *Eriphorum latifolium* Норре, *Carex caespitosa*, сфагновых мхов *Sphagnum fuscum* и *Sphagnum magellanicum*. В результате двухлетних полевых экспериментов установлено, что при разложении ОВ растений-торфообразователей биомасса — *Eriphorum latifolium* Норре и *Carex caespitosa* уменьшилась на 20–35 мас. %, сфагновых мхов *Sphagnum fuscum* и *Sphagnum magellanicum* — на 3–13 мас. %. В табл. 2 представлен групповой состав гумифицированных растений. Уже на стадии отмирания в образцах *Eriphorum latifolium* Норре и *Carex caespitosa* обнаружены гуминоподобные вещества, растворимые в щелочи. Однако в *Carex caespitosa* их содержание в 1.6 раза больше, чем в *Eriphorum latifolium* Норре. В сфагновых мхах эти вещества отсутствуют.

В процессе гумификации на протяжении двух лет количество гуминоподобных веществ в *Carex caespitosa* и *Eriphorum latifolium* Норре возросло в 2–2.5 раза по сравнению с их содержанием в исходных растениях-торфообразователях. При этом в них сократилось содержание битумов, водорастворимых, легкогидролизуемых веществ и лигнина, что свидетельствует об их участии в образовании

Таблица 2. Групповой состав ОВ торфообразователей и гумифицированных растений в торфяном профиле сосново-кустарничково-сфагнового биогеоценоза (полевой эксперимент)

Образец	Содержание, мас. %				
	Б	ВРВ	ЛГВ	ГК	Л
Растения-торфообразователи					
<i>Carex caespitosa</i>	4.1	19.6	40.2	8.7	21.4
<i>Eriphorum latifolium</i>	3.5	25.7	43.0	5.3	16.5
Гумифицированные растения, 2 года					
<i>Carex caespitosa</i>	4.1	17.2	39.0	18.5	18.8
<i>Eriphorum latifolium</i>	2.6	17.9	41.1	20.2	13.1
<i>Sph. magellanicum</i>	3.5	14.2	37.4	10.2	31.6
<i>Sph. fuscum</i>	3.8	16.3	35.1	10.1	31.3

Примечание. Б — битумы, ВРВ — водорастворимые; ЛГВ — легкогидролизуемые; Л — лигнин; ГК — гуминовые кислоты.

ГК. Следует отметить образование через два года щелочерастворимой фракции в гумифицированных образцах сфагновых мхов в количестве 10%, что в 1.8–2 раза меньше, чем в аналогичных фракциях в *Carex caespitosa* и *Eriphorum latifolium* Норре.

Оценку преобразований гуминоподобных веществ в процессе двухлетней трансформации ОВ разных растений-торфообразователей проводили по результатам анализа фрагментного состава (табл. 3). Алифатическая часть спектра ГК гумифицированных растений содержит хорошо разрешенные сигналы с максимумом при 29–30 м.д., что характерно для линейных полиметиленовых цепей. Однако слабые сигналы концевых CH_3 -групп (химический сдвиг (ХС) 13.9 м.д.) в спектрах свидетельствуют, что алифатические фрагменты являются мостиковыми структурами между арома-

Таблица 3. Фрагментарный состав ГК гумифицированных растений по данным ЯМР¹³С в торфяном профиле сосново-кустарничково-сфагнового биогеоценоза (полевой эксперимент)

Образец ГК	Содержание атомов углерода в структурных фрагментах, относительные интенсивности, отн. %							
	C=O, COO—	C _{ар} —ON	C _{ар} —C,H	C _{алк} —ON	C _{α,β} —O—4	CH ₃ O	C _{алк}	F*
<i>Carex caespitosa</i>	0.9	4.6	25.8	13.4	17.2	19.6	18.4	30.0
<i>Eriphorum latifolium</i>	4.5	4.3	20.6	9.2	14.9	18.2	27.7	25.1
<i>Sph. magellanicum</i>	7.0	4.6	11.1	8.4	20.9	13.6	34.9	16.1
<i>Sph. fuscum</i>	6.6	2.6	16.5	9.2	16.3	13.9	33.7	19.2

* Степень ароматичности.

тическими кольцами [18]. Отличительной особенностью ГК гумифицированных растений является значительное (до 20% в ГК *Carex caespitosa*) количество атомов углерода в метоксильных группах (ХС 58–54 м.д.) и $C_{\alpha,\beta}O_4$ -связях (ХС 93–80 м.д.). В молекулах ГК исследуемых растений доля метоксильных групп высока. В слабопреобразованных ГК из гумифицированных растений доля $C_{алк}ON$ высокая, а окисленных ароматических структур $C_{ар}ON$, наоборот, ниже. В диапазоне ХС 160–120 м.д. проявляются интенсивные сигналы ароматических атомов углерода и атомов, связанных с кислородом. Так, отмечено большее количество ароматических фрагментов в ГК *Carex caespitosa* и *Eriophorum latifolium* Норре, чем в ГК сфагновых мхов. В сфагновых мхах преобладают алкильные фрагменты. Содержание карбоксильных, карбонильных и хиноидных групп (ХС 160–220 м.д.) в ГК гумифицированных *Carex caespitosa* и в *Eriophorum latifolium* Норре невысокое. Особенно низкое их количество отмечено в ГК из *Carex caespitosa*. Разница между количеством углерода в карбонилсодержащих группах в ГК генетического ряда сфагновых мхов существенна.

Таким образом, в процессе трансформации ОВ растений-торфообразователей фрагментный состав гуминоподобных веществ изменяется в зависимости от вида растения.

Влияние агролесомелиорации продолжительно — в 60 лет на процесс трансформации ОВ торфов рассмотрено в слое 0.75 м низинного болота Таган (южно-таежная зона, Томский район, Томская область), расположенного в древней ложбине стока, на которой подстилающими породами служат пески, супеси и суглинки. На небольшой территории болота в 1963 г. была осуществлена агролесомелиорация: проведены борозды глубиной 0.5 м с расстоянием между бороздами 2–4 м. В настоящее

время здесь растет березовый лес 2–3 бонитета. Степень разложения торфа травяного и осокового вида в условиях агролесомелиорации увеличилась на 5% во всем слое 0.75 м. Снизилось содержание битумов, легкогидролизуемых веществ и увеличилось — ГК и лигнина (табл. 4). В количественном выражении наибольшие изменения характерны для поверхностного слоя 0–25 см и меньше проявляются в слое 25–75 см.

Таким образом, за длительный период мелиорация оказала существенное влияние на трансформацию ОВ торфов травяного вида и в большей степени в поверхностном слое.

Как известно, одним из показателей интенсивности процессов разложения ОВ торфа служит выделение CO_2 . Для сравнения скорости трансформации ОВ в торфах разного вида был проведен модельный опыт с шестью представительными видами торфов верхового и пятью — низинного типа с близкими значениями зольности и степени разложения. Длительность опыта составила 16 сут. Характеристика ОВ торфов приведена в табл. 5. Важно отметить, что по сравнению с видами торфов низинного типа, верховые торфа характеризуются высоким содержанием легкогидролизуемых веществ (за исключением шейхцериевого вида), битумов (исключение составил фускум торф), невысоким — гидролизуемого азота (в 1 М H_2SO_4) и высокими значениями C/N. Последние показатели свидетельствуют о преобладании в торфах верхового типа углеводов над азотсодержащими веществами.

Во всех представительных торфах скорость разложения ОВ изменяется в пределах 2.0–16.3 мг $C-CO_2/(100 г сут)$ (рис. 1). Активность трансформации верховых торфов в отдельные сроки различалась. В наибольшей степени это относится к шейхцери-

Таблица 4. Изменение группового состава органического вещества торфов под влиянием агролесомелиорации, мас. %

Вид торфа	Глубина, см	R, %	Б	ГК	ФК	ЛГВ	Ц	Л
Естественное состояние								
Травяной	0–25	30	2.7 ± 0.1	18.6 ± 1.4	15.1 ± 0.9	44.2 ± 2.4	11.2 ± 0.8	6.4 ± 0.4
Травяной	25–50	30	1.0 ± 0.0	17.3 ± 1.5	16.1 ± 1.3	47.1 ± 2.6	11.3 ± 1.1	5.2 ± 0.7
Осоковый	50–75	40	3.1 ± 0.1	16.7 ± 2.4	16.3 ± 2.1	45.7 ± 4.8	8.8 ± 0.9	7.5 ± 1.2
В условиях агролесомелиорации								
Травяной	0–25	35	1.5 ± 0.3	26.5 ± 3.1	13.0 ± 0.9	37.5 ± 2.7	11.2 ± 2.0	8.4 ± 1.9
Травяной	25–50	35	0.6 ± 0.3	22.6 ± 4.1	16.5 ± 1.1	42.3 ± 4.1	10.4 ± 1.6	5.7 ± 0.7
Осоковый	50–75	40	2.8 ± 0.2	18.2 ± 2.7	16.7 ± 2.3	44.4 ± 3.2	7.0 ± 0.8	8.9 ± 0.6

Примечание. R — степень разложения, Б — битумы, ГК — гуминовые кислоты, ФК — фульвовые кислоты, ЛГВ — легкогидролизуемые соединения, Ц — целлюлоза, Л — лигнин, $\pm$ — стандартное отклонение.

Таблица 5. Характеристика химического состава торфов в модельном опыте по скорости их разложения

Виды торфа	рН	Б	ФК	ЛГВ	Азот общий, %	Азот гидролизуемый, % от общего азота		C/N
		% от общего углерода				0. М Н ₂ SO ₄	80% Н ₂ SO ₄	
Верховые торфа								
Комплексный	3.4–3.7	12.8 ± 2.2	11.9 ± 1.0	13.5 ± 6.6	1.3 ± 0.2	7.8 ± 1.5	7.1 ± 0.7	28–8
Фускум	2.4–2.8	5.9 ± 2.5	13.4 ± 1.0	14.4 ± 1.0	0.8 ± 0.0	7.2 ± 0.7	4.4 ± 0.4	53–8
Шейхцериевый	3.3–5.6	15.1 ± 5.7	16.3 ± 2.0	5.3 ± 3.1	1.0 ± 0.0	7.4 ± 0.1	6.6 ± 0.4	26–2
Низинные торфа								
Вахтовый	—	7.6 ± 0.8	15.1 ± 2.3	7.2 ± 1.8	2.3 ± 0.1	8.7 ± 0.5	4.7 ± 0.6	16–2
Гипновый	5.2–7.3	5.8 ± 1.2	13.3 ± 1.2	10.0 ± 2.0	1.8 ± 0.1	9.2 ± 0.5	6.1 ± 0.8	23–2
Древесно-осоковый	3.8–6.5	6.6 ± 0.5	18.6 ± 3.4	6.1 ± 1.4	2.0 ± 0.1	10.2 ± 0.6	6.2 ± 0.4	17–2
Древесный	4.7–6.5	5.2 ± 1.0	19.8 ± 1.2	4.6 ± 1.4	1.8 ± 1.0	9.5 ± 0.6	8.6 ± 1.2	21–3
Осоково-гипновый	4.1–7.0	6.5 ± 2.5	17.3 ± 1.6	11.6 ± 3.1	1.7 ± 0.2	10.8 ± 1.3	7.2 ± 0.9	17–2
Осоковый	3.7–6.9	7.0 ± 1.9	18.3 ± 1.4	7.7 ± 2.0	2.0 ± 0.1	11.1 ± 0.7	8.3 ± 0.7	17–2

Примечание. Б – битумы, ЛГВ – легкогидролизуемые вещества, ± – стандартное отклонение, прочерк – не определяли.

евому торфу, скорость трансформации ОВ которого небольшая (2.2–4.0 мг С–СО₂/(100 г сут)), а ее динамика не совпадает с общей закономерностью, отмечаемой для верховых торфов. Невысокими значениями скорости разложения ОВ характеризуется и пушицевый торф. Заметим, что шейхцериевый и пушицевый виды торфа относятся к одной травяной группе в классификации торфов. В то же время высокая активность разложения ОВ зарегистрирована в комплексном торфе, в составе которого преобладают сфагновые мхи: *Sph. fuscum*, *Sph. magellanicum*, *Sph. angustifolium* (>70%). Химический

состав ОВ этого торфа изначально характеризуется высоким содержанием легкогидролизуемых веществ и широким отношением C/N. Наибольшую скорость трансформации имеет сфагновый мочажинный торф, в составе которого до 55% занимают мочажинные растения: *Carex limosa*, *Eriophorum latifolium* Норре, *Sph. Balticum* и другие виды низинных сфагновых мхов. Предполагается, что вспышка активности трансформации в начале эксперимента происходит за счет первоначального наличия наиболее доступных органических веществ (простые сахара, гемицеллюлозы), после разложе-

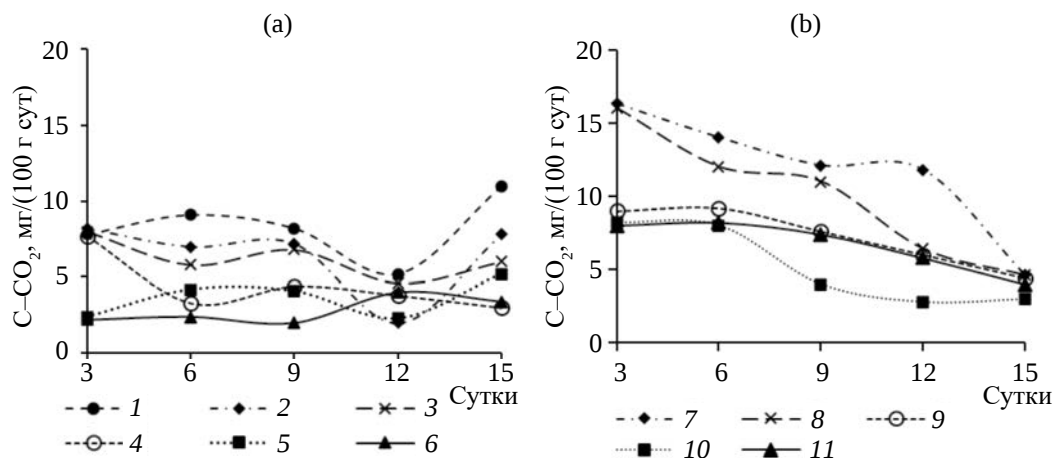


Рис. 1. Интенсивность разложения торфов в модельном опыте: верховые виды торфа (а): 1 – комплексный, 2 – пушицево-сфагновый, 3 – сфагновый мочажинный, 4 – фускум, 5 – пушицевый, 6 – шейхцериевый; низинные виды торфа (б): 7 – вахтовый, 8 – древесно-осоковый, 9 – древесный, 10 – осоково-гипновый, 11 – осоковый.

ния которых, интенсивность трансформации постепенно снижается. Однако получили не экспоненциальную зависимость, а синусоидальную, что свидетельствует о влиянии неучтенных факторов на процесс разложения.

В низинных торфах активность трансформации ОВ изначально больше у вахтового и древесно-осокового торфов, но со временем ее скорость постепенно уменьшается, принимая вид экспоненциальной кривой. Исключение составляет древесно-осоковый торф, динамика трансформации ОВ которого больше напоминает аналогичную динамику пушицевого торфа верхового типа. Возможно, это определяется конкретным видом древесных остатков, образованных листовенными породами, которые входят в ботанический состав этого торфа. Как отмечено в работе [8], изучавшая активность трансформации разного состава лесных подстилок, последняя возрастает в ряду: кедр < сосна < лиственница < ель < осина < береза.

В результате по активности трансформации (накоплению С—СО₂) в условиях опыта было получено, что верховые торфа располагаются в следующий ряд: сфагново-мочажинный > комплексный > фускум > пушицево-сфагновый > шейхцериевый > пушицевый, а низинные торфа: гипновый > осоковый > осоково-гипновый > вахтовый > древесный > древесно-осоковый.

При трансформации ОВ торфов функционирует сложный комплекс ферментов. Ранее [14, 31] установлено, что ферментативная активность и ее

характер в значительной мере определяются видом торфа.

Ферментативная характеристика представительных торфов приведена в табл. 6. В целом более активны ферменты в низинных торфах. В торфах низинного типа высокая инвертазная активность характерна для травяного вида торфа, в меньшей степени инвертаза проявляет активность в древесно-травяном торфе и еще более уменьшается в осоковом и древесном торфах. Дегидрогеназа активна в древесном виде торфа и практически одинакова в других видах торфов низинного типа. Другие оксидоредуктазы в этих торфах также проявляют высокую активность, но степень их активности в разных торфах существенно различается. Так, папоротниковый торф выделяется низкой активностью общей и ферментативной каталазы (средние значения соответственно 1.6 и 0.6 мл О₂/(г 2 мин)) и высокими значениями активности полифенолоксидазы и пероксидазы (соответственно 2.2 и 24.7 мг 1.4-бензохинона/(г 30 мин)). К сожалению, в торфах верхового типа не были определены гидролитические ферменты. Не останавливаясь далее на анализе активности ферментов, отметим, что биологическая составляющая торфов чрезвычайно чувствительна к изменению внешних условий в отличие от минеральных почв, что и отмечается исследователями [21].

Наконец, нельзя не отметить роль ботанического состава торфов, которая проявляется и при анализе микробиологического состава, выполненного

Таблица 6. Ферментативная активность представительных торфов разного генезиса

Вид торфа	R, %	Инвертаза, мг глюкозы за 4 ч/г	Дегидро-геназа, ТТФ мг/г	Каталаза общая	Каталаза ферментативная	ПФО	ПД
				мл O ₂ /(г 2 мин)			
мг 1.4-бензохинона/ (г 30 мин)							
Верховые торфа							
Фускум	5	—	—	2.8 ± 0.7	2.0 ± 0.7	0.3 ± 0.1	1.7 ± 0.9
Магелланикум	5	—	—	4.1 ± 1.9	3.3 ± 1.2	0.1 ± 0.0	3.5 ± 1.5
Магелланикум	10	—	—	3.8 ± 1.8	2.4 ± 0.4	2.0 ± 1.7	5.6 ± 3.9
Сосново-пушицевый	50	—	—	2.7 ± 1.2	2.1 ± 0.1	2.0 ± 1.7	20.5 ± 11.3
Низинные торфа							
Травяной	35	133.3 ± 1.1	0.7 ± 0.1	4.7 ± 0.8	4.3 ± 0.8	0.2 ± 0.1	10.8 ± 0.6
Осоковый	40	17.4 ± 0.4	0.5 ± 0.0	6.7 ± 1.0	6.2 ± 1.1	0.3 ± 0.1	8.9 ± 0.4
Древесный	40	19.4 ± 0.8	1.7 ± 0.3	6.9 ± 0.4	6.0 ± 0.4	0.8 ± 0.1	12.7 ± 0.2
Древесно-травяной	55	41.2 ± 0.2	0.6 ± 0.1	6.2 ± 0.6	5.6 ± 0.6	0.7 ± 0.0	12.4 ± 0.2
Папоротниковый	40	—	—	1.6 ± 0.4	0.6 ± 0.2	2.2 ± 0.8	24.7 ± 8.3

Примечание. ПФО — полифенолоксидаза, ПД — пероксидаза, R — степень разложения, ± — стандартное отклонение, прочерк — не определяли.

методом люминесцентной микроскопии. В табл. 7 приведены средние значения из 15 определений верховых и низинных видов торфа с близкими значениями степени разложения и зольности. Метод позволяет дифференцировать как активный компонент микромицетного комплекса — мицелий, так и неактивный компонент — споры [35]. Максимальная численность бактерий отмечается в травяном низинном торфе 60.6 млрд/г. В двух видах торфа (древесно-травяном и сосново-пушицевом) — наименьшие значения плотности бактериальных популяций соответственно 19.3 и 7.5 млрд/г, что объясняется присутствием включений древесины, в том числе сосны. Следует отметить, что степень разложения торфа отражает суммарный эффект действия ускоряющих и тормозящих факторов трансформации остатков растений при торфообразовании. Сосново-пушицевый вид торфа имеет высокую степень разложения и в этом случае важным оказывается эффект торможения вследствие содержания антисептиков и лигнина в сосновых остатках. Споры грибов преобладают в верховом магелланикум и фускум торфах. Далее по численности следуют травяной и осоковый низинные торфа. Известно, что верховые торфа, как правило, бедны актиномицетным мицелием и богаты грибным мицелием. Представляет интерес как их содержание распределяется по видовому составу торфов. Актиномицетного мицелия больше в сосново-пушицевом торфе, но это превышение незначительно. Можно констатировать, что актиномицетный мицелий в рассматриваемых верховых торфах содержится в очень небольших количествах и практически одинаково по видам верховых

торфов. В значительной степени они различаются по грибному мицелию, которого больше в фускум торфе по сравнению с магелланикум и сосново-пушицевым видами торфа, соответственно на 87.6 и 57.2%. В низинных видах торфов грибной мицелий отсутствует. Но хорошо проявляет активность актиномицетный мицелий, которого больше в травяном виде торфа, и его содержание уменьшается в осоковом и древесно-травяном торфе. Эти показатели свидетельствуют о представительности данных по грибному мицелию для видов торфов верхового типа и по активности актиномицетного мицелия — для торфов низинного типа, что определяется доступностью питательных веществ в разных видах торфов для проявления их активности.

В дополнение к приведенной оценке микробиологической активности исследуемых торфов методом люминесцентной микроскопии, в тех же образцах использовали метод СИД. Метод дает информацию о взаимосвязи величины микробной биомассы, ее дыхательной активности и параметров экофизиологического статуса микробного сообщества [33, 34, 37]. Работы, оценивающие микробоценозы торфов методом СИД, пока немногочисленны [9, 10]. В табл. 7 представлены результаты, полученные методом СИД. Повышенное БД 2.5 мкг С—СО₂/(г ч) наблюдается в травяном низинном торфе и сосново-пушицевом верховом торфе — 2.1 мкг С—СО₂/(г ч). Остальные торфа характеризуются примерно одинаковыми значениями БД. Пределы изменения биомассы в верховых торфах составляют 1.2–1.9 мг/г с наибольшим значением в сосново-пушицевом торфе. В низинных

Таблица 7. Микробиологическая активность видов торфа разного генезиса, средние значения за летние периоды

Вид торфа	R, %	Бактерии, млрд/г	Актиноми- цетный мицелий, м/г	Грибной мицелий, м/г	Споры грибов, млн/г	БД, мкг C—CO ₂ /(г ч)	БМ, мг/г	QR
		метод люминесцентной микроскопии				метод СИД		
Верховые торфа								
Фускум	5	42.3 ± 4.1	300 ± 36	4040 ± 320	54.6 ± 3.1	1.4 ± 0.2	1.2 ± 1.8	0.4 ± 0.1
Магелланикум	5	26.9 ± 5.8	220 ± 27	3540 ± 183	40.7 ± 5.0	1.7 ± 0.2	1.7 ± 1.3	0.6 ± 0.1
Сосново-пушице- вый	40	7.5 ± 1.6	380 ± 78	2310 ± 170	4.2 ± 0.2	2.1 ± 0.3	1.9 ± 0.2	1.1 ± 0.2
Низинные торфа								
Травяной	35	60.6 ± 3.8	1940 ± 421	0.0	24.3 ± 1.2	2.5 ± 0.2	3.5 ± 0.4	5.9 ± 0.3
Осоковый	40	38.9 ± 6.4	560 ± 146	3 ± 1	10.4 ± 1.4	1.3 ± 0.4	1.7 ± 0.1	4.4 ± 0.2
Древесно-травяной	40	19.3 ± 1.6	850 ± 127	0.0	4.7 ± 1.3	1.3 ± 0.4	1.5 ± 1.1	3.2 ± 0.2

Примечание. СИД — субстрат-индуцированное дыхание, БД — базальное дыхание, БМ — биомасса, QR — коэффициенты метаболической активности, R — степень разложения, ± — стандартное отклонение.

торфах высокие значения биомассы характерны для травяного торфа 3.5 мг/г. Коэффициенты метаболической активности в верховых торфах чаще не превышали 1, но их экстремальные значения могут быть и выше и иногда достигали значения 2.3. Высокие значения QR показывает в низинных торфах 3.2–5.9, при этом наибольшие значения характерны для низинного травяного торфа. Важно отметить, что для данного вида торфа характерно высокое содержание ГК и валового азота, что благоприятствует активной трансформации ОВ травяного торфа и подтверждается его, как правило, высокой степенью разложения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В рамках создаваемой национальной системы мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов важен обязательный учет ботанического (видового) состава торфов лесных болот. Проведенными исследованиями показана неоднородность профиля торфяных почв лесных экосистем по составу ОВ, биологической активности и, соответственно, биохимической устойчивости к процессам разложения, что определяется ботаническим составом торфов, и должно учитываться при оценке запасов углерода в торфяных почвах лесных экосистем.

Преобразования ОВ в органогенном профиле лесных болот характеризуются следующими особенностями: наличие неспецифических соединений (целлюлоза, липиды, лигнин), малыми количествами минеральных соединений и вследствие этого разной устойчивостью их ОВ к биологической деструкции. Выявлено, что пределы изменения содержания битумов по видам торфов составляют 0.2–10.0%, лигнина 6.9–14.5%, суммы ГК и ФК – 19.4–50.8.

Эксперименты по трансформации ОВ представительных торфов показали, что их активность определяется видом и ботаническим составом торфов. По величине активности разложения верховые торфа располагаются в ряд: сфагново-мочажинный > комплексный > фускум > шейхцериево-сфагновый > пушицево-сфагновый > шейхцериевый > пушицевый; низинные торфа: гипновый > осоковый > осоково-гипновый > вахтовый > древесный > древесно-осоковый.

В результате двухлетних полевых экспериментов установлено, что при разложении ОВ растений-торфообразователей биомасса *Carex limosa* и *Eriophorum latifolium* Норре уменьшилась на 20–35 мас. %, сфагновых мхов: *Sph. fuscum*, *Sph. magellanicum* – на 3–13 мас. %. В процессе трансформации торфообразователей существенно меняется химический состав ОВ, но индивидуально по каждому растению, а также увеличивается содержание ароматических полисопряженных систем,

карбоксильных групп, уменьшается количество углеводных фрагментов.

Агролесомелиорация, продолжительностью в 60 лет, оказала влияние на процесс трансформации ОВ торфов. Степень разложения торфа травяного и осокового вида в условиях агролесомелиорации увеличилась на 5% во всем слое 0–75 см. В составе ОВ торфов снизилось содержание битумов, легко-гидролизуемых веществ, увеличилось – ГК и лигнина.

Показано, что трансформация ОВ торфов, слагающих торфяные почвы, неразрывно связана с активностью микрофлоры и ферментов. Уровень микробиологического и биохимического разложения ОВ торфов (степень разложения торфа) и его результат (компонентный состав торфов) определяются особенностями растительного покрова исходных фитоценозов, отражающихся в ботаническом составе торфа.

Полученные результаты могут быть использованы при изучении структурно-функциональной организации болотных экосистем, а также для прогнозирования последствий их освоения на глобальные изменения в биосфере.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 24-26-00161) и госзадании Минобрнауки РФ (№ 5.7004.2017/64).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ананьева Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 223 с.
2. Ананьева Н.Д., Сушко С.В., Иващенко К.В., Васнев В.И. Микробное дыхание почв подтайги и лесостепи Европейской части России: полевой и лабораторный подходы // Почвоведение. 2020. № 10. С. 1276–1286.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X20100044>
3. Архипов В.С., Маслов С.Г. Состав и свойства типичных видов торфа центральной части Западной Сибири // Химия растительного сырья. 1998. № 4. С. 9–16.

4. *Бамбалов Н.Н.* Баланс органического вещества торфяных почв и методы его изучения. Минск: Наука и техника. 1984. 175 с.
5. *Бамбалов Н.Н.* Минерализация и трансформация органического вещества торфяных почв при их сельскохозяйственном использовании (на примере торфяных почв Белоруссии). Дис. ... д-ра с.-х. наук. Минск, 1983. 497 с.
6. *Бамбалов Н.Н., Беленькая Т.Я.* Фракционно-групповой состав органического вещества целинных и мелиорированных торфяных почв // Почвоведение. 1998. № 12. С. 1431–1437.
7. *Бямбагар Б., Кушнарев Д.Ф., Федорова Т.Е. и др.* Взаимосвязь фрагментного состава гуминовых кислот с их физиологической активностью // ХТТ. 2003. № 1. С. 83–90.
8. *Ведрова Э.Ф.* Разложение органического вещества лесных подстилок // Почвоведение. 1997. № 2. С. 216–223.
9. *Гродницкая И.Д., Карпенко Л.В., Пашкеева О.Э., Гончарова Н.Н., Старцев В.В., Батурина О.А., Дымов А.А.* Влияние лесных пожаров на микробиологические свойства торфяных олиготрофных почв и торфяно-подзолов глеевых в болотах северной части Сым-Дубчесского междуречья (Красноярский край) // Почвоведение. 2022. № 4. С. 454–468.
10. *Гродницкая И.Д., Трусова М.Ю.* Микробные сообщества и трансформация соединений в болотных почвах таежной зоны (Томская область) // Почвоведение. 2009. № 9. С. 1099–1107.
11. *Добровольская Т.Г., Скворцова И.Н., Лысак Л.В.* Методы выделения и идентификации почвенных бактерий. М.: Изд-во МГУ, 1989. 40 с.
12. *Ефимов В.Н.* Торфяные почвы. М.: Россельхозиздат, 1980. 120 с.
13. *Ефремова Т.Т.* Гумус и структурообразование в лесных торфяных почвах Западной Сибири. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1990. 48 с.
14. *Зименко Т.Г., Самсонова А.С., Мисник А.Г.* Микробные ценозы торфяных почв и их функционирование. Минск: Наука и техника, 1983. 181 с.
15. *Иванникова Л.А.* Способ определения кинетики минерализации органического вещества почвы. Пат. СССР № 1806375.
16. *Инишева Л.И., Дементьева Т.В., Пяткова С.И.* Свидетельство об официальной регистрации БД № 970002. Химия торфов: автоматизированная информационная система. М., 1997.
17. *Инишева Л.И., Ивлева С.Н., Щербакова Т.А.* Руководство по определению ферментативной активности торфяных почв и торфов. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2003. 122 с.
18. *Калабин Г.А., Каницкая Л.В., Кушнарев Д.Ф.* Количественная спектроскопия ЯМР природного органического сырья и продуктов его переработки. М.: Химия, 2000. 407 с.
19. *Кобак К.И.* Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 248 с.
20. *Кожевин П.А., Полянская Л.М., Звягинцев Д.Г.* Динамика развития различных микроорганизмов в почве // Микробиология. 1979. Т. 48. № 4. С. 490–494.
21. *Козунь Ю.С., Казеев К.Ш., Колесников С.И.* Влияние климата на ферментативную активность лесных почв Северного Кавказа // Лесоведение. 2022. № 3. С. 262–269.
<https://doi.org/10.31857/S002411482203010X>
22. *Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Березина Н.В., Инишева Л.И., Курнишкова Т.В., Слукса З.А., Толпышева Т.Ю., Шведчикова Н.К.* Болотные системы их природоохранное значение. М., 2001. 584 с.
23. *Лиштван И.И., Король Н.Т.* Основные свойства торфа и методы их определения. Минск: Наука и техника, 1975. 320 с.
24. *Марков В.В., Оленин А.С., Оспенникова, Л.А., Скобеева Е.И., Хорошев П.И.* Торфяные ресурсы мира. М.: Наука, 1988. 384 с.
25. *Полянская Л.М., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г.* Определение жизнеспособности спор и мицелия почвенных грибов // Микробиология. 1998. Т. 67. № 6. С. 832–836.
26. *Раковский В.Е., Пигулевская Л.В.* Химия и генезис торфа. М.: Недра, 1978. 231 с.
27. *Романова Е.А.* Типы болотных массивов и закономерности распределения их на территории Западной Сибири // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974. С. 167–174.
28. *Сусьян Е.А., Ананьева Н.Д., Гавриленко Е.Г., Чернова О.В., Бобровский М.В.* Углерод микробной биомассы в профиле лесных почв южной тайги // Почвоведение. 2009. № 10. С. 1233–1240.
29. *Технический анализ торфа.* М.: Недра, 1992. 358 с.
30. *Широких П.С.* Органическое вещество и соединения азота в низинных торфяных почвах с различным ботаническим составом // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 1981. № 1. С. 6–20.
31. *Щербакова Т.А.* Ферментативная активность почв и трансформация органического вещества. Минск: Наука и техника, 1983. 222 с.
32. *Anderson J.P.E., Domsch K.H.* A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. V. 10. № 3. P. 314–322.
33. *Bouma J.* Environmental Quality: a European Perspective // J. Environm. Quality. 1997. V. 26. P. 26–34.
34. *Conrad R.* Soil Microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O, and NO) // Microbiological Reviews. 1996. V. 60. № 4. P. 609–640.
35. *Golovchenko A.V., Gracheva T.A., Lypcan V.A., Dobrovolskaya T.G., Manucharova N.A.* Actinomycete

- complexes in eutrophic peatlands // Eurasian Soil Science. 2022. V. 55. № 8. P. 1064–1073.
36. Kovalevskii D.V., Permin A.B., Perminova I.V. Reconvert of Conditions for Quantitative Measuring the PMR Spectra of Humic Acids // Moscow University Chemistry Bulletin. 2000. V. 41. № 1. P. 39–42.
37. Sikora L.J., Yakovchenko V., Kaufman D.D. Comparison of Rehydration Method for Biomass Determination to Fumigation-incubation and Substrate-induced Respiration Method // Soil Biol. Biochem. 1994. V. 26. № 10. P. 1443–1445.

Features of Organic Matter and Biological Properties of Forest Swamp Peats and Their Changes in the Process of Functioning

L. I. Inisheva^{1, *}, N. V. Yudina², and A. V. Golovchenko³

¹*Tomsk State Pedagogical University, Tomsk, 634061 Russia*

²*Institute of Petroleum Chemistry SB the Russian Academy of Sciences, 634021 Russia*

³*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

*e-mail: inisheva@mail.ru

In Russia, when studying the carbon cycle in the biosphere, special attention is paid to the processes of transformation of organic matter in the surface layer of the hypergenesis zone. The article provides a description of the group composition of the organic matter of peats and provides a rationale for the importance of the botanical composition. The importance of taking into account the botanical composition of peats that make up natural and reclaimed forest swamps, as well as their spatial heterogeneity, is shown. This is important to know when estimating carbon stocks in peat soils of forest ecosystems. In an experiment on the activity of transformation of peat OM, it was revealed that their activity is determined by the type and botanical composition of peat. According to the amount of accumulation of C–CO₂ during the transformation process, high-moor peats are arranged in the following series: sphagnum-hollow peat > complex > fuscum > scheuchzeria-sphagnum > cotton grass-sphagnum > scheuchzeria > cotton grass; lowland: hypnum > sedge > sedge-hypnum > shift > woody > wood-sedge. Two-year experiments on the activity and direction of transformation of OM of peat-forming plants under field conditions showed that the component and chemical composition of their OM changes significantly, but individually for each plant, and the content of aromatic polyconjugated systems and carboxyl groups also increases and the number of carbohydrate fragments decreases. The characteristics of the microbiome and enzymes of representative peats of forest swamps in the taiga zone of Western Siberia are given. The conducted studies confirmed the position of V.E. Rakovsky that differences in marsh plants in the composition of peats are manifested in the chemical and biological characteristics of peats.

Keywords: botanical composition, Western Siberia, organic matter, microbiome, enzymes, transformation of OM

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ ЕСТЕСТВЕННО РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 630*114: 631.417.1

ОЦЕНКА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ ПОЧВЕННЫХ СВОЙСТВ ПРИ ОРГАНИЗАЦИИ МОНИТОРИНГА ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

© 2024 г. В. В. Киселева^{а, *} (<http://orcid.org/0000-0002-1901-2330>),
В. Н. Карминов^а, С. И. Чумаченко^а, А. Ю. Агольцов^а, Е. М. Митрофанов^а

^аМытищинский филиал Московского государственного технического университета им. Н.Э. Баумана,
ул. 1-я Институтская, 1, Мытищи 141005 Россия

*e-mail: vvkiseleva@bmstu.ru

Поступила в редакцию 02.03.2024 г.

После доработки 26.06.2024 г.

Принята к публикации 27.06.2024 г.

В качестве объекта климатического мониторинга в 2022 г. в Щелковском районе Московской области заложен исследовательский полигон площадью 15 га. В границах полигона, представляющего собой один лесотаксационный выдел, выявлена значительная пестрота почвенного покрова — 18 почвенных разностей на уровне от подтипа до разновидности. Микрорельеф рассматривается как основной фактор неоднородности запасов углерода: почвы замкнутых понижений, занятых сфагновыми мхами, значительно отличаются по запасам углерода в подстилке и верхних 10 см почвы. Для остальной территории основными факторами, влияющими на запас углерода, являются доля физической глины в иллювиальной части профиля, состав и фитомасса живого напочвенного покрова. Наибольший коэффициент вариации запасов С (40%) отмечен для слоя 10–30 см и обусловлен, в первую очередь, варьированием мощности генетических горизонтов, его составляющих. Геопространственный анализ позволяет перейти к площадным оценкам варьирования почвенных свойств и дальнейшему моделированию и прогнозированию динамики запасов углерода с учетом пространственной неоднородности территории. Выявление факторов, определяющих запасы углерода в почвах, поможет сформировать сценарии моделирования, направленные на разработку мероприятий по увеличению аккумуляции углерода в лесных экосистемах через изменение структуры растительности.

Ключевые слова: органический углерод почвы, геопространственный анализ, факторы неоднородности почв, дерново-глееподзолистые почвы, лесная подстилка

DOI: 10.31857/S0032180X24110032, **EDN:** JOXBDH

ВВЕДЕНИЕ

Вклад лесных почв в общие запасы углерода в почвах России оценивается в 46% [21]. Общие запасы углерода (С) в почве, включая подстилку, могут составлять от 30% запасов углерода экосистемы в тропических лесах до 70% в бореальных [36]. В бореальных и умеренных лесах Европы доля почвенного углерода составляет 60–85% от общего запаса углерода в экосистеме [27].

Оценка комбинированного влияния факторов на накопление углерода в почвах лесов лежит в основе разработки мер по смягчению последствий изменений климата, прогноза экосистемных

функций и услуг лесов [9]. Всесторонний и исчерпывающий сбор данных с обязательным учетом варьирования и пространственной неоднородности свойств компонентов биогеоценоза необходим для создания и верификации моделей экосистемного уровня [20].

Басевич [1] выделяет первичную неоднородность, унаследованную от почвообразующих пород или возникшую уже непосредственно в процессе почвообразования, и вторичную, связанную с ценоотическими механизмами. Проявление вторичной неоднородности связано, в том числе с деятельностью человека — режимом прошлой

и современной лесохозяйственной деятельности, лесными пожарами, возникшими по вине человека [36].

Пространственная составляющая является самым мощным фактором варьирования содержания и запаса органического углерода в почвах, причем запас — ключевой показатель долгосрочного мониторинга — отличается большей изменчивостью, что требует высокой точности и репрезентативности данных [19]. Дополнительным фактором, который может оказать существенное влияние на варьирование содержания органического углерода в почве, является процесс отбора образцов и пробоподготовка [15].

Пространственные закономерности варьирования почвенных свойств устанавливаются через структуру почвенного покрова. Минимальными пространственными единицами являются элементарные почвенные ареалы, которые на разных пространственных уровнях формируют микро- или мезокомбинации почв. Факторами формирования структуры почвенного покрова выступают изменения геолого-геоморфологических и биологических компонентов ландшафта: рельеф, неоднородность почвообразующих пород, мерзлотные явления и неоднородность снежного покрова, грунтовые воды, разнообразие растительного покрова, животный мир, деятельность человека [18]. На региональном уровне вариации общего и лабильного почвенного углерода объясняются как совокупностью факторов окружающей среды, так и свойствами подстилки и самой почвы. Запасы углерода напрямую зависят свойств почвы (рН, объемного веса и общего содержания азота) и косвенно — от внешних факторов окружающей среды. Из внешних факторов наиболее значимыми в условиях выраженного рельефа являются положение на склоне и экспозиция склона [39]. К факторам локального уровня относятся гранулометрический и химический состав почвообразующих пород.

Влияние биоты на запасы почвенного углерода может рассматриваться на разных пространственных уровнях [9]. На межценотическом уровне в качестве основных факторов, оказывающих влияние на запасы углерода в лесных почвах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, рассматриваются доля деревьев хвойных пород, возраст древостоя, проективное покрытие хвойного подроста, отношение C/N, видовая насыщенность напочвенного покрова. Для подстилок хвойно-широколиственных лесов большое значение имеет биомасса червей [10]. Данные факторы хорошо проявляются на уровне растительных ассоциаций [4]. На уровне биогеоценоза важную роль играет структурное биоразнообразие, характеризующее пространственную организацию растительности (вертикальная и горизонтальная структура) [9].

Неоднородность почв в лесных экосистемах вызвана природой и структурой леса — фитогенными полями деревьев-эдификаторов и нарушениями почвы в процессе смены поколений леса с образованием выворотов, бугров, западин, перемешиванием верхних слоев почвы, выходом на поверхность более глубоких горизонтов [7]. Таким образом, в границах одного фитоценоза может формироваться несколько элементарных почвенных ареалов [18].

На локальном уровне (элементарных биогеоценозных ареалов) происходит взаимодействие напочвенного покрова, опада и формирующихся в данных условиях подстилок [11]. Лесные подстилки рассматриваются как связующее звено между факторами среды и почвенными свойствами [39]. Общий запас подстилок, фракционный состав подстилок, а также отношение величин запасов их горизонтов определяется положением относительно кроны дерева [16, 17].

Наиболее выраженные изменения морфологических свойств почв отмечаются в верхних органических горизонтах, минеральная толща более инертна к пространственной неоднородности растений напочвенного покрова [2]. В нижних горизонтах сосредоточивается стабильное органическое вещество почв, которое обеспечивает надежную и долговременную фиксацию C в лесных экосистемах, сохраняющуюся даже при нарушениях растительного покрова. В том числе высокой стабильностью отличается органическое вещество, связанное с фракциями глины и ила [28].

Последние достижения в области геопространственных технологий дистанционного зондирования (системы лазерного сканирования, гиперспектральная съемка) позволяют получать все больше данных о свойствах леса. Понимание пространственной изменчивости почв можно расширить, используя методы геостатистики для поиска наиболее значимых для изменчивости почв экологических ковариат, определяемых дистанционно [35].

Представленные в настоящей статье исследования — часть крупного проекта МГТУ им. Н.Э. Баумана по созданию цифрового двойника насаждения в целях детального моделирования динамики лесной экосистемы для оценки и долгосрочного прогнозирования ее способности депонировать углерод, в том числе при разных способах ведения лесного хозяйства [6]. Детальные исследования необходимы для точной калибровки комплекса имитационных моделей многовидовых лесных насаждений и характеристик почвы в целях климатического мониторинга, включая настройку комплекса моделей динамики таксационных показателей многовидовых разновозрастных лесных насаждений FORRUS-S [5, 24] и модели минерализации и

гумификации почвенного органического вещества Romul_Hum [22, 23, 31].

Цель работы — определение пределов варьирования почвенных свойств, связанных со способностью почв депонировать углерод, оценка их пространственной неоднородности и поиск характеристик-предикторов. Изначально предполагалось, что накопление углерода в подстилках и почвах возможно математически описать, исходя из характеристик рельефа (микрорельефа), состава и структуры древостоя.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Характеристика исследовательского полигона. Исследования лесных почв проводятся на территории исследовательского полигона МГТУ им. Н.Э. Баумана общей площадью 15 га, расположенного на востоке Московской области (56.112 N, 38.371 E). Для удобства получения и обработки данных территория полигона разделена на 16 секций площадью от 0.6 до 1.2 га.

Полигон расположен на моренно-водноледниковой равнине, в верхней части очень пологого склона северо-западной экспозиции под 70-летними культурами сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), имеющими примесь березы повислой (*Betula pendula* Roth) и ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.). В напочвенном покрове преобладает кислица (*Oxalis acetosella* L.) и бореальное мелкотравье, отдельными пятнами встречаются черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и неморальные виды — осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.) и ландыш майский (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt). Насаждение неоднородно, имеются разреженные участки и небольшие понижения, где сосна выпала из состава древостоя, господствует береза, а в напочвенном покрове — сфагновые мхи.

Исследования на полигоне имеют комплексный характер и включают в себя дистанционные и наземные измерения. Дистанционные измерения — съемка с беспилотных аппаратов, воздушное и наземное лазерное сканирование. По результатам лидарной съемки получены облака точек на каждую секцию, осуществлена точная географическая привязка положения каждого дерева и созданы дендропланы. Наземные исследования включают поперечный перемер с определением породы и диаметра ствола, картографирование и определение фитомассы напочвенного покрова, исследование почв, измерение освещенности под пологом леса.

Методы отбора и анализа образцов. Методы полевых исследований объединяют требования российских проектов по изучению почвенного углерода [12] и проекта CarboEurope [38]. Образцы почв отбирали по регулярной сети с размером ячейки 33 × 33 м. К настоящему времени исследовано

52 профиля на 6 секциях полигона площадью 5.5 га. Допускали отклонения ±3 м от регулярной сети, если точка отбора попадала в приствольные повышения, или на участок, нарушенный вывалами или занятый валежом. Все почвенные разрезы располагали в подкроновом или реже в межкромовом пространстве.

Образцы подстилок отбирали с площадки 0.5 × 0.5 м на всю глубину до минерального горизонта. Подстилки высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали для определения запаса.

В квадрате, с которого была взята подстилка, производили отбор образцов минеральных горизонтов почв и описание профилей: 4 основных разреза глубиной 150 см и 48 прикопок глубиной до 70 см. Выделение диагностических горизонтов и классификация почв производили по [13].

В образцах подстилок и почв определяли pH солевой вытяжки (потенциометрически), общее содержание углерода и азота (методом газовой хроматографии), в образцах основных разрезов — гидролитическую кислотность (потенциометрически: метод Каппена в модификации ЦИНАО) и сумму обменных оснований (титриметрически). Для основных разрезов и выборочно для прикопок исследовали гранулометрический состав пипеточным методом. Все определения проводили в экоаналитической лаборатории Федерального исследовательского центра “Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук” (сертифицирована в Global Soil Laboratory Network).

Статистическую обработку результатов выполняли в пакете Statistica версии 12 с уровнем доверительной вероятности 0.95. Для уменьшения исходной размерности собранных данных применялся метод главных компонент. Для построения количественных зависимостей применяли модуль Fixed Nonlinear Regression (фиксированная нелинейная регрессия) этого же пакета с пошаговым включением переменных в регрессионную модель.

Цифровая модель рельефа и геопространственный анализ. Цифровая модель рельефа была получена на основе облака точек наземного лидара с плотностью свыше 8000–10000 точек на 1 м² путем его обработки в открытом ПО Cloud Compare. Что позволяет отделить облако точек растительности от поверхности почв и получить детальную характеристику рельефа. Для получения цифровой модели рельефа в условиях лесной растительности применяются специализированные алгоритмы [37], которые способны четко разделять поверхность почвы и древостой. Наиболее удачным решением, реализованным в открытом программном обеспечении, представляется плагин 3DFin: Forest Inventory (Copyright © 2023 Carlos Cabo & Diego Laino) к среде обработки данных лазерного сканирования CloudCompare.

Модули геопространственного анализа SAGA и GRASS GIS, доступные в ПО QGIS, позволили выделить 10 типов элементарных геоморфонов [30]. Для последующей математической обработки им присвоены индексы, соответствующие выраженности положительных или отрицательных форм микрорельефа и положению на склоне: от 1 (вершина микроповышения) до 10 (бессточное микропонижение).

Пространственные данные, полученные в процессе почвенной съемки по регулярной сети точек, интерполировали в сплошное покрытие на основе растрового изображения разрешением 1×1 м. Растеризацию выполняли с помощью открытого геоинформационного ПО SAGA GIS (System for Automated Geoscientific Analyses) [25]. Интерполяцию осуществляли методом Thin Plate Spline (TIN) через построение триангуляционной модели [26].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика почв исследовательского полигона. Почвы исследовательского полигона классифицированы как дерново-глееподзолистые маломощные легкосуглинистые на средних или тяжелых суглинках, подстилаемых песками и супесями, часто ожелезненными (Gleyic Albic Dystric Retisols (Siltic)) по [29]. Полный набор генетических горизонтов O–AY–AEL(g)–ELg–BELg–BT(g)–D(g).

Подстилка в большинстве случаев представлена одним подгоризнтом L мощностью не более 4 см. В почвах микропонижений под сфагновыми мхами формируются подстилки большей мощности (до 9 см) и более сложного строения, с набором подгоризнтов L, F, H. Подробнее варьирование свойств подстилок обсуждается ниже. Горизонт AY маломощный, средняя мощность 5, максимальная 8–10 см, в ряде профилей выражен фрагментарно или отсутствует. Горизонт AEL имеет в среднем мощность 10 см, элювиальный ELg – 15–16 см, переходный BELg – 10–12 см, BT – 40–45 см. Гранулометрический состав почв обсуждается далее при описании варьирования почвенных свойств.

Почвы сильнокислые: среднее значение показателя pH солевой вытяжки подстилок $4.47 (\pm 0.26)$, минеральных горизонтов 3.34–3.74 (со стандартным отклонением 0.10–0.15). Сумма обменных оснований в минеральных горизонтах не превышает 14 смоль(+)/кг, минимальна в горизонтах AEL и ELg (0.8–2.0 смоль(+)/кг). Почвы сильно ненасыщенные; наименьшая насыщенность основаниями наблюдается в горизонте AEL – 9–10%, в горизонте AY составляет 11–16%, в нижней части профиля увеличивается до 30%.

Цифровая модель рельефа. На рис. 1а представлена цифровая модель рельефа изучаемой территории с размером пикселя 1×1 м и разбиением на классы по высоте через 25 см. Территория имеет очень слабый уклон к северо-западу, общий перепад высот не превышает 3 м, средний уклон 0.7° .

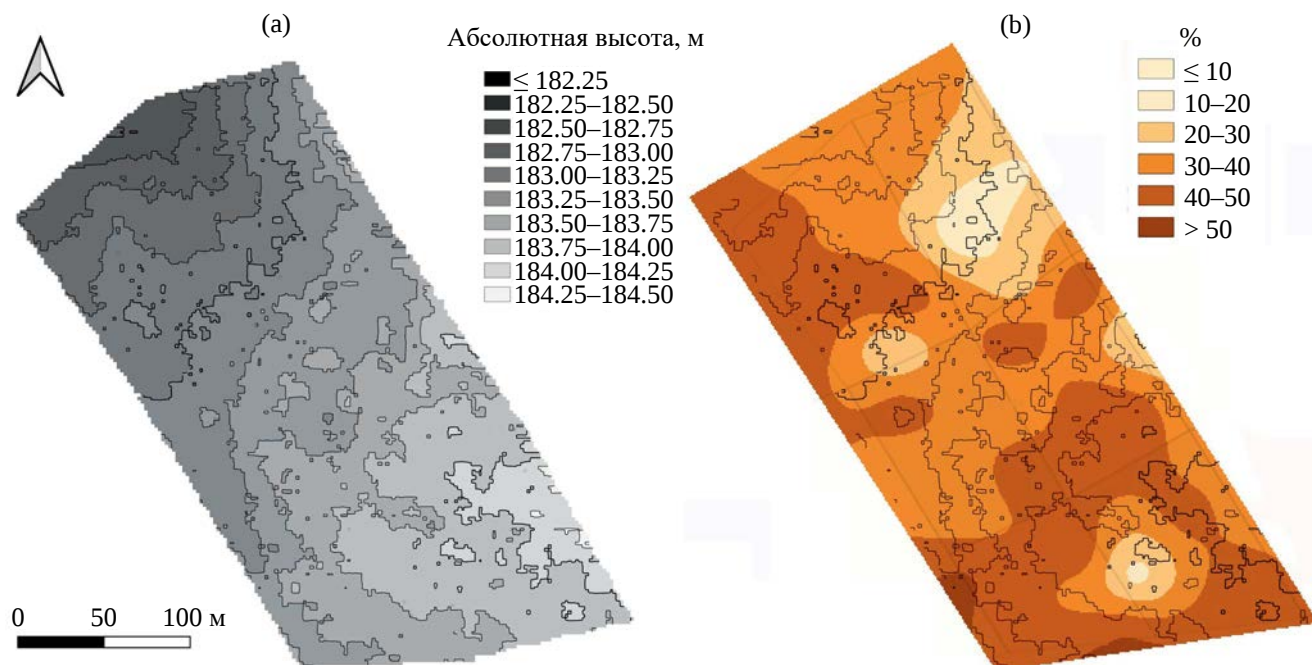


Рис. 1. Литологические факторы неоднородности почв полигона: (а) цифровая модель рельефа; (б) содержание физической глины в горизонте BT(g).

В северной части и по западной границе располагаются пологие ложбины стока. В центральной и южной части имеются замкнутые блюдцеобразные понижения диаметром от 10 до 40 м и глубиной 30–50 см. При малом уклоне местности этого оказывается достаточно, чтобы здесь происходил сезонный застой влаги и начали развиваться сфагновые мхи.

Варьирование почвенных свойств. *Гранулометрический состав.* Почвы полигона характеризуются как вертикальной, так и пространственной неоднородностью гранулометрического состава. Верхняя часть профиля (гумусово-аккумулятивные и элювиальные горизонты) сложена легкими пылеватыми суглинками и сравнительно однородна по всей территории полигона. В большинстве профилей ниже располагается средне- или тяжелосуглинистый иллювиальный текстурный горизонт ВТ, иногда опесчаненный. В 10 профилях из 52, описанных в 2022–2023 гг., на глубине от 40 до 90 см вскрыты пески или супеси. Смена пород происходит либо на нижней границе горизонта ВТ, либо в самом горизонте ВТ, в последнем случае почва классифицируется как двучленная. Профильное распределение содержания фракций песка, пыли и ила в преобладающих суглинистых и двучленных почвах приведено в табл. 1.

Пространственное распределение почв по процентному содержанию физической глины в

иллювиальной части профиля представлено на рис. 1б. Видно, что на общем фоне средних и тяжелых суглинков выделяется несколько групп точек с супесчаным или легкосуглинистым составом горизонта ВТ, причем присутствуют они как в верхней, так и в нижней частях склона.

Проявления глеевого процесса. Во всех описанных разрезах наблюдались признаки оглеения. Элювиальный горизонт оглеен всегда, что позволило отнести почвы к подтипу дерново-глееподзолистых. Как правило, признаки оглеения выявляются и в нижележащих горизонтах – переходном BELg и ВТg. В некоторых случаях примазки отмечались и в горизонте AEL. Соответственно, по глубине оглеения почвы подразделяются на поверхностно- и профильно-глееватые. Степень выраженности оглеения различна. Железисто-марганцевые примазки имеются во всех оглеенных горизонтах, часто выражены пятна оглеения; в пяти прикопках, преимущественно в пониженной северной части полигона, выявлены обильные крупные конкреции (рис. 2).

Структура почвенного покрова полигона. Неоднородность пространственного распределения отдельных диагностических признаков приводит к тому, что на площади 5.5 га почвы отличаются значительным таксономическим разнообразием. На общем фоне подтипа дерново-глееподзолистых почв присутствуют отдельные профили иных

Таблица 1. Профильное распределение фракций гранулометрического состава фоновых и двучленных почв на территории полигона, %

Горизонт	Песок 0.05–2.0 мм		Пыль 0.002–0.05 мм		Глина <0.002 мм		Физическая глина <0.01 мм	
	$\bar{X}$	s	$\bar{X}$	s	$\bar{X}$	s	$\bar{X}$	s
Фоновые почвы ($n = 10$)								
AY	26.5	7.7	60.6	8.5	12.9	2.1	29.8	3.8
AEL	21.5	5.2	8.5	4.0	11.1	1.9	29.4	1.7
ELg	21.5	5.3	61.7	5.1	8.1	2.2	24.7	3.1
BEL(g)	22.5	9.8	63.7	8.2	14.2	4.7	30.1	5.5
BT(g)	31.8	11.6	71.9	6.4	22.1	6.5	38.3	8.6
D	66.9	15.1	70.4	13.1	6.8	3.0	17.2	8.1
Двучленные почвы ($n = 5$)								
AY*	29.8	—	58.7	—	11.5	—	26.2	—
AEL	24.3	4.6	64.2	3.0	11.5	2.9	26.6	3.0
ELg	28.4	12.4	64.8	11.9	6.8	0.7	21.9	10.0
BEL(g)	40.8	10.9	48.4	9.1	10.9	2.5	24.3	4.7
BT(g)	55.8	8.1	26.8	8.5	17.4	0.5	27.5	3.3

Примечание. Горизонт AY выражен в 1 из 5 профилей. $\bar{X}$ – среднее, s – стандартное отклонение, n – размер выборки.

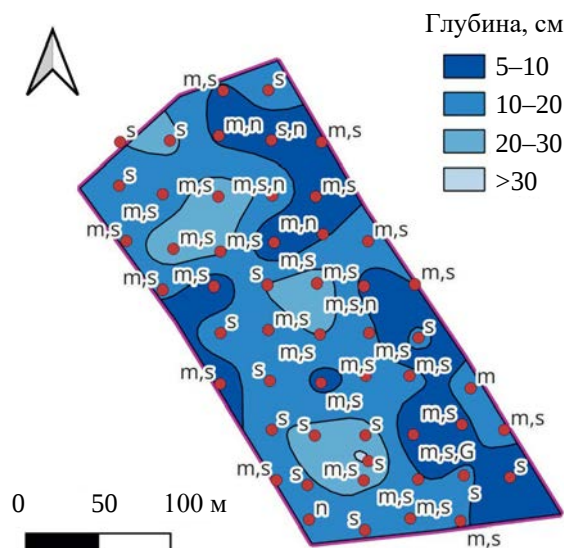


Рис. 2. Верхняя граница проявления признаков оглеения (см) и выраженность оглеения: s — примазки, m — пятна, n — конкреции, G — глеевый горизонт.

подтипов: языковатые, контактно-осветленные, псевдофибровый, грубогумусированный. На уровне видов почвы подразделяются: по мощности горизонт АУ — на маломощные (абсолютно преобладают) и среднемощные (два профиля); по нижней границе элювиального горизонта — неглубоко- и глубоководзолистые; по глубине проявления оглеения — поверхностно-, профильно- и контактно-глееватые. На уровне разновидностей по гранулометрическому составу нижней части профиля выделяются супесчаные, легко-, средне- и тяжелосуглинистые.

Попытка представить структуру почвенного покрова в границах исследовательского полигона сделана на рис. 3. Частота расположения точек отбора позволяет оценить таксономическое разнообразие почв, но не позволяет провести четкие границы между почвенными разностями, в связи с чем для перехода от точек к площади были использованы полигоны Вороного, с объединением одинаковых смежных почвенных разностей в один контур.

Всего на уровне разновидностей выделено 18 почвенных разностей, формирующих 41 элементарный почвенный ареал. Таким образом, представлена сложная микрокомбинация, в которой дерново-подзолистую маломощную профильно-глееватую легкосуглинистую почву на тяжелых моренных суглинках можно рассматривать как фоновую.

Запасы углерода в подстилках и почвах. В большинстве случаев подстилки отличаются небольшой мощностью и, по классификации Богатырева [3], относятся к деструктивному типу (недифференцированный опад прошлых лет). В микропонижениях или на плоских бессточных участках, заселенных

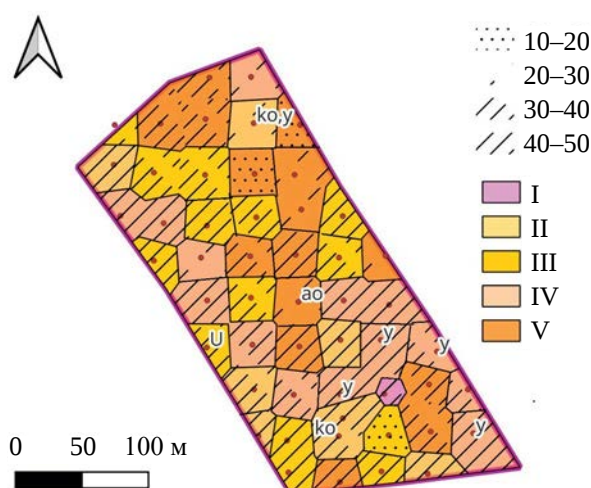


Рис. 3. Таксономическое разнообразие почв исследовательского полигона. I — дерново-глееподзолистая среднемощная псевдофибровая, Gleyic Stagnic Albic Dystric Retisol (Humic, Ferric); II — дерново-неглубоководзолистая маломощная поверхностно-глееватая, Epigleyic Albic Dystric Retisol (Ochric), albic layer above 20 cm; III — дерново-неглубоководзолистая маломощная профильно-глееватая, Amphigleyic Albic Dystric Retisol (Ochric), albic layer above 20 cm; IV — дерново-глубоководзолистая маломощная поверхностно-глееватая, Epigleyic Albic Dystric Retisol (Ochric), albic layer below 20 cm; V — дерново-глубоководзолистая маломощная профильно-глееватая, Amphigleyic Albic Dystric Retisol (Ochric), albic layer below 20 cm. Буквенные обозначения: ao — грубогумусированная, Histic Gleyic Stagnic Albic Dystric Retisol; ko — контактно-осветленная, Stagnic Albic Dystric Retisol; y — языковатая, Glossic Gleyic Albic Dystric Retisol; U — дерново-глееподзолистая среднемощная, Gleyic Albic Dystric Retisol (Humic). Цифрами обозначен процент физической глины в составе горизонта ВТ.

сфагновыми мхами, формируются подстилки ферментативного типа мощностью 3–5 см (имеются 1–2 ферментативных подгоризонта), реже — гумифицированного типа (с наличием однородного темноокрашенного подгоризонта) мощностью 6–9 см (рис. 4а). Такие подстилки представляют собой тонкий слой торфа слабой и средней степени разложения, однако, поскольку его мощность не достигает 10 см, их нельзя отнести к торфянистым горизонтам.

Пространственное распределение запасов углерода подстилок имеет тенденцию к повышению в пониженной северо-западной части полигона; на этом фоне точечно выделяются почвы замкнутых микропонижений. Максимальные запасы подстилок отмечаются в почвах, сформированных во временно переувлажненных микропонижениях, занятых сфагновыми мхами (рис. 4б). Запасы углерода подстилок в таких профилях выходят за пределы

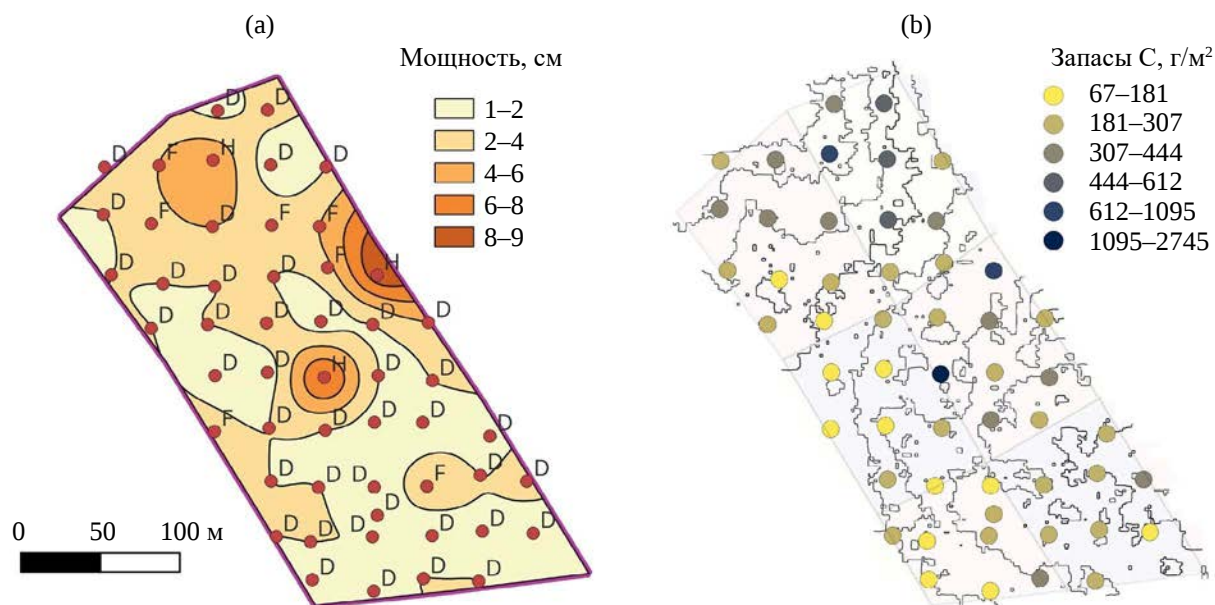


Рис. 4. Мощность и типы подстилок в границах исследовательского полигона (а) и запасы углерода в подстилках (б). D – подстилки деструктивного типа, F – ферментативного типа, H – гумифицированного типа.

тройного стандартного отклонения, в связи с чем эти три профиля не были включены в регрессионный анализ.

Мощности подстилок, а соответственно и запасы варьируют значительно, коэффициент вариации превышает 40% (табл. 2). При этом все подстилки характеризуются близким содержанием углерода и широким отношением C/N, что связано со слабой степенью их минерализации во всех изученных профилях.

Оторфованные подстилки гумифицированного типа отличаются более высоким содержанием углерода, но более узким отношением C/N, что может указывать на меньшую активность почвенных микроорганизмов, участвующих в круговороте азота.

В минеральной части профиля основные запасы C сосредоточены в верхних 20 см. Содержание

общего C по генетическим горизонтам приведено в табл. 3. Видно, что значительно варьируют как мощности горизонтов, так и содержание в них углерода. Соответственно, в зависимости от сочетания горизонтов разной мощности изменяется их вклад в общий запас углерода в разных слоях. Наибольшее варьирование по мощности выявлено для гумусово-аккумулятивного горизонта АУ.

Запасы углерода по слоям минеральной почвы представлены в табл. 4. На верхние 10 см приходится 53% общего запаса. Нижние горизонты, несмотря на низкое содержание углерода, также вносят заметный вклад в общую аккумуляцию углерода почвами. Больше всего варьирует запас углерода в слое 10–30 см, что связано с отношением мощности горизонтов, его слагающих: нижней части переходного горизонта AEL и элювиального ELg.

Таблица 2. Варьирование запасов углерода в подстилках

Параметр	Маломощные подстилки ($n = 49$)			Мощные оторфованные подстилки ($n = 3$)		
	$\bar{X}$	s	$V, \%$	$\bar{X}$	s	$V, \%$
Мощность горизонта, см	2.1	0.9	42.8	7.5	1.8	24.0
Запас подстилок, г/м ²	664	272	41.0	3526	2061	58.4
Запас C в подстилках, г/м ²	274	124	45.1	1623	972	59.9
Содержание общего C, %	40.7	4.4	10.8	45.8	1.1	2.4
C/N	30.8	4.0	13.0	25.1	1.1	4.4

Примечание. $\bar{X}$ – среднее, s – стандартное отклонение, V – коэффициент вариации, n – размер выборки.

Таблица 3. Содержание общего углерода в генетических горизонтах дерново-глееподзолистых почв ($n = 49$)

Горизонт	Мощность горизонта			$C_{\text{общ}}, \%$		
	$\bar{X}$	s	$V, \%$	$\bar{X}$	s	$V, \%$
AY	4.9	2.7	56.0	4.99	1.35	27.00
AEL	10.4	3.1	30.3	2.19	0.69	31.53
ELg	15.9	4.2	26.5	0.47	0.26	55.09
BELg	11.4	5.4	47.6	0.22	0.04	19.40
BT(g)	43.3	8.6	19.9	0.22	0.05	22.98

Примечание. $\bar{X}$ – среднее, s – стандартное отклонение, V – коэффициент вариации.

Таблица 4. Запасы углерода в слоях почвы, г/м² ($n = 49$)

Слой, см	$\bar{X}$	s	$V, \%$	Доля от общего запаса, %
0–10	3274	746	22.8	53.0
10–30	2077	825	39.7	33.7
30–50	821	175	21.3	13.3

Пространственное распределение запасов углерода в слоях 0–10 и 0–50 см не показывает какой-либо четкой закономерности, за исключением приуроченности максимального накопления углерода к наиболее выраженным микропонижениям.

Факторы, определяющие варьирование запасов углерода. Расчет описательных статистик для исследуемых почвенных показателей показал, что после исключения трех объектов с исключительно высоким запасом углерода в подстилке их

статистическое распределение близко к нормальному (дополнительные материалы, табл. S1).

Анализ парной корреляции между значениями характеристик почв, растительности и рельефа показал, что почти все коэффициенты корреляции по модулю не превышают 0.4. С учетом объема выборки [14], критическое значение коэффициента корреляции при $n = 49$ и $P = 0.95$ составляет 0.282, следовательно, большинство зависимостей является статистически значимыми. Однако данный метод не позволил выделить ведущие факторы неоднородности запасов углерода в подстилках и почвах.

Метод главных компонент позволил разделить весь массив объектов на две группы, отличающиеся по содержанию физической глины в иллювиальной части профиля: (1) супеси и легкие суглинки, (2) средние и тяжелые суглинки.

Множественный регрессионный анализ также выделяет гранулометрический состав почвообразующих пород среди наиболее значимых факторов, определяющих общий запас углерода в профиле. Помимо гранулометрического состава важным оказывается наличие и мощность горизонта AY; заметный вклад вносят свойства подстилки, определяющие условия жизни почвенной микробиоты – кислотность и относительная обогащенность азотом.

Уравнение множественной линейной регрессии для запаса C в слое 0–50 см выглядит как

$$y = 1.23X_1 - 54.10X_2 + 135.94X_3 + 1281.55X_4 + 46.73X_5 - 7.55X_6 - 2973.36,$$

где y – запас C в слое 0–50 см (г/м²). Коэффициент множественной регрессии уравнения $R^2 = 0.75$, значим на уровне 0.05.

Расшифровка значений переменных, уровень значимости и их вклад в варьирование запасов углерода приведены в табл. 5. Таблица содержит

Таблица 5. Переменные уравнения множественной линейной регрессии

Переменная	Показатель	Уровень значимости	Вклад каждой переменной (коэффициент β), %
X_1	Запас углерода в слое 0–10 см	0.0001	34
X_2	Содержание физической глины в горизонте BT, %	0.0003	18
X_3	Мощность горизонта AY, см	0.0003	16
X_4	pH солевой вытяжки подстилки	0.0043	14
X_5	Отношение C/N в подстилке	0.0181	10
X_6	Доля бореальных видов в проективном покрытии напочвенного покрова, %	0.0470	8

Примечание. В случае отсутствия горизонта AY X_3 принят равным 0.

стандартизованные коэффициенты β , для удобства выраженные в процентах. Это коэффициенты, которые оцениваются по стандартизованным данным, поэтому величины коэффициентов β позволяют сравнить вклады каждого предиктора (X) в предсказание отклика (y).

ОБСУЖДЕНИЕ

На сравнительно небольшой площади исследовательского полигона была выявлена большая пестрота почв, в том числе на уровне подтипов. Однако для оценки способности почв депонировать углерод важны не все таксономические различия. В частности, не имеют существенного значения разделение на виды по глубине оподзоливания или характеру оглеения, выделение контактно-оглеенных или языковатых подтипов. Поэтому изучение собственно структуры почвенного покрова полигона с этой точки зрения имеет подчиненное значение. Более важным представляется вопрос об уровне (детальности) оценки неоднородности содержания и запасов почвенного углерода. Модель динамики насаждений FORRUS-S работает с квадратными пространственными ячейками с длиной стороны 16.7 м [24]; экстраполяцию значений, сделанную с помощью инструментов пространственного анализа, можно считать соответствующей такому масштабу. Детализация на уровне тессер, размер которых сопоставим с диаметром кроны (5–10 м), для задач моделирования представляется излишней.

Удобным инструментом для оценки неоднородности почвенных свойств является геопрограммный анализ. Цифровая модель рельефа позволяет выделить элементы микрорельефа, в границах которых проявляются начальные стадии торфообразования и повышенная аккумуляция углерода в подстилках и почвах. Предполагаем, что продолжающееся торфобразование со временем приведет к формированию торфянисто-подзолистых глеевых почв, контрастность почвенных свойств между условно дренированными и бессточными элементами микрорельефа возрастет.

На остальной, условно дренированной территории, аккумуляция углерода определяется сочетанием целого ряда внешних (литогенных и фитогенных) факторов и собственно почвенных свойств.

Гранулометрический состав обычно рассматривается как фактор локального, но не внутрициклического уровня [18]. Однако в случае исследуемой территории (характерной для восточного Подмосковья в целом) неоднородность литологического состава моренно-водноледниковых равнин проявляется в масштабе десятков или первых сотен метров.

Больше всего корреляционных связей замкнуто на фитомассу напочвенного покрова. При этом фитомасса сама по себе определяется рядом параметров: долей бореальных видов, расстоянием от центра кроны, суммой площадей сечений и долей ели в древостое.

Состав и фитомасса живого напочвенного покрова, наряду с составом древесного опада, определяют качество опада и скорость разложения подстилки. Так, в бореальных лесах отмечалось значительное увеличение запасов углерода, когда вклад разнотравья в общее проективное покрытие напочвенного покрова превышал 10% [33]. Это может быть справедливо и в случае полигона, где хвойный опад смягчается органическим материалом бореального или, реже, неморального разнотравья. Ранее для условий Подмосковья было показано, что на характер лесных подстилок наибольшее влияние оказывают видовое разнообразие напочвенного покрова, сравнительное долевое участие олиготрофных бореальных и нитрофильных видов, и в целом трофность мест обитания [17].

Таким образом, напочвенный покров в качестве предиктора оказывается более информативным, чем состав и сомкнутость древесного полога, что и подтверждает множественный регрессионный анализ.

Обращает на себя внимание отсутствие статистической зависимости между запасами углерода в подстилках и в почвах. Вероятно, генетическая связь между ними была нарушена. Поскольку лес имеет искусственное происхождение, поверхность почв была повреждена при рубке и создании лесных культур; следовательно, современные подстилки существенно моложе, чем минеральные горизонты. На разновозрастность почв и их отдельных горизонтов как характерную черту лесных биогеоценозов указывал Карпачевский [7].

В целом невысокие коэффициенты корреляции можно объяснить несколькими причинами: (а) связи между показателями нелинейные или опосредованные; (б) рубка спелого леса и создание на его месте лесных культур привела к нарушениям верхних горизонтов (подстилки и, возможно, местами АУ) и к разрыву генетического единства профиля; (в) частота расположения точек отбора может быть недостаточна, чтобы выявить закономерности, связанные с неоднородностью древесного полога; (г) влияние фитогенных полей деревьев прослеживается слабо, так как с одной стороны, с момента смыкания полога прошло не более 60 лет, а с другой – насаждение высокополнотное, кроны, а следовательно, и фитогенные поля деревьев разных пород перекрываются.

Наиболее значимыми для вариативности запасов углерода оказываются собственно почвенные свойства, которые нельзя использовать в качестве

предикторов запасов углерода при дистанционных исследованиях. Из внешних по отношению к почвам факторов определенное значение имеют формы микрорельефа (геоморфоны), фитомасса и состав напочвенного покрова.

Более 50% запаса углерода в дерново-подзолистых глееватых почвах исследовательского полигона МГТУ им. Н.Э. Баумана приходится на верхние 10 см почвы, что делает их уязвимыми при возможной хозяйственной деятельности. Сходные данные получены для других объектов Московской области, в частности, Звенигородской биостанции МГУ [8].

Нижние горизонты, несмотря на низкое содержание углерода, вносят заметный вклад в общую аккумуляцию углерода почвами, доля слоя 30–50 см составила 13% от общего запаса. На значение этого слоя для аккумуляции С в малонарушенных буковых лесах указывают авторы [32]. Следовательно, моделирование динамики углерода в лесных почвах должно производиться, как минимум, для полуметровой толщи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Создание полноценной цифровой модели лесной экосистемы предполагает моделирование неоднородности выдела и ее влияние на динамику насаждения.

При оценке внутриценотической неоднородности накладываются факторы разного масштаба: более крупные контуры задаются формами рельефа и составом почвообразующих пород; на их фоне проявляется неоднородность, связанная с формами микрорельефа (блюдца), породным составом древостоя и освещенностью, которая влияет на состав и продуктивность напочвенного покрова, состав и скорость разложения подстилки. Внутренняя структура биоценоза влияет на его долгосрочную динамику.

Факторы, определяющие углеродный баланс лесных почв, действуют разнонаправленно, что осложняет определение предикторов содержания С в почвах. В масштабе полигона четким предиктором служат отрицательные формы микрорельефа, где формируются почвы с оторфованной подстилкой.

На остальной территории появляется комплексное воздействие состава почвообразующих пород, влияющего на кислотно-основные свойства подстилки и верхних горизонтов почвы, состава и структуры древостоя, в первую очередь, участия ели — через качество опада и условия освещенности.

Детальное картографирование всех компонентов биогеоценоза дает возможность моделировать процессы роста древостоя, отпада, поступления органического вещества в почвы и его дальнейшей

трансформации с учетом выявленной пространственной неоднородности. Выявленные факторы, определяющие запасы углерода в почвах, позволяют сформировать сценарии моделирования, направленные на разработку мероприятий по увеличению аккумуляции углерода в лесных экосистемах через изменение структуры растительности.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Представленные в настоящей публикации исследования являются частью НИР “Создание прототипа цифрового двойника локального участка леса как элемента системы климатического мониторинга” в рамках стратегического проекта “BaumanGoGreen” и финансировались Министерством науки и высшего образования РФ.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в ходе выполнения работы и публикации результатов исследований.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн-версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X24110032>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Басевич В.Ф. Неоднородность подзолистых почв: генезис, методологические и методические аспекты изучения (обзор) // Вестник Моск. Ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2022. № 3. С. 20–29.
2. Бахмет О.Н., Медведева М.В., Мошкина Е.В., Ткаченко Ю.Н., Мамай А.В., Новиков С.Г., Мошников С.А., Тимофеева В.В., Карпечко А.Ю. Пространственная вариабельность свойств подзолов в зависимости от растительных микрогруппировок в сосняке брусничном // Лесоведение. 2022. № 1. С. 47–60.
3. Богатырев Л.Г. О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3. С. 118–127.
4. Гаврилюк Е.А., Кузнецова А.И., Горнов А.В. Геопространственное моделирование содержания и запасов азота и углерода в лесной подстилке на основе разнотемпературных спутниковых изображений Sentinel-2 // Почвоведение. 2021. № 2. С. 168–182.
5. Грабарник П.Я., Чертов О.Г., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Быховец С.С., Фролов П.В. Интеграция имитационных

- моделей для комплексной оценки экосистемных услуг лесов: методические подходы // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 2. С. 488–499.
6. Канев А.И., Якубов А.Р., Чумаченко С.И., Терехов В.И. Создание прототипа цифрового двойника локального участка леса как элемента системы климатического мониторинга // ENVIROMIS 2022: Международная конференция и школа молодых ученых по измерениям, моделированию и информационным системам для изучения окружающей среды. Томск, 12–17 сентября 2022 г. Томск, 2022. С. 423–442.
7. Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с.
8. Копцик Г.Н., Копцик С.В., Куприянова Ю.В., Кадулин М.С., Смирнова И.Е. Оценка запасов углерода в почвах лесных экосистем как основа мониторинга климатически активных веществ // Почвоведение. 2023. № 12. С. 1686–1702. <https://doi.org/10.31857/S0032180X23601329>
9. Кузнецова А. И. Влияние растительности на запасы почвенного углерода в лесах (обзор) // Вопросы лесной науки. 2021. Т. 4. № 4. С. 95. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-2021-44-95>
10. Кузнецова А.И., Лукина Н.В., Тихонова Е.В., Горнов А.В., Смирнов В.Э., Горнова М.В., Гераськина А.П., Шевченко Н.Е., Тебенькова Д.Н., Чумаченко С.И. Аккумуляция углерода в песчаных и суглинистых почвах равнинных хвойно-широколиственных лесов в ходе послерубочных восстановительных сукцессий // Почвоведение. 2019. № 7. С. 803–815.
11. Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва–растительность // Лесоведение. 2010. № 5. С. 445–456.
12. Методические указания по количественному определению объема поглощения парниковых газов. Раздел IV. Проведение экспериментальных измерений запасов углерода в пулах подстилки и почвы на землях, предназначенных для лесовосстановления. Минприроды, 2017.
13. Полевой определитель почв. М.: Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
14. Самсонова В.П., Мешалкина Ю.Л. Часто встречающиеся неточности и ошибки применения статистических методов в почвоведении // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2020. № 102. С. 164–182. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2020-102-164-182>
15. Самсонова В.П., Мешалкина Ю.Л., Добровольская В.А., Кондрашкина М.И., Дядькина С.Е., Филиппова О.И., Кротов Д.Г., Морозова Т.М., Красильников П.В. Исследование неопределенности оценок запасов органического углерода в масштабах угодий // Почвоведение. 2023. № 11. С. 1437–1449. <https://doi.org/10.31857/S0032180X23600725>
16. Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д. Оценка внутри-биогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // Почвоведение. 2020. № 1. С. 31–43. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2001013X>
17. Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырёв Л.Г. Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмосковья (на примере УОПЭЦ “Чашниково”) // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, Почвоведение. 2017. № 4. С. 11–20.
18. Фридланд В.М. Структура почвенного покрова. М.: Мысль, 1972. 423 с.
19. 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>
20. Шанин В.Н., Фролов П.В., Припутина И.В. и др. Моделирование динамики лесных экосистем с учетом их структурной неоднородности на разных функциональных и пространственных уровнях // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 3. С. 96–289. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-112>
21. Щепашенко Д. Г., Мухортова Л. В., Швиденко А. З., Ведрова Э. Ф. Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2013. № 2. С. 123–123.
22. Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E., Shashkov M. Romul_Hum – A model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity // Ecological Modelling. 2017. V. 345. P. 125–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.10.024>
23. Chertov O., Shaw C., Shashkov M., Komarov A., Bykhovets S., Shanin V., Grabarnik P., Frolov P., Kalinina O., Pripulina I., Zubkova E. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. III. Parameterisation of earthworm activity // Ecological Modelling. 2017. V. 345. P. 140–149. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.06.013>
24. Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D. V. Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous – Broad-leaved forests // Ecological Modelling. 2003. V. 170. P. 345–361. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00238-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00238-2)
25. Conrad O., Bechtel B., Bock M., Dietrich H., Fischer E., Gerlitz L., Wehberg J., Wichmann V., Böhner J. System for automated geoscientific analyses (SAGA) v. 2.1.4 // Geoscientific Model Development. 2015. V. 8. P. 1991–2007. <https://doi.org/10.5194/gmd-8-1991-2015>

26. Donato G., Belongie S. Approximation Methods for Thin Plate Spline Mappings and Principal Warps // Computer Vision – ECCV 2002: 7th European Conference on Computer Vision, Copenhagen, Denmark, May 28–31, 2002, Proceedings. Part III. Lecture Notes in Computer Science. Heidelberg: Springer-Verlag, 2002. P. 21–31.
27. Framstad E., Wit H., Mäkipää R., Larjavaara M., Vesterdal L., Karlton E. Biodiversity, carbon storage and dynamics of old northern forests. Copenhagen: Nordic Council of Ministers, 2013. 130 p.
28. Fujisaki K., Chapuis-Lardy L., Albrecht A., Razafimbelo T., Chotte J.L., Chevallier T. Data synthesis of carbon distribution in particle size fractions of tropical soils: Implications for soil carbon storage potential in croplands // Geoderma. 2018. V. 313. P. 41–51.
29. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. International Union of Soil Sciences (IUSS), Vienna, Austria. 2022. 236 p.
30. Jasiewicz, J., Stepinski, T. Geomorphons – a pattern recognition approach to classification and mapping of landforms // Geomorphology. 2013. V. 182. P. 147–156. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.11.005>
31. Komarov A., Bykhovets S., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E., Chertov O., Shaw C., Nadporozhskaya M. ROMUL_HUM model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // Ecological Modelling. 2017. V. 345. P. 113–124.
32. Leuschner C., Feldmann E., Pichler V., Glatthorn J., Hertel D. Forest management impact on soil organic carbon: A paired-plot study in primeval and managed European beech forests // Forest Ecol. Managem. 2022. V. 512. P. 120163. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120163>
33. Lukina N., Kuznetsova A., Tikhonova E., Smirnov V., Danilova M., Gornov A., Bakhmet O., Kryshen A., Tebenkova D., Shashkov M., Knyazeva S. Linking Forest Vegetation and Soil Carbon Stock in Northwestern Russia // Forests. 2020. V. 11. P. 979.
34. Mayer M., Prescott C.E., Abaker W.E., Augusto L., Cécillon L., Ferreira G.W., Vesterdal L. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis // Forest Ecol. Managem. 2020. V. 466. P. 118–127.
35. Maynard J.J., Johnson M.G. Uncoupling the complexity of forest soil variation: Influence of terrain indices, spectral indices, and spatial variability // Forest Ecol. Managem. 2016. V. 369. Pp. 89–101. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.018>
36. Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. // Science. 2011. V. 333. P. 988–993.
37. Prendes, C., Cabo, C., Ordoñez, C., Majada, J., Canga E. An algorithm for the automatic parametrization of wood volume equations from Terrestrial Laser Scanning point clouds: application in Pinus pinaster // GIScience and Remote Sensing. 2021. V. 58. P. 1130–1150. <https://doi.org/10.1080/15481603.2021.1972712>
38. Schrumpp M., Schulze E.D., Kaiser K., Schumacher J. How accurately can soil organic carbon stocks and stock changes be quantified by soil inventories? // Biogeosciences. 2011. V. 8. P. 1193–1212.
39. Wang B., Liu D., Yang J., Zhu Zh., Darboux F., Jiao J., An Sh. Effects of forest floor characteristics on soil labile carbon as varied by topography and vegetation type in the Chinese Loess Plateau // Catena. 2021. V. 196. P. 104825. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104825>

Evaluation of Spatial Heterogeneity of Soil Properties in the Organization of Carbon Stocks Monitoring on Forest Ecosystems

V. V. Kiseleva^{1, *}, V. N. Karminov¹, S. I. Chumachenko¹,
A. Yu. Agoltsov¹, and E. M. Mitrofanov¹

¹Bauman Moscow State Technical University, Mytishchi Branch, Mytishchi, 141005 Russia

*e-mail: vvkiseleva@bmstu.ru

A research polygon with the area of 15 ha was established as an object of climatic monitoring in 2022 in Shchelkovsky district of Moscow region. Within the polygon, representing one forest survey unit, a high taxonomic diversity of soil cover was revealed: 18 taxonomic unit of various hierarchical levels, from subtype to variation. Microrelief is regarded as a leading factor of carbon stock diversity: soils of drainless micro-depressions under sphagnum moss cover significantly differ from the main sampling by carbon

stock in litter and upper 10 cm of soil. For the greater part of the polygon, the most important factors determining carbon stock are the percent of physical clay in the subsoil, the composition and phytomass of forbs. The largest coefficient of variation of C stocks (40%) was obtained for the layer 10–30 cm and is related, first of all, to the variation of thickness of incorporated soil horizons. The geospatial analysis allows us to make spatial evaluation of soil properties diversity, model and forecast soil carbon stock dynamics considering spatial heterogeneity of the territory. Detecting the factors controlling soil carbon stocks would be helpful in the formulation of modelling scenarios; the latter simulate the activities aimed at the increase in carbon accumulation in forest ecosystems via the management of vegetation structure.

Keywords: soil organic carbon, geospatial analysis, factors of diversity, Gleyic Albic Dystric Retisols, forest litter

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ ЕСТЕСТВЕННО РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.4, 631.41, 631.461

ЗАПАСЫ УГЛЕРОДА И АЗОТА, МИКРОБНАЯ АКТИВНОСТЬ ГУМУСОВОГО ГОРИЗОНТА СУГЛИНИСТЫХ ПОЧВ ПОСЛЕ МАССОВОГО ВЕТРОВАЛА В ШИРОКОЛИСТВЕННОМ ЛЕСУ ЗАПОВЕДНИКА “КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ”

© 2024 г. Л. Г. Ханина^{а, *} (<https://orcid.org/0000-0002-8937-5938>),
К. В. Ивашенко^б (<https://orcid.org/0000-0001-8397-158X>),
В. Э. Смирнов^{а, с} (<https://orcid.org/0000-0003-4918-3939>),
М. В. Бобровский^б (<https://orcid.org/0000-0002-3379-368X>)

^аИнститут математических проблем биологии РАН — филиал Института прикладной математики
им. М. В. Келдыша РАН, ул. проф. Виткевича, 1, Пущино, 142290 Россия

^бИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН — обособленное подразделение
ФИЦ ПНЦБИ РАН, ул. Институтская, 2, Пущино, 142290 Россия

^сЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, 84/32с14, Москва, 117997 Россия

*e-mail: khanina.larisa@gmail.com

Поступила в редакцию 01.03.2024 г.

После доработки 03.06.2024 г.

Принята к публикации 04.06.2024 г.

Вклады ветровалов и крупных древесных остатков (валежа) в динамику органического вещества почвы весьма противоречивы и недостаточно изучены. Вместе с тем ветровалы — это естественные нарушения, частота которых по прогнозным оценкам будет возрастать в связи с глобальным изменением климата. Оценивали влияние массового ветровала, а именно валежных стволов и окон в пологе леса, на содержание и запасы общих С и N, а также на микробную активность почв на покровных лёссовидных суглинках в мезофитном многовидовом широколиственном лесу. Исследовали дерново-подзолистые и серые почвы (Retisols и Luvisols по классификации WRB) на массовом ветровале через 15 лет после катастрофического события. Отбор почвенных проб проводили из верхнего 5 см слоя горизонта А в трех биотопах: (1) под лежащим стволом, (2) на расстоянии 50–70 см от ствола на участке, свободном от валежа, и (3) в фоновом лесу, не нарушенном ветровалом. Использовали серию однофакторных дисперсионных анализов и попарный критерий Геймса–Хауэлла для оценки влияния вида упавшего дерева и трех типов биотопов на содержание и запас С и N, их отношение, микробные характеристики, значения pH, а также влажность и плотность почвы. Содержание и запасы С и N, микробная активность и влажность почвы оказались наибольшими на участке массового ветровала, свободном от лежащих стволов. Оценки почв под валежными стволами в основном были близки к оценкам фонового леса. Сделан вывод, что на суглинистых почвах окна в пологе леса и валеж, возникшие в результате массового ветровала, оказывают значительное влияние на почвенные характеристики.

Ключевые слова: крупные древесные остатки (валеж), дерново-подзолистые почвы, серые почвы, базальное дыхание, микробная биомасса, критерий Геймса–Хауэлла

DOI: 10.31857/S0032180X24110046, **EDN:** JOTCVK

ВВЕДЕНИЕ

Катастрофическими (массовыми) ветровалами называют массовое падение деревьев на достаточно большой территории, выделяемой на

ландшафтном уровне, в результате сильных ветров, шквалов и смерчей [19, 27, 35, 58, 75]. Ветровалы как массовые, так и единичные, приводят к увеличению запасов древесного детрита и существенным изменениям характеристик почвенного

покрова [2, 7, 8, 54]. Оценки вкладов ветровалов и валежа в циклы биофильных элементов, баланс углерода, динамику органического вещества почвы весьма противоречивы [10, 24, 33, 38, 41, 47, 54, 60, 64, 67, 73]. Вероятно, это связано с разнообразием типов почв [63, 69], различным составом лесных сообществ [55], а также с разнообразием биотопов и микросайтов разной природы и размера внутри ветровала [3]. Среди последних можно выделить: валежные стволы, ветровально-почвенные комплексы (ВПК), образующиеся при падении деревьев с выворачиванием корневой системы, а также окна в пологе леса, свободные от валежин и ВПК. Всесторонние исследования влияния перечисленных факторов на количество и качество органического вещества почвы крайне актуальны в связи с важностью корректной оценки запасов почвенного углерода в лесных экосистемах.

Исследованию воздействий ветровалов на почвы в равнинных широколиственных лесах, по сравнению с бореальными и горными лесами, посвящено не так много работ [1, 24, 26, 33, 34, 37, 60], что может быть следствием относительной редкости этих лесов (их малой площади). Однако в условиях потепления климата площадь широколиственных лесов может заметно увеличиваться за счет неморализации лесных территорий, занятых в настоящее время бореальными лесами [52, 59], что дополнительно определяет важность и актуальность их изучения.

Цель работы — оценка влияния массового ветровала, а именно валежных стволов и окон в пологе леса, на содержание и запасы С и N, а также на микробную активность почв на покровных суглинках в мезофитном широколиственном лесу.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в заповеднике “Калужские засеки”, расположенном в восточно-европейском регионе зоны широколиственных лесов в пределах Русской платформы на севере Среднерусской возвышенности [17]. Климат региона умеренно-континентальный. Среднегодовая температура с 1991 по 2020 гг. составила 5.9°C, а с 2006 по 2020 гг. 6.3°C [6; станция Сухиничи, 65 км от района исследования]. Среднегодовое количество осадков, рассчитанное с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов, с 1991 по 2015 гг. составило 662 мм [12].

Ландшафт местности представляет собой холмистую равнину с высотами 150–250 м над ур. м. и максимальной высотой 275 м, густо расчлененную балками и оврагами. Дочетвертичные отложения представлены раннемеловыми глинами, песками и песчаниками. Мощность четвертичных отложений составляет 10–20 м, преобладают флювиогляциальные отложения среднего плейстоцена

и позднелепестовые лёссово-почвенные отложения [16]. В соответствии с почвенно-экологическим районированием 2013 г. [22] участок относится к Тульскому округу серых, светло-серых и темно-серых лесных тяжелосуглинистых и суглинистых почв на лёссовидных отложениях Среднерусской провинции серых лесных почв. По данным почвенно-географического районирования Нечерноземья [23] территория заповедника находится на стыке Среднерусской провинции серых лесных почв и Среднерусской южнотаежной провинции дерново-подзолистых среднегумусированных почв. По данным полевых исследований [2, 3, 18] почвенный покров заповедника характеризуется большим разнообразием автоморфных почв: на песчаных почвообразующих породах наиболее широко распространены дерново-подзолы, а на суглинистых породах — дерново-подзолистые и серые почвы; внутри ареалов дерново-подзолистых и серых почв встречаются темногумусовые почвы [4].

Массовый ветровал произошел на Южном участке заповедника летом 2006 г. вследствие ураганного ветра, сопровождавшегося мощным грозовым ливнем, местами с градом. В спутниковой базе данных по ветровальным событиям в лесах европейской части России ветровал идентифицирован под номером 246 [65]. С помощью космических снимков и наземного картографирования в [5] было определено, что ветровалом был поврежден 291 участок площадью от 0.04 до 51 га при общей площади поврежденных лесов 285 га. Старовозрастные и перестойные дубравы (многовидовые широколиственные леса с доминированием дуба черешчатого (*Quercus robur*)) практически не были затронуты ветровалом; в основном пострадали средневозрастные и приспевающие древостои с заметным участием широколиственных видов, но с доминированием мелколиственных видов деревьев — осины обыкновенной (*Populus tremula*) и берез бородавчатой и пушистой (*Betula pendula* и *B. pubescens*) [5]. Лесохозяйственные мероприятия после ветровала в заповеднике не проводились. Для научных исследований в 2010 г. заложено пять пробных площадей (от 600 до 1600 м²) на пяти участках ветровала в местах распространения флювиогляциальных песков и покровных суглинков. Доля площади, занятой буграми и западинами ВПК на пробных площадях, составила от 6 до 25%; валеж (крупные древесные остатки диаметром от 5 см), как правило, занимал большее пространство — от 17 до 32% исследованной территории [5] (рис. 1). Запас валежа в 2010 г. варьировал от 198 до 463 м³/га при среднем значении 344 (47) м³/га (в скобках указано стандартное отклонение).

Сбор полевого материала для исследования влияния массового ветровала на свойства суглинистых почв проводили в августе 2021 г. на участке

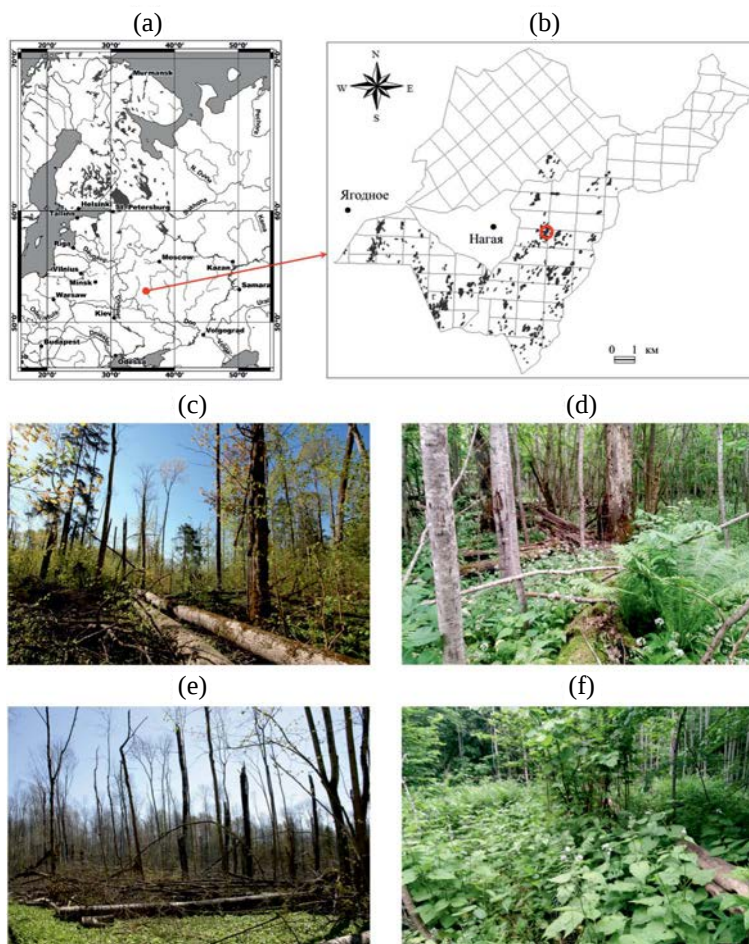


Рис. 1. Расположение района исследования (а), схема расположения участков массового ветровала на Южном участке заповедника (б) с указанием места исследования (красный круг). Фотографии исследуемого участка в 2007 (с, е) и 2021 (д, ф) гг. Автор фотографий – М.В. Бобровский.

ветровала, расположенном недалеко от деревни Нагая (рис. 1; пробная площадь 4 в [5]). Размер участка в 2009 г. 100 × 650 м. Участок расположен на пологом склоне водораздела рек Мошок (бассейн р. Ока) и Дубенка (бассейн рек Вытебети и Жиздры). Почвенный покров представлен сочетаниями дерново-подзолистых и серых почв при преобладании первых (Retisols и Luvisols по классификации WRB [44]) на покровных лёссовидных суглинках. Неоднородности на участке в большей степени связаны с микрорельефом, сформированным в последние столетия за время относительно свободного развития леса, а также в результате падения деревьев и формирования ВПК при массовом ветровале. Почвы являются мюллеревыми по типу гумуса; разложение опада происходит достаточно быстро: летом опад либо отсутствует, либо встречается только свежий, текущего года.

Участок ветровала и фоновый лес, его окружающий, представляют собой широколиственный

лес с доминированием осины, ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*), с участием кленов остролистного и полевого (*Acer platanoides* и *A. campestre*), дуба, вяза шершавого (*Ulmus glabra*), березы бородавчатой и с небольшим присутствием липы мелколистной (*Tilia cordata*) и ели европейской (*Picea abies*). По описанию [49], растительность на участке близка к ассоциации *Aceri campestris-Tilietum cordatae* ass. nov. hoc loco [11], которую отличает присутствие клена полевого, бересклета европейского (*Euonymus europaea*) и черемши (*Allium ursinum*). В 1999 г. возраст деревьев в верхнем ярусе, по данным лесоустройства, был 70 лет.

На участке ветровала в 2021 г. валеж занимал около 20% территории; ярус древостоя высотой 15–18 м состоял из осины, растущей группами, с общим проективным покрытием (ОПП) 30%; ярус подроста и подлеска высотой от 1.5 до 12 м состоял из черемухи птичьей (*Padus avium*), ясеня, кленов полевого и остролистного, вяза, липы, осины,

а также лещины обыкновенной (*Corylus avellana*) и бересклета европейского (ОПП от 50 до 70%); в напочвенном покрове при ОПП 80% и высоте от 50 до 150 см доминировали неморальные травы, такие как сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria*, зеленчук желтый *Galeobdolon luteum*, копытень европейский *Asarum europaeum*, медуница неясная *Pulmonaria obscura*; группами встречались нитрофильные виды крапива двудомная *Urtica dioica*, лунник оживающий *Lunaria rediviva*, страусник обыкновенный *Matteuccia struthiopteris* и др. В фоновом лесу в напочвенном покрове доминировали те же неморальные травы, но с меньшим обилием и высотой до 20 см; нитрофильные виды изредка встречались в небольших окнах; ОПП древесного яруса составляло 70%, яруса подроста и подлеска около 15%, травяно-кустарничкового яруса 60%. Список видов растений на участке ветровала и в фоновом лесу приведен в приложении (табл. S1). Таким образом, спустя 15 лет после катастрофического ветровала, зарастающее окно массового вывала деревьев оставалось достаточно хорошо освещенным участком, для которого было характерно высокое обилие-покрытие неморальных и нитрофильных травянистых растений с высокой надземной и подземной биомассой [9].

Отбор почвенных проб проводили из верхнего 5 см слоя горизонта А в трех биотопах: (1) под лежащим стволом, (2) на расстоянии 50–70 см от ствола на участке свободном от валежа и (3) в фоновом лесу, окружающем ветровальный участок. Всего на ветровале отобрано 38 парных почвенных проб – под лежащими стволами пяти видов деревьев и рядом с этими стволами, не менее чем в трехкратной повторности на вид дерева (табл. 1); при отборе проб подкروновые и межкروновые пространства в зарастающем окне ветровала не учитывали. В фоновом лесу методом конверта отбирали

10 смешанных образцов почвы. В каждом месте отбора образцов определяли мощность (см) свежего опада (горизонт L), ферментированного опада (F), минерального горизонта А с помощью почвенного бура. Для определения влажности и плотности почвы образцы отбирали в почвенный бюкс (объемом 70 см³) с крышкой без нарушения структуры с помощью киянки, ножа и плоской лопатки с учетом рекомендаций (ГОСТ 5180-2015).

Физико-химический и микробиологический анализ почвенных образцов. Для каждой точки отбора образцов определяли влажность почвы методом высушивания до постоянной массы и плотность почвы методом режущего кольца (ГОСТ 5180-2015). Образцы высушивали до воздушно-сухого состояния и просеивали через сито с диаметром ячеек 1 мм. Содержание общего углерода (С%) и азота (N%) в образцах, растертых до состояния пудры, определяли на CHNS-анализаторе (Vario EL Cube, Elementar Analysensysteme GmbH, Германия). В качестве дополнительных характеристик определяли рН (потенциометрически) в водной суспензии при соотношении почва : вода дистиллированная 1 : 2.5 [20] и гранулометрический состав почвы методом пипетки с обработкой пирофосфатом натрия [27]. Запасы С и N (т/га) в минеральной почве рассчитывали путем умножения доли каждого элемента на плотность почвы и на мощность горизонта А, исходя из предположения об его относительной однородности. Микробную активность почвы оценивали через скорость минерализации органического вещества (базальное дыхание, БД) и ее удельную величину (коэффициент $q\text{CO}_2$). Метаболический коэффициент $q\text{CO}_2$ – это отношение БД к содержанию микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) в почве. Содержание $C_{\text{мик}}$ определяли методом субстрат-индуцированного дыхания [28, 29]. Микробное дыхание почвы (концентрацию CO_2) определяли на

Таблица 1. Характеристики древесных стволов – среднее значение (стандартное отклонение), под и рядом с которыми провели отбор почвенных проб

Вид дерева*	Диаметр ствола на расстоянии 1.3 м от корневой шейки (ДВН), см	Диаметр ствола в месте отбора почвенного образца, см	Стадия разложения ствола в месте отбора почвенного образца**	Число стволов
Вяз шершавый	33.5 (8.8)	22.5 (4.4)	2.8 (1.0)	4
Ель европейская	46.3 (1.5)	35.3 (9.3)	2.7 (0.6)	3
Клен остролистный	37.5 (9.1)	35.8 (7.5)	2.8 (0.5)	4
Осина обыкновенная	31.0 (0.8)	30.3 (5.1)	3.8 (1.0)	4
Ясень обыкновенный	40.4 (6.3)	36.5 (7.6)	2.8 (1.5)	4
Все стволы	37.3 (7.8)	31.9 (8.1)	3.0 (1.0)	19

* Далее вяз, ель, клен, осина и ясень соответственно.

** Участок ствола был отнесен к одной из пяти стадий разложения от минимальной первой до максимальной пятой стадии по стандартной методике с дополнениями [24; табл. 1].

газовом хроматографе Кристаллюкс-4000М (детектор по теплопроводности). Микробиологический анализ проводили в свежееотобранных образцах почвы после просеивания (сито $d = 2$ мм) и предварительной инкубации в течение 72 ч при температуре 25°C и влажности 50–65% от полной влагоемкости [36].

Статистическую обработку материала выполняли в среде статистического программирования R [61]. В качестве факторов, влияющих на содержание и запас С и N, их отношение, микробные характеристики, значения pH, а также влажность и плотность почвы, рассматривали биотоп — под/рядом с валежом/вне ветровала, и вид упавшего дерева. Для оценки влияния этих факторов проводили серию однофакторных дисперсионных анализов (ANOVA). Однородность дисперсий — требование дисперсионного анализа — проверяли с помощью критерия Левина. Так как это условие не выполнялось для ряда переменных, попарные сравнения средних после дисперсионного анализа проводили с помощью критерия Геймса–Хауэлла [39]. Статистика этого критерия та же, что и у критерия Стьюдента, но следует не t -распределению, а распределению стьюдентизированного размаха (studentized range distribution) с коррекцией степеней свободы. Метод Геймса–Хауэлла рекомендуется как в случае равных, так и в случае неравных дисперсий (например, [62, 74]); его использование позволило провести все исследование в рамках одной статистической модели. Зависимости между почвенными характеристиками оценивали на основе коэффициента корреляции Пирсона. В работе был принят 5%-ный уровень значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследованные суглинистые почвы характеризовались быстрым разложением опада: подстилка отсутствовала под бревнами и имела мощность 1.6 (0.6) см во всех других биотопах. Ферментативный горизонт встретился в 10% образцов с небольшой мощностью до 0.5 см. Мощность минерального горизонта А составляла в среднем 14 (1) см; она не различалась между биотопами и видами упавших деревьев. Содержание гранулометрической фракции песка размером более 0.05 мм составило 40.4 (3.2)%, пыли (от 0.001 до 0.05 мм) 57.1 (2.6)% и ила (<0.001 мм) 2.5 (0.7)% ($n = 3$). Следовательно, по гранулометрическому составу изучаемые почвы являются пылеватыми-тяжелосуглинистыми [21].

Средний DBH стволов (диаметр на расстоянии 1.3 м от корневой шейки), под которыми и рядом с которыми были взяты почвенные образцы, составил 37 (8) см; средняя стадия разложения стволов в месте отбора образцов — третья. Не выявлено значимого вклада размерных характеристик или

стадии разложения ствола в вариацию анализируемых почвенных показателей. Практически все характеристики не различались по фактору видовой принадлежности стволов, упавших на ветровале, но довольно хорошо различались между исследованными биотопами (табл. 2). Видовая принадлежность стволов оказалась значимым фактором исключительно для варьирования pH ($R^2 = 27\%$). Подкисление почвы отмечено для биотопов с елью; значимая разница наблюдалась между “еловыми” образцами и образцами, взятыми под и рядом со стволами вяза и осины ($P = 0.01$ и 0.05 соответственно).

Биотоп оказался значимым фактором для 8 из 11 анализируемых переменных. Среди физических характеристик плотность почвы значимо не различалась между биотопами, а влажность на ветровале между бревнами была в 1.6 раз выше, чем в фоновом лесу. Внутри ветровального участка между биотопами под стволом и рядом со стволом влажность почвы значимо не различалась, но под стволами было более влажно, чем в фоновом лесу (табл. 3).

Среди анализируемых химических характеристик варьирование pH в наибольшей мере объяснялось типом биотопа ($R^2 = 28\%$). Хотя и максимальное, и минимальное значения pH наблюдались под стволами (ясеня и ели соответственно), в целом pH был значимо больше под стволами, чем в двух других биотопах. Общее содержание С и N в почве значимо зависело от типа биотопа: этот фактор определял 14 и 24% варьирования этих переменных соответственно; максимальные значения наблюдались на ветровале между стволами. Среднее общее содержание С между стволами было на 12 и 15% выше, чем под бревнами и в фоновом лесу; разница была значимая только для фоновоего леса. Среднее общее содержание N было на 17% выше, чем в двух других биотопах, где отмечены одинаковые средние значения; разница была значимая. Запас С мало различался между биотопами ($P = 0.06$), хотя среднее значение между бревнами было выше средних в других биотопах. Запас N значимо различался между двумя биотопами на ветровале, он был выше между бревнами; с фоновым лесом значимых различий не выявлено. Отношение C/N во всех биотопах было около 12; между биотопами значения не различались.

Микробные показатели почв в наибольшей степени отличались между биотопами (объясненная дисперсия от 28 до 44%). На биотопах под стволами значительно уменьшалось содержание $S_{\text{мик}}$ (в среднем в 1.6 раз) по сравнению с участками без валежа и фоном. Отмечено и снижение скорости БД, но в меньшей степени (в 1.3 раза), чем $S_{\text{мик}}$. Следовательно, в почве под стволами деревьев значимо увеличивалась дыхательная активность микроорганизмов на единицу их биомассы (qCO_2),

Таблица 2. Характеристики почвы – среднее значение (стандартное отклонение) – и результаты дисперсионных анализов по оценке влияния видовой принадлежности валежа и анализируемых биотопов на свойства почв

Характеристика почвы	Фактор – видовая принадлежность валежа							Фактор – тип биотопа				
	R^2 , %*	P	клен ($n = 8$)	ясень ($n = 8$)	ель ($n = 6$)	осина ($n = 8$)	вяз ($n = 8$)	R^2 , %	P	под стволом ($n = 19$)	рядом со стволом ($n = 19$)	фоновый лес ($n = 10$)
Плотность почвы, кг/м ³	1	0.975	823 (156)	815 (73)	833 (147)	789 (121)	811 (141)	2	0.664	812 (123)	814 (128)	854 (124)
Влажность почвы, %	22	0.072	14.0 (6)	19.8 (7)	25.2 (8)	24.2 (8)	24.5 (12)	14	0.037	19.9 (9)	22.7 (9)	14.2 (2)
pH	27	0.032	6.3 (0.5)	6.2 (0.8)	5.7 (0.4)	6.5 (0.6)	6.8 (0.6)	28	<0.001	6.6 (0.8)	6.1 (0.3)	5.7 (0.3)
Содержание С, %	13	0.319	2.8 (0.4)	3.2 (0.7)	3.0(0.6)	3.4 (0.8)	3.5 (1.0)	14	0.033	3 (0.8)	3.4 (0.6)	2.9 (0.3)
Содержание N, %	10	0.461	0.2 (0.0)	0.3 (0.1)	0.2 (0.1)	0.3 (0.1)	0.3 (0.1)	24	0.002	0.24 (0.05)	0.29 (0.05)	0.24 (0.02)
Отношение C/N	20	0.106	11.7 (0.9)	11.8 (0.7)	12.0 (0.4)	13.1 (1.7)	12.0 (1.0)	3	0.493	12.3 (1.4)	12 (0.7)	11.9 (0.5)
Запас углерода, т С/га	8	0.559	32.3 (7.0)	36.1 (7.1)	34.5 (8.2)	37.4 (9.4)	39.2 (10.4)	12	0.061	33.1 (9.0)	38.8 (7.0)	34.1 (4.8)
Запас азота, т N/га	6	0.693	2.8 (0.6)	3.0 (0.5)	2.9 (0.7)	2.9 (0.8)	3.2 (0.8)	17	0.016	2.7 (0.6)	3.3 (0.6)	2.9 (0.5)
Углерод микробной биомассы, мкг С/г	8	0.6	849 (229)	889 (346)	887 (441)	1079 (345)	1033 (342)	42	<0.001	742 (254.5)	1160 (272)	1235 (276)
Базальное дыхание, мкг С/(г ч)	7	0.662	1.1 (0.2)	1.1 (0.5)	1.3 (0.3)	1.3 (0.4)	1.3 (0.3)	28	<0.001	1.1 (0.3)	1.4 (0.3)	0.9 (0.4)
Метаболический коэффициент qCO_2 , мкг С/(мг С _{мик} ч)	13	0.301	1.4 (0.3)	1.3 (0.5)	1.7 (0.6)	1.3 (0.2)	1.3 (0.3)	44	<0.001	1.5 (0.5)	1.2 (0.2)	0.7 (0.3)

* Доля вариации отклика, объясненная фактором: отношение межгрупповой суммы квадратов к общей сумме квадратов.

Таблица 3. Результаты попарного сравнения почвенных характеристик биотопов, выполненных методом Гэймса–Хауэлла

Биотоп*	Разность средних	Стандартная ошибка разности	Статистика критерия	Число степеней свободы	P-значение
Плотность почвы, кг/м ³					
ВМБ-ВПБ	2.10	28.70	0.05	35.94	0.999
ВМБ-ФОН	−39.30	34.60	−0.80	18.92	0.706
ВПБ-ФОН	−41.40	34.10	−0.86	18.24	0.673
Влажность почвы, %					
ВМБ-ВПБ	2.82	2.09	0.95	35.87	0.610
ВМБ-ФОН	8.54	1.59	3.79	21.05	0.003
ВПБ-ФОН	5.71	1.51	2.68	21.39	0.036
pH					
ВМБ-ВПБ	−0.48	0.14	−2.48	22.74	0.053
ВМБ-ФОН	0.39	0.08	3.28	17.59	0.011
ВПБ-ФОН	0.87	0.15	4.20	25.53	0.001
Содержание общего С, %					
ВМБ-ВПБ	0.49	0.16	2.10	31.40	0.105
ВМБ-ФОН	0.57	0.11	3.67	26.99	0.003
ВПБ-ФОН	0.09	0.15	0.41	24.32	0.910
Содержание общего N, %					
ВМБ-ВПБ	0.050	0.011	3.19	35.60	0.008
ВМБ-ФОН	0.046	0.009	3.67	26.99	0.003
ВПБ-ФОН	−0.003	0.010	−0.23	26.68	0.972
C/N					
ВМБ-ВПБ	−0.30	0.25	−0.82	27.50	0.693
ВМБ-ФОН	0.14	0.17	0.60	24.67	0.820
ВПБ-ФОН	0.44	0.25	1.23	25.20	0.450
Запас углерода, т С/га					
ВМБ-ВПБ	5.68	1.84	2.18	33.86	0.089
ВМБ-ФОН	4.75	1.55	2.16	24.86	0.098
ВПБ-ФОН	−0.93	1.81	−0.37	26.97	0.929
Запас азота, т N/га					
ВМБ-ВПБ	0.57	0.14	2.84	36.00	0.020
ВМБ-ФОН	0.38	0.14	1.90	23.97	0.161
ВПБ-ФОН	−0.19	0.14	−0.94	23.99	0.619
Углерод микробной биомассы, мкг С/г					
ВМБ-ВПБ	417.88	60.37	4.89	35.85	0.000
ВМБ-ФОН	−75.80	75.87	−0.71	18.13	0.763
ВПБ-ФОН	−493.68	74.30	−4.70	17.13	0.001
Базальное дыхание, мкг С/(г ч)					
ВМБ-ВПБ	0.34	0.07	3.40	34.15	0.005
ВМБ-ФОН	0.48	0.10	3.30	16.51	0.012
ВПБ-ФОН	0.14	0.10	1.02	13.73	0.578
Метаболический коэффициент $q\text{CO}_2$, мкг С/(мг С _{мик} ч)					
ВМБ-ВПБ	−0.32	0.08	−2.75	24.64	0.029
ВМБ-ФОН	0.48	0.07	4.83	14.20	0.001
ВПБ-ФОН	0.79	0.10	5.79	26.39	0.000

* ВПБ – на ветровале под бревном; ВМБ – на ветровале между бревнами, ФОН – вне ветровала.

что указывает на определенный дисбаланс в функционировании микробиома — больше С теряется в виде CO_2 и меньше закрепляется в микробной биомассе. Кроме того, на участках ветровала без стволов БД почвы выше в 1.6 раза по сравнению с фоном, при этом содержание $\text{C}_{\text{мик}}$ значимо не различалось. Таким образом, наиболее сбалансированное функционирование микробиома почвы отмечалось на ветровале между бревнами — в условиях, которые характеризуются высокой освещенностью и наличием неморального и нитрофильного высокотравья с богатым опадом.

Корреляционный анализ (рис. 2) показал, что наиболее сильные значимые корреляции ($r > 0.9$, $P < 0.001$) наблюдались как между содержанием С и содержанием N, так и между запасами этих элементов. При этом для каждого из этих элементов корреляции между их содержанием и запасом

были слабее (0.8 и 0.7), но оставались значимыми на высоком уровне ($P < 0.001$). Плотность почвы слабо отрицательно коррелировала с С% и $\text{C}_{\text{мик}}$, с высокой значимостью отрицательно с БД, но положительно с запасами N. Влажность почвы положительно коррелировала с содержаниями и запасами С и N, а также с микробными показателями. Значения pH в исследованных почвах практически не коррелировали с остальными изученными почвенными характеристиками.

Таким образом, среди изученных биотопов, расположенных на покровных лёссовидных суглинках, самым богатым по почвенным характеристикам оказался участок массового ветровала, свободный от лежащих стволов. Оценки почв под валежными стволами в основном были близки оценкам фонового леса, не затронутого массовым ветровалом.

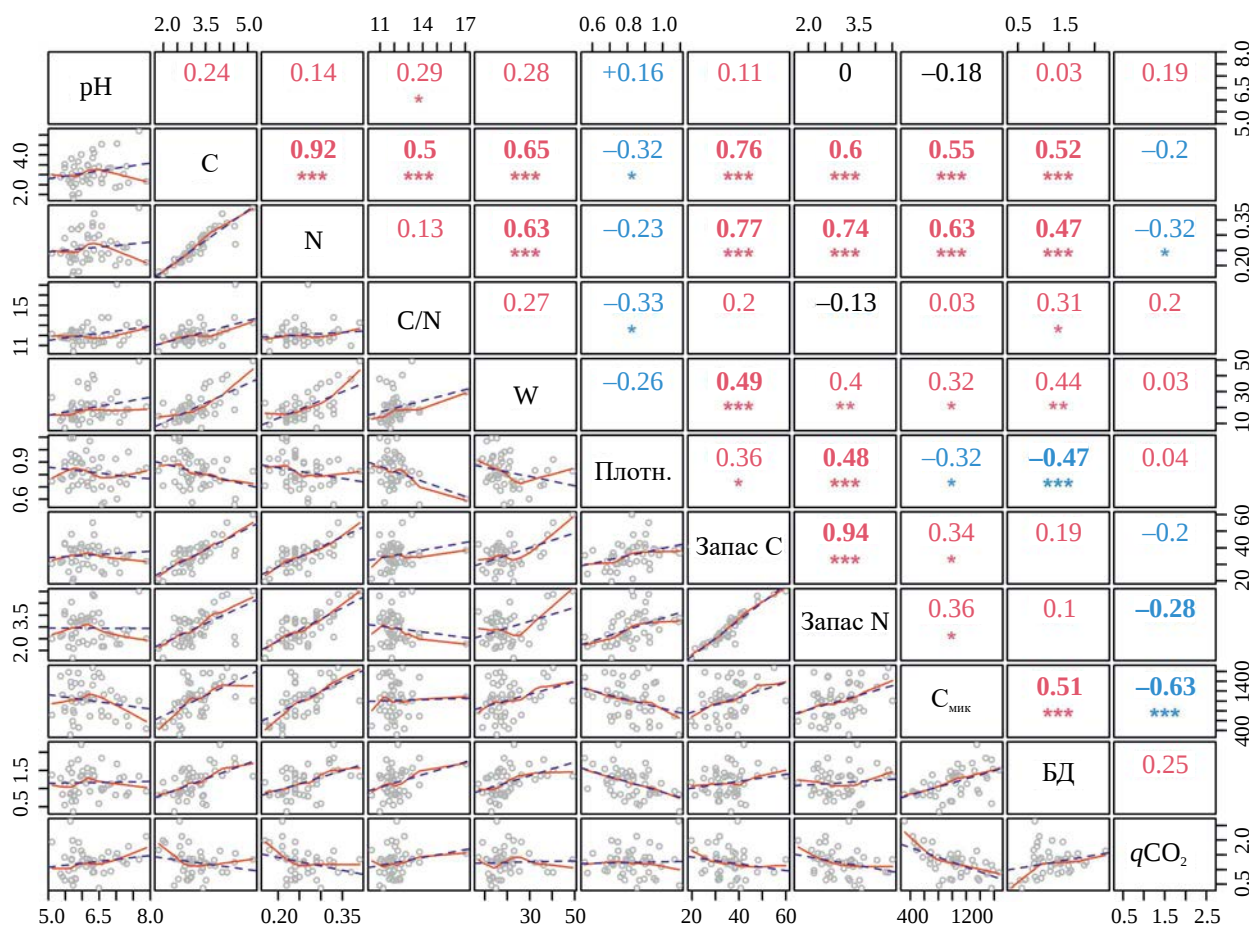


Рис. 2. Корреляционная матрица для почвенных характеристик: pH, C, N — содержание углерода и азота, соответственно, отношение C/N, W — влажность почвы; Плотн. — плотность почвы; Запас С и N, $\text{C}_{\text{мик}}$ — содержание углерода микробной биомассы, БД — базальное дыхание почвы, $q\text{CO}_2$ — микробный метаболический коэффициент. В верхнем треугольнике матрицы даны значения коэффициента корреляции Пирсона: положительные отмечены красным цветом, отрицательные — синим. Полу жирным шрифтом выделены наиболее сильные корреляции. *, ** и *** обозначают уровни значимости 0.05, 0.01 и 0.001 соответственно. В нижнем треугольнике матрицы даны диаграммы рассеяния со сглаженной кривой (сплошная красная линия) и регрессионной прямой (пунктирная синяя линия).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные оценки содержания и запасов углерода, азота, рН, а также микробной активности почв для фонового леса в целом совпадали с литературными оценками для дерново-подзолистых и серых лесных почв на лёссовидных суглинках [13, 14, 48, 72]. Вместе с тем результаты не соответствовали оценкам, полученным ранее при исследовании того же массового ветровала аналогичного осиново-широколиственного леса, но на участке, расположенном в экотопе флювиогляциальных песков [24]. На песках через 14 лет после ветровала все физико-химические свойства дерново-подзолов на ветровале и вне его, под стволами и между лежащими стволами значимо не различались, только отношение C/N было значимо ниже на ветровале и составляло в среднем 12.2 ± 0.2 против 14.1 ± 0.6 в фоновом лесу ($\pm$ стандартная ошибка). На суглинках отношение C/N, наоборот, не различалось между биотопами и в среднем составило 12.1 ± 0.1 , что оказалось равным среднему значению песчаных почв на ветровале. Такой результат подтверждает индикаторную роль показателя C/N [15] и свидетельствует о сходстве гумусовых горизонтов дерново-подзолов, дерново-подзолистых и серых лесных почв в условиях длительного спонтанного развития лесных сообществ, в напочвенном покрове которых доминируют неморальные и участвуют нитрофильные виды трав. В целом на песках варьирование 90% всех рассмотренных почвенных характеристик значимо объяснялось видовой принадлежностью валежа (до 76% варьирования), а на суглинках этот фактор для всех переменных, кроме рН, был незначимым. Известно, что при мюллеровом типе гумуса виды-деструкторы, прежде всего дождевые черви, способны замешивать лигноцеллюлозные фрагменты древесного детрита в минеральную почву [71]. Вероятно, на песках, где такой процесс выражен намного слабее и преобладает просачивание лигноцеллюлозных растворенных соединений из древесных остатков в минеральные горизонты [46], роль видовых отличий древесины становится более существенной. Изучение деталей особенностей деструкции стволов разных видов и особенностей почвенных процессов при разных подстилающих породах является предметом дальнейших исследований. Очевидно, что показанные ранее [25, 50] отличия в элементном составе и скорости разложения валежа восьми видов деревьев могут вести к различиям в характеристиках почв.

Таким образом, при сравнении одних и тех же биотопов мезофитного широколистного леса, связанных с массовым ветровалом, но расположенных на песках и на покровных лёссовидных суглинках, наблюдается существенно разная картина отклика почв на одинаковые экологические события. По-видимому, почвообразующая порода в большой мере определяет способности почвы

адсорбировать и удерживать поступающие из ствола питательные вещества и органические соединения. Аналогичную разницу процессов, связанных с лежащими деревьями, на почве разных типов в экотопе с различными почвообразующими и подстилающими породами отмечали и другие авторы [37, 63, 69]. В частности, показано, что в кислых почвах на силикатных породах деградированная лигноцеллюлоза сохраняется и способствует доступности основных катионов и повышению пористости почвы за счет связывания катионов [46, 70, 71]. В почвах на известковых породах деградированная лигноцеллюлоза способствует совместному метаболизму других органических веществ и не влияет на доступность основных катионов и пористость почвы [46, 71, 76]. Показана позитивная значимая связь содержания и запаса С под валежом с долей пыли и ила в гранулометрическом составе почвы и интенсивностью деструкции древесины [38].

В целом, после массовых ветровалов отмечается увеличение запасов С в почве для лесов разных типов – бореальных, умеренных, тропических [26, 38, 42], хотя в горных условиях на крутых склонах ветровалы часто ведут существенному сокращению как общего, так и почвенного углерода [56]. Также показано увеличение содержания водорастворимых форм органического С под лежащими стволами любых стадий разложения [31, 45]; значимое увеличение содержания С, N и других биофильных элементов под бревнами на поздних стадиях разложения [33, 34, 57, 76].

В настоящем исследовании не получена значимая разница между содержанием и запасом С на ветровале под стволом и рядом со стволом, а также не зафиксировали значимое влияние стадии разложения валежа на почвенные характеристики. Последнее, вероятно, объясняется несоответствующим дизайном сбора данных, который должен быть более сбалансированным именно для решения этой задачи. В инкубационном эксперименте с валежом ели и гумусовым горизонтом дерново-подзолистой почвы (Retisol) [10] было показано, что между третьей и четвертой стадиями разложения древесины происходит резкий переход, характеризующийся более чем трехкратным уменьшением отношения C/N, а органическое вещество древесины на пятой стадии разложения отличается меньшей устойчивостью, чем органическое вещество дерново-подзолистой почвы. Максимальная вариация содержания углерода в биотопе “под стволом” в настоящей работе согласуется с результатами лабораторного эксперимента и свидетельствует о сложных комплексных процессах, происходящих в почве и валеже в процессе деструкции, для понимания которых требуется проведение разнообразных дополнительных исследований.

Увеличение рН почвы под стволами отмечается во многих работах [37, 46, 68], что, видимо, связано с общим увеличением рН древесины в ходе ее разложения, особенно на поздних стадиях [30, 41, 50, 60]. Наиболее часто увеличение рН фиксируют под стволами лиственных видов деревьев, это связывают с преобладанием на них грибов белой гнили, разлагающих лигнин [37, 70, 71]. Под стволами хвойных видов деревьев отмечают уменьшение рН в результате образования метаболитов, значительно подкисляющих почву [66, 67].

Микробная биомасса и дыхательная активность в настоящем исследовании были значительно выше на участках рядом с лежащим стволом дерева, чем под ним. Полученные данные не согласуются с результатами работ с похожим дизайном, полученных для тропических лесов в горных ландшафтах [51, 79]. В этих исследованиях показано либо отсутствие различий между биотопами [79], либо, напротив, снижение микробной биомассы на участках рядом со стволами [51]. При этом в работе [51] отмечено, что наибольшие различия микробной биомассы почв двух биотопов были характерны для засушливого сезона и, в значительной степени, выявлены на участках с коротким периодом (0.6 лет) восстановления после массового ветровала. В настоящем исследовании анализ микробных показателей был проведен в почвенных образцах, отобранных спустя 15 лет после массового ветровала. За это время в условиях достаточной освещенности на ветровале сформировался довольно высокий травяной ярус с большим проективным покрытием (рис. 1е, 1ф), который во многом определяет гидротермические условия почвы, содержание С и N, их доступность для почвенных микроорганизмов в биотопе между стволами. Так, в настоящем исследовании влажность почвы уменьшалась в ряду: биотоп ветровала без лежащих стволов > под стволами > фоновый лес. В целом, на участках ветровала отмечено снижение сомкнутости крон деревьев (30%) по сравнению с фоновым лесом (70%), в результате чего осадки на ветровале перехватываются меньше и практически беспрепятственно поступают на поверхность почвы между лежащими стволами, увеличивая содержание почвенной влаги [43]. Кроме того, деревья обладают большей способностью к эвапотранспирации, чем растения травяного яруса [53], следовательно, массовый ветровал может приводить к увеличению влажности почвы [77]. Дополнительно, различные биотопы на ветровале (под стволами и без них) обеспечивают высокую неоднородность в распределении количества и качества поступающих в почву растительных остатков [75, 79]. В процессе разложения древесины на участках ветровала под стволами в почву поступают сложные по химическому составу органические соединения, которые приводят к изменению качества органического вещества с возможностью как

увеличить, так и уменьшить его доступность для почвенных микроорганизмов [79]. Одновременно на участке ветровала между лежащими стволами формируются благоприятные условия для роста фитомассы, например, отмечают увеличение обилия корней [79]. В свою очередь, корневые экссудаты являются одним из основных источников доступных органических соединений для почвенных микроорганизмов [32]. Таким образом, увеличение микробной активности на ветровале между лежащими стволами может быть связано: 1) с увеличением влажности почвы в среднем от 14 до 23%, на что указывает значимая корреляционная связь, полученная как в настоящем исследовании (рис. 2), так и в работах других авторов [40]; 2) с поступлением в почву большего количества доступных органических соединений с корневыми экссудатами, листовым опадом и растительными остатками травяного яруса.

В работе [69] выделены основные факторы, определяющие характер влияния валежа на почвенные свойства: видовая принадлежность лежащего ствола вместе с организмами-деструкторами, подстилающие породы, климат, топография и время, прошедшее со времени падения дерева. Настоящее исследование вместе с проведенным ранее [24] показало значимость первых двух факторов — видовой принадлежности валежа и подстилающих пород. Разнообразие результатов изучения воздействий валежа на почву, известное по литературе, хорошо объясняется различной комбинацией перечисленных факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено исследование влияния массового ветровала широколиственного леса, расположенного на покровных лёссовидных суглинках, на органическое вещество лесных почв. Тип биотопа (под лежащим стволом, между стволами и фоновый лес) оказался значимым фактором для содержания С и N, запаса N, характеристик микробной активности, значения рН и влажности почвы. Видовая принадлежность упавших стволов оказалась значимым фактором исключительно для варьирования показателя кислотности почвы: пониженные значения рН наблюдались для биотопов с елью. Содержание и запасы С и N, микробная активность почвы оказались наибольшими на участке массового ветровала, свободного от лежащих стволов. Для этого биотопа показана максимальная влажность почвы, а также отмечены хорошая освещенность, высокое обилие—покрытие травянистых растений, что, очевидно, обусловлено образовавшимся окном в пологе леса на месте массового ветровала. Свойства почв под валежными стволами были близки к свойствам почв в фоновом лесу.

Необходимы дальнейшие детальные исследования роли почвообразующих пород, вида дерева и типа биотопа для корректной оценки воздействий ветровалов и упавших деревьев на органическое вещество почвы.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы благодарят администрацию заповедника “Калужские засеки” за помощь в организации полевых работ, И.В. Жмайлова за помощь в сборе полевых материалов, А.И. Журавлеву за определение физических характеристик почв. Анализы химических свойств почв выполнены в ЦКП ИФХиБПП РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке проекта РНФ № 24-24-00340.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн-версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X24110046>

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобровский М.В. Ветровальные нарушения в почвенном покрове заповедника “Калужские засеки” // Лесоведение. 2004. № 5. С. 28–35.
2. Бобровский М.В. Автоморфные почвы заповедника “Калужские засеки” и их генезис // Тр. гос. природного заповедника “Калужские засеки”. Вып. 1. Калуга: Полиграф-Информ, 2003. С. 10–55.
3. Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 359 с.
4. Бобровский М.В., Лойко С.В. Возраст и особенности генезиса темногумусовых почв “Калужских засек” // Вестник Моск. ун-та. Сер. 5, география. 2019. № 5. С. 108–117.
5. Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Катастрофический ветровал 2006 года на территории заповедника “Калужские засеки” // Лесоведение. 2020. № 6. С. 523–536.
6. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Швеиц Н.В. Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014621485. [Электронный ресурс]. <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных> (дата обращения 15.02.2024).
7. Васенев И.И. Почвенные сукцессии. М.: ЛКИ, 2008. 400 с.
8. Васенев И.И., Таргульян В.О. Ветровал и таежное почвообразование. Режимы, процессы, морфогенеза почвенных сукцессий. М.: Наука, 1995. 240 с.
9. Грозовская И.С., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В., Романов М.С., Глухова Е.М. Биомасса напочвенного покрова в еловых лесах Костромской области // Лесоведение. 2015. № 1. С. 63–76.
10. Евдокимов И.В., Костин Н.В., Быхолец С.С., Кураков А.В. Активность выделения CO₂, азотфиксации и денитрификации при разложении крупных древесных остатков ели обыкновенной в южной тайге // Почвоведение. 2023. № 3. С. 370–379. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22600949>
11. Заугольнова Л.Б., Браславская Т.Ю. Анализ ассоциаций мезофитных широколиственных лесов в центре Европейской России // Растительность России. 2003. № 4. С. 3–28.
12. Ильин Б.М., Булыгина О.Н., Богданова Э.Г., Веселов В.М., Гаврилова С.Ю. Описание массива месячных сумм осадков, с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов. [Электронный ресурс]. <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniem-sistematicheskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov> (дата обращения 15.02.2024).
13. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мостовая А.С., Овсепян Л.А., Телеснина В.М., В.И. Личко, Ю.И. Баева. Влияние процессов естественного лесовосстановления на микробиологическую активность пост-агрогенных почв Европейской части России // Лесоведение. 2018. № 1. С. 3–23.
14. Курганова И.Н., Телеснина В.М., Лопес де Гереню В.О., Личко В.И., Овсепян Л.А. Изменение запасов углерода, микробной и ферментативной активности агродерново-подзолов южной тайги в ходе постагрогенной эволюции // Почвоведение. 2022. № 7. С. 825–842. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22070073>
15. Лукина Н.В., Полянская Л.М., Орлова М.А. Питательные режим почв северотаежных лесов. М.: Наука, 2008. 342 с.
16. Петров В.Г. Геологическое строение и полезные ископаемые Калужской области. Калуга: Эйдос, 2003. 440 с.
17. Попадюк Р.В., Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Яницкая Т.О. Заповедник “Калужские засеки” // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения

- биологического разнообразия. СПб.: Российское ботаническое общество, 1999. С. 58–105.
18. Почвы заповедников и национальных парков Российской Федерации / Под ред. Добровольского Г.В. М.: НИА-Природа–Фонд Инфосфера, 2012. 476 с.
 19. Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
 20. Теория и практика химического анализа почв / Под ред. Воробьевой Л.А. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.
 21. Теории и методы физики почв / Под ред. Шеина Е.В., Карпачевского Л.О. М.: Гриф и К, 2007. 616 с.
 22. Урусевская И.С., Алябина И.О., Винюкова В.П., Востокова Л.Б., Дорофеева Е.И., Шоба С.А., Щипихина Л.С. Карта почвенно-экологического районирования Российской Федерации. Масштаб 1:2 500 000. М., 2013.
 23. Физико-географическое районирование Нечерноземного центра. М.: Изд-во МГУ, 1963. 450 с.
 24. Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Смирнов В.Э. Динамика запасов биофильных элементов в валеже и почве после массового ветровала в широколиственном лесу на флювиогляциальных песках // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2023. № 62. С. 29–52.
<https://doi.org/10.17223/19988591/62/2>
 25. Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Элементный состав валежа различных древесных пород и стадий разложения в широколиственном лесу заповедника “Калужские засеки” // Лесоведение. 2023. № 4. С. 353–368.
<https://doi.org/10.31857/S0024114823040034>
 26. Широких П.С., Сулейманов Р.Р., Котлугалямова Э.Ю., Мартыненко В.Б. Изменения растительного и почвенного покрова в широколиственных лесах национального парка “Башкирия” после массового ветровала // Известия Уфимского НЦ РАН. 2017. № 3(1). С. 214–220.
 27. Шихов А.Н., Чернокульский А.В., Калинин Н.А., Пьянков С.В. Ветровалы в лесной зоне России и условия их возникновения. Пермский государственный национальный исследовательский университет. Пермь, 2023. 284 с.
 28. Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. V. 10. P. 215–221.
 29. Ananyeva N.D., Susyan E.A., Chernova O.V., Wirth S. Microbial respiration activities of soils from different climatic regions of European Russia // Eur. J. Soil Biol. 2008. V. 44. P. 147–157.
 30. Arnstadt T., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Krüger D., Bauhus J., Hofrichter M. Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // For. Ecol. Manag. 2016. V. 382. P. 129–142.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.004>
 31. Bantle A., Borken W., Ellerbrock R.H., Schulze E.D., Weisser W.W., Matzner E. Quantity and quality of dissolved organic carbon released from coarse woody debris of different tree species in the early phase of decomposition // For. Ecol. Manag. 2014. V. 329. P. 287–294.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.035>
 32. Bertin C., Yang X., Weston L.A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere // Plant and Soil. 2003. V. 256. P. 67–83.
<http://doi.org/10.1023/A:1026290508166>
 33. Błońska E., Kacprzyk M., Spólnik A. Effect of deadwood of different tree species in various stages of decomposition on biochemical soil properties and carbon storage // Ecol. Res. 2017. V. 32. P. 193–203.
 34. Błońska E., Lasota J., Piaszczyk W. Dissolved carbon and nitrogen release from deadwood of different tree species in various stages of decomposition // Soil Sci. Plant Nutr. 2019. V. 65(1). P. 100–107.
 35. Cerioni, M., Brabec, M., Bače, R. et al. Recovery and resilience of European temperate forests after large and severe disturbances // Glob. Change Biol. 2024. V. 30. P. e17159.
<https://doi.org/10.1111/gcb.17159>
 36. Creamer R.E., Schulte R.P.O., Stone D., Gal A., Krogh P.H., Lo Papa G., Murray P.J., Pérès G., Foerster B., Rutgers M., Sousa J.P. Winding A. Measuring basal soil respiration across Europe: Do incubation temperature and incubation period matter? // Ecol. Indic. 2014. V. 36. P. 409–418.
 37. Dhiedt E., De Keersmaecker L., Vandekerckhove K., Verheyen K. Effects of decomposing beech (*Fagus sylvatica*) logs on the chemistry of acidified sand and loam soils in two forest reserves in Flanders (northern Belgium) // For. Ecol. Manag. 2019. V. 445. P. 70–81.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.006>
 38. dos Santos L.T., Marra D.M., Trumbore S., de Camargo P.B., Negrón-Juárez R., Lima A.J.N., Ribeiro G.H.P.M., dos Santos J., Higuchi N. Windthrows increase soil carbon stocks in a central Amazon forest // Biogeosciences. 2016. V. 13. P. 1299–1308.
 39. Games P.A., Howell J.F. Pairwise multiple comparison procedures with unequal N's and/or variances: A Monte Carlo study // J. Educ. Stat. 1976. V. 1(2). P. 113–125.
 40. Gömöryová E., Fleischer P., Pichler V., Homolák M., Gere R., Gömöry D. Soil microorganisms at the windthrow plots: the effect of post-disturbance management and the time since disturbance // iForest. 2017. V. 10. P. 515–521.
<https://doi.org/10.3832/for2304-010>
 41. Harmon M.E. The role of woody detritus in biogeochemical cycles: past, present, and future // Biogeochemistry. 2021. V. 154. P. 349–369.
<https://doi.org/10.1007/s10533-020-00751-x>

42. Hotta W., Morimoto J., Inoue T., Suzuki S.N., Umebayashi T., Owari T., Shibata H., Ishibashi S., Harag T., Nakamura F. Recovery and allocation of carbon stocks in boreal forests 64 years after catastrophic windthrow and salvage logging in northern Japan // *For. Ecol. Manag.* 2020. V. 468. P. 118169.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118169>
43. Ishizuka M., Ochiai Y., Utsugi H. Microenvironments and growth in gaps // Nakashizuka M. (ed.). *Diversity and interaction in a temperate forest community: Ogawa Forest Reserve of Japan*. Springer-Verlag, Tokyo. 2002. P. 229–244.
44. IUSS Working Group WRB. *World Reference Base for Soil Resources 2014, Update 2015: International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps*; FAO: Rome, Italy, 2015.
45. Kahl T., Mund M., Bauhus J., Schulze E.-D. Dissolved organic carbon from European beech logs: Patterns of input to and retention by surface soil // *Ecoscience*. 2012. V. 19(4). P. 364–373.
<https://doi.org/10.2980/19-4-3501>
46. Kappes H., Catalano C., Topp W. Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests // *Geoderma*. 2007. V. 36. P. 190–198.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.02.003>
47. Kayahara G.J., Klinka K., Lavkulich L.M. Effects of decaying wood on eluviation, podzolization, acidification, and nutrition in soils with different moisture regimes // *Environ. Monit. Assess.* 1996. V. 39. P. 485–492.
<https://doi.org/10.1007/BF00396163>
48. Khanina L.G., Smirnov V.E., Romanov M.S., Bobrovsky M.V. Effect of spring grass fires on vegetation patterns and soil quality in abandoned agricultural lands at local and landscape scales in Central European Russia // *Ecol. Process.* 2018. V. 7. P. 38.
<https://doi.org/10.1186/s13717-018-0150-8>
49. Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Zhmaylov I.V. Vegetation diversity on the microsites caused by tree uprooting during a catastrophic windthrow in temperate broadleaved forests // *Rus. J. Ecosyst. Ecol.* 2019. V. 4(3.1).
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-3-1>
50. Khanina L., Bobrovsky M., Smirnov V., Romanov M. Wood decomposition, carbon, nitrogen, and pH values in logs of 8 tree species 14 and 15 years after a catastrophic windthrow in a mesic broad-leaved forest in the East European plain // *For. Ecol. Manag.* 2023. V. 545. P. 121275.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121275>
51. Lodge D.J., Winter D., González G., Clum N. Effects of hurricane-felled tree trunks on soil carbon, nitrogen, microbial biomass, and root length in a wet tropical forest // *Forests*. 2016. V. 7. P. 264.
<https://doi.org/10.3390/f7110264>
52. Löf M., Brunet J., Hickler T., Birkedal M., Jensen A. Restoring broadleaved forests in southern Sweden as climate changes // *A Goal-Oriented Approach to Forest Landscape Restoration* / Ed. by Stanturf J., Madsen P., Lamb D. *World Forests*. 2012. V. 16. Springer, Dordrecht. P. 373–391.
https://doi.org/10.1007/978-94-007-5338-9_14
53. Lu N., Chen S., Wilske B., Sun G., Chen J. Evapotranspiration and soil water relationships in a range of disturbed and undisturbed eco-systems in the semi-arid Inner Mongolia, China // *J Plant Ecol.* 2011. V. 4. P. 49–60.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtq035>
54. Magnússon R.I., Tietema A., Cornelissen J.H.C., Hefting M.M., Kalbitz K. Tamm Review: Sequestration of carbon from coarse woody debris in forest soils // *For. Ecol. Manag.* 2016. V. 377. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.033>
55. Mayer M., Prescott C.E., Abakerd W.E.A. et al. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stock: A knowledge synthesis // *For. Ecol. Manag.* 2020. V. 460. P. 118127.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>
56. Mayer M., Ruscha S., Didiond M., Baltensweiler A., Walthert L., Ranft F. Rigling A., Zimmermann S., Hagedorn F. Elevation dependent response of soil organic carbon stocks to forest windthrow // *Sci. Total Environ.* 2023. V. 857. P. 159694. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159694>
57. Minnich C., Peršoh D., Poll C., Borken W. Changes in chemical and microbial soil parameters following 8 years of deadwood decay: an experiment with logs of 13 tree species in 30 forests // *Ecosystems*. 2021. V. 24. P. 955–967.
<https://doi.org/10.1007/s10021-020-00562-z>
58. Mitchell S.J. Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis // *Forestry*. 2013. V. 86. P. 147–157.
59. Nordén B., Olsen S.L., Haug S., Rusch G. Recent forest on abandoned agricultural land in the boreonemoral zone – Biodiversity of plants and fungi in relation to historical and present tree cover // *For. Ecol. Manag.* 2021. V. 489. 119045.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119045>
60. Piaszczyk W., Błońska E., Lasota J. Soil biochemical properties and stabilisation of soil organic matter in relation to deadwood of different species // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2019. V. 95. No. 3. fiz011.
<https://doi.org/10.1093/femsec/fiz011>
61. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2022.
<https://www.R-project.org/>
62. Ruxton G.D., Beauchamp G. Time for some a priori thinking about post hoc testing // *Behav. Ecol.* 2008. V. 19(3). P. 690–693.
63. Šamonil P., Daněk P., Schaetzl R.J., Tejnecký V., Drábek O. Converse pathways of soil evolution caused

- by tree uprooting: A synthesis from three regions with varying soil formation processes // *Catena*. 2018. V. 161. P. 122–136.
64. Šamonil P., Daněk P., Baldrian P., Tláškal V., Tejnecký V., Drábek O. Convergence, divergence or chaos? Consequences of tree trunk decay for pedogenesis and the soil microbiome in a temperate natural forest // *Geoderma*. 2020. V. 376. P. 114499. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114499>
 65. Shikhov A.N., Chernokulsky A.V., Azhigov I.O., Semakina A.V. A satellite-derived database for stand-replacing windthrow events in boreal forests of European Russia in 1986–2017 // *Earth Syst. Sci. Data*. 2020. V. 12. P. 3489–3513.
 66. Shimada M., Akamtsu Y., Tokimatsu T., Mii K., Hattori T. Possible biochemical roles of oxalic acid as a low molecular weight compound involved in brown-rot and white-rot wood decays // *J. Biotechnology*. 1997. V. 53(2–3). P. 103–113.
 67. Spears J.D.H., Lajtha K. The imprint of coarse woody debris on soil chemistry in the western Oregon cascades // *Biogeochemistry*. 2004. V. 71. P. 163–175. <https://doi.org/10.1007/s10533-005-6395-1>
 68. Stutz K.P., Lang F. Potentials and unknowns in managing coarse woody debris for soil functioning // *Forests*. 2017. V. 8(2). P. 37. <https://doi.org/10.3390/f8020037>
 69. Stutz K.P., Lang F. Forest ecosystems create pedogenic patchworks through woody debris, trees, and disturbance // *Geoderma*. 2023. V. 429. P. 116246. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.116246>
 70. Stutz K.P., Dann D., Wambsganss J., Scherer-Lorenzen M., Lang F. Phenolic matter from deadwood can impact forest soil properties // *Geoderma*. 2017. V. 288. P. 204–212. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.11.014>
 71. Stutz K.P., Kaiser K., Wambsganss J., Santos F., Berhe A.A., Lang F. Lignin from white-rotted European beech deadwood and soil functions // *Biogeochemistry*. 2019. V. 145(1–2). P. 81–105. <http://dx.doi.org/10.1007/s10533-019-00593-2>
 72. Susyan E.A., Ananyeva N.D., Gavrilenko E.G., Chernova O.V., Bobrovskii M.V. Microbial biomass carbon in the profiles of forest soils of the southern taiga zone // *Eurasian Soil Science*. 2009. V. 42(10). P. 1148–1155. <https://doi.org/10.1134/S1064229309100093>
 73. Thom D., Seidl R. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests // *Biological Rev.* 2016. V. 91. P. 760–781. <https://doi.org/10.1111/brv.12193>
 74. Tothaker L.E. Multiple Comparison Procedures. SAGE Publications, Inc, 1993. 104 p.
 75. Ulanova N.G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *For. Ecol. Manag.* 2000. V. 135. P. 155–167.
 76. Wambsganss J., Stutz K.P., Lang F. European beech deadwood can increase soil organic carbon sequestration in forest topsoils // *For. Ecol. Manag.* 2017. V. 405. P. 200–209. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.053>
 77. Wasak K., Klimek B., Drewnik M. Rapid effects of windfall on soil microbial activity and substrate utilization patterns in the forest belt in the Tatra Mountains // *J. Soil Sediment.* 2020. V. 20. P. 801–815. <https://doi.org/10.1007/s11368-019-02439-8>
 78. Yuan J., Hou L., Wei X., Shang Z., Cheng F., Zhang S. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in the Qinling Mountains, China // *PLoS ONE*. 2017. V. 12(4). P. e0175203.
 79. Zalamea M., González G., Lodge D.J. Physical, chemical, and biological properties of soil under decaying wood in a tropical wet forest in Puerto Rico // *Forests*. 2016. V. 7(8). P. 168. <https://doi.org/10.3390/f7080168>

Carbon and Nitrogen Stocks and Microbial Activity of Humus Horizon of Loamy Soils after Mass Windthrow in the Broad-Leaved Forest of the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve

L. G. Khanina^{1, *}, K. V. Ivashchenko², V. E. Smirnov^{1, 3}, and M. V. Bobrovskii²

¹*Institute of Mathematical Problems of Biology of the Russian Academy of Sciences, branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, 142290 Russia*

²*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, Pushchino Scientific Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, 142290 Russia*

³*Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia*

The contributions of windthrow and coarse woody debris (deadwood) to soil organic matter dynamics are controversial and poorly understood. At the same time, windthrow is a natural disturbance that is predicted to increase in frequency due to global climate change. This paper assesses the impact of mass

windthrow, namely deadwood and gaps in the forest canopy, on the total C and N content and stocks, as well as on the microbial activity of soils on loess-like loams in a multispecies mesic broad-leaved forest. Sod-podzolic and grey soils (Retisols and Luvisols according to WRB classification) were studied on mass windthrow 15 years after the catastrophic event. Soil was sampled from the top 5 cm layer of the A horizon in three biotopes: (1) under the overlying trunk, (2) 50–70 cm from the trunk in a deadwood-free area, and (3) in the background forest surrounding the windthrow site. A series of one-way ANOVAs and the pairwise Games-Howell test were used to assess the effects of tree species identity and three biotopes on content and stock of C and N, C/N, microbial characteristics, pH, soil moisture and bulk density. The content and stocks of C and N, soil microbial activity, and moisture were the highest in the mass windthrow area free of lying trunks. Soil estimates under logs were mostly similar to those of the background forest. Our study showed that on loamy soils, gaps in forest canopy and coarse woody debris following mass windthrow have significant effects on soil characteristics.

Keywords: coarse woody debris (deadwood), Retisols, Luvisols, basal respiration, microbial biomass, Games-Howell test

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ ЕСТЕСТВЕННО РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 631.17.1

ОЦЕНКА ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА В ЛЕСНЫХ ПОДСТИЛКАХ СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

© 2024 г. Г. В. Ахметова^{a,*} (<http://orcid.org/0000-0003-0708-369X>),
С. Г. Новиков^a, Е. В. Мошкина^a, М. В. Медведева^a,
А. Н. Солодовников^a, А. К. Сараева^a, К. М. Никерова^a

^aИнститут леса КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

*e-mail: akhmetovagv@gmail.com

Поступила в редакцию 01.03.2024 г.

После доработки 19.06.2024 г.

Принята к публикации 20.06.2024 г.

Проведены комплексные исследования на тестовом полигоне, расположенном в государственном заповеднике “Кивач”, представляющем слабонарушенные среднетаежные экосистемы Восточной Фенноскандии. Отмечено преимущественное формирование на изучаемой территории грубогумусированных подстилок ферментативного типа, мощность которых в среднем составляет 5.2 ± 0.2 см, запасы — 48.0 ± 2.0 т/га. Выявлено, что в кустарничково-зеленомошных местообитаниях, наиболее распространенных на территории полигона, верхний слой подстилки ОЛ характеризуется значениями содержания $C_{\text{орг}}$ $52.8 \pm 0.6\%$. В нижних подгоризонтах подстилки ОГН происходит уменьшение содержания углерода $40.8 \pm 2.0\%$. С ростом доли разнотравных видов содержание $C_{\text{орг}}$ значительно снижается до 20–30%. Запасы $C_{\text{орг}}$ в подстилках изучаемых экосистем составляют в среднем 20.9 ± 0.9 т $C_{\text{орг}}$ /га. Полученные данные характеризуются высоким пространственным варьированием от 1.5 до 45 т $C_{\text{орг}}$ /га, в пределах изучаемой территории можно выделить следующие предикторы: условия увлажнения, характер напочвенного покрова, тип леса.

Ключевые слова: лесные биогеоценозы, депонирование углерода, детрит, напочвенный растительный покров, пространственная неоднородность

DOI: 10.31857/S0032180X24110055, EDN: JOSIZW

ВВЕДЕНИЕ

Оценка и выявление закономерностей пространственной неоднородности запасов органического углерода в компонентах лесных биогеоценозов является важной научной задачей. Подобные исследования вызывают интерес национальных [26] и межнациональных проектов [71] в области учета эмиссии парниковых газов. В высоких широтах наблюдается ускоренное увеличение среднегодовых температур [8, 57], это приводит к изменениям температурного и гидрологического режима почв, скорости разложения мертвого органического вещества и накоплению азота в минеральных горизонтах почв [66]. Описанные тенденции влияют на процессы накопления и эмиссии углерода в бореальных экосистемах.

Согласно общепринятым указаниям Межправительственной группы экспертов по изменению

климата [58], запасы $C_{\text{орг}}$ в лесной зоне сосредоточены в нескольких пулах: живая фитомасса, мертвая древесина, почва; в настоящее время отдельно от почвы рассматривают лесную подстилку, которая входит в пул мортмассы. Исследователи используют различные подходы к оценке пула почвенного углерода [47], это вносит сложности в понимании вклада подстилки в общие запасы углерода экосистемы. В некоторых работах этот пул рассчитывается без лесной подстилки, в то же время преобладает точка зрения что подстилка — это часть почвы, и ее включают в общие запасы почвенного углерода, при этом расчеты даются для разных слоев почвы [5, 28, 39, 42, 47].

В лесных экосистемах подстилка является неотъемлемым компонентом и продуктом функционирования лесного биогеоценоза [6, 7, 15]. В хвойных древостоях европейской части России

специфика опада в сочетании с климатическими факторами способствуют формированию мощных лесных подстилок, которые характеризуются значительными запасами органического вещества [4, 5, 22]. Состав опада и интенсивность его разложения оказывают непосредственное воздействие на эмиссию CO_2 с поверхности почвы, влияя на баланс углерода в атмосфере [11, 25, 48, 63]. Повышение температуры и увеличение вегетационного периода способствуют ускорению минерализации органического вещества подстилки, что увеличивает потоки CO_2 в атмосферу [51]. Содержание углерода в подстилке снижается в результате перемешивания органического вещества с минеральными горизонтами почвы почвенной фауной и выщелачивания растворенного органического вещества [14, 54].

Содержание и запасы $\text{C}_{\text{орг}}$ в подстилке отличаются неоднородностью, обусловленной различными факторами [7, 20, 37, 50, 52, 60, 70]. По разным оценкам на долю лесной подстилки приходится от 3 [44], 5 [65] до 14% [19] от общего запаса $\text{C}_{\text{орг}}$ лесных экосистем. В связи с этим, точная оценка данного пула углерода является важной научной проблемой, которая в настоящее время привлекает исследователей [25, 43, 56, 68]. Для расчетов в России разработаны справочные значения запасов $\text{C}_{\text{орг}}$ в подстилке [26], имеются различные конверсионные коэффициенты [44, 46, 67]. Использование справочных материалов и расчетных данных, полученных при помощи моделирования [52, 70], приводит к существенным различиям в оценках запасов углерода [46]. Дискуссионным вопросом является определение углерода различными методами. Широко распространенный бихроматный метод Тюрина и более дорогостоящий метод прямого сжигания дают отличающиеся результаты [2, 41, 69], что оказывает влияние на расчеты.

Изучение лесных подстилок в условиях таежных лесах Европейского Севера имеет длительную историю [4, 5, 7, 13, 21, 22]. Хорошо исследованы морфологические параметры подстилки еловых лесов Карелии, ее состав и биохимические свойства [13, 34, 35]. Выявлено, что хвойные леса европейской части России характеризуются большими запасами подстилки. Например, в еловых лесах республики Коми этот показатель варьирует от 15 до 78 т/га [5], в сосновых — от 40 до 75 т/га [23], близкие значения имеются для Карелии [13]. Рассчитано, что в подстилке лесной территории республики Карелии содержится 137.7 млн т $\text{C}_{\text{орг}}$, что составляет 13.8% его общего запаса [19]. В автоморфных условиях региона исследования запасы $\text{C}_{\text{орг}}$ подстилки составляют 14.8 т/га, т.е. в 2 раза превышают средний показатель по России [43] и в 1.5 раза — для среднетаежной подзоны [45, 47]. Известно, что запас $\text{C}_{\text{орг}}$ в подстилке зависит от лесорастительных условий. Например, в сосняках брусничных

Карелии этот показатель составляет от 8.5 до 17.8 т/га, а в более продуктивных черничных типах — от 13.8 до 19.2 т/га [34]. В работах [39, 47] показано, что запасы $\text{C}_{\text{орг}}$ в лесной подстилке среднетаежных экосистем увеличиваются с повышением увлажнения почв от 7.6 до 24.3 т/га в сосновых лесах и от 11.1 до 61.3 т/га в еловых. Однако отдельных работ, посвященных исследованиям запасов углерода в лесной подстилке среднетаежной подзоны недостаточно для точной оценки данного пула углерода.

Варьирование свойств подстилки на всех уровнях структурно-функциональной организации экосистемы чрезвычайно высоко [6, 7, 37], это создает определенные сложности при проведении исследований [35]. Динамика мощности, запасов и химического состава лесной подстилки является наиболее заметными проявлениями биологического круговорота веществ в лесных сообществах [6, 7]. Понимание и анализ влияния факторов окружающей среды на изменчивость пула $\text{C}_{\text{орг}}$ в подстилке на различных уровнях функционирования бореальных лесов имеет решающее значение для точной оценки запасов и выявления закономерностей ее варьирования [1, 18, 41, 42, 49, 72, 73]. Результаты исследования характеристик подстилок малонарушенных лесных экосистем, расположенных в пределах особо охраняемых природных территорий, являются ценной информацией для развития системы мониторинга запасов и потоков углерода [62] и имеют важное значение для повышения точности моделирования.

Цель работы — оценка пула углерода лесной подстилки и выявление закономерностей варьирования ее свойств в связи с неоднородностью почвенно-растительного покрова в условиях среднетаежных естественных биогеоценозов Восточной Финляндии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Природные условия. Исследования проводили на тестовом полигоне площадью 2×2 км, расположенном в государственном заповеднике “Кивач”, представляющим слабонарушенные среднетаежные экосистемы Восточной Финляндии [12]. Заповедник “Кивач” находится в Кондопожском районе Республики Карелия, в 80 км от г. Петрозаводск (рис. 1) и является лесным массивом (10.5 тыс. га) протяженностью с севера на юг 12 км, с запада на восток — 14 км.

Климат заповедника характеризуется мягкой, но продолжительной зимой и коротким летом (табл. 1), большим количеством дней со значительной облачностью, высокой влажностью и достаточным количеством осадков в течение всего года. Период со снежным покровом нередко длится с октября по апрель [34]. Зимой часты оттепели, которые сопровождаются резким понижением

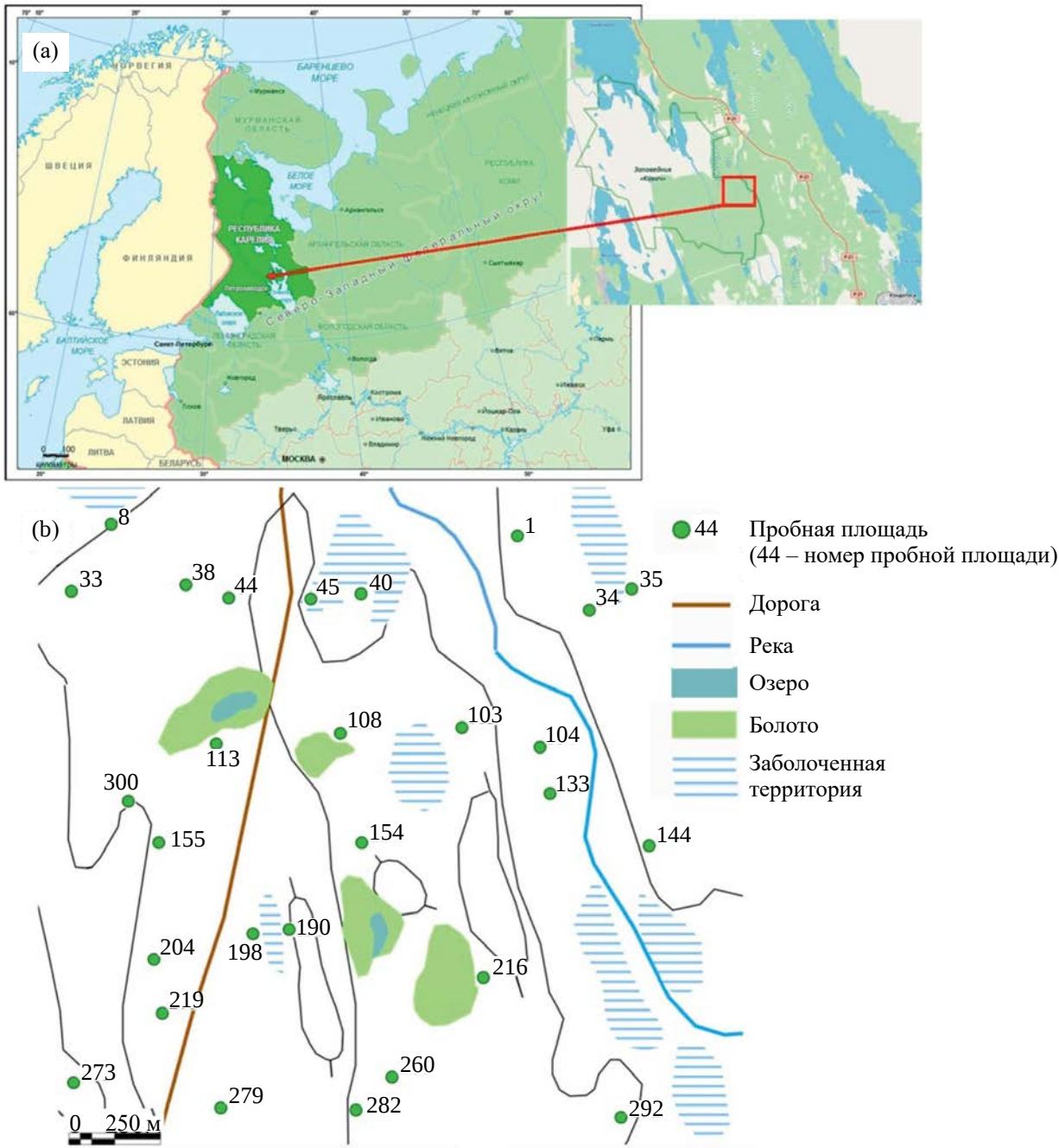


Рис. 1. Месторасположение тестового полигона “Кивач” (а) и пробных площадей (б).

Таблица 1. Климатические показатели изучаемой территории

Период	Температура воздуха, t , °C			Количество дней со среднесуточной $t > 5^{\circ}\text{C}$	Осадки среднегодовые, мм		
	среднегодовая	июль	январь		общее количество	дождь	снег
1967–2005 гг. [34]	2.4	+16.5	–11.1	154	624.0	Нет данных	
1992–2022 гг. [meteo.ru]	3.7	+17.2	–8.4	173	634.3	475.9	158.4

температуры, выпадением осадков и усилением ветров. В летний период, особенно в июне, наблюдаются периоды похолодания.

Территория заповедника находится в юго-восточной части Балтийского кристаллического щита и имеет сложную геологическую историю, которая отразилась в строении ландшафтов. В настоящее время территория заповедника представляет собой мозаику участков разного геологического возраста. Ландшафты сельгового комплекса сочетаются с участками озерно-ледниковой, размытой моренной и водно-ледниковой равнины [9]. Территория тестового полигона расположена на волнистой озерно-ледниковой равнине, в восточной части занятой песчано-галечными узкими грядами (озами). Озерно-ледниковые отложения представлены суглинками и глинами, частично перекрытыми песками. Почвенный покров, в связи со сложным геоморфологическим строением и пересеченным рельефом, неоднороден и представлен почвами различного генезиса [40]. Половину площади полигона занимают альфегумусовые почвы: подзолы (Albic Podzol) и подбуры (Entic Podzol), сформированные на песчаных отложениях. Около 20% территории отличаются близким залеганием озерно-ледниковых суглинков и глин, часто выходящими на поверхность. В таких местах распространены слаборазвитые глинистые почвы: пелоземы (Regosol) в сочетаниях с подзолами литобарьерными (Leptic Podzol), элювоземами (Luvisol) и серогумусовыми почвами (Cambisol). В пониженных элементах рельефа формируются торфяно-глееземы (Leptic Histosol), торфяно-глеевые и торфяные

почвы (Histosol), занимающие около 18% площади полигона. Названия почв даны в соответствии с российской [16] и международной [60] почвенными классификациями.

Растительность изучаемой территории представлена бореальными видами. Преобладают хвойные, преимущественно сосновые леса естественного происхождения, еловые и мелколиственные леса встречаются реже. В напочвенном покрове распространены кустарнички: черника и брусника, встречаются разнотравные виды. В мохово-лишайниковом ярусе автоморфных и транзитных позиций доминируют бриевые мхи, реже встречаются лишайники, в пониженных элементах рельефа распространены сфагновые мхи, багульник.

Полевые методы. На основании предварительного проведенной комплексной наземной экспресс-оценки 310 сегментов тестового полигона “Кивач” и данных дистанционного зондирования на территории тестового полигона заложены постоянные пробные площади (ПП) (рис. 1b), объединенные в группы биогеоценозов (БГЦ) (табл. 2). Отбор образцов лесной подстилки проводили в августе 2023 г. Точки опробования размещали в соответствии с пространственной неоднородностью, обусловленной влиянием полога древесной растительности. В межкрупном пространстве закладывали основной разрез, под кронами деревьев – 2–3 прикнопки. Всего заложено 100 точек опробования, в работе представлены только результаты, полученные для почв автоморфных позиций ландшафта.

Таблица 2. Характеристика изучаемых биогеоценозов (БГЦ) полигона “Кивач”

БГЦ	Древостой	Напочвенный покров	Почвы	Почвообразующая порода	ПП
1	Сосняк	Бруснично-зелено-мошный	Подзолы иллювиально-железистые	Флювиогляциальные пески	44, 190, 260, 282
2		Чернично-зелено-мошный			38, 108, 113, 154, 155, 219, 300, 216, 279
3			Подзолы иллювиально-гумусовые	Двучленные отложения	198, 204
4	Еловый и сосново-еловый		Пелоземы, элювоземы и серогумусовые	Озерно-ледниковые суглинки и глины	40, 273, 292
5	Сосново-березово-еловый				1, 34, 104, 103, 133
6	Сосново-еловый с примесью березы				33, 144
7	Сосняк с большой долей мелколиственных пород и елью				8, 35

Для определения запасов подстилки рамкой 25×25 см отбирали монолит, который разбирали на подгоризонты в соответствии со степенью разложения растительных остатков. В большинстве случаев выделяли два подгоризонта: OL и OFH. Отдельно подгоризонт OH фиксировали в случае, если его мощность превышала 0.5–1 см, и было возможно его отобрать, избежав смешивания с нижележащим минеральным горизонтом. В БГЦ с преобладанием разнотравной растительности подстилка состояла только из горизонта OL, представляющего собой слаборазложившийся опад прошлых лет.

Лабораторные методы. Для определения запасов подстилки образцы доводили до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Для пересчета на абсолютно сухой вес определяли содержание гигроскопической влаги по стандартной методике (при 105°C). Содержание углерода измеряли на элементном анализаторе Unicube Elementar (Elementar GmbH, Германия), калиброванным сертифицированным стандартом ацетанилида (200007435 Acetanilide Elementar Analysensysteme). Исследования выполняли на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской Академии наук”.

Обработка результатов. Запасы каждого выделенного подгоризонта подстилки ($\text{OLFH}_{\text{stock}}$, т/га) рассчитывали по формуле:

$$\text{OLFH}_{\text{stock}} = (m/s) \times 100,$$

где m — масса образца в пересчете на абсолютно сухую навеску (г), s — площадь отбора образца (см^2), 100 — коэффициент перевода единиц в т/га.

Запасы углерода лесной подстилки SOC_{OLFH} (т/га) рассчитывали по формуле:

$$\text{SOC}_{\text{OLFH}} = \text{OLFH}_{\text{stock}} (C_{\text{opr}}, \%/100).$$

Результаты статистически обрабатывали с помощью пакетов программ Microsoft Office Excel 2013 и Past 4.13 [55], использовали стандартные статистические методы [10]. Проводили проверку на нормальность распределения. Для большей информативности полученных данных рассчитывали значения нижних и верхних квартилей, определяющих наиболее характерный диапазон выборки [30]. Для определения достоверности различий измеряемых показателей разных выборок использовали непараметрический критерий U-критерий Манна–Уитни для выборки из двух групп и однофакторный анализ (ANOVA) в случае трех групп и более, статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показывают, что лесная подстилка слабонарушенных среднетаежных лесных экосистем Карелии характеризуется значительной изменчивостью своих свойств: строением, мощностью, содержанием и запасами углерода. Варьирование изучаемых показателей обусловлено различными факторами: гидротермическими условиями, типологической и таксационными показателями насаждений, характером напочвенного покрова [7, 17, 23, 25, 35].

Типы лесной подстилки. Формирование различных типов подстилок [6] тесно связано с условиями произрастания и особенностями напочвенной растительности. Деструктивные типы подстилок на исследуемой территории от общего числа объектов исследования занимают менее 8%. Их развитие связано с преобладанием в напочвенном растительном покрове травянистых растений и отсутствием или малой долей зеленых мхов. Деструктивный тип подстилок характеризуется следующими признаками: мощностью не более 3 см, включением минеральных частиц, быстрой минерализацией опада, накоплением только слаборазложившихся фракций опада и отпада.

В кустарничково-зеленомошных сосновых и сосново-еловых БГЦ распространены ферментативные грубогумусовые подстилки со строением OL–OFH, встречающиеся на большинстве исследуемых пробных площадях (80% всех точек опробования). Подстилки рассматриваемого типа могут иметь значительную мощность (до 10 см), этому способствует преобладание в составе опада зеленых мхов, хвои, шишек, коры и веток хвойных деревьев, скорость минерализации которых значительно отстает от скорости их поступления [48, 51]. Наличие гумифицированных типов подстилки отмечалось на 12% точек опробования, в большинстве случаев подгоризонт OH представлял собой слой сильно-разложившегося материала мощностью менее 1 см. Полученные результаты дополняют данные [35, 36], в которых показано преобладание ферментативных грубогумусовых типов подстилок в еловых местообитаниях заповедника “Кивач”.

Мощность и запасы подстилки. Мощность подстилки, значительно варьирует в пределах одной ПП [7, 34, 36], настоящие исследования показали, что в условиях исследуемых БГЦ она изменяется от 1 до 10.5 см, коэффициент вариации (C_v) находится на уровне 38% (табл. 3). Средние данные составляют 5.2 ± 0.2 см, а наиболее часто встречаемые значения мощности подстилки находятся в диапазоне от 4 до 6 см. Запасы подстилки для исследуемой территории в среднем составляют 48 ± 2 т/га, этот показатель также, как и мощность, значительно изменяется в зависимости от типа БГЦ. Выявлена небольшая положительная асимметрия выборок

параметров мощности и запасов подстилок брусничества БГЦ, т.е. наблюдается смещение массива данных в сторону больших значений по сравнению с арифметическими средними данными. Характерен положительный эксцесс распределения величин мощности и запасов подстилки – образование островершинной кривой.

Наблюдается закономерное повышение мощности и запасов подстилки. В ряду сосновых БГЦ

минимальные значения характерны для сосняка брусничного, а максимальные – для сосняка черничного на двучленных отложениях. Несмотря на полученную тенденцию и имеющуюся информацию о более низких по сравнению с черничными типами леса запасах подстилки в сосняках брусничных [13, 39, 46], в этом БГЦ отмечены высокие значения отдельных данных. Подобные выбросы связаны с неоднородностью микрорельефа и напочвенной растительностью.

Таблица 3. Описательная статистика мощности (см) и запасов (т/га) лесной подстилки исследуемых средне-таежных БГЦ

Показатель	<i>n</i>	$\bar{x}$	SE	min–max	Cv, %	Асимметрия	Эксцесс	Достоверность различий
Сосняк брусничный, подзол иллювиально-железистый на флювиогляциальных песчаных отложениях								
Мощность	18	4.9	0.3	3.0–8.0	25.5	1.1	2.1	a*
Запасы		44.4	3.6	19.9–86.1	34.8	1.0	2.0	A**
Сосняк черничный, подзол иллювиально-железистый на флювиогляциальных песчаных отложениях								
Мощность	26	6.0	0.3	3.0–10.5	25.6	0.7	1.4	б
Запасы		52.1	2.9	28.9–90.4	28.6	0.5	0.2	AB
Сосняк черничный, подзол иллювиально-гумусовый на двучленных отложениях								
Мощность	7	7.4	0.5	6.0–9.0	18.8	-0.1	–2.4	с
Запасы		64.4	6.1	51.2–96.9	25.1	1.6	2.7	B
Еловые и сосновое-еловые насаждения черничные, пелозем на суглинистых и глинистых озерных отложениях								
Мощность	10	6.0	0.5	5.0–9.0	24.8	1.3	0.3	аб
Запасы		59.9	6.0	37.2–98.4	31.8	0.6	0.2	B
Сосново-еловые и сосново-березовые насаждения разнотравно-чернично-зеленомошные, пелозем на суглинистых и глинистых озерных отложениях								
Мощность	15	5.0	0.3	3.0–8.0	26.5	1.0	0.8	a
Запасы		51.9	3.8	29.9–74.4	28.0	0.1	–1.3	AB
Сосново-еловое с примесью березы насаждение разнотравно-зеленомошное, серогумусовые и пелоземы на суглинистых и глинистых озерно-ледниковых отложениях								
Мощность	7	4.4	0.2	4.0–5.0	12.1	0.4	–2.8	a
Запасы		36.1	3.6	26.7–50.5	26.7	0.9	–1.1	A
Сосняк с большой долей мелколиственных пород и елью разнотравный, серогумусовая на суглинистых и глинистых озерно-ледниковых отложениях								
Мощность	7	1.1	0.1	1.0–2.0	31.4	2.8	8.0	д
Запасы		13.7	1.6	7.4–18.6	30.4	–0.2	–1.0	C
Все БГЦ								
Мощность	90	5.2	0.2	1.0–10.5	37.7	–0.1	0.5	–
Запасы		48.0	2.0	7.4–98.4	39.2	0.2	0.1	–

Примечание. *n* – размер выборки, $\bar{x}$ – среднее арифметическое, SE – ошибка среднего, min–max – минимальные и максимальные значения, Cv – коэффициент вариации. Буквенные обозначения соответствуют статистически значимым различиям между выделенными БГЦ: * мощности подстилки, ** запасов подстилки.

В смешанных сосново-еловых БГЦ мощность и запасы подстилки уменьшаются с увеличением доли разнотравья, что связано с большими темпами разложения травянистого опада [48]. Например, в еловых и сосново-еловых чернично-зеленомошных БГЦ с минимальной долей травяной растительности запасы подстилки высоки и сравнимы с сосняком черничным на двучленных отложениях. В смешанных лесах с большой долей лиственных пород и разнотравной растительностью мощность и запасы подстилки минимальны и находятся на уровне показателей, характерных для южнотаежной подзоны [17, 24, 37, 61].

При анализе влияния зоны проекции древесного полога выявлено, что меньшие значения мощности и запасов подстилки характерны для межкروновых пространств, по сравнению с таковыми в подкروновых позициях, однако описываемые различия статистически незначимы (рис. 2). Выявлено, что расположения относительно полога дерева имеет значение для подгоризонта OL ($p < 0.004$), чем для OFH ($p > 0.05$). Отмечено, что в сосновых кустарничково-зеленомошных БГЦ наблюдается тенденция к повышению доли запасов OL в подкروновых пространствах, в межкروновых местообитаниях его значимо меньше, что может

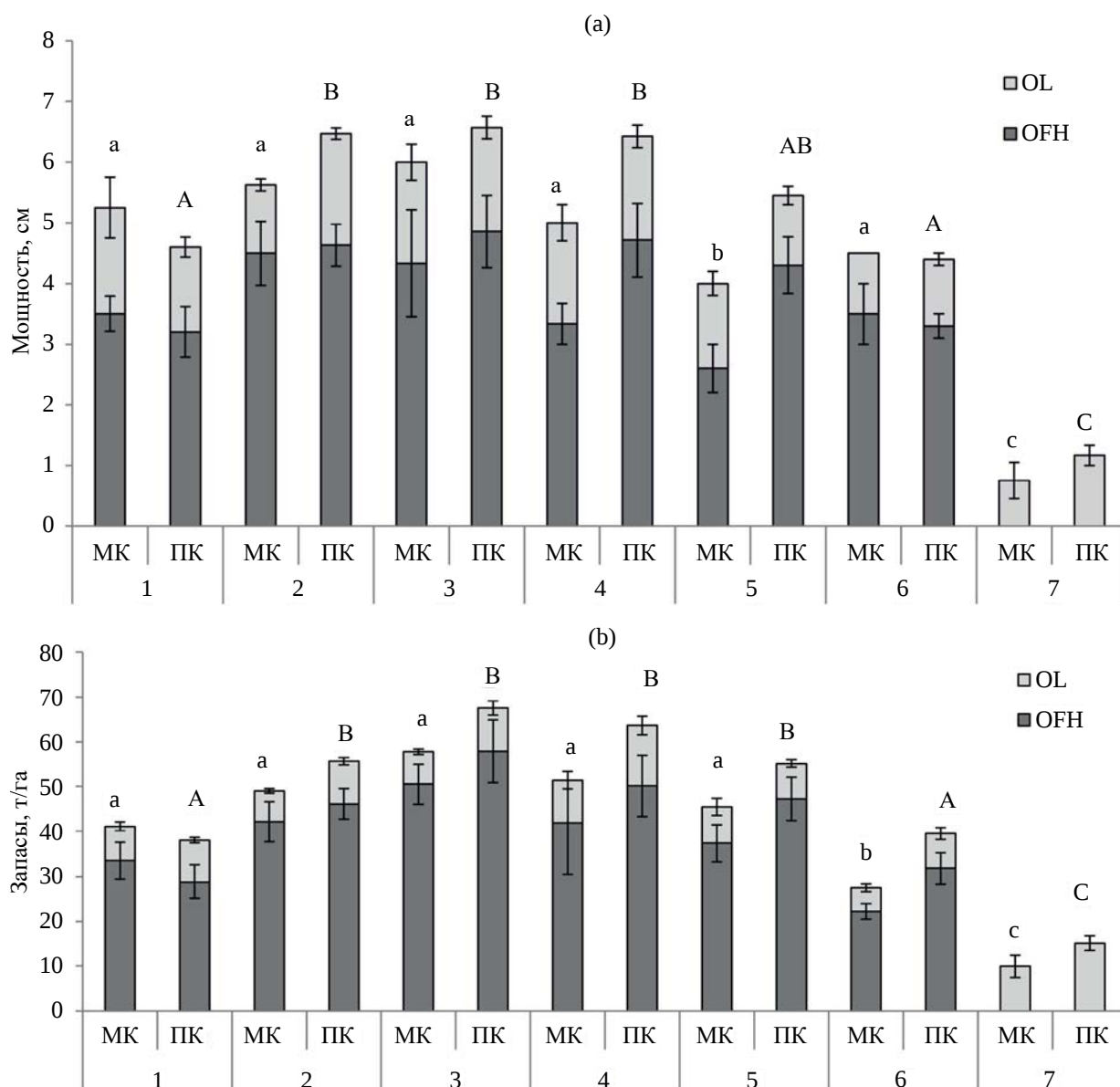


Рис. 2. Мощность (а) и запасы (б) лесной подстилки межкроновых (МК) и подкроновых (ПК) пространств выделенных биогеоценозов. Цифрами обозначены БГЦ, расшифровка в табл. 2. Буквенные обозначения соответствуют статистически значимым различиям между выделенными БГЦ: строчные — для подстилок межкронового пространства, заглавные — для подкронового.

быть связано с большим количеством древесного опада [37]. В сосново-еловых и сосново-мелколиственных БГЦ данная закономерность не прослеживается в связи с большей сомкнутостью древостоя. В связи с сезонностью верхний слой подстилки отличается значительной временной изменчивостью свойств [11, 45] и не всегда учитывается при расчетах запасов подстилки [18, 53]. Исследования показали, что в условиях среднетаежной подзоны Карелии доля OL в общих запасах лесной подстилки варьирует от 10 до 30%, составляя в среднем 19%. Таким образом, упущение этой

информации может привести к недоучету запасов углерода.

Построенные регрессионные модели (рис. 3) демонстрируют тесную связь между запасами подстилки и ее мощностью, выявленная зависимость выше для подкронового пространства по сравнению с межкрасовыми позициями. Полученные результаты дополняют идею [60], что менее трудоемкие измерения мощности подстилки могут дополнить более сложный процесс отбора образцов для определения ее запасов, это позволит сократить количество отбираемых почвенных образцов или увеличить выборку для выявления пространственной неоднородности данного показателя.

Содержание органического углерода в лесной подстилке. Концентрация $C_{\text{орг}}$ в подстилке зависит от степени разложения ее компонентов, а также от материала, слагающего ее [48]. В связи с этим, содержание $C_{\text{орг}}$ в различных подгоризонтах лесной подстилки значительно различается ($p < 0.05$). Наибольшее содержание $C_{\text{орг}}$ характерно для верхнего подгоризонта подстилки OL, слабо затронутого процессами трансформации. Вместе с тем выявлено крайне широкое варьирование данного показателя — от 19 до 65%. Анализ полученных результатов на нормальном вероятностном графике (рис. 4а) показал, что данные о содержании $C_{\text{орг}}$ в OL для статистической обработки необходимо разделить на две совокупности. Присутствие в выборке БГЦ с разнотравной растительностью с очень тонкой, деструктивной подстилкой, в которой велика доля минеральных примесей, снижает средний уровень содержания $C_{\text{орг}}$. После разделения совокупности

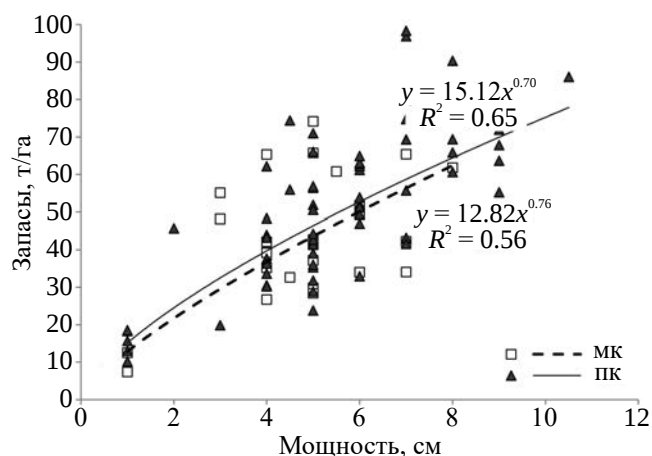


Рис. 3. Диаграммы рассеивания запасов и мощности лесных подстилок (МК — межкрасовое пространство, ПК — подкроновое пространство).

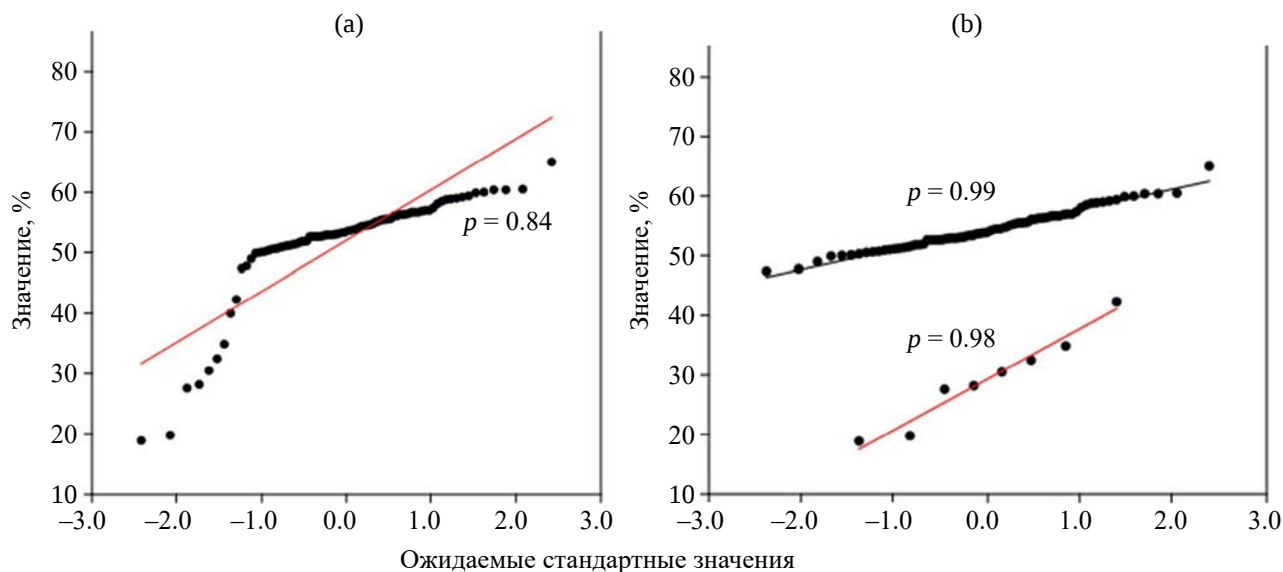


Рис. 4. Нормальный вероятностный график распределения данных содержания $C_{\text{орг}}$ в OL ((а) — все данные, (б) — разделенные на две совокупности в соответствии с типом подстилки, с красной пунктирной линией — деструктивные типы, черная — ферментативные и гумусовые).

распределение выборок оказалось более равномерным (рис. 4b), а C_v снизился до 6%.

Таким образом, во всех БГЦ с кустарничково-зеленомошным покровом слаборазложившиеся растительные остатки, составляющие верхний подгоризонт подстилки, характеризуются наибольшими значениями содержания $C_{орг}$ 50–60 % (рис. 5). По мере увеличения степени разложения растительных остатков происходит постепенная потеря органического вещества в ОФ и ОН до 30–40% и менее. Полученные данные о содержании $C_{орг}$ в подстилке отличаются от результатов ранних исследований в регионе [13, 39]. Большие значения $C_{орг}$ связаны с использованием для его определения методов прямого сжигания [41].

На основе данных по содержанию $C_{орг}$ в подгоризонтах подстилки, учитывая долю запасов этих подгоризонтов, рассчитано усредненное значение

содержания $C_{орг}$ в подстилке среднетаежных хвойных кустарничково-зеленомошных лесов, которое составило 46%. Этот результат можно рекомендовать к использованию для оценки запасов углерода в среднетаежных экосистемах Европейского Севера. Рассчитанный показатель значительно отличается с рекомендуемым конверсионным коэффициентом – 0.37 [38] и предложенным ранее [21] – 0.58. В то же время полученные данные оказались близки к упомянутому в работе [3] – 0.45. При этом необходимо отметить, что для разнотравных БГЦ этот коэффициент должен быть намного ниже 0.20–0.30. Уточнение этого показателя требует дополнительных исследований.

Запасы углерода в лесной подстилке. Рассчитан и приведен широкий спектр статистических показателей запасов углерода отдельно по подгоризонтам и в подстилке в целом на уровнях исследуемых БГЦ

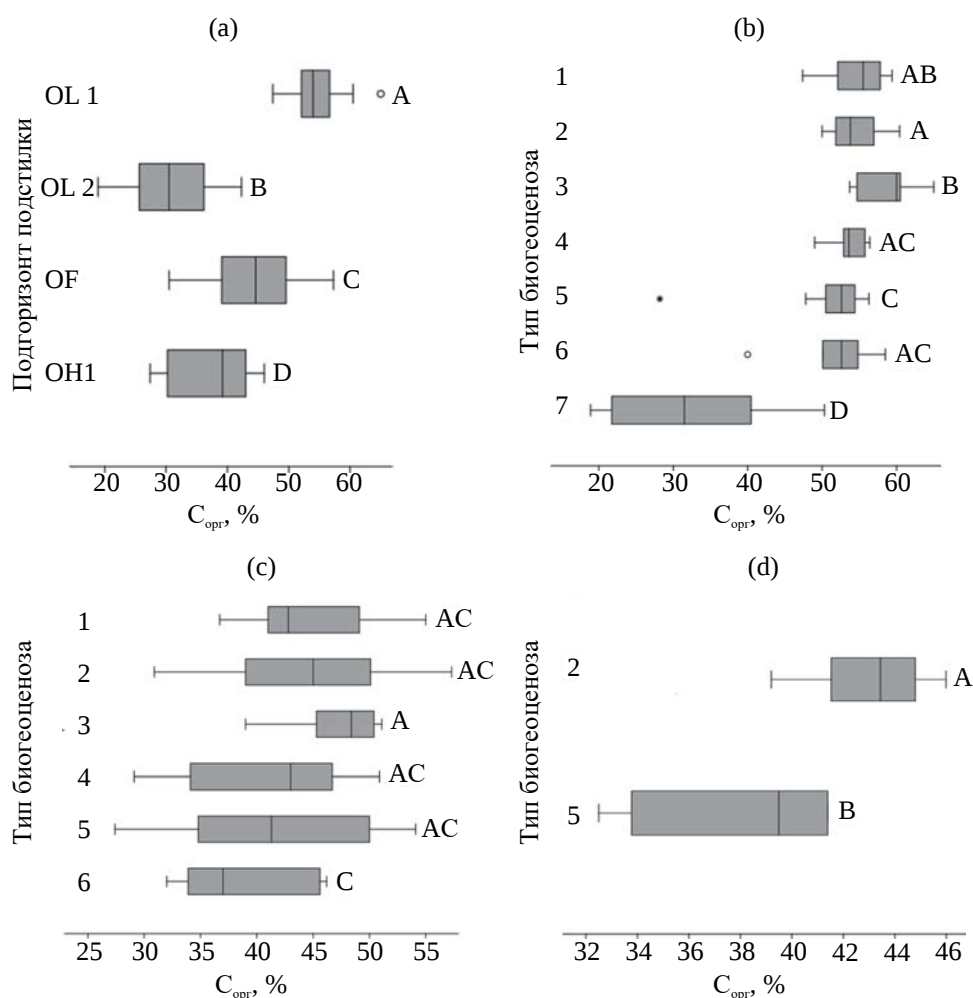


Рис. 5. Содержание $C_{орг}$ в подстилке изучаемых биогеоценозов полигона “Кивач”. Цифрами обозначены биогеоценозы (БГЦ), расшифровка в табл. 2. Буквенные обозначения соответствуют статистически значимым различиям: между содержанием $C_{орг}$ в разных подгоризонтах подстилки (a); между содержанием $C_{орг}$ в подгоризонтах OL (b), OF (c), OH (d) выделенных БГЦ.

и полигона (табл. 4). Анализ полученных данных показал, что увеличение выборки, как например для БГЦ 2 ($n = 26$), не дает меньших показателей варьирования и лучших показателей распределения данных по сравнению с небольшими выборками (БГЦ 3, где $n = 7$). Коэффициенты асимметрии и эксцесса в обоих случаях показывают одинаковую тенденцию к смещению распределения данных вправо с образованием острой вершины, что особенно характерно для ОЛ. Приведенная информация о результатах данного исследования может быть применена для построения различных моделей и использования в обзорных статьях [30].

На основе полученных результатов проведена оценка запасов $C_{орг}$ в подстилке изучаемых БГЦ, которые в среднем составили 20.9 ± 0.9 т $C_{орг}$ /га. Полученные данные превышают значения, рассчитанные для среднетаежной европейской подзоны [44], а также полученные ранее для региона [19, 33]. Возможно, различающаяся информация связана с разными методами определения углерода и коэффициентами пересчета, что в настоящее время является объектом научных дискуссий [2, 29, 32, 69]. Полученные данные о запасах $C_{орг}$ в подстилке характеризуется высоким пространственным варьированием, что характерно для таежной зоны [46]. Пространственная неоднородность рассматриваемого пула углерода определяется сочетанием разных факторов среды, чаще всего, выделяют влияние типа леса или характер увлажнения [13, 22, 23]. В настоящем случае на уровне типа древостоя C_v составляет около 40%. Внутрибиогеоэкологическое варьирование обусловлено характером напочвенного покрова и парцеллярным строением дерева [37, 39] и в отдельных случаях, например, в разнотравном БГЦ 7 достигает 60–70%.

Закономерности пространственной неоднородности пула углерода подстилки совпадают с рассмотренными выше для показателей ее мощности и запасов. Среди сосняков кустарничково-зеленомошных наименьшие запасы $C_{орг}$ получены для брусничных БГЦ – 18 т/га, а наибольшие – для черничных на двучленных отложениях 29 т/га. Наиболее типичные как для территории полигона, так и для Восточной Фенноскандии в целом, сосняки черничные на песчаных подзолах [22, 39, 47] характеризуются запасом $C_{орг}$ подстилки в 23.1 ± 1.3 т/га. Представленные данные близки к информации, полученной для среднетаежной подзоны Республики Коми в БГЦ, близких по лесорастительным и почвенным условиям [23]. Можно отметить, что для сосняков черничных характерен широкий разброс данных, отмечено особенно значительное варьирование запасов углерода в верхнем слое подстилки ОЛ от 2 до 19 т/га. Однако при рассмотрении показателей нижнего и верхнего квартилей, становится очевидным, что имеют место единичные высокие значения.

Запасы $C_{орг}$ в подстилке еловых и смешанных сосново-еловых черничных древостоев (25.6 ± 2.3 т/га) близки к вышерассмотренным соснякам черничным. Полученные данные не подтверждают информацию о том, что более производительные еловые леса характеризуются меньшим пулом углерода подстилки [49]. Вероятно, данная закономерность должна быть связана с более разнообразным напочвенным покровом, включающим травянистые виды. Наблюдается постепенное снижение запасов $C_{орг}$ в подстилке БГЦ с включением разнотравной растительности от 20 до 15 т/га. Минимальные запасы $C_{орг}$ 5.5 ± 1.5 т/га характерны для подстилок БГЦ с высокой примесью мелколиственных деревьев и преобладанием разнотравья. Подобные показатели более свойственны для южнотаежных лесов [18, 37, 62], это может быть интересной информацией для моделирования изменения растительности и оценки запасов углерода в таежных экосистемах. Необходимо отметить, что для разнотравного БГЦ выявлен широкий разброс данных, C_v составляет 78 %, на что повлияли единичные максимальные выбросы.

Полученные результаты позволили выявить ряд закономерностей пространственной неоднородности запасов $C_{орг}$ в подстилке естественных среднетаежных лесов. Известно, что факторы, влияющие на свойства подстилки, разнообразны [6, 31, 61, 64, 74] и зачастую выступают комплексно [15]. В условиях полигона можно выделить несколько предикторов (табл. 5), с которыми связано варьирование запасов $C_{орг}$ в подстилке:

- наибольшая зависимость свойств подстилки от характера напочвенной растительности. Выявлено, что с увеличением доли участия разнотравных видов растений, не зависимо от расположения относительно кроны дерева, резко уменьшаются мощность, запасы подстилки и запасы углерода в ней. Более типичные для среднетаежной подзоны кустарничково-зеленомошные растительные ассоциации характеризуются наибольшими значениями рассматриваемых характеристик;
- условия увлажнения оказывают статистически значимое влияние. При рассмотрении влияния данного фактора в ряду БГЦ сосняков от брусничного типа до черничного на двучленных отложениях выявлено постепенно повышение запасов $C_{орг}$;
- преобладающие древесные породы оказывают статистически значимое влияние. Наибольшие запасы углерода в подстилке отмечены в БГЦ без примеси лиственных пород, а меньшие значения связаны с большей долей участия березы и осины;
- расположение относительно зон проекции древесного полога оказывает наименьшее влияние. В межкروновых пространствах мощность и запасы подстилки, а также запасы $C_{орг}$ меньше по сравнению с подкroновыми, но различия статистически

Таблица 4. Описательная статистика запасов углерода лесной подстилки (т/га) в исследуемых среднетаежных БГЦ

Слой подстилки	<i>n</i>	$\bar{x}$	SE	min–max	Cv, %	Дисперсия	Q_{25}	Q_{75}	Асимметрия	Экссесс
Сосняк брусничный, подзол иллювиально-железистый на флювиогляциальных песчаных отложениях										
OL	18	3.9 a*	0.3	2.2–6.0	27	1.1	3.0	4.8	0.3	–0.4
OFH		14.0 A**	1.6	4.2–25.6	41	33.5	10.4	18.5	0.3	0.1
OLFH		18 A'***	1.7	7.3–30.6	34	36.8	14.4	22.3	0.5	0.6
Сосняк черничный, подзол иллювиально-железистый на флювиогляциальных песчаных отложениях										
OL	26	5.3 a	0.6	2.3–18.6	61	10.5	3.4	5.7	2.8	9.6
OFH		19.2 B	1.3	8.4–40.3	37	51.2	13.4	23.8	0.8	1.2
OLFH		23.1 B'	1.3	12.6–36.2	30	48.4	16.4	29.5	0.2	–1.0
Сосняк черничный, подзол иллювиально-гумусовый на двучленных отложениях										
OL	7	5.1 ab	0.6	3.7–8.7	32	2.6	4.4	5.0	2.3	5.6
OFH		24.5 C	1.9	19.3–32.5	20	24.9	20.3	28.4	0.6	–1.2
OLFH		29.7 C'	1.7	24.3–36.9	16	21.3	24.8	33.2	0.3	–0.9
Еловые и сосново-еловые насаждения черничные, пелозем на суглинистых и глинистых озерно-ледниковых отложениях										
OL	10	6.7 b	0.9	3.0–13.8	44	8.8	5.2	7.6	1.4	3.6
OFH		18.8 AB	1.8	10.5–28.8	29	30.5	15.5	23.7	0.6	–0.1
OLFH		25.6 BC'	2.3	16.5–37.1	27	49.4	19.8	31.7	0.3	–1.3
Сосново-еловые и сосново-березовые насаждения разнотравно-чернично-зеленомошные, пелозем на суглинистых и глинистых озерно-ледниковых отложениях										
OL	15	4.0 a	0.4	2.1–7.5	41	2.8	2.5	5.0	0.9	–0.1
OFH		17.5 AB	1.6	10.1–30.5	35	38.6	12.4	22.7	0.8	–0.3
OLFH		20.6 AB'	1.6	12.8–33.7	30	38.5	15.2	24.2	0.6	–0.4
Сосново-еловое с примесью березы насаждение разнотравно-зеленомошное, серогумусовые и пелоземы на суглинистых и глинистых озерно-ледниковых отложениях										
OL	7	3.7 a	0.7	1.9–6.7	47	3.1	2.3	4.9	0.8	–0.4
OFH		11.2 A	1.2	8.2–17.5	27	9.5	9.3	12.5	1.7	3.4
OLFH		17.4 A'	2.7	10.5–30.3	40	49.6	12.4	22.3	1.1	0.6
Сосняк с большой долей мелколиственных пород и елью разнотравный, серогумусовая на суглинистых и глинистых озерно-ледниковых отложениях										
OL	7	4.4 a	0.6	1.5–6.5	39	3.0	2.9	5.9	–0.6	–0.5
OFH		9.1 AB		–						
OLFH		5.5 D'	1.5	1.5–15.6	78	18.8	2.9	5.9	2.2	5.4
Все БГЦ										
OL	90	4.7	0.2	1.5–13.8	44	4.2	3.3	5.7	1.6	4.2
OFH		17.7	0.8	4.2–40.3	39	47.6	12.1	22.3	0.6	0.3
OLFH		20.9	0.9	1.5–44.9	42	77.2	15.3	27.6	0.04	–0.2

Примечание. *n* – размер выборки, $\bar{x}$ – среднее арифметическое, SE – ошибка среднего, min–max – минимальные и максимальные значения, Cv – коэффициент вариации, Q_{25} и Q_{75} – верхний и нижний квартиль. Буквенные обозначения соответствуют статистически значимым различиям между выделенными БГЦ: * запасы $C_{орг}$ OL, ** $C_{орг}$ OFH, *** $C_{орг}$ всей подстилки.

Таблица 5. Результаты дисперсионного анализа (ANOVA) влияния выделенных факторов на запасы углерода в подстилах полигона “Кивач”

Фактор	Число степеней свободы	F-value	p-value
Растительность на-почвенного покрова	6	11.26	3.64(10 ⁻⁹)
Степень увлажнения	5	7.25	1.09(10 ⁻⁵)
Лесообразующая по-рода	2	6.52	0.003
Расположение относительно зоны проекции дре-весного полога			
Вся выборка	1	1.95	0.17
1 группа БГЦ		0.01	0.94
2 группа БГЦ		1.28	0.27
3 группа БГЦ		0.06	0.81
4 группа БГЦ		3.95	0.08
5 группа БГЦ		0.99	0.34
6 группа БГЦ		1.89	0.23
7 группа БГЦ		0.95	0.37

не значимы. Эта тенденция сохраняется на уровне каждого выделенного БГЦ.

Таким образом, результаты дисперсионного анализа показали наиболее значимое влияние особенностей древесной и напочвенной растительности, а также характер увлажнения территории на запасы $C_{орг}$ в подстилах среднетаежных БГЦ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования позволили оценить показатели подстилки, от которых зависит расчет запасов углерода: мощность, запасы подстилки и содержание $C_{орг}$ в разных подгоризонтах. Отмечено преимущественное формирования на изучаемой территории грубогумусовых подстилок ферментативного типа, мощность которых в среднем составляет 5.2 ± 0.2 см, а запасы — 48 ± 2 т/га. Показано широкое варьирование данных показателей. Выявлена тесная связь запасов от мощности подстилки, которая больше для подстилок, формирующихся в подкроновых пространствах по сравнению с междокровными.

Содержание $C_{орг}$ значимо различается в зависимости от степени разложения подстилки. Наибольшими значениями содержания $C_{орг}$ характеризуются верхний подгоризонт подстилки ОЛ кустарниково-зеленомошных БГЦ $52.8 \pm 0.6\%$. В нижних

подгоризонтах подстилки происходит уменьшение содержания $C_{орг}$ до $45 \pm 0.8\%$ в ОФ и $37 \pm 1.6\%$ в ОН. С ростом доли травянистой растительности содержание $C_{орг}$ снижается $30.5 \pm 1.8\%$. Усредненный уровень $C_{орг}$ лесных подстилок среднетаежных экосистем (кустарничково-зеленомошных типов леса), рассчитанный с учетом доли вклада каждого слоя подстилки и содержания в ней углерода, находится на уровне 46%. Для разнотравных типов БГЦ данный показатель должен быть ниже 20–30%.

Запасы $C_{орг}$ в подстилках изучаемых экосистем составляют в среднем 20.9 ± 0.9 т $C_{орг}$ /га, полученные данные характеризуются высоким варьированием от 1.5 до 45 т $C_{орг}$ /га. Наибольшие показатели характерны для кустарничково-зеленомошных БГЦ 20–30 т $C_{орг}$ /га, а минимальные для разнотравных — 5.5 т $C_{орг}$ /га. В пределах изучаемой территории можно выделить следующие предикторы варьирования запасов $C_{орг}$ подстилки: состав напочвенного покрова, характер увлажнения, преобладающая древесная порода и расположения относительно кроны дерева. Можно сделать вывод, что увеличение повторности отбора образцов не дает более точных, с меньшими показателями варьирования, данных.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы благодарны сотрудникам Института леса КарНЦ РАН Ю.С. Кудиновой и Н.Н. Ивашовой за подготовку образцов к анализам и А.А. Голодюк и А.В. Климовой за неоценимый вклад в аналитические исследования.

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, обеспечении создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических систем” (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. Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / Под ред. Лукиной Н.В. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
2. Безуглова О.С., Горбов С.Н., Карпушова А.В., Тагивердиев С.С. Сравнительная характеристика методов определения органического углерода в почвах // Биологические науки. 2014. № 8. С. 1576–1580.
3. Биеньковски П., Титлянова А.А., Шибарева С.В. Трансформационные процессы в подстилках бореальных лесов // Сибирский экологический журнал. 2003. Т. 10. № 6. С. 707–712.
4. Благовещенский Ю.Н., Богатырёв Л.Г., Соломатова Е.А., Самсонова В.П. Пространственная изменчивость мощности подстилок в лесах Карелии // Почвоведение. 2006. № 9. С. 1029–1035.
5. Бобкова К.С., Машика А.В., Смагин А.В. Динамика содержания углерода органического вещества в среднетаежных ельниках на автоморфных почвах. СПб.: Наука, 2014. 270 с.
6. Богатырёв Л.Г., Демин В.В., Матышак Г.В., Сапожникова В.А. О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок // Лесоведение. 2004. № 4. С. 17–29.
7. Богатырёв Л.Г., Свентицкий И.А., Шарафутдинов Р.Н., Степанов А.А. Лесные подстилки и диагностика современной направленности гумусообразования в различных географических зонах // Почвоведение. 1998. № 7. С. 864–875.
8. Второй оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М: Росгидромет, 2014. 1009 с.
9. Демидов И.Н., Лукашов А.Д., Ильин В.А. Рельеф заповедника “Кивач” и история геологического развития северо-западного Прионежья в четвертичном периоде // Тр. Карельского НЦ РАН. 2006. Вып. 10. С. 22–33.
10. Дмитриев Е.А. Математическая статистика в почвоведении. М.: URSS, 2009. 328 с.
11. Иванов А.В., Браун М., Замолодчиков Д.Г., Лынов Д.В., Панфилова Е.В. Лесные подстилки как звено цикла углерода хвойно-широколиственных насаждений южного Приморья // Почвоведение. 2018. № 10. С. 1226–1233. <https://doi.org/10.1134/S0032180X18100052>
12. Ивантер Э.В., Тихомиров А.А. Заповедник “Кивач” // Заповедники СССР. Т. 1. Заповедники европейской части РСФСР. М.: Мысль, 1988. С. 100–128.
13. Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С. и др. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л., 1977. 304 с.
14. Караванова Е.И., Золоткина Д.Ф., Степанов А.А. Взаимодействие водорастворимых органических веществ хвойной подстилки с минералами и горизонтами подзолистой почвы и подзолов // Почвоведение. 2020. № 9. С. 1071–1084. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20090075>
15. Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Ташнинова Л.Н., Руденко Р.Н. Почвенный покров и парцеллярная структура лесного биогеоценоза // Лесоведение. 2007. № 6. С. 107–113.
16. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
17. Копчик Г.Н., Копчик С.В., Куприянова Ю.В., Кадулин М.С., Смирнова И.Е. Оценка запасов углерода в почвах лесных экосистем как основа мониторинга климатически активных веществ // Почвоведение. 2023. № 12. С. 1686–1702. <https://doi.org/10.31857/S0032180X23601329>
18. Кузнецова А.И., Лукина Н.В., Горнов А.В., Горнова М.В., Тихонова Е.В., Смирнов В.Э. и др. Запасы углерода в песчаных почвах сосновых лесов на западе России // Почвоведение. 2020. № 8. С. 959–969. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20080109>
19. Леса и их многоцелевое использование на северо-западе европейской части таежной зоны России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. 190 с.
20. Лукина Н.В., Кузнецова А.И., Гераскина А.П., Смирнов В.Э., Иванова В.Н., Тебенькова Д.Н., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Тихонова Е.В. Неучтенные факторы, определяющие запасы углерода в лесных почвах // Метеорология и гидрология. 2022. № 10. С. 92–110. <https://doi.org/10.52002/0130-2906-2022-10-92-110>
21. Макаревский М.Ф. Запасы и баланс органического углерода в лесных и болотных биогеоценозах Карелии // Экология. 1991. № 3. С. 3–12.
22. Морозова Р.М. Запасы органического вещества в почвах лесов Карелии // Почвы Карелии (справочное пособие). Петрозаводск, 1981. С. 67–168.
23. Осипов А.Ф., Дымов А.А. Запасы углерода в почвах основных групп типов сосновых лесов в республике Коми // Почвы Урала и Поволжья: экология и плодородие: Матер. междунар. науч.-пр. конф. почвоведов, агрохимиков и земледельцев, посвященной 90-летию почвоведения на Урале. 3–6 июня 2021 г. Уфа: Башкирский ГАУ, 2021. С. 42–46.
24. Орлова М.А., Лукина М.В., Смирнов В.Э. Методические подходы к отбору образцов лесной подстилки с учетом мозаичности лесных биогеоценозов // Лесоведение. 2015. № 3. С. 214–221.
25. Подвезенная М.А., Рыжова И.М. Изменчивость содержания и запасов углерода в почвах лесных биогеоценозов южной тайги // Лесоведение. 2011. № 1. С. 52–60.
26. Распоряжение Минприроды России от 30 июня 2017 г. № 20-р
27. Рыжова И.М., Подвезенная М.А. Пространственная вариабельность запасов органического углерода в почвах лесных и степных биогеоценозов // Почвоведение. 2008. № 12. С. 1429–1437.
28. Рыжова И.М., Подвезенная М.А., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Семенюк О.В. Оценка запасов

- углерода и потенциала продуцирования CO₂ почвами хвойно-широколиственных лесов // Почвоведение. 2023. № 9. С. 1143–1154. <https://doi.org/10.31857/S0032180X23600713>
29. Самсонова В.П., Кондрашкина М.И. Анализ данных определения содержания органического углерода разными методами // Проблемы агрохимии и экологии. 2023. № 1. С. 43–46. <https://doi.org/10.26178/AE.2023.30.55.006>
 30. Самсонова В.П., Мешалкина Ю.Л. Часто встречающиеся неточности и ошибки применения статистических методов в почвоведении // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2020. Вып. 102. С. 164–182. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2020-102-164-182>
 31. Семенов В.М., Козут Б.М. Почвенное органическое вещество. М.: ГЕОС, 2015. 233 с.
 32. Семенов В.М., Лебедева Т.Н., Лопес де Гереню В.О., Овсепян Л.А., Семенов М.В., Курганова И.Н. Пулы и фракции органического углерода в почве: структура, функции и методы определения // Почвы и окружающая среда. 2023. Т. 6. № 1. е199. <https://doi.org/10.31251/pos.v6i1.199>
 33. Синькевич С.М., Бахмет О.Н., Иванчиков А.А. Роль почв в региональном балансе углерода в сосновых лесах Карелии // Почвоведение. 2009. № 3. С. 290–300.
 34. Скороходова С.Б. О климате заповедника “Кивач” // Тр. гос. природного заповедника “Кивач”. Петрозаводск, 2008. Вып. 4. С. 3–34.
 35. Соломатова Е.А., Красильников П.В., Сидорова В.А. Строение и пространственная вариабельность лесной подстилки в ельнике черничном зеленомошном Средней Карелии // Почвоведение. 1999. № 6. С. 764–773.
 36. Соломатова Е.А., Сидорова В.А. Пространственная вариабельность лесных подстилок ельников черничных Восточной Фенноскандии // Геоэстатистика и география почв. М.: Наука, 2007. С. 87–91.
 37. Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г. Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмосковья (на примере УОПЭЦ “Чашниково”) // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2017. № 4. С. 11–20.
 38. Титлянова А.А., Шибарева С.В., Самбуу А.Д. Травяные и лесные подстилки в горной лесостепи Тувы // Сибирский экологический журнал. 2004. Т. 11. № 3. С. 425–432.
 39. Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2003. 240 с.
 40. Федорец Н.Г., Морозова Р.М., Бахмет О.Н., Солодовников А.Н. Почвы и почвенный покров заповедника “Кивач” // Тр. Карельского научного центра РАН. 2006. Вып. 10. С. 131–152.
 41. 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>
 42. Чернова О.В., Рыжова И.М., Подвезенная М.А. Оценка запасов органического углерода лесных почв в региональном масштабе // Почвоведение. 2020. № 3. С. 340–350. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20030028>
 43. Честных О.В., Грабовский В.И., Замолотчиков Д.Г. Углерод почв лесных районов Европейско-Уральской части России // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. С. 1–5. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-2020-3-2-1-15>
 44. Честных О.В., Лыжин В.А., Кокшарова А.В. Запасы углерода в подстилках лесов России // Лесоведение. 2007. № 6. С. 114–121.
 45. Шихова Л.Н., Лисицын Е.М. Динамика запасов органического вещества лесной подстилки южно-таежного биогеоценоза // Вестник Удмуртского ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. 2015. Т. 25. Вып. 2. С. 24–30.
 46. Шенащенко Д.Г., Мухортова Л.В., Швиденко А.З., Ведрова Э.Ф. Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2013. № 2. С. 123–132. <https://doi.org/10.7868/S0032180X13020123>
 47. Bakhmet O. N. Carbon deposits in soils of pine and spruce forests of Karelia // Contemporary Problems of Ecology. 2018. V. 11. P. 697–703. <https://doi.org/10.1134/S199542551807003X>
 48. Berg B., McClaugherty C. Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon sequestration. Berlin: Springer-Verlag, 2008. 340 p.
 49. Blume H.P. Soils // Terrestrial Coastal Ecosystems in Germany and Climate Change. Ecological Studies. Cham: Springer, 2023. V. 245. P. 75–90. https://doi.org/10.1007/978-3-031-12539-3_8
 50. Cao B., Domke G.M., Russell M.B., Walters B.F. Spatial modeling of litter and soil carbon stocks on forest land in the conterminous United States // Sci. Total Environ. 2019. V. 654. P. 94–106. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.359>
 51. Couteaux M.-M., Bottner P., Berg B. Litter decomposition, climate and litter quality // Trends in Ecology Evolution. 1995. V. 10. P. 63–66. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)88978-8](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)88978-8)
 52. Domke G.M., Perry C.H., Walters B.F., Woodall C.W., Russell M.B., Smith J.E. Estimating litter carbon stocks on forest land in the United States // Sci. Total Environ. 2016. V. 557–558. P. 469–478. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.03.090>
 53. Ershov V., Sukhareva T., Ryabov N., Ivanova E., Shtabrovskaya I. Estimation of Carbon and Nitrogen Contents in Forest Ecosystems in the Background Areas of the Russian Arctic (Murmansk Region) // Forests. 2024. V. 15. P. 29. <https://doi.org/10.3390/f15010029>

54. Fröberg M., Hansson K., Kleja D.B., Alavi Gh. Dissolved organic carbon and nitrogen leaching from Scots pine, Norway spruce and silver birch stands in southern Sweden // *Forest Ecology Management*. 2011. V. 262. №. 9. P. 1742–1747. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.07.033>
55. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4. P. 1–9.
56. Hoffmann U., Hoffmann T., Johnson E.A., Kuhn N.J. Assessment of variability and uncertainty of soil organic carbon in a mountainous boreal forest (Canadian Rocky Mountains, Alberta) // *Catena*. 2014. V. 113. P. 107–121. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2013.09.009>
57. IPCC: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. Stocker T.F. et al. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. 1535 p.
58. IPCC: Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories; Prepared by National Greenhouse Gas Inventories Programme / Eds. Eggleston H.S. et al. IGES: Kanagawa, 2006.
59. IUSS Working Group WRB World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015, International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports 106. Rome: FAO, 2015. 203 p.
60. Kristensen T., Ohlson M., Bolstad P., Nagy Z. Spatial variability of organic layer thickness and carbon stocks in mature boreal forest stands – implications and suggestions for sampling designs // *Environ. Monitoring Assessment*. 2015. V. 187. 521. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-4741-x>
61. Kuznetsova A.I., Lukina N.V., Tikhonova E.V., Gornov A.V., Gornova M.V., Smirnov V.E., Geraskina A.P., Shevchenko N.E., Tebenkova D.N., Chumachenko S.I. Carbon stock in sandy and loamy soils of coniferous–broadleaved forests at different succession stages // *Eurasian Soil Science*. 2019. V. 52. № 7. P. 756–768. <https://doi.org/10.1134/S1064229319070081>
62. Lee S.J., Yim J.S., Son Y.M., Son Y., Kim R. Estimation of Forest Carbon Stocks for National Greenhouse Gas Inventory Reporting in South Korea // *Forests*. 2018. V. 9. P. 625. <https://doi.org/10.3390/f9100625>
63. Liu Y., Wang K., Dong L., Li J., Wang X., Shanggu-an Z., Qu B., Deng L. Dynamics of litter decomposition rate and soil organic carbon sequestration following vegetation succession on the Loess Plateau, China // *Catena*. 2023 V. 229: 107225. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107225>
64. Lukina N.V., Tikhonova E.V., Danilova M.A., Bakhetmet O.N., Kryshen A.M., Tebenkova D.N., Kuznetsova A.I. et al. Associations between forest vegetation and the fertility of soil organic horizons in northwestern Russia // *Forest Ecosystems*. 2019. V. 6. P. 34. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0190-2>
65. Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P., Kurz W., Phillips O. et al. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests // *Science*. 2011. V. 333(6045). P. 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
66. Price D.T., Alfaro R.I., Brown K.J., Flannigan M.D., Fleming R.A., Hogg E.H., Girardin M.P. et al. Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems // *Environ. Rev.* 2013. V. 21. P. 322–365. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0042>
67. Rozhkov V.A., Wagner V.B., Kogut B.M., Konyushkov D.E., Nilsson S., Sheremet B.V., Shvidenko A.Z. Soil carbon estimates and soil carbon map for Russia. IIASA Working Paper. IIASA. Laxenburg, 1996. 44 p.
68. Schrumpp M., Schulze E.D., Kaiser K., Schumacher J. How accurately can soil organic carbon stocks and stock changes be quantified by soil inventories? // *Biogeosciences*. 2011. V. 8. P. 1193–1212. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1193-2011>
69. Shamrikova E.V., Kondratenok B.M., Tumanova E.A., Vanchikova E.V., Lapteva E.M., Zonova T.V., Lu-Ly-an-Min E.I. et al. Transferability between soil organic matter measurement methods for database harmonization // *Geoderma*. 2022. V. 412. P. 115547. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115547>
70. Sun W., Liu X. Review on carbon storage estimation of forest ecosystem and applications in China // *Forest Ecosystems*. 2020. V. 7. P. 4. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0210-2>
71. UNFCCC: Caring for Climate: A guide to the Climate Change Convention and the Kyoto Protocol (revised 2005 edition). Germany, 2005. 33 p.
72. Vitharana U.W.A., Casson N.J., Kumaragamage D., Mishra U., Friesen-Hughes K. Factors controlling the spatial heterogeneity of soil organic carbon concentrations and stocks in a boreal forest // *Geoderma Regional*. 2024. V. 36. P. e00749. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2023.e00749>
73. Wiesmeier M., Urbanski L., Hobbey E., Lang B., von Luetzow M., Marin-Spiotta E., Wesemael van B. et al. Soil organic carbon storage as a key function of soils – a review of drivers and indicators at various scales // *Geoderma*. 2019. V. 333. № 5. P. 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.026>
74. Yang Y., Luo Y., Finzi A.C. Carbon and nitrogen dynamics during forest stand development: a global synthesis // *New Phytologist*. 2011. V. 190. P. 977–989. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03645.x>

Estimating the Contribution of the Forest Floor to the Soil Carbon Stock of East Fennoscandian Mid-Boreal Ecosystems

G. V. Akhmetova^{1, *}, S. G. Novikov¹, E. V. Moshkina¹, M. V. Medvedeva¹,
A. N. Solodovnikov¹, A. K. Saraeva¹, and K. M. Nikerova¹

¹Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Petrozavodsk, 185910 Russia

*e-mail: akhmetovagv@gmail.com

Integrated surveys were carried out in a carbon testing ground in the Kivach State Strict Nature Reserve, which represents relatively undisturbed East Fennoscandian mid-boreal ecosystems. The forest floor is a heterogeneous body with considerably variable composition and condition. In the study area there predominate (80% of all sampling points) coarse-humus fermentation-type forest floors with an average thickness of 5.2 ± 0.2 cm and stock of 48.0 ± 2.0 Mg/ha. As the residues decompose, they gradually lose organic matter. The highest C_{org} levels ($52.8 \pm 0.6\%$) in the testing ground's most common subshrub-true moss habitats are found in the top layer of the forest floor. In the lower sub-horizons, carbon content declines – $40.8 \pm 2.0\%$. In habitats with a higher contribution of forbs, C_{org} content decreases considerably – to 19%. Average C_{org} stock in the forest floor of the surveyed ecosystems is estimated at 20.9 ± 0.9 Mg C_{org} /ha. The data exhibit high spatial variation – from 1.5 to 45 Mg C_{org} /ha. The variation of C_{org} stock in the forest floor across the study area is predicated on the following: ground cover characteristics, prevalence of a tree species and position within the tree's impact zone.

Keywords: forest ecosystems, carbon sequestration, detritus, ground cover, spatial heterogeneity

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ ЕСТЕСТВЕННО РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 631.472.5

ЗАПАС ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ И ДИНАМИКА РАЗЛОЖЕНИЯ ОПАДА В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ НА ЭЛЮВИАЛЬНО-МЕТАМОРФИЧЕСКОЙ ПОЧВЕ

© 2024 г. Е. В. Мошкина^а, * (<http://orcid.org/0000-0003-3752-4126>),
А. В. Мамай^а, М. В. Медведева^а, Г. В. Ахметова^а, К. М. Никерова^а

^аИнститут леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

*e-mail: lena_moshkina@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.

После доработки 29.06.2024 г.

Принята к публикации 30.06.2024 г.

Исследование проводили на территории заповедника “Кивач” (62°17' N, 33°58' E) с сентября 2019 г. по октябрь 2022 г. в среднетаежных старовозрастных ельниках на элювиально-метаморфической почве (Albic Stagnosols), сформированной на ленточных глинах. Методом изолированных капсул оценили динамику разложения опада. Использовали образцы десяти различных фракций опада: хвоя, листья, кора доминирующих видов древесных растений (*Picea abies*, *Populus tremulae*, *Betula pendula*) и листья кустарничка (*Vaccinium myrtillus*). Анализировали убыль массы и изменение химического состава образцов растительного материала за 9, 14, 28 и 38 мес эксперимента. Рассмотрено влияние факторов на скорость разложения опада с учетом его количества, разнообразия и качества. Оценены скорость поступления и разложения опада, а также скорость оборачиваемости подстилки в условиях неоднородности лесного биогеоценоза. Запасы лесной подстилки в зависимости от типа леса и зоны фитогенного поля дерева варьировали от 26 до 108 т/га. Время оборачиваемости подстилки в изучаемых ельниках составляло от 13–14 до 34 лет.

Ключевые слова: опыт по разложению опада, запасы углерода, Albic Stagnosols

DOI: 10.31857/S0032180X24110062, **EDN:** JOOOSS

ВВЕДЕНИЕ

Важнейшим биоресурсом органического вещества в почве является растительный опад, который включаясь в состав лесной подстилки, создает благоприятные условия для функционирования почвенной биоты, изменяет физико-химические свойства и гидротермический режим почвы, способствуя увеличению содержания доступных элементов минерального питания в почве, а также формированию в ней гумуса [2, 14, 15, 26, 36, 40, 50, 47, 42, 53, 56]. Процесс разложения растительного опада во времени идет неравномерно и во многом зависит от компонентного и химического состава растительного материала, который определяется видовым разнообразием живого напочвенного покрова и породного состава леса [41, 54]. В целом лесорастительные условия, пространственная структура лесных экосистем и климат определяют интенсивность поступления и

разложения растительных остатков в лесах [15, 25]. При этом наиболее сильное влияние на процесс разложения опада имеет климатический фактор, определяющий гидротермический режим почв [32, 44, 51]. Количественные параметры микробной биомассы почв (углерод микробной биомассы и базальное дыхание) необходимы для оценки интенсивности потока углерода лесных экосистем. Скорость деструкции в почве целлюлозы, входящей в состав клеточных стенок всех растений, также является важным диагностическим показателем биологической активности почв. Активность целлюлозолитиков зависит от целого ряда факторов, среди которых основными являются гидротермические характеристики почвы, содержание в ней элементов минерального питания, а также химический состав поступающего опада. В комплексе целлюлозоразрушающих организмов почв выделяют аэробные и анаэробные бактерии, микроскопические грибы. Последние, как известно,

имеют высокую экологическую пластичность, являются главными минерализаторами органического вещества в почве [39].

На территории Карелии изучали разложение лесных подстилок [11, 12] и различных видов растительного опада в естественных и антропогенно нарушенных лесных экосистемах [3, 8, 9, 22, 29]. Авторы отмечали заторможенность процессов деструкции органического вещества в почвах, низкую биологическую активность почв. Установлено комбинированное влияние абиотических факторов на процессы деструкции и роль гидролитической компоненты микробоценоза почв.

Анализ скорости разложения растительного опада *in situ* проводили в полевых экспериментах разной продолжительности — от одного полевого сезона [1, 3, 8, 9] до нескольких лет [6, 24, 20, 45, 52]. Исследования процессов разложения опада с большим набором нативных растительных материалов представляют большую ценность для понимания круговорота органического вещества в лесах, но являются редкими в связи с трудоемкостью и длительностью эксперимента [34].

Несмотря на то, что данных по вопросу изучения деструкции опада растений в почвах ненарушенных лесных экосистем много, в них не рассмотрен данный процесс в пространственно-временном аспекте с учетом различного типа опада растений. Недостаток данной информации, а также важность исследования пула углерода наземными экосистемами определили значимость проводимых исследований.

Цель работы — оценка поступления и разложения древесного опада в различных фациях старовозрастного среднетаежного ельника черничного на элювиально-метаморфической почве. Задачи исследования: 1) оценка биологической активности почв (определение углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$), базального дыхания (БД), целлюлолитической активности); 2) оценка скорости поступления опада; 3) определение скорости оборачиваемости лесной подстилки; 4) анализ изменения состава и массы растительных материалов в процессе разложения в долгосрочном полевом эксперименте.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в средней тайге в 2019–2022 гг. на территории государственного природного заповедника “Кивач” (62°17' N, 33°58' E). Заповедник расположен в юго-восточной части Балтийского кристаллического щита на северо-западном побережье Онежского озера, которое nivелирует сезонные изменения температуры воздуха и создает определенный гидротермический режим на прилегающей территории. Климат района

исследований умеренно-континентальный, среднегодовая температура воздуха составляет +2.4°C; среднегодовое количество осадков 625 мм. Годовая сумма положительных среднесуточных температур воздуха (T_v) выше +5°C варьирует от 1150 до 1400°C. Средняя T_v самого теплого месяца года (июля) и самого холодного месяца года (января) составляет +15.6 и –11.4°C соответственно. Снежный покров в лесу сохраняется на поверхности почвы с ноября по апрель. Весной наблюдается медленное повышение T_v , что обуславливает затяжное снеготаяние и прогрев почвы. Лето достаточно прохладное и дождливое, осень продолжается до ноября. Длительность вегетационного периода варьирует в широких пределах в зависимости от погодных условий года и в среднем составляет 90 сут. Влажность воздуха во все сезоны года высокая (ночью 90–100, днем 60–80%), в отдельные засушливые периоды несколько снижается [28].

Стационарные пробные площади (ПП, $S = 0.3–0.4$ га) были заложены в старовозрастном еловом лесу: ПП1 — ельник черничный (ЕЧ), ПП2 — ельник кислично-черничный (ЕКЧ), ПП3 — ельник приручейный (ЕП) (табл. S1).

ПП1 и ПП2 расположены в автоморфной позиции ландшафта, приурочены к элювиально-метаморфическим глееватым почвам (Albic Stagnosols (Loamic) и Albic Stagnosols (Clayic) соответственно). В условиях избыточного увлажнения ПП3 в ельнике приручейном сформировалась элювиально-метаморфическая перегнойная почва (Histic Albic Stagnosols (Clayic)). Названия почв даны в соответствии с классификацией [17, 58].

Учет запасов лесной подстилки производили в разных зонах фитогенного поля дерева: у ствола, под кроной и в межкроновом пространстве “окне” — с использованием квадратной рамки ($S = 400 \text{ см}^2$) ($n = 6$ для каждой зоны фитогенного поля дерева). Подстилку по морфологическим признакам и степени разложения делили на подгоризонты: OL, OF, OH, каждый из которых анализировали отдельно. Запас рассчитывали, как отношение сухой массы лесной подстилки к площади рамки, из которой ее отбирали.

Содержание углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) оценивали методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД), которое рассчитывали по скорости продуцирования CO_2 почвенными микроорганизмами после инкубации в течение 1.5–2 ч при температуре +22°C почвы с раствором глюкозы (0.1 мл/г), концентрация которого составляла 10 мг/г образца [60, 35]. Базальное дыхание (БД) почвы определяли так же, как СИД, только вместо раствора глюкозы добавляли воду (0.1 мл/г), продолжительность инкубации составляла 24 ч. Концентрацию CO_2 регистрировали инфракрасным газоанализатором (NDIR-сенсор SenseAir,

Швеция). Коэффициент микробного дыхания (QR) рассчитывали на основе показателей базального и субстрат-индуцированного дыхания по формуле:

$$QR = V_{\text{basal}}/V_{\text{SIR}}.$$

Для анализа качества растительного опада в лабораторных условиях определяли его компонентный состав, разделяя общую массу на структурно-функциональные компоненты (фракции), выделяемые по морфологической, функциональной и видовой принадлежности: ветви, кора, шишки, хвоя, листья и неидентифицированные остатки (труха). Опад всех фракций высушивали, затем взвешивали и рассчитывали процентное соотношение фракций от общей массы сухого опада.

Опад собирали круглогодично по методике [55] с использованием опадоуловителей площадью 0.25 м^2 ($n = 5-10$ для каждого типа леса). Годовое поступление опада определяли путем суммирования поступающей растительной массы на каждой из парцелл ельника черничного в опадоуловители.

Интенсивность круговорота органического вещества в лесном биогеоценозе характеризовали с помощью коэффициента разложения опада (k), представляющего собой отношение годового количества опада (т/га) к массе запаса подстилки (т/га). Величина, обратная этому коэффициенту, представляет собой среднее время оборачиваемости подстилки (Mean Residence Time, $\text{MRT} = 1/k$), выраженное в годах [46]. В работах некоторых исследователей [5] отношение массы подстилки к годовому количеству опада называют опадо-подстилочным коэффициентом, который соответствует MRT .

Долгосрочный модельный опыт по изучению динамики разложения растительного опада проводили с 2019 по 2022 гг. Использовали образцы десяти различных фракций опада: хвоя, листья, кора доминирующих видов древесных растений (*Picea abies*, *Populus tremulae*, *Betula pendula*) и листья кустарника (*Vaccinium myrtillus*). В старовозрастном еловом лесу в условиях долгосрочного полевого эксперимента разложение столь широкого спектра растительных материалов, изучали впервые. Растительный материал для опыта отбирали в изучаемом лесном массиве с выпавших растений. Для сбора листьев использовали ветровальные деревья текущего года, сбор хвои и шишек проводили с поваленных деревьев прошлого года, а сбор коры проводили с выпавших деревьев более ранних сроков отмирания (где кора легко отделялась от древесины). После взятия растительного материала его высушивали в темном, хорошо проветриваемом лабораторном помещении до воздушно-сухого состояния.

Опыт закладывали согласно рекомендациям [7, 16] с использованием метода изоляции растительного материала в капроновых мешочках

(капсулах). Опад в мешочки помещали в ненарушенном состоянии с параллельным определением сухой массы навески путем высушивания при 105°C до постоянной массы (для пересчета на абсолютно сухой вес). Навески опада (5 г) помещали в капроновые мешочки размером $10 \times 15 \text{ см}$ (плотность ткани 50 г/м^2 , диаметр ячеек менее 0.5 мм). В мешочки помещали устойчивые к разложению пластиковые этикетки, маркировку наносили перманентным маркером. Капсулы крепили на капроновом шнуре на расстоянии 25 см друг от друга. При помощи колышков капроновые шнуры с мешочками закрепляли на поверхности почвы (сверху лесной подстилки) в пятикратной повторности для каждой даты сбора данных согласно схеме опыта. Место для закладки эксперимента выбирали с выровненным микрорельефом, на удалении 70 см от стволов деревьев. Всего в опыте на разложение подготовлено и заложено 600 мешочков, рассчитанных на регулярное изъятие образцов в течение четырех лет: через 9 , 14 , 28 и 38 мес. ($n = 5$ для каждого вида опада на каждой ПП, итого 150 мешочков при каждом отборе). При каждом изъятии фиксировали сухую массу растительного опада в мешочках, потерю массы опада определяли как разницу между исходным и конечным сухим весом. Константы разложения (k) рассчитывали для различных фракций опада с использованием простой отрицательный экспоненциальной модели [46].

В образцах растительных материалов перед закладкой эксперимента и после каждого съема определяли содержание углерода и азота на CHNS -анализаторе PE-2040 (Perkin Elmer, США), целлюлозы – методом Кюршнера и Хоффера, лигнина – методом Класона в модификации Комарова [23]. Вышеперечисленные анализы проводили в ЦКП “Аналитическая лаборатория” ИЛ КарНЦ РАН.

В ходе проведения опыта оценивали погодные условия в месте проведения эксперимента: учитывали температуру воздуха, температуру и влажность почвы, количество осадков. Оценку годовой динамики температуры почвы проводили круглогодично в автоматическом режиме с использованием термохронов ibutton (США). Влажность почвы в бесснежный период определяли весовым методом и с использованием влагомера ежемесячно (МГ-44, Россия), информацию о количестве осадков брали на сайте (<https://rp5.ru>).

Оценку целлюлозолитической активности лесной подстилки и подподстилочного минерального горизонта почв проводили в модельном полевым эксперименте [13], период экспозиции льняного полотна с мая по сентябрь соответствовал времени максимальной физиологической активности растений.

Результаты статистически обрабатывали с помощью программ Microsoft Excel, Past (4.03). Перед

началом анализа исходные данные проверяли на нормальность с помощью теста Шапиро–Уилка. Значимость различий между вариантами оценивали с помощью U-критерия Манна–Уитни. Значимые различия оценивали при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Почвообразование в целом и трансформация органического вещества в почвах на ленточных глинах имеет свои специфические особенности. Ленточные глины являются наиболее богатыми почвообразующими породами, что обуславливает распространение на них ели, требовательной к плодородию почв. Однако тяжелый гранулометрический состав почв способствует их переувлажнению и формированию неблагоприятных гидротермических условий, что оказывает влияние на процессы трансформации растительных остатков в почве. Элювиально-метаморфические почвы имеют локальное распространение в регионе исследования. Для них характерна кислая реакция среды (pH_{KCl} 3.6–4.2), вниз по профилю обменная кислотность снижается, а насыщенность почв основаниями возрастает. Изучаемые пробные площади занимают разное положение в ландшафте. Так, ельник черничный и ельник кислично-черничный расположены в транзитном положении на склоне 10° к ручью, а ельник приручейный занимает аккумулятивное положение. Строение почвенных профилей трех ПП неодинаковое. Почвы склона (ЕЧ, ЕКЧ) сформированы на ленточных глинах. Верхняя полуметровая толща легче и рыхлее, чем залегающая ниже глина. Почвы ЕКЧ характеризуются наиболее тяжелым гранулометрическим составом (легкая глина) по сравнению с ЕЧ (супесь). Вдоль разветвленной сети ручьев наблюдается перенос взвешенного материала, что приводит к формированию профилей почв с переотложенными породами. Таким образом, в ЕП на глубине 50 см происходит переход гранулометрического состава от легкой глины к супеси. Изменение в строении профиля почв в зависимости от положения в рельефе сводятся к следующему. В ельнике приручейном по сравнению с ельниками черничным и кислично-черничным увеличивается мощность лесной подстилки наряду с увеличением оторфованности. Пропитанный гумусом элювиальный горизонт ELhi выражен слабо и составляет 1.5–2 см для всех исследованных почв. Элювиальный горизонт EL наиболее выражен в элювиально-метаморфической перегнойной легкосуглинистой почве ельника приручейного и составляет 9–11 см.

Оценка содержания микробного компонента почв и его дыхательной активности. Важнейшими микробиологическими индикаторами потенциальной активности процессов цикла углерода в почве

выступают углерод микробной биомассы ($\text{C}_{\text{мик}}$) и скорость БД. Содержание $\text{C}_{\text{мик}}$ в почве — это наиболее активная и динамичная часть почвенного органического вещества. Этот показатель используют для оценки доступности почвенного органического углерода для растений и микроорганизмов, он может косвенно характеризовать продуктивность лесных экосистем. Полученные данные показали, что наибольшие значения содержания углерода микробной биомассы и интенсивности базального дыхания приурочены к лесной подстилке. Среднее содержание $\text{C}_{\text{мик}}$ варьировало от 4946 ± 102 до 9115 ± 58 мкг С/г и возрастало в ряду: ЕП–ЕКЧ–ЕЧ (табл. 1). Изменение данного показателя было связано с изменением гидротермических условий, оказывающих влияние на деятельность почвенной микрофлоры и определяющих интенсивность разложения органического вещества. Скорость базального дыхания в лесной подстилке исследуемых ПП варьировала в диапазоне 25–45 мкг С/(г ч), значимо не различаясь в ельнике черничном и ельнике кислично-черничном, и была наименьшей в ельнике приручейном. В верхнем минеральном горизонте ELhi на всех ПП содержание углерода микробной биомассы и интенсивность базального дыхания значительно ниже. Величина $\text{C}_{\text{мик}}$ варьировала от 131 ± 16 до 307 ± 12 мкг С/г почвы, а БД — от 0.58 ± 0.03 до 1.20 ± 0.05 мкг С/(г ч). Наибольшие величины $\text{C}_{\text{мик}}$ и БД отмечены в ельнике кислично-черничном, а наименьшие — в ельнике приручейном.

Активность биоты в верхнем слое почв во многом зависит от количества и качества поступающего растительного опада. Поэтому оценили скорость поступления и разложения опада, а также скорость оборачиваемости лесной подстилки в зависимости от типа елового леса. Запасы лесной подстилки варьировали в зависимости от зоны фитогенного поля и типа ельника между 25.8 и 107.8 т/га, составляя в среднем 46.2 ± 6.1 т/га. Установлено значимое увеличение мощности и запасов лесной подстилки с нарастанием влажности почв, что согласуется с ранее полученными данными других исследователей [30]. Средние запасы подстилки в ельнике приручейном были самые высокие 82.5 ± 15.6 т/га, значимо отличаясь от таковых в двух других ельниках (ЕКЧ и ЕЧ) (табл. 2). В подзоне средней тайги в связи с медленным разложением органического вещества, поступающего с опадом, происходит активное формирование мортмассы (подстилки). В хвойных лесах средней тайги, как правило, формируются мощные грубогумусные лесные подстилки. Коэффициент вариации запаса подстилки внутри отдельных ПП, обусловленный влиянием фитогенного поля дерева, составлял 27–38%, а в пределах изучаемых ельников вариabельность запаса подстилки достигала 56%. Выявлена тенденция

Таблица 1. Химические свойства подстилки и верхнего минерального горизонта изучаемых почв ($n = 4$), $\pm$ SE

Горизонт	Мощность, см	C, %	H, %	N, %	C/N	C _{мик}	C _{мик} /C _{орг}	QR
ПП 1. Ельник черничный								
Почва элювиально-метаморфическая грубогумусовая супесчаная. Albic Stagnosols (Loamic)								
O	5–11	31.23 $\pm$ 1.17	5.40 $\pm$ 0.29	1.23 $\pm$ 0.08	25	9114 $\pm$ 58	2.9	0.34
ELhi	1.5–2	5.24 $\pm$ 0.18	0.85 $\pm$ 0.04	0.34 $\pm$ 0.01	15	200 $\pm$ 10	0.4	0.29
ПП 2. Ельник кислично-черничный								
Почва элювиально-метаморфическая грубогумусовая легкосуглинистая. Albic Stagnosols (Clayic)								
O	2–5	30.33 $\pm$ 1.83	5.58 $\pm$ 0.55	1.13 $\pm$ 0.04	27	6555 $\pm$ 232	2.2	0.51
ELhi	2	5.53 $\pm$ 0.20	1.27 $\pm$ 0.09	0.34 $\pm$ 0.01	16	307 $\pm$ 86	0.6	0.33
ПП 3. Ельник приручейный								
Почва элювиально-метаморфическая перегнойная легкосуглинистая. Histic Albic Stagnosols (Clayic)								
O	5–10	25.15 $\pm$ 2.44	4.82 $\pm$ 0.45	1.35 $\pm$ 0.06	19	4946 $\pm$ 101	2.0	0.39
ELhi	2	3.19 $\pm$ 0.15	1.16 $\pm$ 0.09	0.23 $\pm$ 0.01	14	131 $\pm$ 16	0.4	0.34

Примечание. QR – коэффициент микробного дыхания.

Таблица 2. Запас лесной подстилки в различных зонах фитогенного поля дерева (ФПД) в старовозрастных ельниках, $n = 3–9$

ПП	ФПД	Запас подстилки, т/га	Std	SE	Cv, %
ПП 1 Ельник черничный	Ствол ^{a A}	50.05	16.84	11.91	33.64
	Крона ^{a A}	44.34	5.20	3.68	11.72
	Окно ^{a A}	32.27	0.04	0.03	0.12
	Среднее	42.22	11.31	4.62	27
ПП 2 Ельник кислично-черничный	Ствол ^{a A}	30.18	0.96	0.68	3.19
	Крона ^{a A}	33.12	14.33	7.17	43.28
	Окно ^{a A}	25.18	2.24	1.58	8.89
	Среднее	31.01	9.74	3.44	31
ПП 3 Ельник приручейный	Ствол	91.92	12.57	8.89	13.67
	Крона ^{a B}	107.79	0.001	0.0005	0.00
	Окно ^{a B}	73.04	0.001	0.0005	0.00
	Среднее ^{b B}	82.48	31.25	15.62	38
	Среднее	46.19	25.94	6.11	56

Примечание. Std – стандартное отклонение, SE – ошибка среднего, Cv – коэффициент вариации. Строчные буквы (a, b) показывают значимые различия запасов лесной подстилки в разных зонах фитогенного поля каждого ельника; прописные буквы (A, B) показывают значимые различия запасов лесной подстилки в однотипных зонах фитогенного поля дерева, относящихся к разным ельникам.

снижения запасов лесной подстилки в направлении от ствола к межкроновому пространству, что согласуется с работами, выполненными в других регионах [21, 31]. Высокая вариабельность мощности подстилки детерминирована гетерогенностью условий, в которых идет ее формирование.

Суммарное годовое поступление опада (табл. S2) было максимальным в ельнике черничном (2.98 т/га), а минимальным – в приручейном (2.11 т/га). Полученные данные подтвердили выводы [25] о том, что масса опада находится в прямой зависимости от видового разнообразия и структуры лесных со-

обществ. В период 2019–2022 гг. масса годового опада в ельниках изменялась в пределах 10–30% и составляла: для ельника черничного – 2.65–3.23 т/га, ельника кислично-черничного – 2.15–3.50 т/га, ельника приручейного – 1.90–2.22 т/га.

Расчеты показали, что время оборачиваемости лесной подстилки примерно одинаково в черничном и кислично-черничном ельниках и составляет 13.1–13.9 лет. В более влажном, ельнике приручейном, время оборачиваемости подстилки в 2.5 раза больше и достигает почти 34 года (табл. S2). Согласно исследованиям [18], в среднетаежном ельнике чернично-сфагновом на торфянисто-подзолисто-глебоватых почвах этот показатель равен 29.9 годам. В ельнике черничном влажном он составляет 15.5, долгомошно-сфагновом – 26.0 лет [4]. Таким образом, полученные в настоящем исследовании характеристики интенсивности биологического круговорота в ельниках близки к таковым в среднетаежных лесах Республики Коми.

Скорость разложения органического вещества, по мнению многих исследователей [33, 38, 44, 49, 59] определяется гидротермическим режимом почв и химическим составом поступающего на почву опада. Условия трансформации растительного материала в ельнике приручейном неблагоприятны, так как избыточное увлажнение и медленное прогревание верхнего слоя почвы в весенне-летний период тормозят процесс минерализации компонентов лесной подстилки.

Основная часть годового древесного опада в изучаемых старовозрастных ельниках поступала в осенне-зимний период, на долю опада за весенний и летний периоды приходилась лишь третья часть от общей массы опада. Фракционный состав опада зависел от стадии вегетационного периода и был характерным для еловых лесов. Так, в составе опада, поступившего в опадоуловители с октября 2019 г. по май 2020 г., преобладала хвоя, составляющая 45–77% от массы всего опада. Состав опада, поступившего в летне-осенний период, был несколько иным: хвоя составляла только 10–15% от общей массы опада, в составе опада преобладали листья, доля которых могла достигать 85% от массы опада. В составе опада, поступающем в летне-осенний период 2021 г., значительная часть приходилась на опад лиственных деревьев, листья которых составляли более 50% массы опада (рис. 1).

Опыт по разложению различных видов нативного растительного опада методом капсул дал возможность определить изменение количества и качества опада за 38 мес. полевого эксперимента. Десять различных вариантов опыта позволяют оценить скорость разложения опада со значительным диапазоном отношений $C:N$ – от 16 до 105.

Изменение состава растительных материалов за 38 мес. эксперимента. Растительный материал опада

различался по элементному составу (табл. 3). Содержание C в изучаемых видах растительного материала изменялось от 34 (кора ели) до 44% (кора березы). Содержание азота варьировало более значительно и составляло от 0.33 (кора ели) до 2.67% (листья осины). Отношение $C:N$, которое оказывает заметное влияние на процесс деструкции растительных остатков, изменялось от 15.6 в листьях осины до 103–105 в коре ели и осины. Содержание экстрактивных веществ, целлюлозы и лигнина в зависимости от вида растительного сырья отличалось в 5.6, 6.0 и 2.6 раза (рис. S1).

Исследование разложения растительного опада в течение 9 мес. эксперимента показало, что химический состав растительного сырья претерпел существенные изменения. Затем, по мере продолжения модельного эксперимента, изменения в химическом составе опада становятся более сглаженными (табл. S2, S3). По истечении 9 мес. эксперимента в отобранных образцах растительных материалов во всех изучаемых ельниках содержание C стало выше во всех образцах. Данное увеличение зависело от вида растительного сырья и от типа ельника, которые имели некоторые различия в температурно-влажностных условиях, как было показано выше. Так, в коре ели содержание C увеличилось на 6–10%, а в коре березы на 9–17%. Изменение содержания азота не было однонаправленным. Оно могло увеличиваться во всех ельниках, как например, в листьях черники, или оставаться практически неизменным в коре березы (табл. 4). В связи с этим, изменение отношения $C:N$ за 9 мес. эксперимента также демонстрировало неоднозначные тенденции в разных типах еловых лесов. По мере продолжения эксперимента, содержание углерода в растительных образцах варьировало в зависимости от вида растительного опада. В хвое ели и листьях осины оно несколько снизилось, в то время как в коре и ветках других древесных пород значительно не менялось. Переход углерода из состава растительного опада в пул органического вещества почвы происходил за счет деструкции и переноса переработанной биотой мортмассы. В этой связи потери углерода из растительного опада необходимо оценивать не только по его содержанию в отдельных компонентах опада, но и по сокращению массы отдельных фракций опада.

Изменение массы растительных материалов в процессе разложения. Потеря массы опада по отношению к начальной (среднее $\pm SE$) за 9, 14, 28 и 38 мес. эксперимента представлена на рис. 2. Сокращение массы различных фракций опада происходило неравномерно в течение этих периодов. Наибольшая убыль массы была характерна для листового опада, причем в первые 9 мес. эксперимента она составляла 35–65% в зависимости от вида опада. Константы разложения (k) листового опада в изучаемых ельниках за 9 мес. эксперимента (с августа

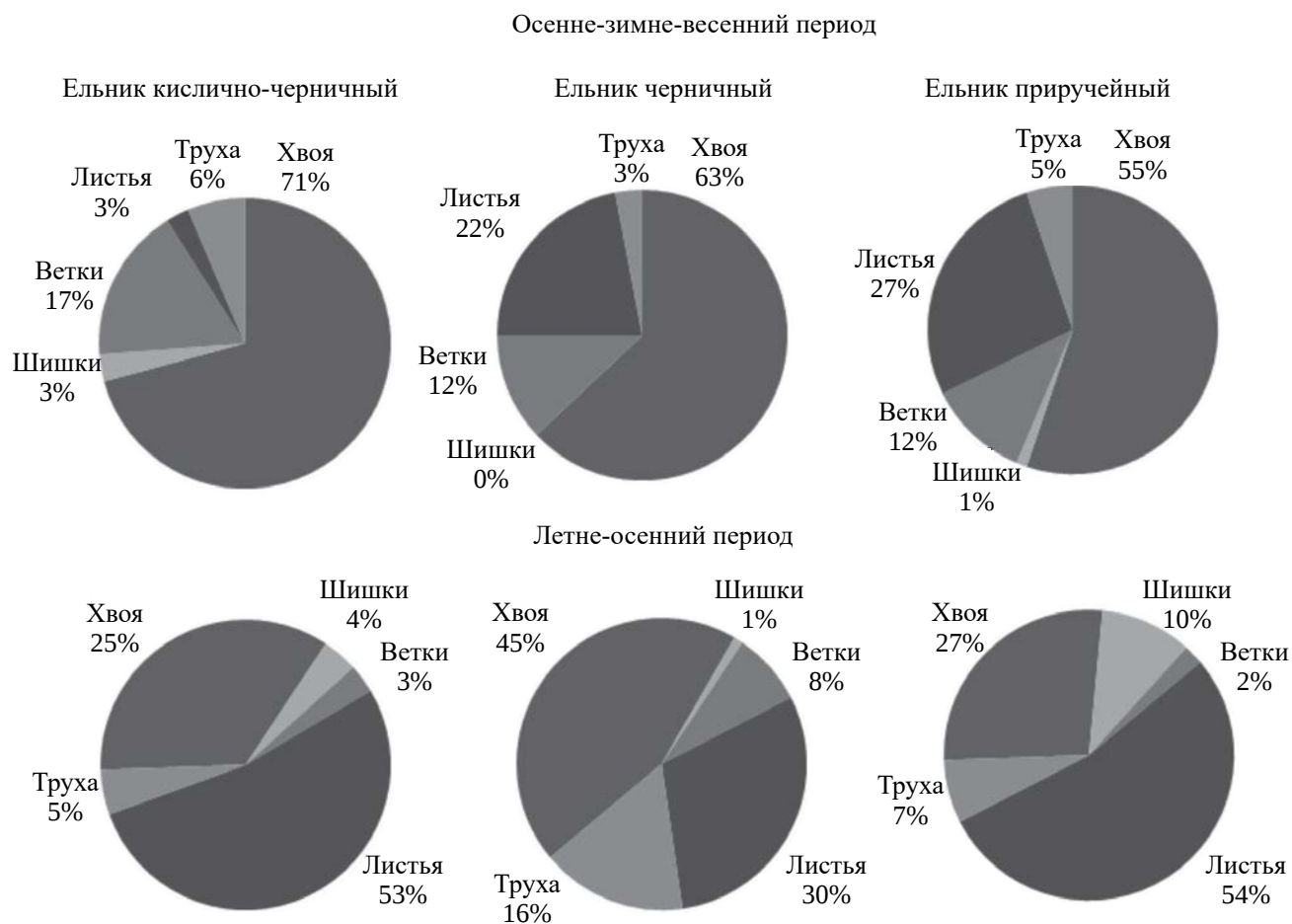


Рис. 1. Состав опада в осенне-зимне-весенний период (с октября по апрель) и в летне-осенний период (с мая по ноябрь).

Таблица 3. Химический состав растительного опада в начале опыта по разложению

Вариант	C/N	С	Н	N	Экстрактивные вещества	Целлюлоза	Лигнин
		%					
Листья черники	25.2	41.61	6.20	1.65	28.07	15.36	24.65
Листья осины	15.6	41.73	6.45	2.67	10.82	18.35	30.46
Ветки осины	47.1	39.08	5.40	0.83	11.52	19.65	35.69
Кора осины	104.6	39.75	5.43	0.38	9.76	20.76	33.22
Хвоя ели	42.7	40.61	5.90	0.95	29.11	21.79	23.2
Ветки ели	43.3	41.17	6.16	0.95	14.85	26.48	34.07
Кора ели	103.1	34.03	5.24	0.33	5.78	26.34	34.42
Лист березы	21.3	38.96	6.30	1.83	19.98	13.01	25.5
Ветки березы	23.0	37.20	6.35	1.62	21.29	15.63	42.46
Кора березы	69.1	44.89	8.07	0.65	29.35	4.02	59.99

Таблица 4. Химический состав растительного опада спустя 9 и 38 мес. после начала эксперимента ($n = 5$), $\pm SE$)

№ ПП	Вариант	С, %		Н, %		N, %		C/N	
		9 мес.	38 мес.	9 мес.	38 мес.	9 мес.	38 мес.	9 мес.	38 мес.
ПП1 ЕЧ	Листья черники	48.06 $\pm$ 0.69	42.17 $\pm$ 0.52	6.47 $\pm$ 0.18	5.54 $\pm$ 0.08	2.08 $\pm$ 0.17	0.65 $\pm$ 0.03	23	65
	Листья осины	48.39 $\pm$ 0.71	44.56 $\pm$ 0.56	6.58 $\pm$ 0.04	5.48 $\pm$ 0.12	2.29 $\pm$ 0.14	0.61 $\pm$ 0.02	21	73
	Ветки осины	46.71 $\pm$ 0.61	48.20 $\pm$ 0.60	5.97 $\pm$ 0.02	5.24 $\pm$ 0.06	0.67 $\pm$ 0.01	2.41 $\pm$ 0.01	70	20
	Кора осины	49.16 $\pm$ 2.66	40.38 $\pm$ 0.89	5.82 $\pm$ 0.30	5.26 $\pm$ 0.09	0.63 $\pm$ 0.03	2.61 $\pm$ 0.04	78	15
	Хвоя ели	50.21 $\pm$ 1.47	41.34 $\pm$ 0.42	6.38 $\pm$ 0.46	5.47 $\pm$ 0.08	1.23 $\pm$ 0.02	2.54 $\pm$ 0.01	41	16
	Ветки ели	50.38 $\pm$ 1.34	44.34 $\pm$ 0.66	6.22 $\pm$ 0.36	6.03 $\pm$ 0.06	1.33 $\pm$ 0.05	2.23 $\pm$ 0.01	38	20
ПП2 ЕКЧ	Кора ели	44.36 $\pm$ 0.11	44.95 $\pm$ 0.20	5.69 $\pm$ 0.28	5.08 $\pm$ 0.09	1.70 $\pm$ 0.15	1.27 $\pm$ 0.04	27	36
	Лист березы	44.82 $\pm$ 2.94	47.44 $\pm$ 1.10	6.23 $\pm$ 0.06	6.01 $\pm$ 0.13	2.48 $\pm$ 0.09	1.25 $\pm$ 0.03	18	38
	Ветки березы	57.79 $\pm$ 1.37	45.43 $\pm$ 0.85	6.56 $\pm$ 0.37	6.08 $\pm$ 0.12	1.91 $\pm$ 0.01	0.78 $\pm$ 0.03	30	58
	Кора березы	61.60 $\pm$ 0.37	52.66 $\pm$ 0.28	8.65 $\pm$ 0.14	9.01 $\pm$ 0.09	0.87 $\pm$ 0.03	0.33 $\pm$ 0.02	71	158
	Листья черники	47.66 $\pm$ 1.93	45.68 $\pm$ 0.85	5.99 $\pm$ 0.08	6.04 $\pm$ 0.06	3.23 $\pm$ 0.18	0.45 $\pm$ 0.04	15	102
	Листья осины	49.65 $\pm$ 3.54	48.00 $\pm$ 0.55	6.03 $\pm$ 0.28	5.52 $\pm$ 0.12	3.00 $\pm$ 0.17	0.18 $\pm$ 0.01	17	267
ПП3 ЕП	Ветки осины	46.54 $\pm$ 0.21	43.10 $\pm$ 0.18	6.26 $\pm$ 0.13	5.61 $\pm$ 0.06	0.75 $\pm$ 0.05	1.17 $\pm$ 0.04	62	37
	Кора осины	47.00 $\pm$ 2.83	42.87 $\pm$ 0.84	6.01 $\pm$ 0.15	5.48 $\pm$ 0.08	0.97 $\pm$ 0.00	1.19 $\pm$ 0.04	48	36
	Хвоя ели	43.76 $\pm$ 0.07	47.58 $\pm$ 0.10	5.62 $\pm$ 0.38	6.42 $\pm$ 0.13	1.37 $\pm$ 0.04	1.89 $\pm$ 0.02	32	25
	Ветки ели	47.85 $\pm$ 0.17	46.44 $\pm$ 0.22	5.88 $\pm$ 0.13	6.35 $\pm$ 0.09	1.06 $\pm$ 0.21	0.87 $\pm$ 0.04	45	53
	Кора ели	40.32 $\pm$ 0.66	46.04 $\pm$ 0.36	5.19 $\pm$ 0.13	5.41 $\pm$ 0.08	0.48 $\pm$ 0.04	0.97 $\pm$ 0.04	85	48
	Лист березы	42.95 $\pm$ 2.76	48.60 $\pm$ 0.22	5.61 $\pm$ 0.24	5.52 $\pm$ 0.06	1.70 $\pm$ 0.44	0.93 $\pm$ 0.01	25	52
ПП3 ЕП	Ветки березы	50.61 $\pm$ 2.53	43.60 $\pm$ 0.95	5.52 $\pm$ 0.03	6.32 $\pm$ 0.06	1.10 $\pm$ 0.18	0.44 $\pm$ 0.02	46	99
	Кора березы	52.97 $\pm$ 4.85	44.45 $\pm$ 0.42	7.99 $\pm$ 0.02	8.18 $\pm$ 0.08	0.65 $\pm$ 0.04	0.33 $\pm$ 0.01	82	137
	Листья черники	41.89 $\pm$ 1.91	43.44 $\pm$ 0.32	5.65 $\pm$ 0.25	6.01 $\pm$ 0.06	2.24 $\pm$ 0.19	0.40 $\pm$ 0.02	19	108
	Листья осины	43.63 $\pm$ 2.10	46.52 $\pm$ 0.25	5.90 $\pm$ 0.27	5.29 $\pm$ 0.09	3.10 $\pm$ 0.24	1.68 $\pm$ 0.03	14	28
	Ветки осины	46.46 $\pm$ 4.65	47.61 $\pm$ 0.86	5.61 $\pm$ 0.4	5.26 $\pm$ 0.06	1.08 $\pm$ 0.15	1.83 $\pm$ 0.01	43	26
	Кора осины	47.65 $\pm$ 1.84	44.38 $\pm$ 0.52	5.65 $\pm$ 0.39	6.25 $\pm$ 0.12	0.50 $\pm$ 0.01	1.54 $\pm$ 0.04	96	29
ПП3 ЕП	Хвоя ели	43.40 $\pm$ 1.26	51.95 $\pm$ 0.25	5.92 $\pm$ 0.01	6.06 $\pm$ 0.08	1.01 $\pm$ 0.01	1.19 $\pm$ 0.03	43	44
	Ветки ели	47.74 $\pm$ 1.72	52.95 $\pm$ 0.52	6.06 $\pm$ 0.11	6.01 $\pm$ 0.12	0.99 $\pm$ 0.12	0.99 $\pm$ 0.05	48	54
	Кора ели	43.16 $\pm$ 1.58	51.74 $\pm$ 0.23	5.73 $\pm$ 0.53	5.07 $\pm$ 0.06	1.85 $\pm$ 0.05	0.83 $\pm$ 0.02	23	63
	Лист березы	45.00 $\pm$ 0.47	51.91 $\pm$ 0.24	6.40 $\pm$ 0.16	5.62 $\pm$ 0.09	2.53 $\pm$ 0.02	0.75 $\pm$ 0.03	18	69
	Ветки березы	48.79 $\pm$ 3.43	52.13 $\pm$ 0.21	6.35 $\pm$ 0.19	5.71 $\pm$ 0.13	1.30 $\pm$ 0.21	0.54 $\pm$ 0.01	38	97
	Кора березы	57.18 $\pm$ 1.81	53.68 $\pm$ 0.38	8.20 $\pm$ 0.23	8.19 $\pm$ 0.12	0.60 $\pm$ 0.15	0.53 $\pm$ 0.03	96	101

по май) варьировали от 0.3 до 1.2 год⁻¹ (табл. 5). В работе [6] показано, что доля легкорастворимого материала в массе листового опада хвойных лесов составляет порядка 50% и может сокращаться при неблагоприятных условиях среды и значительно увеличиваться при благоприятных экологических условиях. За 14 мес. эксперимента в изучаемых ельниках листья березы потеряли 75–79% исходной массы, листья черники – 50–57%, листья осины – 40–49%. За 28 мес. разложение составило от 51 до 80% от исходной массы в зависимости от вида листового опада. Потеря массы хвой в среднем за 14 мес. составила 33–43%, что соответствуют результатам, полученным за годовой цикл разложения хвой в ранее проведенных экспериментах разных исследователей [9, 18, 37, 41]. Константы разложения хвой за 9 мес. эксперимента составили 1.3–1.5 год⁻¹. Затем скорость разложения значительно замедляется, с 9 по 14 мес. k хвой составляли 1.7–2.3 год⁻¹. Ветки осины, березы и ели за 14 мес.

эксперимента утратили 45–51, 23–30 и 18–27% своего первоначального веса соответственно. Таким образом, наиболее интенсивно в опыте разлагался опад листьев осины, березы и черники, что может быть связано с более узким соотношением C : N, в которых оно варьировало от 16 до 25, тогда как для хвой ели этот показатель в среднем составлял 42, ветвей древесных растений – 45, коры – от 69 до 105, что согласуется с данными эксперимента, проведенного ранее в схожих условиях [20]. При этом листья разных видов растений подвергаются более быстрым и глубоким качественным преобразованиям, по сравнению с другими растительными материалами, рассматриваемыми в модельном опыте. Процесс разложения хвойного опада значительно замедлен по сравнению с листовым, в связи с наличием в его составе плохорастворимых углеводов и танинов [6, 43, 48, 57].

Используя однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), была оценена значимость различий

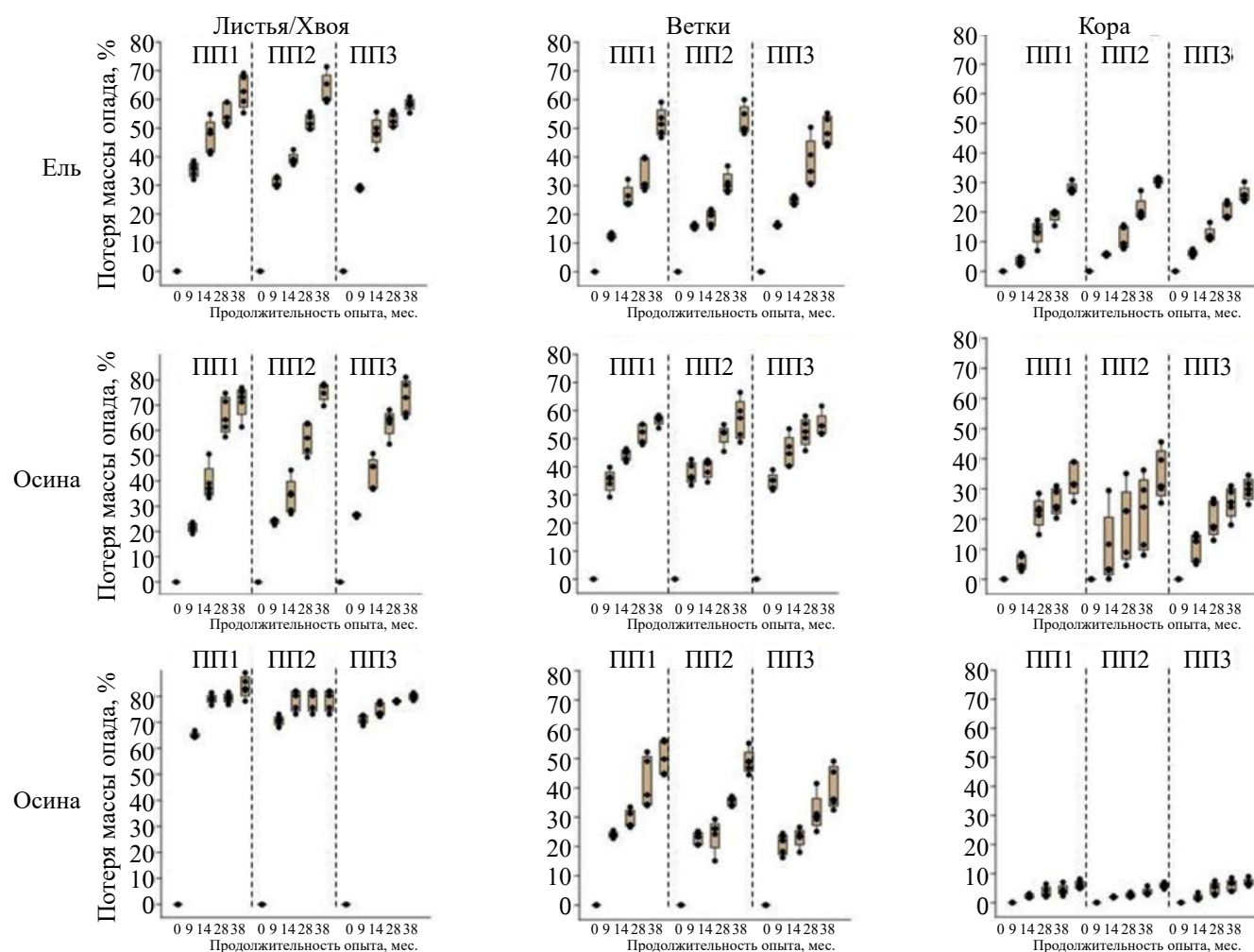


Рис. 2. Потеря массы различных фракций опада, % от исходной массы за 9, 14, 28 и 38 мес. эксперимента в ельниках: ПП1 – черничном, ПП2 –кислично-черничном, ПП3 – приручейном.

Таблица 5. Потеря массы и константа разложения (k) разных компонентов опада

Вид опада	0–9 мес.		0–38 мес.	
	потеря массы, %	k , год ⁻¹	потеря массы, %	k , год ⁻¹
Ельник черничный				
Черника	36.10	1.02	66.85	0.40
Лист осина	35.49	1.04	62.84	0.46
Ветки осина	35.05	1.05	56.70	0.57
Кора осина	5.45	2.91	33.31	1.10
Хвоя ели	21.47	1.54	73.25	0.31
Ветки ели	12.11	2.11	51.46	0.66
Кора ели	3.36	3.39	27.38	1.30
Лист березы	64.51	0.44	82.94	0.19
Ветки березы	23.90	1.43	49.85	0.70
Кора березы	1.66	4.10	5.75	2.86
Ельник кислично-черничный				
Черника	43.74	0.83	67.89	0.39
Лист осина	31.03	1.17	63.22	0.46
Ветки осина	37.72	0.98	56.81	0.57
Кора осина	9.51	2.35	34.30	1.07
Хвоя ели	24.46	1.41	77.64	0.25
Ветки ели	16.08	1.83	50.08	0.69
Кора ели	5.58	2.89	30.46	1.19
Лист березы	70.89	0.34	80.21	0.22
Ветки березы	23.18	1.46	48.87	0.72
Кора березы	1.88	3.97	5.75	2.86
Ельник приручейный				
Черника	40.49	0.90	71.17	0.34
Лист осина	29.03	1.24	58.26	0.54
Ветки осина	34.71	1.06	54.87	0.60
Кора осина	10.58	2.25	29.83	1.21
Хвоя ели	26.59	1.32	73.03	0.31
Ветки ели	16.12	1.83	48.16	0.73
Кора ели	6.09	2.80	25.67	1.36
Лист березы	72.50	0.32	79.98	0.22
Ветки березы	21.96	1.52	36.15	1.02
Кора березы	1.40	4.27	6.61	2.72

(при уровне достоверности $p = 0.05$) между массой образцов различных растительных материалов на разных стадиях эксперимента в различных парцеллах ельника черничного (табл. S5). На основе достоверности различий по снижению массы фракций растительного опада на ранних стадиях (9–14 мес.) структурно-функциональные компоненты опада были разделены на группы. В группу активного опада попали хвоя и листья разных видов растений, в группу неактивного опада – ветки и кора древесных растений. Такое деление опада на группы по интенсивности разложения согласуется с мнением других исследователей [7, 10].

Проведена оценка значимости различий при $p = 0.05$ между массой образцов однотипных растительных материалов на ранних стадиях разложения в различных ельниках через 9 и 14 мес. эксперимента (табл. S6). Результаты показали, что влияние парцеллы в течение первых 9 мес. эксперимента не проявлялось только при разложении веток и коры березы и осины, в то время как за 14 мес. опыта по разложению влияние типа елового насаждения на убыль массы растительных образцов стало слабее и значительно проявлялось только для листьев осины и черники. На более поздних сроках разложения опада достоверного влияния типа леса выявлено не было.

Скорость разложения опада положительно коррелирует с годовым количеством осадков и с температурой [32, 44, 51, 58], так как активность организмов-деструкторов определяется гидротермическими характеристиками среды и качеством опада [38]. Эксперименты по разложению коры осины в лабораторных условиях показали, что в условиях умеренного климата температура является ключевым абиотическим фактором, контролирующим процесс разложения [19].

В проведенном модельном эксперименте отмечена тенденция снижения скорости деструкции растительных материалов на ранних стадиях в ельнике кислично-черничном по сравнению с ельниками черничным и приручейным, что, вероятно, связано с более сухими условиями, которые формируются в почвах ельника кислично-черничного. Влажность верхних горизонтов почвы на трех ПП значительно различалась на всех сроках эксперимента: наибольшие показатели отмечены в элювиально-метаморфической перегнойной почве ельника приручейного, средние значения наблюдались в элювиально-метаморфической грубогумусовой почве ельника черничного, наименьшие – в элювиально-метаморфической грубогумусовой почве ельника кислично-черничного. При этом сезонная динамика влажности на всех ПП была схожей: весной и осенью отмечалось наибольшее увлажнение верхних горизонтов почвы, связанное со снеготаянием и выпадением дождевых осадков. При этом в ельнике приручейном фиксировали периодическое подтопление участков, на которых располагался

опыт. В работе [14] в условиях лабораторного эксперимента установлено, что при низкой влажности почвы (15 мас. %) интенсивность разложения органического вещества в 1.3–1.4 раза меньше, чем при средней влажности (30 мас. %) [27]. Влияние влажности на процессы деструкции опада может частично объяснить тенденции, отмеченные в полевом опыте.

В середине эксперимента по разложению опада проведена оценка целлюлозолитической активности изучаемых почв. Полученные данные показали более высокую целлюлозолитическую активность верхнего органогенного горизонта почв по сравнению с минеральным на всех участках. Как известно, в лесных почвах складывается благоприятный режим для подстилочных деструкторов в верхнем органическом горизонте почв, в минеральных горизонтах условия для функционирования микробиоценоза менее комфортные. Распределение целлюлозолитической активности лесной подстилки в зависимости от типа древостоя имеет следующий вид в порядке ее снижения: ЕЧ > ЕКЧ > ЕП. В минеральном горизонте почв прослеживается общая тенденция более высоких значений этого микробиологического показателя в ельнике черничном и ельнике кислично-черничном, по сравнению с более низкими значениями в перелуженном ельнике приручейном. Полученные данные подтвердили вышесказанное положение о формировании оптимального сочетания тепла и влаги в исследуемых горизонтах почв ельника черничного, где процессы деструкции органического вещества происходят более интенсивно. Напротив, в почве, сформированной под ельником приручейным, эдафические условия для развития микроорганизмов в целом и конкретной группы

организмов-целлюлолитиков (рис. 3) неблагоприятны, они отличаются повышенным увлажнением и меньшей суммой активных температур, а процессы деструкции органического вещества здесь заторможены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лесных экосистемах средней тайги растительный опад является основным источником поступления питательных веществ в почву и во многом определяет химические и микробиологические свойства ее верхних горизонтов. Поэтому растительному опаду и лесным подстилкам придается особое значение в почвообразовательных процессах. Модельный опыт по разложению древесного опада позволил оценить скорость деструкции растительных материалов в зависимости от особенностей лесорастительных условий, и на основании этих данных выявить особенности процесса и факторов разложения. Динамика химического преобразования нативного материала, представленного основными фракциями древесного опада демонстрирует хронологию изменения концентрации различных компонентов растительных образцов в процессе разложения, согласно которой лигнин остается наиболее устойчивым компонентом на всех этапах разложения.

В настоящее время для более полного понимания круговорота углерода и азота в условиях меняющегося климата по мнению исследователей существует объективная потребность в накоплении и систематизации данных для создания моделей, описывающих изменения в процессах разложения растительного материала [49]. Полученные результаты комплексных исследований деструкции опада растений могут стать основой для составления модели, описывающей трансформацию органического вещества в старовозрастном ельнике черничном в условиях таежной зоны Европейского Севера.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Коллектив авторов выражает признательность администрации и сотрудникам ГПЗ “Кивач” за содействие в проведении НИР, И.В. Ромашкину за таксационное описание древостоя, а также научным консультантам И.Н. Кургановой, Е.В. Шореховой и В.О. Лопесу де Гереню.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Института леса ФИЦ КарНЦ РАН (ИЛ КарНЦ РАН) и в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов

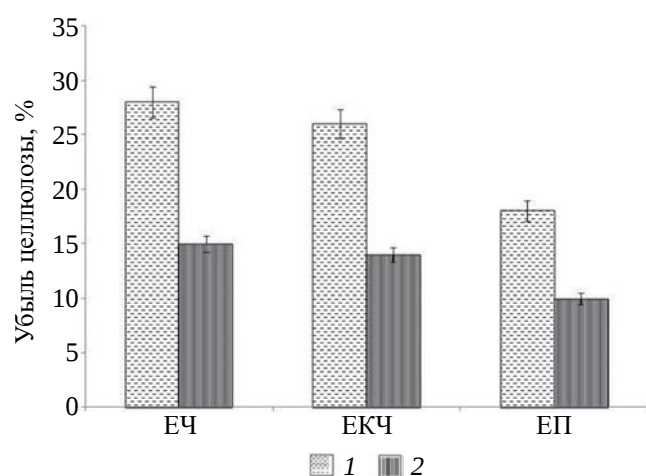


Рис. 3. Целлюлозолитическая активность лесной подстилки (1) и подподстилочного минерального горизонта (2) элювиально-метаморфической почвы старовозрастных среднетаежных ельников.

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.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн-версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу
<https://doi.org/10.31857/S0032180X24110062>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абрамова Е.Р., Брянин С.В., Кондратова А.В.* Разложение опада в постпирогенных лиственничниках хребта Тукурингра (Верхнее Приамурье) // Сибирский лесной журнал. 2018. № 2. С. 71–77.
2. *Александрова Л.Н.* Органическое вещество почв и процессы его трансформации. Л.: Наука, 1980. 288 с.
3. *Бахмет О.Н., Медведева О.Н.* Разложение опада хвои в почвах лесных культур Восточной Финляндии // Лесоведение. № 3. 2022. С. 239–249. <https://doi.org/10.31857/S0024114822030032>
4. *Бобкова К.С.* Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 155 с.
5. *Бобкова К.С., Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В.* Круговорот элементов минерального питания в экосистеме коренного разнотравно-черничного ельника средней тайги (республика Коми) // Сибирский лесной журнал. 2020. № 2. С. 40–54
6. *Германова Н.И.* Деструкция хвое-листового опада в лесных насаждениях среднетаежной подзоны. Структурно-функциональная организация лесных почв среднетаежной подзоны Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1994. С. 92–100.
7. *Германова Н.И.* Разложение опада как показатель интенсивности круговорота элементов в лесных насаждениях южной Карелии // Лесоведение. 2000. № 3. С. 30–35
8. *Германова Н.И.* Скорость разложения растительного опада в лесных насаждениях заповедника Кивач // Эколого-геохимические и биологические закономерности почвообразования в таежных лесных экосистемах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 68–87.
9. *Германова Н.И., Медведева М.В., Мамай А.В.* Динамика разложения листового опада в среднетаежных насаждениях Карелии // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2012. № 1. С. 24–32.
10. *Дымов А.А., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Ракина Д.А.* Растительный опад в коренном ельнике и лиственно-хвойных насаждениях // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2012. № 3. С. 7–18.
11. *Загуральская Л. М., Зябченко С. С.* Особенности разложения и свойства подстилок в насаждениях Карелии // Лесоведение. 1996. № 1. С. 27–34.
12. *Загуральская Л.М.* Динамика микробиологических параметров минерализации органического вещества в почвах сосновых лесов Карелии // Лесоведение. 2000. № 2. С. 8–13.
13. *Звягинцев Д.Г., Асеева И.В., Бабьева И.П., Мирчинк Т.Г.* Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 224 с.
14. *Иванова Е.А.* Формирование и разложение древесного опада в лесных экосистемах в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении // Вопросы лесной науки. 2021. Т. 4. № 3. С. 1–52. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202143-87>
15. *Иванова Е.А., Лукина Н.В.* Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении // Лесоведение. 2017. № 5. С. 47–58.
16. *Карпачевский Л.О., Воронин А.Д., Дмитриев Е.А., Строганова М.Н., Шоба С.А.* Почвенно-биогеоценологические исследования в лесных биогеоценозах. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 160 с.
17. *Классификация и диагностика почв России.* Смоленск: Ойкумкна, 2004. 342 с.
18. *Кузнецов М.А.* Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запас подстилки в среднетаежном чернично-сфагновом ельнике // Лесоведение. 2010. № 6. С. 54–60.
19. *Курганова И.Н., Лопес Де Гереню В.О., Галибина Н.А., Капица Е.А., Шорохова Е.В.* Влияние температуры на интенсивность биогенного разложения коры осины // Сибирский экологический журнал. 2020. № 6. Т. 27. С. 792–804. <https://doi.org/10.15372/SEJ20200610>
20. *Лиханова Н.В.* Роль растительного опада в формировании лесной подстилки на вырубках ельников средней тайги // Известия вузов. Лесной журнал. 2014. № 3. С. 52–66.
21. *Лянгузова И.В., Примаков П.А.* Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55. № 4. С. 473–489

22. *Медведева М.В., Бахмет О.Н., Яковлев А.С.* Процессы деструкции опада ели в условиях аэротехногенного загрязнения // Лесоведение. 2006. № 4. С. 1–4.
23. Методы биохимического исследования растений / Под ред. Ермакова А.И. Л.: Агропромиздат, 1987. 429 с.
24. *Рахлеева А.А., Семенова Т.А., Стриганова Б.Р., Терехова В.А.* Динамика зоомикробных комплексов при разложении растительного опада в ельниках Южной тайги // Почвоведение. 2011. № 1. С. 44–55.
25. *Решетникова Т.В.* Лесные подстилки как депо биогенных элементов // Вестник КрасГАУ. 2011. № 12. С. 74–81.
26. *Семенов В.М., Козут Б.М.* Почвенное органическое вещество. М.: ГЕОС, 2015. 238 с.
27. *Семенов В.М., Лебедева Т.Н., Зинякова Н.Б., Хромычкина Д.П., Соколов Д.А., Лопес де Гереню В.О., Кравченко И.К., Ли Х., 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.
28. *Скороходова С.Б.* О климате заповедника Кивач // Тр. гос. природного заповедника Кивач. 2008. Вып. 4. С. 3–34.
29. *Солодовников А.Н.* Особенности начального разложения хвои в сосняке брусничном в среднетаежной подзоне Карелии // Тр. Карельского НЦ РАН. 2019. № 11. С. 97–106. <https://doi.org/10.17076/eco1124>
30. *Соломатова Е.А.* Фракционный и компонентный состав лесных подстилок ельников черничных восточной Фенноскандии // Лесоведение. 2013. № 6. С. 37–46.
31. *Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г.* Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмосковья (на примере УОПЭЦ Чашниково) // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2017. № 4. С. 11–20.
32. *Тулина А.С., Семенов В.М.* Оценка чувствительности минерализуемого пула почвенного органического вещества к изменению температуры и влажности // Почвоведение. 2015. № 8. С. 952–952.
33. *Aber J.D., Melillo J.M., McLaugherty C.A.* Predicting longterm patterns of mass-loss, nitrogen dynamics, and soil organic-matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems // Can. J. Botany (Revue Canadienne De Botanique). 1990. № 68. P. 2201–2208.
34. *Adair E.C., Parton W.J., del Grosso S.J., Silver W.L., Harmon M.E., Hall S.A., Burke I.C., Hart S.C.* Simple three-pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates // Glob. Change Biol. 2008. V. 14. P. 2636–2660.
35. *Anderson J.P.E., Domsch K.H.* A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. V. 10. № 3. P. 215–221.
36. *Berg B., McLaugherty C.* Plant litter. Springer, 2003. 341 p.
37. *Berg B., Ekbohm G.* Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a scots pine forest // Can. J. Botany. 1991. V. 69. P. 1449–1456. <https://doi.org/10.1139/b91-187>.
38. *Bradford M.A., Berg B., Maynard D.S., Wieder W.R., Wood S.A.* Understanding the dominant controls on litter decomposition // J. Ecology. 2016. № 104. P. 229–238.
39. *Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D.* Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest // Science. 2013. № 339. P. 1615–1618. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>
40. *Cotrufo M.E., Miller M., Zeller B.* Litter Decomposition // Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems. Berlin: Springer. 2000. P. 276–296. https://doi.org/10.1007/978-3-642-57219-7_13
41. *Coûteaux M.-M., Bottner P., Berg B.* Litter decomposition, climate and litter quality // Trends Ecology Evolution. 1995. № 2. P. 63–66. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88978-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88978-8)
42. *Freschet G.T., Aerts R., Cornelissen J.H.C.* A plant economics spectrum of litter decomposability // Funct. Ecol. 2012. V. 26. P. 56–65.
43. *Johansson M.B.* The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests // Forestry: An Int. J. Forest Res. 1995. V. 68. № 1. P. 49–62. <https://doi.org/10.1093/forestry/68.1.49>
44. *Meentemeyer V.* Macroclimate and Lignin Control of Litter Decomposition Rates // Ecology. 1978. № 3. P. 465–472. <https://doi.org/10.2307/1936-576>
45. *Moore T.R., Trofymow J.A., Prescott C.E., Fyles J., Titus B.D.* CIDET working group. Patterns of carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in decomposing foliar litter in Canadian forests // Ecosystems. 2006. V. 9. № 1. P. 46–62.
46. *Olson J.S.* Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems // Ecology. 1963. V. 44. P. 322–331.
47. *Pedersen L.B., Bille-Hansen J.* A comparison of litter-fall and element fluxes in even aged Norway spruce, sitka spruce and beech stands in Denmark // For. Ecol. Manage. 1999. № 114. P. 55–70.
48. *Poinsot-Balaguer N., Racon L., Sadaka N., Lepetit J.* Effects of tannin compounds on two species of Collinobola // Eur. J. Soil Biol. (France). 1993. V. 29. № 1. P. 13–16.

49. Portillo-Estrada M., Pihlatie M., Korhonen J.F.J., Levula J., Frumau A.K.F., Ibrom A., Lembrechts J.J., Morillas L., Horvath L., Jones S.K., Niinemets U. Climatic controls on leaf litter decomposition across European forests and grasslands revealed by reciprocal litter transplantation experiments // *Biogeosciences*. 2016. V. 13. P. 1621–1633.
50. Six J., Bossuyt H., Degryze S.D., Denef K. A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics // *Soil Till. Res.* 2004. V. 79. P. 7–31.
<https://doi.org/10.1016/j.still.2004.03.008>
51. Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M. Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in ecology. Oxford: Blackwell Scientific, 1979. 372 p.
52. Symonds J., Morris D.M., Kwiatoń M.M. Effects of harvest intensity and soil moisture regime on the decomposition and release of nutrients from needle and twig litter in northwestern Ontario // *Boreal Environ. Res.* 2013. V. 18. P. 401–413.
53. Takeda H. A 5 year study of litter decomposition processes in a *Chamaecyparis obtusa* Endl. forest // *Ecological Res.* 1995. V. 10. P. 95–104.
<https://doi.org/10.1007/BF02347659>
54. Talbot J.M., Yelle D.J., Nowick J., Treseder K.K. Litter decay rates are determined by lignin chemistry // *Bio-geochemistry*. 2012. V. 108. P. 279–295.
<https://doi.org/10.1007/s10533-011-9599-6>
55. Ukonmaanaho L., Pitman R., Bastrup-Birk A., Breda N., Rautio P. Sampling and Analysis of Litterfall. Part XIII // UNECE ICP Forests. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Eberswalde: Thünen Institute of Forest Ecosystems, 2020. 15 p. <http://www.icp-forests.org/manual.htm>
56. Weedon J.T., Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Zanne A.E., Wirth C., Coomes D.A. Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? // *Ecology Lett.* 2009. V. 12. P. 45–56.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01259.x>
57. Weidenhamer J.D., Macias F.A., Fischer N.H., Williamson G.B. Just how insoluble are monoterpenes? // *J. Chem. Ecology*. 1993. V. 19. P. 1799–1807.
<https://doi.org/10.1007/BF00982309>
58. World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World soil resources reports. IUSS Working Group WRB. Rome: FAO, 2015. 203 p.
59. Zhang D.Q., Hui D.F., Luo Y.Q., Zhou G.Y. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors // *J. Plant Ecol.* 2008. P. 85–93. [10.1093/jpe/rtn002](https://doi.org/10.1093/jpe/rtn002).
60. Yevdokimov I.V. Methods for measuring biomass // *Russ. J. Ecosystem Ecology*. 2018. V. 3. P. 1–20.
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-5>

Forest Floor Volume and Litter Decomposition Dynamics in Mid-Boreal Spruce Stands on Albic Stagnosols

E. V. Moshkina^{1,*}, A. V. Mamai¹, M. V. Medvedeva¹,
G. V. Akhmetova¹, and K. M. Nikerova¹

¹Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Petrozavodsk, 185910 Russia

*e-mail: lena_moshkina@mail.ru

The study was carried out in the Kivach Strict Nature Reserve (62°17' N, 33°58' E) from September 2019 to October 2022 in mid-boreal old-growth spruce stands on eluvial-metamorphic soil (Albic Stagnosols) formed over varved clay. The dynamics of litter decomposition was estimated by the litterbags method. Samples of ten different litter fractions were studied: needles, leaves, bark of dominant tree species (*Picea abies*, *Populus tremulae*, *Betula pendula*), and leaves of a subshrub (*Vaccinium myrtillus*). The sample mass loss and changes in the chemical composition of the plant material were analyzed over 9, 14, 28, and 38 months of the experiment. The impact of the factors on the litter decay rate was studied, taking into account its quantity, diversity, and quality. We estimated the rates of litter input and decay, as well as the forest-floor turnover rate with regard to the biogeocoenosis heterogeneity. Forest floor volumes varied among forest types and tree impact (phytogenic field) zones from 26 to 108 ton/ha. The forest-floor turnover period in the surveyed spruce stands was between 13–14 and 34 years.

Keywords: experiment on litter decomposition, carbon pool, Albic Stagnosols

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ ЕСТЕСТВЕННО РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 631.417+631.461

БУРОЗЕМЫ ЮГА ВИТИМСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ: ГУМУСОВЫЕ КАРМАНЫ, МОРФОЛОГИЯ, СВОЙСТВА, МИКРОБИОМ

© 2024 г. Э. О. Чимитдоржиева^{а,*} (<http://orcid.org/0000-0002-0227-5433>),
Ц. Д.-Ц. Корсунова^а, Ю. Б. Цыбенков^а, Г. Д. Чимитдоржиева^а

^аИнститут общей и экспериментальной биологии СО РАН, ул. Сахьяновой, 6, Улан-Удэ, 670047 Россия

*e-mail: erzhena_ch@mail.ru

Поступила в редакцию 29.02.2024 г.

После доработки 07.06.2024 г.

Принята к публикации 08.06.2024 г.

Изучена структура микробоценоза, физико-химические характеристики почвенного профиля буроземов и материала гумусовых карманов. Для буроземов (Cambisols), расположенных на юге Витимского плоскогорья, характерна особенность морфологического строения – наличие морозобойных трещин, которые образуют гумусовые карманы клиновидной формы, резко сужающиеся вниз по профилю. Гумусовые карманы заполнены гумусированным материалом темно-коричневого цвета с черными полосами, которые резко контрастируют по цвету и свойствам с окружающим почвенным профилем. По сравнению с профилем буроземов на соответствующих глубинах, почвенная масса из гумусовых карманов менее уплотнена. Увеличение общей пористости приводит к повышению водопроницаемости гумусированной массы морозобойных трещин. Выявлены особенности структуры микробоценоза и углерода микробной биомассы буроземов в почвенном профиле и в почвенном материале карманов. В почвенном материале карманов содержание органического углерода и суммы поглощенных оснований распределено относительно равномерно, тогда как в профиле почвы показатели резко уменьшаются вниз по профилю.

Ключевые слова: органический углерод, гумусовые карманы, микробоценоз, мерзлота, Cambisols

DOI: 10.31857/S0032180X24110076, **EDN:** JOOLEQ

ВВЕДЕНИЕ

Буроземы – одна из самых широко представленных почв на почвенных картах мира. Они наиболее распространены в лесах умеренной зоны [34, 52], встречаются в различных частях мира: в горах Новой Зеландии, на юго-востоке Австралии, в Южной Америке, на равнинах Западной и Центральной Европы, на севере Аппалачских гор и прилегающих равнинных территориях Северной Америки, а также в горных районах Кавказа, Крыма, Карпат, Тянь-Шаня и Дальнего Востока [23]. Еще полвека назад Зонн писал, что “не исключено, что в дальнейшем буроземообразование ... будет выявлено на равнинах и нагорьях Средней и Восточной Сибири” [6, с. 83]. Герасимова с соавт. [11, с. 107] отмечали, что: “Буроземы “вышли за пределы” своего традиционного ареала в последние 20–30 лет сначала в западных и северо-западных частях Русской равнины [6], позднее

на Урале и в горах Южной Сибири [30]”. Таким образом, эти почвы, относящиеся к референтной группе Cambisols (согласно международной системе классификации почв WRB), могут быть обнаружены в различных экосистемах – от вечной мерзлоты до влажных тропиков, субтропиков и водно-болотных угодий [45]. Разнообразие Cambisols настолько велико, что типичный Haplic Cambisols или Cambisols без особых свойств исключен из основного квалификатора [47].

Рейнтамом [33] и Гагариной [8] было начато исследование климатогенных и литогенных буроземов Балтийского региона. Ими отмечено, что в регионах со сходными климатическими условиями распределение и свойства почв, а также разнообразие фитоценозов, как правило, вызывается варьированием литологического фактора [9, 31, 32]. Исследованы почвы Армении, изучены особенности Dystric/Eutric Cambisols, которые морфологически соответствуют Podzols [53]. Изучение химических

свойств почвы и численности микроорганизмов в Eutric Cambisols на территории западной и юго-западной Сербии проведено в работе [59]. Исследована биологическая активность буроземов старо-возрастных вырубок Западного Кавказа [38].

Географическое распространение буроземов в Байкальском регионе вызывает интерес у исследователей уже давно. По мнению авторов [37], в почвенном покрове хр. Хамар-Дабан формируются различные подтипы буроземов: кислые, слабонасыщенные и иллювиально-гумусовые. Согласно работе [4], на юге Витимского плоскогорья были выделены буроземы грубогумусированные. На восточном побережье озера Байкал обнаружены буроземы грубогумусовые и глинисто-иллювирированные [5]. В Западном Забайкалье можно встретить буроземы грубогумусовые, буроземы остаточно-карбонатные [35], а в Южном Предбайкалье — оподзоленные буроземы [17]. Исследователи выделили региональные особенности свойств и признаков буроземов в контексте их генезиса и эволюции. Микроморфологическое строение буроземов юга Витимского плоскогорья изучено в работе [49].

Изучение биомассы микроорганизмов и структуры микробоценоза является ключевым вопросом, поскольку они играют важную роль в биохимических процессах почвы. Почвенные микроорганизмы активно участвуют в процессах синтеза и разложения органического вещества, дисбаланс этих процессов может отразиться на запасах почвенного углерода и привести к увеличению эмиссии парниковых газов в атмосферу [14]. Имеются данные высокопроизводительного секвенирования Illumina, которые ограничиваются начальным периодом

оттаивания буроземов [62]. Однако структура микробоценоза в буроземах и в почвенном материале морозобойных трещин в период максимального оттаивания почв не изучена.

Рабочая гипотеза — на формирование буроземов большое влияние оказывают литологический и климатогенный факторы. Элювий рыхлых четвертичных пород вместе с континентальным климатом способствуют формированию бурозема оподзоленного. Предположительно происходит перераспределение и накопление органического вещества в карманах криогенного происхождения, микробиом которых представляет собой отдельную экологическую нишу.

Цель работы — изучение морфологии, физико-химических свойств и структуры микробоценоза буроземов юга Витимского плоскогорья.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования — буроземы оподзоленные (почвенный профиль почв и почвенная масса из гумусовых карманов) юга Витимского плоскогорья (рис. 1). Диагностика и классификация почв произведена по [27].

Согласно геокриологическому районированию, Еравнинская котловина расположена в зоне перехода от сплошного распространения многолетней мерзлоты к островному типу. В этом районе толщина многолетней мерзлоты составляет от 70 до 100 м, при этом ее верхний слой находится на глубине от 1.5 до 3 м от дневной поверхности [20]. Согласно данным [40], многолетняя мерзлота расположена на глубине 270 см. Тип мерзлоты — переходная зона между сплошной и спорадической



Рис. 1. Карта-врезка района исследования.

мерзлотой. Для Витимского плоскогорья характерно повсеместное распространение рыхлых четвертичных отложений, представленных элювием, делювием и аллювием. Они покрывают все водораздельные пространства и горные склоны и выполняют межгорные понижения. Вследствие активного действия процессов физического выветривания рыхлые отложения сплошным плащом покрывают все водораздельные пространства и горные склоны [22]. Разрезы были заложены в местности Дархитуй, GPS-координаты даны в табл. 1. Для характеристики почвенного профиля образцы отбирали из разрезов с шагом 10 см [36]. Основные физико-химические свойства буроземов определяли по [3, 7]. Растительность идентифицировали по [25].

Численность микроорганизмов в почвах определяли методом прямого микроскопирования на люминесцентном микроскопе Микромед 3 ЛЮМ ($n = 3$). Для подсчета клеток почвенных бактерий и актиномицетов окрашивали препараты акридиновым оранжевым, а мицелий грибов — калькофлуором белым [28, 29]. Углерод микробной биомассы (С-биомасса) в почве определяли методом регидратации по Мирчинк и Паникову ($n = 3$) [10].

Полученные данные статистически обрабатывали в программе Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Растительность. На буроземах произрастает березово-осиново-лиственничный разнотравно-брусничный лес с подлеском из рододендрона даурского. Древесный ярус формирует *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. Присутствуют в древостое также *Populus tremula* L. и *Betula platyphylla* Sukaczew. Древостой имеет средние показатели: 2–4 класса бонитета, сомкнутость крон 0.4–0.6, проективное покрытие крон 40–50%, высота 15–22 м, средний диаметр стволов 16–31 см, неравномерный по густоте стояния стволов. Формула древостоя Л7ОЗБ1.

Подлесок негустой, неравномерный в окнах, средняя высота его составляет 1.5–1.8 м. Представлен *Rhododendron dauricum* L., общее проективное покрытие (ОПП) которого составляет 5–10%. В составе подлеска присутствуют *Cotoneaster melanocarpus* Fischer ex Blytt и *Rosa acicularis* Lindley.

Травяно-кустарничковый ярус невысокий, неравномерный по густоте и высоте. ОПП — 70%, местами до 35%. Средняя высота яруса — 20 см, максимальная — 40 см. Преобладает *Vaccinium vitis-idaea* L., обильны *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и *Pyrola asarifolia* Michaux. Присутствуют *Galium boreale* L., *Calamagrostis* sp., *Carex pediformis* C.A. Meyer, *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz., *Vicia unijuga* A. Br., *Lathyrus humilis* (Ser.) Sprengel,

Таблица 1. Морфометрическая характеристика почвенных профилей буроземов оподзоленных, Дархитуй, Еравнинский район

Параметр	Разрез 1, 52°31'04.70" N, 111°26'02.30" E, высота 1015 м	Разрез 2, 52°31'4.24" N, 111°26'7.24" E, высота 1015 м	Разрез 3, 52°051'80.1" N, 111°043'36.1" E, высота 1029 м
Формула почвенного профиля	A0–AY–Ae–BM–BMC, где A0 1.7 ± 0.4* см; Cv = 34.6%, AY 3.7 ± 0.8 см; Cv = 31.5%, Ae 4.7 ± 1.1 см; Cv = 32.7%, BM 37.0 ± 7.2 см; Cv = 27.4%, BC от 48.3 ± 7.4 см и глубже; Cv = 21.6%		
Мощность карманов	25.0 ± 0.7 см; Cv = 4.0%		
Окраска	Сравнительно равномерный и однотонный (за исключением гумусового горизонта) бурый или коричнево-бурый цвет Слабая дифференциация на генетические горизонты		
Влажность	От свежего до влажного		
Структура	От мелкокомковатой до непрочнокомковатой		
Сложение почвы	От рыхлого до уплотненного		
Включения	В нижней части профиля — щебень, хрящ		
Гранулометрический состав	Средний суглинок	От среднего до тяжелого суглинка	Средний суглинок
Вскипание	Нет	Нет	Нет

Примечание. Cv — коэффициент вариации; * ± ошибка среднего арифметического.

Sanguisorba officinalis L. и др. Мохово-лишайниковый покров не развит.

Морфология буроземов. Буроземообразование включает в себя следующие почвообразовательные процессы: а) дерновый, который приводит к формированию под лесной подстилкой A0 серогумусового горизонта AY; б) метаморфический с формированием структурно-метаморфического горизонта BM; в) некоторые исследователи выделяют лессиваж; оподзоливание проявляется в виде присыпки в нижней части горизонта AY, выделяется как Ae. Буроземы характеризуются относительно небольшим возрастом почвообразования, в связи с чем в них проявляется склонность к эволюции в другие типы почв. В условиях перехода к степям наблюдается эволюция их в черноземы. При промывном водном режиме, но с поверхностным переувлажнением буроземы могут эволюционировать в подзолистые или лессивированные почвы [23].

Известно, что идеи почвенного метаморфизма свойственны не только буроземам, но и коричневым почвам, некоторым каштановым, а также элювиально-метаморфическим и даже некоторым рендзинам бореального пояса. В структурно-метаморфических почвах допускается присутствие элювиального, субэлювиального или гумусово-элювиального, а также аккумулятивно-карбонатного горизонтов [27]. В почвах отдела светлогумусовых аккумулятивно-карбонатных почв возможно проявление своеобразного структурного метаморфизма. Каштановые почвы имеют ясную цветовую и структурную дифференциацию профиля, тогда как буроземы — слабо дифференцированы на генетические горизонты (за исключением гумусового горизонта). Под светло-гумусовым горизонтом в них последовательно различаются: каштановый ореховато-мелкопризматический ксерометаморфический горизонт BMK, не имеющий кутан по граням отдельностей и карбонатных новообразований; коричнево-бурый структурно-метаморфический горизонт BM; текстурно-карбонатный горизонт [27].

Ниже приведено морфометрическое описание почвенных профилей буроземов оподзоленных и фотографии разрезов (рис. 2).

Отличительной особенностью исследованных буроземов является наличие ярко выраженных морозобойных трещин, которые достигают до 30–40 см в глубину. Гумусовые карманы образуются в результате разрастания криогенных трещин, вызывая языковатость и карманистость гумусового горизонта почвенного профиля [19]. Карманы имеют клиновидную форму с резким сужением в нижней части профиля, трещины заполнены темно-коричневым гумусированным материалом с черными прослоями. Сеть полигонов хорошо прослеживается до глубины 35–40 см. Фактическое распределение нижней границы гумусовых

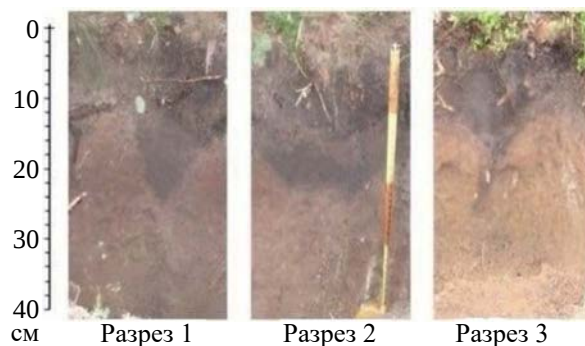


Рис. 2. Фотографии почвенных профилей буроземов оподзоленных юга Витимского плоскогорья.

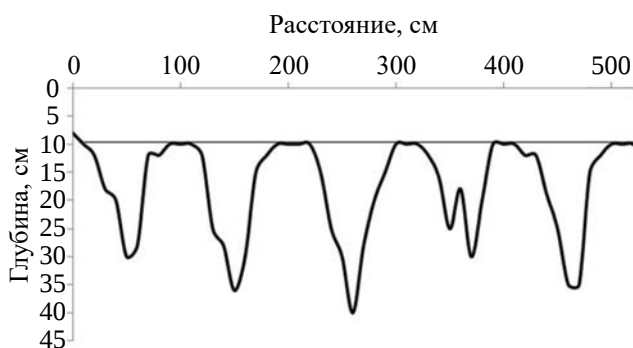


Рис. 3. Пространственное варьирование мощности гумусовых карманов буроземов.



Рис. 4. Сеть полигонов на буроземах.

карманов приведено на рис. 3. Почвенный покров характеризуется отчетливо выраженной сетью полигонов на поверхности почвы (рис. 3, 4), где ширина трещин на глубине 25 см составляет от 20 до 35 см, ниже резко уменьшается. Трещины имеют длину 1.0–1.5 м, магистральные крупные трещины достигают 2–3 м, что определяет периметр полигонов до 13 м.

Физико-химическая характеристика буроземов. Содержание органического углерода ($C_{орг}$) в 0–10 см слое почвы составляет 4.9%, в слое

20–30 см показатель резко уменьшается до 0.77% (табл. 2). В почвенном материале гумусового кармана на глубине 10–20 см содержание углерода высокое 5.1%, в слое 20–30 см $C_{орг}$ составляет 3.7%, что свидетельствует об иммобилизации углерода в криогенном резервуаре.

Выявлена средняя обогащенность почвы азотом – 11–15%, его количество варьирует от 0.21 до 0.63% в почвенном профиле и от 0.35 до 0.64% в почвенном материале карманов. В горизонте АУ и в почвенном материале гумусового кармана отмечается высокое содержание обменных оснований – 35.9–36.6 смоль(экв)/кг. Почва имеет слабокислую реакцию среды.

В почвенном профиле сложные процессы криогенного трещинообразования усложняют морфологическую структуру, что выражается, в первую очередь, в варьировании содержания $C_{орг}$ в почвенном профиле. Коэффициент вариации содержания органического углерода составляет 15–30% в почвенном профиле и 29–50% в карманах.

В буроземах отмечена высокая степень аккумуляции углерода, где запасы углерода в верхнем 0–30 см слое почвы составляют 8.9 кг/м². В почвенном материале морозобойных трещин в слое 0–30 см содержится до 14.6 кг/м² органического углерода, что свидетельствует о перераспределении и накоплении органического материала криогенного происхождения.

В исследуемых почвах содержание $C_{орг}$ находится в пределах референсных значений для данного типа почв по сравнению с другими регионами. Например, в буроземах Западного Кавказа – 4.3 [38], в буроземах Республики Армения $C_{орг}$ достигает до 6.5% [53], на севере Ирана содержание $C_{орг}$ в почвах составляет 3.0–5.5% [42], а в буроземах Кузнецкого Алатау – от 3.5 до 5.2% [34], в буроземах темноцветных Карелии 2.3–3.5% [16]. В литературе нет единообразия представления данных по запасам углерода, поэтому далее данные приведены в авторской интерпретации. В буроземах европейской части России запасы $C_{орг}$ составляют 8.7–17.4 кг С/м² (на всю толщу почвы) [26]. Запасы углерода в буроземах типичных

тяжелосуглинистых на глинистых сланцах Северо-Западного Кавказа в слое 0–100 см составляют 8.9 кг С/м² [2]. Запасы углерода в буроземах оподзоленных Самарской Луки в пределах профиля – 16 кг С/м², в буроземах остаточно-карбонатных – 23 кг С/м² [1]. В буроземах элювиированных Приполярного Урала запасы $C_{орг}$ в 0–50 см составляют 9.6 кг С/м² [13].

Исследуемые буроземы по гранулометрическому составу среднесуглинистые, вниз по профилю происходит незначительное утяжеление состава (табл. 3). В почвенном материале гумусовых карманов содержание физической глины относительно равномерно и не превышает 38.75%. В изученных почвах величина плотности почвы колеблется в широких пределах, увеличиваясь вниз по профилю, особенно большие различия отмечаются между карманами и почвенным профилем. Аналогичным образом изменяется и плотность твердой фазы почв. Гумусовые карманы рыхлые по структуре (0.93–1.40 г/см³), тогда как почвенный профиль уплотнен (1.36–1.52 г/см³). По показателям пористости профиль почвы неоднороден. Почвенный материал из криогенных трещин обладает более высокой общей пористостью, чем в почвенном профиле.

Коэффициенты вариации общей пористости в почвенном профиле буроземов и карманах составляют 5.24. Коэффициенты вариации по плотности почвы и твердой фазы почвы низки.

Таким образом, буроземы обладают удовлетворительными физическими свойствами. По физическим свойствам почвенная масса криогенных трещин буроземов имеет относительно хорошие показатели по сравнению с почвенным профилем, вниз по профилю эти свойства ухудшаются.

Углерод микробной биомассы. Почвенный материал гумусовых карманов является своеобразной экологической нишей для микробиома, т.е. частью пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием микробиоценоза. Известно, что горизонтальное и вертикальное перемещение микроорганизмов в почве затруднено из-за адсорбции

Таблица 2. Химические свойства буроземов ($n = 3$), $\pm$ ошибка среднего арифметического

Глубина, см	Углерод, %		Азот общий, %		рН водный		Обменные основания, смоль(экв)/кг	
	карман	почвенный профиль	карман	почвенный профиль	карман	почвенный профиль	карман	почвенный профиль
0–10	4.90 $\pm$ 0.65	4.90 $\pm$ 0.65	0.48 $\pm$ 0.02	0.48 $\pm$ 0.02	6.40 $\pm$ 0.01	6.40 $\pm$ 0.01	36.60 $\pm$ 0.35	36.60 $\pm$ 0.35
10–20	5.10 $\pm$ 0.76	0.75 $\pm$ 0.06	0.35 $\pm$ 0.03	0.21 $\pm$ 0.01	6.40 $\pm$ 0.02	6.60 $\pm$ 0.01	35.90 $\pm$ 0.51	17.60 $\pm$ 0.03
20–30	3.70 $\pm$ 0.92	0.77 $\pm$ 0.09	0.64 $\pm$ 0.02	0.21 $\pm$ 0.01	6.40 $\pm$ 0.01	6.60 $\pm$ 0.01	35.90 $\pm$ 0.51	17.60 $\pm$ 0.03

Таблица 3. Физические показатели буроземов Еравнинской котловины ($n = 3$), $\pm$ ошибка среднего арифметического

Объект	Глубина, см	Плотность твердой фазы почв, г/см ³	Плотность сложения, г/см ³	Пористость, %	Частицы размером <0.01 мм, %
Почвенный материал гумусового кармана	0–10	1.42 ± 0.01	0.93 ± 0.01	34.30 ± 0.02	37.8 ± 2.7
	10–20	1.73 ± 0.02	1.06 ± 0.005	38.84 ± 0.005	35.2 ± 7.3
	20–30	2.15 ± 0.005	1.25 ± 0.01	41.96 ± 0.01	35.9 ± 5.1
	30–40	2.17 ± 0.01	1.34 ± 0.02	38.11 ± 0.03	36.6 ± 5.3
	40–50	2.05 ± 0.03	1.40 ± 0.01	31.85 ± 0.01	38.8 ± 2.2
Почвенный профиль	0–10	2.38 ± 0.01	1.36 ± 0.005	42.80 ± 0.007	37.8 ± 2.7
	10–20	2.31 ± 0.02	1.51 ± 0.02	34.73 ± 0.03	34.7 ± 0.6
	20–30	2.33 ± 0.01	1.53 ± 0.03	34.46 ± 0.01	46.2 ± 6.3
	30–40	2.29 ± 0.007	1.56 ± 0.01	32.01 ± 0.005	38.9 ± 9.7
	40–50	2.36 ± 0.02	1.52 ± 0.007	35.58 ± 0.02	46.1 ± 2.0

микроорганизмов почвенными частицами и сложности их передвижения по мелкопористой системе почвы. Следует отметить, что небольшие по расстоянию миграции микроорганизмов в почве возможны, благодаря наличию у микробов таксисов, они осуществляются целенаправленно. Трещины, в свою очередь, являются каналами переноса микроорганизмов с фильтрующей влагой и их накопления в гумусовом кармане.

В почвенном материале гумусового кармана обнаружено значительное накопление углерода микробной биомассы по сравнению с профилем почвы. На глубине 10–20 см этот показатель в почвенном материале карманов достигает 43.2 мг/100 г почвы (рис. 5), далее незначительно снижается вниз по профилю. В почвенном профиле буроземов отмечается убывание С-биомассы с увеличением глубины от 31.5 мг/100 г в слое 10–20 см до 16.5 мг/100 г на глубине 30–40 см. Предположительно, уменьшение влажности почвы и уменьшение поступления органических веществ в нижележащие слои почвы приводит к уменьшению углерода в С-биомассе. Отмечены высокие коэффициенты корреляции между $C_{\text{орг}}$ и С-биомассы ($r = 0.99$ для морозобойной трещины и 0.97 для почвенного профиля).

В литературе не встретили данных о содержании С-биомассы материала почвенных карманов буроземов, поэтому для сравнения приведем пример данных С-биомассы почвенного материала гумусового кармана чернозема квазиглеевого [18]. Сравнивая содержание углерода микробной биомассы из морозобойных трещин и в почве с тех же глубин вмещающего горизонта, следует отметить, что показатели микробной биомассы и гумуса в

морозобойных трещинах выше. В черноземах квазиглеевых среднее содержание углерода микробной биомассы в 0–3 см слое морозобойной трещины довольно высокое – 91 мг/100 г почвы и с глубиной убывает: в слое 10–20 см – 82; 20–30 см – 53, а в собственно почвенном профиле на этих же глубинах значительно ниже – 32 и 18 мг/100 г почвы. Обнаружена сильная прямая корреляция между содержанием углерода гумуса и углерода микробной биомассы: в морозобойной трещине $r = 0.98$ и в почвенном профиле $r = 0.99$, что подтверждает зависимость активности роста микроорганизмов от наличия субстрата. На накопление С-биомассы огромное влияние оказывает физико-химические свойства и структура почвы, а также состояние и характер распределения органического вещества в ней. Подобная зависимость углерода биомассы микробных почв от содержания органического углерода отмечена и для мерзлотных почв [56].

Почвы разных климатических зон различаются по содержанию микробной биомассы. Например, буроземы кислые Западного Кавказа содержат С-биомассы 60–120 мг/100 г почвы [38]. В дерново-подзолистой почве под смешанным лесом содержание углерода микробной биомассы – 123.6 мг/100 г (при $C_{\text{орг}} = 1.57\%$). Отмечена высокая корреляционная зависимость углерода микробной биомассы с общим содержанием органического углерода ($r = 0.81–0.90$) [15].

Исследуемые почвы располагаются в зоне распространения сплошной и спорадической мерзлоты, поэтому изучение С-биомассы актуально в связи с изменением климата. Авторы [63], изучая оттепели на территории Тибетского нагорья, пришли к выводу, что резкая потеря углерода вечной

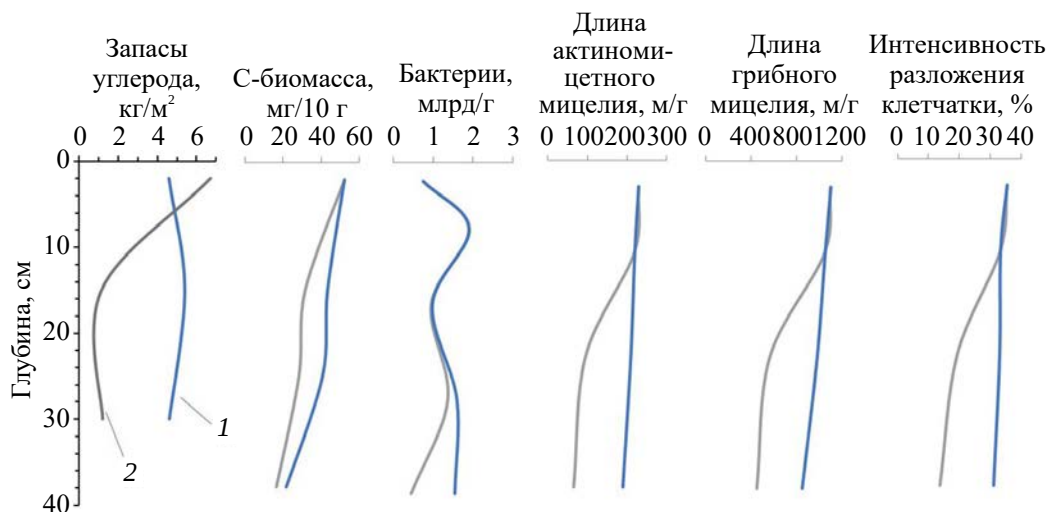


Рис. 5. Запасы углерода и показатели микробиологической активности в буроземах: 1 – гумусовый карман; 2 – профиль почвы.

мерзлоты при оттаивании в основном связана с потерей углерода микробной некромассы [44]. В умеренных, бореальных и арктических почвенных системах микробная биомасса часто увеличивается зимой и снова снижается весной. Такое накопление и выброс микробного углерода потенциально может привести к стабилизации углерода в почве в зимнее время [61].

Структура микробиоценоза буроземов. Функциональная роль микробиома заключается в биоресурсной функции, которая состоит в поддержании биоразнообразия и численности сообществ организмов, обитающих в почве или связанных с ней [43]. Биологическое разнообразие почвы играет важнейшую роль в минерализации органических соединений и секвестрации углерода, поддержании циклов биофильных элементов, питания и здоровье растений [51].

По полученным данным, исключение составляет почвенный материал морозобойных трещин, который характеризуется микробиологической активностью на всем протяжении присутствия органического субстрата. Выявлено, что численность бактерий в почвенном материале гумусовых трещин в несколько раз больше таковой по профилю почвы. Следовательно, гумусовые карманы и языки являются биотопами с высокой концентрацией бактериальных клеток в исследуемых почвах. Один из ключевых механизмов обогащения органическим углеродом в минеральных слоях – это криогенный массообмен и мерзлотная ретинизация [21].

В гумусовом кармане буроземов наблюдается увеличение пула бактерий вниз по профилю. В почвенном материале гумусовых карманов численность бактерий колеблется от 0.75 до

1.90 млрд/г. На глубине от 50 до 60 см в гумусовом кармане буроземов отмечается максимальное количество бактерий, достигающее 3.2 млрд/г. В почвенном профиле исследуемых почв количество бактерий уменьшается вниз по профилю. На рис. 5 отображена вариабельность бактериальной микрофлоры.

Сравнивая среднее содержание бактерий в почвенном материале карманов с почвенным профилем на тех же глубинах, можно заключить, что численность бактерий в карманах в 1.5–2.0 раза выше, чем в почвенном профиле, и с глубиной эта разница увеличивается. Определяющими факторами интенсивности развития бактериальной микрофлоры в почве являются увлажнение и наличие органического субстрата.

В почвенном материале карманов обнаруживается высокая плотность бактерий на глубине 50–60 см, что обусловлено большим количеством корней и увеличением органического вещества. Здесь происходит механическое перемещение части бактерий из верхних слоев почвы с фильтрующей влагой и накоплением в надмерзлотном слое. Низкие температуры надмерзлотных горизонтов могут способствовать длительному сохранению жизнеспособности бактерий. В буроземе кислая реакция почвенного раствора и малая доступность элементов питания сдерживают развитие данной группы микроорганизмов.

Например, в буроземах кислых старовозрастных вырубок Западного Кавказа почва имеет среднюю обогатенность бактериями 4.1–4.2 млрд/г, что немного меньше, чем в буроземах Кавказского заповедника – 4.5 млрд/г. Исследования [50] показали, что восстановление леса оказывает минимальное

воздействие на количество бактерий по сравнению с другими показателями. При анализе почвы вырубок возрастом 40–50 и 110–120 лет обнаружено, что количество бактерий не различается, при этом на разных участках наблюдались значительные колебания – от 3.7 до 5.0 млрд/г. Это объясняется значительной неоднородностью лесных почв, обусловленной локальными особенностями растительности и микрорельефом.

В литературе встречаются данные по поведению бактерий в холодных условиях. Авторы [57] проанализировали керн вечной мерзлоты со Шпицбергена с интервалом 3–4 см на глубину 2 м, где по всему керну бактерии доминировали в структуре микробоценоза. Выявлено [48], что численность бактерий в погребенных верхних слоях почвы мерзлотных районов северных широт была такой же высокой, как и в непогребенных. Напротив, численность грибов уменьшалась с глубиной и была значительно ниже в погребенных верхних слоях почвы. Несмотря на то, что вечная мерзлота является экстремальной средой, в Арктике, Антарктике и на больших высотах она является местом обитания активного микробного сообщества [39]. В работе [55] продемонстрировано, что микробные популяции адаптируются и выживают в вечной мерзлоте на протяжении всей хронопоследовательности туннеля Фокса. Таким образом, потепление вечной мерзлоты может привести к тому, что местные микробные сообщества станут более уязвимыми к изменяющемуся климату, тогда как рост микробиоты, использующей более широкий спектр субстратов, может изменить пулы углерода в почве [54, 58]. Выявлено, что длина актиномицетного мицелия имеет более равномерное распределение по глубинам почвы, чем количество бактерий. Длина актиномицетного мицелия колеблется от 50 до 95 м/г в минеральных слоях и от 145 до 230 м/г в почвенном материале гумусовых карманов. Наибольшие значения длины мицелия обнаружены в верхних слоях почвы, далее они постепенно уменьшаются вниз по профилю до минимальных значений.

В почвенном материале карманов отмечена наибольшая длина грибного мицелия в горизонте АУ, достигающая 1100 м/г почвы. Длина грибного мицелия также относительно высока в нижележащих слоях почвенного материала карманов. В профиле почвы на тех же глубинах длина грибного мицелия значительно ниже.

Результаты корреляционного анализа показывают, что содержание органического углерода оказывает существенное влияние на плотность микробных популяций. Мерзлота слабо стимулирует освоение микробоценозом значительной толщи почвенного профиля. Глубина освоения микроорганизмами буроземов ограничена содержанием $C_{орг}$, а характер микробиологического профиля

обусловлен разной мощностью деятельного слоя, уровнем поступления энергетического материала, величиной рН, степенью увлажнения и связанным с ним уровнем аэрации, а также тем, что нижние горизонты по физическим свойствам для них обычно малоблагоприятный субстрат. Авторами [16] получены данные по буроземам о. Кизи (Карелия), показано, что доминирующие популяции микроорганизмов различаются согласно физико-химическим параметрам почв.

Условия окружающей среды между почвенными горизонтами оказывают сильное влияние на дифференциацию микробных ниш. Содержание питательных веществ в почве, температура и влажность преимущественно объясняют изменчивость структур почвенных бактериальных сообществ [41, 46]. Помимо вертикальных изменений в структуре почвы и микробном сообществе, ландшафты вечной мерзлоты неоднородны по латерали [60]. Таким образом, микроорганизмы равномерно распределены по всем слоям почвы в присутствии органического углерода. В почвенном материале гумусовых карманов биомассы микроорганизмов больше, чем в почвенном профиле на тех же глубинах.

Целлюлозолитическая активность буроземов. Другой типичный пример экологической ниши – организмы-целлюлозолитики, которые могут предпочитать глюкозу и другие легкометаболизируемые субстраты, однако вследствие низкой конкурентоспособности вынуждены ограничиваться более трудноутилизуемой целлюлозой [12].

Распределение целлюлозолитической активности по профилю почв показало, что на глубине 40–50 см она имеет слабую интенсивность разложения целлюлозы – 13–16%. В почвенном материале карманов интенсивность разложения целлюлозы выше, чем в гумусово-аккумулятивном горизонте буроземов, что может быть связано с накоплением в них органического вещества в результате криогенного массообмена и нисходящей миграции растворов и перепадов температур.

Темпы минерализации полотна в буроземах низки вследствие жестких условий почвенного климата. В целом, целлюлозолитическая активность в буроземах идет замедленно. Причиной этого являются малая численность, бедный видовой состав и неравномерность развития целлюлозоразрушающих микроорганизмов [24]. Фактором, снижающим скорость минерализации растительных остатков, является присутствие мерзлоты. Интенсивность разложения клетчатки в почвенном профиле буроземов оценивается как слабая, в почвенном материале гумусовых карманов – как средняя.

Оценивая полученные результаты с точки зрения влияния почвенных условий на процесс разложения целлюлозы, можно заключить, что его интенсивность определяется совокупностью

множества экологических факторов. Почвы обогащены органическим веществом, минеральным азотом и целлюлозоразрушающими микроорганизмами, что является надежными показателями напряженности этого процесса в условиях природной среды. Известно, что в суровых климатических условиях на целлюлозолитическую активность почвы сильнее влияет влага, чем температура.

В целом, биологические режимы исследуемых почв происходят в напряженной биоклиматической обстановке. Краткость вегетационного периода, малая глубина прогревания почв, в связи с наличием многолетней мерзлоты, неустойчивый водный режим и специфический состав микробиома, которые медленно разлагают клетчатку, обуславливают низкие темпы разложения органического вещества.

ВЫВОДЫ

1. На элювии рыхлых четвертичных пород в условиях континентального климата на юге Витимского плоскогорья формируются буроземы оподзоленные с укороченным серогумусовым горизонтом и признаками оподзоливания в подгумусовом горизонте.

2. Особенностью морфологического строения буроземов юга Витимского плоскогорья является наличие морозобойных трещин, заполненных гумусированным почвенным материалом, которые достигают до 30–40 см в глубину. Сеть полигонов хорошо прослеживается на поверхности с проникновением окаймляющих трещин до глубины 35–40 см.

3. Буроземы обладают удовлетворительными физическими свойствами. Гранулометрический состав среднесуглинистый. Гумусовые карманы рыхлые по сложению ($0.93\text{--}1.40\text{ г/см}^3$), тогда как почвенный профиль уплотнен ($1.36\text{--}1.52\text{ г/см}^3$). По показателям пористости профиль почвы неоднороден. Почвенный материал из криогенных трещин обладает более высокой общей пористостью, чем почвенный профиль буроземов.

4. В буроземах отмечена высокая степень аккумуляции углерода, где его запасы в верхнем слое 0–30 см составляют 8.9 кг/м^2 . В буроземах с гумусовыми карманами в слое 0–30 см содержится до 14.6 кг/м^2 органического углерода, что свидетельствует о перераспределении и накоплении органического материала криогенного происхождения.

5. Численность бактерий в почвенном материале карманов в 1.5–2.0 раза больше, чем в профиле почвы, с глубиной разница увеличивается. Длина актиномицетного и грибного мицелия максимальна в почвенном материале гумусовых карманов. В почвенном профиле на тех же глубинах показатель значительно меньше. Микроорганизмы

относительно равномерно распределены по всем слоям почвы в присутствии органического углерода. Интенсивность разложения клетчатки имеет такую же картину распределения по профилю, что и длина актиномицетного и грибного мицелия.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена по теме госзадания № 121030100228-4 “Эволюционно-генетические, биогеохимические и продукционные функции почв Байкальского региона как компонента биосферы, оценка их ресурсного потенциала и разработка технологий рационального использования и охраны”, часть экспедиционных работ осуществлена по гранту РФФИ № 10-04-01368-а “Гумус в криогенных трещинах мерзлотных почв”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов Е.В., Гагарина Э.И. Очерк лесных почв Самарской луки // Самарская Лука. 2007. Т. 16. № 3(21). С. 444–462.
2. Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / Под ред. Лукиной Н.В. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
3. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1975. 488 с.
4. Бадмаев Н.Б., Конюшков Д.Е., Куликов А.И., Лесовая С.Н., Мергелов Н.С., Титова А.А., Турова И.В., Горячкин С.В. Почвы и температурные режимы центральной Бурятии и Восточного Прибайкалья (Путеводитель научных экскурсий V Междунар. Конф. по криопедологии). М.: ИГ РАН, 2009. 54 с.
5. Балсанова Л.Д., Гынинова А.Б., Цыбикдоржиев Ц.Ц., Гочиков Б.-М.Н., Шахматова Е.Ю. Генетические особенности почв бассейна озера Котокельское (Восточное Прибайкалье) // Почвоведение. 2014. № 7. С. 1–9.
6. Буроземообразование псевдооподзоливание в почвах Русской равнины / Отв. ред. Зонна С.В. М.: Наука, 1974. 275 с.
7. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв М.: Агропромиздат, 1986. 415 с.

8. Гагарина Э.И. Опыт изучения выветривания обломков карбонатных пород в почве // Почвоведение. 1968. № 9. С. 150–165.
9. Гагарина Э.И. Литологический фактор почвообразования: на примере Северо-Запада Русской равнины. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2004. 257 с.
10. Ганжара Н.Ф., Борисов Б.А., Байбеков Р.Ф. Практикум по почвоведению. М.: Агроконсалт, 2002. 280 с.
11. Герасимова М.И., Губин С.В., Шоба С.А. Микроморфология почв природных зон СССР. Пушино, 1992. 200 с.
12. Гуреева М.В., Грабович М.Ю. Экология микроорганизмов. Воронеж: Издательский дом ВГУ, 2021. С. 104–106.
13. Дымов А.А., Жангуров Е.В., Старцев В.В. Почвы северной части Приполярного Урала: морфология, физико-химические свойства, запасы углерода и азота // Почвоведение. 2013. № 5. С. 507–516.
14. Заварзин Г.А., Кудяров В.Н. Почва как главный источник углекислоты и резервуар органического углерода на территории России // Вестник РАН. 2006. Т. 76. № 1. С. 14–29.
15. Завьялова Н.Е., Васбиева М.Т., Фомин Д.С. Микробная биомасса, дыхательная активность и азотфиксация в дерново-подзолистой почве Предуралья при различном сельскохозяйственном использовании // Почвоведение. 2020. № 3. С. 372–378.
16. Загуральская Л.М., Морозова Р.М. Микробные комплексы в почвах на шунгитах острова Кизи // Почвоведение. 2002. № 9. С. 1060–1065.
17. Козлова А.А. Разнообразие почв Южного Предбайкалья в условиях палеокриогенного микро рельефа, их трансформация при агропедогенезе: автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Иркутск, 2021. 44 с.
18. Корсунова Ц.Д.-Ц. Углерод микробной биомассы в профиле мерзлотных почв юга Витимского плоскогорья // Научная жизнь. 2023. Т. 18. № 5. С. 741–747. <https://doi.org/10.35679/1991-9476-2023-18-5-741-747>
19. Макеев О.В. Криология почв. М.: Изд-во РАН, 2019. 464 с.
20. Мельничук Н.Л. Геокриологические условия южной части Витимского плато. Геокриологические условия Забайкалья и Предбайкалья. М.: Наука, 1967. 222 с.
21. 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.
22. Мухина Л.И. Витимское плоскогорье (природные условия и районирование). Улан-Удэ: Бур. Книжное изд-во, 1965. 68 с.
23. Наумов В.Д. Почвоведение и география почв. М.: РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 2023. 344 с.
24. Нимаева С.Ш. Микробиология криоаридных почв (на примере Забайкалья). Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1992. 176 с.
25. Определитель растений Бурятии / Под ред. Аненхонова О.А. Улан-Удэ: Ин-т общ. и эксперим. биологии СО РАН, 2001. 670 с.
26. Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Суханова Н.И. Органическое вещество почв Российской Федерации. М.: Наука, 1996. 253 с.
27. Полевой определитель почв России. М.: Почв. ин-т В. В. Докучаева, 2008. 182 с.
28. Полянская Л.М., Гейдебрект В.В., Звягинцев Д.Г. Биомасса грибов в различных типах почв // Почвоведение. 1995. № 5. С. 566–572.
29. Полянская Л.М., Суханова Н.И., Чакмазян К.В., Звягинцев Д.Г. Особенности изменения структуры микробной биомассы почв в условиях залежи // Почвоведение. 2012. № 7. С. 792.
30. Почвенная карта РСФСР масштаб 1 : 2 500000 / Под ред. Фридланда В.М. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, 1988.
31. Рейнтам Л.Ю. Морфология и регрессия между генетическими горизонтами почв буроземного, псевдоподзолистого и дерново-подзолистого типов // Почвоведение. 1970. № 12. С. 154–169.
32. Рейнтам Л.Ю. Новое о почвах с двучленно-дифференцированным профилем // Почвоведение. 1986. № 3. С. 53–65.
33. Рейнтам Л.Ю., Раукас А.В. Об изменении механического, минералогического и химического состава дерново-подзолистых почв на карбонатной красно-бурой морене // Почвоведение. 1965. № 3. С. 29–38.
34. Смоленцев Б.А., Смоленцева Е.Н. Буроземы Кузнецкого Алатау, их свойства и разнообразие // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 6–27. <https://doi.org/10.17223/19988591/50/1>.
35. Сымпилова Д. П., Бадмаев Н.Б. Почвообразование в ландшафтах тайги и степи Селенгинского среднегорья (Западное Забайкалье) // Почвоведение. 2019. № 2. С. 140–151.
36. Терпелец В.И., Слюсарев В.Н. Агрофизические и агрохимические методы исследования почв. учебно-методическое пособие. Краснодар: КубГАУ, 2016. 65 с.
37. Цыбжитов Ц.Х., Убугунова В.И. Генезис и география таежных почв бассейна озера Байкал. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1992. 237 с.

38. Шханацев А.К., Казеев К.Ш., Козунь Ю.С., Солда-
тов В.П., Федоренко А.Н., Колесников С.И. Биоло-
гическая активность буроземов старовозрастных
вырубок Западного Кавказа // Лесной вестник.
2023. Т. 27. № 4. С. 47–59.
39. Altshuler I., Goordial J., Whyte L.G. Microbial life in
permafrost // Psychrophiles: From Biodiversity to
Biotechnology, 2017. P. 153–179.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-57057-0_8
40. Badmaev N.B., Gyninova A.B., Tsybenov Yu.B. Soil
temperature field and dynamics of freezing-thawing
processes in the south of the Vitim Plateau (Transbai-
kal region) // IOP Conference Series: Earth and En-
vironmental Science. 2021. V. 862. P. 012039.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/862/1/012039>
41. Baker C.C.M., Barker A.J., Douglas T.A., Doherty S.J.,
Barbato R.A. Seasonal variation in near-surface sea-
sonally thawed active layer and permafrost soil micro-
bial communities // Environ. Res. Lett. 2023. V. 18.
P. 055001.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/acc542>
42. Bayranvand M., Akbarinia M., Jouzani G., Gharecha-
hi J., Alberti G. Dynamics of humus forms and soil
characteristics along a forest altitudinal gradient in
Hyrcanian forest // Biogeosciences and Forestry. 2021.
V. 14. P. 26–33.
<https://doi.org/https://doi.org/10.3832/for3444-013>
43. Bhargava P., Singh A.K., Goel R. Microbes: bioresource
in agriculture and environmental sustainability // Plant-microbe interactions in agro-ecological
perspectives. 2017. P. 361–376.
https://doi.org/10.1007/978-981-10-5813-4_18
44. Dang Ch., Wu Z., Zhang M., Li X., Sun Y., Wu R.,
Zheng Y., Xia Y. Microorganisms as biofilters
to mitigate greenhouse gas emissions from high
altitude permafrost revealed by nanopore based
metagenomics // iMeta. 2022. V. 1. P. 24.
<https://doi.org/10.1002/imt2.24>
45. Driessen P.M., Dudal R. Lecture notes on the major
soils of the world (Wageningen-Leuven) 1989. 295 p.
46. Ernakovich J.G., Barbato R.A., Rich V.I., Schädel C.,
Hewitt R.E., Doherty S.J., Whalen E.D., Abbott B.W.,
Barta J. et al. Microbiome assembly in thawing
permafrost and its feedbacks to climate // Glob.
Chang. Biol. 2022. V. 28. P. 5007–5026.
<https://doi.org/10.1111/gcb.16231>
47. Gerasimova M.I., Konyushkov D.E., Ananko T.V.
Interpretation of Cambisols on the soil map of the
Russian Federation // IOP Conference Series: Earth
and Environmental Science. 2021. V. 862. P. 012006.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/862/1/012006>
48. Gittel A., Bárta J., Kohoutová I., Mikutta R., Owens S.,
Gilbert J., Schnecker J., Wild B., et al. Distinct
microbial communities associated with buried soils in
the Siberian tundra. ISME J. 2014. 8(4). P. 841–953.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2013.219>
49. Gyninova A.B., Badmaev N.B., Tsybenov Yu.B.,
Gonchikov B.N., Mangataev A.Ts., Kulikov A.I.,
Sympilova D.P. Soils of the Darkhitui catena in the
southern Vitim Plateau and their micromorphological
features // IOP Conf. Series: Earth and Environmental
Science. 2021. № 862. P. 012068.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/862/1/012068>
50. Huang H., Tian D., Zhou L., Su H., Ma S., Feng Y., Z.
Tang, Zhu J., Ji C., Fang J. Effects of afforestation on
soil microbial diversity and enzyme activity: A meta-
analysis // Geoderma. 2022. V. 423. P. 115961.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.115961>
51. Jacoby R., Peukert M., Succurro A., Koprivova A., Ko-
priva S. The role of soil microorganisms in plant min-
eral nutrition—current knowledge and future direc-
tions // Frontiers in Plant Science. 2017. V. 8. P. 1617.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01617>
52. Kogel-Knabner I., Amelung W. Soil organic matter
in major pedogenic soil groups // Geoderma. 2021.
V. 384. P. 114785.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114785>
53. Kroyan S. The Contemporary State of the Humus Nu-
trition of the Cambisols of Republic of Armenia // Adv.
Biotechnol. Microbiol. 2018. V. 11.
<https://doi.org/10.19080/AIBM.2018.11.555815>
54. Luláková P., Perez-Mon C., Šantrůčková H., Ruethi J.,
Frey B. High-Alpine Permafrost and Active-Layer Soil
Microbiomes Differ in Their Response to Elevated
Temperatures // Front Microbiol. 2019. V. 10. P. 668.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00668>
55. Mackelprang R., Burkert A., Haw M., Mahendrarajah T.,
Conaway C. H., Douglas T. A., Waldrop M.P. Microbial
survival strategies in ancient permafrost: insights from
metagenomics // ISME J. 2017. V. 11. P. 2305–2318.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2017.93>
56. Malcheva B., Nustorova M., Zhiyanski M., Yaneva R.,
Abakumov E. Microbial biomass carbon and en-
zymes-degraders of carbohydrates in polar soils from
the area of Livingston Island, Antarctica // Soil Sci.
Annual. 2022. V. 73(2). P. 156042.
<https://doi.org/10.37501/soilsa/156042>
57. Müller O., Bang-Andreasen T., White R. A., Elberling B.,
Taş N., Kneafsey T., Ovreås L. Disentangling the com-
plexity of permafrost soil by using high resolution profil-
ing of microbial community composition, key functions
and respiration rates // Environ. Microbiol. 2018.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.14348>
58. Perez-Mon C., Stierli B., Plötze M., Frey B. Fast and
persistent responses of alpine permafrost microbial
communities to in situ warming // Sci. Total Environ.
2022. V. 807. P. 150720.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150720>
59. Rasulić N., Delić D., Stajković-Srbinić O., Buntić A.,
Kuzmanović Đ., Knežević M., Sikirić B. Microbiologi-
cal and basic agrochemical properties of Eutric Cam-
bisols in western and southwestern Serbia // Zemljiste
i biljka. 2021. V. 70. P. 1–9.
<https://doi.org/10.5937/ZemBilj2102001R>

60. *Scheel M., Zervas A., Jacobsen C.S., Christensen T.R.* Microbial Community Changes in 26,500-Year-Old Thawing Permafrost // *Front. Microbiol.* 2022. V. 13. P. 787146. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.787146>
61. *Schnecker J., Spiegel F., Li Y., Richter A., Sandén T., Spiegel H., Zechmeister-Boltenstern S., Fuchslueger L.* Microbial responses to soil cooling might explain increases in microbial biomass in winter // *Biogeochemistry*. 2023. V. 164. P. 521–535. <https://doi.org/10.1007/s10533-023-01050-x>
62. *Zaitseva S., Badmaev N., Kozyreva L., Dambaev V., Barkhutova D.* Microbial Community in the Permafrost Thaw Gradient in the South of the Vitim Plateau (Buryatia, Russia) // *Microorganisms*. 2022. V. 10. P. 2202. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10112202>
63. *Zhou W., Ma T., Yin X., Wu X., Li Q., Rupakheti D., Xiong X., Zhang Q., Mu C., de Foy B., Rupakheti M., Kang Sh., Qin D.* Dramatic Carbon Loss in a Permafrost Thaw Slump in the Tibetan Plateau is Dominated by the Loss of Microbial Necromass Carbon // *Environ. Science Technol.* 2023. V. 57. P. 6910–6921. <https://doi.org/10.1021/acs.est.2c07274>

Brown Soils of the South of the Vitim Plateau: Humus Pockets, Morphology, Properties, Microbiome

**E. O. Chimitdorzhieva^{1, *}, Ts. D-Ts. Korsunova¹,
Yu. B. Tsybenov¹, and G. D. Chimitdorzhieva¹**

¹*Institute of General and Experimental Biology SB of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, 670047 Russia*

^{*}*e-mail: erzhenach@mail.ru*

The purpose of this study was to study the structure of microbial communities, the physicochemical characteristics of the soil profile of brown soils and the soil material of humus pockets. Brown soils (Cambisols), located in the south of the Vitim Plateau, are characterized by a peculiar morphological structure – the presence of frost cracks, which form wedge-shaped humus pockets, sharply tapering down the profile. Humus pockets are filled with dark brown humus material with black stripes that contrast sharply in color and properties with the surrounding soil profile. Compared to the profile of brown soils at corresponding depths, the soil mass from humus pockets is less compacted. An increase in total porosity leads to an increase in water permeability of the humified mass of frost cracks. Features of the structure of microbial cenosis and carbon of microbial biomass of brown soils in the soil profile and in the soil material of pockets were revealed. In the soil material of the pockets, the content of organic carbon and the amount of absorbed bases are distributed relatively evenly, while in the soil profile the indicators sharply decrease down the profile. Experimental data obtained during the study will replenish the database on the properties and state of microbial cenosis in brown soils and in the soil material of humus pockets of brown soils in the south of the Vitim Plateau.

Keywords: organic carbon, humus pockets, microbocenosis, permafrost, Cambisols

===== ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ПОЧВ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ =====

УДК 631.4

**ПУЛЫ И ПОТОКИ УГЛЕРОДА
В ХВОЙНО-ЛИСТВЕННОМ ЛЕСУ И НА ВЫРУБКЕ**

© 2024 г. А. А. Дымов^{a,*} (<http://orcid.org/0000-0002-1284-082X>),

А. Ф. Осипов^a (<http://orcid.org/0000-0003-1563-8587>),

В. В. Старцев^a (<http://orcid.org/0000-0002-6425-6502>),

Н. М. Горбач^a (<http://orcid.org/0000-0002-5099-6868>),

Д. А. Севергина^a (<http://orcid.org/0000-0002-3464-2744>),

С. А. Огородняя^b (<https://orcid.org/0000-0002-7612-2544>),

И. Н. Кутявин^a (<https://orcid.org/0000-0002-7840-1934>),

А. В. Манов^a (<https://orcid.org/0000-0002-5070-0078>)

^aИнститут биологии ФИЦ Коми научного центра УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

^bФакультет почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

*e-mail: aadymov@gmail.com, dymov@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 08.02.2024 г.

После доработки 13.06.2024 г.

Принята к публикации 14.06.2024 г.

Представлены результаты количественной оценки пулов и потоков углерода в среднетаежном хвойно-лиственном лесу Республики Коми и их изменений на первый год после сплошной рубки. Показано, что в исходном лесу аккумулировалось до 14.7 кг С/м². Основные запасы сосредоточены в биомассе древостоя (62.4%), почве (35.5%), биомассе растений напочвенного покрова (1.1%) и крупных древесных остатках (1.0%). В процессе рубки в составе стволовой древесины выносятся 6.6 кг С/м² (44.8% от всех запасов углерода экосистемы или 71.8% от углерода фитомассы древостоя). На первый год после рубки в экосистеме выявлено 8.1 кг С/м². Из них 7.1% запасов углерода приходится на лесную растительность, 66.8% (5.4 кг С/м²) сосредоточено в почве. На вырубке существенно увеличивается доля крупных древесных остатков 1.9 кг С/м² (23.4% запасов экосистемы) за счет появления образовавшихся в результате рубки порубочных остатков, которые в будущем окажут влияние на эмиссию диоксида углерода в атмосферу с ее территории. В результате сплошной рубки поступление древесного опада на поверхность почвы сокращается в 42 раза. На вырубке выявлено незначительное (≈10%) увеличение эмиссии углекислого газа с поверхности почвы. Рубки приводят к уменьшению выноса углерода из подстилок в составе лизиметрических вод. Полученные данные найдут применение при оценке влияния сплошных рубок на углеродный цикл таежных экосистем.

Ключевые слова: круговорот углерода, бореальные леса, запасы углерода, лесозаготовительные мероприятия, дыхание почвы

DOI: 10.31857/S0032180X24110084, **EDN:** JOLIOK

ВВЕДЕНИЕ

Леса Российской Федерации содержат значительное количество углерода [20]. Основные его запасы в таежных экосистемах сосредоточены в почвах, древесной растительности, растениях напочвенного покрова, крупных древесных остатках [8]. Лесозаготовительные мероприятия

существенно изменяют лесные экосистемы [9, 16, 23, 28]. Единичные работы, показывающие изменение углеродного баланса бореальных лесов [14, 29, 52] выявили, что территории вырубок в первые два десятилетия восстановительной сукцессии являются источником углекислого газа в атмосферу. При существующем направлении развития

общества на смягчение климатических изменений, особый интерес приобретают лесоклиматические проекты, связанные с уменьшением поступления и секвестрирования излишков парниковых газов из атмосферы [34, 35, 41]. К настоящему времени практически отсутствуют количественные оценки влияния заготовки древесины на баланс углерода в экосистемах. Лесохозяйственные мероприятия будут важнейшим фактором, регулирующим распределение углерода по различным пулам в лесных экосистемах [44]. При этом данные по прямым определениям изменений пулов углерода различных пулов экосистем естественного леса и после рубки, проведенных на одном и том же участке, носят единичный характер [19, 29].

Следует отметить, что динамику пула углерода фитомассы на первых этапах развития послерубочного сообщества можно оценивать по таблицам хода роста [18], тогда как изменение содержания углерода в составе почвенного органического вещества (ПОВ) и крупных древесных остатках (КДО) освещено недостаточно. Несмотря на относительное постоянство ПОВ, его содержание в лесной подстилке и верхних горизонтах почв может меняться после рубки леса, в связи с переувлажнением и приносом дополнительного органического вещества в виде порубочных остатков [11]. Поступление растительного опада, поток растворенного органического углерода (РОУ) с лизиметрическими водами вглубь почвенного профиля [43], эмиссия CO_2 с поверхности почвы являются основными потоками углерода, которые обуславливают процесс его накопления и трансформации в почвах [1, 36]. Вместе с тем оценки влияния сплошных рубок на эти потоки, в том числе на начальных стадиях восстановительной сукцессии, единичны [21, 25, 49]. Получение экспериментальных данных позволит разрабатывать и верифицировать модели динамики для определения реакции ПОВ на хозяйственную деятельность человека, в том числе с учетом современных климатических изменений [45, 46].

Цель работы — оценить изменения пулов и потоков углерода в среднетаежном хвойно-лиственном насаждении после сплошной рубки леса.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в подзоне средней тайги Республики Коми в 2020–2021 гг. Климат района исследований умеренно континентальный, умеренно холодный. Среднегодовая температура воздуха составляет $+0.4^\circ\text{C}$, среднемесячная температура в июле $+16.7^\circ\text{C}$, в январе — -15.2°C . Годовое количество осадков 560 мм, испаряемость 442 мм, коэффициент увлажнения составляет 1.27, что свидетельствует об избыточном увлажнении [2]. Территория исследования относится к Вычегодско-Мезенской равнине, почвообразующими

породами которой служат водно-ледниковые суглинисто-глинистые однородные и слоистые отложения.

На исследуемом участке исходно развивался смешанный хвойно-лиственный лес на подзолистой почве. В год, предшествующий рубке (летний период 2020 г.), были проведены комплексные исследования по оценке содержания углерода в различных компонентах экосистем. В декабре 2020 г. была проведена сплошная рубка древостоя. В 2021 г. все исследования проведены повторно. Более подробно данные об участке исследования представлены ранее [13, 27, 38].

В исходном хвойно-лиственном насаждении в 2020 г. заложена постоянная пробная площадь (ППП) размером 200×20 м (площадью 0.4 га) по направлению с севера на юг. Согласно общепринятым методам на ППП проводился сплошной пересчет деревьев по диаметру, высоте и состоянию. Подрост учитывали на трех участках (по краям и в центре ППП) общей площадью 0.15 га. Его оценивали по породе, высоте и категории состояния. К древостою относили деревья с диаметром ствола ≥ 6 см на высоте 1.3 м. Древесные растения меньшего диаметра относили к подросту. Возраст деревьев устанавливали путем подсчета годичных колец на подготовленных образцах древесины (кернах), отобранных из разных ступеней толщины на ППП с использованием возрастного бурава у 20% деревьев.

Для определения количества и биомассы оставленных после рубки деревьев было заложено четыре круговых площади размером 0.03 га. Запасы древесины живых деревьев рассчитывали с использованием Лесотаксационного справочника [18], а биомассу — применяя конверсионные коэффициенты, приведенные в работе [56]. Для перевода биомассы в запас углерода использовали коэффициенты [5]. При оценке выноса углерода в процессе рубки применяли допущение, что на лесосеке сохранены отдельные семенные деревья для дальнейшего воспроизводства, оставлены вершины и кроны деревьев, корни и пни. Вес пня принимали равным 10% от массы ствола [51].

На вырубке в 2021 г. был проведен пересчет подроста на учетных площадках размером 1×1 м с чередованием пасека-волока в количестве 56 шт. [31]. На учетных площадках проводили детальное описание — последующего возобновления по породам, живого напочвенного покрова, кустарникового яруса. На каждой учетной площадке отмечали наличие или отсутствие порубочных остатков и крупных древесных остатков (КДО) (валеж, брошенная древесина, сухостой, пни), им присваивали стадии разложения по пятибалльной шкале [39]. На учетных площадках, заложенных на волоках, проведено подробное описание возобновления, измеряли

ширину и глубину колеи, наличие или отсутствие воды в колеях, количество порубочных остатков.

Оценку надземных запасов биомассы растений напочвенного покрова на вырубке и исходном лесу осуществляли методом укосов на площади $1/16 \text{ м}^2$ в 10-кратной повторности в каждом сообществе расположенные случайным образом. Образцы отбирали в конце июля, что соответствует периоду максимального развития биомассы [60]. В лабораторных условиях образцы разбирали по видам, а затем высушивали до абсолютно сухого состояния и взвешивали.

Оценку КДО (в том числе порубочных) остатков на вырубке проводили в августе на пяти прямоугольных площадках размером 0.1 га, расположенных перпендикулярно направлению волоков с захватом пасечных участков. На площадке проводили сплошной пересчет КДО диаметром более 6 см. Учитывали порубочные остатки (вершины, сучья, ветви, измельченная неликвидная древесина), валеж, сухостой и пни, как унаследованные от материнского насаждения, так и появившиеся после рубки. У всех элементов КДО измеряли высоту/длину, для валежа и сухостоя определяли диаметр на высоте 1.3 м, для вершин и толстых ветвей — диаметр основания, пней, фрагментов валежа и неликвидной древесины — диаметры у основания и вершины. Запас древесины в валеже, сухостое, вершинах и крупных ветвях рассчитывали с использованием Лесотаксационного справочника [18]. Объем пней, фрагментов валежа и неликвидной древесины оценивали по формуле усеченного конуса. Для пересчета массы в запасы углерода использовали коэффициент 0.47 [48].

Почвенный разрез в исходном лесу был заложен в межкроновом пространстве, характеризуемом преобладанием типичных подзолистых почв. Классификационную диагностику почв выполняли с использованием Полевого определителя почв [33]. Химический анализ почв проводили в аккредитованной Экоаналитической лаборатории и отделе почвоведения ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Общее содержание углерода ($C_{\text{общ}}$) и азота ($N_{\text{общ}}$) в образцах почв опорных разрезов определяли на анализаторе EA-1100 (Carlo Erba). Плотность в органогенных и минеральных горизонтах определяли в 5-кратной повторности согласно [7]. Запасы углерода и азота рассчитывали по формуле согласно [40].

Древесный опад отбирали при помощи 30 опадоуловителей размером 0.25 м^2 , расположенных случайным образом. В лесу было установлено 10, на вырубке 20 опадоуловителей. Наблюдения проводили в течение мая 2021—мая 2022 гг. В связи с невозможностью проведения годового цикла наблюдений до рубки, массу опада определяли в условно-фоновом насаждении, произрастающем рядом с вырубкой. Применение такого подхода

позволило исключить влияние погодных условий конкретного года на массу поступающего опада в связи с одинаковым периодом наблюдений [55]. В камеральных условиях собранные образцы разбирали по фракциям. При анализе полученных данных выделяли две группы фракций по скорости их разложения: активную (листья, хвоя, семена) и неактивную (ветви, кора) [15]. Труднодифференцируемые, сильноизмельченные образцы относили к фракции “прочие компоненты” [55]. Для перевода массы растительного органического вещества опада в запасы углерода использовали коэффициенты, свойственные отдельным его фракциям в регионе исследований [4, 10].

Лизиметры установили на месте опорного разреза в июле 2020 г. Откачку вод проводили ежемесячно в безморозный период. Лизиметрические воды откачивали из-под двух горизонтов (подстилки и элювиального горизонта). В исследуемых водах определяли общий объем воды и содержание углерода, азота на анализаторе TOC-VCPN (Shimadzu, Япония) с модулем TNM-1. На время проведения рубки лизиметры изымали и вновь ставили в мае 2021 г.

Эмиссию CO_2 (или величину дыхания почвы — SR) измеряли инфракрасным газоанализатором LI-COR 8100 (LI-COR Inc., США) с почвенной камерой диаметром 20 см на стационарных основаниях высотой 10 см, которые были заглублены в лесную подстилку на 5 см в 6- и 7-кратной повторности на вырубке и в исходном лесу соответственно. Для расчета выноса углерода с дыханием почвы ($\text{C}-\text{CO}_2$) применяли уравнение Вант-Гоффа и среднесуточные данные непрерывных измерений температуры почвы для летних месяцев, вегетационного (май—сентябрь) и бесснежного (май—октябрь) периодов согласно:

$$\text{SR}_{\text{period}} = \sum_{n=1}^n \text{SR}_{10} Q_{10}^{(T_n - 10)/10},$$

где $\text{SR}_{\text{period}}$ — поток $\text{C}-\text{CO}_2$ за временной интервал, $\text{г C}/\text{м}^2$, SR_{10} — величина SR при температуре 10°C , Q_{10} — температурный коэффициент, T_n — среднесуточная температура почвы на глубине 10 см, измеренная метеостанциями НОВО (Onset, США). Значение SR_{10} составляло 1.94 и 2.29, $\text{г C}/\text{м}^2$ в сут, Q_{10} — 5.66 и 1.50 для исходного леса и вырубки соответственно [27]. Коэффициенты Q_{10} и SR_{10} — рассчитывали по уравнениям зависимости дыхания почвы от температуры [50].

Рассчитаны средние значения и стандартные ошибки, построены графики блоки для сравнения различий между участками исследования и медианных значений, разброса значений, диаграммы распределения. Тест Шапиро—Уилка использовали для оценки нормальности распределения исходных данных. Для попарных сравнений

применяли *t*-критерий Стьюдента (*p*). Статистическую обработку выполняли в Microsoft Excel 2010 и R 4.2.2 [56] и Statistica 10.0 при 95% уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Запасы углерода в древостое. Исходный лес был представлен разновозрастным хвойно-лиственным насаждением. Древесный ярус образован сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и березой повислой (*B. pendula* Roth.). В качестве небольшой примеси присутствуют пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) и осина (*Populus tremula* L.). Ярусность в древостое не выражена. Сухостой и валеж образуют преимущественно хвойные деревья с запасом 30 ± 5 м³/га. В подросте доминирует ель, с небольшой примесью березы и осины. В составе стволовой древесины сосредоточено 282 ± 18 м³/га, с преобладанием сосны (111 ± 7 м³/га) и ели (90 ± 11 м³/га) и значительным присутствием березы (55 ± 6 м³/га), осины (26 ± 7 м³/га) и малым вкладом пихты (0.03 ± 0.003 м³/га).

Формула состава подроста на вырубке — 54Ос44Б1Е1С. Наибольший индекс встречаемости подроста отмечается у осины, как на пасаках и

волоках (0.45–0.65), так и вырубке в целом, а наименьший — у хвойных видов (0–0.05).

Общая масса запасов органического вещества в исходном лесу в составе растущей древесины и КДО составляла 19.8 кг/м² или 9.3 кг С/м² (табл. 1). Ведущая роль принадлежала древостою (98%), на долю сухостоя приходилось 1.4, валежа — 0.2, подроста — $\leq 0.1\%$. Основным аккумулятором органического вещества в насаждении была сосна, накапливая 6.8 кг/м² или 3.2 кг С/м², далее по убыванию следуют ель (3.1 кг С/м²), береза (2.1 кг С/м²) и осина (0.8 кг С/м²).

Углерод в составе древесного опада. Поступление растительного опада является ключевым звеном круговорота веществ, связывающим биомассу и почву [57]. Этот процесс также служит одним из входящих параметров при моделировании временной динамики органического вещества в экосистемах после нарушений и при различных сценариях ведения лесного хозяйства [46].

Масса опада в ненарушенном насаждении составляет 347 г/м² в год. В составе опада доминируют активные фракции, составляющие 76% от общего годового объема опада. Представленные результаты являются типичными и близки к результатам, опубликованным ранее [10]. Удаление древесного яруса в результате рубки привело к значительному (в 42.2 раза) снижению от 169.8 до 4.0 г/м² поступления углерода с опадом древесных растений на

Таблица 1. Запасы биомассы и углерода в составе различных пород деревьев в исходном лесу (*n* = 3)

Элемент	Всего	Порода				
		сосна	ель	береза	осина	пихта
Биомасса, кг/м²						
Древостой	19.6 ± 2.4	6.8 ± 2.1	6.6 ± 1.0	4.4 ± 0.4	1.8 ± 0.5	0.002 ± 0.001
Подрост живой	0.008	0.001*	0.007*	—	—	—
Подрост мертвый	0.02	—	0.015*	0.003*	—	—
Сухостой	0.25	0.15 ± 0.02	0.089 ± 0.009	0.007*	0.002*	—
Валеж	0.04	0.019*	0.016*	0.002*	—	—
Итого	19.8	7.0	6.7	4.4	1.8	0.002
Углерод, кг С/м²						
Древостой	9.2 ± 1.1	3.2 ± 1.0	3.1 ± 0.5	2.1 ± 0.2	0.8 ± 0.2	0.001 ± 0.001
Подрост живой	0.004	0.0005*	0.003*	—	—	—
Подрост мертвый	0.008	—	0.007*	0.001*	—	—
Сухостой	0.12	0.07 ± 0.01	0.042 ± 0.005	0.003*	0.001*	—
Валеж	0.02	0.009*	0.007*	0.001*	—	—
Итого	9.3	3.3	3.2	2.1	0.8	0.001

Примечание. Прочерк — не обнаружено. * — единичные экземпляры.

поверхность почвы вырубке хвойно-лиственного древостоя (табл. 2). Несмотря на это, структура древесного опада остается относительно постоянной. Так, легкоминерализуемая активная фракция, сформированная репродуктивными органами и ассимиляционным аппаратом хвойных и лиственных растений, образует 76% от массы опада как в ненарушенном насаждении, так и на вырубке. Вклад неактивной фракции (ветви, кора, шишки) составлял 18–19%, труднодиагностируемых остатков – 5–6%. На вырубке в первый год в составе опада отмечено появление отмерших органов рябины и ивы, принимающих активное участие в процессе восстановительной сукцессии ельника через смену производных лиственных и лиственно-хвойных насаждений.

Запасы углерода в биомассе растений напочвенного покрова. Достоверного увеличения биомассы надземных органов растений напочвенного покрова в результате сплошной рубки среднетаежного хвойно-лиственного насаждения в первый год не происходит ($p_t = 0.197$) несмотря на увеличение ее средних запасов на пасаках в 1.4 раза от 155 до 222 г/м² (рис. 1). В первую очередь отмечены структурные изменения во вкладе отдельных компонентов в общие запасы, обусловленные активным зарастанием вырубке травянистыми растениями. В ненарушенном хвойно-лиственном насаждении около половины биомассы сформировано мхами (зелеными и сфагновыми), тогда как на вырубке на их долю приходится 35%, хотя их масса не изменяется ($p_t = 0.497$). Если рассматривать

Таблица 2. Поступление углерода с древесным опадом на поверхность почвы хвойно-лиственного насаждения и на вырубке, среднее $\pm$ ошибка среднего, г/м² в год

Фракция	Ненарушенный лес ($n = 10$)		Вырубка ($n = 20$)	
	ОВ*	углерод	ОВ	углерод
Активные фракции, в том числе	265 $\pm$ 14	129 $\pm$ 10	6.3 $\pm$ 0.8	3.0 $\pm$ 0.4
листья осины	4.3 $\pm$ 1.2	2.1 $\pm$ 0.6	1.3 $\pm$ 0.5	0.64 $\pm$ 0.23
листья березы	125 $\pm$ 11	61 $\pm$ 6	2.5 $\pm$ 0.5	1.23 $\pm$ 0.22
листья рябины	—	—	0.10 $\pm$ 0.06	0.05 $\pm$ 0.03
хвоя ели	99 $\pm$ 7	49 $\pm$ 4	1.22 $\pm$ 0.22	0.60 $\pm$ 0.11
хвоя сосны	0.8 $\pm$ 0.5	0.40 $\pm$ 0.24	1.05 $\pm$ 0.19	0.52 $\pm$ 0.09
хвоя пихты	0.05 $\pm$ 0.04	0.02 $\pm$ 0.01	—	—
Семена древесных растений	36 $\pm$ 14	17 $\pm$ 7	0.08 $\pm$ 0.04	0.04 $\pm$ 0.02
Неактивные фракции, в том числе	67 $\pm$ 12	33 $\pm$ 7	1.48 $\pm$ 0.31	0.71 $\pm$ 0.14
ветви, в том числе	64 $\pm$ 12	32 $\pm$ 6	0.79 $\pm$ 0.21	0.40 $\pm$ 0.11
березы	17 $\pm$ 8	8 $\pm$ 4	0.20 $\pm$ 0.17	0.10 $\pm$ 0.09
ели	47 $\pm$ 12	24 $\pm$ 6	0.46 $\pm$ 0.11	0.23 $\pm$ 0.06
сосны	—	—	0.03 $\pm$ 0.02	0.02 $\pm$ 0.01
ивы	—	—	0.10 $\pm$ 0.10	0.05 $\pm$ 0.05
кора, в том числе	2.5 $\pm$ 0.8	1.15 $\pm$ 0.36	0.68 $\pm$ 0.19	0.31 $\pm$ 0.09
березы	0.9 $\pm$ 0.3	0.39 $\pm$ 0.13	0.20 $\pm$ 0.10	0.09 $\pm$ 0.05
осины	0.3 $\pm$ 0.3	0.14 $\pm$ 0.13	0.07 $\pm$ 0.07	0.03 $\pm$ 0.03
ели	1.0 $\pm$ 0.5	0.44 $\pm$ 0.24	0.20 $\pm$ 0.10	0.09 $\pm$ 0.04
сосны	0.40 $\pm$ 0.24	0.18 $\pm$ 0.11	0.21 $\pm$ 0.09	0.10 $\pm$ 0.04
Шишки	0.16 $\pm$ 0.16	0.07 $\pm$ 0.07	—	—
Прочие компоненты**	15.2 $\pm$ 2.1	7.2 $\pm$ 1.0	0.49 $\pm$ 0.06	0.23 $\pm$ 0.03
Общая масса опада	347 $\pm$ 16	170 $\pm$ 7	8.2 $\pm$ 1.0	4.0 $\pm$ 0.4

* ОВ — масса растительного органического вещества опада. ** Труднодиагностируемые растительные остатки.

Примечание. Прочерк — не выявлено.

отдельные таксономические группы, то следует отметить увеличение массы зеленых мхов в 1.9 раза ($p_i = 0.024$), тогда как роль сфагновых мхов не изменяется ($p_i = 0.860$). Вклад кустарничков в массу растений напочвенного покрова уменьшается от 39 до 17%, однако статистически значимого уменьшения их массы не наблюдается ($p_i = 0.240$). В первый год после сплошной вырубki происходит перераспределение роли отдельных видов в массе кустарничков. Так, отмечается увеличение доли черники (от 69 до 87%) и костяники (от 2 до 5%) с одновременным сокращением брусники от 29 до 7%. Наиболее значимые изменения в результате рубки выявлены в биомассе трав, которая увеличивается в 5.5 раз от 19.0 до 105.4 г/м² ($p_i = 0.001$), формируя 48% от массы напочвенного покрова на пасаеках вырубki. Полученные данные по надземной биомассе нижних ярусов растительности в исходном лесу сопоставимы с полученными ранее результатами для среднетаежных ельников черничных Республики Коми, которые составили 152–184 г/м² [3, 42]. Сведения по запасам органического вещества в надземных органах растений нижних ярусов на 3–10-летних вырубках ельников в регионе исследований варьируют в широких пределах от 165 до 401 г/м² [19, 24], что во многом связано с различиями в лесорастительных условиях исходных насаждений и временем наблюдения, прошедшим после сплошной рубки.

Запасы углерода в почвах. Под исходным лесом развивается типичная подзолистая почва (Albic Retisol (Siltic, Cutanic)) [32]. Лесная подстилка состоит из трех подгоризонтов, представленных растительными остатками, находящимися на различной степени разложения (O(L), O(F), O(H)) [6]. Под подстилкой формируется белесый (2.5Y7/2) элювиальный горизонт EL, представленный бесструктурным

или слабооструктурным плитчатым суглинистым материалом. В горизонте обильно встречается окатанная порода, щебень и галька. Переход к субэлювиальному горизонту BEL постепенный, по утяжелению гранулометрического состава. Горизонт — от темно-коричневого до светло-серого цвета (2.5YR7/2), хорошо оструктурен и пронизан вертикальными языками элювиального горизонта с более легким супесчаным материалом. Под элювиальной толщей формируется коричневатобурый (7.5YR3/4) среднесуглинистый хорошо выраженный текстурный горизонт ВТ с типичной для почв данного отдела многопорядковой структурой, с обилием кутан и скелетан.

Почва пасечного участка вырубki (около шести месяцев после рубки) морфологически близка к почве исходного леса. Отличия заключаются в поступлении на поверхность подстилки порубочных остатков, ветвей, хвои, листьев. Минеральные генетические горизонты не претерпели морфологических изменений, поскольку лесозаготовительная техника не затрагивала места заложения разрезов. При этом визуально ощущалось переувлажнение верхних минеральных горизонтов почв. Выявлено, что плотность горизонтов почвы пасечного участка после рубки близка к значениям почвы исходного леса. Плотность органогенного горизонта составляет 0.09 г/см³, минеральных горизонты — от 1.46 до 2.09 г/см³.

Запасы углерода в лесных почвах являются значительными, по различным оценкам в них сосредоточено от 30 до 60% запасов экосистем [57]. При этом углерод, депонированный в почвах, считается более стабильным по сравнению с углеродом, сосредоточенным в биомассе растений. Запасы углерода в почвах исходного леса составили 5.1 ± 0.5 кг С/м² (табл. 3). При этом 1.9 кг С/м² запасов аккумулировано в подгоризонтах лесных подстилок, что составляет 37% от общих запасов, сосредоточенных в метровом слое почвы. Представленные значения запасов углерода являются типичными для автоморфных подзолистых почв среднетаежной подзоны [12, 26, 54].

Почва пасечного участка сохраняет близкие значения запасов углерода: 5.4 кг С/м², при вкладе органогенных горизонтов около 36%. Отсутствие изменений связано с небольшим периодом, прошедшим с момента воздействия. Как показали предыдущие исследования [11], изменение запасов в ходе последующей сукцессии растительности будет зависеть от предрасположенности исследуемого ландшафта к заболачиванию. Около 17% от общей площади исследуемой лесосеки занимают волокна, что в целом близко к оценкам, приведенным в работе [30]. Оценка запасов углерода, сосредоточенных в данных почвах, свидетельствует о незначительном изменении общих запасов. В исследуемых почвах запасы изменяются от 5.5 ± 0.7 до 6.1 ± 0.7 кг

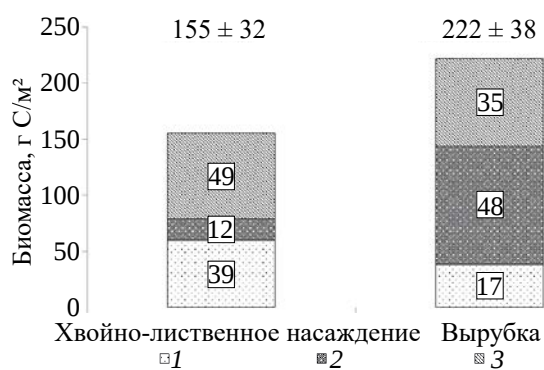


Рис. 1. Углерод в составе биомассы растений напочвенного покрова в среднетаежном хвойно-лиственном насаждении и на вырубке: 1 — кустарнички; 2 — травы, в том числе низшие растения (хвои, плауны, папоротники); 3 — мхи. Цифры над диаграммой — среднее $\pm$ ошибка среднего, г/м². Цифры на диаграмме — доля компонента в общих запасах, %.

Таблица 3. Запасы углерода в почвах исходного леса и вырубке

Горизонт	Мощность горизонта, см	Плотность, г/см ³	Содержание углерода, %	Запасы, кг С/м ²
Исходная почва, 2020 г.				
O(L)	1	0.09 ± 0.03	42.9 ± 1.5	0.39±0.12
O(F)	3	0.09 ± 0.03	44.5 ± 1.6	1.2±0.4
O(H)	1	0.09 ± 0.03	34.4 ± 1.2	0.32±0.10
EL	15	1.39 ± 0.12	0.45 ± 0.10	0.94±0.08
EL2	25	1.83 ± 0.05	0.16 ± 0.04	0.73±0.02
BEL	20	1.94 ± 0.06	0.21 ± 0.05	0.81±0.02
BT	35	1.83 ± 0.06	0.12 ± 0.03	0.77±0.02
Итого				5.1±0.5
Пасечный участок, 2021 г.				
O(L)	1	0.09 ± 0.02	44.8 ± 1.6	0.39±0.11
O(F)	3	0.09 ± 0.02	44.4 ± 1.6	1.15±0.33
O(H)	1	0.09 ± 0.02	40.0 ± 1.4	0.35±0.10
EL1	15	1.50 ± 0.10	0.31 ± 0.07	0.68±0.03
EL2	20	1.50 ± 0.10	0.54 ± 0.12	1.65±0.05
BEL	10	2.10 ± 0.10	0.11 ± 0.026	0.24±0.02
BT	40	1.83 ± 0.06	0.12 ± 0.026	0.88±0.03
Итого				5.4±0.5
Волок, с учетом колеи 27 см				
TUR	15	1.18 ± 0.22	2.20 ± 0.3	3.9±0.7
EL	5	1.92 ± 0.07	0.27 ± 0.06	0.26±0.01
BEL	10	1.89 ± 0.02	0.18 ± 0.04	0.34±0.01
BT	20	1.84 ± 0.03	0.15 ± 0.03	0.55±0.01
BT	23	1.84 ± 0.03	0.11 ± 0.026	0.48±0.01
Итого				5.5±0.7
Волок, без учета глубины колеи				
TUR	15	1.18 ± 0.22	2.20 ± 0.03	3.9±0.7
EL	5	1.92 ± 0.07	0.27 ± 0.06	0.26±0.01
BEL	10	1.89 ± 0.02	0.18 ± 0.04	0.34±0.01
BT	20	1.84 ± 0.03	0.15 ± 0.03	0.55±0.01
BT	50	1.84 ± 0.03	0.11 ± 0.026	1.04±0.02
Итого				6.10±0.7

С/м², что соответствует значениями характерным для почвы исходного леса. Но при этом турбирование верхних минеральных горизонтов будет приводить к перераспределению углерода между минеральными и подстилочными горизонтами. Полное перемешивание подстилок и верхних минеральных горизонтов приводит к возрастанию запасов углерода, сосредоточенного в верхнем турбированном горизонте (TUR_{cwd}), обогащенном, в том числе, порубочными остатками. В турбированном детритном горизонте находится 3.9±0.7 кг С/м², что составляет около 70% от общих запасов углерода почв в метровой толще. При таком типе воздействия происходит возрастание содержания углерода, находящегося в составе свободного и окклюдируемого органического вещества [12]. В среднем глубина колеи при десяти проходах форвардера, являющихся наиболее типичными для территории вырубке, составляет 27 см. Полевые наблюдения позволили выявить, что в весенний и осенний периоды, а также во время или после сильных дождей, в колеях может происходить застой влаги. Можно предположить, что почвы волоков будут характеризоваться отличным от пасечных участков водным и температурным режимом. Отмечено, что на первый год после рубки критичных изменений запасов углерода почв не происходит, но при этом на 17–20% площади лесосек (даже при зимней рубке) наблюдается потеря стабильности органического вещества, динамика изменений которого в дальнейшем будет существенно отличаться как от исходного состояния, так и почв пасечных участков.

Запасы углерода в крупных древесных остатках. КДО в исходном лесу преимущественно представлены сухостоем (79.1%), валежом (11.5%) и старыми пнями (9.5 (%)). Общее количество углерода, сосредоточенное в КДО, составляет 0.15 кг С/м². Лесозаготовительные мероприятия приводят к значительной трансформации данного пула [22]. В КДО на вырубке сконцентрировано 1.88 кг С/м². Большая часть углерода КДО (50.8%) образована порубочными остатками, которые представлены всеми породами, произраставшими в насаждении до рубки. Около трети углерода КДО (32.8% от запаса углерода КДО) сосредоточено во вновь образованных пнях. Валеж (10.2% от запаса углерода КДО) представлен, как унаследованными от материнского насаждения выпавшими деревьями ели и осины, так и новообразованными элементами, появившимися в результате ветровала оставленных тонкомерных деревьев ели и березы. Сухостой (5.3% от запаса углерода КДО) образован деревьями ели преимущественно нижних ступеней толщины. Участие пней, унаследованных от материнского древостоя в запасах углерода КДО, невысоко и составляет 0.85% от общих запасов углерода КДО. Полученные данные несколько меньше запасов КДО, определенных для вырубке ельника, проведенной

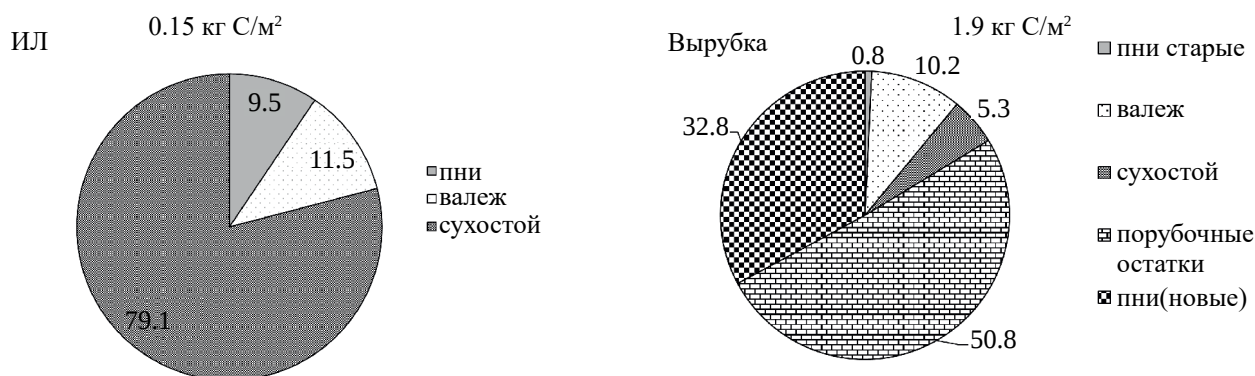


Рис. 2. Вклад углерода (%) в крупных древесных остатках в исходном лесу и на вырубке.

аналогичным способом в Усть-Куломском районе Республики Коми [24] и на вырубках сосняков лишайниковых среднего течения Енисея [29]. Это связано с большим количеством валежа, унаследованного от материнского насаждения, а вклад порубочных остатков здесь составил 29% (11% от запасов древостоя до рубки). Таким образом, КДО являются важным компонентом экосистем вырубок хвойных лесов, формируя большую часть надземных запасов органического вещества. Согласно литературным данным, именно пул углерода порубочных остатков будет существенно уменьшаться в первые десятилетия после рубки [29].

Эмиссия CO_2 с поверхности почв. С дыханием типичной подзолистой почвы исходного леса в течение летних месяцев 2020 г. выделилось 291 ± 22 г $\text{C}/\text{м}^2$, вегетационного периода – 361 ± 26 , а с мая по октябрь – 400 ± 27 г $\text{C}/\text{м}^2$ (рис. 3). В первый год после сплошной рубки поток $\text{C}-\text{CO}_2$ в атмосферу с июня по август сократился в 1.2 раза ($p_i = 0.001$), тогда как для остальных расчетных

периодов достоверных различий не выявлено ($p_i > 0.05$). Сопоставимые величины для бесснежного и вегетационного периодов для исходного и послерубочного сообщества во многом объясняются активной деструкцией в первый год легко-разлагаемых растительных остатков (тонкие корни, листва), поступивших в результате рубки. В работах [5, 17, 47, 53] представлено, что в первый год теряется порядка 16–25% от массы хвои ели и листьев осины, больше половины веса листьев березы и более 70% от массы углерода и тонких (<2 мм в диаметре) корней деревьев сосны, с дальнейшим снижением скорости деструкции на второй год экспозиции. Как было показано ранее [27], весна 2021 г. характеризовалась ранним сходом снега и теплыми погодными условиями, что в сочетании с достаточной влажностью почвы верхних горизонтов, где происходит разложение и сосредоточены тонкие корни растений, уже в мае привело к активному поступлению диоксида углерода в атмосферу. Снижение темпов поступления $\text{C}-\text{CO}_2$ в атмосферу в летние месяцы первого года после рубки во многом обусловлено отсутствием дыхания корней, которое в полной мере не компенсировалось деструкцией отмершего в результате лесозаготовки растительного органического вещества.

Углерод в составе почвенных вод. Состав лизиметрических вод исходного леса является типичным для лесов рассматриваемого региона [37]. Максимальными концентрациями углерода и азота характеризуются лизиметрические воды, собранные из-под подстилок. В водах из элювиального горизонта содержание рассматриваемых элементов существенно меньше. Содержание углерода в подстилочных водах исходного леса варьирует от 49 до 58 мг/дм³. Максимальные концентрации характерны для сентября, увеличение происходит за счет неорганического углерода. Воды, просачивающиеся через элювиальный горизонт, характеризуются содержанием общего углерода от 10 до 98 мг/дм³. Максимальное содержание характерно для

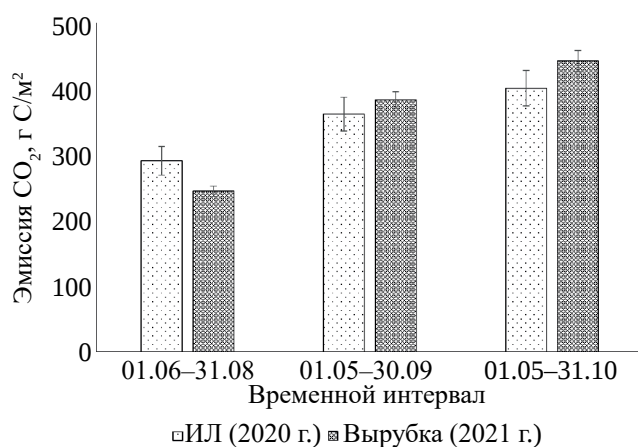


Рис. 3. Поток $\text{C}-\text{CO}_2$ с поверхности исходного хвойно-лиственного леса (ИЛ) и в первый год после его сплошной рубки.

сентябрьских вод, в которых также выявлено существенное увеличение содержания неорганического углерода до 36 мг/дм³.

После рубки наблюдается уменьшение содержания водорастворимого органического углерода в лизиметрических водах, как из подстилки, так и элювиального горизонта. Концентрация общего углерода в подстилочных водах варьирует от 17 до 32 мг/дм³. Уменьшение наблюдается для всех водорастворимых компонентов органического вещества. Содержание водорастворимого неорганического углерода изменялось от <0.1 до 3.8 мг/дм³. Лизиметрические воды из элювиальных горизонтов почвы вырубки характеризовались меньшим (от 15.2 до 24.0 мг/дм³) разбросом значений в ходе вегетационного периода, а содержание неорганического углерода от 0.36 до 3.8 мг/дм³, без значительного возрастания в осенние месяцы.

Более ясную картину дает пересчет концентраций с учетом объемов вымываемой воды (табл. 4). Так, за наблюдаемый период из подстилки исходного леса вымыто 8.9 г С/м² общего углерода, из подзолистого 1.7 г С/м². Из подстилки почвы вырубки вымывается 6.3 г С/м², а из подзолистого горизонта 4.6 г С/м². Общие тенденции сопоставимы с результатами, опубликованными ранее для еловых лесов Мурманской области (8.4 г С/м²), и несколько выше выноса из почв лесов Московской и Брянской областей — 5.1–5.6 г С/м² [1]. Учитывая несколько отличающиеся периоды отбора в исходном лесу и на вырубке, прямое сравнение этих данных может быть затруднительно. Но при этом прослеживается четкая тенденция уменьшения выноса углерода в составе лизиметрических вод на вырубке из подстилки. Для подзолистого горизонта наоборот наблюдается увеличение выноса углерода. Вероятно, выявленные закономерности связаны с переувлажнением территории вырубки и возрастании периодов времени с застоем воды в верхних горизонтах по сравнению с исходным лесом.

Переувлажнение может быть связано как с удалением древостоя, выступающего в качестве мощных агентов транспирации влаги, так и с затруднением латерального стока в результате формирования колеи и переуплотнения почв.

Баланс углерода в экосистеме исходного леса и на вырубке. В экосистеме исходного леса было сосредоточено 14.7 кг С/м² (рис. 4). Значительная часть пулов углерода была сосредоточена в составе фитомассы (62.4%). Метровая толща почвы (с учетом мощности подстилки) аккумулировала чуть больше трети запасов углерода (35.5%). Углерод в составе биомассы растений напочвенного покрова составляет около 1.1% или 0.16 кг С/м². Крупные древесные остатки в составе исходного леса представлены сухостоем, пнями и валежом с общим вкладом 0.15 кг С/м².

Рубка леса приводит к значительному уменьшению и перераспределению запасов углерода в рассматриваемых компонентах экосистем. Общий запас углерода на вырубке составляет 8.1 кг С/м². Показано, что в составе стволовой древесины с вырубки выносятся 6.6 кг С/м², что составляет 44.84% от запасов углерода исходной экосистемы или 71.8% от углерода биомассы древостоя. В экосистеме вырубки лишь 7.1% запасов углерода сосредоточено в составе лесной растительности. Запас углерода, сосредоточенного в составе почв, практически не изменяется при рубке. Но при этом вклад запасов углерода почв в общие запасы углерода экосистем возрастает до 66.8%. Поступление порубочных остатков и оставление пней приводит к существенному увеличению доли крупных древесных остатков до 23.4% (1.9 кг С/м²). Более половины запасов КДО представлены порубочными остатками и почти треть (32.8%) вновь образованными пнями. На вырубке несколько увеличивается содержание углерода биомассы растений напочвенного покрова до 0.222 кг С/м² (или 2.7% от общих запасов углерода экосистемы).

Таблица 4. Потоки углерода в составе древесного опада, эмиссии углерода с поверхности почв и лизиметрических вод

Поток	Исходный лес	Вырубка	Исходный лес	Вырубка
	г С/м ²		%	
Древесный опад	169 ± 7	4.0 ± 0.4	29.4	0.9
Эмиссия с поверхности почв	400 ± 27	442 ± 16	69.2	97.8
Вынос с лизиметрическими водами из подстилки	8.3*	6.0**	1.4	1.3
Сумма углерода, задействованного в потоках	577	452	100.0	100.0

* Лизиметрические воды в исходном лесу учитывали с июля по октябрь.

** На вырубке учитывали лизиметрические воды с июня по сентябрь.

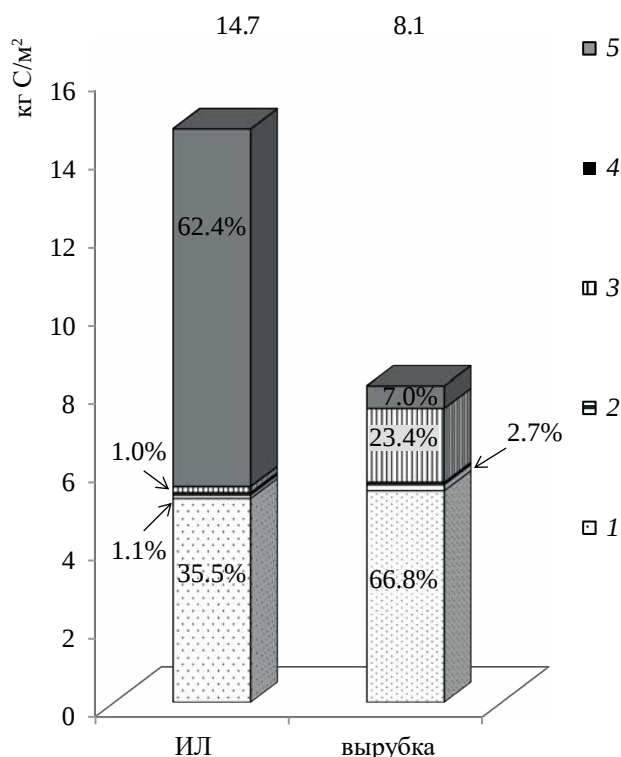


Рис. 4. Вклад углерода отдельных пулов в исходном лесу (ИЛ) и на вырубке: 1 – запасы в почвах; 2 – биомасса растений напочвенного покрова; 3 – крупные древесные остатки (сухостой, валеж, пни; на вырубке добавляются порубочные остатки, в том числе вновь образованные пни); 4 – запасы в подросте; 5 – запасы в древостое.

Ранее для среднетаежных ельников на болотно-подзолистых почвах в Республики Коми установлено, что при сплошной рубке с хлыстовой вывозкой древесины выносятся 40–44% от углерода, накопленного в биомассе древостоя [19]. Таким образом, рубку леса не стоит рассматривать только как вынос углерода из экосистемы, так как его значительная часть остается в экосистеме и, совместно с другими элементами минерального питания, вовлекается в биологический круговорот с последующим поколением возобновляющихся древесных растений.

Потоки углерода в исходном лесу и на вырубке.

На поверхность ненарушенного насаждения в составе древесного опада поступает 170 г С/м² с преобладанием активных фракций опада. Рубка древостоя приводит к существенному уменьшению поступления углерода на поверхность почв в виде различных фракций опада. При этом общее количество углерода, поступающего на поверхность почв в составе древесного опада, уменьшается в 42 раза. Эмиссия углекислого газа с поверхности почв вырубки возрастает примерно на 10% по

сравнению с почвой исходного леса. Наибольшей неопределенностью характеризуется вынос углерода в составе лизиметрических вод. Проведенные исследования позволяют выявить лишь тенденции к уменьшению выноса углерода в составе лизиметрических вод на вырубках. С одной стороны, это может быть связано с уменьшением корневых выделений деревьев, которые удалены с территории вырубки. С другой стороны, в первые годы после рубки наблюдаются процессы переувлажнения верхних горизонтов почв, что может приводить к застою влаги в верхних минеральных горизонтах, уменьшению вертикальной миграции. При этом с лизиметрическими водами из верхних горизонтов почв выносятся лишь несколько процентов от общих учитываемых потоков углерода как в исходном лесу, так и на вырубке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные комплексные исследования позволили выявить, что современные лесозаготовительные мероприятия с использованием колесной техники существенно изменяют запасы углерода в лесных экосистемах. В составе деловой древесины выносятся около 2/3 углерода биомассы, еще около 30% от углерода фитомассы представлено порубочными остатками, которые, вероятно, будут являться длительным источником увеличения поступления углекислого газа с территории вырубок в течение первых десятилетий. В первый год после сплошной рубки достоверные различия в надземной биомассе растений напочвенного покрова не выявлены, но отмечены структурные изменения во вкладе отдельных компонентов в общие запасы, обусловленные активным зарастанием вырубки травянистыми растениями. Показано, что происходит существенное перераспределение пулов углерода, на вырубке наблюдается увеличение запасов углерода в составе КДО. Запасы углерода в почвах практически не изменяются, но при этом на 20% территории происходит турбирование верхних горизонтов почв и соответственно может происходить изменение степени стабилизации органического вещества в верхних горизонтах. Неучтенным остается вынос углерода латеральным стоком по волокам. Установлено, что в результате сплошной рубки среднетаежного хвойно-лиственного леса поступление опада на поверхность почвы сократилось в 42 раза, тогда как поступление углерода в атмосферу с дыханием почвы в течение бесснежного (май–октябрь) незначительно возросло.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-74-10007, <https://rscf.ru/project/23-74-10007/>.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / Под ред. Лукиной Н.В. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
2. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / Под ред. Таскаева А.И. М.: Наука, 1997. 116 с.
3. Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. Бобковой К.С., Галенко Э.П. СПб.: Наука, 2001. 278 с.
4. Бобкова К.С., Машика А.В., Смагин А.В. Динамика содержания углерода органического вещества в среднетаежных ельниках на автоморфных почвах. СПб.: Наука, 2014. 270 с.
5. Бобкова К.С., Тужилкина В.В. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера // Экология. 2001. № 1. С. 69–71.
6. Богатырев Л.Г., Демин В.В., Матышак Г.В., Сапожникова В.А. О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок // Лесоведение. 2004. № 4. С. 17–29.
7. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв. М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.
8. Ведрова Э.Ф. Биогенные потоки углерода в бореальных лесах Центральной Сибири // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2011. № 1. С. 77–89.
9. Долгая В.А., Бахмет О.Н. Свойства лесных подстилок на ранних этапах естественного лесовозобновления после сплошных рубок в средней тайге Карелии // Лесоведение. 2021. № 1. С. 65–77. <https://doi.org/10.31857/S0024114821010022>
10. Дымов А.А., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Ракина Д.А. Растительный опад в коренном ельнике и лиственно-хвойных насаждениях // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2012. № 3. С. 7–18.
11. Дымов А.А. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор литературы) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798.
12. Дымов А.А. Сукцессии почв в бореальных лесах Республики Коми. М.: ГЕОС, 2020. 336 с. <https://doi.org/10.34756/GEOS.2020.10.37828>
13. Дымов А.А., Старцев В.В., Горбач Н.М., Севергина Д.А., Кутявин И.Н., Осипов А.Ф., Дубровский Ю.А. Изменения почв и растительности при разном числе проездов колесной лесозаготовительной техники (средняя тайга, Республика Коми) // Почвоведение. 2022. № 11. С. 1426–1441. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22110028>
14. Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Шуляк П.П., Честных О.В. Влияние пожаров и заготовок древесины на углеродный баланс лесов России // Лесоведение. 2013. № 5. С. 36–49.
15. Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М., 1981. 263 с.
16. Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.
17. Кузнецов М.А. Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запас подстилки в среднетаежном чернично-сфагновом ельнике // Лесоведение. 2010. № 6. С. 54–60.
18. Лесотаксационный справочник для северо-востока европейской части Российской Федерации (нормативные материалы для Ненецкого автономного округа, Архангельской, Вологодской областей, Республики Коми). Архангельск: Правда Севера, 2012. 672 с.
19. Лиханова Н.В., Бобкова К.С. Пулы и потоки углерода в экосистемах вырубки ельников средней тайги Республики Коми // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 2. С. 91–100. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-2-091-100>
20. Лукина Н.В. Глобальные вызовы и лесные экосистемы // Вестник РАН. 2020. № 6. С. 528–532. <https://doi.org/10.31857/S0869587320060080>
21. Молчанов А.Г., Курбатова Ю.А., Ольчев А.В. Влияние сплошной вырубки леса на эмиссию CO₂ с поверхности почвы // Известия РАН. Сер. биологическая. 2017. № 2. С. 190–196.
22. Мухортова Л.В., Ведрова Э.Ф. Вклад крупных древесных остатков в динамику запасов органического вещества послерубочных лесных экосистем // Лесоведение. 2012. № 6. С. 55–62.
23. Наквасина Е.Н., Ильинцев А.С., Дунаева А.-А.П. Восстановительные сукцессии повреждений почвенного покрова при проведении рубок ухода в ельнике черничном северной тайги // Лесной вестник. 2021. Т. 25. № 6. С. 11–19. <https://doi.org/10.18698/2542-1468-2021-6-11-19>
24. Осипов А.Ф., Тужилкина В.В., Дымов А.А., Бобкова К.С. Запасы фитомассы и органического углерода среднетаежных ельников при восстановлении после сплошнолесосечной рубки // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2019. № 2. С. 215–224. <https://doi.org/10.1134/S0002332919020103>
25. Осипов А.Ф. Влияние сплошной рубки на дыхание почвы среднетаежного сосняка черничного Республики Коми // Лесоведение. 2022. № 4. С. 395–406. <https://doi.org/10.31857/S0024114822030111>
26. Осипов А.Ф., Старцев В.В., Прокушкин А.С., Дымов А.А. Запасы углерода в почвах лесов Красноярского края: анализ роли типа почвы и древесной породы // Теоретическая и прикладная экология. 2023. № 1. С. 67–74. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2023-1-067-074>

27. Осипов А.Ф., Старцев В.В., Дымов А.А. Влияние сплошной рубки на эмиссию CO₂ с поверхности подзолистой почвы среднетаежного хвойно-лиственного насаждения (Республика Коми) // Почвоведение. 2024. № 5. С. 728–737. <https://doi.org/10.31857/S0032180X24050066>
28. Оценка лесов Сибири в условиях глобальных изменений / Под ред. Соколова В.А. и др. СПб.: Наукоемкие технологии, 2023. 326 с.
29. Панов А.В., Онуцин А.А., Зражевская Г.К., Шибистова О.Б. Структура и динамика пулов органического вещества на вырубках в сосняках лишайниковых среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2012. № 6. С. 658–666.
30. Паутов Ю.А., Ильчуков С.В. Пространственная структура производных насаждений на сплошных концентрированных вырубках в Республике Коми // Лесоведение. 2001. № 2. С. 27–32.
31. Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. М., 1966. 65 с.
32. Подзолистые почвы центральной и восточной частей европейской территории СССР. Л.: Наука, 1981. С. 118–152.
33. Полевой определитель почв России. М.: Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
34. Приказ Минприроды России от 27.05.2022 N 371 “Об утверждении методик количественного определения объемов выбросов парниковых газов и поглощений парниковых газов”. Официальный интернет-портал правовой информации <http://pravo.gov.ru>, 29.07.2022
35. Птичников А.В., Карелин Д.В., Котляков В.М., Паутов Ю.А., Боровлев А.Ю., Кузнецова Д.А., Замолотчиков Д.Г., Грабовский В.И. Применимость международных индикаторов оценки нейтрального баланса деградации земель к бореальным лесам России // Доклады РАН. 2019. Т. 489. № 2. С. 195–198. <https://doi.org/10.31857/S0869-56524892195-198>
36. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / Под ред. Кудярова В.Н. и др. М.: Наука, 2007. 315 с.
37. Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В., Бобкова К.С. Химический состав жидких атмосферных осадков в старовозрастных ельниках средней тайги // Геохимия. 2013. № 1. С. 72–83. <https://doi.org/10.7868/S001675251211009X>
38. Старцев В.В., Севергина Д.А., Дымов А.А. Динамика содержания водорастворимых форм углерода и азота почв в первые годы после сплошной рубки // Почвоведение. 2024. № 6. С. 797–812. <https://doi.org/10.31857/S0032180X24060028>
39. Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К., 2007. 192 с.
40. Смагин А.В., Садовникова Н.Б., Смагина М.В., Глаголев М.В., Шевченко Е.М., Хайдапова Д.Д., Губер А.К. Моделирование динамики органического вещества почв. М.: Изд-во МГУ, 2001. 120 с.
41. Тебенькова Д.Н., Гичан, Д.В., Гагарин Ю.Н. Влияние лесоводственных мероприятий на почвенный углерод: обзор // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 4. С. 21–58. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-116>
42. Тужилкина В.В. Структура фитомассы и запасы углерода в растениях напочвенного покрова еловых лесов на северо-востоке европейской России // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48. № 1. С. 44–50.
43. Умарова А.Б. Преимущественные потоки влаги в почвах: закономерности формирования и значение в функционировании почв. М.: ГЕОС, 2011. 266 с.
44. Щенащенко Д.Г., Мухортова Л.В., Мартыненко О.В., Коротков В.Н., Карминов В.Н. Применение минеральных удобрений в лесном хозяйстве и углеродный бюджет лесов // Агрохимия. 2023. № 9. С. 81–96. <https://doi.org/10.31857/S0002188123090107>
45. Almaraz M., Simmond M., Boudinot F.G., Di Vittorio A.V., Bingham N., Khalsa S.D.S., Ostoja S. et al. Soil carbon sequestration in global working lands as a gateway for negative emission technologies // Global Change Biol. 2023. V. 29. P. 5988–5998. <https://doi.org/10.1111/gcb.16884>
46. Chertov O., Komarov A., Loukianov A., Mikhailov A., Nadporozhskaya M., Zubkova E. The use of forest ecosystem model EFIMOD for research and practical implementation at forest stand, local and regional levels // Ecological Modelling. 2006. V. 194. P. 227–232.
47. Fu Y., Feng F., Zhang X., Qi D. Changes in fine root decomposition of primary Pinus koraiensis forest after clear cutting and restoration succession into secondary broad-leaved forest // Appl. Soil Ecol. 2021. V. 158. P. 103785. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103785>
48. IPCC Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: IPCC, 2007. 104 p.
49. Karelin D., Goryachkin S., Zazovskaya E., Shishkov V., Pochikalov A., Dolgikh A., Sirin A. et al. Greenhouse gas emission from the cold soils of Eurasia in natural settings and under human impact: controls on spatial variability // Geoderma Reg. 2020. V. 22. P. e00290. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2020.e00290>
50. Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Khoroshaev D., Myakshina T., Sapronov D., Zhmurin V. Temperature sensitivity of soil respiration in two temperate forest ecosystems: the synthesis of a 24-year continuous observation // Forests. 2022. V. 13. P. 1374. <https://doi.org/10.3390/f13091374>

51. *Kutyavin I.N.* Vertical-fractional structure of aboveground phytomass of the tree layer of pine forests in the northern ural foothills (Komi Republic) // *Contemporary Problems of Ecology*. 2021. V. 14. P. 743–749. <https://doi.org/10.1134/S1995425521070118>
52. *Mamkin V., Mukhartova Yu.V., Diachenko M., Kurbatova J.* Three-year variability of energy and carbon dioxide fluxes at clear-cut forest site in the European southern taiga // *Geography Environment Sustainability*. 2019. V. 12(2). P. 197–212. <https://doi.org/10.24057/2071-9388-2019-13>
53. *Morozov G., Aosaar J., Varik M., Becker H., Lõhmus K., Padari A., Aun K., Uri V.* Long-term dynamics of leaf and root decomposition and nitrogen release in a grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench) and silver birch (*Betula pendula* Roth.) stands // *Scand. J. For. Res.* 2018. V. 34. P. 12–25. <https://doi.org/10.1080/02827581>
54. *Osipov A.F., Bobkova K.S., Dymov A.A.* Carbon stocks of soils under forest in the Komi Republic of Russia // *Geoderma Reg.* 2021. V. 27. P. e00427. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2021.e00427>
55. *Portillo-Estrada M., Korhonen J.F.J., Pihlatie M., Pumpanen J., Frumau A.K.F., Morillas L., Törsen T., Niinemets Ü.* Inter- and intra-annual variations in canopy fine litterfall and carbon and nitrogen inputs to the forest floor in two European coniferous forests // *Annals Forest Sci.* 2013. V. 70. P. 367–379. <http://dx.doi.org/10.1007/s13595-013-0273-0>
56. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, 2022. <https://www.R-project.org/>
57. *Scharlemann J.P., Tanner E.V.J., Hiederer R., Kapos V.* Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool // *Carbon Manag.* 2014. V. 5. P. 81–91. <https://doi.org/10.4155/cmt.13.77>
58. *Schepaschenko D., Moltchanova E., Shvidenko A., Blyshchyk V., Dmitriev E., Martynenko O., See L., Kraxner F.* Improved estimates of biomass expansion factors for Russian forests // *Forests*. 2018. V. 9. P. 312. <https://doi.org/10.3390/f9060312>
59. *Smith P., Cotrufo M.F., Rumpel C., Paustian K., Kuikman P.J., Elliott J.A., McDowell R. et al.* Biogeochemical cycles and biodiversity as key drivers of ecosystem services provided by soils // *Soil*. 2015. V. 1. P. 665–685.
60. *Wozniwoda B., Parzych A., Kopeć D.* Species diversity, biomass accumulation and carbon sequestration in the understorey of post-agricultural Scots pine forest // *Silva Fennica*. 2014. V. 48. P. 23.

Carbon Pools and Flows in Coniferous-Deciduous Forests and Clearcutting

A. A. Dymov^{1, *}, A. F. Osipov¹, V. V. Startsev¹, N. M. Gorbach¹,
D. A. Severgina¹, S. A. Ogorodnya², I. N. Kutyavin¹, and A. V. Manov¹

¹Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167982 Russia

² Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: aadymov@gmail.com, dymov@ib.komisc.ru

The results of a quantitative assessment of carbon pools and fluxes in a mid-taiga coniferous-deciduous forest and their changes after clear-cutting are presented. It was shown that up to 14.7 kg C/m² accumulated in the original forest. The main reserves are concentrated in the biomass of the tree stand (62.4%), soil (35.5%), biomass of ground cover plants (1.1%) and large woody debris (1.0%). During the cutting process, 6.57 kg C/m² is removed as part of the stem wood (44.8% of the total carbon reserves of the ecosystem or 71.79% of the carbon of the biomass of the tree stand). In the first year after logging, 8.1 kg C/m² was detected in the ecosystem. Of these, 7.1% of carbon reserves are in forest vegetation, 66.8% (5.4 kg C/m²) are concentrated in the soil. During clearing, the share of large woody residues increases significantly (1.9 kg C/m²) (23.4% of ecosystem reserves) due to the appearance of logging residues that have died as a result of felling, which in the future will have an impact on the flow of carbon dioxide into the atmosphere from its territory. As a result of clear cutting, the supply of wood litter to the soil surface is reduced by 42 times. The decomposition of organic matter inherited and produced during wood harvesting slightly (~10%) increased the supply of carbon through soil respiration. Logging leads to a decrease in carbon removal from litter. The data obtained will be used in assessing the impact of clear-cutting on the carbon cycle of taiga ecosystems.

Keywords: carbon pools, felling, Retisols, boreal forests, soil respiration

===== ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ПОЧВ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ =====

УДК 631.15

**ВОДОРАСТВОРИМЫЕ КОМПОНЕНТЫ ОРГАНИЧЕСКОГО
ВЕЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ПОДСТИЛОК В ПОДЗОЛИСТЫХ
ПОЧВАХ ХРОНОЛОГИЧЕСКОГО РЯДА ВЫРУБОК**

© 2024 г. Н. Н. Бондаренко^а (<http://orcid.org/0000-0001-5609-3283>),

Е. М. Лаптева^а (<http://orcid.org/0000-0002-9396-7979>),

Е. В. Кызырова^а, Е. М. Перминова^а (<http://orcid.org/0000-0002-8650-2524>)

^аИнститут биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

*e-mail: BondNikropolNik@mail.ru

Поступила в редакцию 01.03.2024 г.

После доработки 18.06.2024 г.

Принята к публикации 18.06.2024 г.

С использованием методов высокотемпературного каталитического окисления (анализатор общего углерода ТОС VCPH), газовой хроматографии и хромато-масс-спектрометрии изучен состав водных вытяжек из лесных подстилок почвы коренного ельника чернично-зеленомошного (ПП-1) и послерубочных листовенно-хвойных сообществ 12 (ПП-2) и 43 лет (ПП-3) (подзона средней тайги, Республика Коми). Лесные подстилки на участках ПП-1 и ПП-2 сходны по составу, представлены хвойным опадом и продуктами деструкции мхов. Для них отмечены близкие значения pH водных вытяжек, содержания азота общего ($N_{\text{общ}}$) и углерода водорастворимых соединений ($C_{\text{ВОС}}$). На участке ПП-3 лесная подстилка представлена листовым опадом березы и осины разной стадии разложения, что нашло отражение в увеличении содержания общего углерода, $N_{\text{общ}}$, $C_{\text{ВОС}}$ и уменьшении кислотности. Комплекс идентифицированных ВОС представлен 25 соединениями: 12 карбоновых кислот, 9 углеводов, 4 спирта. Основной вклад в их состав вносят углеводы (гексозы). В коренном ельнике (ПП-1) прослеживается тенденция снижения в направлении от верхней части (О1) подстилки к нижней (О3) доли кислот и спиртов, при возрастании доли сахаров. В лесных подстилках почв вырубок (ПП-2, ПП-3) отмечено возрастание доли спиртов (особенно в подгоризонте О2) и снижение доли сахаров.

Ключевые слова: средняя тайга, вырубки, подзолистые почвы, водорастворимые органические соединения, низкомолекулярные органические кислоты, углеводы, спирты

DOI: 10.31857/S0032180X24110091, **EDN:** JOJKNM

ВВЕДЕНИЕ

Водорастворимые органические соединения (ВОС) — это наиболее мобильная и динамичная часть почвенного органического вещества (ПОВ), составляющая в среднем 5–15% от общего содержания углерода в почвах [28, 41, 46]. ВОС представляют собой многокомпонентную, гетерогенную смесь индивидуальных веществ различной природы и молекулярной массы, которая чутко реагирует на изменения экологических условий функционирования почв и экосистем в целом [15, 38]. Их состав оказывает непосредственное влияние на экологически значимые процессы в почве и является компонентом глобальных циклов углерода и

азота [46, 51]. Высокая реакционная способность соединений, входящих в состав ВОС, определяет специфику протекания химических реакций в почвенных растворах, играет важную роль в миграции химических элементов по профилю почв и в ландшафтах, обеспечении буферной способности почв, процессах почвообразования и т.д. [5, 14, 16, 17, 32, 35, 36, 38, 46, 47]. Качественные и количественные характеристики комплекса ВОС тесно связаны с особенностями растительного покрова, объемом и спецификой состава поступающих органических остатков, их запасами и условиями разложения, разнообразием и активностью почвенного зоомикробного комплекса, гидротермическими условиями и общими свойствами почв [5, 31, 43,

45, 48, 49]. Одной из важных характеристик ПОВ, которая может служить критерием оценки состояния почв в целом и процессов гумусообразования в частности [23], а также индикатором изменения наземных и водных экосистем [14, 50] под влиянием природных и антропогенных факторов, является содержание углерода ВОС.

В таежной зоне одним из основных факторов изменения лесных экосистем являются промышленные рубки (промышленная заготовка древесины). В частности, на территории Республики Коми площадь вырубок в последние годы неуклонно растет: в 2017 г. она составляла 157.3 тыс. га, в 2022 г. – 194.4 [7]. Бореальные леса играют ключевую роль в депонировании углерода [4, 24, 29, 30]. Однако смена видового состава растений древесного и напочвенного ярусов, изменение скорости и условий разложения растительных остатков, экологических условий почвенной среды могут привести к значительным выбросам CO_2 [8, 24, 29].

В таежных биоценозах основным источником ПОВ является лесная подстилка. Процесс естественного восстановления древесной растительности на вырубках в условиях таежной зоны сопровождается изменением морфологических, физических параметров [9, 19] и гумусного состояния [18] подзолистых почв, их температурного режима [10], качественного и количественного состава растительного опада [10, 13, 21, 24], почвенной микробиоты [6, 25, 26]. Несмотря на значительное количество работ по изучению особенностей компонентного состава ВОС [14, 36, 39, 40, 42–44], их преобразование в изменяющихся условиях окружающей среды в почвах постантропогенного воздействия изучено недостаточно.

Цель работы – оценка качественных и количественных характеристик водорастворимых компонентов почвенного органического вещества и их изменении в процессе естественного лесовосстановления после рубок хвойных еловых лесов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории Усть-Куломского района Республики Коми. Район исследования располагается на возвышенности Деджимпарма (южная часть Тиманского кряжа), которая представляет собой серию рассеченных высоких гряд и холмов. Климат района умеренно-континентальный умеренно-холодный с избыточным увлажнением. Лето короткое и прохладное, зима продолжительная и холодная с устойчивым снежным покровом. Среднемесячная температура в июле составляет $16.0\text{--}16.8^\circ\text{C}$, в январе $-15\text{...}-17^\circ\text{C}$. Годовое количество осадков варьирует от 500 до 600 мм с максимумом выпадения в летний период [27]. В соответствии с геоботаническим районированием Республики Коми, район

исследования расположен в Южно-Тиманском елово-пихтовом округе Тимано-Печорской подпровинции подзоны средней тайги. В растительном покрове преобладают еловые, елово-пихтовые, местами пихтовые леса, почти исключительно зеленомошные [20]. Условия почвообразования характерны для средней тайги, где на суглинисто-глинистых однородных и слоистых отложениях различного генезиса, в условиях промывного водного режима под таежными хвойными лесами с мохово-кустарничковым напочвенным покровом формируются различные подтипы подзолистых почв (Folic Albic Retisol) [19].

В качестве объектов исследования в однотипных лесорастительных условиях на территории района исследования выбрали участки лесных фитоценозов, находящиеся на разных стадиях развития и представляющие собой хроноряд послерубочной сукцессии:

ПП-1 – коренной ельник чернично-зеленомошный;

ПП-2 – елово-березовый молодняк разнотравно-зеленомошный (вырубка 2001–2002 гг.);

ПП-3 – березняк разнотравный (вырубка 1969–1970 гг.).

Детальная характеристика растительного покрова на участках исследования, описание морфологического строения почв, их физико-химических свойств, особенностей состава ПОВ представлены в серии работ [9, 12, 18, 19, 24, 27, 37], в краткой форме даны в табл. 1.

Учитывая высокую мобильность, годовую и сезонную динамику ВОС [14, 30, 40, 49] отбор проб проводили в конце летнего периода (середина августа) 2013 г. В пределах каждого участка закладывали по 8–10 прикопок для характеристики морфологического строения лесных подстилок (подстилочно-торфяных горизонтов), определения их мощности, плотности и запасов. Расчеты и сравнительную оценку полученных результатов для подтверждения статистически достоверных различий между исследуемыми объектами осуществляли в программе Microsoft Excel, с использованием стандартных формул расчета и критерия Стьюдента. При представлении результатов о мощности, плотности и запасах лесных подстилок приведены средние значения и границы доверительного интервала (для $p = 0.05$).

Образцы подстилок для физико-химических исследований отбирали в соответствии с выделенными подгоризонтами. Физико-химические исследования выполняли в отделе почвоведения и ЦКП “Хроматография” Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Актуальную кислотность и массовую долю углерода $\omega(\text{C}_{\text{ВОС}})$ в водных вытяжках (горячая и холодная) оценивали в индивидуальных образцах лесных подстилок, объем выборки $n = 8$ (10).

Таблица 1. Характеристика объектов исследования

Показатель	Коренной ельник (ПП-1)	Вырубка 2001–2002 гг. (ПП-2)	Вырубка 1969–1970 гг. (ПП-3)
Координаты	61°45' N, 54°17' E	61°58' N, 54°03' E	61°48' N, 54°04' E
Тип рубки	—	Зимняя сплошнолесосечная, Харвестер + Форвардер	Зимняя сплошнолесосечная, трактор ТДТ-40, хлыстовая трелевка
Возраст древостоя, лет	60–230	12	43
Растительное сообщество	Ельник чернично-зелено-мошный	Елово-березовый молодняк разнотравно-зеленомошный	Березняк разнотравный
Характеристика древостоя	Состав древостоя 6Е4Пх+Б Густота древостоя 825 экз./га Подрост 71Е22Пх7Б Густота подроста 2.6 тыс. экз./га	Состав формирует молодняк 45Е45Б10Пх Густота подроста 8.5 тыс. экз./га	Состав древостоя 7Б2Е1Пх ед. Ос Густота древостоя 2.8 тыс. экз./га Подрост 68Е9Пх23Б Густота подроста 5.0 тыс. экз./га
Подлесок	<i>Sorbus aucuparia</i> , единично <i>Rosa acicularis</i> , <i>Lonicera pallustris</i>	<i>Sorbus aucuparia</i> , встречаются ива и малина	<i>Sorbus aucuparia</i>
Травяно-кустарничковый ярус	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Dryopteris sp.</i>	Исчезают <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Linnaea borealis</i> . Появляются <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Carex</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Gymnocarpium Linnea</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Carex globularis</i> , <i>Stellaria bungeana</i> , <i>Dryopteris sp.</i>
Мохово-лишайниковый ярус	<i>Hylocomium splendens</i> и <i>Pleurozium schreberi</i> , редко <i>Polytrichum commune</i>	<i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> и <i>Polytrichum commune</i>	<i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Dicranum polyetum</i>
Тип почвы до проведения рубки по классификации почв России 2004/WRB	Подзолистая почва с микропрофилем подзола/ Folic Albic Retisol	Подзолистая почва с микропрофилем подзола/ Folic Albic Retisol	Подзолистая почва с микропрофилем подзола/ Folic Albic Retisol

Актуальную кислотность измеряли потенциометрически на иономере Анион-4100, $\omega(C_{\text{вос}})$ — методом высокотемпературного каталитического окисления на анализаторе общего углерода ТОС VCPN при соотношении образец : вода 1 : 25 [34].

Содержание общего углерода $\omega(C_{\text{общ}})$ и азота $\omega(N_{\text{общ}})$, а также качественный и количественный состав низкомолекулярных ВОС определяли в смешанных образцах, подготовленных из серии индивидуальных, характеризующих соответствующий подгоризонт лесной подстилки в пределах исследуемого участка. Для приготовления смешанных образцов отобранные пробы подгоризон-

тов лесных подстилок доводили до воздушно-сухого состояния, измельчали, пропускали через сито диаметром 1 мм и смешивали в равных весовых количествах. Полученные показатели отражают усредненную величину, которая может значительно отличаться от реальных значений в единичных измерениях [29]. Содержание $\omega(C_{\text{общ}})$ и $\omega(N_{\text{общ}})$ определяли на CNHS-анализаторе EA 1110 (Carlo Erba, Италия) в соответствии с аттестованной методикой количественного химического анализа No 88-17641-94-2009. Относительная погрешность измерения общего углерода: $\pm\delta = 3.5\%$ при $\omega(C_{\text{общ}}) = 30.0\text{--}100.0\%$, общего азота: $\pm\delta = 11\%$ при

$\omega(N_{\text{общ}}) = 0.600\text{--}5.00\%^1$. Состав и концентрацию низкомолекулярных органических веществ, извлекаемых водной вытяжкой из смешанных образцов, определяли методом газовой хроматографии и хромато-масс-спектрометрии (относительная погрешность измерения: $\pm \delta \leq 3\%$) при соотношении образец : вода 1 : 25 [32, 33, 34]. Интерпретацию масс-спектров соединений и их идентификацию проводили с использованием программного обеспечения Xcalibur Data System (version 1.4 SR1) и библиотеки масс-спектров NIST 05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика органогенных горизонтов почв вырубок. Органическое вещество почвы образуется из растительных остатков, химический состав и количество которых варьирует в зависимости от типа растительных сообществ, их видового разнообразия, условий минерализации и гумификации растительного опада. Общие закономерности формирования органогенных горизонтов почв (лесных подстилок) подчинены зональным биоклиматическим условиям [3], однако изменения в функционировании лесного биогеоценоза существенно отражаются на их физических и химических свойствах. В автоморфных условиях средней тайги под различными типами еловых лесов, как правило, формируются ферментативные и гумифицированные типы подстилок. Это свидетельствует об уменьшенной скорости трансформации растительного опада в данных биогеоценозах.

Лесная подстилка почвы коренного ельника чернично-зеленомошного (ПП-1) четко дифференцирована на три подгоризонта. В ней хорошо выражен подгоризонт О1, представленный различными фракциями слаборазложившегося растительного материала, а также подгоризонты ферментации (О2) и гумификации (О3), отличающиеся более глубокой степенью разложения растительных остатков. Основная масса подстилки коренного ельника представлена растительными остатками зеленых мхов, хвоей ели и пихты, а также листовыми пластинками березы, осины, рябины, черники. В годичном опаде древесного яруса на участке ПП-1 порядка 50% приходится на долю хвои ели и пихты, в то время как доля листовых пластинок мелколиственных пород не превышает 10% [14]. По полученным данным мощность подстилки коренного ельника, ее плотность и общие запасы в среднем составляют 4.8 ± 0.7 см, 0.091 ± 0.027 г/см³ и 5686 ± 1192 г/м² соответственно.

¹ Методика выполнения измерений содержания углерода и азота в твердых объектах методом газовой хроматографии, № 88-17641-94-2009 (ФР.1.31.2014.17663), с изменениями от 16.01.2014. Сыктывкар, 2009. 12 с.

Лесная подстилка елово-березового молодняка (ПП-2) близка по строению к почве коренного ельника. В ней также хорошо выражены подгоризонты О1, О2 и О3. Однако на данном участке в общей массе подстилки увеличивается доля политриховых мхов, что связано с увеличением влажности почвы в первые годы после проведения рубки. Значительный вклад в формирование лесной подстилки на данном участке вносят мелколиственные породы, годичный наземный опад листвы которых составляет свыше 60%, доля опада хвойных растений относительно участка коренного ельника значительно снижается [14]. Развитие политриховых мхов приводит к увеличению мощности подстилки до 8.3 ± 0.8 см, но в связи с менее плотным сложением растительных остатков (плотность подстилки 0.069 ± 0.015 г/см³) ее запасы несколько меньше и составляют 4860 ± 1099 г/м². Увеличению мощности лесных подстилок способствует снижение жизнедеятельности почвенного микробного комплекса и биохимической активности почв [6, 25, 26] в результате временного заболачивания.

На участке березняка разнотравного (ПП-3) горизонты лесной подстилки претерпевают значительные изменения. Это связано как со сменой видового состава древесного и напочвенного ярусов, так и с изменением гидрологического режима почв в процессе восстановления древостоя [19]. На данном участке хорошо диагностируются подгоризонты О1 и О2, в структуре которых общую массу составляют не остатки мхов, а листовые пластинки березы, осины и рябины, их часть среди годичного наземного опада древесного яруса составляет порядка 50%, на долю хвои ели и пихты приходится около 18.4% [14]. Подгоризонт гумификации О3, благодаря активной деятельности почвенных беспозвоночных, представляет собой очень рыхлую, органо-минеральную массу с хорошо разложившимися растительными остатками. Мощность подстилки на данном участке составляет 4.2 ± 0.5 см, плотность — 0.073 ± 0.019 г/см³, запасы — 3607 ± 673 г/м².

Общей закономерностью для лесных подстилок почв всех рассмотренных биоценозов является возрастание вниз по профилю кислотности (табл. 2). При этом лесные подстилки почв участков ПП-1 и ПП-2 по степени кислотности относятся к категории сильно- и очень сильнокислых почв. На участке ПП-3 верхние подгоризонты лесной подстилки (О1, О2) характеризуются как слабокислые, нижняя часть подстилки (О3) сохраняет сильнокислую реакцию среды.

По содержанию $C_{\text{общ}}$ и $N_{\text{общ}}$ лесные подстилки почв хронологического ряда вырубок соответствуют подзолистым почвам средней тайги [2]. Массовая доля $C_{\text{общ}}$ варьирует в пределах 30–48%, $N_{\text{общ}}$ — 1.4–2.1% (табл. 2). Величина отношения C/N (20–32) свидетельствует об очень низкой обогащенности

Таблица 2. Распределение углерода и азота органических соединений по подгоризонтам лесных подстилок в почвах ельника чернично-зеленомошного (ПП-1), молодого лиственно-елового сообщества (ПП-2) и спелого березняка разнотравного (ПП-3)

Участок, горизонт		pH _{H₂O}	ω(N _{общ}), %	ω(C _{общ}), %	C/N	Содержание углерода в водных вытяжках, ω(C _{ВОС}), %			ω(C _{ВОС_ид}), мг/кг
						ХВ	ГВ	ХВ/ГВ	
ПП-1	O1	4.46	1.65 ± 0.18	40.5 ± 1.4	24.5	12.1 ± 1.0	26.0 ± 2.0	2.1	72.4 ± 2.2
	O2	3.82	1.67 ± 0.18	42.8 ± 1.4	25.6	6.7 ± 0.5	20.2 ± 1.8	2.9	72.7 ± 2.2
	O3	3.65	1.42 ± 0.16	30.7 ± 1.1	21.6	5.6 ± 0.4	19.7 ± 1.6	3.6	28.8 ± 0.9
ПП-2	O1	3.90	1.60 ± 0.18	43.2 ± 1.5	27.0	11.4 ± 0.9	19.3 ± 1.5	1.7	32.6 ± 1.0
	O2	3.91	1.70 ± 0.19	45.6 ± 1.6	26.8	7.5 ± 0.6	20.0 ± 1.6	2.6	38.2 ± 1.1
	O3	3.58	1.44 ± 0.16	45.5 ± 1.6	31.6	5.1 ± 0.4	17.7 ± 1.4	3.5	25.9 ± 0.8
ПП-3	O1	5.73	1.86 ± 0.20	47.8 ± 1.7	25.7	10.5 ± 0.8	20.8 ± 1.6	2.0	106.9 ± 3.2
	O2	5.48	2.06 ± 0.23	47.2 ± 1.7	22.9	8.4 ± 0.7	22.1 ± 1.8	2.6	105.7 ± 3.2
	O3	4.46	1.94 ± 0.21	39.6 ± 1.4	20.4	9.6 ± 0.8	25.2 ± 2.0	2.7	106.4 ± 3.2

Примечание. ХВ — холодная вытяжка; ГВ — горячая вытяжка; ω(C_{ВОС_ид}) — массовая доля углерода идентифицированных водорастворимых низкомолекулярных органических соединений.

ПОВ лесных подстилок коренного ельника и разновозрастных послерубочных сообществ азотом. Однако по данному показателю наибольшей обуглероженностью отличаются подгоризонты почвы молодой вырубki. Это может быть связано с заторможенностью микробиологических процессов на ранних этапах послерубочной сукцессии — в анаэробных условиях разложения органических остатков, и активным развитием в составе мохового яруса политриховых мхов.

Содержание и распределение углерода водорастворимых соединений в лесных подстилках. По содержанию C_{ВОС} все почвы рассматриваемых участков в соответствии с градацией, предложенной в работе [23], относятся к категории почв со сверхвысоким содержанием ВОС. Доля углерода ВОС от C_{общ} составляет 11–30%, что характерно для лесных почв [32]. Использование горячей вытяжки позволяет извлечь в 2.0–3.5 раза больше водорастворимых компонентов ПОВ из органогенных горизонтов коренного ельника и разновозрастных вырубок по сравнению с холодной. Увеличение с глубиной отношения ω(C_{ВОС}), извлекаемых горячей вытяжкой, от ω(C_{ВОС}), извлекаемых холодной вытяжкой, указывает на более высокую степень разложения органических остатков в подгоризонтах ферментации и гумификации [5]. Это в большей степени выражено на участках ПП-1 и ПП-2, где в составе лесных подстилок преобладают растительные остатки мхов.

Несмотря на различия в содержании C_{общ} в лесных подстилках рассмотренных почв, в целом по показателям содержания углерода ВОС в подгоризонтах статистически достоверных различий между

участками не выявлено. При этом в почве коренного ельника (ПП-1) и молодой вырубki (ПП-2) наблюдается четко выраженное уменьшение ω(C_{ВОС}), извлекаемых как холодной, так и горячей вытяжками вниз по профилю. На участке ПП-3 все подгоризонты лесной подстилки характеризуются близкими значениями ω(C_{ВОС}) с минимумом содержания ВОС в подгоризонте ферментации. Это может быть обусловлено изменением как качественного и количественного состава опада, так и экологических условий функционирования почвенной микробиоты, с жизнедеятельностью которой связано продуцирование и утилизация компонентов ВОС.

Качественный и количественный состав водорастворимых органических соединений. Качественное и количественное определение различных водорастворимых соединений ПОВ во многом определяется методами их выделения и способом идентификации [14, 33]. Методы газовой хроматографии и хромато-масс-спектрометрии позволили идентифицировать в составе водных вытяжек из почв рассмотренного хронологического ряда вырубок всего 25 индивидуальных низкомолекулярных ВОС. В силу технических возможностей этот метод позволяет определить лишь часть низкомолекулярных органических соединений, идентификация которых лимитирована техническими возможностями средств измерений. Однако их качественные и количественные характеристики дают возможность показать разницу между исследуемыми объектами [32, 34].

Идентифицированные низкомолекулярные компоненты ВОС относятся к трем группам орга-

нических соединений: низкомолекулярные органические кислоты, углеводы и спирты. Несмотря на то, что содержание углерода ВОС в подгоризонтах лесных подстилок почв коренного леса (ПП-1) и лиственно-хвойного молодняка (ПП-2) статистически значимо не различается, по концентрации идентифицированных низкомолекулярных ВОС выявлено их четкое различие. На участке ПП-2 в подгоризонтах О1 и О2 практически в 2 раза меньше содержание углерода идентифицированных ВОС ($C_{\text{ВОС_ид}}$) по сравнению с аналогичными подгоризонтами почвы участка ПП-1. В подгоризонте О3 участков ПП-1 и ПП-2 их содержание характеризуется близкими величинами 25.9–28.8 мг/кг. Эти особенности формирования ПОВ лесных подстилок подзолистых почв можно объяснить следующим. Во-первых, компоненты фракции ВОС чувствительны к переувлажнению [30], синтез и аккумуляция низкомолекулярных органических соединений преимущественно происходит в условиях переувлажнения почв. Во-вторых, в условиях пониженной активности микробиоты накапливаются аминокислоты и высокомолекулярные органические соединения типа фульвокислот, характеризующиеся хорошей растворимостью в водных средах, при снижении на этом фоне доли низкомолекулярных органических соединений водорастворимой фракции ПОВ.

Для лесной подстилки участка ПП-3 отмечен иной характер распределения содержания углерода идентифицированных компонентов ВОС по подгоризонтам. Во-первых, общее содержание $C_{\text{ВОС_ид}}$

практически не дифференцировано в профиле лесной подстилки участка ПП-3; во-вторых, общее количество идентифицированных компонентов в ней выше по сравнению с почвами участков ПП-1 и ПП-2 в 1.5–3.7 и 3.3–4.1 раза соответственно. По-видимому, смена доминирующих растительных сообществ, изменение качественного и количественного состава поступающих органических остатков, условий их минерализации и гумификации обуславливают не только снижение кислотности и обогащение ПОВ азотом, но и увеличение пула водорастворимых низкомолекулярных органических веществ, особенно в подгоризонтах О2 и О3, где происходит наиболее активная фаза трансформации ПОВ [1, 28, 31].

Основная часть идентифицированных компонентов ВОС представлена углеводами, что характерно для подзолистых почв средней тайги [34]. В составе углеводов преобладают гексозы (табл. 3). Общей закономерностью является увеличение доли гексоз вниз по профилю подстилок в почвах всех рассмотренных биоценозов. Отличительными особенностями почв ельника чернично-зеленомошного (ПП-1) и лиственно-елового молодняка (ПП-2) являются: (1) уменьшение доли пентоз в подгоризонтах ферментации; (2) возрастание доли дисахаридов в подгоризонте гумификации. В то время как на участке ПП-3 содержание пентоз находится примерно на одном уровне в подгоризонтах О1 и О2, а дисахариды равномерно распределены в профиле лесной подстилки.

Таблица 3. Доля углерода идентифицированных групп ВОС от общего углерода идентифицированных соединений в подгоризонтах лесных подстилок почв ельника чернично-зеленомошного (ПП-1), молодого лиственно-елового сообщества (ПП-2) и спелого березняка разнотравного (ПП-3), %

Идентифицированные группы соединений		ПП-1			ПП-2			ПП-3		
		О1	О2	О3	О1	О2	О3	О1	О2	О3
Кислоты	Незамещенные	0.19	0.00	0.19	0.00	0.00	0.00	1.56	0.55	0,53
	Замещенные	28.08	14.71	13.40	17.62	28.50	12.91	21.94	13.31	19.47
	Сумма	28.27	14.71	13.59	17.62	28.50	12.91	23.49	13.86	20.00
Углеводы	Пентозы	14.16	7.08	15.05	17.77	6.03	17.62	8.76	7.19	11.06
	Гексозы	39.55	59.90	52.49	45.17	40.38	57.32	49.25	48.06	54.37
	Дисахариды	1.09	9.34	12.62	0.49	0.22	7.68	4.34	5.85	4.50
	Сумма	54.80	76.32	80.16	63.39	46.63	82.62	62.34	61.09	69.92
Спирты	Глицерин	10.98	6.94	3.10	16.24	18.58	3.39	9.92	23.71	8.94
	Рибитол	4.15	1.22	1.64	1.69	3.32	0.76	2.08	0.54	0.51
	Инозитол	1.80	0.80	1.50	1.06	2.97	0.32	2.14	0.80	0.63
	Мио-инозитол	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00
	Сумма	16.93	8.97	6.25	18.99	24.87	4.47	14.16	25.05	10.08

Распределение углерода низкомолекулярных органических кислот и спиртов различается в зависимости от участка. В коренном ельнике (ПП-1) максимальная доля идентифицированных кислот и спиртов отмечена в верхней части подстилки (О1), в то время как в подгоризонтах О2 и О3 их доля снижается практически в 2 раза. На участке ПП-2 выявлена максимальная аккумуляция этих соединений в подгоризонте ферментации. На участке ПП-3 распределение кислот и спиртов носит зеркальный характер – в подгоризонте О2 доля углерода идентифицированных низкомолекулярных органических кислот в 1.4–1.7 раза ниже по сравнению с О1 и О3, спиртов – в 1.8–2.5 раза ниже. Такие различия в составе низкомолекулярных органических компонентов, скорее всего, обусловлены спецификой жизнедеятельности зоомикробного комплекса, видовой состав и активность которого находятся в тесной взаимосвязи с изменениями окружающей среды [6, 22]. Таким образом, в лесных подстилках подзолистых почв, находящихся на стадии послерубочных сукцессий, подгоризонт ферментации является наиболее чувствительным к процессам синтеза и деструкции низкомолекулярных водорастворимых компонентов ПОВ.

Анализ состава низкомолекулярных органических кислот, идентифицированных при исследовании водных вытяжек лесных подстилок, показал, что в зависимости от давности проведения рубки и подгоризонта лесной подстилки, максимальная доля углерода ВОС приходится на яблочную, глицириновую, 2,3,4-тригидроксипутановую, рибионовую и гидроксипропановую кислоты (рис. 1). Аккумуляция этих кислот в горизонтах лесных подстилок – характерная черта как подзолистых почв хвойных лесов [32], так и почв вырубок. В нижней части подстилки почвы ненарушенного участка (ПП-1) наблюдается накопление таких кислот, как 3-гидроксимасляная, глицириновая, 2,3,4-тригидроксипутановая, 2-гидроксиуксусная, при снижении доли яблочной кислоты. В анаэробных условиях разложения растительных остатков на участке ПП-2 доля 2-гидроксиуксусной, 2-гидроксипропановой и рибионовой кислоты уменьшается при активном накоплении яблочной кислоты. В подгоризонтах лесной подстилки участка ПП-3 отмечено снижение яблочной и глицириновой кислот при повышении доли рибионовой кислоты. За счет большей однородности и степени разложенности лесной подстилки на участке ПП-3 содержание в ней 2-гидроксиуксусной и 2-гидроксипропановой кислот с глубиной не изменяется.

Для всех исследуемых подстилок основной вклад в состав сахаров вносит глюкоза (рис. 2). Для участков ПП-1 и ПП-2, в структуре органического вещества лесных подстилок которых преобладают остатки мхов и хвойный опад, отмечена высокая доля углерода галактопиранозы, а для участ-

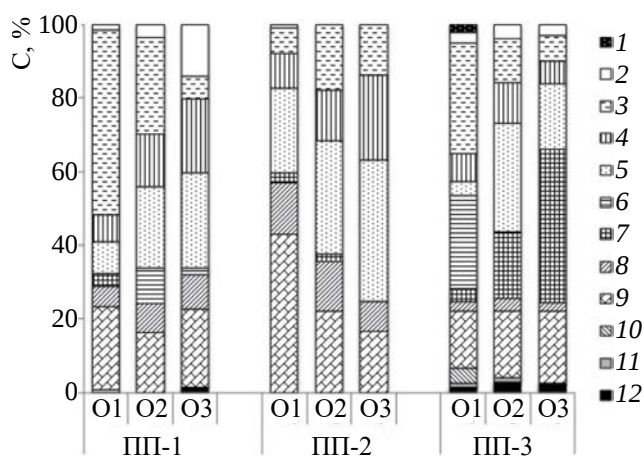


Рис. 1. Доля углерода идентифицированных кислот в составе водорастворимых соединений кислотной природы в подгоризонтах лесных подстилок почв ельника чернично-зеленомошного (ПП-1), лиственно-елового молодняка (ПП-2) и спелого березняка разнотравного (ПП-3): 1 – 3,4-диоксибензойная кислота, 2 – 3-гидроксимасляная кислота, 3 – яблочная кислота, 4 – глицириновая кислота, 5 – 2,3,4-тригидроксипутановая кислота, 6 – галактоновая кислота, 7 – рибионовая кислота, 8 – 2-гидроксиуксусная кислота, 9 – 2-гидроксипропановая кислота, 10 – валерьяновая кислота, 11 – гексадионовая кислота, 12 – бутандионовая кислота.

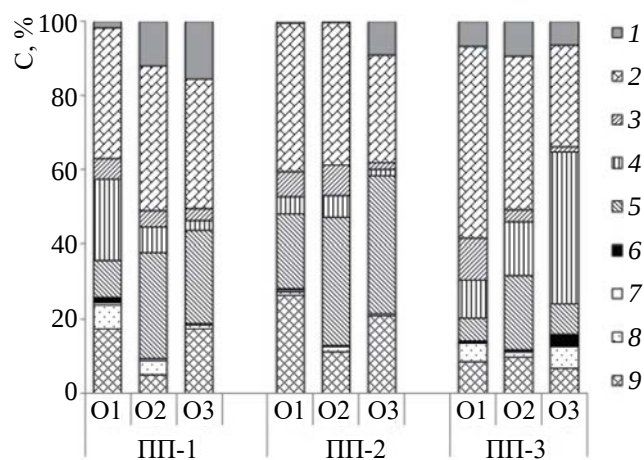


Рис. 2. Доля углерода идентифицированных углеводов в подгоризонтах лесных подстилок почв ельника чернично-зеленомошного (ПП-1), лиственно-елового молодняка (ПП-2) и спелого березняка разнотравного (ПП-3): 1 – сахароза, 2 – глюкоза, 3 – D-монопираноза, 4 – D-фруктоза, 5 – галактопираноза, 6 – D-риботураноза, 7 – D-рибофураноза, 8 – D-рибоза, 9 – арабиноза.

ка ПП-3 – D-фруктозы. В почве коренного ельника (ПП-1) вниз по профилю увеличивается доля углерода сахарозы при снижении глюкозы, D-манозы, D-фруктозы, D-монопиранозы, D-рибозы.

В лесной подстилке участка ПП-2 распределение содержания углерода D-монопиранозы и D-фруктозы идентично почве участка ПП-1, однако высокое содержание сахарозы отмечено в этом случае лишь в подгоризонте ОЗ. Для почвы спелого березняка разнотравного (ПП-3), сформировавшегося спустя 40 лет после рубки, выявлена тенденция уменьшения к нижней части лесной подстилки доли глюкозы и D-монопиранозы, при возрастании D-фруктозы. В относительно стабильных условиях функционирования почвенного зоомикробного комплекса (ПП-1 и ПП-3) в подгоризонте ферментации (О2) наблюдается более активное потребление арабинозы и снижение потребления галактопиранозы. На ранних стадиях послерубочной сукцессии (ПП-2) отмечена обратная закономерность.

Состав и содержание отдельных спиртов в почвах вырубок изменяются в широких пределах, особенно в подгоризонтах ферментации и гумификации. Глицерин менее подвержен микробиологическому разложению, его доля в лесных подстилках рассмотренных почв составляет от 50 до 96% от количества определяемых спиртов в целом. При этом в лесных подстилках почв участков ПП-1 и ПП-3 характер его распределения однотипен — максимум содержания глицерина приходится на подгоризонт О2. В почве участка ПП-3, находящемся на поздней стадии послерубочной сукцессии и характеризующемся существенным изменением экологических и экотопических условий, доля углерода инозитола и рибитола в подгоризонтах О2 и ОЗ минимальна — 5–10% от общего их количества. В лесной подстилке листовенно-хвойного сообщества (ПП-2), трансформация растительных остатков в которой осуществляется в условиях временного переувлажнения и подавления жизнедеятельности микробиоты, на их долю приходится до 15–25% от общего их количества. Следует отметить присутствие в верхней части лесной подстилки (О1) участка ПП-3 такого спирта, как мио-инозитол, который не был идентифицирован в остальных подгоризонтах и в почвах других исследованных участков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Восстановление древостоя через смену пород приводит к уменьшению запасов органического вещества в органогенных горизонтах почв, формирующихся в средневозрастных березово-еловых лесах, изменению их кислотно-основного состояния. Начальные этапы восстановления древесной растительности сопровождаются увеличением мощности лесной подстилки и ее обуглероженности. Давность проведения рубок и специфика напочвенного покрова оказывают значимое влияние на состав водорастворимых компонентов почвенного органического вещества и характер его распределения в

пределах подгоризонтов лесной подстилки (в ряду О1 → О2 → О3). Однако общее содержание углерода водорастворимых компонентов в лесных подстилках и отношение $\omega(C_{\text{ВОС}})$, извлекаемой горячей вытяжкой, от $\omega(C_{\text{ВОС}})$, извлекаемой холодной вытяжкой, идентично в почвах всех исследованных участков. Наиболее чувствительными компонентами идентифицированных водорастворимых органических соединений комплекса ВОС являются низкомолекулярные органические кислоты и спирты. Основной вклад в суммарное содержание идентифицированных компонентов комплекса ВОС вносят такие кислоты, как 2,3,4-тригидроксипантеновая, гидроксипропановая, яблочная; из группы сахаров — глюкоза, D-фруктоза, галактопираноза, арабиноза, из спиртов — глицерин. В структуре лесных подстилок наиболее уязвимым к изменению состава поступающего почвенного органического вещества и условий его разложения является подгоризонт ферментации О2.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (тема НИР № 122040600023-8).

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают благодарность И.В. Груздеву, В.В. Пунегову за помощь в проведении аналитических работ.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов Е.В. Накопление и трансформация органического вещества на разновозрастных отвалах песчаного карьера // Почвоведение. 2008. № 8. С. 955–963.
2. Атлас почв Республики Коми / Под ред. Добровольского Г.В. и др. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2010. 355 с.
3. Богатырев Л.Г., Смагин А.В., Акишина М.М., Витязев В.Г. Географические аспекты функционирования лесных подстилок // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2013. № 1. С. 30–36.
4. Ваганов Е.А., Порфирьев Б.Н., Широков А.А., Колпаков А.Ю., Пыжжев А.И. Оценка вклада российских

- лесов в снижение рисков климатических изменений // Экономика региона. 2021. Т. 17. Вып. 4. С. 1096–1109.
<https://doi.org/10.17059/ekon.reg.2021-4-4>
5. *Ведрова Э.Ф., Мухортова Л.В., Метелева М.К.* Трансформация органического вещества подстилки в лесных культурах // Лесоведение. 2018. № 1. С. 24–36.
<https://doi.org/10.7868/S0024114818010023>
 6. *Виноградова Ю.А., Лантева Е.М., Перминова Е.М., Анисимов С.С., Новаковский А.Б.* Микробные сообщества подзолистых почв на вырубках средне-таежных еловых лесов // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. № 5. С. 74–80.
 7. Государственный доклад “О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2022 году”. Сыктывкар: Минприроды Республики Коми, 2023. 163 с.
 8. *Дубровина И.А., Мошкина Е.В., Туонен А.В., Генникова Н.В., Карпечко А.Ю., Медведева М.В.* Динамика свойств почв и экономические запасы углерода при различных типах землепользования (средняя тайга Карелии) // Почвоведение. 2022. № 9. С. 1112–1125.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X22090052>
 9. *Дымов А.А.* Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X17070024>
 10. *Дымов А.А., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Ракина Д.А.* Растительный опад в коренном ельнике и лиственно-хвойных насаждениях // Лесной журнал. 2012. № 3. С. 7–18.
 11. *Дымов А.А., Милановский Е.Ю.* Изменение органического вещества таежных почв в процессе естественного лесовозобновления растительности после рубок (средняя тайга Республики Коми) // Почвоведение. 2014. № 1. С. 39–47.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X14010043>
 12. *Дымов А.А., Старцев В.В.* Изменение температурного режима подзолистых почв в процессе естественного лесовозобновления после сплошнолесосечных рубок // Почвоведение. 2016. № 5. С. 599–608.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X16050038>
 13. *Иванова Е.А.* Формирование и разложение древесного опада в лесных экосистемах в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении // Вопросы лесной науки. 2021. Т. 4. № 3. С. 1–52.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-202143-87>
 14. *Караванова Е.И.* Водорастворимые органические вещества: фракционный состав и возможности их сорбции твердой фазой лесных почв (обзор литературы) // Почвоведение. 2013. № 8. С. 924–936.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X13080042>
 15. *Караванова Е.И., Астайкина А.А.* Свойства водорастворимых органических веществ, выделенных из почв методами центрифугирования и вакуумной фильтрации // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2022. № 1. С. 26–33.
 16. *Караванова Е.И., Одинцов П.Е., Степанов А.А.* Закономерности минерализации органических веществ почвенных растворов подзолистой почвы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2019. № 3. С. 3–10.
 17. *Карпунин А.И., Яшин И.М., Черников В.А.* Формирование и миграция комплексов водорастворимых органических веществ с ионами тяжелых металлов в таежных ландшафтах Европейского Севера // Известия ТСХА. 1993. № 2. С. 107–126.
 18. *Лантева Е.М., Бондаренко Н.Н.* Изменение гумусного состояния среднетаежных подзолистых почв под влиянием сплошнолесосечных рубок // Теоретическая и прикладная экология. 2015. № 1. С. 34–43.
<https://doi.org/10.25750/1995-4301-2015-1-034-043>
 19. *Лантева Е.М., Втюрин Г.М., Бобкова К.С., Каверин Д.А., Дымов А.А., Симонов Г.А.* Изменение почв и почвенного покрова еловых лесов после сплошнолесосечных рубок // Сибирский лесной журнал. 2015. № 5. С. 64–76.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20150505>
 20. *Лиханова Н.В.* Роль растительного опада в формировании подстилки на вырубках ельников средней тайги // Известия ВУЗов. Лесной журнал. 2014. № 3. С. 50–66.
 21. *Лиханова И.А., Перминова Е.М., Шушпанникова Г.С., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Холопов Ю.В.* Динамика растительности после сплошнолесосечных рубок ельников черничных (среднетаежная подзона европейского северо-востока России) // Растительность России. 2021. № 40. С. 108–136.
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2021.40.108>
 22. *Масютенко Н.П.* Трансформация органического вещества в черноземных почвах ЦЧР и система его воспроизводства. М.: Россельхозакадемия, 2012. 150 с.
 23. *Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Розанова М.С.* Дополнительные показатели гумусного состояния почв и их генетических горизонтов // Почвоведение. 2004. № 8. С. 918–926.
 24. *Осипов А.Ф., Тужилкина В.В., Дымов А.А., Бобкова К.С.* Запасы фитомассы и органического углерода среднетаежных лесов ельников при восстановлении после сплошнолесосечной рубки // Известия РАН. Сер. биологическая. 2019. № 2. С. 215–224.
<https://doi.org/10.1134/S00023232919020103>
 25. *Перминова Е.М., Бондаренко Н.Н., Щемелинина Т.Н., Лантева Е.М.* Биохимическая активность подзолистых почв на вырубках среднетаежных еловых лесов // Теоретическая и прикладная экология. 2023. № 1. С. 56–66.
<https://doi.org/10.25750/1995-4301-2023-1-056-066>
 26. *Перминова Е.М., Виноградова Ю.А., Щемелинина Т.Н., Лантева Е.М.* Каталазная активность

- подзолистых почв и ее изменение при естественном лесовосстановлении на вырубках среднетаежных лесов // Известия Самарского НЦ РАН. 2016. Т. 18. № 1. С. 27–33.
27. Путеводитель научной почвенной экскурсии. Подзолистые суглинистые почвы разновозрастных вырубков (подзона средней тайги). Сыктывкар, 2007. 84 с.
28. Семёнов В.М., Когут Б.М. Почвенное органическое вещество. М.: ГЕОС, 2015. 233 с.
29. Соколова Т.А. Низкомолекулярные органические кислоты в почвах: источники, состав, содержание, функции в почвах (обзор) // Почвоведение. 2020. № 5. С. 559–575.
<https://doi.org/10.31857/s0032180x20050159>
30. Тулина А.С., Семенов В.М. Оценка чувствительности минерализуемого пула почвенного органического вещества к изменению температуры и влажности // Почвоведение. 2015. № 8. С. 952–962.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X15080109>
31. Чупрова В.В., Жукова И.В. Водорастворимое органическое вещество в почвах склонового агроландшафта Красноярской лесостепи // Вестник КрасГАУ. 2017. № 9. С. 140–149.
<https://sciup.org/140224274>
32. Шамрикова Е.В. Кислотность почв таежной и тундровой зон Европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука, 2013. 153 с.
33. Шамрикова Е.В., Груздев И.В., Пунегов В.В., Ванчикова Е.В., Ветошкина А.А. Качественный анализ водных вытяжек из подзолистых почв Республики Коми на содержание органических соединений хромато-масс-спектроскопическим методом // Вода: химия и экология. 2011. № 11. С. 58–63.
34. Шамрикова Е.В., Кубик О.С., Денева С.В., Пунегов В.В. Состав водорастворимой фракции почв побережья Баренцева моря: органический углерод и азот, низкомолекулярные компоненты // Почвоведение. 2019. № 11. С. 1322–1338.
<https://doi.org/10.1134/S0032180X19110108>
35. Яшин И.М., Атенбеков Р.А., Черноков В.А., Васнев И.И. Экологическая роль водорастворимых органических веществ в гумусообразовании и миграции в почвах таежно-лесной зоны // Известия ТСХА. 2018. № 4. С. 32–45.
36. Chen Yong-liang, Guo Yu-qiang, Han Shi-jie, Zou Chun-Yu-mei, Cheng Guo-ling. Effect of root derived organic acids on the activation of nutrients in the rhizosphere soil // J. Forest. Res. 2002. V. 13(2). P. 115–118.
37. Falsone G., Celi L., Caimi A., Simonov G., Bonifacio E. The effect of clear cutting on podzolisation and soil carbon dynamics in boreal forests (Middle Taiga zone, Russia) // Geoderma. 2012. V. 177–178. P. 27–38.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.01.036>
38. Gmach M.R., Cherubin M.R., Kaiser K., Cerri C.E.P. Processes that influence dissolved organic matter in the soil: a review // Scientia Agricola. 2020. V. 77.
<https://doi.org/10.1590/1678-992x-2018-0164>
39. Kaiser K., Kaupenjohann M., Zech W. Sorption of dissolved organic carbon in soil: effects of soil sample storage, soil-to-solution ratio, and temperature // Geoderma. 2001. V. 99. P. 317–328.
40. Kalbitz K., Solinger S., Park J.-H., Michalzik B., Matzner E. Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review // Soil Science. 2000. V. 165(4). P. 277–304.
<https://doi.org/10.1097/00010694-200004000-00001>
41. McCarthy J.F. Carbon fluxes in soil: long term sequestration in deeper soil horizons // J. of Geographical Sci. 2005. V. 15(2). P. 149–154.
<https://doi.org/10.1007/BF02872680>
42. Merilä P., Malmivaara-Lämsä M., Spetz P., Stark S., Vierikko K., Derome J., Fritze H. Soil organic matter quality as a link between microbial community structure and vegetation composition along a successional gradient in a boreal forest // Appl. Soil Ecology. 2010. V. 46(2). P. 259–267.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.08.003>
43. Nave L.E., Vance E.D., Swanston C.W., Curtis P.S. Harvest impact on soil carbon storage in temperate forest // Forest Ecology Management. 2010. V. 259. P. 857–866.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.009>
44. Qiming L., Shijie W., Hechun P., Ziyuan O. The variation of soil organic matter in a forest-cultivation sequence traced by stable carbon isotopes // Chin. J. Geochem.. 2003. V. 22(1). P. 83–88.
<https://doi.org/10.1007/BF02831548>
45. Rizinjirabake F., Tenenbaum D., Pilesjo P. Data for assessment of soil water extractable and percolation water dissolved organic carbon in watersheds // Data in Brief. 2019. V. 27(1). P. 104779.
<https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.104779>
46. Scharlemann J.P., Tanner E.V., Hiederer R., Kapos V. Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool // Carbon Manage. 2014. V. 5. P. 81–91.
<https://doi.org/10.4155/cmt.13.77>
47. Strobel B.W. Influence of vegetation on low-molecular-weight carboxylic acids in soil solution – a review // Geoderma. 2001. V. 99. P. 169–198.
[https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(00\)00102-6](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(00)00102-6)
48. Szymanski W. Quantity and chemistry of water-extractable organic matter in surface horizons of Arctic soils under different types of tundra vegetation – A case study from the Fuglebergsletta coastal plain (SW Spitsbergen) // Geoderma. 2017. V. 305. P. 30–39.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.05.038>
49. Uroz S., Buee M., Deveau A., Mieszkina S., Martin F. Ecology of the forest microbiome: Highlights of temperate and boreal ecosystems // Soil Biol. Biochem. 2016. V. 103. P. 471–488.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.09.006>
50. Zsolnay A. Dissolved organic matter: artefacts, definitions and functions // Geoderma. 2003. V. 113. P. 187–209.
[https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(02\)00361-0](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(02)00361-0)

Water-Soluble Components of Soil Organic Matter of Forest Litter in Podzolic Soils of Chronological Series of Cuttings

N. N. Bondarenko¹, E. M. Lapteva¹, E. V. Kyzuyrova¹, and E. M. Perminova¹

¹*Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167982 Russia*

**e-mail: BondNikropolNik@mail.ru*

The composition of water extracts and distribution of low-molecular-weight water-soluble organic compounds (WOC) in forest litter of native bilberry-green-moss spruce forest (TP-1) and deciduous-coniferous biocenoses of 12 (TP-2) and 43 years (TP-3), formed after clear-cut logging (middle taiga subzone, the Komi Republic) were studied using a high-temperature catalytic oxidation methods (the TOC-VCPH total carbon analyzer), gas chromatography and chromatography-mass spectrometry. It was found that forest litter on the plots TP-1 and TP-2 is characterized by a similar composition of plant residues (coniferous litter, moss destruction products). They have similar pH values of water extracts, total nitrogen (N_{tot}) and carbon content of water-soluble compounds (C_{WSC}). The Plot TP-3 differs in composition and morphology of forest litter represented by birch and aspen leaf litter of different decomposition stages, which is reflected in an increase in the content of total carbon (C_{tot}), N_{tot} , C_{WSC} , as well as a decrease in the acidity. The complex of identified LMWOC is represented by 25 compounds as 12 carboxylic acids, 9 carbohydrates, 4 alcohols. The main contribution to their composition is made by carbohydrates (hexoses). For forest litter in soils of felling sites (TP-2, TP-3), an increase in the proportion of alcohols, especially in the fermentation sub-horizon (O2), and a decrease in the proportion of sugars were observed. In the native spruce forest (TP-1), there is a well-defined tendency for the share of acids and alcohols to decrease downward the litter (in sequence O1→O2→O3), while the share of sugars increases.

Keywords: middle taiga, clearcuttings, podzolic soils, water-soluble organic compounds, low molecular weight organic acids, carbohydrates, alcohols

===== ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ПОЧВ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ =====

УДК 630*232+631.46

ПОСТПИРОГЕННОЕ ВОССТАНОВЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВЫ ИСКУССТВЕННЫХ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ В АРИДНОЙ ЗОНЕ ШИРИНСКОЙ СТЕПИ РЕСПУБЛИКИ ХАКАСИЯ

© 2024 г. В. А. Сенашова^{а, *} (<http://orcid.org/0000-0002-7083-6757>),
О. А. Сорокина^б, Г. И. Антонов^а, О. Э. Пашкеева^а, И. Д. Гродницкая^а

^аИнститут леса им. В. Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

^бКрасноярский государственный аграрный университет, пр-т Мира, 90, Красноярск, 660049 Россия

*e-mail: vera0612@mail.ru

Поступила в редакцию 29.02.2024 г.

После доработки 26.06.2024 г.

Принята к публикации 26.06.2024 г.

В прибрежной зоне озера Ши́ра (Республика Хакасия) в сорокалетних чистых культурах лиственницы сибирской, вяза приземистого и сосны обыкновенной, произрастающих на агроземе аккумулятивно-карбонатном темном легко- и среднесуглинистом (Chernozems), оценивали степень деградации почвенных микробоценозов, скорость восстановления их биологической активности после низового пожара 2015 г. Состояние почвы под лесными насаждениями исследовали с помощью физико-химических, микробиологических, энзимологических и респирометрических методов. В 2015 г. (после пожара) поступление продуктов пирогазения в почву исследуемых участков обусловило высокие значения микробной биомассы (3458 мг С/г почвы) и интенсивности микробного дыхания (12.23 мкг С–СО₂/(ч г)). В течение 2017–2019 гг. в почве всех участков, как правило, наблюдалось снижение содержания гумуса и биофильных элементов, а также замедление активности углеводного и фосфорного метаболизма. При этом в 2017 г. в связи с интенсивной минерализацией обгоревших растительных остатков была отмечена самая высокая целлюлозоразлагающая активность. К 2023 г. в почве исследуемых участков отмечали постепенное повышение содержания гумуса, увеличение общей численности микроорганизмов, содержание микробной биомассы, существенное снижение значений микробного метаболического коэффициента, что указывает на тенденцию к восстановлению функциональной активности микробоценозов. Показано, что биологическая активность почвы пожарных участков быстрее восстанавливалась относительно гарей, при этом порода древостоя влияла на основные почвенные параметры, которые различались между собой, что подтверждается анализом главных компонент.

Ключевые слова: степные пожары, искусственные посадки, почвенные микроорганизмы, химические свойства, микробная биомасса, ферментативная активность

DOI: 10.31857/S0032180X24110101, **EDN:** JONCUJ

ВВЕДЕНИЕ

Наряду с проблемами опустынивания и деградации земель пожары являются одной из ключевых проблем для степных экосистем. Пожары происходят в сообществах с различными типами растительности, но в степях они наиболее распространены и охватывают довольно значительные территории [25]. Степные пожары являются важным экологическим фактором, влияющим на состояние растительности и почвы, срок восстановления которых определяется разными специалистами от

двух месяцев до нескольких десятилетий [11, 22, 33]. Они могут оказывать как отрицательное (повышение риска развития процессов засоления, угнетение почвенного микробиома), так и положительное (обогащение элементами питания, нейтрализация кислотности, увеличение ферментативной активности почвы) влияние на экосистемы [5, 47]. Для предотвращения степных пожаров, а также для борьбы с деградацией земель и опустыниванием на эрозионно-опасных землях степных экосистем создаются устойчивые долготелетные защитные

лесные насаждения, выполняющие водоохранную и почвозащитную функции [7].

Создание лесных насаждений в степной зоне Сибири всегда сопряжено с существенным изменением экологических условий в соответствующем месте. Как правило, эти изменения являются оптимизирующими, почвоулучшающими. В то же время в степной зоне при создании искусственных лесных насаждений необходимо учитывать почвенные условия и подбирать для этих целей лесопригодные участки в связи с лимитирующими факторами — дефицитом почвенной влаги, доступных питательных веществ, а также реакцией среды и наличием легкорастворимых солей в профиле почв [17, 26, 28, 29].

В приозерной зоне озера Ши́ра Республики Хакасия в 70-х годах XX в. были созданы искусственные насаждения лиственницы сибирской (*Larix sibirica* L.), вяза приземистого (*Ulmus humilis* Gmel.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в водоохраных и рекреационных целях [30]. Вопрос взаимодействия леса с почвами всегда вызывал интерес у исследователей, позволивший установить, что даже незначительное по продолжительности воздействие лесной растительности на почву приводит к изменению ее свойств, признаков и экологических функций [10, 14]. В связи с этим указанные лесные насаждения, помимо основного назначения зеленой зоны и вышеперечисленных функций, также являлись модельными объектами для многолетних разноплановых комплексных научных исследований [31, 32].

В 2015 г. в Ширинском районе Республики Хакасия был сильный пожар, от которого в той или иной мере пострадали все приозерные посадки лесных культур и почвенный покров в этих насаждениях. Известно, что в послепожарной трансформации почвенного органического вещества главенствующая роль отводится микробным сообществам, которые принимают активное участие в циклах биогенных элементов и процессах продукции-деструкции [2, 7]. Обнаружена высокая вариабельность отклика почвенных микроорганизмов на пожар [54]. Исследователи отмечают как кратковременное увеличение численности и биомассы почвенных микроорганизмов после пожаров (в основном за счет представителей отделов *Firmicutes* и *Actinobacteria*) [6, 8, 44, 60, 39, 50], так и снижение этих показателей [43, 46], при этом указывая, что спустя несколько дней или месяцев микробная биомасса в почвах восстанавливается до исходного уровня или даже превышает его [51]. Почвенный микробиом играет заметную роль в восстановлении послепожарной экосистемы. Например, представители родов *Arthrobacter* и *Streptomyces* активно участвуют в восстановлении баланса азота в постпирогенных почвах [56].

Несмотря на активный интерес исследователей к изучению микробиомов почв, подвергшихся пирогенному воздействию, имеющиеся данные зачастую противоречивы, что, вероятно, связано с различиями не только типов исследуемых почв и географией исследований, но и с разнообразием используемых методов. В основном исследования по влиянию пожаров, в том числе в степных районах, касаются изменений растительного покрова, физико-химических свойств почв, сукцессий микробных сообществ. При этом недостаточно освещена проблема по выявлению факторов, обуславливающих темпы восстановления биологической (продукционной) активности почвы после пирогенного воздействия в искусственных фитоценозах сухостепных регионов.

Логично предположить, что в зависимости от степени повреждения огнем почвенного покрова и древесных насаждений темпы восстановления будут протекать по-разному. Вероятно, на восстановление почвы под искусственными культурами будут влиять как видовой состав древостоя, так и климатические особенности Ширинской степи.

Цель работы — оценка постпирогенного восстановления почвенных микробиомов в искусственных насаждениях лесных культур в прибрежной зоне озера Ши́ра Республики Хакасия.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований являлись почвенные микробиомы, ассоциированные с искусственными насаждениями лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), вяза приземистого (*Ulmus humilis*) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) (посадки 1975–1978 гг.). Экспериментальные насаждения древесных пород расположены в западной и юго-западной части прибрежной и водоохраной зоны озера Ши́ра (Республика Хакасия) на едином массиве, представляющем макросклон северо-восточной экспозиции крутизной 1.5°–2°.

Широкое и длительное проявление эрозионных процессов обусловили специфический характер поверхностной рыхлой толщи, являющейся почвообразующим субстратом, на котором сформировались почвы объектов исследования в Ширинской степи. Доминируют элювиальные и делювиальные комплексы выветривания коренных горных пород. Мощность плаща этих пород колеблется от нескольких сантиметров на гривах до 1 м в ложбинах и часто прерывается трудновыветриваемыми известняками, сланцами и другими породами. Почвообразующими породами являются элювиально-делювиальные красноцветные и пестроцветные суглинки и глины. Материнские породы пробных площадей представлены красноцветно-пестроцветными делювиальными глинами.

Мозаичность состава почвообразующих пород, слагающих территорию Ширинской степи, способствует формированию разнообразного почвенного покрова. Преобладающим типом почв здесь являются обыкновенные и южные черноземы, а также каштановые почвы. Почвы других типов и подтипов являются сопутствующими и участвуют в составе почвенных сочетаний и комплексов. Наиболее высоким плодородием и относительно развитым дерновым процессом отличаются обыкновенные черноземы, встречающиеся на повышенных участках Ширинской степи, покрытых лессовидными суглинками.

Южные черноземы являются вторым подтипом, господствующим на этой территории. В подтипе черноземов южных менее развитый дерновый процесс сочетается со степным и более выраженным солонцовым процессом. Поэтому южные черноземы, в отличие от обыкновенных, обладают признаками солонцеватости в верхней части почвенного профиля и — засоленности в нижней.

Из других типов почв в Ширинской степи выделяются солонцы и солончаки. Солонцы наиболее распространены среди южных черноземов. Здесь они входят в комплексный покров, образование которого обусловлено неоднородным характером почвообразующих пород и различной степенью их засоления. Ограниченное распространение имеют лугово-черноземные почвы.

Все типы почв характеризуются незначительной мощностью аккумулятивного горизонта, щебнистостью и карбонатностью профилей.

Несмотря на идентичные геоморфологические и почвенные условия при очень близком расположении пробных площадей, на данном массиве наблюдается микрокомплексность почвенного покрова, влияющая на специфику строения профилей почв и их морфологических признаков. Микрокомплексность выражается выходами коренных почвообразующих пород, формированием пятен слабозрелых малогумусных щебнистых почв, занятых, как правило, ксерофитной и петрофильной растительностью.

На целинных участках (старая залежь), расположенных в непосредственной близости или граничащих с лесными опытными насаждениями, характерны полынно-злаковые ассоциации с участием степного разнотравья (семейства *Fabaceae* (бобовые), *Compositae* (сложноцветные) и т.д.).

Посадку чистых культур хвойных осуществляли на подготовленной почве под меч Колесова в виде четырехрядных полос шириной 12 м, расстояние между которыми составляло 18 м. Расстояние между рядами в полосе — 2 м, в ряду — 1 м. При высадке саженцев вяза использовали механизированную посадку, а ширина междурядий составила 1.5 м, а шаг посадки 1 м [30]. Насаждения лиственницы и

сосны располагались параллельно береговой линии озера, а вяза — перпендикулярно (рис. 1). Расстояние до посадок от берега составило от 500 до 2500 м.

Весной 2015 г. лесные культуры вяза, лиственницы и сосны пострадали от пожара, глубина прогара почвы на отдельных участках достигала 0.8–1.5 см. В августе 2017 г. в зависимости от степени повреждения огнем в насаждениях были выделены участки гари и пожарища, при этом, согласно терминологии Курбатского [18], гари определяли как с полностью сгоревшими растениями, а пожарища — с поврежденными огнем, но продолжавшими вегетировать. Поскольку пожар повредил все лесные культуры, в качестве относительного контроля для участков лиственницы и вяза были взяты образцы почвы на целине (старая залежь), граничащей с этими посадками (верхняя часть макросклона), для участков сосны — на целине (старая залежь), прилегающей к посадкам сосны, менее всего затронутой пожаром (нижняя часть макросклона). Растительность на контрольных участках представлена травянистыми видами. Исследовали следующие варианты: **ГЛР** — гарь лиственница ризосфера, **ГЛМ** — гарь лиственница междурядье; **ГСР** — гарь сосна ризосфера, **КГС** — контроль для участка “гарь сосна ризосфера”, **ПЛМ** — пожарище лиственница междурядье, **ПЛР** — пожарище лиственница ризосфера, **ПВМ** — пожарище вяз междурядье, **ПВР** — пожарище вяз ризосфера, **КЛВ** — контроль для участков с лиственницей и вязом. Схематичное расположение пробных площадей представлено на рис. 1.

Образцы почвы для микробиологических и биохимических анализов отбирали из зоны ризосферы и между внутренними рядами посадок (в междурядьях) с глубины 0–10 см однократно в августе 2017 г. (во время закладки исследуемых участков) и с 2018 по 2023 гг. в начале, середине и конце вегетационного периода, что соотносилось со следующими фенологическими фазами развития растений: набухание/распускание почек, разворачивание листьев/летняя вегетация и осеннее расцветивание листьев [9]. Также через месяц после пожара 2015 г. и в течение вегетационного сезона (июнь, июль, сентябрь) в рамках других исследований были отобраны образцы почвы для микробиологических анализов в двух точках, которые в дальнейшем соответствовали участкам КЛВ и ПЛР.

Почву отбирали с каждого опытного участка в десятикратной повторности для составления представительного смешанного образца на каждом варианте [12].

Во время отбора образцов температуру почвы измеряли портативным термометром Hanna Checktemp1. В лабораторных условиях согласно ГОСТу 28268-89 определяли содержание влаги

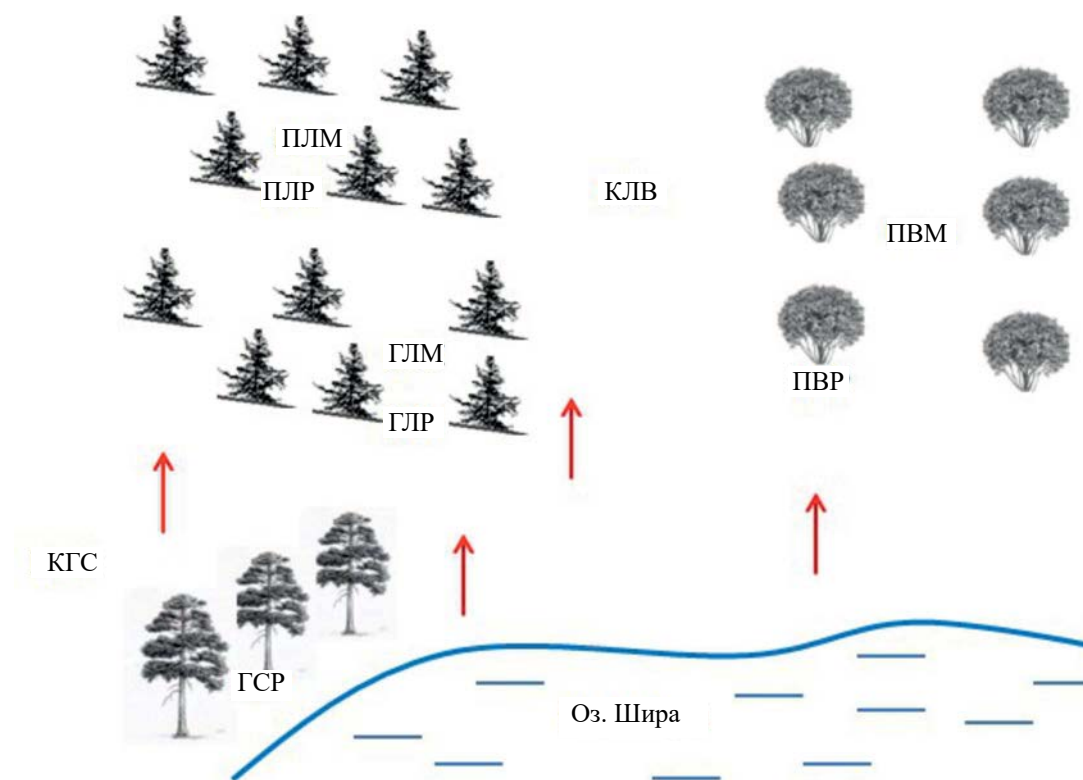


Рис. 1. Схема расположения насаждений древесных видов в прибрежной зоне оз. Шира: расстояние до посадок 500–2500 м, стрелки указывают направление движения огня, коды вариантов смотри выше.

термо-весовым методом и водородный показатель ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$) с помощью портативного потенциометра Аквилон-410 (Россия) (соотношении почва : дистиллированная вода 1 : 10).

Для определения генетической принадлежности почв гарей и пожарищ, включая контрольные участки, закладывали почвенные разрезы.

Содержание углерода органического вещества ($\text{C}_{\text{орг}}$) определяли по методу Тюрина в модификации Никитина в трехкратной повторности, валового азота ($\text{N}_{\text{вал}}$) — методом мокрого озоления в присутствии хлорной кислоты по Кьельдалю [13, 20, 23]. Аммонийную форму азота определяли колориметрическим методом с использованием реактива Несслера при длине волны 440 нм. Подвижный фосфор определяли колориметрически по Чирикову [4, 23]. Целлюлозоразлагающую способность почвы оценивали с помощью аппликационного и весового методов Мишустина и Петровой [19, 20].

Ферментативную активность почвы определяли методами Галстяна и Щербаковой [34]. С использованием фотоэлектроколориметра КФК-3-0-1 определяли активность ферментов: инвертазы, уреазы, фосфатазы с предварительным компостированием от 1 до 24 ч при температуре 30–38°C; активность пероксидазы (ПО) и полифенолоксидазы (ПФО) — с предварительным компостированием

в течение 30 мин в термостате при температуре 30°C. Активность инвертазы выражали в мг глюкозы/г почвы, уреазы — в мг $\text{N}-\text{NH}_4/\text{г}$ почвы, фосфатазы — в мг $\text{P}_2\text{O}_5/\text{г}$ почвы, пероксидазы и полифенолоксидазы — мг 1.4-бензохинона/г почвы. По соотношению ПФО/ПО рассчитывали коэффициент гумификации (K_r), позволяющий судить об интенсивности процесса минерализации гумуса.

Общую численность культивируемых микроорганизмов и соотношение долей эколого-трофических групп изучали чашечным методом Коха: на мясо-пептонном и сусле агаров учитывали гидролитиков, на крахмало-аммиачном агаре — копиотрофов, олиготрофов (в том числе олигонитрофилов) на почвенном агаре и среде Эшби, соответственно. [19, 24]. Помимо указанных групп, выявляли численность целлюлозолитических микроорганизмов на средах Гетченсона согласно ГОСТу 54653-2011 и с натрий карбоксиметилцеллюлозой (Na-КМЦ) [54]. Суть работы со средой Na-КМЦ заключалась в следующем: чашки Петри после инкубации (10–12 сут) заливали раствором красителя (конго красный) с концентрацией 1 мг/мл, выдерживали 1 ч, сливали раствор и промывали 1М раствором NaCl. Проявление целлюлозолитической активности оценивали по наличию зон обесцвечивания (просветления) питательной среды.

Численность целлюлозолитиков рассчитывали как среднее значение количества колоний, выросших на обеих средах.

Таксономическую принадлежность бактерий и грибов, выросших на питательных средах, проводили по культуральным и морфологическим характеристикам [19, 40, 45, 58] с помощью микроскопа Olympus BX43 (Япония).

Дыхательную (респирометрическую) активность микроорганизмов определяли методом субстрат-индуцированного дыхания (**СИД**) с использованием газового хроматографа Agilent 6890 N Network GC (США). СИД почвы оценивали по скорости начального максимального дыхания микроорганизмов после добавления в почву глюкозо-минеральной смеси [19]. Во флаконы (250 мл) помещали 2 г почвы (60% полной влагоемкости) и добавляли 0.1 мл глюкозо-минеральной смеси, затем герметично закрывали пробками (фиксируя время) и инкубировали 3 ч при 25°C. После инкубации пробу воздуха из флакона (2 мл) отбирали шприцем и вводили в газовый хроматограф. Базальное (фоновое) дыхание (**БД**) измеряли по скорости выделения CO₂ почвой за 24 ч инкубации при 25°C, вместо внесения раствора глюкозо-минеральной смеси вносили 0.1 мл воды. Скорость СИД и БД выражали в мкг С–CO₂/(г почвы ч) [37]. Микробную биомассу (МБ = С_{мик}) почвенного образца определяли согласно [57], путем пересчета скорости СИД по формуле:

$$C_{\text{мик}} = \text{МБ (мкг С/г)} = 50.4 \text{ СИД (мкг С–CO}_2\text{/(г ч))}.$$

Микробный метаболический коэффициент ($q\text{CO}_2$) рассчитывали как отношение БД к МБ [1, 38]. $\text{БД/МБ} = q\text{CO}_2$ (мкг С–CO₂/(мг С ч)).

Вклад микробного углерода (С_{мик}, %) в общее органическое вещество рассчитывали следующим образом: $\text{С}_{\text{мик}}(\%) = 100/\text{С}_{\text{орг}}$.

Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета программ Excel 2003, 2013. Для подтверждения различий между химическими, микробиологическими параметрами исследуемых почв использовали метод главных компонент, при обработке полученных данных – программы Statistica 12, Past 3.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общее строение профиля и морфологические признаки почв пробных площадей. Почвы объектов исследования на всех пробных площадях классифицируются:

- ствол – постпирогенные,
- отдел агрозоны,
- тип – агрозоны темные аккумулятивно-карбонатные

постпирогенные: AUra (PU)–Vca–Cca,
подтип – дисперсно-карбонатные: AUra (PU)–BCAdc–Cca.

(бывшие черноземы обыкновенные карбонатные среднегумусные маломощные легкосуглинистые).

Общее название почв: агрозоны аккумулятивно-карбонатные темные постпирогенные легкосуглинистые на красноцветно-пестроцветных делювиальных глинах [15]. По международной номенклатуре [59] исследуемые почвы относятся к Chernozems.

В верхней части склона на целинном (контрольном) участке достаточно хорошо сформирован слой дернины мощностью до 5 см, который в нижней части склона не наблюдается. В экспериментальных вариантах самая большая мощность подстилки (до 4 см) обнаружена под хвойными видами (сосной обыкновенной и лиственницей сибирской). Под насаждениями вяза узколистного мощность подстилки существенно меньше, что вполне логично (рис. 2).

Мощность постпирогенного гумусово-аккумулятивного горизонта (AUra) небольшая: от 7 до 23 см. Наименее развит этот горизонт в варианте КЛВ, а наиболее – в вариантах ПВМ, ПВР и КГС. Почва сухая, самая верхняя ее часть достаточно хорошо прокрашена гумусовыми веществами. С глубиной темная окраска значительно слабеет, оставаясь в пределах постпирогенного слоя за счет припахивания нижележащих слоев в период предыдущего сельскохозяйственного использования (конец 70-х гг. XX в.). Для этого горизонта характерна непрочная комковато-порошистая структура. Присутствие легких фракций, продуктов дефляции и переноса мелкозема придает этому слою признаки опесчаненности. Встречается дресва. Сложение рыхлое, слой сыпучий, опесчаненный легкий или средний суглинок. Не вскипает от HCl. Карбонаты в диффузной форме, как правило, обнаруживаются в подгумусовом горизонте. Верхняя граница вскипания колеблется, в среднем, на глубине от 18 до 23 см.

Иллювиально-карбонатный горизонт (Vca) небольшой мощности и залегает в среднем на глубине от 20 до 44 см. Мощность этого горизонта несколько больше на гари с лиственницей относительно других участков. Чаще всего сухой. Неоднородная окраска с преобладанием бурой, коричнево-охристой и красноватой. Встречаются сизые прослои и пятна. Уплотненный опесчаненный легкий суглинок. Неясно выраженная структура с признаками ореховатости и комковатости. Обильные карбонаты в диффузной форме, бурное вскипание от HCl. Постепенно переходит в горизонт ВСса, имеющий границы от 30 до 54 см. Мощность этого горизонта на пожарищах на 2–3 см меньше, чем в других вариантах.

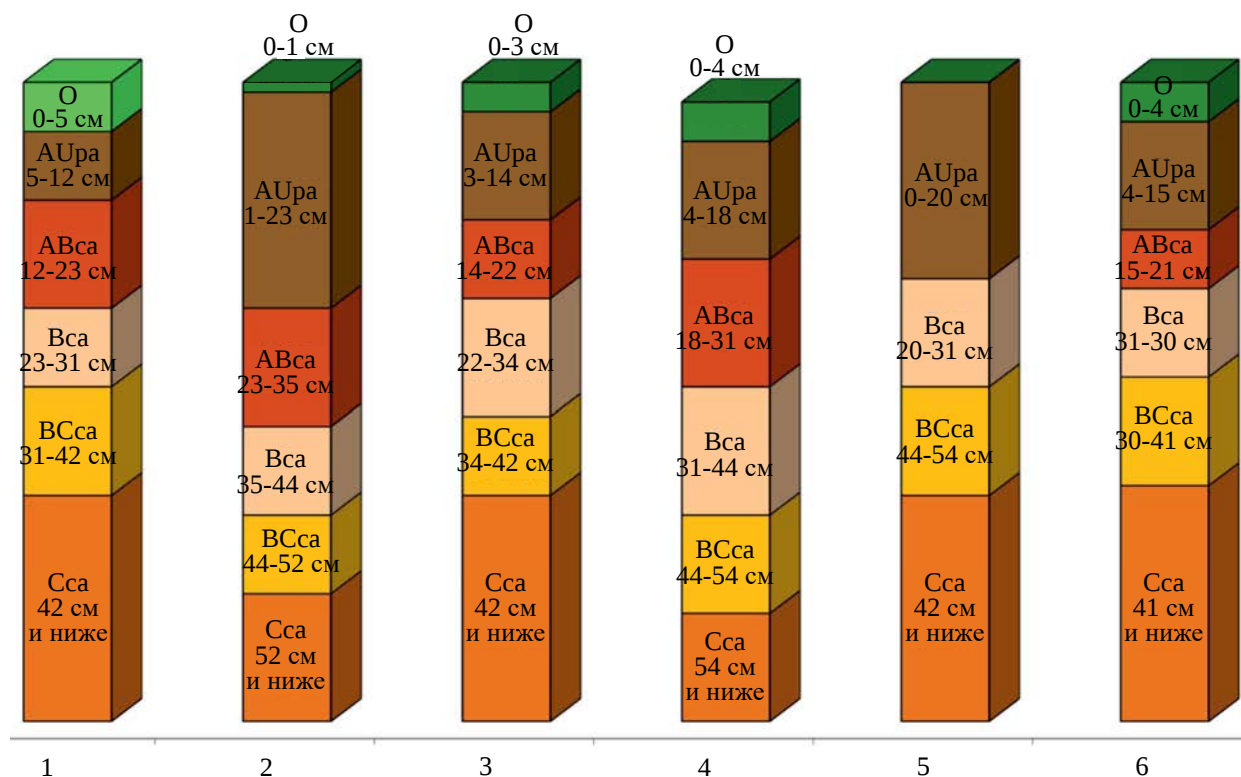


Рис. 2. Строение профилей почв под искусственными насаждениями в прибрежной зоне озера Шира: 1 – контрольный участок для вариантов с лиственницей и вязом, 2 – участок для вариантов ПВР и ПВМ, 3 – участок для вариантов ПЛР и ПЛМ, 4 – участок для вариантов ГЛР и ГЛМ, 5 – контрольный участок для варианта с сосной, 6 – участок для варианта ГСР.

Горизонт Сса (материнская почвообразующая порода) залегает в среднем на глубине 41–54 см. Более свежий или увлажненный по сравнению с вышележащими горизонтами. Окраска очень неоднородная, преимущественно красновато-коричневая с палевым оттенком и наличием желтоватых и ржаво-охристых пятен и прослоек. Плотный. Опесчаненный легкий суглинок с примесью дресвы и щебня. Корни единичные. Карбонаты обильные в диффузной форме.

Почвы объектов исследования формируются в совершенно идентичных геоморфологических условиях. Разрезы, заложенные в разных точках массива склона западной экспозиции, показали абсолютную идентичность почв, которая при полевой диагностике доказывается однотипностью строения почвенных профилей и морфологических признаков генетических горизонтов. Наблюдаемые некоторые различия мощности генетических горизонтов в профилях почв связаны с выраженностью микрорельефа, влияющего на пространственное варьирование признаков и свойств, характерное для почв Хакасии, обусловленное мерзлотными явлениями и процессами дефляции. Установлено, что почва участков пожарищ и гарей не имела принципиальных отличий.

Гидротермические и химические характеристики почвы исследуемых пробных площадей. По литературным данным, реакция среды по величине pH_{H_2O} до пожара на вершине и у подножия склона была близка к нейтральной или слабощелочной (6.8–7.9) [31]. Анализ актуальной кислотности почвенных образцов изучаемых пробных площадей показал сдвиг величины pH_{H_2O} в щелочную сторону: данный показатель колеблется в диапазоне 6.92–8.6 ед. О подщелачивании почвенного раствора после пожара известно из работ [5 39, 41]. Также дополнительным фактором увеличения щелочности почвы исследуемых участков может являться следующее. По составу вода озера Шира слабощелочная, сульфатно-хлоридная, натриево-кальциевая, с повышенным содержанием магния, соленость ее составляет 12–30 г/кг [27]. Поскольку искусственные насаждения непосредственно на береговой линии были уничтожены пожаром и вырублены, произошло увеличение воздушного переноса соледержащих водных частиц с ветром на прилегающие территории (т.е. импัลверизация солей). Полагаем, что за счет грунтовых вод соли не могли в большом количестве поступать в профиль почвы, так как восходящие токи были ослаблены из-за уничтожения

древесной растительности, которая повышала их уровень путем мощного подтягивания корневой системой.

В вегетационные периоды 2022 и 2023 гг. отмечены, соответственно, минимальные и максимальные показатели влажности и температуры почвы. При этом варианты КГС и ГСР характеризовались меньшим содержанием влаги в почвенных образцах, а КЛВ — повышенной температурой относительно других участков.

Термическое воздействие на органогенные горизонты почвы приводит к значительным изменениям в содержании соединений доступного азота и фосфора. Максимальное количество этих питательных элементов отмечается в первые месяцы после пожара [16].

Наблюдаемое уменьшение содержания гумуса, общего азота и подвижного фосфора в почве приозерных насаждений озера Ши́ра отображает постпирогенные сукцессии напочвенного покрова и почвенной биоты (табл. 2). После пожара 2015 г. за счет выгорания органического вещества (как наземных растительных остатков, так и мортмассы корней, а также мезобиоты) содержание гумуса в 2017 г. оставалось низким. Азот и фосфор, являясь биофильными элементами, входящими в состав органического вещества, также подвержены отрицательному воздействию высоких температур при пожарах. Кроме того, при этом резко подавлены процессы минерализации органического вещества за счет снижения активности почвенного микробного сообщества.

В исследованиях на протяжении восьми лет после термического воздействия наблюдается, как правило, снижение содержания аммонийного азота в 2.3–5.2 раза относительно допожарных значений, и лишь в отдельных вариантах отмечен некоторый рост этого показателя. Можно предположить, что это связано с активным потреблением аммонийного азота разросшейся травянистой растительностью на участках с гарями и непосредственно древесными растениями в процессе их восстановления после пожара на участках с пожарищами. Также в 2017 г. отмечено уменьшение значений P_2O_5 по сравнению с 2014 г. и лишь в двух вариантах (ГЛР и ПЛР) содержание подвижного фосфора превышало допожарные значения. По-видимому, на данных участках аккумулировалось большее количество золы — источника фосфора. В работе [3] также указывается на уменьшение содержания $N-NH_4$ и P_2O_5 в почвах лесных насаждений после пожара. Некоторое увеличение содержания подвижного фосфора (и даже возвращение к изначальным показателям) может говорить о начале восстановления связи растение—почва—микроорганизмы в нарушенной пожарами экосистеме. Об этом свидетельствует и увеличение содержания гумуса.

К 2023 г. постепенное повышение содержания гумуса и активизация процессов минерализации объясняются не только давностью пожара, но и возобновлением вегетирующих органов всех растений, а также оживлением деятельности мезо- и микробиоты, что положительно отражается на аккумуляции гумуса и элементов биофилов. Следует отметить, что слабый темп восстановления содержания гумуса и биофильных элементов в контрольных вариантах и под посадками сосны, возможно, связан с пролонгированным послепожарным угнетением роста наземной растительности (надземной части и корней), а также мезобиоты, у которой существенно снизилась кормовая база. Это приводит к ограниченному поступлению органических остатков в почву, снижению активности минерализации и гумификации.

Во всех вариантах отношение $C : N$ и содержание общего азота увеличивается с 2017 к 2023 гг. (кроме вариантов КГС и КЛВ соответственно). Можно предположить, что уменьшение валового и подвижного азота в почве КЛВ обусловлено как климатическим фактором, так и тем, что напочвенная растительность данного участка активнее потребляет доступные формы азота.

Биологическая активность агрозема темного аккумулятивно-карбонатного на участках гари и пожарища в приозерных насаждениях оз. Ши́ра. Микробиологическая активность почвы. В первый год (2015 г.) после пожара за счет прогорания почвы и поступивших обгоревших растительных остатков, золы и пепла на всех исследуемых участках, в том числе и в контрольных, были довольно высокие значения микробной биомассы (МБ) и интенсивности микробного дыхания (БД). Значения МБ в разные месяцы вегетационного сезона, как под насаждениями, так и в контроле, доходили до 3458 (ЛПР) и 2737 мкг С/г почвы (КЛВ), а БД — до 12.23 и 10.12 мкг $C-CO_2$ /мг С (ч г) соответственно. Высокие значения МБ связаны с присутствием С углей. Углерод микробной биомассы, безусловно, присутствует, но отделить его от С угля достаточно сложно. Известно, что недавно горевший напочвенный покров первоначально заселяется особыми группами бактерий и грибов — карботрофами, способными солибилизировать свежие угли, превращая их в коллоидные почвенные растворы, осваиваемые затем другими группами почвенных организмов [52].

Спустя два года после пожара (2017 г.) происходит частичное срабатывание/освоение углей почвенной микробиотой и растениями, и значения МБ снижаются в 15 (КЛВ) и 6 раз (ПЛР). Также на протяжении всего периода исследований, по мере минерализации продуктов пиролиза, значения МБ и БД постепенно снижались от таковых 2015 г. и менялись в зависимости, как правило, от влажности почвы ($r = 0.5-0.7$ (МБ) и $r = 0.5$ (БД)),

Таблица 1. Температура (*t*), водородный показатель (pH_{H_2O}) и влажность (*W*) в 0–10 см слое агрозома аккумулятивно-карбонатного участков гари и пожара в приозерных насаждениях озера Шира, усредненные данные по сезонам 2018–2023 гг. (после ± приведена стандартная ошибка среднего арифметического) *n* = 3

Вариант	Год исследования															
	2018		2019		2020			2021			2022			2023		
	W, %	pH	W, %	pH	W, %	pH	t, °C	W, %	pH	t, °C	W, %	pH	t, °C	W, %	pH	t, °C
ПЛМ	21.0 ± 4.3	6.9 ± 0.1	17.7 ± 1.6	8.1 ± 0.4	12 ± 1.9	8.0 ± 0.2	15.5 ± 3.9	13.0 ± 5.6	7.2 ± 0.2	17.0 ± 6.0	12.6 ± 3.4	7.9 ± 0.6	16.7 ± 1.4	20.6 ± 12.5	7.9 ± 0.2	18.1 ± 1.1
	20.4 ± 4.1	7.0 ± 0.0	19.9 ± 4.0	7.8 ± 0.2	12.0 ± 1.3	7.9 ± 0.0	17.0 ± 4.2	12.9 ± 4.0	7.2 ± 0.1	17.7 ± 5.5	13.0 ± 2.3	7.5 ± 0.4	15.0 ± 2.1	20.3 ± 11.9	7.7 ± 0.3	18.3 ± 1.4
ГЛМ	22.1 ± 3.9	7.2 ± 0.0	20.1 ± 4.9	7.9 ± 0.7	14.0 ± 2.1	8.4 ± 0.37	17.5 ± 4.6	16.9 ± 2.3	7.3 ± 0.2	16.9 ± 4.7	19.6 ± 4.4	7.7 ± 0.4	13.6 ± 2.4	26.3 ± 9.6	7.3 ± 0.3	17.1 ± 1.5
ГЛР	20.3 ± 2.8	7.1 ± 0.0	19.6 ± 4.6	7.4 ± 0.2	18.0 ± 1.1	7.3 ± 0.1	17.0 ± 4.2	17.3 ± 4.9	6.9 ± 0.2	16.0 ± 4.6	16.1 ± 7.6	7.4 ± 0.5	13.7 ± 2.8	25.8 ± 10.5	7.0 ± 0.5	17.8 ± 1.6
ПВМ	19.7 ± 3.9	7.0 ± 0.0	21.0 ± 2.1	8.4 ± 0.6	19.0 ± 1.1	8.6 ± 0.2	16.0 ± 3.5	17.6 ± 5.1	7.4 ± 0.1	17.3 ± 5.7	14.9 ± 5.7	7.8 ± 0.6	16.1 ± 2.2	23.0 ± 10.4	8.0 ± 0.2	17.1 ± 1.1
ПВР	20.8 ± 3.7	7.0 ± 0.0	21.0 ± 1.5	8.3 ± 0.6	18.0 ± 0.7	8.6 ± 0.2	15.5 ± 3.2	14.7 ± 4.9	7.2 ± 0.2	15.0 ± 5.0	14.6 ± 6.4	7.7 ± 0.5	15.0 ± 2.5	23.2 ± 10.5	7.8 ± 0.3	16.7 ± 1.0
КЛВ	18.8 ± 3.9	7.0 ± 0.0	16.7 ± 2.2	7.6 ± 0.3	14.3 ± 0.1	7.2 ± 0.2	18.0 ± 4.2	15.4 ± 4.9	6.8 ± 0.2	19.0 ± 6.8	15.3 ± 5.4	6.9 ± 0.3	17.2 ± 2.4	20.1 ± 8.7	7.1 ± 0.5	19.4 ± 1.3
ГСР	12.7 ± 5.0	7.1 ± 0.0	8.7 ± 2.8	7.5 ± 0.5	10.7 ± 0.3	8.0 ± 0.2	15.5 ± 3.9	15.7 ± 8.6	6.9 ± 0.2	15.8 ± 4.5	8.7 ± 4.2	7.6 ± 0.3	14.7 ± 2.1	18.5 ± 11.0	7.5 ± 0.3	17.5 ± 1.2
КГС	13.6 ± 1.6	7.1 ± 0.0	10 ± 1.2	7.5 ± 0.5	9.5 ± 1.1	7.6 ± 0.3	15.5 ± 3.9	10.5 ± 5.1	7.1 ± 0.3	16.0 ± 4.4	8.9 ± 2.8	7.3 ± 0.2	14.9 ± 2.5	21.3 ± 10.7	7.4 ± 0.4	16.5 ± 1.9
Среднее	18.8 ± 1.2	7.1 ± 0.0	17.2 ± 1.7	7.9 ± 0.1	14.2 ± 1.2	7.9 ± 0.2	16.4 ± 0.4	14.9 ± 0.8	7.1 ± 0.1	16.74 ± 0.4	13.7 ± 1.2	7.5 ± 0.1	15.2 ± 0.4	22.1 ± 0.9	7.5 ± 0.1	17.6 ± 0.3

Примечание. Коды вариантов описаны в разделе Объекты и методы, температуру почвы определяли с 2020 по 2023 гг.

Таблица 2. Свойства почв участков гари и пожарища в приозерных насаждениях озера, (после $\pm$ приведена стандартная ошибка среднего арифметического), $n = 3$

Вариант	Год отбора	Гумус, %	$C_{орг}$, %	$N_{общ}$, мг/100 г почвы	C : N	$N-NH_4$, мг/100 г почвы	P_2O_5 , мг/кг почвы
КГС	2014	9.1	—	—	—	9.2	104.4
	2017	2.4	1.3 ± 0.0	88.4 ± 2.3	15.8	2.8 ± 0.6	18.0 ± 0.4
	2023	3.9	2.2 ± 0.1	121.4 ± 3.0	11.3	2.1 ± 0.2	22.7 ± 0.6
ГСП	2014	6.6	—	—	—	13.7	53.4
	2017	2.3	1.4 ± 0.0	105.3 ± 2.5	13.0	2.1 ± 0.3	16.1 ± 0.3
	2023	2.4	1.4 ± 0.1	123.8 ± 2.7	18.0	2.3 ± 0.1	25.0 ± 0.3
ГЛМ	2014	4.2	—	—	—	6.3	51.1
	2017	2.3	1.4 ± 0.0	100.3 ± 2.5	13.6	3.9 ± 0.6	44.1 ± 0.7
	2023	2.8	1.6 ± 0.1	114.8 ± 4.1	14.2	2.3 ± 0.1	50.4 ± 1.2
ГЛР	2014	4.2	—	—	—	6.3	51.1
	2017	2.1	1.2 ± 0.0	96.9 ± 2.2	12.8	3.2 ± 0.6	66.9 ± 2.8
	2023	3.1	1.8 ± 0.1	118.9 ± 4.4	15.0	2.5 ± 0.3	52.1 ± 6.7
ПЛМ	2014	4.2	—	—	—	6.3	51.1
	2017	2.3	1.3 ± 0.0	110.7 ± 1.0	12.0	2.2 ± 0.2	31.0 ± 1.9
	2023	3.3	1.9 ± 0.1	117.7 ± 0.9	16.5	2.8 ± 0.7	51.1 ± 4.3
ПЛР	2014	4.2	—	—	—	6.3	35.1
	2017	2.3	1.4 ± 0.0	104.7 ± 2.3	13.0	4.3 ± 0.1	48.3 ± 2.5
	2023	3.5	2.0 ± 0.1	118.3 ± 3.9	17.0	2.3 ± 0.1	48.3 ± 3.0
ПВМ	2014	5.6	—	—	—	8.5	58.7
	2017	2.6	1.5 ± 0.1	93.4 ± 2.1	16.3	2.9 ± 0.4	29.4 ± 0.9
	2023	3.5	2.0 ± 0.1	115.2 ± 3.2	17.7	2.6 ± 0.6	28.5 ± 0.8
ПВР	2014	5.6	—	—	—	8.5	58.7
	2017	2.7	1.6 ± 0.1	116.0 ± 2.7	13.4	2.7 ± 0.4	33.9 ± 2.3
	2023	3.6	2.1 ± 0.1	119.4 ± 3.4	17.5	2.4 ± 0.6	33.0 ± 1.1
КЛВ	2014	7.3	—	—	—	9.4	74.9
	2017	2.4	1.4 ± 0.0	113.5 ± 4.6	12.3	3.0 ± 0.3	32.7 ± 3.7
	2023	2.6	1.5 ± 0.0	68.0 ± 3.7	22.0	1.8 ± 0.2	17.2 ± 0.4

Примечание. Данные за 2014 г. приведены по [32], прочерк — не определяли.

pH ($r = 0.78-0.86$ (МБ)) и вида древостоя (рис. 3а). В 2017–2018 гг. на поверхности почвы участков оставалось еще достаточно много неразложившихся обгорелых растительных остатков, что отражалось на содержании микробной биомассы и интенсивности микробного дыхания. В засушливом 2022 г. отмечали самые низкие значения почвенной влажности, а содержание МБ было уменьшено (в среднем 240 мкг С/г почвы) по сравнению с таковыми в 2021 и 2023 гг. На протяжении

послепожарных лет исследований наибольшие значения микробной биомассы отмечены в 2020 и 2023 гг. (в среднем 840 и 862 мкг С/г почвы). Содержание $C_{орг}$ с 2017 по 2023 гг. увеличилось в среднем в 1.32 раза. Однако доля $C_{мик}$ в $C_{орг}$ не изменилась за этот период и составила в среднем 0.024%.

Интенсивность микробного дыхания изменялась в зависимости от давности пожара от 16–4.4 до 2.3–3.5 мкг С–CO₂/(г ч) под разными вариантами. Значения микробного метаболического

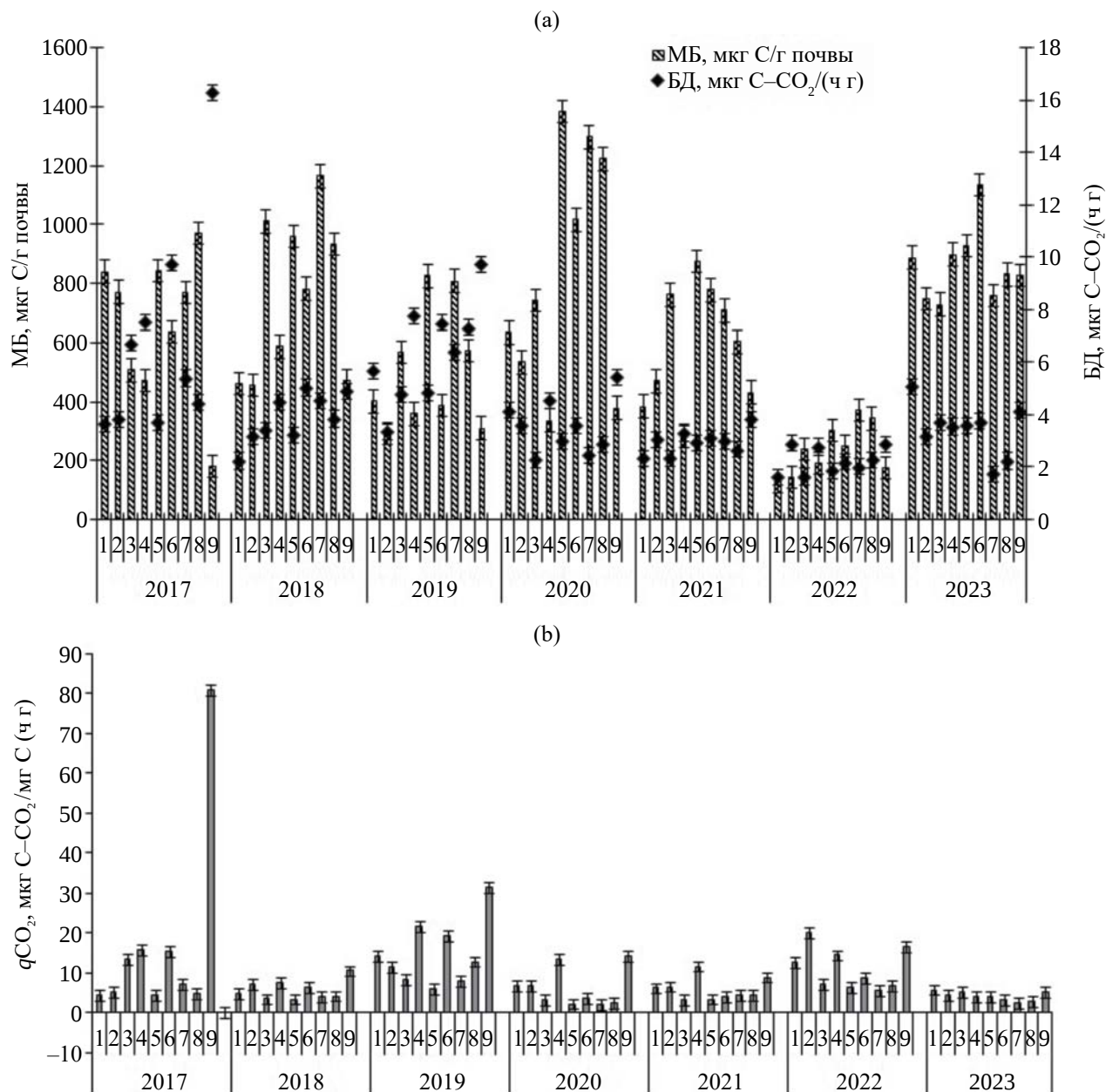


Рис. 3. Содержание микробной биомассы (МБ) и интенсивность базального дыхания (БД) (а) и динамика изменений значений микробного метаболического коэффициента ($q\text{CO}_2$) (б) в почве участков гари и пожарища в прибрежной зоне озера Ши́ра (средние сезонные значения 2018–2023 гг.). По горизонтальной оси обозначены варианты исследования: 1 – КГС, 2 – ГСР, 3 – ГЛМ, 4 – ГЛР, 5 – ПЛМ, 6 – ПЛР, 7 – ПВМ, 8 – ПВР, 9 – КЛВ.

коэффициента оставались высокими в течение периода исследований, например, в варианте КЛВ в 2017 г. значение $q\text{CO}_2$ достигало $80 \text{ мкг С-CO}_2/(\text{г С ч})$. В среднем, в разные годы значения $q\text{CO}_2$ варьировали в широких пределах ($9\text{--}15 \text{ мкг С-CO}_2/(\text{г С ч})$), а в 2023 г. отмечали наименьшие их значения ($2\text{--}5 \text{ мкг С-CO}_2/(\text{г С ч})$) (рис. 3б). Полагаем, что к 2023 г. в функционировании микробных сообществ в почве под лесными насаждениями наметилась тенденция к восстановлению. Судя по резким

колебаниям микробного метаболического коэффициента из сезона в сезон, микробные сообщества еще не восстановились до своей эколого-физиологической нормы.

Развитие и функционирование микробиомов в почве под лесными культурами также зависели от степени прогорания, количества обгоревших растительных остатков и вида древостоя. Максимальные значения общей численности микроорганизмов отмечены в 2021 и 2023 гг., где они колебались

от 28.19 ± 0.43 до 29.14 ± 0.6 млн КОЕ/г почвы (варианты ЛПМ и ЛГМ соответственно). Минимальные значения общей численности микроорганизмов приходятся на 2022 г., как и содержание МБ. Следует отметить, что данный год характеризовался наименьшими значениями температуры и содержания влаги в почве. Как указывалось выше, авторы располагают рядом данных по участкам КЛВ и ПЛР, полученным после пожара 2015 г. Средние значения общей численности микроорганизмов за вегетационный период 2015 г. были в целом сопоставимы с таковыми показателями 2018–2023 гг., и лишь в отдельные годы превышали в 2.4 (КЛВ) и 1.7 (ПЛР) раза. Однако для послепожарного года характерно безусловное доминирование представителей порядка *Actinomycetales* в почвенном микробном сообществе на протяжении всех месяцев вегетации, что подтверждается работами других исследователей [6, 36, 39, 56]. Доля актиномицетов в 2015 г. колебалась от 65.6 до 84 % от общей микробной численности, средние же значения за сезон составили 75.4 и 80% (табл. 3). Их преобладание в почве изучаемых вариантов (кроме КЛВ) отмечено и в 2017–2018 гг. В дальнейшем, как правило, доминировали неспоровые бактерии, доля которых в варианте КГС в 2020 г. достигала 81.8% от общей численности. Доля споровых бактерий находилась в пределах 11.8–41%. Самой малочисленной группой микроорганизмов были грибы 0.5–15.7%, встречавшиеся преимущественно в гифальной форме (дрожжи отмечались крайне редко).

В работе [6] показано, что после верховых пожаров в сосновых лесах в почвенном микробном сообществе резко возрастает доля кокковидных бактерий рода *Micrococcus* Cohn. Согласно ранее полученным данным в почве Ширинской степи в 2015 г. средняя доля указанных кокков в вариантах КЛВ и ПЛР составила 21.1 и 0.4% соответственно от общей численности микроорганизмов. В 2017 г. эти цифры снизились до 0.01 и 0.08% соответственно. В 2023 г. *Micrococcus* sp. не выявлялся.

Некоторые исследователи указывают на рост численности грамположительных бактерий отдела *Firmicutes* в постпирогенных почвах [39, 50]. Проведенные исследования в условиях степи свидетельствуют о противоположном: в первый год после пожара доля таких бактерий на участках КЛВ и ПЛР составляла 4.4–3.4% от общей численности, а к 2017 г. увеличилась в 3.9–4.5 раза соответственно.

В бактериальном комплексе почв споровые бактерии представлены родом *Bacillus* Cohn. (*Bacillus mesentericus* Trevisan, *B. mycoides* Flügge, *B. subtilis* Ehrenberg Cohn.), неспоровые – *Pseudomonas* Migula, *Serratia* Bizio, а кокковидные бактерии – родом *Micrococcus* Cohn. Среди актиномицетов встречались преимущественно представители рода *Streptomyces* Waksman and Henrici. Выявленные микромицеты принадлежали к следующим

родам: *Acremonium* Link., *Aspergillus* P. Micheli ex Haller, *Apiotrichum* Stautz (= *Hyalodendron* Diddens), *Cladosporium* Link, *Doratomyces* Corda, *Fumago* Pers., *Mortierella* Coem, *Mucor* Fresen, *Oidiodendron* Robak., *Paecilomyces* Bainier., *Penicillium* Link., *Phialophora* Melder, *Sarocladium* W. Gams & D. Hawksw (= *Cephalosporium* Corda), *Sphaerostilbella* (Henn.) Sacc. & D. Sacc., *Trichoderma* Pers., *Verticillium* Nees. Зачастую в почвенных образцах к концу вегетации увеличивалась доля грибов родов *Trichoderma* и *Penicillium* – активных деструкторов растительных остатков, увеличение мортмассы которых связано с отмирающим травяным покровом [21, 42, 48].

Изучение целлюлозолитических микроорганизмов показало, что их численность колебалась в пределах 0.2–1.97 млн КОЕ/г почвы. В первые годы после пожара помимо актиномицетов, доля которых достигала 99.96%, другие целлюлозолитические бактерии не обнаружены. Доля грибов в гифальной форме колебалась от 0.04 до 2.9% от общей численности всех целлюлозолитиков. В 2023 г. доля актиномицетов незначительно снизилась (до 93.7%), а других бактерий – увеличилась до 11%. Среди грибов доминировали представители отдела *Zygomycota*, в частности *Mortierella* sp. Также отмечены представители родов *Aspergillus*, *Doratomyces* Corda, *Fumago* Pers., *Penicillium*, *Stachybotrys* Corda, *Trichoderma*.

Анализ эколого-трофических групп микроорганизмов (ЭТГМ) показал, что на протяжении периода исследований на всех участках доминировали олиготрофные формы (включая олигонитрофиллов), доля которых находилась в пределах 55–76%. Содоминантами, как правило, выступали копиотрофы (8–33%), реже – гидролитики (8.2–29.6%) (табл. 4). Наблюдали также изменения в таксономическом составе внутри ЭТГМ. Так, в летние месяцы непосредственно после пожара (2015 г.) преобладающей группой микроорганизмов для всех ЭТГМ являлись актиномицеты, доля которых колебалась от 43% (гидролитики) до 89% (копиотрофы). Подобная ситуация наблюдалась в 2018 г. среди олиготрофных и копиотрофных форм, с последующим доминированием неспоровых и споровых бактерий. Установленные изменения качественного состава почвенного микробосообщества на фоне относительно сопоставимых численных показателей характерны для постпирогенного состояния экосистемы, когда многие ее свойства восстановились, но структура бактериального сообщества может отличаться от первоначальной [49].

Все изменения в постпирогенном микробосообществе, несомненно, обусловлены комплексом факторов, таких как: устойчивость к высоким температурам и способность формировать покоящиеся формы, необходимые для переживания неблагоприятных условий; наличием полифункционального ферментного аппарата, позволяющего быстро

Таблица 3. Представленность основных групп микроорганизмов на участках гари и пожарища в прибрежной зоне озера Шира, усредненные данные за 2018–2023 гг., %

Микроорганизмы	Вариант								
	КЛВ	ПВМ	ПВР	ПЛМ	ПЛР	ГЛМ	ГЛР	КГС	ГСР
2017									
Споровые бактерии	17.3 (4.4)	20.6	20.5	20.1	15.2 (3.4)	21.1	21.5	21.1	13.0
Неспоровые бактерии	33.5 (16.6)	32.9	39.2	39.3	47.4 (14.4)	35.4	36.4	39.1	40.0
Актиномицеты	47.7 (75.4)	45.2	38.9	39.4	35.4 (80)	41.9	38.4	36.6	42.8
Грибы	1.4 (3.6)	1.2	1.4	1.1	1.9 (2.2)	1.5	3.7	3.3	4.2
2018									
Споровые бактерии	19.2	14.1	18.6	11.8	22.4	20.1	18.3	13.9	15.2
Неспоровые бактерии	42.2	37.4	31.2	41.0	24.9	29.6	36.4	36.9	36.2
Актиномицеты	37.2	55.4	49.2	46.0	51.1	48.6	43.6	46.5	43.8
Грибы	1.4	1.1	1.0	1.2	1.6	1.7	1.7	2.7	4.8
2019									
Споровые бактерии	11.9	22.9	21.9	22.4	20.2	29.8	24.1	20.3	27.7
Неспоровые бактерии	60.5	48.2	36.4	34.3	39.4	37.9	46.9	50.7	38.7
Актиномицеты	26.7	28.3	40.5	42.1	38.6	30.7	25.9	27.3	25.7
Грибы	0.9	0.6	1.2	1.2	1.8	1.6	3.1	1.7	7.9
2020									
Споровые бактерии	24.7	18.0	18.6	20.4	37.2	21.9	21.5	15.5	19.3
Неспоровые бактерии	54.4	57.4	56.5	41.5	27.4	59.4	65.3	81.8	72.8
Актиномицеты	20.3	23.8	24.0	36.6	33.6	17.8	10.4	2.2	6.8
Грибы	0.6	0.6	0.9	1.5	1.8	0.9	2.8	0.5	1.1
2021									
Споровые бактерии	13.0	21.9	15.8	27.2	28.4	22.4	19.7	25.6	41.0
Неспоровые бактерии	69.6	49.8	52.2	60.0	33.5	57.7	56.4	70.3	49.5
Актиномицеты	16.8	27.5	31.0	11.9	35.4	18.5	21.9	3.6	5.2
Грибы	0.6	0.8	1.0	0.9	2.7	1.4	2.0	0.5	4.3
2022									
Споровые бактерии	13.0	13.8	12.5	17.8	13.9	15.5	22.1	22.3	17.9
Неспоровые бактерии	38.5	41.6	51.7	32.7	40.4	53.9	34.4	40.7	46.4
Актиномицеты	44.9	43.7	33.1	33.8	42.3	27.4	40.2	36.3	28.8
Грибы	3.6	0.9	2.7	15.7	3.4	3.2	3.3	0.7	6.9
2023									
Споровые бактерии	24.6	24.5	27.8	41.7	16.0	27.8	18.9	21.5	18.5
Неспоровые бактерии	52.6	43.3	40.2	30.5	43.7	58.3	56.5	65.8	67.5
Актиномицеты	21.4	31.3	30.6	26.8	37.5	13.2	22.8	12.1	10.8
Грибы	1.4	0.9	1.4	1.0	2.8	0.7	1.8	0.6	3.2

Примечание. В скобках приведены данные за 2015 г.

Таблица 4. Представленность эколого-трофических групп микроорганизмов на участках гари и пожарища в прибрежной зоне озера Шира, усредненные данные за 2018–2023 гг., %

Эколого-трофические группы микроорганизмов	Вариант								
	КЛВ	ПВМ	ПВР	ПЛМ	ПЛР	ГЛМ	ГЛР	КГС	ГСП
2017									
Гидролитики	10.7 (11.9)	18.6	7.7	8.9	18.1 (19.9)	12.4	23.7	16.9	13.6
Копиотрофы	13.3 (17.9)	14.1	22.0	27.6	12.8 (19.8)	19.1	8.0	18.5	16.3
Олиготрофы	76.0 (70.2)	67.3	70.3	63.4	69.1 (66.3)	68.5	68.3	64.6	70.1
2018									
Гидролитики	18.6	20.7	13.6	17.8	24.0	17.4	19.4	13.4	15.5
Копиотрофы	21.6	24.6	21.8	21.8	21.1	24.6	17.1	26.1	20.9
Олиготрофы	59.8	54.7	64.6	60.4	54.9	58.0	63.5	60.5	63.6
2019									
Гидролитики	8.2	15.0	16.0	15.4	15.4	15.0	19.7	16.6	19.7
Копиотрофы	24.2	28.6	28.5	27.7	29.4	32.6	22.4	21.1	25.8
Олиготрофы	67.6	56.4	55.5	56.9	55.2	52.4	57.9	62.3	54.5
2020									
Гидролитики	9.5	13.9	14.3	15.8	17.2	10.8	18.9	19.8	19.2
Копиотрофы	28.6	19.8	18.8	24.1	27.8	24.7	18.8	25.3	15.7
Олиготрофы	61.9	66.3	66.9	60.1	55.0	64.5	62.3	54.9	65.1
2021									
Гидролитики	18.3	10.0	12.9	20.6	16.5	19.0	20.5	15.9	23.6
Копиотрофы	19.5	27.7	24.4	17.9	26.1	18.4	21.5	31.7	30.3
Олиготрофы	62.2	62.3	62.7	61.5	57.4	62.6	58.0	52.4	46.1
2022									
Гидролитики	17.7	14.1	18.4	22.7	12.5	13.3	10.8	18.6	19.5
Копиотрофы	14.1	15.7	19.5	14.4	13.7	20.9	21.4	18.1	12.8
Олиготрофы	68.2	70.2	62.1	62.9	73.8	65.8	67.8	63.3	67.7
2023									
Гидролитики	15.9	10.3	21.3	28.7	11.6	10.0	12.3	29.6	10.8
Копиотрофы	20.6	27.4	19.9	16.7	20.0	22.3	19.4	22.0	16.7
Олиготрофы	63.5	62.3	58.8	54.6	68.4	67.7	68.3	48.4	72.5

Примечание. В скобках приведены данные за 2015 г.

адаптироваться к изменению концентрации питательных веществ, переходить на другие источники питания и функционировать при снижении их доступности.

Ферментативная активность почвы экспериментальных участков. Активность гидролитических ферментов под разными культурами варьировала в

течение пяти лет. Активность фосфатазы и инвертазы медленно нарастала с 2019 (0.22 и 29.2 мг/г) по 2021 годы (2.73 и 99.6 мг/г соответственно), при этом участки с гаями характеризовались меньшими показателями активности данных ферментов относительно пожарищ (табл. 5). Пик активности фермента углеводного обмена инвертазы, осуществляющего метаболизм сахаров, приходился на

Таблица 5. Активность ферментов почвы участков гари и пожарища в приозерных насаждениях озера Шира, усредненные данные за 2019–2023 гг. (после $\pm$ приведена стандартная ошибка среднего арифметического), $n = 3$

Код варианта	Гидролитические			Окислительно-восстановительные		Коэффициент гумификации, Кг
	уреаза, мг N-NH ₄ / г почвы	фосфатаза, мг P ₂ O ₅ / г почвы	инвертаза, мг глюкозы/ г почвы	полифенол-оксидаза	пероксидаза	
				мг 1.4 – бензохинона/г почвы		
2019						
КГС	2.0 ± 0	0.4 ± 0.1	61.2 ± 22	0.8 ± 0	0.8 ± 0.1	0.9
ГСР	2.5 ± 0.4	0.2 ± 0	38.4 ± 4.9	0.5 ± 0.1	1.2 ± 0.4	0.4
ГЛМ	1.9 ± 0.1	0.3 ± 0	29.2 ± 12.7	0.5 ± 0.1	1.2 ± 0.1	0.4
ГЛР	1.4 ± 0.5	0.5 ± 0	51.6 ± 9.4	1.2 ± 1.2	1.2 ± 0.2	1.0
ПЛМ	1.8 ± 0	0.7 ± 0.2	60.3 ± 13.9	0.8 ± 0.1	1.0 ± 0.1	0.8
ПЛР	1.6 ± 0.2	0.8 ± 0.2	66.3 ± 8.6	1.1 ± 0.1	0.9 ± 0	1.3
ПВМ	1.2 ± 0	0.6 ± 0.2	66.3 ± 2.2	1.2 ± 0.1	0.9 ± 0	1.4
ПВР	1.8 ± 0.5	0.7 ± 0	68.8 ± 9.2	1.0 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.3
КЛВ	2.1 ± 0.5	0.6 ± 0	60.6 ± 8.1	1.0 ± 0.1	0.8 ± 0	1.3
2020						
КГС	1.4 ± 0.3	1.1 ± 0.3	73.9 ± 2.7	1.3 ± 0.3	1.0 ± 0.1	1.2
ГСР	1.8 ± 0.8	0.7 ± 0.3	63.7 ± 3.4	1.0 ± 0.1	0.9 ± 0.1	0.8
ГЛМ	1.5 ± 0.6	0.9 ± 0.2	54.4 ± 10.6	1.1 ± 0.3	0.9 ± 0.1	0.9
ГЛР	1.5 ± 0.6	0.6 ± 0.1	52.3 ± 5.8	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.2
ПЛМ	1.5 ± 0.5	1.1 ± 0.5	58.6 ± 3.7	1.4 ± 0.4	1.1 ± 0.1	1.1
ПЛР	1.8 ± 0.6	1.2 ± 0.5	65.9 ± 1.4	1.3 ± 0.4	1.1 ± 0.1	1.3
ПВМ	1.7 ± 0.5	0.8 ± 0.4	65.2 ± 2.0	1.6 ± 0.2	1.3 ± 0.2	1.3
ПВР	1.8 ± 0.6	1.4 ± 0.3	76.1 ± 5.0	1.5 ± 0.2	1.2 ± 0.1	1.3
КЛВ	1.5 ± 0.4	1.2 ± 0.4	74.9 ± 19.7	1.3 ± 0.3	1.2 ± 0.1	1.3
2021						
КГС	2.1 ± 0.2	2.7 ± 0.2	76.3 ± 7.5	2.4 ± 0.7	2.3 ± 0.9	1.1
ГСР	2.0 ± 0.1	1.5 ± 0.3	91.3 ± 4.4	1.8 ± 1.0	1.8 ± 1.0	1.0
ГЛМ	2.6 ± 0.1	2.4 ± 0.3	85.2 ± 6.4	1.8 ± 0.9	1.8 ± 1.0	1.1
ГЛР	2.3 ± 0.3	2.5 ± 0	84.8 ± 6.4	2.4 ± 0.8	2.5 ± 0.8	1.0
ПЛМ	2.6 ± 0.4	1.9 ± 0	99.6 ± 2.0	2.1 ± 0.5	2.0 ± 0.5	1.0
ПЛР	2.6 ± 0	2.4 ± 0.2	87.1 ± 3.9	2.7 ± 0.7	2.8 ± 0.7	1.9
ПВМ	1.9 ± 0.2	1.6 ± 0.1	71.4 ± 10.9	2.8 ± 0.7	2.9 ± 0.8	1.0
ПВР	2.5 ± 0.2	2.5 ± 0.3	76.8 ± 2.0	2.5 ± 0.9	2.5 ± 1.0	1.0
КЛВ	1.7 ± 0.3	2.6 ± 0.3	69.5 ± 1.2	2.5 ± 0.8	2.5 ± 0.8	1.0
2022						
КГС	4.4 ± 0.1	1.5 ± 0.1	49.4 ± 5.2	0.6 ± 0	0.7 ± 0	0.9
ГСР	4.8 ± 0.1	1.5 ± 0.2	54.8 ± 13.4	0.9 ± 0.3	1.1 ± 0.4	0.8
ГЛМ	5.4 ± 0.2	2.0 ± 0.3	55.2 ± 9.6	1.4 ± 0	1.7 ± 0.1	0.8

Окончание табл. 5.

Код варианта	Гидролитические			Окислительно-восстановительные		Коэффициент гумификации, Кг
	уреаза, мг N-NH ₄ / г почвы	фосфатаза, мг P ₂ O ₅ / г почвы	инвертаза, мг глюкозы/ г почвы	полифенол-оксидаза	пероксидаза	
				мг 1.4 – бензохинона/г почвы		
ГЛР	5.4 ± 0.1	2.0 ± 0.2	56.9 ± 8.2	1.4 ± 0.1	1.7 ± 0	0.8
ПЛМ	5.3 ± 0.1	1.7 ± 0.4	52.5 ± 0.1	1.4 ± 0	1.7 ± 0.1	0.8
ПЛР	6.1 ± 0.3	1.7 ± 0.1	53.3 ± 4.4	1.6 ± 0.1	1.9 ± 0.2	0.8
ПВМ	5.8 ± 0	1.8 ± 0.3	65.2 ± 1.4	1.3 ± 0	1.6 ± 0.1	0.8
ПВР	5.7 ± 0.6	1.6 ± 0.4	55.8 ± 15.1	1.4 ± 0.1	1.5 ± 0.4	1.0
КЛВ	4.4 ± 0.3	1.6 ± 0.2	66.1 ± 3.4	1.4 ± 0.3	1.4 ± 0.3	1.0
2023						
КГС	1.1 ± 0.2	2.4 ± 0.7	55.3 ± 18.0	1.0 ± 0.4	1.1 ± 0	0.9
ГСР	1.0 ± 0.2	1.3 ± 0.2	56.0 ± 13.7	1.4 ± 0.5	1.1 ± 0	1.3
ГЛМ	1.1 ± 0.1	2.4 ± 1.0	79.8 ± 1.9	1.1 ± 0.3	1.3 ± 0.1	0.9
ГЛР	0.9 ± 0	2.9 ± 0.5	78.6 ± 4.4	1.1 ± 0.4	1.4 ± 0.1	0.9
ПЛМ	1.0 ± 0	2.2 ± 0.1	78.5 ± 4.2	1.4 ± 0.5	1.6 ± 0	0.1
ПЛР	0.9 ± 0.1	2.3 ± 0.2	67.8 ± 2.9	1.2 ± 0.4	1.3 ± 0	0.9
ПВМ	0.9 ± 0.1	2.1 ± 0.6	83.7 ± 5.6	1.3 ± 0.5	1.2 ± 0.1	1.1
ПВР	1.0 ± 0.1	2.2 ± 0.8	76.3 ± 3.0	1.2 ± 0.4	1.3 ± 0.1	1.0
КЛВ	1.2 ± 0.3	2.2 ± 0.5	48.6 ± 8.9	0.7 ± 0.2	0.9 ± 0	0.8

2021 год и колебался в пределах 71.4–99.5 мг/г (варианты ПВМ и ПЛМ соответственно). Пик активности фермента фосфорного метаболизма – фосфатазы – приходился на 2023 г. с максимальными значениями в варианте ГЛР (почти до 3 мг/г). Обращает внимание, что 2021 и 2023 гг. характеризуются также наибольшими значениями общей численности микроорганизмов, о чем упоминалось выше.

Инвертаза как внеклеточная, так и связанная с микроорганизмами, всегда присутствует в почве как промежуточный продукт разложения органических веществ. В течение трех лет после пирогенного воздействия с помощью реакций поликонденсации и полимеризации происходило активное разложение микроорганизмами как специфических гумусовых веществ, так и неспецифических органических соединений в виде белков, аминокислот и фрагментов целлюлозы, что отражает активность инвертазы в исследуемой почве. К 2022 г. почвенная система начинает восстанавливаться, и активность ферментов верхних прогревшихся слоев приходит в изначальное допожарное состояние. Фосфатаза накапливается преимущественно в верхних почвенных горизонтах за счет активизации биохимических процессов мобилизации органического

фосфора. Под действием высоких температур происходило не только сгорание гумуса, но и уменьшение содержания подвижного фосфора с непосредственным разрушением сопутствующих органических веществ. Недостаток фосфорсодержащих органических соединений для роста растений в первые три года после пожара восстанавливающаяся система стремилась восполнить за счет активности почвенных микроорганизмов, что и характеризовалось активностью фосфатазы в период с 2019 по 2021 гг.

Таким образом, после пожара 2015 г. наблюдалось замедление активности углеводного и фосфорного метаболизма почвы в приозерных насаждениях. В то же время активность уреазы, напротив, нарастала до 2022 г., достигая 6 мг/г (вариант ПЛР). Это свидетельствует об интенсификации процессов азотного обмена в постпирогенных почвах и может отражать не только сезонные климатические изменения, но и повышение интенсивности почвенных биологических процессов, связанных с восстановлением лесорастительной способности почвы приозерных насаждений. Ранее в южнотаежных сосняках Средней Сибири исследователи [2] отмечали положительное действие низкоинтенсивных пожаров на биогенность почвы.

То же можно сказать и об окислительно-восстановительном потенциале, диагностируемом по активности оксидоредуктаз. Полифенолпероксидазам отводится важная роль в формировании устойчивых к разложению гумусовых веществ, участвующих в превращениях соединений ароматического ряда. Они катализируют окисление моно-, ди- и трифенолов до хинонов в присутствии кислорода либо перекиси водорода [55]. Сообщается, что высокая активность оксидаз приводит к увеличению интенсивности минерализации органического вещества и уменьшению его содержания в почве [35]. Однако в текущих исследованиях максимум активности как полифенолоксидазы, так и пероксидазы приходится в основном на пожарища лиственницы и вяза в 2021 году (до 2.76 и 2.89 мг/г соответственно). В то же время наибольшее значение коэффициента гумификации (K_r) отмечено в 2019 г. в варианте ПВМ (1.36), что свидетельствует об удовлетворительных условиях для процессов гумусонакопления и гумусообразования. В течение последующих лет исследований данный показатель постепенно снижался, достигая значения 0.1 (вариант ПЛМ).

Анализ целлюлозоразлагающей способности почвы (ЦСП) показал, что в 2017 г. данный процесс протекал интенсивнее по сравнению с 2023 г. в среднем в 12.9 раза (рис. 4). При этом максимальное значение приходилось на вариант ГЛР (31%), а минимальное — на ГСР (0.9%). В 2023 г. именно на этих участках отмечалось наиболее активное целлюлозоразложение, показатели которого находились в диапазоне 10.3–10.8%, что обусловлено наличием мертвых корней лиственницы и сосны после пожара (рис. 5). В 2023 г. минимальными значениями ЦСП характеризовался вариант ПВМ (0.19%). Обнаружена слабая положительная корреляция между целлюлозоразлагающей способностью почвы и численностью грибов-целлюлозолизаторов ($r = 0.4$), а также отрицательная — с бактериями ($r = -0.4$).

Метод главных компонент, проведенный на основе биологических и химических параметров почвы исследуемых участков, показал различия между вариантами. На первую компоненту приходилось 99.8% общей дисперсии, на вторую — 0.1%. В плоскости этих двух первых компонент выделяются два облака, различия между которыми в большей степени определялись содержанием $C_{\text{мик}}$ (МБ) и K_r . В рамках каждого облака варианты различались по значению микробного метаболического коэффициента и активности инвертазы. Вариант ГСР, лежащий в левой полуплоскости первой компоненты, сильно отличался от всех остальных как по содержанию $C_{\text{мик}}$ и по qCO_2 , так и активности инвертазы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В зоне Ширинской степи (Республика Хакасия) под насаждениями сосны, лиственницы и вяза на агроземах аккумулятивно-карбонатных темных постагрогенных процессы восстановления после пожара 2015 г. протекают интенсивно и зависят от многих факторов: температуры, влажности, агрохимических характеристик и биологической активности почвы.

На пробных площадях, разделенных на участки гари и пожарища, в почве под насаждениями лесных культур наблюдаются удовлетворительные условия для процессов гумусонакопления и гумусообразования. Содержание гумуса и биофильных элементов в почве гарей и пожарищ, резко снизившееся после пожара, на восьмой год после пирогенного воздействия постепенно увеличилось. При этом для контрольных участков и под насаждениями сосны и вяза отмечен слабый темп восстановления, в то время как под лиственницей содержание гумуса и подвижного фосфора стремятся к допожарным значениям и даже превышают их. Установлено, что к 2023 г. значения актуальной кислотности почвы во всех исследуемых вариантах приближаются к допожарным.

Восстановление биологической активности почвы на исследуемых участках происходит неравномерно. На пожарищах восстановительные процессы протекают интенсивнее, чем на гарях, что связано с меньшим их повреждением при прогорании. Структура и функционирование микробиомов в почве под лесными культурами зависели от степени прогорания, количества обгоревших растительных остатков и вида насаждений. В первый год (2015 г.) после пожара за счет поступивших золы и пепла на всех участках (в том числе и в контрольных) были довольно высокие значения общей численности микроорганизмов, МБ и интенсивности БД, которые изменялись в течение послепожарных лет. Несмотря на то, что содержание $C_{\text{орг}}$ с 2017 по 2023 гг. в среднем увеличилось в 1.32 раза, вклад $C_{\text{мик}}$ в $C_{\text{орг}}$ не изменился за этот период и составил в среднем 0.024%.

В деструкции растительных остатков принимали активное участие в основном бактерии (актиномицеты и микрококки), численность которых существенно возросла в первые годы после пожара, особенно на гарях. По истечении нескольких лет после пожара разложение грубых растительных остатков и корневой системы становится доступным для освоения большому разнообразию микробных групп: увеличиваются доли популяций споровых бактерий родов *Bacillus*, *Streptomyces*, а также грибов родов *Mortiriella*, *Penicillium* и *Trichoderma*.

По совокупности ряда параметров (МБ, БД, qCO_2 , pH, ферментативная активность, влажность и температура почвы, K_r , численность ЭТГМ) можно заключить, что почва пожарищ имеет сходные характеристики с контролем в верхней части склона

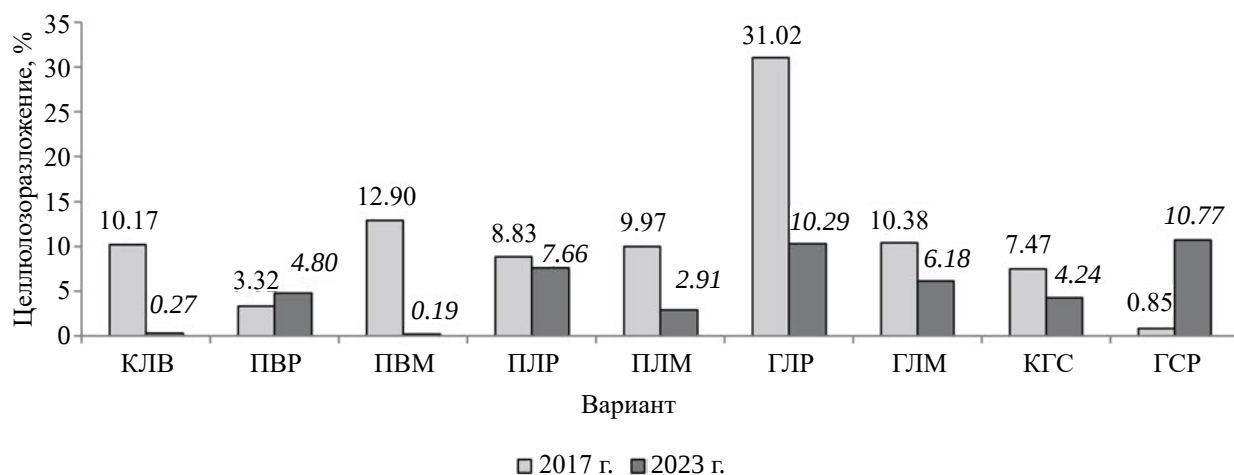


Рис. 4. Изменение целлюлозоразлагающей способности почвы участков гари и пожарища в 2017 и 2023 гг. в прибрежной зоне озера Шира.

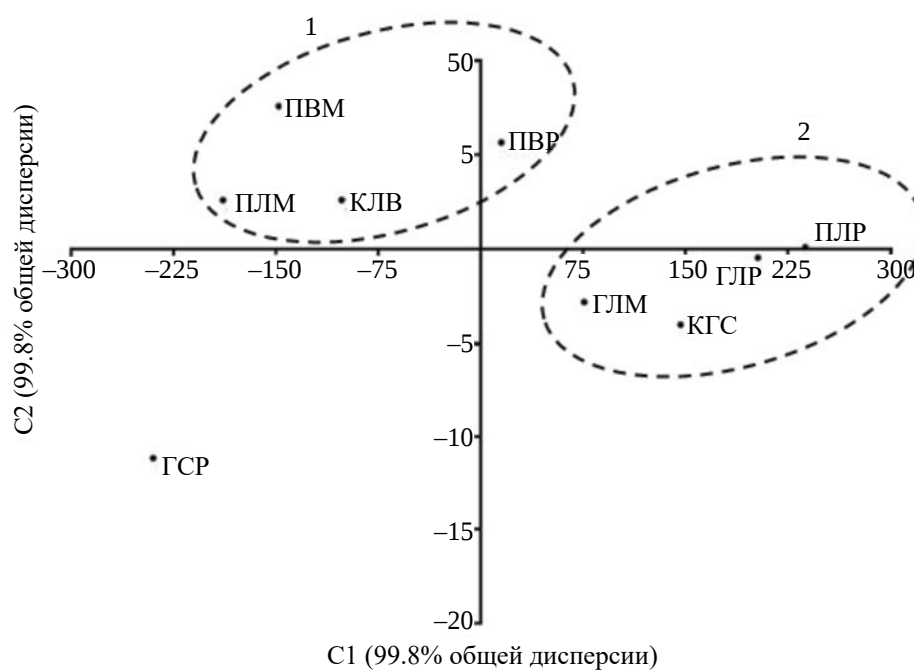


Рис. 5. Распределение параметров агроэкоза аккумулятивно-карбонатного опытных и контрольных вариантов участков гари и пожарища в плоскости двух главных компонент, полученных по основным химическим и микробиологическим характеристикам. Каждая точка характеризуется следующими почвенными параметрами: МБ, БД, $q\text{CO}_2$, рН, влажность и температура почвы, активность уреазы, протеазы, инвертазы, пероксидазы, полифенолоксидазы, коэффициент гумификации (K_f) и численность эколого-трофических групп микроорганизмов.

(участок КЛВ), и в то же время наблюдаются явные отличия от почвы под насаждениями на гарях.

В целом постпирогенное состояние лесных насаждений на восьмой год после пожара характеризуется увеличением интенсивности почвенных биологических процессов после некоторого их спада, о чем свидетельствуют такие показатели как

повышение общей численности микроорганизмов, содержания микробной биомассы и ферментативной активности, значительное снижение микробного метаболического коэффициента, а также улучшение лесорастительной способности почвы, что проявляется в появлении подроста и свидетельствует о восстановлении приозерных насаждений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания FWES -2024-0029.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ананьева Н.Д.* Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 222 с.
2. *Богородская А.В.* Влияние пожаров на микробные комплексы почв сосновых лесов Средней Сибири. Автореф. дис... канд. биол. наук. Красноярск, 2006. 21 с.
3. *Богородская А.В., Кукавская Е.А., Каленская О.П., Бурак Л.В.* Изменение микробиологических и физико-химических свойств почв после пожаров в сосновых и березовых лесах центральных районов Забайкальского края // Почвоведение. 2023. № 11. С. 1418–1436.
4. *Вальков В.Ф., Елисеева Н.В., Имгрунт И.И., Казеев К.Ш., Колесников С.И.* Справочник по оценке почв. Майкоп: Адыгея, 2004. 236 с.
5. *Габбасова И.М., Гарипов Т.Т., Комиссаров М.А., Сулейманов Р.Р., Суюндуков Я.Т., Хасанова Р.Ф. и др.* Влияние пожаров на свойства степных почв Зауралья // Почвоведение. 2019. № 12. С. 1513–1523. <https://doi.org/10.1134/S0032180X19120049>
6. *Гладков Г.В., Чебыкина Е.Ю., Евдокимова Е.В., и др.* Восстановление почвенного микробиома в различных почвенных горизонтах после верхового и низового лесных пожаров // Экологическая генетика. 2020. Т. 18. № 3. С. 343–356.
7. *Гродницкая И.Д., Сенашова В.А., Антонов Г.И., Пашкеева О.Э.* Микробиологическая индикация почв лесных посадок в Ширинской степи // Лесоведение. 2022. № 3. С. 270–284.
8. *Гродницкая И.Д., Сенашова В.А., Антонов Г.И., Полякова Г.Г., Пашкеева О.Э., Пашенова Н.В.* Биоиндикация состояния темно-серой почвы в сосняках Красноярской лесостепи при антропогенном воздействии // Почвоведение. 2023. № 9. С. 1173–1189.
9. *Елагин И.Н., Лобанов А.И.* Атлас-определитель фенологических фаз растений. М.: Наука, 1979. 95 с.
10. *Зонн С. В.* Почва как компонент лесного биогеоценоза // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 372–495.
11. *Иванов В.В.* Степи западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 288 с.
12. Инструментальные методы исследований почв и растений. Электронный учебно-метод. комплекс. http://www.kgau.ru/distance/2013/a2/011/00b_soderz.html (дата обращения: 24.01.2024).
13. *Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф.* Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 2003. 204 с.
14. *Карпачевский Л. О.* Роль биоценозов в формировании почв // Роль почвы в лесных биогеоценозах: XII. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. М.: Наука, 1995. С. 38–52.
15. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
16. *Краснощекоев Ю.Н., Чередникова Ю.С.* Постпирогенная изменчивость лесных почв в горном Прибайкалье. Новосибирск: СО РАН, 2022. 164 с.
17. *Кулик К.Н.* Опустынивание земель и защитное лесоразведение в Российской Федерации // Опустынивание земель и борьба с ним. Абакан, 2007. С. 25–29.
18. *Курбатский Н. П.* Терминология лесной пирологии/Н. П. Курбатский // Вопросы лесной пирологии. 1972. С. 171–231.
19. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Звягинцева Д.Г. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 303 с.
20. Методы оценки структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых сетей. Методическое руководство / Под ред. Покаржевского А.Д. и др. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2003. 100 с.
21. *Мирчинк Т.Г.* Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 219 с.
22. *Опарин М.Л., Опарина О.С.* Влияние палов на динамику степной растительности // Приволжский экологич. журн. 2003. № 2. С. 158–171.
23. Практикум по агрохимии / Под ред. Минеева В.Г. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2001. 689 с.
24. Практикум по микробиологии / Под ред. Нетрусова А.И. М.: Academia, 2005. 603 с.
25. *Родин Л.Е.* Пирогенный фактор и растительность аридной зоны // Ботанический журн. 1981. № 12. С. 1673–1684.
26. *Савин Е.Н.* Выращивание лесных полос в степях Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 102 с.
27. *Савичев О.Г., Гусева Н. В., Абдуллаев Б. Д.* Водный баланс системы озер Шира – Иткуль (Хакасия) // Вестник Томского гос. ун-та. 2015. № 391. С. 214–219. <https://doi.org/10.17223/15617793/391/34>

28. *Савостьянов В.К.* Опустынивание на юге Средней Сибири: современное состояние, борьба с ним, использование опустыненных земель, ближайшие задачи // Опустынивание земель и борьба с ним: матер. Межд. научн. конф. 16–19 мая 2006 г. Абакан, 2007. С. 50–57.
29. *Савостьянов В.К.* О деградации почв в регионах Средней Сибири за последние 30–35 лет // Совершенствование ведения сельскохозяйственного производства на опустыненных землях аридной зоны. РАСХН, Сиб. отд., НИИ аграрных проблем Хакасии, Тувинский НИИСХ, НИИ растениеводства и земледелия Монголии. Абакан, 2010. С. 89–95.
30. *Сорокин Н.Д., Молоков В.А.* Повышение приживаемости культур лиственницы в степных районах Хакасии // Лес. хоз-во. 1985. № 5. С. 55–57.
31. *Сорокина О.А.* Трансформация плодородия почв под лесными насаждениями на сопряженных элементах рельефа в степях Хакасии // Лесоведение. 2017. № 1. С. 60–72.
32. *Сорокин Н.Д., Сорокина О.А., Сенашова В.А.* Биогенность почв как показатель устойчивости искусственных лесных насаждений в сухостепных условиях Хакасии // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2017. № 3. С. 329–336.
33. Степные пожары и управление пожарной ситуацией в степных ООПТ: экологические и природоохранные аспекты. Аналитический обзор. / Под ред. Смелянского И.Э. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2015. 144 с.
34. *Хазиев Ф.Х.* Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.
35. *Якушев А.В., Кузнецова И.Н., Благодатская Е.В., Благодатский С.А.* Зависимость активности полифенолпероксидаз и полифенолоксидаз в современных и погребенных почвах от температуры // Почвоведение. 2014. № 5. С. 590–596.
36. *Abbasian F., Lockington R., Mallavarapu M., Naidu R.A.* Comprehensive review of aliphatic hydrocarbon biodegradation by bacteria // Appl. Biochem. Biotechnol. 2015. V. 176. P. 670–699.
37. *Anderson J.P.E., Domsch K.H.* A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. V. 10. P. 314–322.
38. *Anderson T.H., Domsch K.H.* Application of ecophysiological quotients (qCO_2 and qD) on microbial biomasses from soils of different cropping histories // Soil Biol. Biochem. 1990. V. 22. P. 251–255.
39. *Aponte H., Meli P., Butler B., Paolini J., Matus F., Merino C., Cornejo P., Kuzyakov Y.* Microbial Community-Level Physiological Profiles and Genetic Prokaryotic Structure of Burned Soils Under Mediterranean Sclerophyll Forests in Central Chile // Front. Microbiol. 2022. V. 13. 824813. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.824813>
40. *Barnet H.L., Hunter B.B.* Illustrated Genera of Imperfect Fungi. Minnesota: American Phytopathological Society, 1999. 218 p.
41. *Blank R.R., Allen F., Young J.A.* Growth and elemental content of several sagebrush-steppe species in unburned and post-wildfire soil and plant effects on soil attributes // Plant and Soil. 1994. V. 164. P. 35–41. <https://doi.org/10.1007/BF00010108>
42. *Chigineva N.I., Aleksandrova A.V., Marhan S., Kandel' E., Tiunov A.V.* The 410 importance of mycelial connection at the soil–litter interface for nutrient translocation, 411 enzyme activity and litter decomposition // Appl. Soil Ecology. 2011. V. 51. P. 35–41.
43. *Fritze H., Pennanen T., Pietikainen J.* Recovery of soil microbial biomass and activity from prescribed burning // Can. J. Forest Res. 1993. V. 23. № 7. P. 1286–1290.
44. *Grasso G.H., Ripabelli G., Sammareo M.L., Mazzoleni S.* Effect of heating on the microbial population of grassland soil // Int. J. Wildland Fire. 1996. V. 6. № 2. P. 67–70.
45. *Gregersen T.* Rapid method for distinction of gram-negative from grampositive bacteria // Eur. J. Appl. Microbiol. Biotechnol. 1978. V. 5. P. 123–127.
46. *Holden S.R., Rogers B.M., Treseder K.K., Randsen J.T.* Fire severity influences the response of soil microbes to a boreal forest fire // Environ. Res. Lett. 2016. V. 11. № 3. P. 035004.
47. *Moya D., Gonzalez-De Vega S., Lozano E. et al.* The burn severity and plant recovery relationship affect the biological and chemical soil properties of *Pinus halepensis* Mill. stands in the short and mid-terms after wildfire // J. Environ. Managem. 2019. V. 235. P. 250–256. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.01.029>
48. *Petrovič M., Briški F., Kaštelan-Macan M.* Biosorption and biodegradation of humic substances by *Trichoderma viride* // Prehrambeno-tehnology biotechnology reviews. 1993. V. 31. P. 145–149.
49. *Pérez-Valera E., Goberna M., Verdú M.* Fire modulates ecosystem functioning through the phylogenetic structure of soil bacterial communities // Soil Biol. Biochem. 2019. V. 129. P. 80–89. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.11.007>
50. *Rodríguez J., González-Pérez J.A., Turmero A., Hernández M., Ball A.S., González-Vila F. J., et al.* Physico-chemical and microbial perturbations of Andalusian pine forest soils following a wildfire // Sci. Total Environ. 2018. V. 634. P. 650–660. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.028>
51. *Sadeghifar M., Agha A.B.A., Pourreza M.* (2020). Comparing soil microbial eco-physiological and enzymatic response to fire in the semi-arid Zagros woodlands. Appl. Soil Ecol. 2020. V. 147. P. 103366. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103366>
52. *Ghani M.J., Rajoka M.I., Kalsoon Akhtar.* Investigations in fungal solubilization of coal: mechanisms and significance // Biotchnology and Bioprocess Engineering. 2015. V. 20. P. 634–642. <http://doi.org/10.1007/s12257-015-0162-5>

53. Sharma P., Pajni S., Dhillon N., Vadehra D.V., Dube D.K. Limitation of congo-red staining techniques for the detection of cellulolytic activities // *Biotechnol. Lett.* 1986. V. 8. P. 579–580.
54. Sharma U., Garima, Sharma J.C., Devi M. Effect of Forest fire on soil nitrogen mineralization and microbial biomass: A review // *J. Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2017. V. 6. № 3. P. 682–685
55. Sinsabaugh R.L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42. P. 391–404.
56. Song M., Peng W.X., Zeng F.P. et al. Spatial patterns and drivers of microbial taxa in a karst broadleaf forest // *Front Microbiol.* 2018. V. 9. P. 1691. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01691>
57. Sparling G.T. The substrate-induced respiration method // *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. London: Acad. Press, 1995. P. 397–404.
58. Watanabe T. Pictorial atlas of soil and seed fungi: morphologies of cultured fungi and key to species. Boca Raton: CRC Press, Inc., 2002. 506 p.
59. World Reference Base for Soil Resources 2014, International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps, World Soil Res. Rep. No. 106, update 2015. FAO, Rome. www.fao.org
60. Wüthrich C., Schaub D., Weber M., Marxer P., Conedera M. Soil respiration and soil microbial biomass after fire in a sweet chestnut forest in southern Switzerland // *Catena*. 2002. V. 48. № 3. P. 201–215.

Post-Pyrogenic Restoration of Soil Biological Activity of Artificial Forest Plantations in the Arid Zone of the Shirinsky Steppe of The Republic of Khakassia

V.A. Senashova^{1,*}, O.A. Sorokina², G.I. Antonov¹,
O.E. Pashkeeva¹, and I.D. Grodnitskaya¹

¹*Sukachev Institute of Forestry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

²*Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, 660049 Russia*

*e-mail: vera0612@mail.ru

In the coastal zone of Lake Shira (Republic of Khakassia), in forty-year-old artificial forest plantations of Siberian larch, elm and Scots pine growing on dark light and medium loamy accumulative-calcareous agrozem (Chernozems), the state of microbial communities in the soil, as well as the degree of their degradation and the production ability after strong ground fire 2015 were assessed. Soil condition was investigated by physicochemical, microbiological, enzymological and respirometric research methods. In 2015 (after the fire), due to the significant supply of pyrogenesis products into the soil studied plots, high values of microbial biomass (MB, 3458 mg C/g soil) and intensity of microbial respiration (BR, 12.23 µg C–CO₂/(h d)) were recorded. In the first years after the fire (2017–2019), a decrease in the content of humus and biophilic elements was observed in the soil, as well as a slowdown in the activity of carbohydrate and phosphorus metabolism. At the same time, in 2017 the highest level was recorded for the entire observation period cellulose-decomposing activity due to intensive mineralization of burnt plant residues. By 2023, a gradual increase in humus content and activation of mineralization processes led to an increase of the total number of soil microorganisms, the content of microbial biomass, and a significant decrease in the values of the microbial metabolic coefficient. All these marks indicate a tendency to restore the functional activity of the soil microbocenoses. It was shown that the soil biological activity in the postfire areas were restored faster than in the postconflagration areas, while the stand species influenced the main soil parameters, which differed from each other, as confirmed by principal component analysis.

Keywords: steppe fires, artificial plantings, soil microorganisms, chemical properties, microbial biomass, enzymatic activity

===== ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ПОЧВ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ =====

УДК 531.4

БИОХИМИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПОДСТИЛКИ КАК ИНДИКАТОР КАЧЕСТВА ПОЧВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

© 2024 г. Н. А. Галибина^{а,*} (<http://orcid.org/0000-0003-1473-3574>),

К. М. Никерова^а, Е. В. Мошкина^а, А. В. Климова^а

^аИнститут леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

*e-mail: galibina@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 01.03.2024 г.

После доработки 24.06.2024 г.

Принята к публикации 24.06.2024 г.

На примере подзолов иллювиально-железистых и подбуров оподзоленных (Albic Podzol и Entic Podzol) исследована биохимическая активность органогенных горизонтов почв в градиентах: (1) эдафических и климатических условий и (2) антропогенного загрязнения. В первом случае объектами исследования были почвы сосняков черничных, брусничных и лишайниковых средней подзоны тайги, а также сосняков брусничных, расположенных в северотаежных лесах (Карелия, Россия) и на границе тайги и лесотундры (Мурманская область, Россия). Во втором — почвы сосняков, расположенных на разном удалении от ГМК «Печенганикель». В системе напочвенный покров—подстилка исследовали изменение активности почвенных ферментов и химические свойства почвы (рН, С, N, P, K, S, Cu, Ni). Показано, что в сосняках лишайниковых средней подзоны тайги активность инвертазы и фосфатазы в лесной подстилке была в 1.5–1.8 раз выше, по сравнению с сосняками черничными и брусничными. Изменение климатических условий (понижение среднесуточной температуры на 2–3°C) сопровождалось снижением активности каталазы на 58 и 69%, уреазы — на 43 и 52% и инвертазы — на 51 и 28%. Высказано предположение, что отсутствие достоверных отличий в активности изучаемых ферментов в лесной подстилке в зависимости от накопления в ней Cu и Ni может указывать на высокий адаптивный потенциал системы микроорганизмы—почва. Обсуждается возможность использования биохимической активности почвы в мониторинговых исследованиях состояния лесных биогеоценозов.

Ключевые слова: Podzol, лесная подстилка, уреазы, каталаза, фосфатаза, инвертаза, лесорастительные условия, антропогенное загрязнение

DOI: 10.31857/S0032180X24110119, **EDN:** JODTXZ

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время все большее внимание ученые уделяют всестороннему исследованию почвы, как важному и малоизученному компоненту лесных сообществ [5, 7, 21, 33, 40, 45, 46, 50, 61]. Лесная подстилка образует особый биохимически активный горизонт, в котором сосредоточены основные процессы трансформации органического вещества, поступающего в почву. Характеристики подстилок и их запасы отражают соотношение процессов накопления и минерализации органического вещества, включающегося в циклы углерода и важнейших биофильных элементов. В этой связи исследование подстилки в качестве депо углерода приобретает особую актуальность при разработке

системы мониторинга пулов углерода в лесных экосистемах.

Комплексную характеристику интенсивности биохимических процессов в подстилке можно дать на основании активности ее ферментов. Ферментативная активность почвы — это комплексный показатель, который включает не только активность внутриклеточных ферментов делящихся микроорганизмов, корней растений, почвенной фауны, но также и активность внеклеточных ферментов, выделяемых микроорганизмами и корнями растений в процессе их жизнедеятельности, которые могут находиться в жидкой фазе почвы и связываться с почвенными компонентами [12, 51]. Активность почвенных ферментов используют в качестве чувствительных индикаторов качества почвы,

поскольку с помощью них возможно: (1) оценить основные микробные реакции, связанные с круговоротом питательных веществ в почве; (2) проследить отклик на изменения в почве, вызванные природными или антропогенными факторами, а также сама ферментативная активность легко измеряема [14, 15, 40, 48]. В настоящее время исследованы особенности ответной реакции ферментного пула почв на их загрязнение тяжелыми металлами [31, 48, 54, 61], на различные способы лесопользования [5, 8], на влияние климата [24, 46] и эдафических условий [18, 38, 50]. Так, в почвах вблизи предприятий горнодобывающей промышленности отмечают снижение активности каталазы, уреазы и фосфатазы при возрастании общего и подвижного содержания тяжелых металлов, в том числе меди и никеля [31]. Уреазу считают одним из самых чувствительных ферментов к комплексному загрязнению почвы металлами [48], а фосфатазу — к загрязнению медью [54]. Уменьшение почвенного увлажнения снижает активность уреазы и фосфатазы, а увеличение температуры приводит к росту активности почвенных ферментов [34]. Активность каталазы, уреазы, инвертазы и фосфатазы может повышаться при увеличении уровня плодородия вследствие применения агромелиоративных приемов рыхления почвы [4]. Уреазы очень чувствительны к изменению температуры, а фосфатаза повышается при недостатке фосфора [55], кроме того, для нее отмечены индикаторные свойства при трансформации органического вещества в ходе естественного лесовосстановления [8]; в свою очередь, сплошные рубки приводили к снижению активности каталазы и инвертазы [5]. Стоит отметить, что данные, полученные при оценке влияния эдафических, климатических и антропогенных факторов на активность почвенных ферментов, несмотря на свою многочисленность, носят противоречивый характер.

Несмотря на то, что работы по изучению активности почвенных ферментов были начаты еще в середине прошлого века, они до сих пор не потеряли своей актуальности [20, 34, 36]. Особенно мало информации о биохимической активности почв бореальных лесов. Между тем бореальные леса, большая часть которых сосредоточена в России [39], являются одним из важнейших регуляторов климата планеты [52] и по разным оценкам занимают от 30 [19] до 38% [39] общей площади лесов мира. Для анализа изменчивости биохимических свойств почв важно дальнейшее накопление данных о формировании ферментативного пула в зависимости от региональных особенностей процессов почвообразования.

Считается, что по ферментативному разнообразию почва — самая богатая природная система [12], поэтому для возможной индикаторной роли почвы важно выбрать ферменты, в первую очередь

реагирующие на изменение изучаемых факторов [47]. В настоящем исследовании остановились на четырех ферментах (инвертаза, уреазы, фосфатаза, каталаза), поскольку их активность непосредственно касается превращения углерода, азота, фосфора и окислительно-восстановительных процессов. Инвертаза (ЕС 3.2.1.26) относится к классу гидролаз, характеристику ее активности, наряду с активностью β -глюкозидаз и β -галактозидаз, можно использовать в качестве показателя интенсивности разложения органического вещества в почве. Считается, что активность инвертазы лучше других ферментов отражает уровень плодородия и биологической активности почв [27]. Уреазы (ЕС 3.5.1.5) участвуют в превращениях азота почвы, с ее активностью связана аммонификация мочевины и переход азота в доступную для растений форму [20, 55]. Фосфатазы (ЕС 3.1.3) относятся к группе ферментов, катализирующих гидролиз фосфорорганических соединений, они осуществляют мобилизацию закрепленного в органическом веществе фосфора [20, 55]. Каталаза (ЕС 1.11.1.6) относится к классу окислительно-восстановительных ферментов и катализирует разложение образующегося в процессе биологического окисления пероксида водорода на воду и молекулярный кислород [20, 55]. Высокая ее активность свидетельствует о напряженности энергетических процессов в почве, отражая уровень плодородия и характеризуя процессы биогенеза органического вещества почвы [4].

В работе представлены результаты комплексных исследований ферментативной активности, а также химических свойств почв бореальных лесов северо-запада России в зависимости от (1) эдафических условий, (2) климатических условий и (3) антропогенного загрязнения.

Цель работы — выявление наиболее информативных и простых в определении биохимических показателей, которые можно будет использовать для мониторинга качества почв бореальных лесов, в том числе в условиях антропогенного влияния.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования. Исследования проводили в 70–80-летних сосняках, на пробных площадях (ПП) Института леса КарНЦ РАН, заложенных в 2021–2022 гг. Влияние эдафических факторов на активность почвенных ферментов рассматривали в экологическом ряду: сосняк лишайниковый (СЛ, Kvch8) — сосняк брусничный (СБ, Kvch1, 9) — сосняк черничный (СЧ, Kvch2), расположенных в Государственном природном заповеднике “Кивач” и его окрестностях (Кондопожский район Республики Карелия) (средняя подзона тайги). Влияние климатических факторов на исследуемые показатели изучали на примере сосняков брусничных, расположенных в разных

природных зонах: (1) средняя подзона тайги (территория заповедника “Кивач” и его окрестности, Kvch1, 9); (2) северная подзона тайги (Калевальский район Республики Карелия, Klv10); (3) граница тайги и лесотундры (Государственный природный заповедник “Пасвик” (Печенгский район, Мурманская область), Psv12). Все три района исследований сходны по рельефу и составу подстилающих пород. Формирование растительности на территории Фенноскандии происходило по мере освобождения от ледника 12000 лет назад, в дальнейшем структура и породный состав естественных лесов определялся, главным образом, климатом [17]. Закладку ПП проводили общепринятыми методами, подробная таксационная и геоботаническая характеристика ПП представлена в публикациях [9, 25, 53].

В почвенном покрове исследуемых ПП на автоморфных позициях под сосновыми лесами доминируют почвы, объединяемые в отдел альфегумусовых, среди которых преобладают подзолы с профилем О—Е—ВНФ—С [10]. Почвы, сформированные под изучаемыми сосновыми насаждениями, классифицированы как подзолы иллювиально-железистые песчаные и подбуры оподзоленные согласно классификации почв России [6] или Albic Podzols Arenic и Entic Podzol [32]. Данные почвы широко распространены в бореальной зоне.

Влияние аэротехногенного загрязнения на активность почвенных ферментов изучали на подзолах иллювиально-железистых в сосняках брусничных, расположенных на разном удалении от горно-металлургического комбината (ГМК) “Печенганикель” (пгт. Никель) на территории и в окрестностях заповедника “Пасвик”. Основные выбросы медно-никелевых предприятий включают диоксид серы (SO₂), медь (Cu) и никель (Ni). В 2018 г. Институтом леса КарНЦ РАН, с целью создания системы мониторинга северотаежных лесов в условиях климатических изменений и влияния аэротехногенного загрязнения, была заложена сеть ПП на расстоянии 11, 26, 48, 68 и 81 км от комбината. Подробная характеристика ПП представлена в статье [11].

Отбор образцов почвы и химический анализ почвы. Полнопрофильные почвенные разрезы закладывали в межкрупных пространствах (в 1.5 м от стволов деревьев). Отбор проб для физико-химического анализа проводили по генетическим горизонтам из почвенных разрезов (отбирали смешанный образец из трех стенок разреза). Определение плотности почвы (г/см³) в сухом состоянии проводили в пятикратной повторности с использованием почвенного бура (V = 100 см³). Запас подстилки определяли с использованием рамки размером 19.5 × 19.5 см в 5–10-кратной повторности. Расчет запасов лесной подстилки вели путем отнесения ее сухой массы к площади рамки.

Классификационную принадлежность почв определяли согласно общепринятым классификациям [6, 32].

В свежих образцах потенциометрически определяли pH водной и солевой вытяжек (pH-метр Hanna, Германия). В предварительно высушенных до воздушно-сухого состояния и просеянных через сито 2 мм образцах оценивали содержание элементов минерального питания. Содержание подвижных форм фосфора и калия определяли в вытяжке по Кирсанову, фосфора — по фосфорномолибденовому комплексу (спектрофотометр СФ-2000, Россия), калия — с атомно-эмиссионным окончанием (атомно-абсорбционный спектрофотометр AA-7000 (Shimadzu, Япония)). Для построения градуировочных графиков использовали “ос. ч.” ди-гидрофосфат калия (Вектон, Россия) и сертифицированный коммерческий стандарт IV-STOCK-2 (Inorganic Ventures). Общее количество углерода (C) и азота (N) определяли на элементном анализаторе (2400 Series II CHNS/O Elemental Analyzer (PerkinElmer, США)), калиброванным сертифицированным стандартом ацетанилида (PerkinElmer № 0204-1121). Содержание гидролизующего азота определяли по методу Тюрина и Кононовой в вытяжке 0.5 М раствора серной кислоты, которую подвергали сжиганию по Кьельдалю, а затем определяли содержание азота с реактивом Несслера (спектрофотометр СФ-2000, Россия).

Рассчитывали запасы основных элементов (C, N, P, K) в почвенных горизонтах. Для подстилки расчет вели с учетом ее запаса, для минеральных горизонтов учитывали их мощность и плотность. Запасы элементов в минеральной части почвы рассчитывали на слой 0–25 см, так как именно здесь сосредоточен основной объем доступных растениям элементов минерального питания. Считается, что основная масса корней, в том числе, древесных пород, сосредоточена в верхних горизонтах почвы [2].

Содержание серы определяли по методу Ринькиса с модификациями [44] (спектрофотометр СФ-2000, Россия). Для определения содержания металлов (Cu, Ni) образцы почвы минерализовали в микроволновой системе разложения при 175°C (Speedwave Xpert Berghof Products, Германия) при добавлении смеси азотной и соляной кислот, “ос. ч.” (Вектон, Россия). Содержание элементов определяли атомно-абсорбционным методом (AA-7000 и AA-6800 Shimadzu, Япония) с пламенной и электротермической атомизацией. Для построения градуировочных графиков использовали сертифицированный коммерческий стандарт CCS-6 (Inorganic Ventures). Подготовку всех реактивов проводили с использованием бидистиллированной воды (Double Distiller GFL 2102, Германия).

Анализ активности почвенных ферментов. Образцы для анализа активности ферментов отбирали в 5-кратной повторности из серии прикопок, расположенных в проекции крон деревьев и в междокровных пространствах. Поскольку определить активность ферментов в только что собранных образцах не представлялось возможным (длительная транспортировка из отдаленных районов, большое количество образцов), почвенные образцы замораживали жидким азотом и до проведения анализа хранили при -80°C (низкотемпературная морозильная камера Neal Force, Китай). Как показывают данные литературы, подобный подход позволяет сохранить первоначальные биохимические характеристики почвы [29]. Непосредственно перед анализом образцы почвы были измельчены и просеяны через сито с диаметром 2 мм. Анализ каталазной активности проводили за 20 мин по методу Джонсона и Темпле с титриметрическим окончанием. Уреаэную активность определяли за 4 ч по методу Шербаковой, инвертаэную активность за 4 ч — по методу Хазиева, Агафаровой, Гулько; фосфатаэную активность за 2 ч — по методу Геллера и Гинзбурга со спектрофотометрическим окончанием [13] (спектрофотометр СФ-2000, Россия). Активность ферментов определяли в двукратной аналитической повторности. Результаты представлены на сухую массу, значение которой определяли отдельным высушиванием почвы 3 ч при температуре 105°C в сушильном шкафу.

Статистическая обработка данных. Результаты статистически обрабатывали с помощью программ MS Excel, Past (4.13). Перед началом анализа исходные данные были проверены на нормальность с помощью теста Шапиро–Уилка. Значимость различий между вариантами оценивали с помощью U-критерия Манна–Уитни. Данные на графиках приведены в виде боксплотов, отражающих медианы и межквартильные интервалы. Латинские буквы указывают на значимые отличия. При сравнении нескольких выборок количественных данных использовали непараметрический критерий Краскела–Уоллиса. Далее для массивов данных проводили анализ сходства (ANOSIM) и затем анализ главных компонент (PCA), при этом данные были предварительно нормализованы. Для анализа на наличие корреляций использовали коэффициенты корреляции Пирсона. Значимые различия оценивали при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние эдафических условий на активность почвенных ферментов. Влияние эдафических условий на ферментативную активность альфегумусовых почв сосновых лесов рассматривали на примере средней подзоны тайги. Медленная трансформация органического вещества на поверхности почв

в среднетаежных лесных экосистемах приводит к накоплению значительного количества мортмассы, способствуя, тем самым, формированию лесной подстилки. В черничном и брусничном сосняках в подзолах иллювиально-железистых песчаных образуется мощная лесная подстилка (горизонт О), подразделяемая на подгоризонты: листовой ОЛ 0–2(3) см и ферментативно-гумусовый ОФН 2(3)–4(6) см (рис. 1а, 1б). Подгоризонт ОЛ представлен свежим растительным опадом, состоящим из хвои, коры, веток, шишек, отмерших частей мхов, кустарничков и лишайников. Подгоризонт ОФН темно-бурого цвета, представлен органическим материалом разной степени разложения. В сосняке лишайниковом на оподзоленном подбуре запас лесной подстилки (10.5 ± 1.3 т/га) был значительно меньше, чем в СБ и СЧ ($(32–38) \pm 2.3$ т/га). Из-за малой мощности в лишайниковом типе леса лесная подстилка на подгоризонты не дифференцирована (рис. 1с), в ней содержится меньше органического вещества, N, P, K по сравнению с СЧ и СБ (табл. 1). Подзолистый горизонт Е почв в СЧ и СБ морфологически выражен четко, но имеет небольшую мощность — 2–3 см. Иллювиальный горизонт ВF залегает на глубине 20–50 см, по гранулометрическому составу это рыхлый и связный песок. Горизонт ВС формируется на глубине 50–100 см и представлен желтовато-бурыми, бесструктурными, рыхлыми, песчаными отложениями. Плотность сложения минеральных горизонтов почв увеличивается с глубиной профиля от 1.26 до 1.56 г/см³ (рис. 1а–1с). Подзолы иллювиально-железистые песчаные под сосновыми насаждениями характеризуются кислой реакцией среды, наиболее высокие показатели приурочены к органогенным горизонтам, что обусловлено наличием хвойного опада, обладающего повышенной кислотностью и содержащего труднорастворимые углеводороды и танины. Содержание органического углерода и азота в профиле почв низкое: 0.04–1.02, 0.001–0.06% соответственно (табл. 2). Исключение составляют лесные подстилки, где доля этих элементов от массы горизонта составляет 34–42% (С) и 0.07–0.65% (N). Распределение подвижных форм фосфора и азота носит элювиально-иллювиальный характер, что типично для подзолов. Ведущими почвообразовательными процессами в данных почвах являются накопление подстилки, подзолообразование, иллювиирование.

Различия лесорастительных свойств почв схожего гранулометрического состава можно установить по запасу основных элементов минерального питания и запасам влаги в корнеобитаемом слое в период вегетации растений. В зависимости от условий местообитаний запасы CNPK в почве и лесной подстилке возрастают от СЛ к СБ, СЧ. Запасы влаги в лесной подстилке СЛ в 3 раза ниже, чем в СЧ и СБ, а в минеральном слое 0–25 см — в 1.5–2 раза.

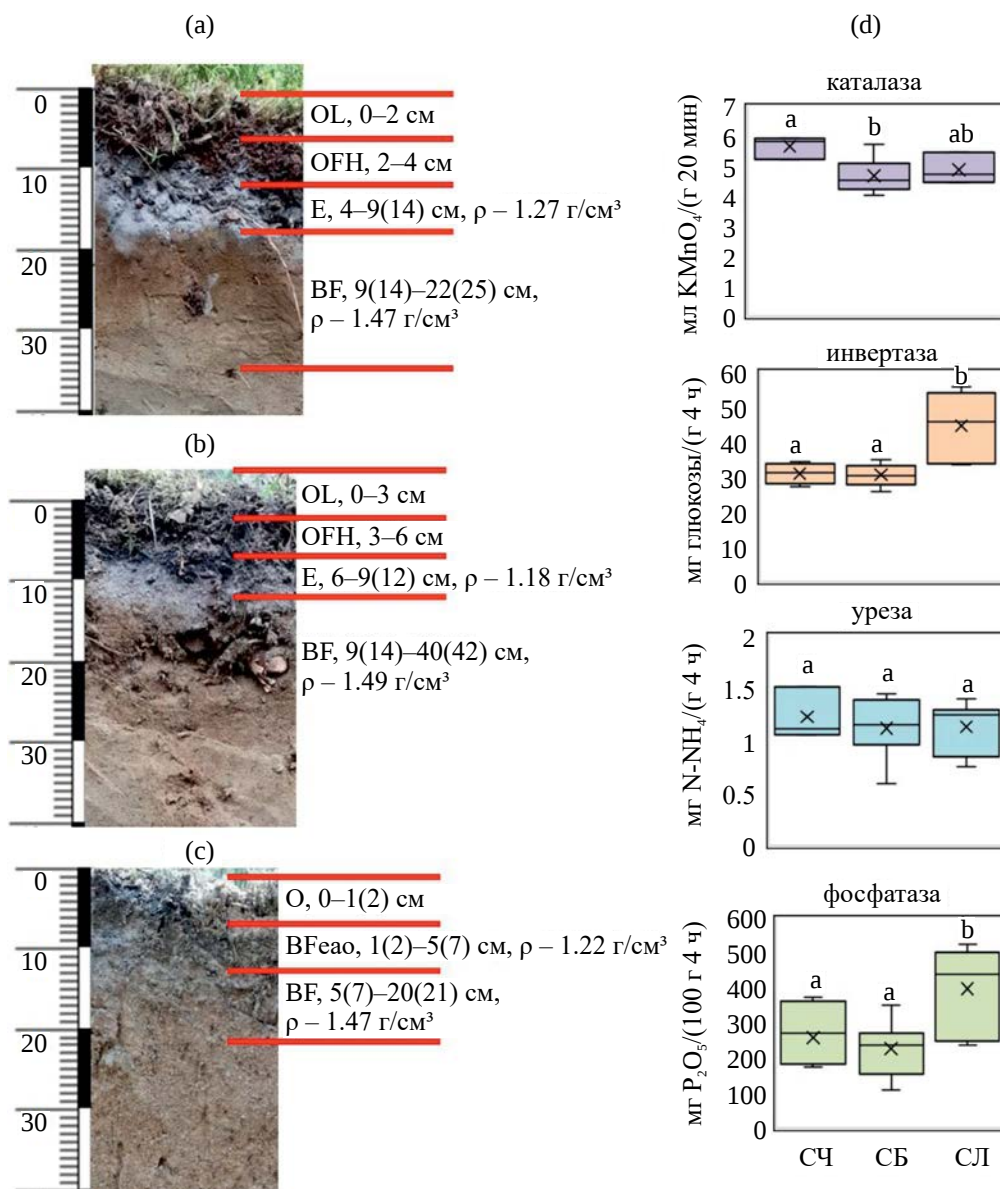


Рис. 1. Почвенные профили в 70–80-летних сосняках черничном, Kvch2 (a), брусничном, Kvch1, 9 (b) и лишайниковом, Kvch8 (c). Активность почвенных ферментов (d) в подстилке сосняков черничного (СЧ), брусничного (СБ) и лишайникового (СЛ), расположенных в средней подзоне тайги.

Выявлено, что активность инвертазы (31 мг глюкозы/(г 4 ч)), уреазы (1.1 и 1.2 мг $\text{N-NH}_4/(\text{г } 4 \text{ ч})$) и фосфатазы (258 и 227 г $\text{P}_2\text{O}_5/(100 \text{ г } 2 \text{ ч})$) в лесной подстилке не отличалась между СЧ и СБ. Активность каталазы в СЧ (5.7 мл $\text{KMnO}_4/(\text{г } 20 \text{ мин})$) превосходила таковую в СБ (4.7 мл $\text{KMnO}_4/(\text{г } 20 \text{ мин})$) (рис. 1d). Каталаза относится к внутриклеточным ферментам (микробная оксидоредуктаза), ее активность коррелирует с метаболической активностью аэробных организмов [34]. Уменьшение ее активности в подстилке СБ может свидетельствовать о замедлении окислительно-восстановительных

процессов вследствие сокращения количества аэробных микроорганизмов.

Несмотря на то, что СЛ значительно отличается от СЧ и СБ как мощностью подстилки, так и содержанием основных минеральных элементов, в горизонте О этого типа леса активность каталазы и уреазы была соизмерима с таковой в СБ, а активность инвертазы (44 мг глюкозы/(г 4 ч)) и фосфатазы (397 г $\text{P}_2\text{O}_5/(100 \text{ г } 2 \text{ ч})$) была выше по сравнению с СБ и СЧ. Инвертаза относится к группе гидролитических ферментов, расщепляющих метаболически инертную сахарозу на моносахариды: глюкозу

Таблица 1. Химические свойства верхних горизонтов альфегумусовых почв, отобранных в разных лесорастительных условиях (средняя подзона тайги (*n* = 6))

Параметр	Подзол иллювиально-железистый песчаный Сосняк черничный (Kvch2)				Подзол иллювиально-железистый песчаный Сосняк брусничный (Kvch1,9)				Подбур оподзоленный Сосняк лишайниковый (Kvch8)		
	OL	OF+OH	E	BF	OL	OF+OH	E	BF	O	AE	BF
pH водный	3.9	3.6	4.4	5.2	3.8	3.5	3.9	4.9	3.5	4.7	4.9
pH солевой	3.2	2.9	3.7	4.9	3.2	2.8	3.5	4.3	3.1	4.0	4.8
Запас С, т/га	5.2	6.0	1.7	5.4	4.8	7.5	6.1	8.1	0.1	5.6	8.3
Запас N, кг/га	144	181	48	449	87	179	238	859	104	102	94
Запас N _{гидр} , кг/га	17	17	6	268	12	16	18	301	7	25	47
Запас P ₂ O ₅ , кг/га	36	39	223	3301	26	46	184	3740	25	186	1855
Запас P ₂ O ₅ _{подв} , кг/га	4.2	4.1	47	1129	2.8	4.1	22	1295	2.2	38	610
Запас K ₂ O _{подв} , кг/га	14	14	11	43	14	16	15	73	6	5	8

Таблица 2. Химические свойства подзолов, представленных в сосняках средней подзоны тайги (*n* = 6)

Параметр	рН		С, г/кг почвы	N _{общ} , г/кг почвы	C/N	Р _{общ} , г/кг почвы	Р _{подв}	К _{подв}	N _{гидр}
	водный	солевой					мг/кг почвы		
Органогенные горизонты									
M	3.7	3.0	378.6	9.1	44	0.99	102.2	798.9	968.9
SE	0.04	0.03	8.3	0.7	3	0.04	10.5	85.9	107.1
min	3.5	2.9	344	7	31	0.77	40	410	470
max	3.9	3.2	421	12	59	1.15	140	1330	1470
CV, %	3.3	3.2	6.6	22.9	21.1	11.5	30.8	32.3	33.2
Элювиальные горизонты									
M	4.1	3.6	9.3	0.4	29	0.17	26.7	23.3	30.0
SE	0.17	0.10	3.0	0.1	4	0.01	8.8	3.3	11.5
min	3.9	3.4	3.3	0.1	22	0.16	10	20	10
max	4.4	3.7	12.3	0.6	35	0.19	40	30	50
CV, %	7.1	4.8	55.8	68.6	22.6	10.2	57.3	24.7	66.7
Иллювиальные горизонты									
M	5.1	4.5	2.3	0.2	20	0.51	160.0	23.3	117.5
SE	0.09	0.24	0.3	0.1	9	0.06	38.9	3.3	12.5
min	4.9	3.8	1.4	0	9	0.33	50	20	90
max	5.2	4.9	2.7	0.3	48	0.63	220	30	150
CV, %	3.4	10.7	26.8	70.7	95.6	25.2	48.7	24.7	21.3
Переходные к материнской породе горизонты									
M	5.3	4.8	0.3	0.2	4	0.30	153.3	16.7	136.7
SE	0.15	0.03	0.1	0.1	3	0.09	54.9	3.3	52.1
min	5	4.7	0.2	0	1	0.19	60	10	50
max	5.5	4.8	0.4	0.4	10	0.47	250	20	230
CV, %	4.8	1.2	43.3	124.9	113.8	49.8	62.0	34.6	66.0

Примечание. M, min и max – среднее, минимальное и максимальное значения, SE – ошибка среднего, CV – коэффициент вариации.

и фруктозу, которые, в свою очередь, могут активно вовлекаться в метаболические циклы микроорганизмов. Считается, что корни растений являются основным поставщиком инвертазы в почву [5], как и ее субстрата — сахарозы. Известно, что в древесных растениях значительная доля сахарозы, образованная в процессе фотосинтеза, транспортируется в корневые системы деревьев для обеспечения их роста [26, 28, 33, 45], при этом часть дисахарида выделяется в ризосферу и становится доступной для почвенной биоты [21, 30, 41, 43]. Показано, что проводимость флоэмы — основной параметр, определяющий скорость транспорта сахаров в корни/ризосферу, у 70–80-летних деревьев сосны в СЛ в 1.9–2.5 раз выше, по сравнению с таковой в СЧ и СБ (неопубликованные данные). Фосфатаза относится к группе гидролитических ферментов, поставщиком которой в почву также являются растения [35, 56], при этом дефицит фосфора может способствовать повышению активности фермента [55]. В СЛ содержание фосфора в подстилке, как и других основных минеральных элементов, было ниже на 30 и 15% для общего фосфора и на 47 и 33% для подвижного фосфора, по сравнению с СЧ и СБ соответственно.

Обнаружено, что внутри профиля наибольшая активность ферментов наблюдается в органо-генных горизонтах почв. В минеральных горизонтах активность каталазы, инвертазы, уреазы и фосфатазы снижалась в 4–11, 13–20, 8–17 и 23–540 раз соответственно во всех типах лесорастительных условий (рис. 2а), что согласуется с данными литературы о приуроченности активности почвенных ферментов к верхним, богатым микроорганизмами и корнями растений горизонтам почв [4, 8, 42]. Проведенный анализ сходств ANOSIM, выполненный на основе данных по активности ферментов и химическим свойствам почвы, показал, что данный набор показателей отличается для органо-генного и элювиального горизонтов ($R = 0.5463$, $p = 0.0038$), что подтверждается анализом главных компонент (рис. 2б, 1с).

В этой связи, влияние климатических условий и действие аэротехногенного загрязнения на изучаемые показатели рассмотрели только на примере подстилки.

Особенности ферментативной активности почв в зависимости от климатических условий. Влияние климатических факторов на исследуемые показатели изучали на примере СБ, расположенных в средней подзоне тайги (Кондопожский район Республики Карелия), северной подзоне тайги (Калевальский район Республики Карелия) и на границе тайги и лесотундры (Печенгский район, Мурманской области). Показано, что различия между районами исследований по среднесуточной температуре в вегетационный сезон составляют 2–5°C. Так, средняя (2020–2022 гг.) температура

составляет 9.0, 4.9 и 3.7°C; июня — 17.1, 14.4 и 12.1°C; июля — 17.4, 15.3 и 14.5°C; августа — 15.4, 13.0 и 12.2°C для средней подзоны тайги (Kvch1, 9), северной подзоны тайги (Klv10) и границы тайги и лесотундры (Psv12) соответственно (рис. S1) по данным ресурса [58]. Продолжительность безморозного периода в ряду: средняя подзона тайги — северная подзона тайги — граница тайги и лесотундры сокращается и составляет 110, 87 и 85 сут соответственно [1]. Следует отметить, что в период отбора почвенных образцов температура лесной подстилки не отличалась в разных природных зонах и составила 13–15°C. При этом изучаемые климатические районы отличались суммой эффективных температур, на момент отбора образцов ее значения составили 394, 330 и 235°C для средней подзоны тайги (Kvch1, 9), северной подзоны тайги (Klv10) и зоны перехода тайги и лесотундры (Psv12) соответственно (рис. S2).

В зоне перехода тайги в лесотундру (Psv12) почвы сформированы на песчаных завалуненных моренных отложениях в условиях хорошего дренажа, представлены альфегумусовыми подзолами, специфической особенностью которых, в отличие от аналогов в средней и северной подзоне тайги, является малая мощность профиля — не более 50 см. Мощность четко выраженного подзолистого горизонта составляет 3–7 см, ниже располагается иллювиальный горизонт, содержание органического вещества в котором позволяет отнести эти почвы к типу иллювиально-железисто-гумусовые. Суровые климатические условия тормозят процесс трансформации органического вещества, поступающего с опадом, что приводит к увеличению мощности лесной подстилки, следовательно, и запасов углерода, содержащегося в горизонте О. Достоверных отличий между изучаемыми ПП по величине запасов лесной подстилки не выявлено, что, вероятно, связано с высокой вариабельностью этого показателя ($CV = 153\%$ для зоны перехода тайги к лесотундре), где величина запаса изменяется от 11 до 337 т/га (табл. 3). Однако запасы углерода, азота, фосфора и калия в профиле почв существенно различаются, что обусловлено уменьшением профиля почв в ряду: средняя подзона тайги — северная подзона тайги — граница тайги и лесотундры. Также установлено, что с продвижением на север уменьшается содержание гидролизующего азота в органо-генном горизонте, что согласуется с выводами других исследователей [7].

Выявлено, что в сосняках, расположенных в северной подзоне тайги и на границе тайги и лесотундры, в лесной подстилке активность каталазы ниже на 58 и 69%, уреазы на 43 и 52% и инвертазы на 51 и 28%, по сравнению с таковой в средней подзоне тайги (рис. 3). Анализируя влияние понижения температуры на активность почвенных ферментов, некоторые авторы также отмечают

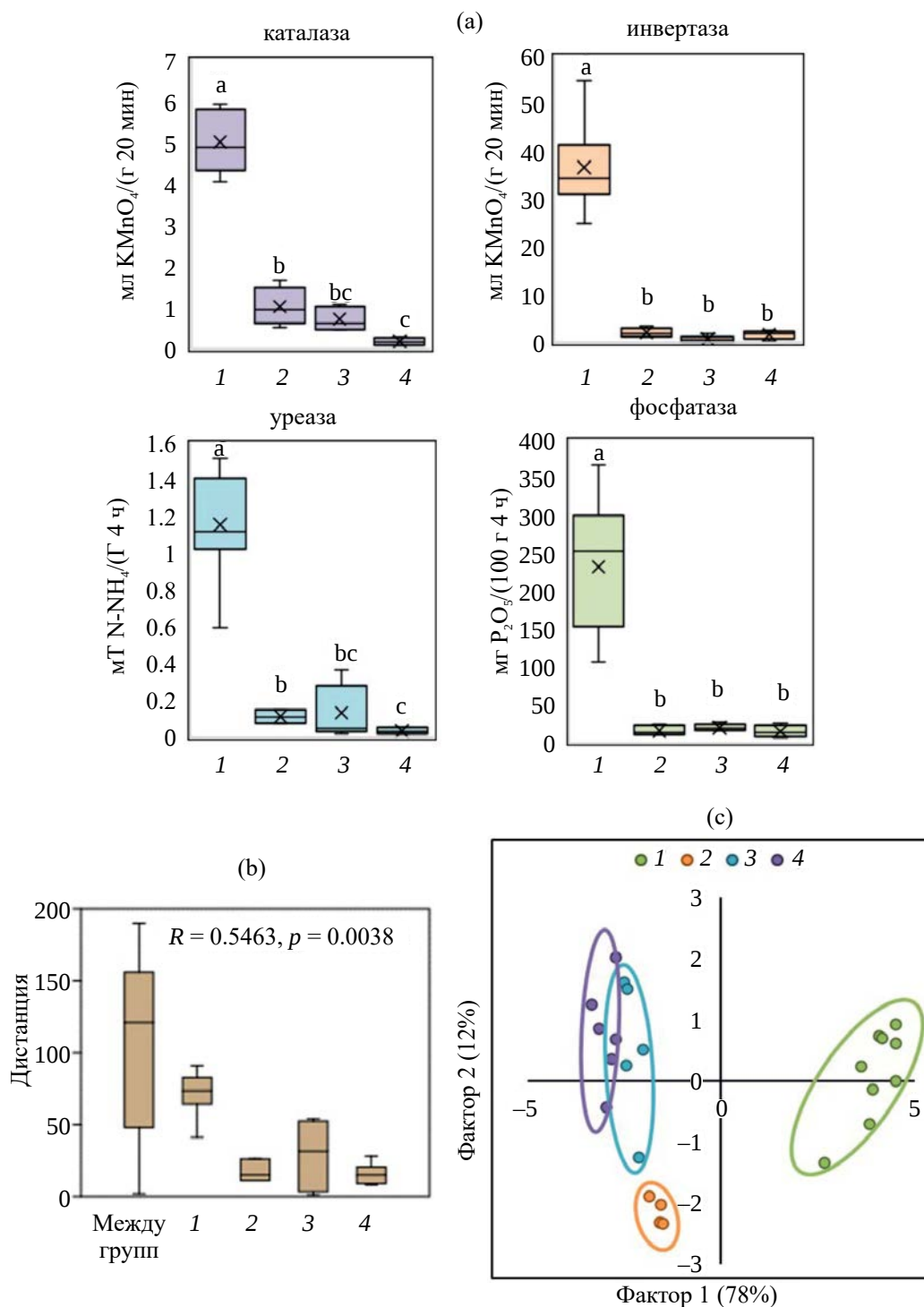


Рис. 2. (а) Активность каталазы, инвертазы, уреазы и фосфатазы в горизонтах (1 – органогенные, 2 – элювиальные, 3 – иллювиальные, 4 – переходные к материнской породе) подзолов, представленных в сосняках средней подзоны тайги (Kvch1, Kvch2, Kvch9). (б) ANOSIM-анализ массива данных, включающего активности почвенных ферментов и химические свойства горизонтов почв сосняков, расположенных в средней подзоне тайги (Kvch1, Kvch2, Kvch9). (с) Классификация 20 объектов исследования на основе данных активности почвенных ферментов (каталаза, инвертаза, уреаза, фосфатаза) и свойств почвы (рН водный и солевой, содержание углерода (%), общего (%) и гидролизующего (мг/кг почвы) азота, общего и подвижного фосфора (мг/кг почвы), подвижного калия (мг/кг почвы)). Фактор 1 (78% дисперсии) коррелирует с активностью каталазы, уреазы, инвертазы и фосфатазы; содержанием общего углерода, общего азота, подвижного калия, гидролизующего азота. Фактор 2 (12% дисперсии) коррелирует с рН водным и солевым; отношением C/N; содержанием подвижного фосфора.

Таблица 3. Мощность, запас и химические свойства лесной подстилки в сосняках брусничных, расположенных в средней подзоне тайги (Kvch1, 9), северной подзоне тайги (Klv10) и на границе тайги и лесотундры (Psv12) ($n = 6$ для Kvch1,9 и Klvl0; $n = 11$ для Psv12)

Параметр	Подзол иллювиально-железистый песчаный Kvch1, 9	Подзол иллювиально-гумусовый песчаный Klvl0	Подзол иллювиально-железистый песчаный Psv12
Мощность подстилки, см	5.2 ± 0.4	4.9 ± 0.9	5.6 ± 1.6
Запас подстилки, т/га	33.5 ± 2.8	36.5 ± 2.8	80.0 ± 31.2
pH водный	3.67 ± 0.05	2.93 ± 0.10	3.13 ± 0.07
pH солевой	3.00 ± 0.07	2.71 ± 0.01	2.61 ± 0.05
C, г/кг почвы	383 ± 12	478 ± 13	377 ± 6
N _{общ} , г/кг почвы	8.17 ± 0.65	6.60 ± 0.60	8.17 ± 0.36
N _{гидр} , мг/кг почвы	0.90 ± 0.13	0.21 ± 0.04	0.28 ± 0.04
P _{общ} , г/кг почвы	0.95 ± 0.04	0.61 ± 0.02	0.82 ± 0.06
P _{подв} , мг/кг почвы	97 ± 15	48 ± 9	110 ± 13
K _{подв} , мг/кг почвы	821 ± 131	406 ± 37	1524 ± 178

Примечание. Представлены средние значения и ошибка среднего.

снижение активности уреазы, каталазы и инвертазы [55, 57]. Активность фосфатазы в органогенном горизонте почвы значимо не отличалась в разных климатических условиях.

Основным поставщиком инвертазы в почву являются корни растений [5]. Уреаза, в большинстве случаев, является внеклеточным ферментом, на ее долю приходится до 63% общей активности в почве [37, 55]. Считается, что источником уреазы, помимо микроорганизмов, также являются растения [23, 36]. Сокращение вегетационного периода в северных регионах, в первую очередь, отражается на обменных процессах внутри растительных организмов, что, в свою очередь, может изменить выделение ими в почву, как гидролитических ферментов, так и их субстратов. Активность уреазы коррелирует с общим азотом почвы и является хорошим индикатором микробиологической минерализации азота в почве [22, 34, 36]. Низкий уровень активности уреазы в более северных регионах может быть следствием меньшего содержания азота, который рассматривается в качестве субстрата уреазы в почве [36], а также органического углерода [18]. Так, активность уреазы в лесной подстилке положительно коррелирует с содержанием гидролизуемого азота ($R = 0.63$, $p = 0.0001$, табл. S1). На основании уменьшения активности каталазы, уреазы, инвертазы можно высказать предположение, что лесные подстилки изучаемых ПП отличаются составом и/или численностью микробиома. Уменьшение активности каталазы в подстилке СБ

с ухудшением климатических условий может свидетельствовать о снижении выраженности окислительно-восстановительных процессов вследствие уменьшения количества аэробных микроорганизмов [34].

За счет сокращения вегетационного периода снижается скорость разложения органического горизонта и замедляются процессы минерализации органического вещества, что приводит к сдвигу pH в более кислую сторону. Показано, что активность каталазы, уреазы и инвертазы в лесной подстилке положительно коррелирует со значениями водного и солевого pH подстилки. Влияние pH на активность ферментов отмечали и в других исследованиях [60]. Хорошо известно, что для работы каждого фермента существует свой оптимум pH, поддержание которого имеет критическое значение для образования фермент-субстратного комплекса, даже незначительное изменение pH может приводить к существенному снижению активности фермента [50].

Проведенный анализ сходств ANOSIM, выполненный на основе данных по активности ферментов и химическим свойствам почвы, показал, что данный набор показателей отличается для каждой рассматриваемой природной зоны ($R = 0.5912$, $p = 0.0038$), что подтверждается анализом главных компонент. Фактор 1 (объясняет 44% дисперсии) положительно коррелировал с активностью каталазы, уреазы, инвертазы, водным и солевым pH подстилки, а также содержанием гидролизуемого

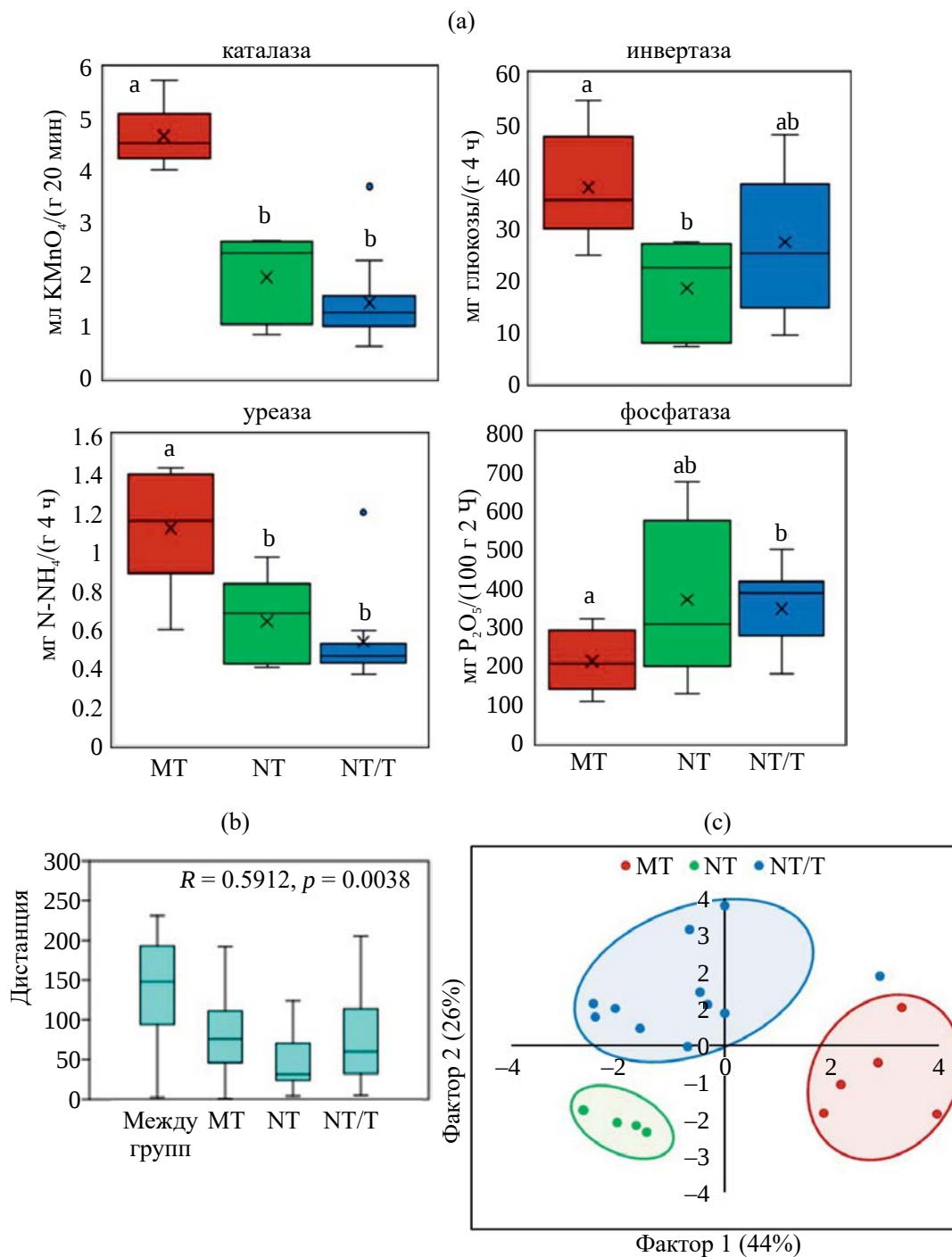


Рис. 3. (а) Активность каталазы, инвертазы, уреазы и фосфатазы в подстилке почв сосняков брусничных, расположенных в разных природных зонах. MT – средняя подзона тайги (Kvch1, 9); NT – северная подзона тайги (Klv10); NT/T – граница тайги и лесотундры (Psv12). (б) ANOSIM-анализ массива данных, включающего активности почвенных ферментов и химические свойства почв сосняков брусничных, расположенных в средней подзоне тайги, северной подзоне тайги и на границе тайги и лесотундры. (в) Классификация 22 объектов исследования на основе данных активности почвенных ферментов (каталаза, инвертаза, уреаза, фосфатаза) и свойств почвы (рН водный и солевой, содержание углерода (%), общего (%) и гидролизуемого (мг/кг почвы) азота, общего и подвижного фосфора (мг/кг почвы), подвижного калия (мг/кг почвы)). Фактор 1 (44% дисперсии) коррелирует с активностью каталазы, уреазы и инвертазы; с рН водным и солевым; содержанием гидролизуемого азота. Фактор 2 (26% дисперсии) коррелирует с содержанием общего азота, подвижного фосфора, подвижного калия.

азота. Фактор 2 (объясняет 26% дисперсии) положительно коррелировал с содержанием подвижных форм фосфора и калия и отрицательно – с общим запасом органического углерода.

Влияние аэротехногенного загрязнения на активность почвенных ферментов. Имеется достаточно много сведений о том, что активность почвенных ферментов можно использовать в качестве показателя микробной активности, в том числе ее изменения в условиях загрязнения [20, 54, 55]. На примере сосняков, расположенных на разном удалении от ГМК “Печенганикель”, рассмотрено влияние основных элементов загрязнителей – Ni, Cu, S – на активность изучаемых почвенных ферментов. Если содержание S в органогенном горизонте не отличалось в зависимости от удаленности от комбината и составляло в среднем 0.17%, то по содержанию Cu и Ni обнаружены значимые отличия (рис. 4а, 4б). Так, количество Cu и Ni в лесной

подстилке ПП в зависимости от удаления от ГМК на 48 км, 26 км и 11 км было выше соответственно на 52 и 59%, 83 и 91, 94 и 93%, по сравнению с контрольными ПП. Для ПП 26 и 11 км эти значения превышали ПДК (55 мг/кг для Cu, 85 мг/кг для Ni по [3]) в 2 и 5 раз соответственно. В результате проведенного исследования не удалось обнаружить значимых отличий в активности изучаемых ферментов в лесной подстилке в зависимости от содержания в ней Cu и Ni (рис. 4с–4ф).

Тяжелые металлы ингибируют ферментативные реакции за счет: (1) комплексообразования с субстратом; (2) блокирования функциональных групп ферментов; (3) взаимодействия с комплексом фермент–субстрат [48]. Различные металлы по-разному влияют на активность ферментов [48]. Ранее показано отрицательное влияние Cu на активность каталазы, инвертазы, фосфатазы и уреазы [16], Cu и Ni – на активность фосфатазы, каталазы и

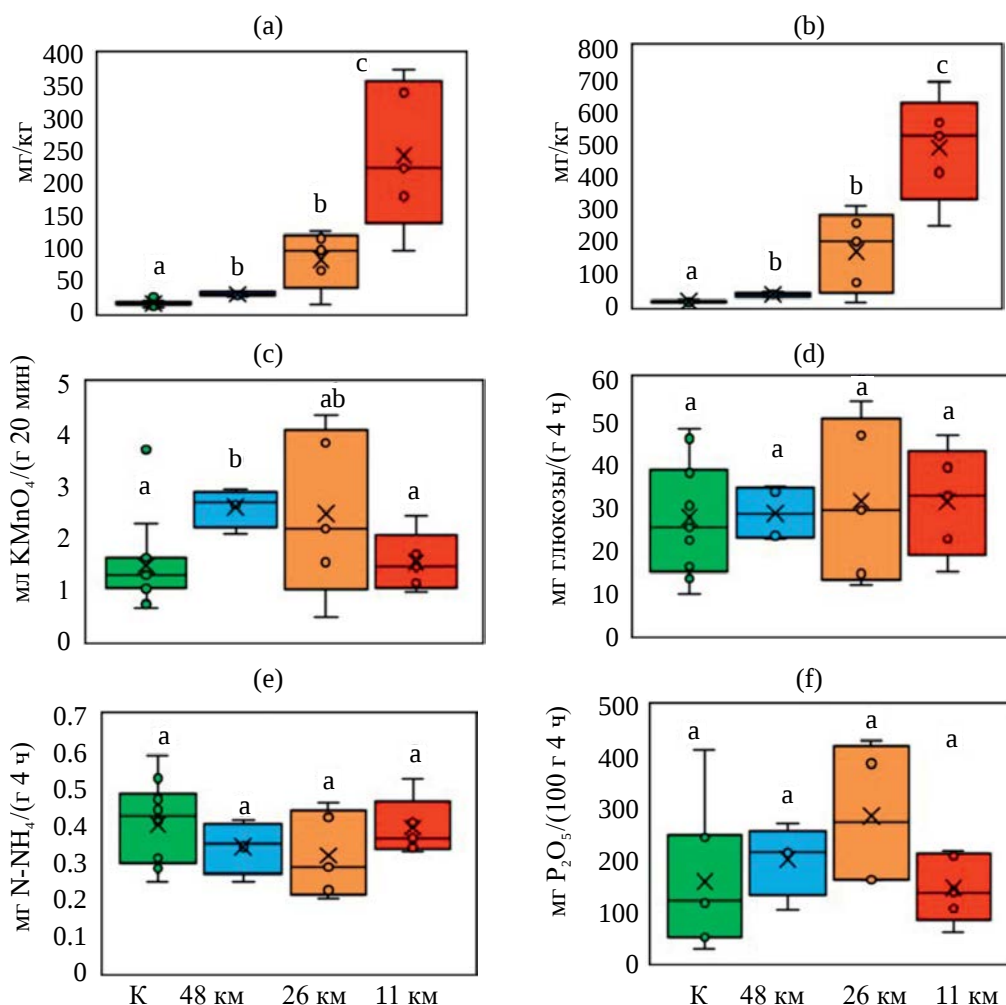


Рис. 4. Содержание меди (а), никеля (б) и активность каталазы (с), инвертазы (д), уреазы (е), фосфатазы (ф) в подстилке почв сосняков брусничных, расположенных на разном удалении от горно-металлургического комбината “Печенганикель” (68 и 81 км (К) – 48 км – 26 км – 11 км).

уреазы [31]. Ряд авторов полагает, что к действию Cu и Ni наиболее чувствительна фосфатаза [54, 59]. Есть сведения, что существует обратная связь между содержанием Cu и Ni в почве и активностью почвенных ферментов [16, 31]. Считается, что наибольшую опасность для почвенных ферментов и микроорганизмов представляют подвижные формы металлов [16]. Так, при исследовании мерзлотно-лугово-черноземных почв в транспортной зоне Аэропорт–Якутск показано, что содержание в них подвижной Cu в количестве 3–5 мг/кг приводит к снижению активности инвертазы, фосфатазы, уреазы в 4–5 раз, а каталазы – в 10 раз [16]. ГМК “Печенганикель” начал свою работу в 1937 г.; пик медно-никелевого производства пришелся на 1970-е гг.; с 1992 по 2002 гг. происходил постепенный отказ от переработки руды норильских месторождений, что привело к снижению выбросов сернистого ангидрида и тяжелых металлов; модернизация ряда блоков ГМК в 2015 г. позволила сократить выбросы Ni и Cu – до 250 и 130 т/год, а в 2021 г. комбинат прекратил свою деятельность [11]. Можно предположить, что сокращение выбросов ГМК со временем могло проявиться в снижении подвижных форм Ni и Cu, а обнаруженные в работе высокие содержания металлов – это, в основном, труднодоступные для растений формы, накопленные в почве за весь период работы комбината. Так, отмечена положительная реакция деревьев сосны обыкновенной, произрастающих на расстоянии 11 км от ГМК, на уменьшение аэротехногенного загрязнения в период 1988–2018 гг., а именно – увеличение радиального прироста [11]. Следует отметить, что внутри ПП, расположенных на расстоянии 11 и 26 км от комбината, наблюдалась пространственная неоднородность как содержания Cu и Ni, так и активности изучаемых ферментов в лесной подстилке. Также не выявлено достоверных отличий в содержании основных минеральных элементов в лесной подстилке между ПП, различающихся по содержанию Cu и Ni (табл. S2).

В обзорной работе [14] подробно рассмотрена роль ферментов в сохранении биохимического равновесия почв. По мнению автора, поддержание биохимического гомеостаза в почвах возможно, как за счет имеющегося пула иммобилизованных ферментов без резкого увеличения общего количества микроорганизмов, так и путем повторного создания пула микроорганизмов и ферментов. Считается, что модификации микробиологической и ферментативной активности, вызванные загрязнением почвы, имеют тенденцию со временем восстанавливаться, исключения составляют только экстремальные нарушения почвы [14]. На пробных площадях, расположенных на разном удалении от комбината, нарушения почвенного покрова не наблюдалось. Исходя из представленных в этой работе данных и результатов мониторинговых

исследований в районе действия ГМК “Печенганикель”, высказано предположение, что факт отсутствия изменения активности почвенных ферментов подстилки на фоне увеличения содержания Cu и Ni может указывать на высокий адаптивный потенциал системы микроорганизмы–почва.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почвенные ферменты катализируют биохимические процессы, связанные с разрушением органического вещества почвы, приводя к ее обогащению биогенными элементами и гуминовыми веществами. На основании ферментативной активности можно дать оценку активности почвенной биоты, что, в свою очередь, позволяет судить о качестве лесорастительных условий и потенциале производительности лесов. Таким образом, возможно охарактеризовать функциональные связи между почвой, микробио- и фитоценозом. Комплексное исследование биохимической активности лесной подстилки почв бореальных лесов показало, что активность каталазы, уреазы и инвертазы совместно с показателями химических свойств, рекомендуется использовать как показатель для мониторинговых исследований экологического состояния почв в различных лесорастительных условиях. Биохимическую активность подстилки, как правило, рассматривают в системе микроорганизмы–почва. Полученные в работе данные по изменению активности инвертазы в разных лесорастительных условиях указывают на важность дальнейшего изучения влияния на ферментативную активность почвы растительного яруса, в том числе, транспорта сахаров по флоэме древесных растений в корневые системы и почву. Особый интерес представляют данные о стабильности биохимической активности лесной подстилки при разных уровнях накопления в ней меди и никеля. Данные об изменении активности почвенных ферментов при действии тяжелых металлов, широко представленные в литературе, в основном, касаются почв, вовлеченных в сельскохозяйственное использование. Дальнейшее изучение биохимического гомеостаза почв бореальных лесов в условиях действия антропогенного загрязнения может дать дополнительную информацию о природе взаимоотношений почвы, микробио- и фитоценоза.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают благодарность сотрудникам заповедника “Кивач” и заповедника “Пасвик” за помощь в организации полевых работ, а также Татьяне Владимировне Тарелкиной за помощь в отборе образцов.

Исследования проводили на пробных площадях Института леса КарНЦ РАН, заложенных в

2021–2022 гг. в рамках проекта РНФ (№ 21-14-00204).

Анализ почвенных образцов выполнен на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена за счет средств федерального бюджета по государственному заданию Карельского научного центра Российской академии наук (Институт леса КарНЦ РАН).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн-версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X24110119>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас Карельской АССР: М., 1989. 40 с.
2. Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
3. Водяницкий Ю.Н., Яковлев А.С. Оценка загрязнения почвы по содержанию тяжелых металлов в профиле // Почвоведение. 2011. № 3. С. 329–335.
4. Зинченко М.К., Зинченко С.И. Ферментативный потенциал агроландшафтов серой лесной почвы Владимирского ополья // Успехи соврем. естествозн. 2015. № 1–8. С. 1319–1323.
5. Казеев К.Ш., Солдатов В.П., Шхапацев А.К., Шевченко Н.Е., Грабенко Е.А., Ермолаева О.Ю., Колесников С.И. Изменение свойств дерново-карбонатных почв после сплошной рубки в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа // Лесоведение. 2021. № 4. С. 426–436. <https://doi.org/10.31857/s0024114821040069>
6. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумкна, 2004. 342 с.
7. Кузнецова А.И., Лукина Н.В., Тихонова Е.В., Горнов А.В., Горнова М.В., Смирнов В.Э. и др. Запасы углерода в песчаных почвах сосновых лесов на западе

- России // Почвоведение. 2020. № 8. С. 959–969. <https://doi.org/10.31857/s0032180x20080109>
8. Курганова И.Н., Телеснина В.М. Лопес Де Гереню В.О., Личко В.И., Овсепян Л.А. Изменение запасов углерода, микробной и ферментативной активности агродерново-подзолов южной тайги в ходе постагрогенной эволюции // Почвоведение. 2022. № 7. С. 825–842. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22070073>
9. Ромашкин И.В., Галибина Н.А., Мошников С.А., Геникова Н.В., Мошкина Е.В., Никерова К.М. Комплексная характеристика сосняков, произрастающих в широком спектре лесорастительных условий и состоящих из насаждений разных стадий онтогенеза // Официальный бюллетень “Программы для ЭВМ. Базы данных. Топологии интегральных микросхем”. № 11. от 08.11.2023.
10. Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / Под ред. Федорец Н.Г. М.: Наука, 2006. 287 с.
11. Ромашкин И.В., Геникова Н.В., Крышень А.М., Мошников С.А., Поликарпова Н.В. Зависимость радиального прироста *Pinus sylvestris* (Pinaceae) от метеорологических условий и аэротехногенного загрязнения на северо-западе Мурманской области // Раст. ресурсы. 2023. № 1. С. 76–92. <https://doi.org/10.31857/S0033994623010089>
12. Хазиев Ф.Х. Экологические связи ферментативной активности почв // Экобиотех. 2018. № 1. С. 80–92.
13. Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 251 с.
14. Хазиев Ф.Х. Функциональная роль ферментов в почвенных процессах // Вестник АН Республики Башкортостан. 2015. Т. 20. № 2. С. 14–24.
15. Хазиев Ф.Х., Гулько А.Е. Ферментативная активность почв агроценозов и перспективы ее изучения // Почвоведение. 1991. № 8. С. 88–103.
16. Щелчкова М.В., Жергонова М.С. Ферментативная активность мерзлотной лугово-черноземной почвы транспортной зоны Аэропорт-Якутск // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2014. № 2. С. 14–18.
17. Юрковская Т.К., Елина Г.А. Восстановленная растительность Карелии на геоботанической и палеокартах. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. 136 с.
18. Błońska E., Lasota J., Zwydack M. The relationship between soil properties, enzyme activity and land use // For. Res. Pap. 2017. V. 78. P. 39–44. <https://doi.org/10.1515/frp-2017-0004>
19. Brandt J. P., Flannigan M. D., Maynard D. G., Thompson I.D., Volney W.J.A. An introduction to Canada's boreal zone: Ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues // Environ. Rev. 2013. V. 21. P. 207–226. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0040>

20. Bungau S., Behl T., Aleya L., Bourgeade P., Aloui-Sossé B., Purza A.L., Abid A., Dora A. S. Expatriating the impact of anthropogenic aspects and climatic factors on long-term soil monitoring and management // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2021. V. 28. P. 30528–30550. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-14127-7>
21. Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest // *Science*. 2013. V. 339. P. 1615–1618. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>
22. Corstanje R., Schulin R., Lark R. Scale – dependent relationships between soil organic matter and urease activity // *Eur. J. Soil Sci.* 2007. V. 58. P. 1087–95. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2007.00902.x>
23. Das S.K., Varma A. Role of enzymes in maintaining soil health // *In Soil Enzymology*. 2011. P. 22–42. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3_2
24. Delarue F., Laggoun-Défarge F., Buttler A., Gogo S., Jassey V.E.J., Disnar, J.-R. Effects of short-term ecosystem experimental warming on water-extractable organic matter in an ombrotrophic Sphagnum peatland (Le Forbonnet, France) // *Org. Geochem.* 2011. V. 42. P. 1016–1024. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2011.07.005>
25. Galibina N.A., Moshnikov S.A., Nikerova K.M., Afoshin N.V., Ershova M.A., Ivanova D.S. et al. Changes in the intensity of heartwood formation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) ontogenesis // *IAWA*. 2022. V. 43. P. 299–321. <https://doi.org/10.1163/22941932-bja10082>
26. Germon A., Laclau J.-P., Robin A., Jourdan C. Deep fine roots in forest ecosystems: Why dig deeper? // *For. Ecol. Manage.* 2020. V. 466. P. 118135. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118135>
27. Gianfreda L., Rao M.A. Soil enzymes activities for soil quality assessment // *In Bioremediation of Agricultural Soils*. 2019. P. 239–261. <https://doi.org/10.1201/9781315205137-12>
28. Hartmann H., Trumbore S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know // *New Phytol.* 2016. V. 211. P. 386–403. <https://doi.org/10.1111/nph.13955>
29. Hewins D.B., Chuan X., Bork E.W., Carlyle C.N. Measuring the effect of freezing on hydrolytic and oxidative extracellular enzyme activities associated with plant litter decomposition // *Pedobiologia*. 2016. V. 59. P. 253–256. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2016.09.002>
30. Högberg P., Högberg M.N., Göttlicher S.G., Betson N.R., Keel S.G., Metcalfe D.B., Näsholm T. High temporal resolution tracing of photosynthate carbon from the tree canopy to forest soil microorganisms // *New Phytol.* 2008. V. 177. P. 220–228. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02238.x>
31. Hu X.-F., Jiang Y., Shu Y., Hu X., Liu L., Luo F. Effects of mining wastewater discharges on heavy metal pollution and soil enzyme activity of the paddy fields // *J. Geochem. Explor.* 2014. V. 147. P. 139–150. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2014.08.001>
32. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. *World Soil Resour. Rep.* № 106. 2014. FAO, Rome. P. 181.
33. Joseph J., Gao D., Backes B., Bloch C., Brunner I., Gleixner G. et al. Rhizosphere activity in an old-growth forest reacts rapidly to changes in soil moisture and shapes whole-tree carbon allocation // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2020. V. 117. P. 24885–24892. <https://doi.org/10.1073/pnas.2014084117>
34. Karaca A., Cetin S.C., Turgay O.C., Kizilkaya R. Soil Enzymes as Indication of Soil Quality // *Soil Biol.* 2010. P. 119–48. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3_7
35. Karthikeyan A.S., Varadarajan D.K., Mukatira U.T., D'Urzo M.P., Damaz B., Raghothama K.G. Regulated Expression of Arabidopsis Phosphate Transporters // *Plant Physiol.* 2002. V. 130. P. 221–233. <https://doi.org/10.1104/pp.020007>
36. Maphuhla N.G., Lewu F.B., Oyediji O.O. The effects of physicochemical parameters on analysed soil enzyme activity from a landfill site // *Int. J. Environ. Res. Publ. Health.* 2020. V. 18. P. 221. <https://doi.org/10.3390/ijerph18010221>
37. Martinez-Salgado M.M., Gutiérrez-Romero V., Janssens M., Ortega-Blu R. Biological Soil Quality Indicators // *Current Research, Technology and Education Topics in Applied Microbiology and Microbial Biotechnology*. Ed. Mendez-Vilas A. 2010.
38. Moghimian N., Hosseini S.M., Kooch Y., Darki B.Z. Impacts of changes in land use/cover on soil microbial and enzyme activities // *Catena*. 2017. V. 157. P. 407–414. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.06.003>
39. Olsson R. Boreal Forest and Climate Change // *Air Pollution and Climate Secretariat*. 2009. V. 23. P. 9.
40. Ovsepyan L., Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Kuzyakov Y. Conversion of cropland to natural vegetation boosts microbial and enzyme activities in soil // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 743. P. 140829. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140829>
41. Panchal P., Preece C., Peñuelas J., Giri J. Soil carbon sequestration by root exudates // *Trends Plant Sci.* 2022. V. 27. P. 749–757. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.04.009>
42. Paz-Ferreiro J., Fu S. Biological Indices for Soil Quality Evaluation: Perspectives and Limitations // *Land Degradation Development*. 2013. V. 27. P. 14–25. <http://dx.doi.org/10.1002/ldr.2262>

43. Prescott C.E., Grayston S.J., Helmisaari H-S., Kašovská E., Körner C., Lambers H. et al. Surplus carbon drives allocation and plant–soil interactions // Trends Ecol. Evol. 2020. V. 35. P. 1110–1118. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.08.007>
44. Rin'kis G., Ramane K.K., Kunitskaia T.A. Methods of analyzing soils and plants. Riga: Zinatne, 1987. 174 p.
45. Sah S.P., Bryant C.L., Leppälammil-Kujansuu J., Lõhmus K., Ostonen I., Helmisaari H-S. Variation of carbon age of fine roots in boreal forests determined from ¹⁴C measurements // Plant Soil. 2013. V. 363. P. 77–86. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1294-4>
46. Sardans J., Peñuelas J., Estiarte M. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland // Appl. Soil Ecology. 2008. V. 39. P. 223–235. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.12.011>
47. Schloter M., Dilly O., Munch J.C. Indicators for evaluating soil quality // Agric. Ecosyst. Environ. 2003. V. 98. P. 255–262. [https://doi.org/10.1016/s0167-8809\(03\)00085-9](https://doi.org/10.1016/s0167-8809(03)00085-9)
48. Sethi S., Gupta S. Responses of soil enzymes to different heavy metals // Biolife. 2015. V. 3. P. 147–153.
49. Shen J., Zeng Y., Zhuang X., Sun L., Yao X., Pimpl P., Jiang L. Organelle pH in the Arabidopsis Endomembrane System // Mol. Plant. 2013. V. 6. P. 1419–1437. <https://doi.org/10.1093/mp/sst079>
50. Silva-Olaya A.M., Mora-Motta D.A., Cherubin M.R., Grados D., Somenahally A., Ortiz-Moreno F.A. Soil enzyme responses to land use change in the tropical rainforest of the Colombian Amazon region // PLOS ONE. 2021. V. 16. P. e0255669. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255669>
51. Skujins J.J. Extracellular enzymes in soil // Crit. Rev. Microbiol. 1976. V. 4. P. 383–421. <https://doi.org/10.3109/10408417609102304>
52. Steffen W., Richardson K., Rockström J., Cornell S.E., Fetzer I., Bennett M.E. et al. Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet // Science. 2015. V. 347(6223). P. 1259855. <https://doi.org/10.1126/science.1259855>
53. Tarelkina T.V., Galibina N.A., Moshnikov S.A., Nikerova K.M., Moshkina E.V., Genikova N.V. Anatomical and Morphological Features of Scots Pine Heartwood Formation in Two Forest Types in the Middle Taiga Subzone // Forests. 2022. V. 13. P. 91. <https://doi.org/10.3390/f13010091>
54. Tyler G. Heavy metal pollution, phosphatase activity, and mineralization of organic phosphorus in forest soils // Soil Biol. Biochem. 1976. V. 8. P. 327–332. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(76\)90065-1](https://doi.org/10.1016/0038-0717(76)90065-1)
55. Utobo E.B., Tewari L. Soil enzymes as bioindicators of soil ecosystem status // Appl. Ecol. Environ. Res. 2015. V. 13. P. 147–169. http://dx.doi.org/10.15666/aer/1301_147169
56. Versaw W.K., Harrison M.J. A Chloroplast Phosphate Transporter, PHT2; 1, Influences Allocation of Phosphate within the Plant and Phosphate-Starvation Responses // Plant Cell. 2002. V. 14. P. 1751–1766. <https://doi.org/10.1105/tpc.002220>
57. Wang W., Page-Dumroese D., Lv R., Xiao C., Li G., Liu Y. Soil enzyme activities in *Pinus tabulaeformis* (Carrière) plantations in Northern China // Forests. 2016. V. 7. P. 112. <https://doi.org/10.3390/f7060112>
58. Weatherarchive.ru [Электронный ресурс]. URL: <http://weatherarchive.ru/> / дата обращения: 20.02.2024
59. Wyszowska J., Kucharski J. Liczebność drobnoustrojów w glebie zanieczyszczonej metalami ciężkimi // Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych. 2003. V. 492. P. 427–433.
60. Yang Y.Z., Liu S., Zheng D., Feng S. Effects of cadmium, zinc and lead on soil enzyme activities // Journal of Environmental Sciences. 2006. V. 18. P. 1135–1141. [https://doi.org/10.1016/s1001-0742\(06\)60051-x](https://doi.org/10.1016/s1001-0742(06)60051-x)
61. Yeboah J.O., Shi G., Shi W. Effect of Heavy Metal Contamination on Soil Enzymes Activities // J. Geosci. Environ. Prot. 2021. V. 9. P. 135–154. <https://doi.org/10.4236/gep.2021.96008>

The Biochemical Activity of Litter as an Indicator of Soil Quality in Pine Forests of Eastern Fennoscandia

N.A. Galibina^{1,*}, K.M. Nikerova¹, E.V. Moshkina¹, and A.V. Klimova¹

¹Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia

*e-mail: galibina@krc.karelia.ru

Using the example of ferruginous illuvial podzols and podzolized podburs (Albic Podzol and Entic Podzol), the biochemical activity of forest litter was studied in a gradients of: (1) edaphic and climatic conditions and (2) anthropogenic pollution. First, Blueberry (BP), lingonberry (LinP), and lichen (LicP) pine forests from the middle subzone of the taiga were the objects of the study, along with LinP located

in the middle and northern taiga forests (Karelia) and on the border of the taiga and forest-tundra (Murmansk region). Second, there are pine forests at different distances from the zone of influence of the Pechenganikel mining and metallurgical plant. The study examined how the “ground cover – litter” system affected soil enzymes and chemical properties (pH, C, N, P, K, S, Cu, Ni). It was shown that in the LinP of the middle subzone of the taiga, the activity of invertase and phosphatase in the forest litter was 1.5–1.8 times higher compared to the BP and LinP. Changes in climatic conditions (a decrease in average daily temperature by 2–3°C) were accompanied by a decrease in the activity of catalase by 58 and 69%, urease by 43 and 52%, and invertase by 51 and 28%. It has been suggested that the absence of significant differences in the activity of the studied enzymes in the forest litter, depending on the accumulation of copper and nickel in it, may indicate a high adaptive potential of the microorganisms – soil system. The possibility of using soil biochemical activity in monitoring studies of the state of forest biogeocenoses is discussed.

Keywords: Podzol, forest litter, urease, catalase, phosphatase, invertase, forest conditions, anthropogenic pollution

===== ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ПОЧВ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ =====

УДК 631.41

**СОДЕРЖАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ ГУМУСА В ПОЧВАХ
ВТОРИЧНЫХ ЛЕСОВ И СУБСРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ СТЕПЕЙ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА (НА ПРИМЕРЕ ХРЕБТА ГРУЗИНКА)**

© 2024 г. С. Н. Горбов^а, С. С. Тагивердиев^а, * (<http://orcid.org/0000-0003-4422-1094>),
С. А. Литвинская^{а, б}, П. Н. Скрипников^а, Н. В. Сальник^а, Д. А. Козырев^а, О. С. Безуглова^а

^аЮжный федеральный университет, пр-т Стачки, 194/1, Ростов-на-Дону, 344090 Россия

^бКубанский государственный университет, ул. Ставропольская, 149, Краснодар, 350040 Россия

*e-mail: 2s-t@mail.ru

Поступила в редакцию 12.02.2024 г.

После доработки 13.06.2024 г.

Принята к публикации 14.06.2024 г.

Естественная структура экосистем ниже-среднегорного пояса Северо-Западного Кавказа представлена преимущественно вторичными древесными сообществами на фоне незначительного присутствия степных экосистем. Почвенный покров данной территории представлен комбинацией естественных типов: бурых лесных и дерново-карбонатных почв (рендзин). Бурые лесные почвы доминируют под пушистодубовыми лесами, в то время как дерново-карбонатные почвы, некогда сформированные под гемитермными (средиземноморскими) степями, претерпели существенные изменения и распространены как под пушистодубовыми шибляками, ясеневыми сообществами и липняками, так и под сохранившимися участками со степной растительностью. Как следствие идет уменьшение содержания $S_{\text{орг}}$ в почвенно-сукцессионном ряду: дерново-карбонатные выщелоченные почвы под травянистыми сообществами, дерново-карбонатные выщелоченные почвы под древесными сообществами, бурые лесные почвы. Функционирование дерново-карбонатных почв под древесными фитоценозами и их дальнейшая сукцессия по буроземному типу достоверно уменьшает содержание $S_{\text{орг}}$ на глубину до 60 см. В то время как содержание $S_{\text{орг}}$ в дерново-карбонатных почвах под травянистыми фитоценозами больше не только в гумусово-аккумулятивном горизонте, но и по всему профилю в целом. Наиболее значимые изменения в составе гумуса затрагивают его водорастворимую фракцию, извлекаемую холодной и горячей экстракцией. Для бурых лесных и дерново-карбонатных почв под древесными фитоценозами характерны аналогичная специфика накопления в поверхностных горизонтах легкорастворимой фракции ВОВ (холодная экстракция) и ее профильного распределения. При этом абсолютные значения ВОВ (горячая экстракция) в профиле дерново-карбонатных почв под древесными формациями уменьшаются практически в 2 раза по сравнению с почвами травянистого фитоценоза. Уменьшение гумусированности дерново-карбонатных почв при формировании на них лесных сообществ происходит за счет деструкции органической части, некогда прочно ассоциированной с кальцием и претерпевающей максимальные трансформации за счет смены растительного опада и микроклимата под деревьями. Кислотность почвы оказывает влияние на степень экстракции ВОВ — доля горячей фракции ВОВ в $S_{\text{орг}}$ достоверно увеличивается при снижении pH раствора.

Ключевые слова: бурые лесные почвы, дерново-карбонатные почвы (рендзины), карболитоземы, почвенное органическое вещество, водорастворимое органическое вещество почв

DOI: 10.31857/S0032180X24110125, EDN: JNZPYA

ВВЕДЕНИЕ

История лесов Северо-Западного Кавказа тесно связана с историей природопользования самобытной аборигенной черкесской культуры [14, 24, 35]. Горные ландшафты обеспечивали

населению большое разнообразие природных условий и ресурсов, что давало возможность сформировать вариабельные формы уникальной хозяйственной деятельности и оригинальную специфическую систему устойчивого природопользования [29].

Ведущей отраслью хозяйства горских племен было экстенсивное скотоводство, для которого были необходимы значительные площади под пастбища и сенокосы. Однако в естественной структуре экосистем ниже-среднегорного пояса Северо-Западного Кавказа степные экосистемы присутствовали незначительно, а луга отсутствовали практически полностью (XVIII—середина XIX вв.). Как следствие "...леса истреблялись бывшими туземцами систематически, в силу принятой ими методы хозяйства, требовавшей уничтожения лесов для удовлетворения нужды двух главных промыслов — хлебопашества и скотоводства..." [36, с. 8].

Факт безлесности гор подтверждается и первыми научно-исследовательскими работами [1, 6, 12], и более поздними исследованиями растительности Северо-Западного Кавказа [7, 24, 25, 30, 40].

Таким образом, результатом черкесского природопользования является обезлесение горных ландшафтов Северо-Западного Кавказа. Несмотря на масштабность антропогенного воздействия на лесные ландшафты, полного разрушения структуры экосистемы широколиственных лесов не произошло [7, 25]. По всей видимости, многовековой опыт аборигенного населения приводил к постоянной сопряженности темпов эксплуатации лесных экосистем с возможностью их самовосстановления.

В 1864 г. черкесские племена вынуждены были покинуть горные ландшафты, и Северо-Западный Кавказ около 30 лет оставался вне антропогенного воздействия [25]. При резком ослаблении интенсивности природопользования лесная растительность быстро восстанавливалась. Семенным материалом для восстановительных сукцессий послужили священные дубовые рощи, дубы-черкесы, леса на крутых склонах, в щелях, близ источников. Возникли новые типы растительности: порослевые вторичные черешчато- и скальнодубовые и грабинниковые сообщества, вторичные ясенники и липняки, антропогенные послелесные луга, вторичный шибляк из дуба пушистого и ксерофильных кустарников в сочетании с остепненными ценозами, орешники из *Corylus avellana* (L.) Н. Karst. Особенно широкое развитие получили вторичные дубовые сообщества (рис. S1). Леса восстанавливались, но количественно и качественно было другим, более обедненным [25].

В современном растительном покрове, наряду с восстановившимися порослевыми лесными сообществами, сохранившимися старовозрастными дубово-грабово-буковыми лесами, отдельные привершинные территории, особенно их южные склоны, часто занимают фрагменты горных степей и разнотравные остепненные луга (эродированные южные склоны). Горные степи относятся к особому типу гемитермных (субсредиземноморских) степей, значительно отличающихся от равнинных

степей Западного Предкавказья (рис. S1). Это древние реликтовые степи, имевшие некогда более широкое распространение, их происхождение связано с ксеротермическим периодом голоцена, они отличаются высоким биоразнообразием [31].

Разнообразие растительного покрова приводит к формированию сложного сочетания дерново-карбонатных почв и буроземов, составляющих одну из малых групп почв по распространению [13]. Особенностью дерново-карбонатных почв является высокое содержание органического углерода при их малой мощности [44, 46]. Так, на западе Турции их мощность насчитывает около 33 см, а содержание органического углерода уменьшается с глубиной от 9.34 до 3.66% [48]. В почвах на юго-западе Словении содержание органического вещества достигает 51%, уменьшаясь с глубиной до 3% [56], а на юге Республики Северная Македония — от 22.59 до 5.28% [49]. Важной особенностью данных почв является подстиление твердыми карбонатными породами [42, 50]. Отмечается, что тип минерала определяет степень накопления гумуса, насыщенность основаниями, микробиологическую активность и другие характеристики почв [39, 55]. Сельскохозяйственное использование дерново-карбонатных почв затруднено особенностями геоморфологии территорий, на которых они сформированы [39], а также высокими рисками эрозионных процессов [42, 53].

На Северном Кавказе площадь дерново-карбонатных почв составляет 12 180 км² [3]. В России принято считать, что данные почвы формируются под травянистыми фитоценозами [3, 19], однако в силу существования сукцессионных процессов, такие почвы часто встречаются и под древесными фитоценозами, что предопределяет их дальнейшее развитие по типу бурых лесных почв. Изменение фитоценоза приводит к трансформации карбонатного профиля [22] и фракционно-группового состава гумуса. На примере черноземов показано, что во многом возраст лесонасаждений влияет на запасы органического вещества почв. Отмечается, что в первые 30 лет в черноземах под древесной растительностью уменьшаются запасы органического вещества, а в последующие годы увеличиваются [37, 41, 51]. Водоэкстрагируемое органическое вещество (**ВОВ**) представляет наиболее динамичную часть органического вещества почв, оно является чувствительным индикатором трендов изменений его состояния и процессов почвообразования в целом [15].

Таким образом, под влиянием хозяйственной деятельности населения в период XVIII—XIX вв. в исследуемой регионе наблюдается антропогенная смена лесной растительности на послелесные и остепненные луга, а на крутых склонах на нагорно-ксерофильные и степные ценозы [25], что не могло не сказаться на состоянии почвенного покрова.

Цель исследования — проследить трансформацию дерново-карбонатных почв под различными фитоценозами Северо-Западного Кавказа, составляющими сукцессионный ряд.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования. Исследовали хребет Грузинка, расположенный на землях лесного фонда территории Краснодарского края в районе г. Крымск, площадь изыскания составила 1601.75 га (рис. 1). Изучение растительного и эдафического компонентов природного комплекса проводили в мае–августе 2023 г. в рамках уточнения границ проектируемой ООПТ.

По схеме физико-географического районирования изученная территория относится к самой западной части Северо-Кавказской провинции Большого Кавказа. Тип высокогорной зональности — умеренно-влажные лесолуговые карпатско-кавказские [16]. Биогеографическое районирование: Оробиом: Неморальный хвойно-широколиственный и широколиственный, Северо-Западнокавказский [23]. Согласно флористическому районированию Кавказа, территория памятника природы входит в район Западного Кавказа, Адагум-Пшишский флористический район [32].

Исходя из геоморфологического районирования, территория входит в состав Кавказской горной страны и относится к области Северо-Западного

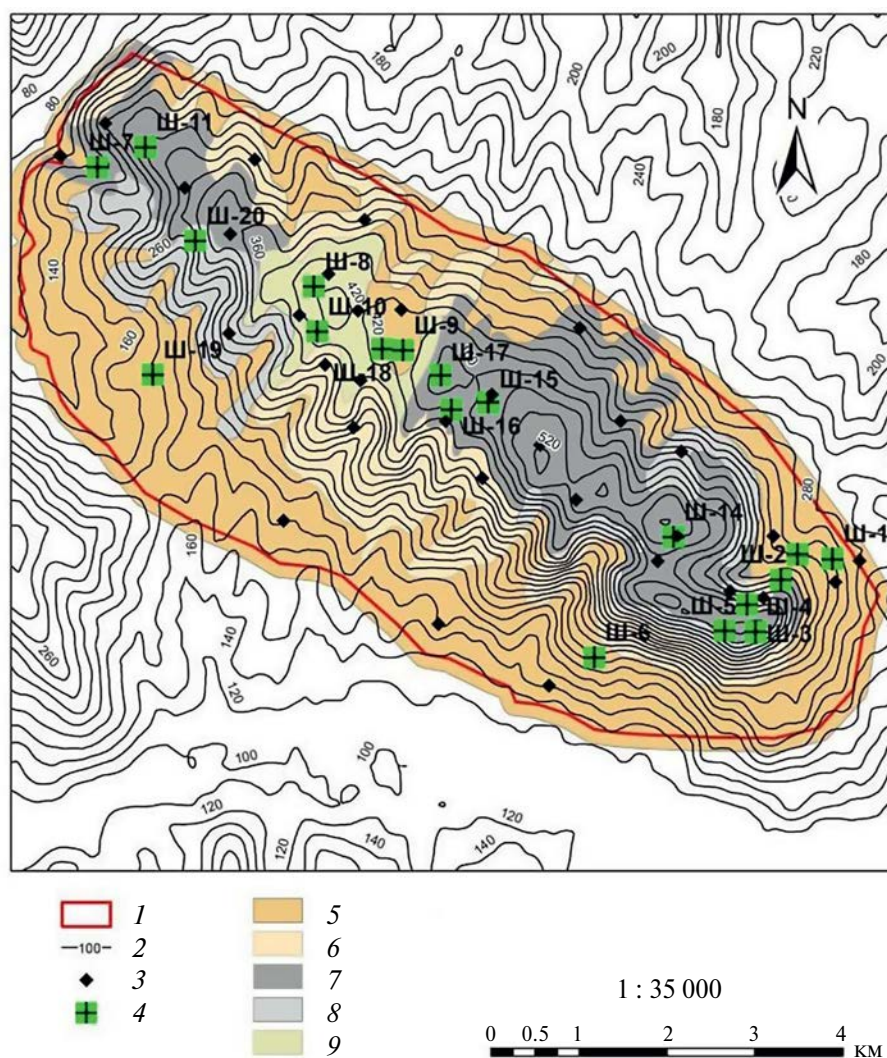


Рис. 1. Почвенная карта территории ООПТ «Гора Шизе – хр. Грузинка» (1 – граница ООПТ гора Шизе; 2 – изогипсы; 3 – поверхностные образцы; 4 – почвенные разрезы; 5 – бурые лесные слабонасыщенные почвы; 6 – бурые лесные неполноразвитые; 7 – дерново-карбонатные выщелоченные мощные; 8 – дерново-карбонатные выщелоченные маломощные; 9 – дерново-карбонатные выщелоченные поверхностно-глееватые).

Кавказа провинции Большого Кавказа, где преобладают среднегорные хребты с эрозионным рельефом [20]. С севера на юг высоты по хребту увеличиваются: гора Грузинка — 357 м, гора Михаль — 542 м, гора Шизе — 542 м (высшая точка хр. Грузинка). Почвообразующие породы сложены осадочными отложениями от раннемелового до четвертичного возраста и представлены продуктами разной степени выветривания мергеля. Климат умеренно-влажный с годовым количеством осадков 500–600 мм.

По современной КиДПР почвенный покров изучаемой территории представлен дерново-карбонатными типичными почвами, отнесены к карболитоземам темногомусовым, выщелоченные и оподзоленные подтипы дерново-карбонатных почв — к буроземам темногомусовым [18, 17], а по классификации WRB первые отнесены к Rendzic Leptosols — это почвы, сформированные на плотном карбонатном элювии [47], выщелоченные и оподзоленные подтипы попадают в группу Cambisols.

Методы исследования. При изучении растительного покрова применяли маршрутный метод, закладывали сеть маршрутов, относительно равномерно покрывающих весь изучаемый участок и захватывающих все имеющиеся биотопы [34]. Флористический анализ с целью установления таксонов, их биологии и экологии проводили с помощью определителей и монографических работ [11, 21, 26, 27].

Разрезы закладывали с учетом растительных формаций и топографии на наименее эродированных территориях. Такой подход позволял охватить основные типы почв, при этом нивелировался мешающий эффект эрозии. Для того чтобы проследить трансформацию органического вещества закладывали разрезы с учетом почвенно-сукцессионного ряда: дерново-карбонатная выщелоченная под травянистым фитоценозом (ДКт), дерново-карбонатная выщелоченная под древесным фитоценозом (ДКд) и бурая лесная почва (БЛП). Почвенные образцы отбирали из всех генетических горизонтов, согласно ГОСТ 17.4.4.02-84 [9]. Дополнительно отбирали поверхностные образцы в десятикратной повторности из дернового горизонта в радиальном направлении от каждого разреза на расстоянии 30–50 м, либо точно с привязкой к рельефу, что позволило сделать статистическую обработку данных и учесть фактор пестроты содержания изученных показателей.

Содержание органического углерода определяли двумя методами на базе научно-испытательной лаборатории “Биогеохимия” Южного федерального университета:

1) определение гумуса в почве по Тюрину в модификации Никитина с колориметрическим окончанием по Орлову—Гриндель [33].

2) высокотемпературное каталитическое сжигание с помощью элементного анализатора TOC-L CPN Shimadzu (SSM 5000a, Япония). Определение валового углерода осуществляли с использованием платинового катализатора при температуре 900°C. Концентрации образовавшегося CO₂ регистрировали при помощи недисперсионного инфракрасного детектора. Содержание неорганического углерода определяли посредством прибавления фосфорной кислоты с последующим нагреванием до 200°C. Непосредственно органический углерод считали по разности значений между общим углеродом и неорганическим углеродом [51, 52].

Для количественной оценки растворимого органического вещества, как наиболее динамичной составной части гумуса, использовали метод, основанный на холодной и горячей экстракции органического вещества из почвенной суспензии в соотношении почва : вода 1 : 10 с последующим определением содержания углерода на анализаторе углерода TOC-L CPN Shimadzu [44]. Данный метод позволяет оценить потенциальное содержание лабильных (активных) фракций органического вещества почвы, так как они могут легко перемещаться посредством минерализации и высвобождения. К наиболее неустойчивым фракциям органического вещества относятся его составные части, экстрагируемые холодной/горячей водой. Легкорастворимая фракция — это фракция, экстрагируемая холодной водой, а растворимая фракция — горячей водой [8].

Содержание карбонатов измеряли при помощи кальциметра методом Шейблера. Содержание карбонатов выражали в пересчете на карбонат кальция, pH определяли по ГОСТ 26423-85 [10].

Статистическую обработку данных выполняли с помощью программного обеспечения Statistica for Windows 10.0, MS Excel. Рассчитывали среднее значение, медиану, стандартное отклонение, минимум и максимум выборки. Нормальность распределения данных выборки проверяли с помощью критериев Колмогорова—Смирнова и Шапиро—Уилка. Для оценки достоверности различий использовали критерий Манна—Уитни. Ранговую корреляцию рассчитывали с использованием критерия Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение растительности показало, что на исследуемой территории сформировались своеобразные типы горных лесных формаций: леса на бурых лесных почвах, лесные сообщества на дерново-карбонатных и субсредиземноморские степи на дерново-карбонатных почвах.

Леса на бурых лесных почвах представлены скальнодубовыми сообществами и занимают местоположения с мягкими формами рельефа средневысотных и низких гор. В широколиственных дубовых и дубово-грабовых лесах произрастают клен полевой и каппадокийский (*Acer campestre* L., *A. cappadocicum* Gled.), ясень (*Fraxinus excelsior* L.), черноплодная рябина (*Torminalis glaberrima* (Gand.) Sennikov & Kurtto), липа (*Tilia dasystyla* subsp. *caucasica* (V.Engl.) Pigott), режуха (*Fagus orientalis* Lipsky) и сосна Коха (*Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch). В подлеске произрастают мезофильные виды: кизил (*Cornus mas* L.), свидина (*Swida australis* (C.A. Mey.) Potjark. ex Grossh.), клекчака перистая (*Staphylea pinnata* L.), жимолость каприфоль (*Lonicera caprifolium* L.), бирючина обыкновенная (*Ligustrum vulgare* L.), ниже к подножью — лещина обыкновенная.

Лесные сообщества на дерново-карбонатных представлены пушистодубовыми сообществами (*Quercus pubescens* Willd.), которые на хр. Грузинка расширили свой ценоареал и заняли территории горностепных и остепненно-луговых сообществ. Леса с эдификаторной ролью дуба пушистого разнообразны по структуре, флористически богаты и образуют особый тип растительности — шибляк, представляющий собой концентрацию ксерофильных и мезоксерофильных формаций из листопадных кустарников. *Q. pubescens* в сочетании со своей флористической экологической свитой внедряется в степные сообщества, образуя на хр. Грузинка остепненные шибляковые сообщества. Кроме дуба пушистого, в состав шибляка входят держидерево (*Paliurus spina-christi* Mill.) и сумах дубильный (*Rhus coriaria* L.).

Степные сообщества хр. Грузинка на дерново-карбонатных представляют собой типичные субсредиземноморские сообщества, близкие по составу к растительности хребта Маркотх [28]. Дерновинную основу здесь составляют ковыль красивейший (*Stipa pulcherima* K. Koch) и типчак (*Festuca valesiaca* Gaud.), из злаков также произрастают тонконог тонкий (*Koeleria cristata* (L.) Pers.), бородач кровяноостанавливающий (*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng.), перловник крымский (*Melica taurica* C. Koch). Разнотравье представлено средиземноморскими гемиксерофильными видами: асфodelина желтая (*Asphodeline lutea* (L.) Reichenb.), вьюнок кантабрийский (*Convolvulus cantabrica* L.), дубровник белый (*Teucrium polium* L.), полынь альпийская (*Artemisia alpina* Pall. ex Willd.), железница горная и ж. крымская (*Sideritis montana* L., *S. taurica* Steph. ex Willd.) и редкими эндемиками: колокольчик Комарова (*Campanula komarovii* Maleev), тимьян маркотхский (*Thymus markhotensis* Maleev).

Полевое морфологическое обследование почвенных профилей и лабораторный анализ представленных образцов почв показали, что почвенный покров изученной территории представлен

комбинацией естественных типов: бурых лесных и дерново-карбонатных почв (рис. 1). На высших точках водораздельных хребтов лесные формации переходят в горные степи и послелесные луга, как следствие дерново-карбонатные почвы на настоящем этапе на изученной территории функционируют как под степными, так и под древесными формациями.

Бурые лесные слабонасыщенные (рис. S2) почвы приурочены к подножью хребта и денудационным склонам, сформированы на продуктах выветривания мергеля с алевролитом, подстилаемого глинами с прослоями песчаников и сидеритов. Мощность гумусово-аккумулятивного профиля составляет 25–40 см. Поверхностные грубогумусовые горизонты имеют хорошую комковато-ореховатую, комковато-зернистую структуру, а также высокое содержание гумуса до 6.8%, которое резко снижается с глубиной. Показатель pH суспензии меняется с глубиной в пределах 5.4–9.0. Такой разброс значений обусловлен особенностями гумуса, образованного древесным опадом и карбонатными породами, на которых сформировались почвы, а также высокой гетерогенностью самой почвы. Показатель сухого остатка водной вытяжки почв по профилю составляет 0.07–0.19%.

Бурые лесные неполноразвитые почвы залегают выше по рельефу, на более крутых склонах. Отличием данных почв от бурых лесных слабонасыщенных является их малый по мощности профиль, с признаками смывности. Гумусово-аккумулятивный профиль составляет 10 см, сформирован на элювии известняка.

Дерново-карбонатные выщелоченные мощные почвы на продуктах выветривания мергеля приурочены к самым высоким формам рельефа. Мощность гумусово-аккумулятивного профиля составляет 22–50 см. В поверхностных горизонтах дерново-карбонатных почв идут активные процессы гумусообразования и гумусонакопления. В результате содержание гумуса в этих почвах составляет около 11%, что соответствует критерию многогумусные, редко до 14.5% гумуса, что классифицирует почвы как перегнойные. Структура данных почв разнообразна, и зависит от степени разложения органического вещества и наличия кратковременного подтопления верховодкой. В целом профиль обладает нейтральной реакцией среды, которая возрастает до щелочных значений pH в нижней части профиля.

Дерново-карбонатные выщелоченные мало-мощные на элювии мергеля почвы характеризуются значительным количеством почвенного органического вещества в поверхностном горизонте и имеют pH профиль, схожий с дерново-карбонатными мощными почвами. Отличительной особенностью является малая протяженность

гумусово-аккумулятивного профиля, не превышающая 12–15 см.

Дерново-карбонатные выщелоченные поверхностно-глееватые почвы приурочены к повышению рельефа центральной части хребта с наличием верховодки в слое карбонатного элювия, сформированной за счет атмосферных осадков. Избыточное увлажнение гумусово-аккумулятивных горизонтов возникает на границе соприкосновения с маломощным грубообломочным элювием плотной карбонатной породы (известняка). Как следствие в данных почвах развиваются процессы оглеения, морфологически выраженные в появлении сизых, оливковых оттенков горизонтов, формировании железистых выделений в профиле и трансформации структуры почв. Пятна оглеения встречаются на глубине 32–80 см, гумусово-аккумулятивный профиль составляет 32–60 см. Для них характерно высокое содержание почвенного органического вещества в поверхностных горизонтах, достигающее 14%, что классификационно определяет их как перегнойные. Актуальная кислотность варьирует от слабокислой до нейтральной по всему профилю, за исключением горизонта С, где pH выше 8.

Особенности органического вещества изученных почв. На рис. 2 представлены абсолютное содержание $C_{орг}$, ВОВ холодной экстракции и горячей экстракций. Все выборки показывают резкое уменьшение содержания $C_{орг}$ с глубиной. В бурых лесных почвах в слое 0–20 см наблюдается большой разброс значений содержания $C_{орг}$ 1.69–6.69%, ниже по профилю показатель резко уменьшается, составляя в слое 20–40 см 0.48–0.86%, а в слое 40–60 см – 0.48–0.68%. В дерново-карбонатных почвах под древесными фитоценозами в слое 0–20 см медиана составляет 3.71%, что сопоставимо с таковым показателем бурой лесной почвы – 3.78%. Содержание $C_{орг}$ в дерново-карбонатных почвах под травянистыми фитоценозами выше, чем в остальных выборках, как в поверхностных горизонтах (5.59%), так и по всему профилю.

Медианы содержания ВОВ холодной экстракции в бурых лесных почвах и дерново-карбонатных почвах под древесными фитоценозами сопоставимы и составляют для слоя 0–20 см 19.67 и 21.03 мг/л, для слоя 20–40 см – 11.12 и 11.81 мг/л, для слоя 40–60 см – 11.73 и 10.74 мг/л соответственно. Медианы этого показателя в дерново-карбонатных почвах под травянистыми фитоценозами во всех слоях выше, чем в других выборках.

Экстракция ВОВ горячей водой показала иные результаты: в слоях 0–20 и 20–40 см медианы в бурых лесных почвах выше таковых в дерново-карбонатных почвах под древесными фитоценозами, а в слое 40–60 см – наоборот. Медианы содержания ВОВ в дерново-карбонатных почвах под

травянистыми фитоценозами во всех слоях выше, чем в других выборках.

Если рассмотреть долю ВОВ в составе органического углерода послойно, то (рис. 3) отмечаются высокие значения медианы, а также большой разброс значений в выборках бурых лесных почв, за исключением ВОВ холодной экстракции в слое 0–20 см. При этом медианы выборок в дерново-карбонатных почвах зачастую сопоставимы. Значения медианы относительного содержания ВОВ холодной экстракции возрастают с глубиной во всех выборках. Данные, полученные в вытяжках горячей экстракции, показали максимальную долю подвижного ВОВ в бурых лесных почвах на глубине 20–40 см. При этом в дерново-карбонатных почвах под древесными фитоценозами медиана по профилю в целом статична и находится пределах 1.73–1.96%. Минимальные значения медианы обнаружены в выборках дерново-карбонатных почв под травянистыми фитоценозами в слое 20–40 см. В целом доля общего ВОВ от $C_{орг}$ во многом повторяет профильное распределение ВОВ при горячей экстракции.

Полученные данные указывают, что содержание $C_{орг}$ претерпевает трансформацию в почвенно-сукцессионном ряду: ДКт, ДКд и БЛП (табл. 1, 2). Достоверные различия $C_{орг}$ показаны во всех сравнениях на глубинах 20–40, 40–60 см, а на глубине 0–20 см во всех сравнениях дерново-карбонатных почв под травянистыми ценозами. Таким образом, влияние древесных фитоценозов на дерново-карбонатные почвы, а затем и эволюция их в бурые лесные почвы сопровождается достоверным уменьшением содержания $C_{орг}$ в дерново-карбонатных почвах на глубину до 60 см. Дерново-карбонатные почвы под древесными ценозами занимают промежуточное положение по содержанию $C_{орг}$ среди изученных групп почв. Отсутствие достоверных различий в слое 0–20 см с бурыми лесными почвами косвенно указывает на изменение углеродного профиля почв в эволюционном ряду.

Содержание ВОВ холодной экстракции показало достоверные различия по сравнению БЛП с ДКт в слое 0–20 см с превалированием в последней. В целом в слоях 20–40 и 40–60 см наблюдается наибольшее содержание легкорастворимого органического вещества в ДКт. Однако высокая вариация показателя и в тех, и в других почвах не дает достоверных различий в слое 40–60 см.

Неожиданный результат показала горячая экстракция, наименьшими значениями медиан в слое 0–20 и 20–40 см характеризуются дерново-карбонатные почвы под древесными ценозами. Все сравнения в слое 20–40 см показали достоверные различия. В нижележащем слое 40–60 см обнаружено достоверное превалирование ВОВ горячей экстракции в группе дерново-карбонатных почв под

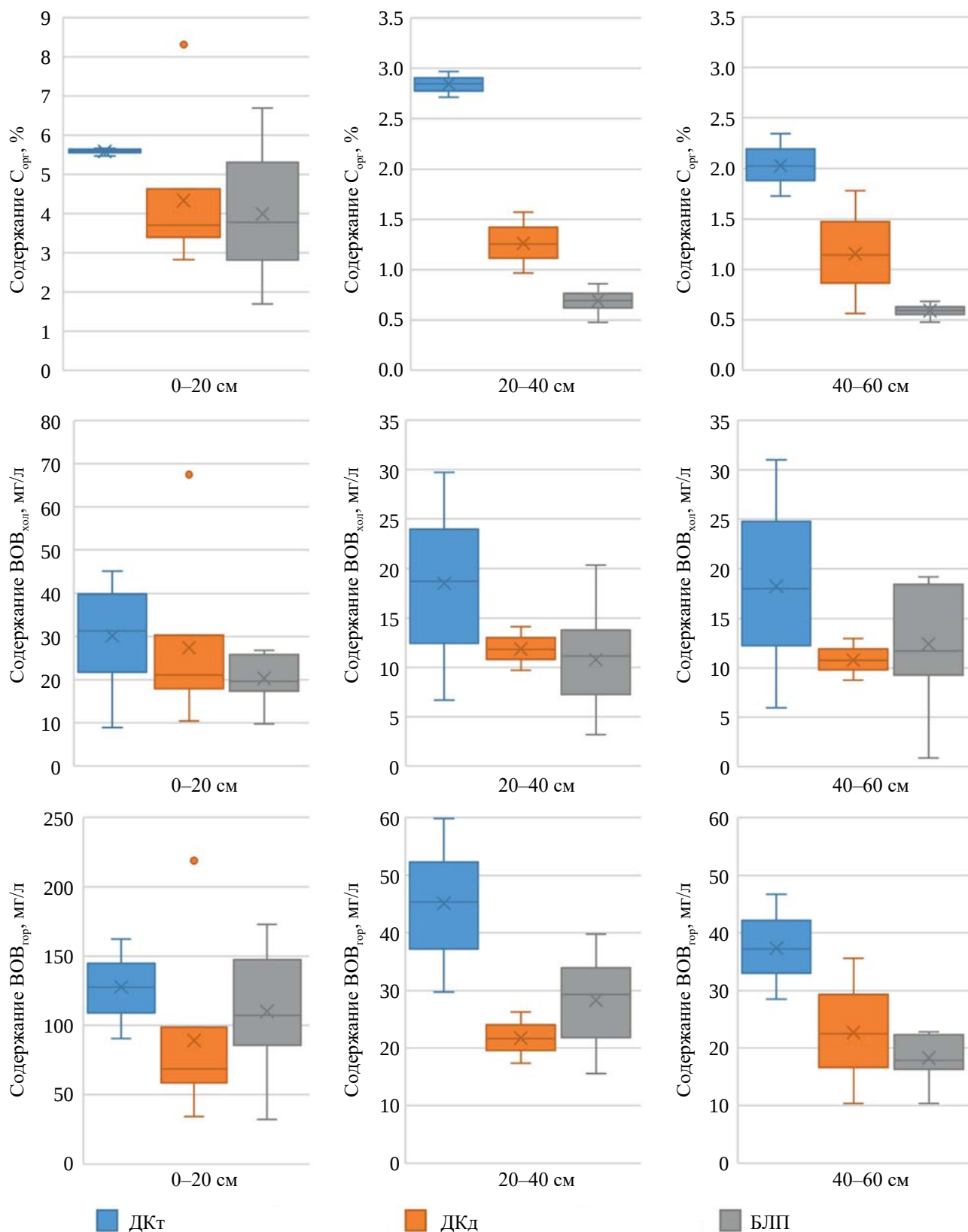


Рис. 2. Содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$) и водорастворимых форм органического вещества (ВОВ) послойно в дерново-карбонатных почвах под травянистыми (ДКТ) и древесными (ДКл) фитоценозами и в бурых лесных почвах.

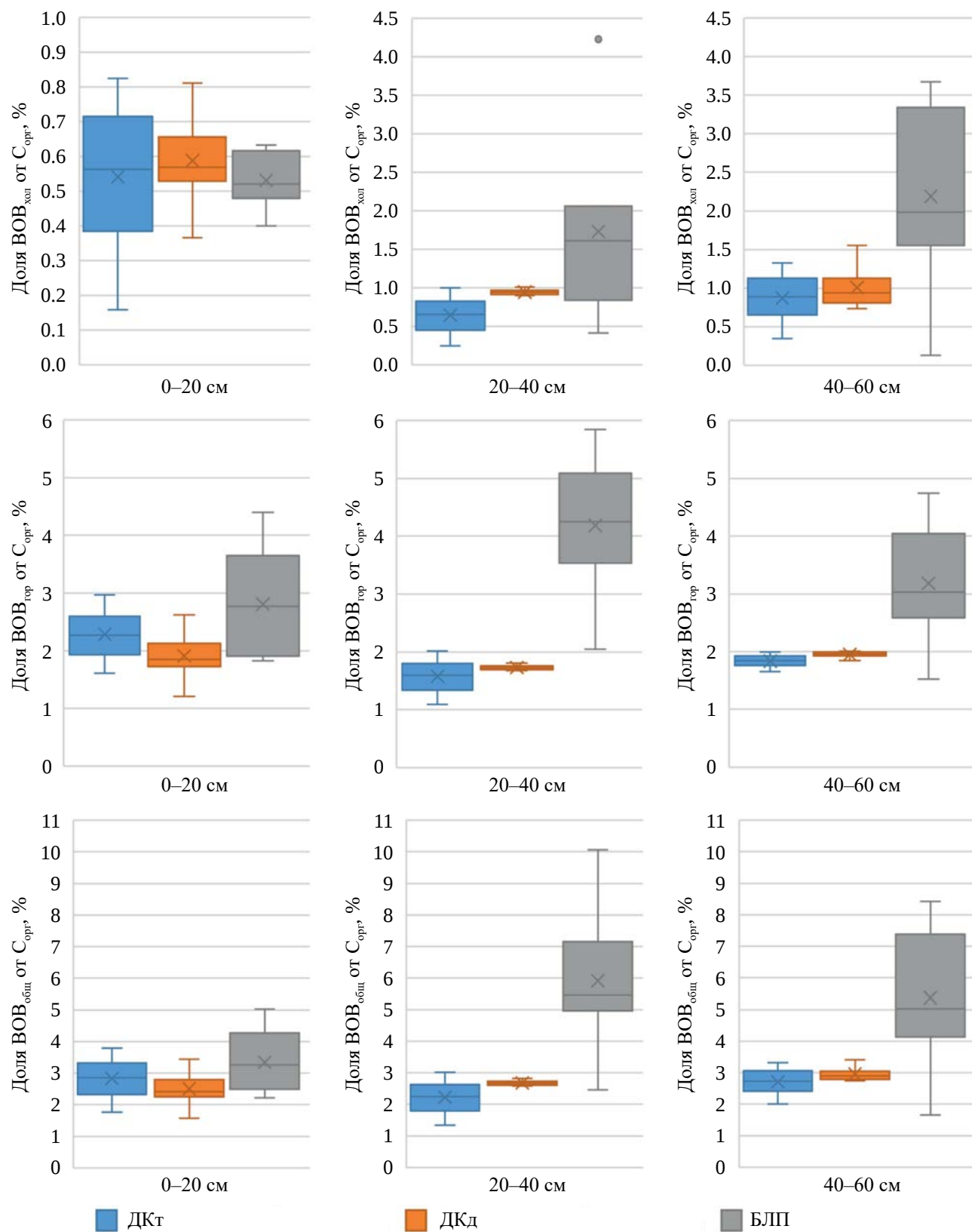


Рис. 3. Доля ВОВ от $C_{орг}$ послойно в дерново-карбонатных почвах под травянистыми (ДКт) и древесными (ДКд) фитоценозами и в бурых лесных почвах.

Таблица 1. Сравнение данных с помощью критерия Манна–Уитни в различных почвах послойно ($p = 0.05$; + различия достоверны; – различия не достоверны), %

Глубина, см	Схема сравнения	$C_{орг}$	$ВОВ_{хол}$	$ВОВ_{гор}$	$ВОВ_{общ}$	Доля $ВОВ_{хол}$ от $C_{орг}$	Доля $ВОВ_{гор}$ от $C_{орг}$	Доля $ВОВ_{общ}$ от $C_{орг}$
0–20	ДКт/ДКд	+	–	+	+	–	–	–
	ДКт/БЛП	+	+	–	–	–	–	–
	ДКд/БЛП	–	–	–	–	–	+	–
20–40	ДКт/ДКд	+	+	+	+	+	–	+
	ДКт/БЛП	+	+	+	+	+	+	+
	ДКд/БЛП	+	–	+	+	–	+	+
40–60	ДКт/ДКд	+	+	+	+	–	+	–
	ДКт/БЛП	+	–	+	+	+	+	+
	ДКд/БЛП	+	–	–	–	+	+	+

Таблица 2. Медианы исследованных показателей послойно в дерново-карбонатных почвах под травянистыми и древесными фитоценозами и бурыми лесными почвами ($n = 6–20$)

Показатель	Почва	Глубина, см		
		0–20	20–40	40–60
$C_{орг}$ (Тюрин), %	ДКт	5.59	2.85	2.02
	ДКд	3.71	1.25	1.14
	БЛП	3.78	0.69	0.59
$C_{орг}$ (ТОС), %	ДКт	5.03	2.81	2.10
	ДКд	3.15	1.21	1.02
	БЛП	3.02	0.57	0.59
$C_{карб}$, %	ДКт	0.06	0.02	0.15
	ДКд	0.01	0.05	0.08
	БЛП	0.01	0.02	0.05
$ВОВ_{хол}$, мг/л	ДКт	31.27	18.68	17.97
	ДКд	21.03	11.81	10.74
	БЛП	19.67	11.12	11.73
$ВОВ_{гор}$, мг/л	ДКт	127.52	45.39	37.19
	ДКд	68.62	21.67	22.43
	БЛП	107.41	29.32	17.88
$ВОВ_{общ}$, мг/л	ДКт	162.08	64.07	55.16
	ДКд	89.65	33.48	33.18
	БЛП	127.09	40.45	29.61
Доля $ВОВ_{хол}$ от $C_{орг}$, %	ДКт	0.56	0.66	0.89
	ДКд	0.57	0.94	0.94
	БЛП	0.52	1.61	1.99
Доля $ВОВ_{гор}$ от $C_{орг}$, %	ДКт	2.27	1.59	1.84
	ДКд	1.85	1.73	1.96
	БЛП	2.78	4.25	3.03
Доля $ВОВ_{общ}$ от $C_{орг}$, %	ДКт	2.86	2.25	2.73
	ДКд	2.42	2.67	2.90
	БЛП	3.26	5.47	5.02

травянистыми ценозами. Такие данные получены и по результатам сравнений общего $ВОВ$ почв, что связано с преобладающим содержанием $ВОВ$ горячей экстракции над холодной.

Чтобы нивелировать разницу в содержании $C_{орг}$ в разных почвах, рассчитали долю $ВОВ$ почв от $C_{орг}$ и сравнили по аналогичной схеме. Доля $ВОВ$ холодной экстракции в слое 20–40 см достоверно ниже в дерново-карбонатных почвах травянистых ценозов относительно других выборок, а в слое 40–60 см обнаружена достоверно более высокая доля $ВОВ$ в бурых лесных почвах.

Доля $ВОВ$ горячей экстракции в слое 0–20 см показала достоверные различия в паре сравнения ДКд–БЛП, с большей долей $ВОВ$ в последней. На глубине 20–40 см в БЛП обнаружено достоверно большее участие $ВОВ$ в $C_{орг}$ в сравнениях с обеими группами дерново-карбонатных почв, а в слое 40–60 см почвы по этому показателю можно выстроить в убывающий ряд: БЛП → ДКд → ДКт.

В сравнениях доли общего $ВОВ$ достоверные различия в слое 0–20 см не обнаружены. В слое 20–40 см почвы по этому показателю также выстраиваются в аналогичный убывающий ряд. А в слое 40–60 см в бурых лесных почвах достоверно большие значения, чем в дерново-карбонатных почвах.

В изученных разрезах проанализировали корреляционную взаимосвязь содержания $ВОВ$ с другими химическими показателями ($C_{орг}$, величина рН, карбонаты), а также глубиной. Она оценивалась с помощью критерия Спирмена при уровне $p < 0.05$.

В табл. 3 видна обратная взаимосвязь содержания водорастворимых форм углерода с глубиной. Причем наиболее сильную взаимосвязь с глубиной обнаруживает $ВОВ$, полученное с помощью горячей экстракции, связь слабеет в ряду $ВОВ_{гор} \rightarrow ВОВ_{общ} \rightarrow C_{орг} \rightarrow ВОВ_{хол}$ ($r = -0.85, -0.76, -0.70, -0.40$ соответственно). Показатели содержания $ВОВ$ в составе $C_{орг}$ не проявляют достоверной корреляции с глубиной. Однако $ВОВ_{гор}$ в составе $C_{орг}$

Таблица 3. Корреляционная матрица со значениями коэффициента корреляции r для изученных почвенных показателей (красным отмечена достоверная корреляционная взаимосвязь при $p < 0.05$)

Параметр	pH	Карбонаты	ВОВ _{хол}	ВОВ _{гор}	ВОВ _{общ}	Доля ВОВ _{хол} в С _{орг}	Доля ВОВ _{гор} в С _{орг}	Доля ВОВ _{общ} в С _{орг}	С _{орг}	Глубина
pH	1.00	0.49	−0.33	−0.64	−0.63	0.02	−0.50	−0.29	−0.32	0.43
Карбонаты	0.49	1.00	−0.05	−0.42	−0.35	0.25	0.09	0.23	−0.51	0.20
ВОВ _{хол}	−0.33	−0.05	1.00	0.57	0.77	0.54	0.61	0.63	0.24	−0.40
ВОВ _{гор}	−0.64	−0.42	0.57	1.00	0.95	−0.15	0.35	0.17	0.77	−0.85
ВОВ _{общ}	−0.63	−0.35	0.77	0.95	1.00	0.09	0.48	0.36	0.64	−0.76
Доля ВОВ _{хол} в С _{орг}	0.02	0.25	0.54	−0.15	0.09	1.00	0.68	0.86	−0.57	0.29
Доля ВОВ _{гор} в С _{орг}	−0.50	0.09	0.61	0.35	0.48	0.68	1.00	0.93	−0.26	−0.20
Доля ВОВ _{общ} в С _{орг}	−0.29	0.23	0.63	0.17	0.36	0.86	0.93	1.00	−0.41	−0.01
С _{орг}	−0.32	−0.51	0.24	0.77	0.64	−0.57	−0.26	−0.41	1.00	−0.70
Глубина	0.43	0.20	−0.40	−0.85	−0.76	0.29	−0.20	−0.01	−0.70	1.00

коррелирует с величиной pH ($r = -0.50$). ВОВ, полученное горячей водной экстракцией, проявляет достоверную обратную корреляционную взаимосвязь с такими показателями, как pH и концентрацией карбонатов ($r = -0.64$, -0.42 соответственно).

Таким образом, за прошедшие два с лишним века в результате формирования специфических полуприродных ландшафтов, сложенных сменяющимися во времени лесными и степными формациями, на территории отдельных горных массивов к настоящему времени сформировались, эволюционируют и получили развитие бурые лесные ненасыщенные почвы и различные дерново-карбонатные, преимущественно выщелоченные глинисто-мергелистые многогумусные и дерново-карбонатные выщелоченные поверхностно-глееватые перегнойные почвы. В соответствии с концепцией о почвенных сукцессиях [2, 5, 38] “в развитии и динамике почв выделяются эволюционные изменения и катаклизмы, сукцессионные и флуктуационные формы развития” [4, с. 55]. На примере изучения почвенного покрова горы Шизе показаны сукцессии почв под влиянием антропогенной деятельности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Почвенный покров ООПТ “Гора Шизе — хребет Грузинка” представлен комбинацией естественных типов: бурых лесных и дерново-карбонатных почв. Бурые лесные почвы доминируют под пушистодубовыми лесами, чередующимися

со скальнодубовыми и дубово-грабовыми сообществами. Дерново-карбонатные почвы, некогда сформированные под гемитермными (средиземноморскими) степями с доминированием гемиксерофильных видов, претерпели существенные изменения в результате нарушения педоклиматического состояния за период антропогенной трансформации лесных сообществ Северо-Западного Кавказа на рубеже XVIII и XIX вв. В настоящее время дерново-карбонатные почвы распространены под пушистодубовыми шибляками, представляющими собой природно-антропогенный дериват первичных средиземноморских экосистем с доминированием *Quercus pubescens* Willd в сочетании с *Carpinus orientalis* L., *Paliurus spina-christi* Mill., *Viburnum lantana* L. *Cotynus coggygria*, *Rhus coriaria* L., а также ясеневыми сообществами и липняками в привершинных частях склонов северных экспозиций на контакте со степной растительностью.

2. Содержание С_{орг} изменяется в почвенно-сукцессионном ряду: дерново-карбонатные почвы под травянистыми сообществами, дерново-карбонатные почвы под древесными сообществами, бурые лесные почвы. Функционирование рендзин под древесными фитоценозами и их дальнейшая сукцессия по буроземному типу достоверно уменьшают содержание С_{орг} на глубину до 60 см. Медiana содержания С_{орг} в этих почвах под древесными фитоценозами в слое 0–20 см сопоставима с таковым показателем в бурой лесной почве. Содержание С_{орг} в дерново-карбонатных почвах под травянистыми фитоценозами выше не только в

гумусово-аккумулятивном горизонте, но и по всему профилю.

3. Функционирование почв под древесными ассоциациями сказывается и на содержании мобильных форм гумуса — неустойчивых фракциях органического вещества. Величины легкорастворимой (холодной экстракции) фракции ВОВ в бурых лесных почвах и дерново-карбонатных почвах под древесными фитоценозами сопоставимы как для поверхностных горизонтов, так и при сравнении их профильного распределения.

4. При смене растительных формаций на дерново-карбонатных почвах наиболее значимые изменения в составе гумуса затрагивают растворимую фракцию (горячая экстракция). Абсолютные значения ВОВ_{гор} в профиле дерново-карбонатных почв под древесными формациями уменьшаются практически в 2 раза по сравнению с почвами травянистого фитоценоза. Однако доля ВОВ_{гор} в составе С_{орг} достоверно уменьшается только в поверхностных горизонтах, далее вниз по профилю данный показатель плавно возрастает, что свойственно дерновым почвам, формирующимся на карбонатных породах. Таким образом, можно предположить, что уменьшение гумусированности дерново-карбонатных почв при формировании на них лесных сообществ происходит за счет деструкции органической части, некогда прочно ассоциированной с кальцием, претерпевающей максимальные трансформации за счет смены растительного опада и микроклимата под деревьями.

5. Выявлена сильная корреляционная взаимосвязь между содержанием общего органического углерода и водноэкстрагируемого органического вещества. Вниз по профилю абсолютное содержание ВОВ уменьшается, что сопряжено со уменьшением количества общего органического углерода. Примечательно, что кислотность почвы оказывает влияние на степень экстракции ВОВ — доля горячей фракции ВОВ в С_{орг} достоверно увеличивается при уменьшении pH раствора.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках программы стратегического академического лидерства Южно-го федерального университета (“Приоритет 2030”).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн-версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X24110125>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Альбов Н.М. Ботанико-географические исследования в западном Закавказье в 1893 году. Тифлис: Тип. К.П. Козловского, 1893. 48 с.
2. Боул С., Хоул Ф., Мак-Крекен Р. Генезис и география почв. М., 1977. 416 с.
3. Вальков В.Ф., Штомпель Ю.А., Тюльпанов В.И. Почвоведение (почвы Северного Кавказа). Краснодар: Совет. Кубань, 2002. 723 с.
4. Васенев И.И. Почвенные сукцессии. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 400 с.
5. Васенев И.И., Таргульян В.О. Ветровал и таежное почвообразование. М.: Наука, 1995. 247 с.
6. Васюков С. Край гордой красоты: кавказское побережье Черного моря: природа, характер и будущность русской культуры. СПб.: Изд-во А.Ф. Девриен, 1903. 236 с.
7. Верещагин А.В., Глотов Н.В., Семериков Л.Ф. К истории дубовых лесов Северо-Западного Кавказа // Биосфера и ее ресурсы. М., 1971. С. 218–237.
8. Горбов С.Н., Безуглова О.С., Скрипников П.Н., Тищенко С.А. Растворимое органическое вещество в почвах Ростовской агломерации // Почвоведение. 2022. № 7. С. 894–908.
9. ГОСТ 17.4.4.02-84. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. М.: Изд-во стандартов, 2008. 8 с.
10. ГОСТ 26423-85. Почвы. Методы определения удельной электрической проводимости, pH и плотного остатка водной вытяжки. М.: Изд-во стандартов, 2011. 6 с.
11. Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Совет. наука, 1949. 747 с.
12. Динник Н.Я. Оштен и окружающие его части Кубанской области. Тифлис: Зап. Кавказ. отдела Императорского Русского географического о-ва, 1894.
13. Добровольский Г.В., Урусевская И.С. География почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2006. 460 с.
14. Иоанн де Галонифонтибус. Сведения о народах Кавказа. Книга познания мира. Баку: Элм, 1980. 25 с.
15. Караванова Е.И. Водорастворимые органические вещества: фракционный состав и возможности их сорбции твердой фазой лесных почв (обзор литературы) // Почвоведение. 2013. № 8. С. 924–924.
16. Карта физико-географического районирования СССР. М-6: 1 : 24 000 000. Атлас СССР. Карты

- природы. Физико-географическое районирование // Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. М., 1983. С. 120 http://neotec.ginras.ru/neomaps/M240_Union_1983_Geography.jpg
17. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
 18. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 223 с.
 19. Ковда В.А., Розанов Б.Г. Почвоведение Ч. 2. Типы почв, их география и использование. М.: Высшая школа, 1988. 368 с.
 20. Колесников Ю.С., Зинченко В.А., Сафронов И.Н. Природные условия и естественные ресурсы. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1986. 221 с.
 21. Косенко И.С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос, 1970. 614 с.
 22. Кутровский М.А., Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. Экологические Особенности рендзин черноморского побережья Кавказа // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Сер. Естественные науки. 2008. № 6. С. 97–101.
 23. Литвинская С.А. Заповедная природа Кубани. Ростов-на-Дону: Изд-во Южного федерального ун-та, 2023. 448 с.
 24. Литвинская С.А. Историческая экология. Краснодар, 1997. 215 с.
 25. Литвинская С.А. Растительный покров Северо-Западного Кавказа и проблемы его охраны. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1994. 32 с.
 26. Литвинская С.А. Таксономическая и биогеографическая характеристика флоры Западного Предкавказья и Западного Кавказа: Phylum Magnoliophyta: Classis Liliopsida монография. М.: Наука, 2019. 540 с.
 27. Литвинская С.А. Таксономическая и биогеографическая характеристика флоры Западного Предкавказья и Западного Кавказа. Phylum Magnoliophyta: Classis Liliopsida. Family Poaceae. Краснодар: Традиция, 2021. 540 с.
 28. Литвинская С.А. Хребет Маркотх — как перспективная охраняемая природная территория федерального уровня российской части Кавказа для сохранения субсредиземноморского флорокомплекса // Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: мат. Междунар. науч. конф. Грозный, 4–5 ноября 2016 г. Грозный, 2016. Ч. 1. С. 350–354.
 29. Литвинская С.А. Черкесская культура — эколого-экономический феномен в истории народов России // Юг России: экология, развитие. 2015. Т. 10. № 3. С. 70–84.
 30. Литвинская С.А., Литвинский К.О. История природопользования: эколого-экономический аспект. Краснодар: Кубанский госуниверситет. 2013. 237 с.
 31. Малеев В.П. О следах ксеротермического периода на Северо-Западном Кавказе // Сов. ботаника. 1939. № 4. С. 68–75.
 32. Меницкий Ю.Л. Проект “Конспект флоры Кавказа”. Карта районов флоры // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513–1521.
 33. Никитин Б.А. Уточнение к методике определения гумуса в почве // Агрохимия. 1983. № 8. С. 18–26.
 34. Полевая геоботаника. М.: Наука, 1959–1976. Т. 1–5.
 35. Половинкина Т.В. Аборигены Кавказского Причерноморья. Нальчик, 2004. 85 с.
 36. Серебряков И. Сельскохозяйственные условия северо-западного Кавказа // Записки Кавказского общества сельского хозяйства. Тифлис, 1867. № 1–2. С. 1–26.
 37. Скрипников П.Н., Горбов С.Н., Матецкая А.Ю., Тагивердиев С.С., Сальник Н.В. Особенности накопления и профильного распределения различных форм углерода в почвах парково-рекреационной зоны Ростовской агломерации // Наука Юга России. 2023. Т. 19. № 4. С. 52–66.
 38. Строганова М.Н., Карпачевский Л.О., Таргульян В.О., Васенев И.И., Гончарук Н.Ю. Почвенные микросукцессии в климаксных ельниках южной тайги // История развития почв СССР в голоцене. Пушино, 1984. С. 68–69.
 39. Суханов П.А., Кашанский А.Д., Наумов В.Д. Агрогенетическая характеристика рендзин Триполитании (Ливия) // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2012. № 1. С. 63–71.
 40. Хатисов И.С., Ротиньянц А.Д. Обзор местности северо-восточного берега Черного моря, между г. Новороссийском и постом Вельяминовским на реке Туапсе (1867) // Старые черкесские сады. М., 2005. Т. 2. 16 с.
 41. Чендев Ю.Г., Геннадиев А.Н., Смирнова М.А., Лебедева М.П., Плотникова О.О., Заздравных Е.А., Шаповалов А.С. Ранние стадии эволюции черноземов под лесной растительностью (Белгородская область) // Почвоведение. 2022. № 4. С. 387–404.
 42. Arnald O., Bartoli F., Buurman P., Garcia-Rodeja E., Oskarsson H., Stoops G. Soils of volcanic regions in Slovakia // Soils of Volcanic Regions in Europe. Berlin. Springer, 2007. P. 82–100.
 43. Arnold R.W., Szabolcs I., Targulian V.O., Solomon A.M. Global Soil Change. Laxenburg: International Institute for Applied Systems Analysis, 1990. 110 p.
 44. Blaschke P.M., Trustrum N.A., DeRose R.C Ecosystem processes and sustainable land use in New Zealand steepplands // Agriculture, Ecosystems Environment. 1992. V. 41. P. 153–178.
[https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90107-M](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90107-M)

45. D'Amico M.E., Casati E., El Khair D.A., Cavallo A., Barcella M., Previtali F. Aeolian inputs and dolostone dissolution involved in soil formation in Alpine karst landscapes (Corna Bianca, Italian Alps) // *Catena*. 2023. V. 230 P. 107254.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107254>
46. Dinca L.C., Spârchez Gh., Dinca M., Blujdea V.N. Organic carbon concentrations and stocks in Romanian mineral forest soils // *Annals Forest Res.* 2012. V. 55. P. 229–241.
<https://doi.org/10.15287/afr.2012.63>
47. Gregorich E.G., Beareb M.H., Stoklasa U., St-Georges P. Biodegradability of soluble organic matter in maize-cropped soils // *Geoderma*. 2003. V. 113. P. 237–252.
[https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(02\)00363-4](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(02)00363-4)
48. Homolák M., Kriaková E., Pichler V., Gömöryová E., Bebej J. Isolating the soil type effect on the organic carbon content in a RendzicLeptosol and an Andosol on a limestone plateau with andesite protrusions // *Geoderma*. 2017. V. 302. P. 1–5.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.04.009>
49. IUSS Working Group WRB. 2022. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. International Union of Soil Sciences (IUSS), Vienna, Austria.
50. Kurucu Y., Esetlili M.T. Rendzic leptosols // In: Kapur, S., Akça, E., Günel, H. (eds) *The Soils of Turkey*. World Soils Book Series. Springer, Cham. 2018. P. 251–258.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-64392-2_17
51. Markoski M., Mitkova T., Tanaskovik V., Spalević V. Content of Humus and Soil Ph of the Soils Formed upon Limestones and Dolomites // *Section of Natural, Mathematical and Biotechnical Sciences, MASA*. 2019. V. 40. P. 151–160.
<https://doi.org/10.20903/csnmbs.masa.2019.40.2.139>
52. Schweizer S.A., Hurtarte L.C.C., Höschen C., Klysubun W., Harrington G., Prietzel J. Phosphorus hotspots in pedogenic carbonate coatings determined by zoned microscale arrangement and organo-mineral interactions. // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 2023. V. 344. P. 90–102.
<https://doi.org/10.1016/j.gca.2023.01.018>
53. Skripnikov P.N., Gorbov S.N., Matetskaya A.Y., Ivolgina V.A. Specifics of Accumulation and Profile Distribution of Organic Carbon in Soils of Park and Recreational Areas of Rostov Agglomeration // In: Korneykova, M., et al. *Smart and Sustainable Urban Ecosystems: Challenges and Solutions*. SSC 2022. Springer Geography. Springer, 2023. P. 181–193.
https://doi.org/10.1007/978-3-031-37216-2_15
54. Sleutel S., De Neve S., Singier B., Hofman G. Quantification of organic carbon in soils: A comparison of methodologies and assessment of the carbon content of organic matter // *Comm. Soil Sci. Plant Analysis*. 2007. V. 38. P. 2647–2657
<https://doi.org/10.1080/00103620701662877>
55. Tagiverdiev S.S., Gorbov S.N., Bezuglova O.S., Skripnikov P.N. The content and distribution of various forms of carbon in urban soils of southern Russia on the example of Rostov agglomeration // *Geoderma Regional*. 2020. V. 21. P. 00266.
<https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2020.e00266>
56. Trustrum N.A., De Rose R.C. Soil depth-age relationship of landslides on deforested hillslopes, Taranaki, New Zealand // *Geomorphology*. 1988. V. 1. P. 143–160.
https://doi.org/10.1007/978-3-031-37216-2_15
57. Žigova A., Šťastný M., Hladil J. Mineral composition of rendzic leptosols in protected areas of the Czech Republic // *Acta Geodyn. Geomater.* 2014. V. 11. P. 77–88.
<https://doi.org/10.13168/AGG.2013.0056>
58. Zupančič N., Miler M., Grčman H. Geochemical fingerprint of insoluble material in soil on different limestone formations // *Catena*. 2018. V. 170. P. 10–24.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.05.040>

Content of Various Forms of Humus in the Soils of Secondary Forests and Sub-Mediterranean Steppes of the North-Western Caucasus (on the Example of the Gruzinka Ridge)

S. N. Gorbov¹, S. S. Tagiverdiev¹, S. A. Litvinskaya^{1, 2}, P. N. Skripnikov¹,
N. V. Salnik¹, D. A. Kozyrev¹, and O. S. Bezuglova¹

¹*Southern Federal University, Rostov-on-Don, 344090 Russia*

²*Kuban State University, Krasnodar, 350040 Russia*

*e-mail: 2s-t@mail.ru

The natural structure of the ecosystems in the lower-middle mountain belt of the North-Western Caucasus is predominantly represented by secondary woody communities, with a minor presence of steppe ecosystems. The soil cover of this area consists of a combination of natural types: Cambisols and

Rendzic Leptosols. Cambisols dominate under downy oak forests, while Rendzic Leptosols, which were once formed under hemitherme (Mediterranean) steppes, have undergone significant changes and are now found under downy oak shrublands, ash communities, and lime groves, as well as under preserved steppe vegetation. Consequently, there is a decrease in soil organic carbon (SOC) content in the soil-successional series: Rendzic Leptosols leached soils under herbaceous communities, Rendzic Leptosols leached soils under woody communities, and Cambisols. The functioning of Rendzic Leptosols soils under woody phytocenoses and their further succession according to the cambisol type reliably reduces SOC content to a depth of up to 60 cm. In contrast, SOC content in Rendzic Leptosols soils under herbaceous phytocenoses is higher not only in the humus-accumulative horizon but throughout the entire profile. The most significant changes in the humus composition affect its water-soluble fraction, extracted by cold and hot extraction. Cambisols and Rendzic Leptosols soils under woody phytocenoses are characterized by a similar accumulation pattern in the surface horizons of the easily soluble fraction of water-soluble organic matter (cold extraction) and its profile distribution. Meanwhile, the absolute values of water-soluble organic matter (hot extraction) in the profile of Rendzic Leptosols soils under woody formations are almost halved compared to soils under herbaceous phytocenosis. The decrease in humification of Rendzic Leptosols soils during the formation of forest communities occurs due to the destruction of the organic part, which was once strongly associated with calcium and undergoes maximum transformations due to the change in plant litter and microclimate under the trees. Soil acidity affects the degree of water-soluble organic matter extraction – the proportion of the hot fraction of water-soluble organic matter in SOC significantly increases with a decrease in solution pH.

Keywords: Leptic Cambisols, Rendzic Leptosols, sod-carbonate soils, soil organic matter, soluble organic matter

ПУЛ ЛИГНИНОВЫХ ФЕНОЛОВ В ПОЧВАХ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСОВ

© 2024 г. И. В. Ковалев^{а, *}, Н. О. Ковалева^а

^аМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

*e-mail: kovalevmsu@mail.ru

Поступила в редакцию 01.03.2024 г.

После доработки 13.06.2024

Принята к публикации 14.06.2024 г.

Приведены характеристика пула лигниновых фенолов в почвах двух контрастных экосистем вторичных лесов: бореальных и тропических под разными породами деревьев и оценка скорости биохимической трансформации трудноразлагаемых соединений лигноцеллюлозной природы в них. Представлено подробное и сравнительное описание биохимии лигнина в почвах в экспериментах по искусственному облесению в Красноярском крае России (Gray Phaeozems Albic) и Амазонии, Бразилия (Xanthic Ferralsol). Лигнин в почвах определяли методом щелочного окисления в присутствии оксида меди при температуре 170°C под давлением в атмосфере азота. Лигниновые фенолы (ванилиновые, сиригилловые и циннамиловые) разделяли с помощью газовой хроматографии. Показано, что в почвах вторичных лесов, как бореальных, так и тропических, наблюдается быстрый процесс минерализации лигнина по сравнению с почвами естественных зональных экосистем. Характерным признаком процесса является значительное обогащение лигнина метаболитическим углеродом. Невысокое содержание биополимера наряду со значительной степенью окисленности и высокой степенью трансформации характерны для почв всех исследованных вторичных лесов и особенно — для тропических, что снижает потенциальные возможности последних как резервуаров стока углерода по сравнению с таежными почвами.

Ключевые слова: трансформация лигнина, вторичные леса, почвы бореальных лесов, почвы тропических лесов

DOI: 10.31857/S0032180X24110131, **EDN:** JNSNVL

ВВЕДЕНИЕ

Масштабное лесовосстановление и лесоразведение в разных регионах мира в части реализации Парижского соглашения 2015 г., ратифицированного 189 странами [4], направлено на ускорение стока и сокращение выбросов углерода. Главным планетарным депо углерода при этом считаются тропические и бореальные леса. Тропические леса называют “легкими планеты”. Между тем, известно [1], что лесные экосистемы средней и южной тайги, широколиственных лесов, тропических и субтропических лесов были практически полностью уничтожены по всему миру и продолжают сокращаться из-за лесных пожаров, интенсивного развития сельского хозяйства, городского строительства. Часть вырубленных лесных площадей возобновилась, бывшие пахотные почвы зарастают [19]. Поэтому современные лесные угодья в большинстве стран мира имеют не коренной, а вторичный характер.

Однако механизмы трансформации различных пулов органического вещества и стабилизации углерода в почвах при вторичном лесовосстановлении остаются малоизученными [22, 23, 32]. Наиболее устойчивой к разложению частью лесного опада является лигнин. Древесина хвойных деревьев содержит 25–33% лигнина, лиственных — 18–25% лигнина; травянистые растения накапливают 4–9% [13]. Сложная биохимическая структура биополимера с большим количеством ароматических и гидрофобных структур, а также его высокая устойчивость к микробной трансформации определяют долговременную сохранность лигнина в почвах и уникальную роль в процессах депонирования углерода в экосистемах [7, 15, 29]. Процессы разложения в почвах происходят за счет трансформации боковых цепочек биополимера микроорганизмами с образованием промежуточных нестабильных радикалов. За счет разрыва связей метоксильных групп, добавления гидроксильных и иных полярных групп в молекулу лигнина, а также доступного

кислорода или воды компактные гидрофобные структуры лигнина сильно разрыхляются, увеличивая его растворимость. Считается доказанным [10], что множественная, постепенная и продолжительная трансформация обеспечивает участие лигнина в образовании почвенного гумуса, а не реполимеризация отдельных фенольных мономеров в гуминовые кислоты, как предполагалось ранее.

Однако до сих пор неясно, какую роль играет лигнин в процессах секвестрации и депонирования органического углерода почвой при вторичном лесовосстановлении, какое характерное время необходимо лесной экосистеме для стабилизации поступающего в почву органического углерода [15, 24].

Цель работы — характеристика пула лигниновых фенолов в почвах двух контрастных экосистем вторичных лесов: бореальных и тропических под разными породами деревьев и оценка скорости биохимической трансформации труднорастворимых соединений лигниновой природы в них.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Почвенный покров экспериментальных площадок, заложенных в 1971 г. по инициативе Орловского [3] в южной тайге (50 км к северу от Красноярска) для изучения внутренних связей в системе почва—растение, представлен серыми почвами (Abic Greyzemic Phaozems [12]). Климат региона умеренно-континентальный с температурой июля +20°C и количеством осадков 500 мм. Территория “столетнего”, как называл его сам Н.В. Орловский, опыта площадью 1.7 га приурочена к обширной древней террасе р. Кача, на которой после раскорчевки вторичного березняка и использования земли в сельскохозяйственных целях под посадку картофеля и сенокос, в течение двух лет почва оставалась под паром. Затем на участках размером около 24 сотки каждый были высажены 2–3-летние саженцы основных лесобразующих пород Сибири: ели сибирской (*Picea obavata* Ledeb.), березы кустарниковой (*Betula fruticosa* Pall.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и сосны (кедровой) сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour). Контрольный участок размером 96 соток использовался в качестве пастбища под травяной ассоциацией. Схема подготовки эксперимента описана ранее [5, 25] и включала срезание гумусового слоя в целях выравнивания площадки с его последующим складированием в бурты, рыхление минеральной массы на глубину до 70 см и равномерную обратную засыпку гумусированным материалом, исключая площадки под травой. Образцы почв для анализа отбирали с глубины 0–10 см.

Второй объект исследования представляет собой экспериментально-производственные площадки научно-исследовательской станции Embrapa в бассейне р. Амазонки недалеко от Манауса, Бразилия (3°8' S, 59°52' W, 40–50 м над ур. м.). Ежегодное количество осадков 2622 мм, температура воздуха 26°C и влажность около 85% (средние значения за 1971–1993 гг.) [27]. Самые засушливые месяцы с июля по сентябрь, наиболее влажные — с февраля по апрель. В соответствии с Классификацией почв WRB [12], исследуемые объекты представляют собой ферралитные почвы (Ксантиковые Ферральсоли, Eutric Xanthic Ferralsols). Содержание питательных веществ, по данным [28], обычно низкое, pH верхнего слоя почвы составляет около 4.5. Содержание глины до 800 г/кг, почвы имеют очень низкую емкость катионного обмена в естественном состоянии, высокое насыщение алюминием. Содержание подвижного доступного фосфора — очень низкое. Общее содержание С и N уменьшается вниз по профилю, но все еще обнаруживается на глубине 2 м.

В исследование были включены следующие системы плантаций [27, 28]: купуаку (*Cupuacu*, близкий родственник какао, который выращивают из-за ценной для соков фруктовой мякоти), бразильский орех урукум (*Urucum*), возделываемый из-за нетоксичного красного красителя и превосходной древесины. Кроме того, в исследование вошли и два вида деревьев из ближайшего первичного тропического леса: *Eschweilera sp.* (двудольное дерево “Мата-мата”) и *Oenocarpus bacaba* (пальма “Bacaba”), а также плантация производственной древесины Андрироба (*Andriroba*). Экспериментальные площадки, за исключением участков тропических лесов, были организованы в виде рандомизированного полного блока с пятью повторностями. Для коренных лесных видов было выбрано по три особи каждого вида в лесу, прилегающем к экспериментальным площадкам. Размер участка составлял 24 × 32 м для монокультур персиковых пальм и 48 × 32 м для остальных пород. Особый интерес представляет участок вторичного леса: место исследования впервые очищено от девственного леса в 1980 г. с использованием тяжелой техники для валкования и удаления пней, в 1981 г. на нем был поставлен эксперимент с каучуковыми деревьями (*Hevea brasiliensis*), который был заброшен в 1986 г. Развивающийся вторичный лес был очищен вручную в 1992 г., при этом на участке преобладают виды *Vismia*, которые являются характерными для растительности молодых залежей и деградированных земель в районе исследований.

Для определения содержания лигнина в почвах использовали методику Хеджеса, Манна [11] в модификации Амелунг [4]. Она включала окисление образца оксидом меди в щелочной среде при температуре 170°C под давлением после

предварительной дегазации смеси азотом; перевод гуминовых кислот в осадок; использование колонок C18 для концентрирования фенольных продуктов, дальнейшее высушивание колонок и растворение лигнинных фенолов в этилацетате с последующим эвапорированием этилацетата. Разделение составляющих лигнинных фенолов выполняли на газовом хроматографе HP6890 GC (Hewlett-Packard Palo Alto CA, США), оснащенном пламенно-ионизационным детектором с кварцевой капиллярной колонкой 30 м × 0.25 мм с силиконовой фазой OVS-1. В качестве основного и маркирующего газа служил азот. Температура инжектора — 250°C, температура детектора — 300°C. Для газохроматографического анализа ароматические альдегиды, кетоны и кислоты переводили в триметилсилиловые эфиры растворением полученного сухого экстракта в пиридине и BSTFA при комнатной температуре в течение 1–2 ч (время для полного силилирования подобрано экспериментально). Несмотря на то, что чувствительность метода мягкого щелочного окисления очень высока — позволяет определять микроколичества фенолов — могут быть потери продуктов разложения лигнина в процессе анализа.

Для повышения воспроизводимости результатов анализа в почвенные пробы перед щелочным окислением добавляли глюкозу в качестве катализатора окисления, внутренним стандартом выступал этилванилин, его выход в результате анализа принимался за 100% [6]. Для улучшения контроля за ходом анализа в качестве второго внутреннего стандарта за воспроизводимостью самого этилванилина перед дериватизацией в пробы добавляли фенилуксусную кислоту. Достоверными при этом двойном контроле считались результаты, ошибка опыта для которых составляла не более 5–10% (воспроизводимость по отношению к этилванилину 90–95%), остальные выбраковывались.

В результате анализа растительных тканей в почве идентифицированы фенолы [9], которые по своему биохимическому строению объединяются в четыре группы: ванилиновые (V), сирийские (S), циннамиловые — кумаровые (C) фенолы. Ванилиновые и сирийские фенолы распознаются в ходе анализа в форме альдегидов (al), кетонов и кислот (ac), а циннамиловые фенолы имеют только кислотные формы: феруловых и кумаровых кислот. Полученная сумма продуктов окисления лигнина (VSC) — это фенольные структуры без каких-либо изменений в ароматических частях молекул.

Содержание общего углерода в отобранных образцах почв определяли на CNS-анализаторе Vario EL, Elementar GmbH, Hanau. Статистическую обработку результатов выполняли с использованием программ Excel 2010 и Statistica 20 (StatSoft, Inc. США). Полученные данные представлены в виде среднего ± стандартное отклонение. Расчет

величины *t*-критерия для парных различий подтвердил значимость различий при $p < 0.05$ в величинах содержания суммы фенолов между вариантами вторичного леса и контролем (почва площадки без древостоя).

Для оценки степени трансформации биополимера в почвах (*Tr*, %) авторы [9] предложили формулу:

$$Tr = 74 - (100 - K)(1 + (Ac/Al)^v)^{-1},$$

где $(Ac/Al)^v$ — отношение содержания ванилиновых кислот к ванилиновым альдегидам (v — ванилиновые структуры), K — количество кетонов в исходных растительных тканях (19%). Показано, что по мере разложения биомолекул лигнина количество ароматических кислот в почве нарастает по отношению к ароматическим альдегидам.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследуемые серые почвы вторичных лесов (табл. 1) характеризуются разным содержанием органического углерода в гумусовых горизонтах: наибольшим (5.60–5.93%) в почвах площадок с лиственницей и травами, средним (3.04–4.14%) в почвах площадок с елью сибирской и сосной сибирской, наименьшим (2.65%) в почвах под березовой. Отношение C/N изменяется от очень низкого в почвах под березой и осинкой (37.9–41.1), до низкого — в почвах под хвойными деревьями и травами (15.9 и 19.1 соответственно). Реакция среды почв (pH_{H_2O}) нейтральная или близкая к нейтральной.

Максимальное содержание лигнина демонстрируют серые почвы под елью (4.98 ± 3.1 мг/г $C_{орг}$), а также — под лиственницей (5.18 ± 0.3 мг/г $C_{орг}$). Минимальным накоплением лигнина отличаются серые почвы площадок под сосной обыкновенной (1.52 ± 0.3 мг/г $C_{орг}$) и под осинкой (1.57 ± 0.2 мг/г $C_{орг}$).

Характеристики пула лигнинных фенолов в серых почвах вторичных лесов (табл. 2) подтверждают известные закономерности [31]. Так, содержание ванилина и ванилиновой кислоты в почвах под голосеменными деревьями, особенно под елью и сосной, превышает количество ванилиновых фенолов в почвах под покрытосеменными лиственными растениями — осинкой и березой, а также в почвах под травяными ассоциациями.

Количество сирийских фенолов близко к содержанию ванилиновых фенолов в почвах лиственных деленок (площадки под осинкой и березой). При этом содержание циннамиловых (коричневых) фенолов, таких как *n*-кумаровая и феруловая кислоты, больше в почвах площадки без древостоя по сравнению с почвами под древесными насаждениями. Исключение составляют почвы деленок под елью сибирской и лиственницей. В них высокое по сравнению с контролем содержание

Таблица 1. Химические свойства и содержание лигнина (VSC) в серых почвах (Phaozems Albic)

C _{орг} , %	N, %	C/N	VSC*, мг/г C _{орг}	VSC/N	pH _{H₂O}
Площадки под елью сибирской, <i>Picea obavata</i> Ledeb					
3.04	0.18	16.9	4.98 ± 0.1	27.7	5.55
Площадки под сосной обыкновенной, <i>Pinus sylvestris</i> L.					
2.86	0.18	15.9	1.52 ± 0.3	8.44	5.88
Площадки под сосной сибирской, <i>Pinus sibirica</i> Du Tour					
4.14	0.21	19.7	3.07 ± 0.7	14.6	6.02
Площадки под лиственницей, <i>Larix sibirica</i> L.					
5.60	0.24	23.3	5.18 ± 0.3	21.6	6.08
Площадки под осиной, <i>Populus trémula</i> L.					
3.29	0.08	41.1	1.57 ± 0.2	19.6	5.82
Площадки под березой, <i>Betula pendula</i> Roth					
2.65	0.07	37.9	2.65 ± 0.1	37.9	5.80
Площадки без древостоя					
5.93	0.31	19.1	3.62 ± 0.6	11.7	6.14

* Содержание лигнина (суммарное количество продуктов окисления лигнина (VSC), мг/г C_{орг}). Стандартное отклонение (X ± SE), n = 3.

Таблица 2. Содержание продуктов окисления лигнина (VSC, мг/г C_{орг}) в серых почвах

Ванилин	Ванилиновая кислота	Сирингиловый альдегид	Сирингиловая кислота	Кумаровая кислота	Феруловая кислота
Площадки под елью сибирской, <i>Picea obavata</i> Ledeb					
0.83 ± 0.11	1.57 ± 0.20	0.95 ± 0.50	0.72 ± 0.34	0.69 ± 0.31	0.79 ± 0.48
Площадки под сосной обыкновенной, <i>Pinus sylvestris</i> L.					
0.19 ± 0.12	0.50 ± 0.07	0.20 ± 0.11	0.16 ± 0.02	0.28 ± 0.14	0.15 ± 0.09
Площадки под сосной сибирской, <i>Pinus sibirica</i> Du Tour					
0.75 ± 0.21	0.71 ± 0.33	0.12 ± 0.16	0.20 ± 0.17	0.10 ± 0.05	0.38 ± 0.24
Площадки под лиственницей, <i>Larix sibirica</i> L.					
1.73 ± 0.90	0.28 ± 0.15	1.04 ± 0.90	0.35 ± 0.31	0.75 ± 0.52	1.03 ± 0.91
Площадки под осиной, <i>Populus trémula</i> L.					
0.42 ± 0.15	0.32 ± 0.22	0.24 ± 0.20	0.13 ± 0.04	0.31 ± 0.03	0.15 ± 0.02
Площадки под березой, <i>Betula pendula</i> Roth					
0.61 ± 0.30	0.44 ± 0.12	0.32 ± 0.01	0.17 ± 0.06	0.18 ± 0.04	0
Площадки без древостоя					
0.44 ± 0.42	0.22 ± 0.11	0.37 ± 0.21	0.42 ± 0.36	0.49 ± 0.29	0.26 ± 0.15

Примечание. Стандартное отклонение (X ± SE), n = 3.

кумаровых и феруловых кислот синхронно максимальному содержанию общего лигнина (VSC) — 4.98–5.18 мг/г $C_{орг}$ и, вероятно, обусловлено биохимической “памятью” почв: сохранением молекулярных остатков трав вследствие замедленной микробиологической активности в верхнем слое почвы (0–10 см), а именно, преобладанием грибной микрофлоры. Известно [13], что в почвах под лесом в разложении лигнина принимают участие грибы бизидиомицеты (белой и бурой гнили). А для эффективной жизнедеятельности микроорганизмов нужна аэробная среда и низкое содержание фенолов — не более 0.025–0.05% для бактерий и не более 1% — для плесневых грибов. Накопление лесной подстилки на протяжении длительного времени в естественных бореальных лесах приводит к накоплению значительных количеств лигниновых фенолов в почве и формированию анаэробных условий в нижних слоях подстилки [8]. В то же время на открытых аэрируемых пространствах под травянистой растительностью процесс минерализации лигнина ускоряется за счет усиления биоактивности почв [19].

Поэтому в освоенных почвах после сведения леса наблюдается значимое (при $p < 0.05$) снижение содержания суммы лигниновых фенолов VSC, повышение степени окисления биополимера (As/Al) ν и высокие величины параметра трансформации его боковых цепочек Tr . Содержание лигнина в освоенных почвах, как было показано ранее на примере исследования почв на месте сведенного леса на Русской равнине, в 2–3 раза уменьшается [30, 16]. Однако подтверждение этой гипотезы на данных объектах требует дополнительных исследований.

Для оценки степени податливости растительных остатков минерализации используют отношение VSC/N. Широкая величина отношения лигнин/азот типична для ароматического (структурного) углерода, трудно извлекаемого микроорганизмами, а узкое отношение — для метаболического, доступного углерода, быстро вовлекаемого в процессы метаболизма [26].

Все исследованные почвы характеризуются значительным обогащением органического вещества метаболическим углеродом: соотношение VSC/N в них в 2–3 раза уже, чем в почвах естественных и освоенных экосистем Русской равнины [16], где оно достигает величин 67–84.

Полученные результаты позволяют предположить разный характер минерализации растительных тканей в почвах разных экосистем. Например, органическое вещество почв площадок с сосной обыкновенной характеризуется наибольшей обогащенностью метаболическим углеродом (VSC/N 8.4). Близкие значения были обнаружены только в почвах под злаковой травянистой растительностью и под сосной сибирской. Важно подчеркнуть, что

почвы под сосной обыкновенной характеризуются наименьшим содержанием лигнина, а также наибольшей степенью окисления (As/Al) ν и степенью трансформации боковых цепочек биополимера Tr , достигающей 51.4% (табл. 3).

В целом наибольшие значения отношения кислоты/альдегиды характерны для почв опытных площадок под елью сибирской (1.89) и сосной кедровой (1.13). Полученные результаты коррелируют (коэффициент корреляции $r > -0.60$) и с более низкими значениями pH в этих почвах. Характер трансформации лигнина неодинаков в почвах опытных площадок под покрытосеменными и голосеменными породами. Так, в почвах на площадках с осинкой и березой, где отмечается невысокое содержание лигнина (1.57–2.65 мг/г $C_{орг}$) наблюдается минимальная метаболическая активность (VSC/N 20–38), величина параметра трансформации боковых цепочек лигнина по отношению к исходной растительной ткани составляет 27–28%, а степень окисления средняя — 0.72–0.76. В почвах под сосной сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) и сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) степень трансформации боковых цепей лигнина составляет 46–51%, а степень окисления максимальная — 2.60. При этом ткани лиственницы демонстрируют наибольшую устойчивость к биодеградации и по минимальной степени окисленности биополимера (16), и по минимальной величине $Tr = 17.4$, хотя среди фенольных производных доминирует ванилиновый альдегид (1.73 мг/г $C_{орг}$). Травянистый тип трансформации лигнина также отличается низкими величинами параметра Tr (21%) и низкими значениями отношения кислоты/альдегиды (0.50) при равном соотношении ванилиновых, сирийских и циннамиловых структур.

Полученные данные свидетельствуют, что несколько десятилетий оказалось недостаточно, чтобы экосистема достигла состояния равновесия, характерного для естественных лесов бореальной зоны, так как природа гумуса почв вторичных лесов имеет черты травянистого генезиса. Об этом свидетельствуют и значения отношения V : S : C (2 : 1 : 1), которое более характерно для злаков (1 : 1 : 1), чем для естественных лесных фитоценозов (5 : 2 : 1; 7 : 9 : 1) [18].

Что касается верхних горизонтов ферралитных почв Амазонии, то, прежде всего, необходимо отметить, что максимальным накоплением лигнина отличаются почвы площадок под естественным лесом (9.56 ± 0.68 мг/г $C_{орг}$) и под плодовыми садами (9.07 ± 0.49 — 9.13 ± 0.33 мг/г $C_{орг}$) (табл. 4). В ферралитных почвах Амазонии в условиях экосистем вторичных лесов содержание суммы лигниновых фенолов снижается до 1.60 мг/г $C_{орг}$. При этом все ферралитные почвы отличаются низкими значениями pH — сильно и очень сильно кислыми.

Таблица 3. Параметры биотрансформации лигнина в серых почвах (n = 3)

Кислоты/альдегиды, (Ac/Al) _v	S/V	C/V	K/F	V : S : C	T _r , %
Площадки под елью сибирской, <i>Picea obavata</i> Ledeb					
1.89	0.69	0.29	0.87	2 : 1 : 1	45.9 ± 18.9
Площадки под сосной обыкновенной, <i>Pinus sylvestris</i> L.					
2.60	0.56	0.44	1.86	2 : 1 : 1	51.4 ± 2.5
Площадки под сосной кедровой сибирской, <i>Pinus sibirica</i> Du Tour					
1.13	0.22	0.10	0.26	2 : 1 : 1	32.6 ± 14.0
Площадки под лиственницей, <i>Larix sibirica</i> L.					
0.16	0.69	0.37	0.73	2 : 1 : 1	14.4 ± 15.0
Площадки под осиной, <i>Populus trémula</i> L.					
0.76	0.50	0.42	2.07	2 : 1 : 1	28.0 ± 9.0
Площадки под березой, <i>Betula pendula</i> Roth					
0.72	0.47	0.17	0	5 : 2 : 1	28.7 ± 10.0
Площадки без древостоя					
0.50	1.20	0.74	3.27	1 : 1 : 1	20.7 ± 17.0

Примечание. Здесь и далее. Кислоты/альдегиды, (Ac/Al)_v – отношение количества фенольных кислот к альдегидам в ванилиновых единицах; S/V – синрингиловые фенолы/ванилиновые фенолы; C/V – коричные фенолы/ванилиновые фенолы; K/F – кумаровая кислота/феруловая кислота; T_r – процент изменений в боковых цепях от соотношения лигнина к исходной растительной ткани. V : S : C, где V – ванилиновые фенолы; S – синрингиловые фенолы; C – циннамиловые (коричные) фенолы.

Таблица 4. Химические свойства и содержание лигнина в ферралитных почвах

Горизонт, глубина, см	C _{орг} , %	N, %	C/N	Лигнин (VSC), мг/г C _{орг}	VSC/N	pH _{H₂O}
Площадки под плодовым садом (<i>Urucum</i>) (n = 3)						
0–10	2.81 ± 0.36	0.21 ± 0.02	13.23 ± 0.56	9.07 ± 0.49	43.2	4.46
Площадки под плодовым садом (<i>Cupuacu</i>) (n = 3)						
0–10	2.63 ± 0.19	0.20 ± 0.01	13.70 ± 0.68	9.13 ± 0.33	45.6	4.43
Площадки под естественным лесом (<i>Mata-Mata</i>) (n = 3)						
0–10	2.95 ± 0.14	0.21 ± 0.01	14.57 ± 0.34	9.56 ± 0.68	45.5	4.29
Площадки под естественным лесом (<i>Bacaba</i>)						
O 0–5 (n = 3)	3.56 ± 0.63	0.22 ± 0.02	15.73 ± 1.00	2.31 ± 0.95	9.6	3.74
A 5–10	4.51	0.33	13.46	7.79	23.6	3.74
Ah ₂ 10–20	3.45	0.26	13.12	2.88	11.1	4.19
B2 30–50	1.09	0.10	11.33	3.67	3.7	4.26
Площадки под плантацией производственной древесины (<i>Andiroba</i>) (n = 3)						
0–10	3.28 ± 0.21	0.26 ± 0.02	12.36 ± 0.24	6.49 ± 3.08	25.0	4.25
Площадки под плантацией производственной древесины (<i>Sumarma</i>) (n = 3)						
0–10	3.08 ± 0.23	0.25 ± 0.01	12.20 ± 0.19	6.52 ± 1.95	26.1	4.35
Площадки под вторичным лесом (<i>Vismia</i>) (n = 4)						
0–10	3.07 ± 0.47	0.20 ± 0.02	14.16 ± 0.83	1.60 ± 0.61	8.0	4.26

Распределение лигнина по профилю ферралитных почв (краснозема) под естественным лесом обнаруживает максимальное накопление полимера в горизонте 5–10 см до 7.79 мг/г $C_{орг}$. Как показали исследования [17] ванилиновые фенолы, прежде всего, ванилиновая кислота, наиболее подвижны в условиях промывного водного режима и аккумулируются, как правило, в иллювиальной части профиля. В профиле ферралитных почв (краснозема) максимальное накопление ванилиновых фенолов обнаруживается на глубине 5–10 и 10–20 см (табл. 5), что отражается в отношении V : S : C, равном 18 : 17 : 1 (табл. 6). Верхний горизонт подстилки под естественным лесом *Bacaba*, отличается соотношением V : S : C, составляющее 2 : 2 : 1, более типичное для трав.

Интересно заметить, что в структуре лигнина всех исследуемых почв тропической зоны обнаружено явное преобладание ванилиновых фенолов. Подобные факты описаны ранее для красноцветных почв можжевельников лесов паркового типа Северного Тянь-Шаня [17], и, вероятно, являются характерной особенностью биохимического состава опада субтропической флоры. При этом в верхних горизонтах почвы, где значительный вклад в состав опада вносят корни трав, содержание ванилиновых

единиц несколько уступает кумариловым и феруловым кислотам. В остальной части профиля главным источником ванилиновых фенолов выступают одревесневшие корни деревьев [15].

Композиционный состав лигнина в почвах остальных площадок вторичных тропических лесов лежит в интервале от 3 : 2 : 1 до 8 : 2 : 1, 6 : 5 : 1.

Наибольшую степень трансформации биополимера обнаруживают молекулы лигнина в поверхностных горизонтах почв под естественным лесом (31.35 %) и под плодовыми культурами (24.28–34.10%). При этом самых высоких величин параметр трансформации достигает в минеральных горизонтах краснозема (46–49%), что согласуется и с узким отношением лигнин/азот. И лишь в почвах плантации производственной древесины и в почвах под вторичным лесом степень трансформации биополимера минимальна (8.45–15.05%). При этом органическое вещество почвы площадки под вторичным лесом (*Vismia*) характеризуется и наибольшей обогащенностью метаболитическим углеродом (VSC/N – 8.0).

Полученные результаты подтверждаются и величинами высокой степени окисленности биополимера (Ac/Al)_v, достигающими максимальных

Таблица 5. Содержание продуктов окисления лигнина в ферралитных почвах, мг/г $C_{орг}$

Горизонт, глубина, см	Ванилин	Ванилиновая кислота	Сирингиловый альдегид	Сирингиловая кислота	Кумаровая кислота	Феруловая кислота
Площадки под плодовым садом (<i>Urucum</i>), $n = 3$						
0–10	3.10 ± 1.98	1.32 ± 0.32	2.22 ± 0.50	1.00 ± 0.14	0.71 ± 0.56	0.80 ± 0.37
Площадки под плодовым садом (<i>Cupuacu</i>), $n = 3$						
0–10	3.42 ± 1.01	3.53 ± 1.32	1.33 ± 0.34	0.31 ± 0.08	0.56 ± 0.15	0.30 ± 0.07
Площадки под естественным лесом (<i>Mata-Mata</i>), $n = 3$						
0–10	3.86 ± 0.62	2.32 ± 1.70	2.25 ± 1.30	0.65 ± 0.48	0.48 ± 0.10	0.36 ± 0.09
Площадки под естественным лесом (<i>Bacaba</i>)						
O 0–5 $n = 3$	0.54 ± 0.28	0.39 ± 0.21	0.51 ± 0.53	0.40 ± 0.27	0.33 ± 0.14	0.20 ± 0.13
A 5–10	3.096	0.84	3.73	0.05	0.07	0.15
Ah ₂ 10–20	2.884	0.48	1.09	0	0	1.31
B2 30–50	0.99	0.75	0	0.71	1.22	0
Площадки под плантацией производственной древесины (<i>Andiroba</i>), $n = 4$						
0–10	3.00 ± 1.25	0.62 ± 0.45	1.80 ± 0.75	1.30 ± 0.05	0.30 ± 0.09	0.27 ± 0.01
Площадки под плантацией производственной древесины (<i>Sumarma</i>), $n = 3$						
0–10	2.59 ± 1.72	0.89 ± 0.41	2.00 ± 0.23	0.89 ± 0.26	0.45 ± 0.12	0.41 ± 0.28
Площадки под вторичным лесом (<i>Vismia</i>), $n = 4$						
0–10	0.60 ± 0.34	0.26 ± 0.07	0.37 ± 0.06	0.33 ± 0.15	0.08 ± 0.03	0.12 ± 0.04

Примечание. Стандартное отклонение ($X \pm SE$), $n = 3-4$

Таблица 6. Параметры биотрансформации лигнина в ферралитных почвах

Горизонт, глубина, см	Лигнин (VSC), мг/г C _{орг}	Кислоты/ альдегиды, V	Tr, %	S/V	C/V	K/F	V : S : C
Площадки под плодовым садом (<i>Urucum</i>) (n = 3)							
0–10	9.07 ± 0.49	1.03	24.28 ± 19.10	0.73	0.34	0.88	3 : 2 : 1
Площадки под плодовым садом (<i>Cupuacu</i>) (n = 3)							
0–10	9.13 ± 0.19	1.03	34.10 ± 8.24	0.24	0.12	1.87	8 : 2 : 1
Площадки под естественным лесом (<i>Mata-Mata</i>) (n = 3)							
0–10	9.56 ± 0.68	0.64	21.0 ± 17.00	0.47	0.14	1.33	7 : 4 : 1
Площадки под естественным лесом (<i>Bacaba</i>) (n = 3)							
O, 0–5	2.31 ± 0.95	1.36	31.35 ± 20.91	0.98	0.57	1.65	2 : 2 : 1
A, 5–10	7.79	0.27	10.22	0.96	0.06	0.47	18 : 17 : 1
Ah2, 10–20	2.88	2.26	49.15	0.32	0.39	0	3 : 1 : 1
B2, 30–50	3.67	0.76	46.00	0.41	1.74	0	2 : 1 : 1
Площадки под плантацией производственной древесины (<i>Andiroba</i>) (n = 3)							
0–10	6.49 ± 3.08	1.21	27.26 ± 22.65	0.86	0.16	1.11	6 : 5 : 1
Площадки под плантацией производственной древесины (<i>Sumarma</i>) (n = 3)							
0–10	6.52 ± 1.95	0.24	8.45 ± 4.79	0.83	0.25	1.09	4 : 3 : 1
Площадки под вторичным лесом (<i>Vismia</i>) (n = 4)							
0–10	1.60 ± 0.61	0.38	15.05 ± 3.32	0.81	0.23	0.66	4 : 3.5 : 1

Примечание. Стандартное отклонение ($X \pm SE$), $n = 3-4$.

значений в почвах под естественным лесом (1.36) и под плодовыми садами (1.03) при относительном постоянстве содержания общего лигнина (VSC, мг/г C_{орг} 9.1–9.6), что, видимо, обусловлено максимальной адаптацией микроорганизмов, разлагающих растительные остатки в естественном тропическом лесу.

Гумусовые горизонты ферралитных почв на плантациях производственной древесины и, особенно, под вторичным лесом характеризуются средними значениями степени окисленности (Ac/Al)_v = 0.24–0.38, что значительно ниже подобных величин для серых почв бореальной зоны и для агрогенных почв Русской равнины [2]. Можно заключить, что углерод, накопленный в процессе фотосинтеза древесными растениями в зоне тропиков и субтропиков, не депонируется в почве даже в форме такого устойчивого к биотрансформации соединения, как лигнин.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В естественных экосистемах в результате накопления лесной подстилки, видимо, подавляется активность лигнинразрушающих микроорганизмов. Однако низкое содержание лигнина в почвах

молодых лесных сообществ как в тайге, так и в тропиках диагностирует высокую скорость минерализации биополимера. Поэтому в почвах вторичных лесов, как бореальных, так и тропических наблюдается быстрый процесс минерализации лигнина, по сравнению с почвами естественных зональных экосистем. Характерным признаком данного процесса является значительное обогащение лигнина метаболическим углеродом в почвах вторичных лесов.

Небольшое содержание суммы продуктов окисления лигнина при значительной степени трансформации биополимера характерно для почв всех изученных вторичных лесов и особенно – для тропических, что снижает потенциальные возможности последних, как резервуаров стока углерода, по сравнению с таежными почвами.

Биохимический состав тканей растений в различных экосистемах решающим образом влияет на процесс гумификации и определяет механизм образования гумуса. Несмотря на сложную предысторию объектов вторичного облесения, полученные результаты позволяют выделить разные типы биотрансформации растительных остатков в почвах различных экосистем. Тип биотрансформации лигнина в почвах под голосеменными

породами характеризуется самым высоким содержанием суммы продуктов окисления лигнина, максимальной степенью трансформации биополимера и максимальными значениями отношения кислоты/альдегиды. Тропический тип биодеструкции лигнина отличается преобладание ванилиновых фенолов, высокое содержание лигнина в целом и обогащение его трудноразлагаемым структурным углеродом, средняя степень окисленности молекул. Последний факт существенно снижает возможности ферралитных почв выступать в качестве планетарного “депо” углерода, по сравнению с почвами бореальных лесов умеренного пояса. Тип биодеструкции лигнина покрытосеменных древесных (лиственных) пород в почвах березовых и осиновых экосистем отличается минимальной метаболической активностью биоты, средней степенью трансформации и средней степенью окисления биополимеров лигнина. Травяной тип трансформации лигнинных фенолов характеризуется средней степенью преобразованности биополимера и низкими значениями параметра кислоты/альдегиды в почвах из-за невысокого содержания ванилиновых структур и равномерного распределения продуктов V, S, C в их тканях (1 : 1 : 1).

В почвах пропорции лигнинных фенолов остаются неизменными длительное время. Поэтому соотношение структурных фенольных единиц рекомендуется использовать в качестве диагностического критерия типов наземной растительности в местах сведенного леса. Например, травянистый генезис гумуса серой почвы сохраняется под вторичными лесами в течение десятков лет. Полученные сведения могут быть учтены в расчете запасов трудноминерализуемых органических соединений при моделировании процессов стока углерода [20].

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают глубокую благодарность профессору W. Zech, доктору I. Lobe, профессору РАН О.В. Меняйло за предоставленные образцы почв и аналитическую приборную базу.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда № 23-24-00155.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Ковалева Н.О., Ковалев И.В., Ашинов Ю.Н. Почва в современном мире. Опыт популярного изложения вопросов современного почвоведения. Майкоп: ОАО “Полиграф-Юг”, 2008. 164 с.
2. Ковалев И.В., Ковалева Н.О. Пул лигнинных фенолов в почвах лесных экосистем // Лесоведение. 2016. № 2. С. 148–160.
3. Моделирование развития искусственных лесных биогеоценозов / Под ред. Орловского Н.В. Новосибирск: Наука, 1984. 150 с.
4. Указ Президента РФ № 666 “О сокращении выбросов парниковых газов в РФ” 2020.
5. Шугалей Л.С., Ведрова Э.Ф. Многолетний эксперимент по взаимодействию основных лесобразующих пород с агросерой почвой: история создания и первые результаты // Творческое наследие профессора Н.В. Орловского, его использование и развитие: Материалы научных чтений. 2014. Т. 115. С. 95–101.
6. Amelung W. Zum Klimaeinfluß auf die Organische Substanz Nordamerikanischer Prärieböden. Bayreuth, 1997. 131 p.
7. Angst G., Kogel-Knabner I., Mueller K., Freeman K. Aggregation controls the stability of lignin and lipids in clay-sized particulate and mineral associated organic matter // Biogeochemistry. 2017. V. 132. P. 307–324.
8. Bogatyrev L.G., Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Benediktova A.I. The dynamic of the morphology and chemical properties of forest litter during natural postagrogenic reforestation and its effect on the ground cover // Moscow University Soil Science Bulletin. 2020. V. 75. № 3. P. 101–108.
9. Ertel J.R., Hedges J.I. The lignin component of humic substances: distribution among the soil and sedimentary humic, fulvic and baseinsoluble fractions // Geochim. Cosmochim. Acta, 1984. V. 48. P. 2065–2074.
10. Freidenberg K. Principles of lignin growth // J. Polymer Sci. 2003. V. 48. P. 371–377.
11. Hedges J.I. and Mann D.C. The Characterization of Plant Tissues by Their Lignin Oxidation Products // Geochim. Cosmochim. Acta. 1979. V. 43. P. 1803–1807.
12. IUSS Working Group WRB. 2022. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soil and creating legends for soil map. 4th edition. International Union of Soil Sciences (IUSS), Vienna, Austria.
13. Kogel I. Estimation and decomposition pattern of the lignin component in forest soil // Soil Biol. Biochem. 1986. V. 18. P. 589–594.
14. Kogel-Knabner I., Guggenberger G., Kleber M., Kandeler E., Kalbitz K., Scheu S., Eusterhues K., Leinweber P. Organo-mineral associations in temperate

- soils: Integrating biology, mineralogy, and organic matter chemistry // *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2008. V. 171. P. 61–82.
15. *Kogut B.M., Semenov V.M.* Estimation of soil saturation with organic carbon // *Dokuchaev Soil Bulletin.* 2020. V. 102. P. 103–124.
<https://doi.org/10.19047/0136-1694-2020-102-103-124>
 16. *Kovalev I.V., Kovaleva N.O.* Biochemistry of lignin in soils of periodic excessive moistening // *Eurasian Soil Science.* 2008. V. 41. P. 1066–1076.
 17. *Kovaleva N.O., Kovalev I.V.* Transformation of lignin in surface and buried soils of mountainous landscapes // *Eurasian Soil Science.* 2009. V. 42. P. 1270–1281.
 18. *Kovaleva N.O., Kovalev I.V.* Lignin phenols in soils as biomarkers of paleovegetation // *Eurasian Soil Science.* 2015. V. 4. P. 946–958.
 19. *Kovalev I.V., Semenov V.M., Kovaleva N.O., Lebedeva T.N., Yakovleva V.M., Pautova N.B.* Estimation of the Biogenicity and bioactivity of gleyed agrogray nondrained and drained soils // *Eurasian Soil Science.* 2021. V. 54. P. 1059–1067.
 20. *Khitrov N.B., Nikitin D.A., Ivanova E.A., Semenov M.V.* variability of the content and stock of soil organic matter in time and space: an analytical review // *Eurasian Soil Science.* 2023. V. 56. P. 1819–1844
<https://doi.org/10.1134/S106422932360207X>
 21. *Lin Y.-H., Lee P.-C., Menyailo O.V., Cheng C.-H.* Changes in soil organic carbon concentration and stock after forest regeneration of agricultural fields in Taiwan // *Forests.* 2021. V. 12. P. 1222.
<https://doi.org/10.3390/f12091222>
 22. *Lukina N., Kuznetsova A., Tikhonova E., Smirnov V., Danilova M., Gornov A., Bakhme O. et al.* Linking forest vegetation and soil carbon stock in Northwestern Russia // *Forests.* 2020. V. 11. P. 979.
 23. *Menyailo O.V.* Forest soil carbon and climate changes // *Forests.* 2022. V. 13. P. 398.
<https://doi.org/10.3390/f13030398>
 24. *Menyailo O.V., Sobachkin R.S., Makarov M.I., Cheng C.-H.* Tree Species and Stand Density: The Effects on Soil Organic Matter Contents, Decomposability and Susceptibility to Microbial Priming // *Forests.* 2022. V. 13. P. 284.
<https://doi.org/10.3390/f13020284>
 25. *Menyailo O.V., Hungate B.A., Zech W.* Tree species mediated soil chemical changes in a Siberian artificial afforestation experiment // *Plant and Soil.* 2002. V. 242. P. 171–182.
 26. *Parton W.J., Schimel D.S., Cole C.V. und Ojima D.S.* Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plain grasslands // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1987. V. 51. P. 1173–1179.
 27. *Schroth G., Ferreira da Silva L., Wolf M.-A., Teixeira W.G., Zech W.* Distribution of throughfall and stemflow in multi-strata agroforestry, perennial monoculture, fallow and primary forest in central Amazonia, Brazil // *Hydrological Processes.* 1999. V. 13. P. 1423–1436.
 28. *Schroth G., Ferreira da Silva L., Seixas R., Teixeira W.G., Jeferson L.V., Zech W.* Subsoil accumulation of mineral nitrogen under polyculture and monoculture plantations, fallow and primary forest in a ferrallitic Amazonian upland soil // *Agriculture, Ecosystems Environment.* 1999. V. 75. P. 109–120.
 29. *Totshe K.U., Amelung W., Gerzabak, Guggenberger G., Klumpp I., Ray N., Kogel-Knabner I.* Microaggregates in soils // *J. Plant Nutrition Soil Sci.* 2017. V. 181. P. 1–33.
 30. *Wu J., Deng Q., Hui D., Xiong X., Zhang H., Zhao M., Wang X., Hu M., Su Y., Zhang H., et al.* Reduced lignin decomposition and enhanced soil organic carbon stability by acid rain: evidence from ¹³C isotope and ¹³C NMR analyses // *Forests.* 2020. V. 11. P. 1191.
 31. *Ziegler F., Kögel I. and Zech W.* Alteration of gymnosperm and angiosperm lignin during decomposition in forest humus layers // *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 1986. V. 86. (P. 323–331).
 32. *Zech W., Senesi N., Guggenberger G., Kaiser K., Lehmann J., Miano T. M., Miltner A., Schroth G.* Factors controlling humification and mineralization of soil organic matter in the tropics // *Geoderma.* 1997. V. 79. P. 117–161.

Pool of Lignin Phenols in Soils of Secondary Forests

I. V. Kovalev^{1,*}, and N. O. Kovaleva¹

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

*e-mail: kovalevmsu@mail.ru

The purpose of the study is to characterize the pool of lignin phenols in the soils of two contrasting secondary forest ecosystems – boreal and tropical – under different tree species and to assess the rate of biochemical transformation of difficult-to-degrade lignocellulosic compounds in them. A detailed and comparative description of the biochemistry of lignin in soils in experiments on artificial afforestation in the Krasnoyarsk region of Russia (Gray Phaeozems Albic) and in the Amazon (Brazil) (Xanthic

Ferralsol) is presented. Determination of lignin in soils involved alkaline oxidation with copper oxide at 170°C under pressure in a nitrogen atmosphere. Lignin phenols (vanillin, syringyl and cinnamyl) were separated using gas chromatography. It has been shown that in soils of secondary forests, both boreal and tropical, a rapid process of lignin mineralization is observed in comparison with soils of natural zonal ecosystems. A characteristic feature of the process is a significant enrichment of lignin with metabolic carbon. Low lignin content, a high degree of oxidation of biopolymers and a high degree of transformation are characteristic of the soils of all studied secondary forests and especially of tropical ones, which reduces the potential of the latter as carbon sink reservoirs compared to taiga soils.

Keywords: lignin transformation, secondary forests, boreal forest soils, tropical forest soils

ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИРОВАНИЯ ДЛЯ ОЦЕНКИ И ПРОГНОЗА ИЗМЕНЕНИЙ ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА ПОЧВ

УДК 631.4

ФАКТОРЫ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЧВЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА: ПОДХОД С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МАШИННОГО ОБУЧЕНИЯ

© 2024 г. А. Р. Сулейманов^{a, b, *} (<http://orcid.org/0000-0001-7974-4931>),

Р. Р. Сулейманов^{a, b, c}, Л. Н. Белан^a, И. Г. Асылбаев^{a, d}, И. О. Туктарова^a,

Р. Д. Шагалиев^a, Е. А. Богдан^a, И. И. Файрузов^c, Р. Р. Мирсаяпов^d, А. Н. Давыдычев^b

^aУфимский государственный нефтяной технический университет, ул. Космонавтов, 1, Уфа, 450064 Россия

^bУфимский институт биологии УФИЦ РАН, пр. Октября, 69, Уфа, 450054 Россия

^cУфимский университет науки и технологий, ул. Заки Валиди, 32, Уфа, 450076 Россия

^dБашкирский государственный аграрный университет, ул. 50-летия Октября, 34, Уфа, 450001 Россия

*e-mail: filpip@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.02.2024 г.

После доработки 21.06.2024 г.

Принята к публикации 22.06.2024 г.

Проведена оценка взаимосвязей между содержанием $C_{\text{орг}}$ и основными факторами почвообразования, среди которых определены ключевые, объясняющие пространственное распределение $C_{\text{орг}}$. Исследование проводили в южной части Уральских гор на вытянутом участке протяженностью 420 км по территории Республики Башкортостан. Преобладающие типы почв: горные серые лесные (Eutric Retisols (Loamic, Cutanic, Humic)), темно-серые лесные (Luvic Retic Greyzemic Someric Phaeozems (Loamic)) и литоземы серогумусовые (Eutric Leptosols (Loamic, Humic)). Лес представлен преимущественно березами (*Betula pendula*), соснами (*Pinus sylvestris*), елью (*Picea obovata* Ledeb.), пихтами (*Abies sibirica* Ledeb.). Использовали набор данных из 306 почвенных образцов, отобранных из (0–20 см) горизонтов, и провели машинное обучение методом “случайного леса”. В качестве объясняющих переменных применяли 94 пространственные переменные окружающей среды, включая данные дистанционного зондирования, климат (температуру, осадки, облачность и др.), цифровую модель рельефа и ее производные, типы землепользования, биоклиматические зоны и др. Результаты показали, что содержание $C_{\text{орг}}$ варьировало в широком диапазоне от 0.8 до 32%. Прогнозная модель случайного леса объяснила 55% вариации $C_{\text{орг}}$, со среднеквадратичной ошибкой – 1.35%. Ключевыми переменными были температура поверхности, абсолютная высота над уровнем моря, количество осадков и облачность, в совокупности отображающие законы широтной и вертикальной зональности В.В. Докучаева. Полученные результаты подчеркивают важность учета множества факторов окружающей среды при исследованиях пространственного распределения $C_{\text{орг}}$.

Ключевые слова: случайный лес, климат, рельеф, цифровое моделирование, данные дистанционного зондирования

DOI: 10.31857/S0032180X24110142, EDN: JNONJT

ВВЕДЕНИЕ

Почвенный органический углерод ($C_{\text{орг}}$) является основным элементом глобального цикла углерода в окружающей среде и играет важную роль в климатических изменениях [17]. Особенно важным аспектом изучения $C_{\text{орг}}$ является его роль в лесных

экосистемах. Зачастую максимальные значения $C_{\text{орг}}$ в нетронутых лесных почвах могут служить эталоном для оценки состояния и устойчивости экосистем [25]. Установление факторов, влияющих на пространственное распределение $C_{\text{орг}}$, представляет собой важный этап в почвенных исследованиях и управлении природными ресурсами. Например,

анализ таких факторов представляет ученым данные для прогнозирования изменений почв в связи с климатическим и антропогенным воздействиями. Более того, в условиях ограниченного времени и ресурсов, установление ведущих факторов может быть более эффективным подходом по сравнению с обширными почвенными обследованиями, так как первое дает информацию для разработки эффективных стратегий сохранения лесных ресурсов и управления углеродным балансом.

Горные регионы представляют собой особенно сложную и уникальную среду, где факторы, влияющие на динамику $C_{орг}$, могут значительно различаться от присутствующих в равнинных зонах. Уральский хребет представляет собой горную систему, простирающуюся от побережья Северного Ледовитого океана до границы северо-западного Казахстана, и характеризующуюся разнообразным почвенным покровом. Почвы Уральских гор изучали в северных широтах [4–6, 15], в средней [8] и южной частях [2, 12, 13]. Ряд работ посвящен изучению органического вещества почвы [10, 23, 32].

Взаимосвязи между почвенными свойствами и влияющими на них факторами сложны и зачастую нелинейные. Алгоритмы машинного обучения являются эффективным инструментом для пространственного прогнозирования почвенных свойств и классов, а также установления ведущих причин, ответственных за их пространственное распределение [9]. Методы машинного обучения позволяют проводить нелинейные взаимосвязи между компонентами окружающей среды (факторами почвообразования) и почвенными свойствами. Так, ряд исследователей предпринимали попытки объяснить влияние условий окружающей среды на пространственную варьирование $C_{орг}$ методами машинного обучения. Например, в работе [38] использовали методы машинного обучения для моделирования содержания $C_{орг}$ в Центральной Европе. Авторы показали, что высота над уровнем моря и растительность были ведущими предикторами, ответственными за пространственное распределение $C_{орг}$. В исследовании в северной части Уральских гор было показано, что растительность, климат и геология являлись наиболее важными переменными для прогнозирования содержания $C_{орг}$ [31].

Проведение почвенных изысканий в горах часто сталкивается с трудностями, связанными с недоступностью территории. Сложный рельеф, высокогорные условия и удаленность от инфраструктуры могут затруднять доступ к местам исследований [31]. Таким образом, установление ведущих факторов окружающей среды в горных почвах может значительно облегчить проведение исследований и создать основу для разработки целенаправленных стратегий управления углеродным циклом в горных ландшафтах.

Цель работы — установить факторы окружающей среды, ответственные за пространственное распределение содержания $C_{орг}$ в лесах горного Южного Урала.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в южной части Уральских гор на вытянутом участке, протяженностью 420 км с севера на юг, на территории Республики Башкортостан (рис. 1). Климат умеренно теплый, засушливый. Средняя температура июля +18–20°C, января — –17°C. Количество осадков 270–308 мм [14]. Лес представлен преимущественно березами (*Betula pendula*), соснами (*Pinus sylvestris*), елью (*Picea obovata* Ledeb.), пихтами (*Abies sibirica* Ledeb.) [18]. Преобладающие типы почв — горные серые лесные (Eutric Retisols (Loamic, Cutanic, Humic)), темно-серые лесные (Luvic Retic Greyzemic Someric Phaeozems (Loamic)) и литоземы серогумусовые (Eutric Leptosols (Loamic, Humic)) [3]. Западная часть гор включает осадочные (карбонатные) породы, восточная часть — магматические [11].

В работе использовали набор данных из 306 почвенных образцов, собранных из разных источников. Часть из них собрана авторами, другая часть взята из открытых источников, включая опубликованную литературу. Большинство почвенных точек расположено под лесами, южнее обследования проводили на нетронутых лугах и залежах. Использовали только почвенные прикопки или профили с географической привязкой. Во всех образцах содержание $C_{орг}$ определяли по Тюрину с окончанием по Орлову и Гриндель [1]. В моделирование включали образцы, отобранные с высокогорных органогенных почв. Стремилась представить полную картину анализа, поскольку эти образцы взяты с уникальных участков в отношении как высоты рельефа, так и остальных факторов почвообразования. Так как почвенные образцы отбирали преимущественно из генетических горизонтов, содержание $C_{орг}$ для всей базы унифицировали для поверхностного слоя (0–20 см). Для этой цели применяли функцию “spline” с использованием библиотек *aqp* и *ithir* в среде программирования R.

В качестве объясняющих переменных (ковариат) использовали 94 пространственные переменные окружающей среды, включающие основные факторы почвообразования (табл. 1). Аналогичный набор ковариат применяли для создания всемирной цифровой почвенной картографической базы SoilGrids 2.0 [29]. Ковариаты представлены данными дистанционного зондирования, климатическими переменными, цифровой моделью рельефа и ее производными, классами рельефа и литологии, типами землепользования, гидрологией, биоклиматическими зонами и др. Пространственное разрешение всех переменных составляло 250 м на пиксель.

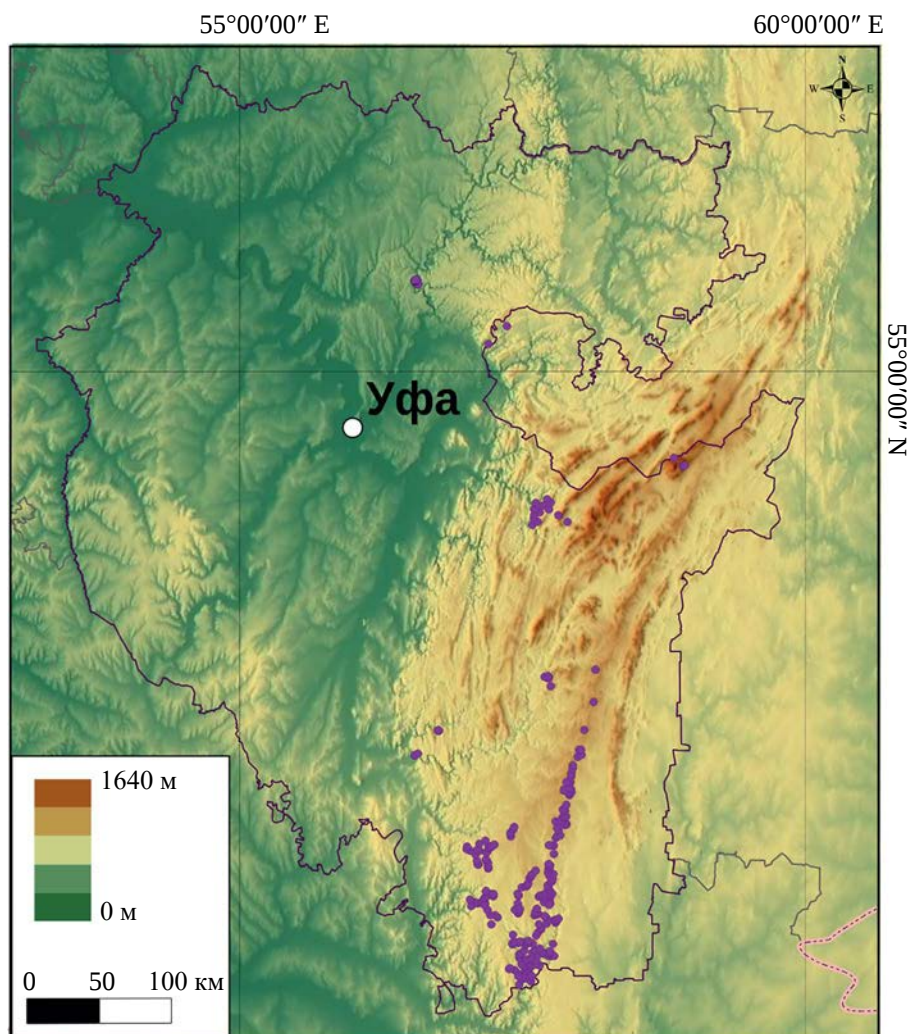


Рис. 1. Расположение исследуемого участка и почвенных образцов (фиолетовые точки).

Подготовка ковариат включала несколько этапов. На первом этапе все переменные перепроецировали в систему координат EPSG:4326. Категориальные переменные такие, как типы землепользования, представлены в виде фиктивных переменных (*dummy variable*). Такие переменные принимают значения 0 или 1 и указывают на наличие или отсутствие каждой категории (например, определенного геологического класса или типа землепользования) соответственно. После этого общее количество предикторов увеличилось до 136 шт.

Дальнейшие шаги включали отсев переменных. Алгоритмы деревьев решений позволяют использовать коррелированные переменные без снижения точности и переобучения моделей [19]. Тем не менее, это может исказить интерпретацию важности переменных, поскольку относительная важность каждой из них становится ниже [26]. Так как основной целью исследования была оценка

наиболее важных ковариат, на втором этапе исключили сильно коррелированные между собой переменные. Данный этап был реализован в пакете *removeCollinearity* в среде программирования R. Ковариаты с $r > 0.85$ исключали из анализа. Такими переменными являлись данные дистанционного зондирования и климатические ковариаты, отображающие одно и то же явление. Например, солнечная радиация или индекс EVI для соседних месяцев. Приоритет включения для дальнейшего анализа отдавали переменным, приуроченным к летним месяцам, подразумевая схожесть с периодом полевых обследований.

Далее применяли алгоритм рекурсивного исключения ковариат (*recursive elimination feature*) (**РИК**). Данный метод отбора применяется в машинном обучении для улучшения производительности модели путем итеративного удаления наименее значимых признаков [24]. РИК начинается с

Таблица 1. Список используемых пространственных переменных

Тип	Ковариаты
Климат	Количество осадков, суточный диапазон температуры, температура поверхности, солнечная радиация, давление водяного пара, вероятность снегопада, облачность, скорость ветра, биоклиматические зоны
Типы землепользования и гидрология	Классы землепользования, глубина залегания грунтовых вод
Данные дистанционного зондирования	Ближний инфракрасный диапазон со спутника MODIS и Landsat (NIR band 4), улучшенный индекс растительности (enhanced vegetation index (EVI))
Рельеф	Абсолютная высота, локальная кривизна подъема (local upslope curvature), кривизна спуска (downslope curvature), число изрезанности Мелтона (melton ruggedness number), отрицательная топографическая открытость (negative topographic openness), положительная топографическая открытость (positive topographic openness), уклон местности (terrain slope), индекс топографического положения (topographic position index), индекс влажности SAGA (SAGA wetness index), мультимасштабный индекс плоскостности дна долин (multiresolution index of valley bottom flatness – MRVBF), глубина долины (valley depth)
Геология и почвы	Классы рельефа и литологии, слои осадочных отложений, средняя мощность почвенных горизонтов и осадочных отложений

обучения модели на всем наборе ковариат и оценки их важности. Затем переменные с наименьшей важностью удаляются, и модель повторно обучается на уменьшенном наборе переменных. Этот процесс рекурсивно повторяется до тех пор, пока не будет достигнут определенный критерий, например, улучшение метрик качества модели. В качестве метрики использовали корень среднеквадратичной ошибки (RMSE).

В качестве алгоритма машинного обучения применяли случайный лес (Random Forest), наиболее популярный алгоритм в цифровой почвенной картографии [34]. Он представляет собой метод машинного обучения, который объединяет несколько деревьев решений для улучшения обобщающей способности модели и снижения переобучения [20]. В процессе построения модели случайного леса создается множество деревьев решений. Каждое дерево строится на основе бутстрэп-выборки, случайного подмножества обучающих данных. При построении узлов деревьев также происходит случайный выбор подмножества признаков, что способствует уменьшению корреляции между деревьями и делает модель более устойчивой. Финальное предсказание получается путем усреднения предсказаний всех деревьев. Этот подход уменьшает переобучение, повышает обобщающую способность модели и позволяет оценить важность объясняющих переменных. Поскольку случайный лес относительно нечувствителен к параметризации [30], использовали параметры модели по умолчанию с использованием библиотеки *randomForest* в R.

Для оценки важности пространственных переменных применяли метрику %IncMSE (permu-

tation), указывающую на увеличение среднеквадратической ошибки при случайной перестановке данной переменной. Для более достоверной оценки важности ковариат рассчитывали среднее значение %IncMSE после 100 повторений модели случайного леса.

Эффективность модели оценивали с использованием метода перекрестной проверки с 10 частями (fold) в ходе 10 повторений. Этот подход к оценке производительности модели включает разделение набора данных на 10 частей и многократное обучение модели на 9 из них, с последующей проверкой на оставшейся части. Процесс повторяли 10 раз, обеспечивая более надежные оценки производительности модели на различных подмножествах данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание $C_{\text{орг}}$. Содержание $C_{\text{орг}}$ варьировало в широком диапазоне от 0.8 до 32% со средним значением 3.2%. Содержание $C_{\text{орг}}$ в образцах характеризовалось высоким коэффициентом вариации (59.8%), когда как стандартное отклонение составляло 2.6%.

Корреляция $C_{\text{орг}}$ и переменных окружающей среды. В табл. 2 представлены результаты корреляции Пирсона между содержанием $C_{\text{орг}}$ пространственными переменными. Установлено, что 11 переменных показали статистически значимую взаимосвязь ($p < 0.001$) с содержанием $C_{\text{орг}}$ в слое 0–20 см. Среди них высота над уровнем моря ($r = 0.61$) и скорость ветра ($r = -0.48$) показали наибольшую корреляцию. Среди других переменных,

Таблица 2. Корреляция $C_{орг}$ с переменными окружающей среды (показаны только переменные с $r > |0.4|$)

Параметр	r	p
Дневная температура поверхности в мае	0.44	(<0.001)
Ночная температура поверхности в апреле	0.44	(<0.001)
Ночная температура поверхности в августе	0.42	(<0.001)
Годовой диапазон температур	-0.41	(<0.001)
Средняя температура самого влажного квартала	-0.46	(<0.001)
Общее количество осадков в апреле	0.44	(<0.001)
Общее количество осадков в мае	0.45	(<0.001)
Годовая солнечная радиация	-0.39	(<0.001)
Скорость ветра	-0.48	(<0.001)
Высота	0.61	(<0.001)
Индекс EVI июль–август	0.40	(<0.001)

солнечная радиация, индекс растительности, количество осадков, температура поверхности и воздуха имели взаимосвязь с содержанием $C_{орг}$.

Отсев переменных окружающей среды. На рис. 2 представлен результат отсева переменных с использованием алгоритма РИК. Видно, что при использовании 61 переменной достигаются лучшие результаты модели, согласно RMSE значению. Кривая резко падает до около 40–41 переменных, а затем остается на плато.

Точность модели. Согласно перекрестной проверки с 10-кратным повторением, модель объяснила 55% дисперсии $C_{орг}$ ($R^2 = 0.55$) с ошибкой $RMSE = 1.35\%$. На рис. 3 изображена диаграмма рассеяния наблюдаемых и предсказанных значений.

Важность пространственных переменных. На рис. 4 представлен анализ важности ковариат после 100 повторений. Поскольку количество предикторов в модели машинного обучения составило 61, показаны только 15 наиболее важных переменных. Согласно результатам, наиболее важной переменной являлась дневная температура поверхности в ноябре. На втором месте расположилась высота над уровнем моря, далее сезонность осадков и облачность. Также три переменные растительности (MODIS NIR для мая и октября, MODIS EVI для июля–августа) были включены в топ 15 переменных. Таким образом, преимущественно климатические факторы и высота над уровнем моря оказались наиболее влиятельными переменными для

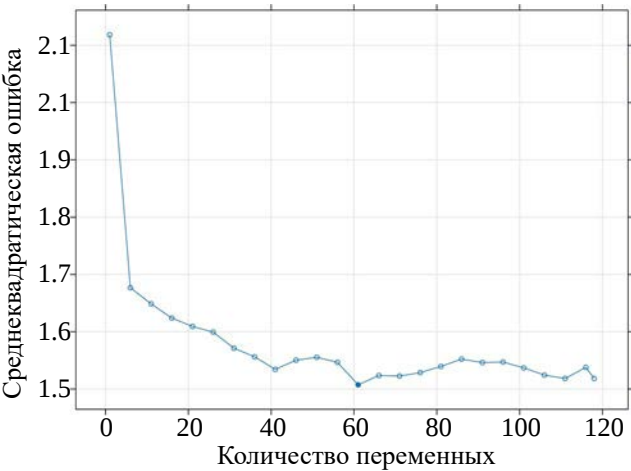


Рис. 2. График снижения значения RMSE при использовании различного количества переменных в алгоритме случайного леса.

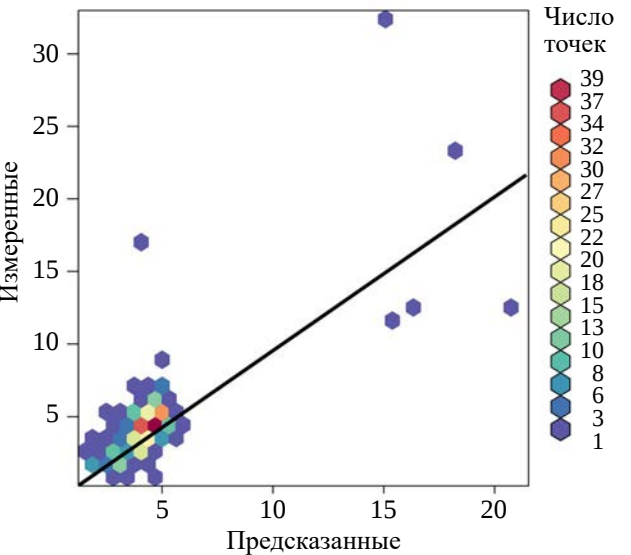


Рис. 3. Диаграмма рассеяния измеренных и предсказанных значений $C_{орг}$.

пространственного распределения содержания $C_{орг}$ в горах Южного Урала.

Следовательно, на исследуемом участке четко проявляется закон вертикальной (горной) и горизонтальной зональности почв В.В. Докучаева [11]. Высота исследуемого участка снижается с севера на юг, что ведет к изменению климатических условий от более холодного и влажного на севере к более сухому на юге. На юге Уральских гор климат становится более засушливым, что, соответственно, обуславливает изменение основных климатических показателей и почвообразовательных процессов. К югу уменьшается высота гор, что делает

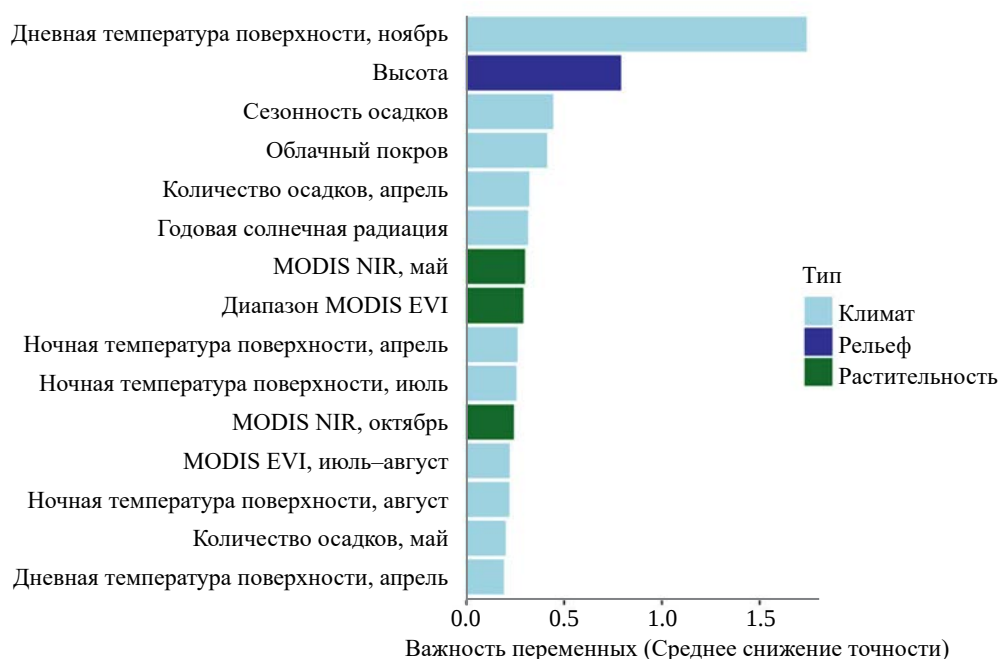


Рис. 4. Топ 15 важнейших пространственных переменных в прогнозировании содержания $C_{орг}$

данную переменную важным фактором при моделировании $C_{орг}$. Таким образом, наблюдается изменение климатических и растительных условий, и это влияет на процессы разложения органического материала [36]. Например, температура почвы и поверхности рассматриваются Всемирной метеорологической организацией в качестве основных климатических параметров [37], определяющих скорость разложения органического вещества. Несмотря на наличие в наборе данных органогенных образцов с высоким содержанием $C_{орг}$ (от 11.9 до 32%), их исключение из процесса машинного обучения не повлияло как на точность модели, так и на важность переменных. Это объясняется их малым количеством (2% от выборки), а также согласованием с общей выявленной тенденцией ключевых переменных, поскольку данные высокогорные образцы почв имеют наивысшие отметки высот и минимальную температуру.

Полученные результаты согласуются с результатами других исследований, проведенных в региональных и национальных масштабах. Например, при моделировании содержания $C_{орг}$ на территории всей России, показатель изменения температуры в течение года (сезонность температуры) был важнейшей переменной в ансамблевом алгоритме машинного обучения [22]. Аналогично, переменная количества осадков внесла наибольший вклад в точность моделирования содержания и запасов $C_{орг}$ с использованием методов машинного обучения на территории Дании [16]. Таким образом, климатические переменные вносят наибольший

вклад в объяснение пространственного распределения $C_{орг}$ и других свойств в региональном и глобальном масштабах, что было также показано в обзорной статье [21].

В настоящем исследовании использовали большой набор переменных окружающей среды для моделирования содержания $C_{орг}$. Тем не менее, для достижения более точных результатов рекомендуется тестировать и интегрировать дополнительные переменные, например карты почвенных классов и свойств, которые являются ценным источником для объяснения пространственной вариации $C_{орг}$ [21]. Биота также является ключевым фактором для качественных и количественных показателей $C_{орг}$ [7]. Установлено, что спектральные индексы, отображающие состояние вегетации, также являлись важными предикторами $C_{орг}$. Ранее авторы [27] показали, что запасы углерода в лесных почвах сильно зависят от типа леса, вида и качества опада. Установлено, что наибольшие запасы углерода обнаружены в почвах смешанных лесов, характеризующихся разнообразием видов и, следовательно, лесного опада. Ранее в горах Башкортостана с применением метода случайного леса отмечено, что спектральные индексы были наиболее важными переменными для цифрового картографирования почвенного органического вещества и pH [33]. Важно отметить, что пространственное разрешение переменных в данном исследовании составляло 250 м. Предполагаем, что использование более детальных карт, представляющих основные факторы почвообразования, повысит точность

прогнозирования содержания $C_{орг}$. Одним из лимитирующим фактором рассматриваем факт, что содержание и распределение почвенных свойств зависят от множества факторов, действие которых происходит в течение значительных периодов времени. Поэтому важно понимать, что используемые ковариаты преимущественно отражают только определенную моментальную ситуацию, которая может быть не полностью репрезентативной для всех аспектов динамики $C_{орг}$. По этой причине в прогноз также следует интегрировать факторы возраста и времени, представляющие структуру *scorpan* модели [28].

Следует отметить, что оценка важности переменных с использованием методов машинного обучения, как показано в настоящей работе, является интерпретацией самой созданной модели, когда как природные взаимосвязи между переменными окружающей среды и почвенными свойствами являются другим аспектом [35]. Таким образом, дальнейшими исследованиями в данной области могут быть применение различных методов интерпретации сложных моделей, таких значения Шепли, суррогатное моделирование и др. Например, авторы [35] продемонстрировали применения значений Шепли для изучения важности факторов, контролирующих изменение запасов $C_{орг}$ на территории Франции. Авторы показали, что помимо общей оценки вклада окружающих факторов в прогноз, метод также позволил оценить вклада ковариатов в зависимости пространственного положения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение ведущих факторов окружающей среды, объясняющие пространственное распределение $C_{орг}$ в лесных экосистемах, способствуют более глубокому пониманию роли лесов в почвенном углеродном цикле. В исследовании использовали набор данных по содержанию $C_{орг}$ 306 почвенных образцов и 94 пространственные переменные для выявления взаимосвязей. С помощью линейных и нелинейных методов показано, что климатические факторы и высота над уровнем моря были наиболее сильными предикторами для прогнозирования содержания $C_{орг}$ в горных почвах Южного Урала. Полученные результаты демонстрируют законы вертикальной и горизонтальной зональности почв, сформулированные В.В. Докучаевым. Показана важность учета множества почвообразующих факторов для пространственного моделирования почвенного углерода. Исследования в горах Урала позволяют расширить знание о влиянии географических особенностей на аккумуляцию и циркуляцию $C_{орг}$, что в свою очередь может привести к разработке более точных и эффективных методов сохранения природных ресурсов в данных регионах.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают благодарность Международному почвенному справочно-информационному центру (the International Soil Reference and Information Centre, ISRIC) за предоставление данных об окружающей среде. Часть почвенных данных была собрана и проанализирована в рамках государственного контракта с Министерством земельных и имущественных отношений Республики Башкортостан и программы “Выполнение работ по почвенному обследованию, оцифровке и корректировке почвенных карт, формированию экспликаций почвенных разновидностей и угодий земельных участков сельскохозяйственного назначения на территории муниципальных районов Республики Башкортостан”.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках программы Министерства науки и высшего образования Российской Федерации “Приоритет 2030” (национальный проект “Наука и университет”).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агрохимические методы исследования почв. М.: Наука, 1976. 656 с.
2. Бурангулова М.Н., Мукатанов А.Х., Курчиев П.А. Горные почвы Башкирии // Почвы Башкирии. Уфа, 1973. Т. 1. С. 405–437.
3. Габбасова И.М., Гарипов Т.Т., Сулейманов Р.Р., Комиссаров М.А., Хабиров И.К., Сидорова Л.В., Назырова Ф.И., Простякова З.Г., Котлугалямова Э.Ю. Влияние низовых пожаров на свойства и эрозию лесных почв Южного Урала (Башкирский государственный природный заповедник) // Почвоведение. 2019. № 4. С. 412–421.
4. Дымов А.А., Жангуров Е.В. Морфолого-генетические особенности почв кряжа Енганэпэ (Полярный Урал) // Почвоведение. 2011. № 5. С. 515–524.
5. Жангуров Е.В., Королёв М.А., Дубровский Ю.А., Шамрикова Е.В. Почвы горного хребта Рай-Из (Полярный Урал) // Почвоведение. 2023. № 4. С. 417–432.
6. Жангуров Е.В., Старцев В.В., Дубровский Ю.А., Дегтева С.В., Дымов А.А. Морфолого-генетические

- особенности почв горных лиственничных лесов и редколесий Приполярного Урала // Почвоведение. 2019. № 12. С. 1415–1429.
7. Лукина Н.В., Кузнецова А.И., Гераскина А.П., Смирнов В.Э., Иванова В.Н., Тебенкова Д.Н., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Тихонова Е.В. Неучтенные факторы, определяющие запасы углерода в лесных почвах // Метеорология и гидрология. 2022. № 10. С. 92–110.
 8. Самофалова И.А., Лузянина О.А. Горные почвы Среднего Урала (на примере ГПЗ “Басеги”). Пермь: Прокрость, 2014. 154 с.
 9. Сморгалов И.А. Изменчивость дыхания почвы: оценка вклада пространства и времени с помощью алгоритма Random Forest // Экология. 2022. № 4. С. 299–311.
 10. Старцев В.В., Мазур А.С., Дымов А.А. Содержание исостав органического вещества почв Приполярного Урала // Почвоведение. 2020. № 12. С. 1478–1488.
 11. Хазиев Ф.Х., Мукастанов А.Х., Хабиров И.К., Кольцова Г.А., Габбасова И.М., Рамазанов Р.Я. Почвы Башкортостана. Эколого-генетическая и агропроизводственная характеристика. Уфа: Гилем, 1995. Т. 1. 384 с.
 12. Халитов Р.М., Абакумов Е.В., Сулейманов Р.Р., Котлугалимова Э.Ю. Горные почвы Южного Урала (на примере Национального парка “Башкирия”) // Известия Самарского НЦ РАН. 2011. Т. 13. № 5-2. С. 128–130.
 13. Халитов Р.М., Перова Е.Н., Абакумов Е.В., Сулейманов Р.Р. Минералогический состав коренной горной породы торфянисто-подзолистой почвы горного массива Иремель, Южный Урал // Почвоведение. 2017. № 8. С. 992–1001.
 14. Чибилев А.А. Природа Оренбургской области. Ч. 1. Физико-географический и историко-географический очерк. Оренбург, 1995. 128 с.
 15. Шамрикова Е.В., Жангуров Е.В., Кулюгина Е.Е., Королев М.А., Кубик О.С., Туманова Е.А. Почвы и почвенный покров горно-тундровых ландшафтов Полярного Урала на карбонатных породах: разнообразие, классификация, распределение углерода и азота // Почвоведение. 2020. № 9. С. 1053–1070.
 16. Adhikari K., Hartemink A.E., Minasny B., Bou Kheir R.M., Greve B., Greve M.H. Digital mapping of soil organic carbon contents and stocks in Denmark // PloS One. 2014. V. 9(8). P. e105519. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105519>
 17. Batjes N.H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world // Eur. J. Soil Sci. 1996. V. 47(2). P. 151–163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1996.tb01386.x>
 18. Belan L., Suleymanov A., Bogdan E., Volkov A., Gay-sin I., Tuktarova I., Shagaliev R. Assessing and Mapping Changes in Forest Growing Stock Volume over Time in Bashkiriya Nature Reserve, Russia // Forests. 2023. V. 13(11). P. 2251. <https://doi.org/10.3390/f14112251>
 19. Biau G., Scornet E. A random forest guided tour // TEST. 2016. V. 25(2). P. 197–227. <https://doi.org/10.1007/s11749-016-0481-7>
 20. Breiman L. Random Forests // Machine Learning. 2001. V. 45(1). P. 5–32.
 21. Chen S., Arrouays D., Leatitia Mulder V., Poggio L., Minasny B., Roudier P., Libohova Z., Lagacherie P., Shi Z., Hannam J., Meersmans J., Richer-de-Forges A.C., Walter C. Digital mapping of GlobalSoilMap soil properties at a broad scale: A review // Geoderma. 2022. V. 409. P. 115567. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115567>
 22. Chinilin A., Savin I.Yu. Combining machine learning and environmental covariates for mapping of organic carbon in soils of Russia // The Egypt. J. Remote Sensing Space Sci. 2023. V. 26(3). P. 666–675. <https://doi.org/10.1016/j.ejrs.2023.07.007>
 23. Dymov A.A., Startsev V.V., Milanovsky E.Y., Valdes-Korovkin I.A., Farkhodov Y.R., Yudina A.V., Donnerhack O., Guggenberger G. Soils and soil organic matter transformations during the two years after a low-intensity surface fire (Subpolar Ural, Russia) // Geoderma. 2021. V. 404. P. 115278. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115278>
 24. Guyon I., Weston J., Barnhill S., Vapnik V. Gene Selection for Cancer Classification using Support Vector Machines // Machine Learning. 2022. V. 46(1). P. 389–422. <https://doi.org/10.1023/A:1012487302797>
 25. Johnson D.W., Curtis P.S. Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis // Forest Ecology and Management. 2001. V. 140(2-3). P. 227–238.
 26. Kuhn M., Johnson K. Applied Predictive Modeling. N.Y.: Springer, 2013.
 27. Kuznetsova A.I., Geraskina A.P., Lukina N.V., Smirnov V.E., Tikhonova E.V., Shevchenko N.E., Gornov A.V., Ruchinskaya E.V., Tebenkova D.N. Linking Vegetation, Soil Carbon Stocks, and Earthworms in Upland Coniferous–Broadleaf Forests // Forests. 2021. V. 12(9). P. 1179. <https://doi.org/10.3390/f12091179>
 28. McBratney A.B., Mendonça Santos M.L., Minasny B. On digital soil mapping // Geoderma. 2003. V. 117(1–2). P. 3–52. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(03\)00223-4](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(03)00223-4)
 29. Poggio L., de Sousa L.M., Batjes N.H., Heuvelink G.B.M., Kempen B., Ribeiro E., Rossiter D. SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty // Soil. 2021. V. 7(1). P. 217–240. <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>
 30. Rodriguez-Galiano V.F., Ghimire B., Rogan J., Chica-Olmo M., Rigol-Sanchez J.P. An assessment of the effectiveness of a random forest classifier for land-cover classification // ISPRS J. Photogrammetry Remote Sensing. 2012. V. 67. P. 93–104. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2011.11.002>
 31. Suleymanov A., Abakumov E., Alekseev I., Nizamutdinov T. Digital mapping of soil properties in the high

- latitudes of Russia using sparse data // *Geoderma Regional*. 2024. V. 36. P. e00776.
<https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2024.e00776>
32. Suleymanov A., Gabbasova I., Suleymanov R., Abakumov E., Polyakov V., Liebelt P. Mapping soil organic carbon under erosion processes using remote sensing // *Hungarian Geographical Bulletin*. 2021. V. 70(1). P. 49–64.
<https://doi.org/10.15201/hungeobull.70.1.4>
 33. Suleymanov A., Tuktarova I., Belan L., Suleymanov R., Gabbasova I., Araslanova L. Spatial prediction of soil properties using random forest, k-nearest neighbors and cubist approaches in the foothills of the Ural Mountains, Russia // *Modeling Earth Systems and Environment*. 2023. V. 9(3). P. 3461–3471.
<https://doi.org/10.1007/s40808-023-01723-4>
 34. Wadoux A.M.J.-C., Minasny B., McBratney A.B. Machine learning for digital soil mapping: Applications, challenges and suggested solutions // *Earth-Sci. Rev.* 2020. V. 210. P. 103359.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103359>
 35. Wadoux A.M.J.-C., Saby N.P.A., Martin M.P. Shapley values reveal the drivers of soil organic carbon stock prediction // *Soil*. 2023. V. 9. P. 21–38.
<https://doi.org/10.5194/soil-9-21-2023>
 36. Wang Q., Zhao X., Chen L., Yang Q., Chen S., Zhang W. Global synthesis of temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition: latitudinal patterns and mechanisms // *Functional Ecology*. 2019. V. 33. P. 514–523.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13256>
 37. WMO, World Meteorological Organization (WMO). State of the Global Climate 2022 (WMO-No. 1316). 2023. WMO, Geneva.
 38. Zhou T., Geng Y., Chen J., Pan J., Haase D., Lausch A. High-resolution digital mapping of soil organic carbon and soil total nitrogen using DEM derivatives, Sentinel-1 and Sentinel-2 data based on machine learning algorithms // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 729. P. 138244.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138244>

Drivers of Soil Organic Carbon Spatial Distribution in the Southern Ural Mountains: A Machine Learning Approach

A. R. Suleymanov^{1, 2, *}, R. R. Suleymanov^{1, 2, 3}, L. N. Belan¹, I. G. Asylbaev^{1, 4},
 I. O. Tuktarova¹, R. D. Shagaliev¹, E. A. Bogdan¹, I. I. Fairuzov³,
 R. R. Mirsayapov⁴, and A. N. Davydychev²

¹Ufa State Petroleum Technological University, Ufa, 450064 Russia

²Ufa Institute of Biology UFRS RAS, Ufa, 450054 Russia

³Ufa University of Science and Technology, Ufa, 450076 Russia

⁴Bashkir State Agrarian University, Ufa, 450001 Russia

*e-mail: filpip@yandex.ru

This study aims to assess the relationships between SOC content and main soil-forming factors and identify key factors explaining the spatial distribution of SOC. The research was conducted in the Southern Ural Mountains throughout 420 km from north to south in the Republic of Bashkortostan. The predominant soil types are mountainous gray forest (Eutric Retisols (Loamic, Cutanic, Humic)), dark gray forest (Luvic Retic Greyzemic Someric Phaeozems (Loamic)) soils, and gray-humus lithozems (Eutric Leptosols (Loamic, Humic)). Forest stands are mainly composed of birch (*Betula pendula*), pine (*Pinus sylvestris*), spruce (*Picea obovata* Ledeb.), and fir (*Abies sibirica* Ledeb.). A data set of 306 soil samples taken from the top layer (0–20 cm) was studied using the “random forest” machine learning method. Ninety four spatial environmental covariates were used as explanatory variables, including remote sensing data, climate (temperature, precipitation, cloudiness, etc.), digital elevation model and its derivatives, land uses, bioclimatic zones, etc. The results showed that the SOC content varied widely from 0.8 to 32%. The random forest predictive model explained 55% of SOC variation (R^2) with a root mean squared error (RMSE) of 1.35%. Key variables included surface temperature, absolute elevation, precipitation, and cloudiness, which together reflect the Dokuchaev vertical and horizontal zonality laws. The findings emphasize the importance of considering multiple environmental factors in subsequent research focused on assessing the spatial distribution of SOC.

Keywords: random forest, climate, relief, digital soil mapping, remote sensing data

ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИРОВАНИЯ ДЛЯ ОЦЕНКИ И ПРОГНОЗА ИЗМЕНЕНИЙ ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА ПОЧВ

УДК 631.4:574.45

МОДЕЛЬНЫЕ ОЦЕНКИ ИЗМЕНЕНИЙ ЗАПАСОВ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ПОЧВАХ ЛЕСНЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ ПРИ РАЗНЫХ РЕЖИМАХ ЛЕСОПОЛЬЗОВАНИЯ

© 2024 г. И. В. Припутина^{a, *}, В. Н. Шанин^{a, b}, П. В. Фролов^a,
С. И. Чумаченко^{b, c}, Д. Н. Тебенькова^b

^aИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, 2, корп. 2, Пушкино, Московская область, 142290 Россия

^bЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, 84/32, Москва, 117997 Россия

^cМытищинский филиал МГТУ им. Н.Э. Баумана, ул. 1-я Институтская, 1, Мытищи, 141005 Россия

*e-mail: priputina@pbcras.ru

Поступила в редакцию 02.03.2024 г.

После доработки 22.06.2024 г.

Принята к публикации 23.06.2024 г.

Результаты моделирования динамики запасов органического вещества в лесных почвах обсуждаются с позиций прогнозной оценки стока углерода в зависимости от лесорастительных условий и режимов лесопользования. Биологический круговорот в системе почва–древостой моделировали с использованием отечественных имитационных моделей FORRUS-S, Romul_Num, SCLISS. Вычислительные эксперименты выполняли на примере территорий трех лесничеств и природного заповедника, расположенных в Республике Карелия, Нижегородской, Московской и Брянской областях, что соответствует градиенту зональных условий от средней тайги до подзоны широколиственных лесов. Для моделирования долговременной (100 лет) динамики лесов использовали имеющиеся для всех объектов исследования данные лесной таксации по выделам. Расчеты почвенных пулов $C_{\text{орг}}$ выполняли отдельно для каждого таксационного выдела, используя в качестве начальных данных соответствующие ему характеристики древостоя (средняя высота, диаметр, полнота, запас) и почвы (содержание С и N в лесной подстилке и органо-минеральных горизонтах), что позволило учесть пространственную вариабельность лесорастительных условий и сукцессионную смену видов в результирующих территориальных оценках почвенного стока углерода. В условиях заповедного режима для всех территорий прогнозируется рост почвенных запасов органического вещества в среднем за 100 лет на 35–80 т С/га от первоначальных значений. Проведение рубок разной интенсивности снижает возможный сток $C_{\text{орг}}$ в почвах в среднем на 30–50 т/га по сравнению с заповедным режимом. Региональные особенности динамики органического вещества проявляются в разном соотношении накопления пулов углерода в органогенных и органо-минеральных горизонтах почв.

Ключевые слова: лесные почвы, пулы углерода, лесорастительные условия, сукцессии, имитационное моделирование

DOI: 10.31857/S0032180X24110156, **EDN:** JMYGSQ

ВВЕДЕНИЕ

Роль органического вещества лесных почв в связывании атмосферного углерода, поддержании продукционного потенциала древостоев и обеспечении других экосистемных функций лесов является общепризнанной [41, 47]. Секвестрация углерода в результате реализации стратегии устойчивого

лесоупользования рассматривается как один из предпочтительных вариантов смягчения последствий выбросов парниковых газов и их компенсации для национальных углеродных бюджетов [39, 54, 58]. Для разномасштабных оценок пулов углерода лесных почв используют различные подходы [16, 31, 53], включая математическое моделирование [49, 51].

Основным источником образования почвенного органического вещества (ПОВ) является наземная растительность, которая формирует видоспецифичные фракции (когорты) поверхностных и внутрипочвенных опавов, а также корневые экссудаты и другие органические соединения, выделяемые в ризосферу [23, 45, 50, 59]. Результаты многих исследований демонстрируют, что растительность влияет на накопление, стойкость и высвобождение ПОВ посредством различных механизмов. Исследование стабильности ПОВ, образуемого под мелколиственными или хвойными древостоями, показало, что почвенные запасы $C_{\text{орг}}$ зависят от типа насаждений [52], хотя в работе [16] воздействие породы на запасы ПОВ не было статистически значимым, в отличие от типа почвы. Помимо этого, растительный покров оказывает влияние на температуру и влажность почвы, активность почвенной биоты и другие свойства почв, регулирующие процессы трансформации ПОВ [6, 12, 36, 57].

Соответственно, изменения в составе растительности в результате естественных сукцессий, хозяйственных и других воздействий оказывают заметное влияние на динамику ПОВ и связанные с ним условия функционирования почв и фитоценозов [4, 24, 28, 40, 42]. Прямое воздействие смены растительности и формируемого растительного опада на эффективность использования субстрата и включение углерода в микробную биомассу изучалось в исследовании [46] с использованием ^{13}C , показавшем, что переход от ели (*Picea mariana*) к осине (*Populus tremula*) может сопровождаться потерями углерода в подстилке в результате более активного микробного дыхания, тогда как на включение $C_{\text{орг}}$ в микробную биомассу и, далее, в более стабильный пул углерода почвы смена видов может не повлиять. Согласно [32], присутствие пихты (*Abies balsamea*) и бука (*Fagus grandifolia*) в лесах с преобладанием клена (*Acer saccharum*) влияет на дыхание почвы в противоположных направлениях из-за их различий в экофизиологической активности этих видов, улавливании света и качестве формируемых подстилок. Таким образом, создание лесных насаждений, более активно связывающих углерод и формирующих более стойкое ПОВ, может быть способом повышения стока углерода [33, 45].

Следует отметить, что процессы трансформации лесных биогеоценозов в результате смены видов древесного яруса имеют нелинейный характер [56], что важно учитывать при разработке технологий лесовыращивания, направленных на смягчение последствий глобального изменения климата или получение других экосистемных услуг. В этой связи возрастает роль имитационных моделей, позволяющих моделировать процессы биогенного круговорота углерода с учетом прямых и обратных связей между основными компонентами экосистем [43]. Подобная задача решается на основе

интеграции нескольких моделей в соответствии с компонентной структурой лесов [3, 27, 51]. Именно этот подход использован в настоящей работе для оценки изменений запасов ПОВ в лесах нескольких регионов Европейской России, соответствующих градиенту зональных условий от средней тайги до подзоны широколиственных лесов.

Цель исследования — анализ долговременной динамики запасов органического вещества в почвах в зависимости от лесорастительных условий и режимов лесопользования. Вычислительные эксперименты выполнены для четырех лесных территорий уровня лесничеств и заповедника. В расчетах использованы данные лесной таксации, включающие повыделную детальную информацию о составе насаждений и соответствующих им биотопах, что позволило учесть пространственную вариабельность почвенных условий и характеристик древесного яруса в результирующих территориальных оценках динамики ПОВ и нетто-поглощения углерода.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Краткая характеристика объектов исследования. В качестве объектов исследования (рис. 1) рассмотрены территории трех лесничеств — Пряжинского (Республика Карелия), Воскресенского (Нижегородская область) и Данковского (Московская область), а также заповедника “Брянский лес” (Брянская область), что отражает широкий спектр почвенно-растительных условий лесной зоны Европейской России. Пространство каждого из этих объектов разделено на таксационные выделы (порядка нескольких тысяч; площадью от 0.1 до 20 га каждый), которые представляют собой участки леса, относительно однородные по видовому составу, возрастной структуре и эдафическим условиям.

Пряжинское центральное лесничество расположено в Республике Карелия в подзоне средней тайги; координаты географического центра — 61.603° N, 33.368° E; общая площадь лесопокрытых земель — 16825 га, соответствующее ей число лесотаксационных выделов — 3464. Климат района относительно мягкий, умеренно-континентальный, близкий к морскому, с обилием осадков. Среднегодовая температура воздуха ($T_{\text{в}}$) составляет $2.7 \pm 0.9^\circ\text{C}$, среднее количество осадков — 721.2 ± 94.4 мм в год. В почвенном покрове доминируют подзолы (Carcbic Podzols) и дерново-подзолы (Albic Podzols (Histic)), сформированные на песчаных отложениях и супесчаной морене [17]. Зональная растительность представлена еловыми (*Picea abies*) и сосновыми (*Pinus sylvestris*) лесами с преобладанием зеленомошных, чернично-зеленомошных и черничных типов леса. В результате естественного возобновления древесной растительности после рубок значительные площади заняты средневозрастными

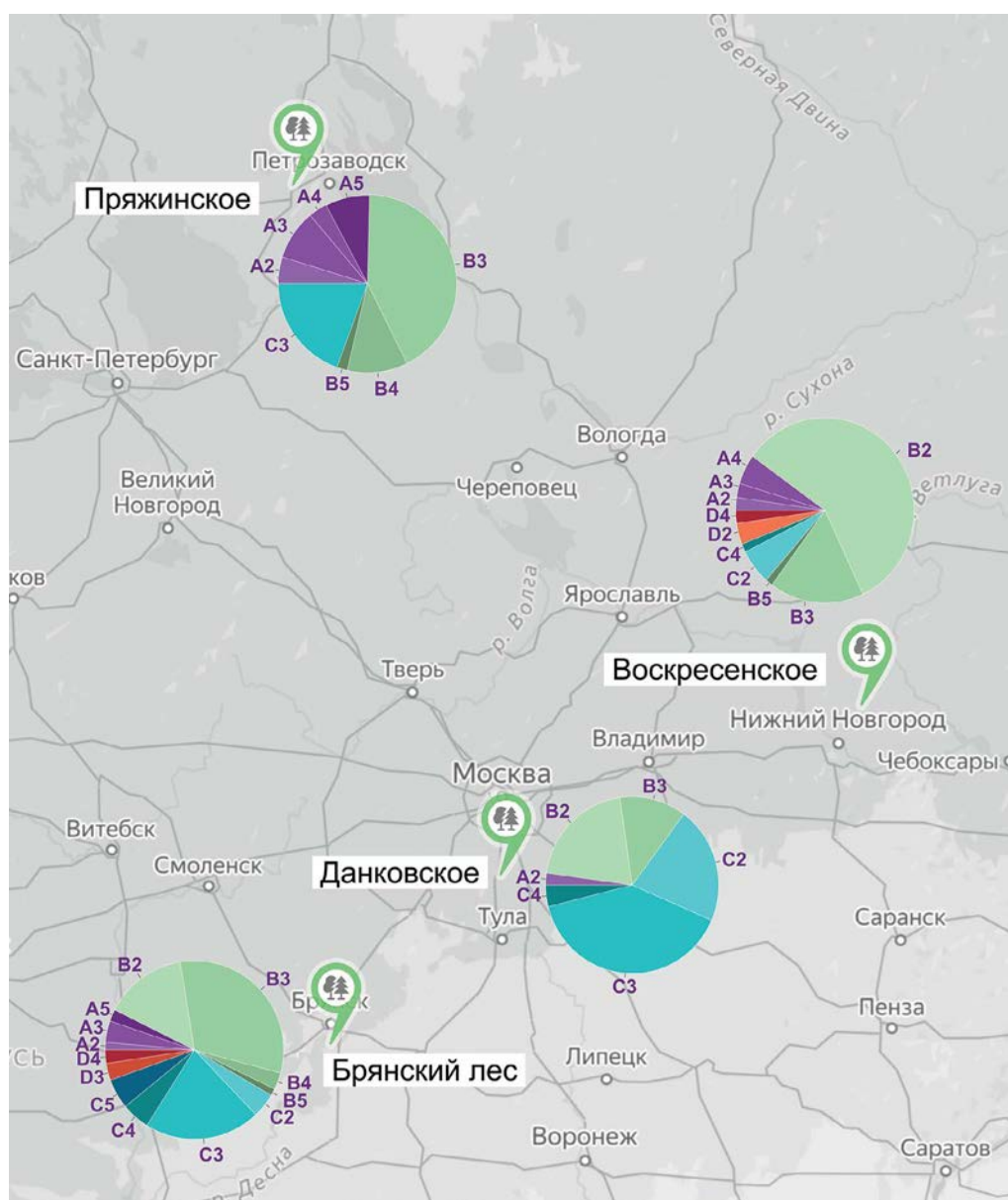


Рис. 1. Географическое положение объектов исследования и соотношение количества таксационных выделов разных ТЛУ на территориях лесничеств.

мелколиственными лесами с доминированием березы (*Betula* spp.).

Воскресенское лесничество расположено в северной части Нижегородской области, в подзоне южной тайги; географические координаты центра — 56.984° N, 45.370° E; площадь лесопокрытых земель — 8169 га, соответствующее количество таксационных выделов — 1865. Район характеризуется более теплым климатом ($T_b = 4.6 \pm 0.9^\circ\text{C}$) и чуть большим количеством осадков (в среднем 749.9 ± 117.0 мм в год). Преобладающий тип почв — дерново-подзолы (Albic Podzols (Rustic, Folic)) супесчаного и суглинистого гранулометрического

состава [9]. Леса преимущественно средневозрастные хвойно-мелколиственные из *Pinus sylvestris*, *Betula* spp. и осины (*Populus tremula*).

Данковское участковое лесничество (филиал “Русский лес” ГКУ МО “Мособллес”) расположено на юге Московской области в подзоне хвойно-широколиственных лесов; координаты географического центра 54.928° N, 37.558° E; площадь лесопокрытых земель — 6838 га, соответствующее количество выделов — 2302. Условия Южного Подмосковья характеризуются умеренно континентальным климатом ($T_b = 5.3 \pm 1.0^\circ\text{C}$; среднее количество осадков 630.5 ± 104.9 мм/год). В условиях

преобладания песчаных отложений наибольшее распространение имеют дерново-подбуры (Entic Podzols (Carbic)), дерново-подзолы (Albic Podzols), торфяно-подзолы иллювиально-гумусовые (Histic Podzols (Rustic)), а также глееземы (Gleysols) [14]. Зональный тип растительности — полидоминантные хвойно-широколиственные леса; на территории лесничества преобладают преимущественно средневозрастные древостои из пионерных видов (*Pinus sylvestris*, *Betula* spp. и *Populus tremula*).

Заповедник “Брянский лес” расположен в юго-западной части Брянской области, в подзоне широколиственных лесов; координаты географического центра 52.503° N, 33.999° E; площадь лесопокрытых земель — 11271 га, соответствующее количество таксационных выделов — 3449. Территория характеризуется умеренно теплым и относительно влажным климатом ($T_b = 6.1 \pm 1.1^\circ\text{C}$; среднее количество осадков 667.6 ± 77.8 мм в год). Почвы заповедника представлены разными вариантами дерново-подзолов (Albic Podzols (Rustic, Follic)), преимущественно песчаного и супесчаного гранулометрического состава [10]. В лесном фонде преобладают средневозрастные леса, образованные *Pinus sylvestris*, *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. Включение заповедника в число объектов исследования объясняется наличием для его территории репрезентативных данных о лесорастительных условиях подзоны широколиственных лесов, что расширило рассматриваемый зональный градиент. Дополнительная информация обо всех объектах исследования представлена в табл. S1.

Имитационные модели. В вычислительных экспериментах использовали комплекс имитационных моделей, созданных в разные годы российскими исследователями с учетом специфики имеющихся для лесов РФ почвенных и лесотаксационных данных. Моделирование продукционной ветви биогенного круговорота углерода в лесных экосистемах выполнено с использованием динамической модели многовидового разновозрастного древостоя FORRUS-S (FORest of RUSSia-Stand) [35]. Модель относится к классу эколого-физиологических, пространственно-ориентированных моделей древостоя и предназначена для прогнозирования динамики таксационных характеристик многовидовых разновозрастных насаждений. В качестве видоспецифичных параметров модель использует биоэкологические данные (темпы роста разных видов деревьев в разных онтогенетических состояниях, отношение к свету, семенная и порослевая продуктивность и др.). Входными данными модели являются стандартные таксационные описания выделов (видовой состав древостоя, средние возраст, диаметр и высота, ТЛУ и др.), планы лесных насаждений. Временной шаг модели — 5 лет. В ходе моделирования прогнозируются изменения средних таксационных показателей (высоты, диаметра,

полноты, запаса и др.) для разных когорт (одно-возрастных групп одного вида) деревьев, а также изменение видового (породного) и возрастного состава каждого выдела. Вычисление приростов основано на расчете световых условий в трехмерном моделируемом пространстве с учетом положения когорты в лесном пологом и потенциальных темпов роста, определяемых ТЛУ. Рост древостоя корректируется по условиям освещенности для разновозрастных групп древесных пород с учетом условий их развития в многовидовых разновозрастных древостоях на квадратных участках размером около 300 м² по пространственной решетке. Подобная корректировка соответствует процессным моделям экофизиологического отклика на условия дефицита ресурса.

Для моделирования динамики ПОВ использована модель Romul_Hum [34, 44], которая позволяет вычислять скорости минерализации и гумификации различных когорт наземного и подземного опада с оценкой пулов C и N в лесной подстилке и в органо-минеральных горизонтах почвы. Факторами, определяющими динамику ПОВ в модели Romul_Hum, служат качество опада (отношение C : N, зольность, содержание лигнина), а также гидротермические (температура и влажность подстилки, температура и влажность верхнего (0–30 см) корнеобитаемого слоя) и физико-химические (гранулометрический состав, pH) характеристики почвенных горизонтов. В отличие от большинства других почвенных моделей Romul_Hum позволяет дополнительно вычислять вклад почвенной фауны в процессы минерализации и гумификации. Верификация Romul_Hum по данным длительных полевых измерений почвенного дыхания двух вариантов лесных почв (дерново-подбуря и серой лесной) показала хорошую сопоставимость натурных и расчетных оценок потоков CO₂ из почв разных типов леса [18, 19]. Для определения средних месячных значений температуры и влажности лесной подстилки и органо-минеральной части почвенного профиля модель Romul_Hum дополнена статистическим генератором данных о гидротермических условиях почвы SCLISS (Soil CLimate Spatial Simulator) [1]. Для выполнения необходимых расчетов SCLISS использует стандартную метеорологическую информацию (длительные ряды данных о температуре воздуха и количестве осадков или их средние многолетние значения и стандартное отклонение).

Проведенная ранее интеграция моделей (рис. 2) позволила реализовать обмен данными между ними [3]. FORRUS-S передает в Romul_Hum данные о количестве растительного опада (отдельно по каждому древесному виду и фракции фитомассы — стволов с корой, ветвей, листья или хвои, скелетных и тонких корней), а в SCLISS — данные о составе древесного яруса (его видовой состав и

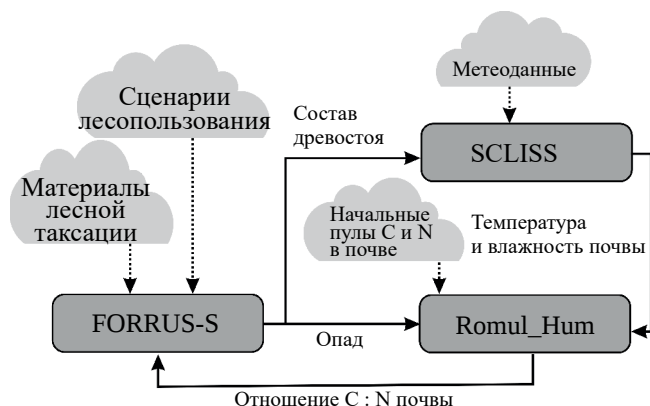


Рис. 2. Схема интеграции имитационных моделей FORRUS-S (моделирует динамику древостоя), Romul_Hum (моделирует динамику ПОВ) и SCLISS (моделирует гидротермический режим почвы): пунктирные стрелки — входные данные моделей; сплошные стрелки — обменные данные.

общая сомкнутость крон). SCLISS использует данные о видовом составе и сомкнутости древостоя для конверсии метеорологических данных в показатели гидротермических условий почвенных горизонтов, влияющих на коэффициенты скоростей трансформации растительных опадов в модели Romul_Hum. SCLISS передает в Romul_Hum данные о температуре органогенного (лесная подстилка) и органо-минеральных горизонтов, данные об объемной влажности тех же горизонтов, а также расчетные значения влажности завядания, наименьшей полевой влагоемкости и полной влагоемкости органо-минеральных горизонтов. В свою очередь, Romul_Hum передает в SCLISS данные о содержании углерода в подстилке, что используется для расчета объемной плотности подстилки. Таким образом, комплекс моделей FORRUS-S — Romul_Hum — SCLISS позволяет динамически оценивать влияние изменений в структуре древесной растительности (вследствие естественного развития древостоев или лесохозяйственной деятельности) на условия под пологом леса, динамику запасов и распределение органического вещества в лесных почвах.

Входные данные для вычислительных экспериментов. Пространственное разнообразие почвенно-растительных условий в пределах каждой из рассматриваемых территорий определено по данным лесной таксации. Для характеристики эдафических условий биотопов в российском лесоведении традиционно используется классификация ТЛУ по системе Крюденера—Алексеева—Погребняка [2, 25]. В соответствии с этой классификацией, разнообразие условий произрастания лесов европейской части России по богатству почв элементами питания подразделяют на 4 градации: бедные (условное обозначение А), относительно

бедные (В), относительно богатые (С), богатые (D). По степени увлажнения выделяют сухие (1), свежие (2), влажные (3), сырые (4), мокрые (5). Соответственно, варианты ТЛУ имеют буквенно-численные обозначения, например, А2, В3, С2 и т.п. (табл. S2). Соотношение количества таксационных выделов разных ТЛУ для объектов исследования представлено на рис. 1.

Необходимые для моделирования начальные характеристики пулов углерода и азота в лесной подстилке и органо-минеральной части почвенного профиля для зональных типов почв и вариантов ТЛУ были оценены по обобщенным литературным данным [13] с корректировкой по Единому государственному реестру почвенных ресурсов России [6]. Для калибровки начальных величин использована процедура инициализации модели “spin-up”. Это предварительный запуск модели Romul_Hum, который проводили до стабилизации (достижения состояния количественного равновесия) в поступающих опадах и запасах углерода и азота в почве. Период “spin-up” составил 120 шагов модели (или 10 лет), а отклонения полученных после этой процедуры значений запасов $C_{орг}$ и $N_{общ}$ для всех выделов не превышали 15% от начальных величин. Вычисленные значения запасов углерода и азота в лесной подстилке и органо-минеральной части почв были осреднены по группам ТЛУ—доминант древостоя и использованы в качестве начальных параметров в основных модельных прогонах. Рассчитанные значения запасов ПОВ (в пересчете на углерод) и показатели С : N в органогенных и органо-минеральных горизонтах почв разных ТЛУ представлены на рис. 3.

Количество опада, формируемого древесным ярусом (включая отпад тонких и скелетных корней), рассчитывали в модели FORRUS-S с 5-летним шагом с последующим перераспределением по месяцам. Видоспецифичное содержание азота в разных фракциях опада взято из работы [27]. Поступление соединений азота с атмосферными осадками определяли по литературным данным [15]: для заповедника “Брянский лес” и Пряжинского лесничества оно составило 4.8 кг/га в год (в пересчете на азот), для Данковского лесничества — 6.0, для Воскресенского лесничества — 7.2 кг/га в год.

Климатический и лесохозяйственные сценарии. В расчетах использовали стационарный климатический сценарий; в качестве базового выбран период 1981–2011 гг. По данным за этот период для каждого объекта исследования были вычислены статистические параметры, на основе которых в SCLISS были сгенерированы региональные климатические сценарии продолжительностью 100 лет. Величины видоспецифичных коэффициентов модели SCLISS, описывающих влияние неоднородности полога леса на гидротермические условия почвы, были оценены ранее [27].

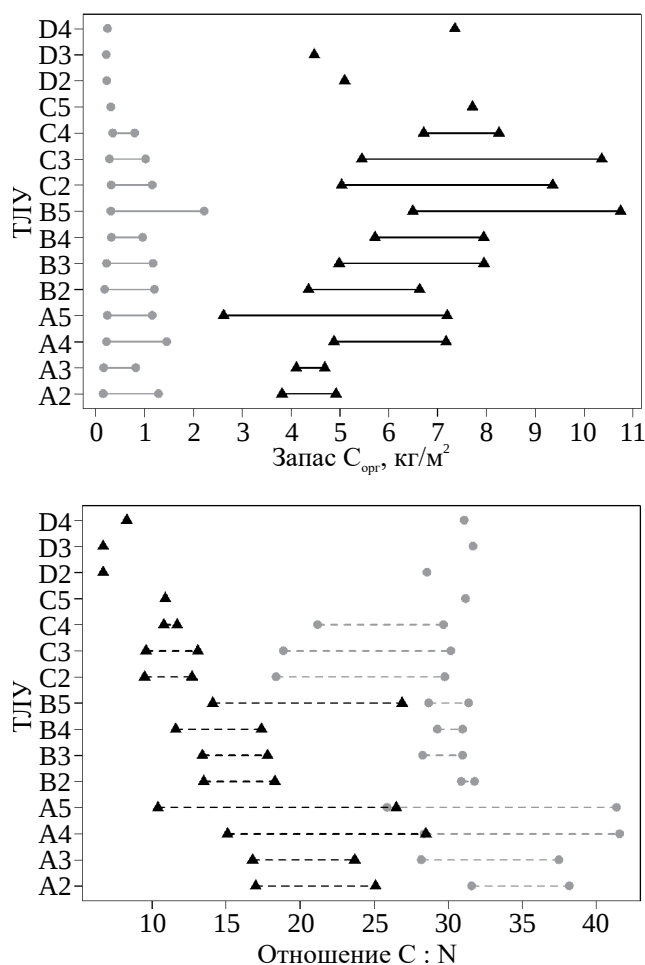


Рис. 3. Диапазон запасов ПОВ и $C:N$ в почвах разных ТЛУ (серый цвет — данные для лесной подстилки, черный — для органо-минеральной части профиля почв).

Краткая характеристика сценариев лесопользования дана в табл. 1. Сценарий “Заповедание” (NAT), реализованный для всех объектов, соответствовал условиям естественного развития древостоев (начиная с возраста, указанного в данных таксации), что предполагало не только поступление в почву всей фитомассы, формируемой древостоями в ходе развития, но и возможную смену их видового состава в результате сукцессий. Лесохозяйственный сценарий, предусматривающий рубки и, соответственно, изъятие части продукции фитомассы, различался для разных объектов, что связано с объектной спецификой практики лесопользования. Для Данковского лесничества и заповедника “Брянский лес” рассмотрен сценарий “Выборочные рубки” (STH), для Пряжинского и Воскресенского лесничеств — “Интенсивное лесопользование” (IFM), предусматривающее, в том числе, сплошные рубки.

Обработка данных. Расчеты запасов ПОВ для временного отрезка 100 лет с шагом 1 год выполняли для каждого таксационного выдела с учетом соответствующих ему начальных характеристик древостоя (видовой состав, возраст и другие таксационные показатели) и почвенных данных (запасы $C_{орг}$ и $N_{общ}$ в органогенных горизонтах лесной подстилки и органо-минеральной части профиля, гранулометрический состав и др.). В качестве средней оценки динамики показателей для разных вариантов ТЛУ на каждом из объектов исследования использовали медианные значения. Проведены расчеты стока углерода в почвах за 100 лет для территорий объектов исследования на основе суммирования данных всех таксационных выделов с учетом занимаемой ими площади. Также для территорий исследования оценивали накопление углерода в древостоях и других компонентах лесных экосистем, что позволило определить вклад почв в нетто-поглощение углерода.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Запасы органического вещества в почвах разных типов лесорастительных условий. Анализ начальных данных распределения запасов ПОВ в органогенных и органо-минеральных горизонтах почв разных ТЛУ показывает их заметное варьирование (рис. 3). В лесной подстилке углеродный пул изменяется от 0.15 до 2 $кг/м^2$, что соответствует 1.5–20 т/га. Наиболее высокие запасы подстилки могут формироваться в более бедных и переувлажненных почвах, соответствующих ТЛУ А4, В5. Варьирование в органическом веществе лесных подстилок величин $C:N$, влияющих на интенсивность минерализации растительных опавов, соответствует диапазону от 18 до 44, медианное значение — около 30.

Запасы ПОВ в органо-минеральных горизонтах почв рассматриваемых лесных территорий оцениваются в диапазоне 2.5–10.6 $кг/м^2$ (или 25–106 т/га) в пересчете на $C_{орг}$. Прослеживается закономерное увеличение запасов ПОВ для ТЛУ, характеризующихся большим богатством почв (С2–С4). Повышенные запасы ПОВ обратно коррелируют с изменением величин $C:N$ в органо-минеральной части профиля почв; минимальные показатели ($C:N < 10$) соответствуют ТЛУ D2–D4, максимальные ($C:N > 20$) — ТЛУ А2–А5 и В5.

Изменение запасов ПОВ в условиях заповедного режима. Сценарий “Заповедание” для всех рассматриваемых территорий предполагает рост запасов подстилки (рис. 4). Для Данковского и Пряжинского лесничеств прогнозные оценки показывают увеличение пула углерода в лесной подстилке практически всех таксационных выделов в среднем в 2.5–3.0 раза за 100 лет. Для Воскресенского лесничества и заповедника “Брянский лес” результаты расчетов прогнозируют 1.5–2-кратное повышение

Таблица 1. Сценарии лесопользования (по данным [22])

Объект	Имитационный сценарий	Лесохозяйственные мероприятия			
		рубка спелых и перестойных лесных насаждений	рубки ухода	лесовосстановление	уборка порубочных остатков
Пряжинское лесничество	Заповедание (NAT)	—	—	—	—
	Интенсивное лесопользование (IFM)	Сплошные рубки в эксплуатационных лесах; добровольно-выборочная рубка в 2 приема в защитных; освоение расчетной лесосеки — 90%	Выполнение рубок ухода — 70%, целевые породы — сосна, ель	Искусственное заращивание — 50%, естественное — 50%	Убираются с лесосеки
Воскресенское лесничество	Заповедание (NAT)	—	—	—	—
	Интенсивное лесопользование (IFM)	Сплошные рубки в эксплуатационных лесах; добровольно-выборочная рубка в 2 приема в защитных; освоение расчетной лесосеки — 100%.	Выполнение рубок ухода — 100%, целевые породы — сосна, ель	Искусственное заращивание в эксплуатационных лесах, естественное — в защитных	Убираются с лесосеки
Данковское лесничество	Заповедание (NAT)	—	—	—	—
Заповедник “Брянский лес”	Выборочные рубки (STH)	Добровольно-выборочная рубка в 2 приема	Полный цикл рубок ухода с ориентированием на выращивание хвойной секции	Естественное заращивание	Убираются с лесосеки

запасов подстилки в первые 30–40 лет с последующим сохранением накопленного углеродного пула (Воскресенское лесничество) или его снижением до близких к первоначальным значениям (заповедник “Брянский лес”). Для некоторых таксационных выделов на территории заповедника “Брянский лес” расчеты показывают небольшое снижение запасов подстилки, что может иметь место в древостоях, которые по данным лесной таксации (т.е. на начальных шагах моделирования) уже достигли старших групп возраста.

Изменение запасов ПОВ в органо-минеральных горизонтах отличается большей контрастностью (рис. 5). Согласно расчетам, на всех объектах исследования присутствуют таксационные выделы, в почвах которых дополнительного накопления ПОВ не происходит даже в условиях заповедного режима. Однако для значительно большего числа выделов, на всех объектах показан 1.5–3-кратный рост углеродного пула почв за 100 лет — до величин 20–30 кг/м² (или 200–300 т/га) в пересчете на $C_{орг}$,

что на уровне средних значений определяет для объектов исследования накопление органического вещества в почвенном покрове. Контрастность лесорастительных условий в оценках запасов ПОВ наиболее заметна на территории Воскресенского лесничества.

Территориальные оценки изменений запасов ПОВ при разных вариантах лесопользования. Для сравнительного анализа использованы средние показатели динамики углеродного пула почв, рассчитанные для каждого из объектов исследования (рис. 6). Согласно оценкам, в условиях заповедного режима (сценарий NAT) почвенный покров всех территорий накапливает органическое вещество, увеличивая его запасы и в мортмассе лесной подстилки и в органо-минеральной части почвенного профиля. В горизонтах подстилки максимальный рост запасов (в среднем с 5 до 19 т/га за 100 лет) прогнозируется в почвах лесов средней тайги, входящих в состав Пряжинского лесничества. В почвах подзоны хвойно-широколиственных лесов Данковского

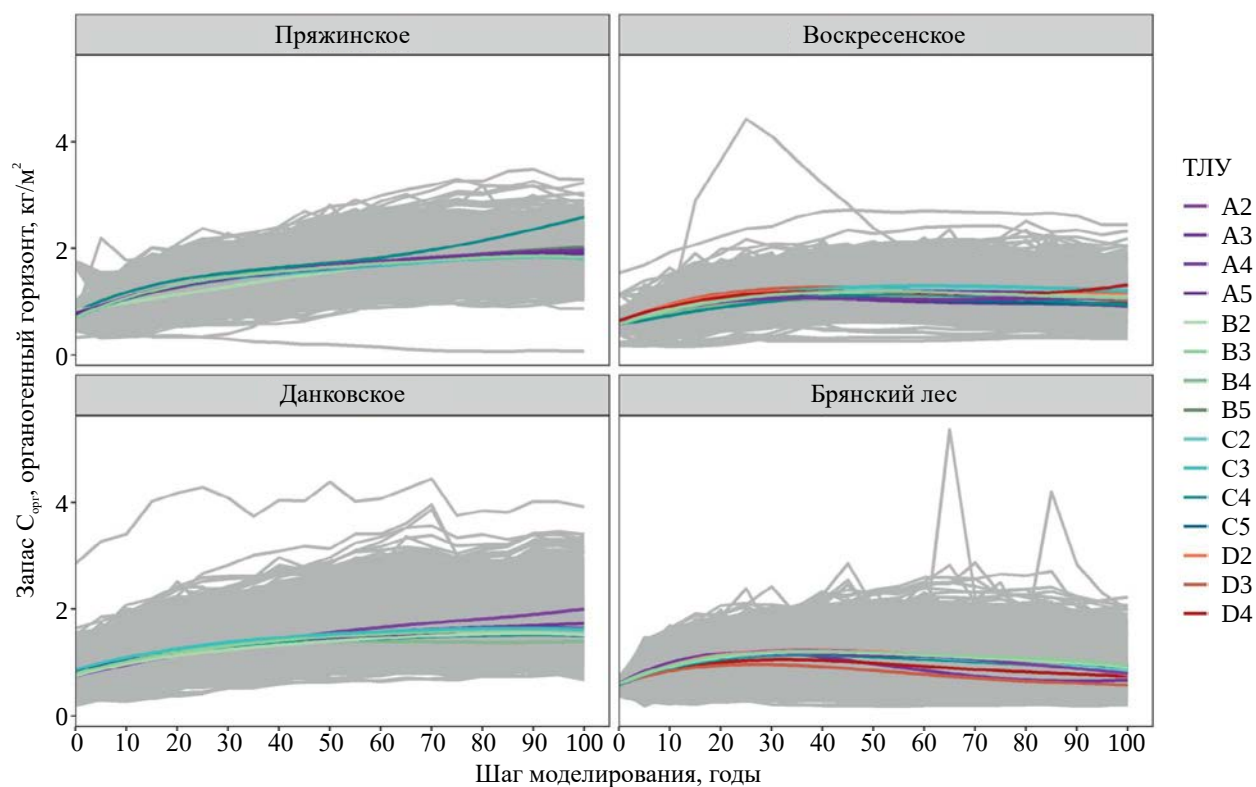


Рис. 4. Изменение запасов органического вещества в органических горизонтах лесной подстилки (серым — данные для таксационных выделов, цветные линии — средняя оценка для ТЛУ).

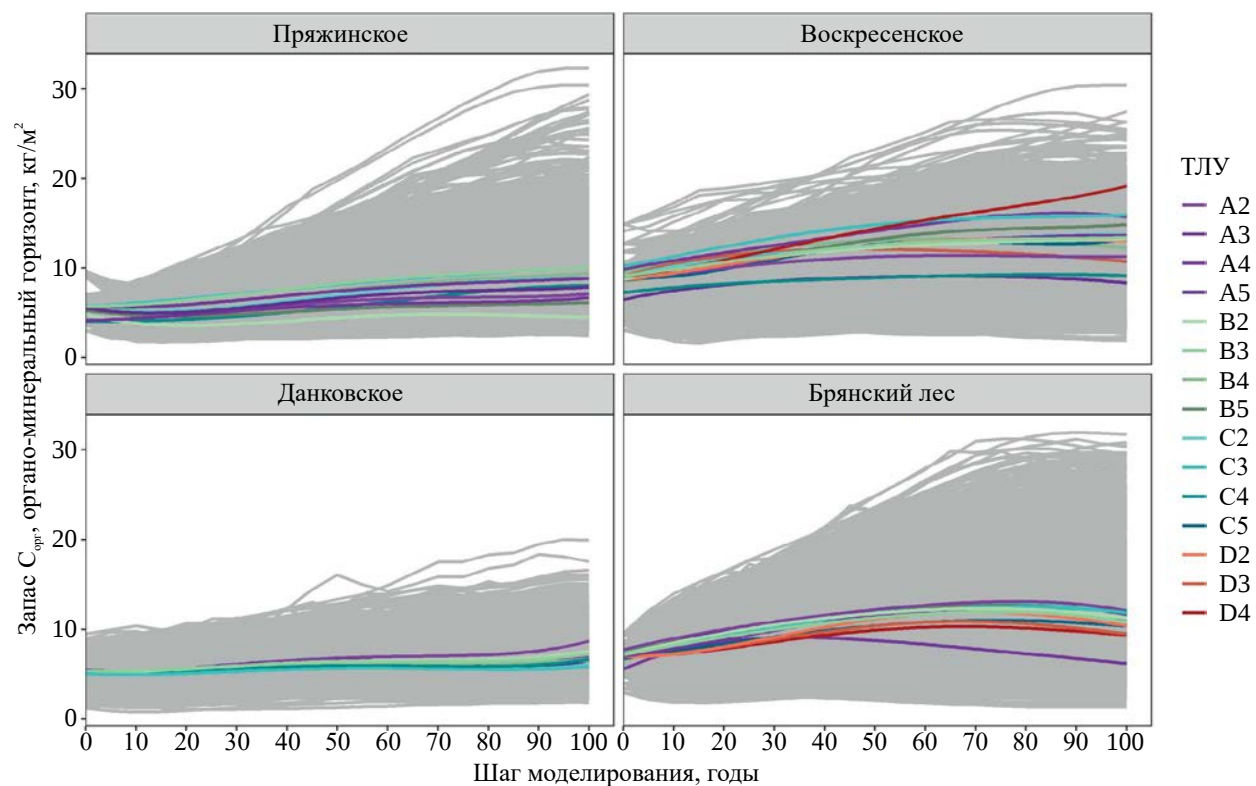


Рис. 5. Изменение запасов органического вещества в органо-минеральных горизонтах почв (серым — данные для таксационных выделов, цветные линии — средние оценки для разных ТЛУ).

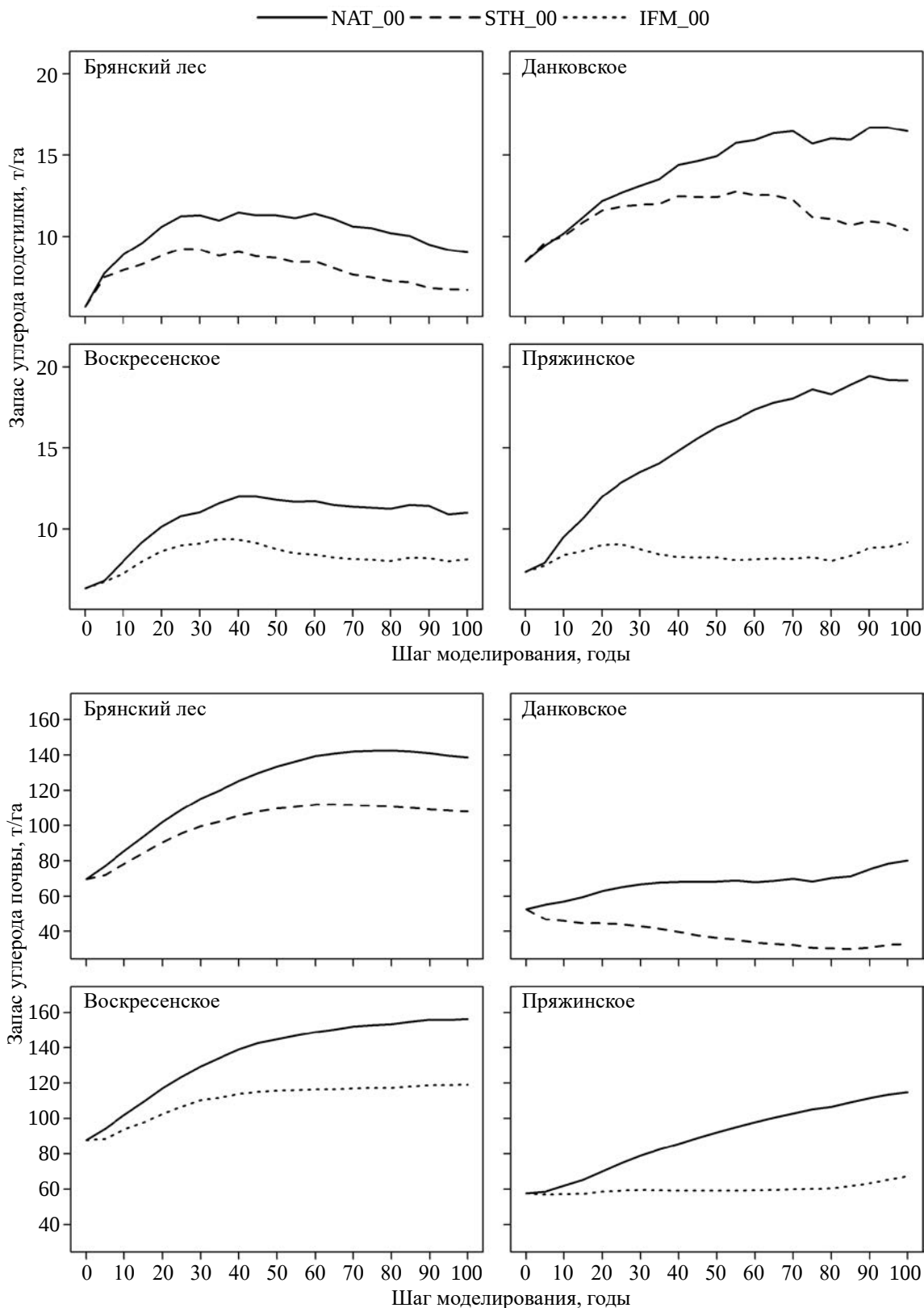


Рис. 6. Изменение углеродного пула в органогенных горизонтах лесной подстилки и органо-минеральных горизонтах почв при разных вариантах лесопользования (по результатам усредненной оценки для территорий объектов исследования). Сценарии лесопользования: NAT – заповедание, STN – выборочные рубки, IFM – интенсивное лесопользование.

лесничества запасы подстилки увеличиваются примерно вдвое — в среднем с 8 до 16–17 т/га за 70 лет с последующей стабилизацией соответствующего углеродного пула на этом уровне. Для почвенного покрова Воскресенского лесничества, расположенного в подзоне южной тайги, модельные оценки показывают рост запасов подстилки только в первые 40 лет после начала режима заповедения, когда соответствующий углеродный пул увеличился в среднем с 2–3 до 13–14 т/га. Схожая начальная динамика запасов подстилки показана для почв заповедника “Брянский лес”, расположенного в подзоне широколиственных лесов, но в отличие от других территорий, для данного объекта прогнозируется снижение средних показателей накопленного пула (примерно до 9 т/га), начиная с 60 лет периода моделирования.

Динамика запасов ПОВ в органо-минеральных горизонтах имеет другие региональные особенности. Максимальный рост пула $C_{орг}$ в условиях заповедного режима прогнозируется для почв заповедника “Брянский лес” (в среднем для территории с 70 до 140 т/га за 100 лет) и Воскресенского лесничества (с 90 до примерно 160 т/га). Минимальные показатели рассчитаны для Данковского лесничества (в среднем с 55 до 80 т/га), а для Пряжинского лесничества прогнозируемый рост соответствует увеличению средних показателей запасов $C_{орг}$ с 60 до 115 т/га.

Сценарии выборочных рубок (STH) для заповедника “Брянский лес” и интенсивного лесопользования с применением сплошных рубок (IFM) для Воскресенского лесничества, несмотря на изъятие части древесной биомассы и удаление порубочных остатков, предполагают увеличение почвенных запасов $C_{орг}$ в органо-минеральной части почв, но рассчитанные результирующие значения за 100 лет ниже примерно на 35–40 т/га, чем в сценарии естественного развития лесов при заповедном режиме. Запасы подстилки для этих объектов возрастают примерно на 5–6 т/га в течение первых 40 лет модельного периода, после чего динамика показателей повторяет изменение запасов в сценарии заповедания, но на более низком уровне. Для Пряжинского лесничества модельные оценки в сценарии IFM показывают сохранение углеродного пула подстилки и органо-минеральных горизонтов почв, близкое к первоначальным запасам. Для территории Данковского лесничества динамика запасов углерода в сценарии STH свидетельствует о сокращении пула ПОВ в органо-минеральной части профиля примерно на 20 т/га за 100 лет, не компенсируемое небольшим ростом запасов углеродного пула подстилки, которое оценивается в 2–5 т/га.

Вклад почвенного стока в нетто-поглощение углерода. Согласно оценкам, сохранение заповедного режима на территории заповедника “Брянский лес”

ведет к дополнительному нетто-поглощению около 75 т/га за 100 лет (табл. 2). Повышение экосистемных запасов органического вещества связано, прежде всего, с накоплением $C_{орг}$ в почвах. В сценарии выборочных рубок (STH) экосистемный сток углерода для лесов данной территории снижается в 1.5–2.0 раза, а его сокращение связано с более низкими показателями накопления как в почве, так и в древостоях.

Дополнительное нетто-поглощение углерода для территории Данковского лесничества при введении режима заповедания прогнозируется на уровне, близком к заповеднику “Брянский лес”, но вклад биомассы древостоев в положительные оценки территориального баланса выше, чем почвенный сток $C_{орг}$. Сценарий выборочных рубок (STH) заметно сокращает нетто-поглощение углерода, и прежде всего, за счет снижения углеродного пула ПОВ. Эти потери не компенсируются стоком в фитомассу древостоев, и общий баланс оценивается как отрицательный.

Территория Воскресенского лесничества в сценарии заповедного режима, согласно расчетам, выступает стоком углерода; его нетто-поглощение составляет около 100 т/га за 100 лет, и более половины этого накопления определяется депонированием $C_{орг}$ в почвенном покрове. Для сценария интенсивного лесопользования с применением сплошных рубок (IFM) модельные оценки показывают снижение нетто-поглощения углерода почти на 40 т/га при сохранении ведущей роли почв в накоплении органического вещества.

На территории Пряжинского лесничества сценарий заповедания предполагает максимальное нетто-поглощение углерода — до 125 т/га за 100 лет. Расчеты показывают примерно равный вклад пулов древостоя, почвы и мортмассы в суммарный сток. Сплошные и выборочные рубки в соответствии со сценарием IFM затрагивают процессы формирования всех пулов органического вещества, включая ПОВ, что определяет почти 10-кратное снижение нетто-поглощения углерода — до уровня 10–12 т/га за 100 лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные результаты — пример использования имитационного моделирования при оценке долгосрочной динамики стока углерода в почвах лесных территорий масштаба десятков и сотен км², что для европейской части России соответствует площади, занимаемой лесничествами и заповедниками, т.е. субъектами лесопользования локального уровня [22]. Ранее для территории РФ были выполнены оценки текущих запасов ПОВ на национальном и региональном уровнях по данным содержания $C_{орг}$ в разных типах почв [16, 29–31], а прогноз динамики запасов ПОВ был сделан для

Таблица 2. Оценка динамики стока углерода для лесных территорий (значения $\pm$ стандартная ошибка)

Имитационный сценарий	Изменение запасов органического вещества в компонентах экосистем					
	т С/га за 100 лет			Относительно начальных запасов, %		
	древостой	мортмасса	почва	древостой	мортмасса	почва
Пряжинское лесничество						
NAT	29.49 ± 0.56	44.12 ± 0.16	51.52 ± 0.51	70 ± 4	266 ± 7	90 ± 2
IFM	-2.22 ± 0.44	6.80 ± 0.09	7.08 ± 0.39	-5 ± 1	41 ± 1	12 ± 1
Воскресенское лесничество						
NAT	29.84 ± 0.82	12.50 ± 0.09	57.39 ± 0.64	41 ± 2	63 ± 1	65 ± 1
IFM	7.25 ± 0.81	2.00 ± 0.12	26.69 ± 0.55	9 ± 1	10 ± 1	30 ± 1
Данковское лесничество						
NAT	31.23 ± 0.53	24.131 ± 0.18	20.09 ± 0.33	32 ± 5	81 ± 1	38 ± 1
STH	13.60 ± 0.61	-2.913 ± 0.14	-16.10 ± 0.21	14 ± 2	-10 ± 1	-31 ± 0
Заповедник “Брянский лес”						
NAT	-1.27 ± 0.60	9.10 ± 0.11	58.71 ± 0.65	-1 ± 1	46 ± 1	84 ± 1
STH	-14.45 ± 0.61	0.37 ± 0.13	32.75 ± 0.59	-17 ± 1	2 ± 1	47 ± 1

Примечание. Сценарии лесопользования: NAT – заповедание, STH – выборочные рубки, IFM – интенсивное лесопользование.

сельскохозяйственных почв Европейской России с использованием динамической модели RothC [20]. Натурные исследования сравнительной динамики ПОВ в связи с влиянием факторов окружающей среды и изменений хозяйственного использования являются дорогостоящими и трудоемкими [8, 37, 53, 55], требуют согласованных методик определения фракций ПОВ [7], тогда как почвенные динамические модели, интегрированные с моделями растительности, предоставляют альтернативу для анализа возможностей по регулированию запасов ПОВ с помощью различных методов управления [38, 48, 49].

Результаты оценок, полученные в данной работе, учитывают существующее пространственное варьирование почвенно-растительных условий в пределах каждого из четырех объектов исследования, которое отражено в характеристиках выделяемых на их территориях лесотаксационных выделов. Что особенно важно, расчеты долгосрочной динамики ПОВ выполнены на основе интеграции почвенной модели Romul_Hum и модели FORRUS-S, позволяющей моделировать развитие многовидовых древостоев с характерной для них сменой видов и видоспецифичного опада в ходе сукцессий. Подобный долгосрочный прогноз потенциала поглощения углерода лесными экосистемами на основе мониторинговых данных серьезно затруднен в силу того, что оценки многолетнего тренда изменения $C_{орг}$ в почвах требуют

проведения мониторинга на временных интервалах более 15 лет [26]. Кроме того, пространственное варьирование запасов углерода, как правило, выше определяемых в полевых исследованиях изменений содержания $C_{орг}$ в почвенных горизонтах тех же самых участков, варьирование которого, в свою очередь, может достигать 49–68% от общей дисперсии [21, 26].

Согласно расчетам, характерные для всех объектов различия в запасах и динамике ПОВ таксационных выделов с разными лесорастительными условиями, по-видимому, “нивелировали” возможное влияние на запасы ПОВ зонально-климатических факторов – температуры и осадков, от которых во многом зависит интенсивность процессов минерализации растительных опавов и скорость накопления ПОВ. Региональные различия для рассмотренных объектов проявились на уровне оценок средних значений распределения запасов $C_{орг}$ в органогенных и органо-минеральных горизонтах, свидетельствующих о снижении доли органического вещества лесных подстилок в общем пуле ПОВ по мере перехода от среднетаежных к широколиственным лесам, что наиболее заметно в сценарии заповедного режима. Рассчитанные в данной работе средние показатели изменения запасов ПОВ для лесных почв примерно на порядок выше аналогичных данных, полученных для сельскохозяйственных почв в работе [20].

Результирующие потери углерода почвами Данковского лесничества в сценарии выборочных рубок (STH) выше, чем при более интенсивном лесопользовании, включающем применение сплошных рубок в эксплуатационных лесах (IFM), которое моделировалось для территорий Пряжинского и Воскресенского лесничеств. Подобное кажущееся несоответствие объясняется тем, что объемы заготовки древесины при выборочных рубках могут быть выше, чем при сплошных, из-за разной возрастной структуры участков (это подтверждается расчетами биомассы древесины, удаляемой при рубках). Другая причина – различия в видовом составе древостоев, формирующихся после рубок. Сценарий STH предполагал естественное зарастание, при котором высока доля возобновления березы и осины с легкоразлагающимся листовым опадом, тогда как в сценарии IFM моделировались посадки хвойных культур, опад которых минерализуется дольше [11].

Несмотря на многочисленные исследования, знания об управлении процессами связывания углерода в органическом веществе лесных почв посредством управления лесами остаются ограниченными. Исследованиями разных авторов показано, что для некоторых почв подбор пород деревьев на основе качества подстилки может привести к увеличению запасов и стабильности ПОВ, тогда как в других местах аналогичные меры приводят к незначительным или даже противоположным эффектам [40, 45]. Как показывают результаты выполненных расчетов, разнообразие типов лесорастительных условий наряду с начальным видовым и возрастным разнообразием насаждений определило значительные различия в количестве и качестве поступающего в почву растительного опада, повлияв на результирующие оценки динамики ПОВ и нетто-поглощение углерода. На всех объектах исследования небольшое число таксационных выделов характеризовалось потерями ПОВ в органо-минеральных горизонтах даже в условиях заповедного режима, что требует более детального рассмотрения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использованная система имитационных моделей позволяет прогнозировать динамику биогенного круговорота углерода, включая оценку запасов почвенного органического вещества в лесах сложной видовой и разновозрастной структуры, преобладающих в лесной зоне Европейской России. Полученные данные изменений углеродного пула почв для четырех лесных территорий, характеризующихся пространственным разнообразием почвенно-растительных условий в зональном градиенте от средней тайги до подзоны широколиственных лесов, адекватно отражают роль биогенных и

абиогенных факторов в накоплении и долговременной динамике ПОВ в лесных экосистемах.

Согласно расчетам, в условиях заповедного режима рост запасов органического вещества в почвах рассмотренных территорий прогнозируется в среднем в диапазоне от 35 до 70–80 т/га за 100 лет. Минимальные оценки получены для территории Данковского лесничества в подзоне хвойно-широколиственных лесов, где преобладание почв легкого гранулометрического состава определяет наименьшее разнообразие лесорастительных условий. Максимальные оценки прогнозируются для Воскресенского лесничества в подзоне южной тайги и заповедника “Брянский лес” в подзоне широколиственных лесов, территории которых характеризуются высоким разнообразием почвенных и лесорастительных условий – от А2 до D4. Общее повышение запасов ПОВ, отмечаемое для всех объектов, имеет заметные различия между их территориями в динамике накопления углеродного пула как во временном аспекте, так и в соотношении запасов $C_{\text{орг}}$ в органогенных и органо-минеральных горизонтах почв, что может объясняться региональными особенностями образования ПОВ. Выборочные рубки и интенсивное лесопользование, включающее сплошные рубки, определяют для исследуемых территорий снижение запасов ПОВ в среднем на уровне 30–50 т/га за 100 лет по сравнению с заповедным режимом.

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 бюджета углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. № 123030300031-6).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Он-лайн версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X24110156>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом // Почвоведение. 2002. № 4. С. 443–452.
2. Воробьев Д.В. Типы лесов Европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 452 с.
3. Грабарник П.Я., Чертов О.Г., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Быховец С.С., Фролов П.В. Интеграция имитационных моделей для комплексной оценки экосистемных услуг лесов: методические подходы // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 2. С. 488–499. <https://doi.org/10.17537/2019.14.488>
4. Дымов А.А. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17070024>
5. Дымов А.А., Старцев В.В. Изменение температурного режима подзолистых почв в процессе естественного лесовозобновления после сплошнолесосечных рубок // Почвоведение. 2016. № 5. С. 599–608. <https://doi.org/10.7868/S0032180X16050038>
6. Единый государственный реестр почвенных ресурсов России (<http://egrpr.soil.msu.ru/index.php>)
7. 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>
8. Каганов В.В., Замолотчиков Д.Г., Мостовая А.С. Влияние климата на запасы углерода фитомассы и подстилки в лесных насаждениях юга Европейской России // Лесоведение. 2023. № 5. С. 486–501. <https://doi.org/10.31857/S0024114823050030>
9. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
10. Кузнецова А.И., Лукина Н.В., Горнов А.В., Горнова М.В., Тихонова Е.В., Смирнов В.Э., Данилова М.А., Тебенькова Д.Н., Браславская Т.Ю., Кузнецов В.А., Ткаченко Ю.Н., Геникова Н.В. Запасы углерода в песчаных почвах на Западе России // Почвоведение. 2020. № 8. С. 959–969. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20080109>
11. Ларионова А.А., Квиткина А.К., Быховец С.С., Лопес де Гереню В.О., Калягин Ю.Г., Каганов В.В. Влияние азота на минерализацию и гумификацию лесных опавов в модельном эксперименте // Лесоведение. 2017. № 2. С. 128–139.
12. Лукина Н.В., Орлова М.А., Бахмет О.Н., Тихонова Е.В., Тебенькова Д.Н., Казакова А.И., Крышень А.М., Горнов А.В., Смирнов В.Э., Шашков М.П., Ершов В.В., Князева С.В. Влияние растительности на характеристики лесных почв Республики Карелия // Почвоведение. 2019. № 7. С. 827–842. <https://doi.org/10.1134/S0032180X19050071>
13. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / Под ред. Кудеярова В.Н. М.: Наука, 2007. 380 с.
14. Надпорожская М.А., Зубкова Е.В., Фролов П.В., Быховец С.С., Чертов О.Г. Соподчиненность почвенных условий и растительных сообществ в сосняках как следствие действия комплекса факторов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 2. С. 122–138.
15. Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации за 2016 год. М.: Росгидромет, 2017. 216 с.
16. Осипов А.Ф., Старцев В.В., Прокушкин А.С., Дымов А.А. Запасы углерода в почвах лесов Красноярского края: анализ роли типа почвы и древесной породы // Теоретическая и прикладная экология. 2023. № 1. С. 67–74. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2023-1-067-074>
17. Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск: Карелия, 1971. 280 с.
18. Припутина И.В., Быховец С.С., Фролов П.В., Чертов О.Г., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Сапронов Д.В., Мякшина Т.Н. Применение математических моделей ROMUL и Romul_Hum для оценки эмиссии CO₂ и динамики органического вещества в серой лесной почве под листовым лесом в южном Подмоскowie // Почвоведение. 2020. № 10. С. 1262–1275. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20100159>
19. Припутина И.В., Фролов П.В., Шанин В.Н., Быховец С.С., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Сапронов Д.В., Мякшина Т.Н., Хорошаев Д.А. Имитационное моделирование почвенной эмиссии CO₂ на примере дерново-подбур хвойно-широколиственного леса в Южном Подмоскowie // Почвоведение. 2023. № 9. С. 1128–1142. <https://doi.org/10.31857/S0032180X23600439>
20. Романенков В.А., Мешалкина Ю.Л., Горбачева А.Ю., Добровольская В.А., Кренке А.Н. Прогноз динамики запасов углерода в почвах возделываемых земель Европейской России в контексте стратегии низкоуглеродного развития // Известия Р АН. Сер. Географическая. 2023. Т. 87. № 4. С. 1–13. <https://doi.org/10.31857/S2587556623040106>
21. Самсонова В.П., Мешалкина Ю.Л., Добровольская В.А., Кондрашкина М.И., Дядькина С.Е., Филиппова О.И., Кротов Д.Г., Морозова Т.М., Красильников П.В. Исследование неопределенности оценок запасов органического углерода в масштабах угодий // Почвоведение. 2023. № 11. С. 1437–1449. <https://doi.org/10.31857/S0032180X23600725>
22. Тебенькова Д.Н., Лукина Н.В., Катаев А.Д., Чумаченко С.И., Киселева В.В., Колычева А.А., Шанин В.Н., Гагарин Ю.Н., Кузнецова А.И. Разработка сценариев для имитационного мо-

- делирования экосистемных услуг лесов // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 2. С. 104. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-104>
23. Титлянова А.А. Универсальность процессов биотического круговорота // Почвоведение. 2014. № 7. С. 771–780. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14050220>
 24. Титлянова А.А., Шибарева С.В. Изменение чистой первичной продукции и восстановление запасов углерода в почвах залежей // Почвоведение. 2022. № 4. С. 500–510. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2204013X>
 25. Ханина Л.Г. Классификация типов лесорастительных условий по индикаторным видам Воробьева-Погребняка база данных и опыт анализа лесотаксационных данных // Вопросы лесной науки. 2019. Т. 2(4). С. 1–30.
 26. 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>
 27. Шанин В.Н., Фролов П.В., Припутина И.В., Чертов О.Г., Быхолец С.С., Зубкова Е.В., Портнов А.М., Фролова Г.Г., Стаменов М.Н., Грабарник П.Я. Моделирование динамики лесных экосистем с учетом их структурной неоднородности на разных функциональных и пространственных уровнях // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 3. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-112>
 28. Шевченко Н.Е., Кузнецова Н.А., Тебенькова Д.Н., Смирнов В.Э., Гераскина А.П., Горнов А.В., Грабенко Е.А., Тихонова Е.В., Лукина Н.В. Сукцессионная динамика растительности и запасы почвенного углерода в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 163–176. <https://doi.org/10.1134/S0024114819030082>
 29. Щепашенко Д.Г., Мухортова Л.В., Швиденко А.З., Ведрова Э.Ф. Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2013. № 2. С. 123–132. <https://doi.org/10.7868/S0032180X13020123>
 30. Чернова О.В., Рыжова И.М., Подвезенная М.А. Оценка запасов органического углерода лесных почв в региональном масштабе // Почвоведение. 2020. № 3. С. 340–350. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20030028>
 31. Честных О.В., Грабовский В.И., Замолотчиков Д.Г. Оценка запасов почвенного углерода лесных районов России с использованием баз данных почвенных характеристик // Лесоведение. 2022. № 3. С. 227–238. <https://doi.org/10.31857/S0024114822030056>
 32. Bélanger N., Collin A., Khelifa R., Lebel-Desrosiers S. Balsam Fir and American Beech Influence Soil Respiration Rates in Opposite Directions in a Sugar Maple Forest Near Its Northern Range Limit // Front. For. Glob. Change. 2021. V. 4. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.664584>
 33. Binkley D., Giardina C. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions // Biogeochemistry. 1998. V. 42. P. 89–106. <https://doi.org/10.1023/A:1005948126251>
 34. Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E., Shashkov M. Romul_Hum—A model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity // Ecol Modell. 2017. V. 345. P. 125–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.10.024>
 35. Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V. Simulation modeling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous-broad-leaved forests // Ecol Modell. 2003. V. 170(2–3). P. 345–362. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00238-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00238-2)
 36. Cools N., Vesterdal L., De Vos B., Vanguelova E., Hansen K. Tree species is the major factor explaining C:N ratios in European forest soils // For. Ecol. Manag. 2014. V. 311. P. 3–16. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.047>
 37. Erkan N., Güner Ş.T., Aydın A.C. Thinning effects on stand growth, carbon stocks, and soil properties in Brutia pine plantations // Carbon Balance and Management. 2023. V. 18. P. 6. <https://doi.org/10.1186/s13021-023-00226-0>
 38. Falloon P., Smith P. Modelling soil carbon dynamics. In: Kutsch WL, Bahn M, Heinemeyer A, eds. Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology. Cambridge University Press; 2010/ V. 221–244. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511711794.013>
 39. Hulvey K., Hobbs R., Standish R., Lach L., Perring M.P. Benefits of tree mixes in carbon plantings // Nat. Clim. Change. 2013. V. 3. P. 869–874. <https://doi.org/10.1038/nclimate1862>
 40. Guo X., Meng M., Zhang J., Chen H.Y.H. Vegetation change impacts on soil organic carbon chemical composition in subtropical forests // Sci Rep. 2016. V. 6. P. 29607. <https://doi.org/10.1038/srep29607>
 41. Jandl R., Rodeghiero M., Martinez C., Cotrufo M.F., Bampa F., van Wesemael B., Harrison R.B., Guerriani I.A., Richter D., Rustad L., Lorenz K., Chabbi A., Miglietta F. Current status, uncertainty and future needs in soil organic carbon monitoring // Sci. Total Environ. 2014. V. 468–469. P. 376–383. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.08.026>
 42. Janisch J.E., Harmon M.E. Successional changes in live and dead wood carbon stores: Implications for net ecosystem productivity // Tree Physiol. 2002. V. 22(2–3). P. 77–89. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.2-3.77>

43. Komarov A.S. Use of Mathematical models for assessing the pool and dynamics of carbon in forest soils // Eurasian Soil Sci. 2008. V. 41(13). P. 1387–1397. <https://doi.org/10.1134/S1064229308130061>
44. Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // Ecol Modell. 2017. V. 345. P. 113–124. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.08.007>
45. Laganière J., Augusto L., Hatten J.A., Spielvogel S. Editorial: vegetation effects on soil organic matter in forested ecosystems // Front. For. Glob. Change. 2022. V. 4. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.828701>
46. Laganière J., Boča A., Van Mieghroet H., Paré D. A tree species effect on soil that is consistent across the species' range: The case of aspen and soil carbon in North America // Forests. 2017. V. 8. P. 113. <https://doi.org/10.3390/f8040113>
47. Lal R. Forest soils and carbon sequestration // For. Ecol. Manag. 2005. V. 220(1–3). P. 242–258. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.08.015>
48. Lindeskog M., Smith B., Lagergren F., Sycheva E., Ficko A., Pretzsch H., Rammig A. Accounting for forest management in the estimation of forest carbon balance using the dynamic vegetation model LPJ-GUESS (v4.0, r9710): implementation and evaluation of simulations for Europe // GMD. 2021. V. 14(10). P. 6071–6112. <https://doi.org/10.5194/gmd-14-6071-2021>
49. Martin M.P., Orton T.G., Lacarce E., Meersmans J., Saby N.P.A., Paroissien J.B., Jolivet C., Boulonne L., Arrouays D. Evaluation of modelling approaches for predicting the spatial distribution of soil organic carbon stocks at the national scale // Geoderma. 2014. V. 223–225. P. 97–107. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.01.005>
50. Mueller K.E., Hobbie S.E., Chorover J., Reich P.B., Eisenhauer N., Castellano M.J. Effects of litter traits, soil biota, and soil chemistry on soil carbon stocks at a common garden with 14 tree species // Biogeochemistry. 2015. V. 123. P. 313–327. <https://doi.org/10.1007/s10533-015-0083-6>
51. Nadporozhskaya M.A., Mohren G.M.J., Chertov O.G., Komarov A.S., Mikhailov A.V. Soil organic matter dynamics at primary and secondary forest succession on sandy soils in The Netherlands: an application of soil organic matter model ROMUL // Ecol Modell. 2006. V. 190(3). P. 399–418. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.025>
52. Nickels M.C.L., Prescott C. Soil Carbon Stabilization Under Coniferous, Deciduous and Grass Vegetation in Post-mining Reclaimed Ecosystems // Front. For. Glob. Change. 2021. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.689594>
53. Panov A.V., Onuchin A.A., Zrazhevskaya G.K., Shibistova O.B. Structure and Dynamics of Organic Matter Pools in Clearings in the Lichen Pine Forests of Middle Taiga Subzone of Yenisei Siberia // Biol. Bull. 2013. V. 40(1). P. 95–10. <https://doi.org/10.1134/S1062359012060088>
54. Rehschuh S., Jonard M., Wiesmeier M., Rennenberg H., Dannenmann M. Impact of European beech forest diversification on soil organic carbon and total nitrogen stocks—a meta-analysis // Front. For. Glob. Change. 2021. V. 4. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.606669>
55. Saby N.P.A., Bellamy P.H., Morvan X., Arrouays D., Jones R.J.A., Verheijen F.G.A., Kibblewhite M.G., Verdoodt A., Üveges J.B., Freudenschuß A., Simota C. Will European soil-monitoring networks be able to detect changes in topsoil organic carbon content? // Glob Chang Biol. 2008(14). P. 2432–2442. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01658.x>
56. Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A., Folke C., Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems // Nature. 2001. V. 413. P. 591–596.
57. Schelfhout S., Mertens J., Verheyen K., Vesterdal L., Baeten L., Muys B., De Schrijver A. Tree Species Identity Shapes Earthworm Communities // Forests. 2017. V. 8. P. 85. <https://doi.org/10.3390/f8030085>
58. Stockmann U., Adams M.A., Crawford J.W., Field D.J., Henakaarchchi N., Jenkins M., Minasny B., McBratney A.B. et al. The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon // Agric. Ecosyst. Environ. 2013. V. 164. P. 80–99. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.10.001>
59. Vesterdal L., Schmidt I.K., Callesen I., Nilsson L.O., Gundersen P. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species // For. Ecol. Manag. 2008. V. 255. P. 35–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.015>

Model Estimates of Changes in Soil Organic Matter Stocks in Forested Areas of European Russia under Different Forest Management Regimes

I. V. Priputina^{1, *}, V. N. Shanin^{1, 2}, P. V. Frolov¹, S. I. Chumachenko^{2, 3}, and D. N. Tebenkova²

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia*

²*Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia*

³*Mytishchi branch Bauman Moscow State Technical University, Mytishchi, 141005 Russia*

**e-mail: priputina@pbcras.ru*

The results of the dynamic simulation of forest soil organic matter stocks are discussed from the point of a predictive assessment of carbon sink depending on forest site types and forest management regimes. The nutrient cycling in the “soil-stand” system was simulated with simulation models FORRUS-S, Romul_Hum, SCLISS. Simulation experiments were carried out for three forest enterprises and a nature reserve located in the Republic of Karelia, in Nizhny Novgorod, Moscow and Bryansk regions, which corresponds to a gradient of zonal conditions from the middle taiga to the broad-leaved forest subzone. To simulate the long-term (100 years) forest dynamics, we used the forest survey data available for all study objects. Calculations of soil C_{org} pools were carried out separately for each forest management unit, using the corresponding characteristics of the forest stand (average height, diameter, basal area, growing stock) and soil (content of C_{org} and N_{tot} in the forest floor and mineral soil) as initial data, which made it possible to take into account the spatial variability of forest conditions and successional change of species in the resulting area-based estimates of soil carbon sink. Under the conditions of the strict nature reserve regime, an average increase in soil stock of organic matter by 35–80 t C/ha, compared to the initial values, is predicted for all territories over 100 years. Carrying out cuttings of varying intensity reduces the possible C_{org} sink into forest soils by an average of 30–50 t/ha compared to the reserve regime. Regional features of the dynamics of organic matter are manifested in different ratios of accumulation of carbon pools in organic and organomineral soil horizons.

Keywords: forest soils, carbon pools, forest site types, succession, simulation modelling

Свидетельство о регистрации средства массовой информации
ПИ № ФС 77-71359 от 17 октября 2017 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Подписано к печати	г.	Дата выхода в свет			г.	Формат 60 x 88 ¹ / ₈
Усл. печ. л.	Уч.-изд. л.	Тираж	экз.	Зак.	Цена свободная	

Учредитель: Российская академия наук

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14
Исполнитель по контракту № 4У-ЕП-039-24: ФГБУ «Издательство «Наука»
121099, г. Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1.
Отпечатано в ФГБУ «Издательство «Наука»
121099, г. Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1

Журналы РАН, выходящие в свет на русском языке

Автоматика и телемеханика	Лёд и Снег
Агрохимия	Лесоведение
Азия и Африка сегодня	Литология и полезные ископаемые
Акустический журнал	Мембраны и мембранные технологии
Астрономический вестник. Исследования Солнечной системы	Металлы
Астрономический журнал	Микология и фитопатология
Биологические мембраны	Микробиология
Биология внутренних вод	Микроэлектроника
Биология моря	Молекулярная биология
Биоорганическая химия	Нейрохимия
Биофизика	Неорганические материалы
Биохимия	Нефтехимия
Ботанический журнал	Новая и новейшая история
Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук	Общественные науки и современность
Вестник древней истории	Общество и экономика
Вестник Российской академии наук	Океанология
Вестник российской сельскохозяйственной науки	Онтогенез
Водные ресурсы	Палеонтологический журнал
Вопросы истории естествознания и техники	Паразитология
Вопросы ихтиологии	Петрология
Вопросы языкознания	Письма в Астрономический журнал
Вулканология и сейсмология	Письма в Журнал экспериментальной и теоретической физики
Высокомолекулярные соединения. Серия А	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования
Высокомолекулярные соединения. Серия Б	Почвоведение
Высокомолекулярные соединения. Серия С	Приборы и техника эксперимента
Генетика	Прикладная биохимия и микробиология
Геология рудных месторождений	Прикладная математика и механика
Геомагнетизм и аэрономия	Проблемы Дальнего Востока
Геоморфология и палеогеография	Проблемы машиностроения и надежности машин
Геотектоника	Проблемы передачи информации
Геохимия	Программирование
Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология	Психологический журнал
Государство и право	Радиационная биология. Радиоэкология
Дефектоскопия	Радиотехника и электроника
Дифференциальные уравнения	Радиохимия
Доклады Российской академии наук. Математика, информатика, процессы управления	Расплавы
Доклады Российской академии наук. Науки о жизни	Растительные ресурсы
Доклады Российской академии наук. Науки о Земле	Российская археология
Доклады Российской академии наук. Физика, технические науки	Российская история
Доклады Российской академии наук. Химия, науки о материалах	Российская сельскохозяйственная наука
Журнал аналитической химии	Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова
Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова	Русская литература
Журнал вычислительной математики и математической физики	Русская речь
Журнал неорганической химии	Сенсорные системы
Журнал общей биологии	Славяноведение
Журнал общей химии	Современная Европа
Журнал органической химии	Социологические исследования
Журнал прикладной химии	Стратиграфия. Геологическая корреляция
Журнал физической химии	США & Канада: экономика, политика, культура
Журнал эволюционной биохимии и физиологии	Теоретические основы химической технологии
Журнал экспериментальной и теоретической физики	Теплофизика высоких температур
Записки Российского минералогического общества	Успехи современной биологии
Зоологический журнал	Успехи физиологических наук
Известия Российской академии наук. Механика жидкости и газа	Физика Земли
Известия Российской академии наук. Механика твердого тела	Физика и химия стекла
Известия Российской академии наук. Серия биологическая	Физика металлов и металловедение
Известия Российской академии наук. Серия географическая	Физика плазмы
Известия Российской академии наук. Серия литературы и языка	Физикохимия поверхности и защита материалов
Известия Российской академии наук. Серия физическая	Физиология растений
Известия Российской академии наук. Теория и системы управления	Физиология человека
Известия Российской академии наук. Физика атмосферы и океана	Химическая физика
Известия Российской академии наук. Энергетика	Химия высоких энергий
Известия Русского географического общества	Химия твердого топлива
Исследование Земли из космоса	Цитология
Кинетика и катализ	Человек
Коллоидный журнал	Экология
Координационная химия	Экономика и математические методы
Космические исследования	Электрохимия
Кристаллография	Энтомологическое обозрение
Латинская Америка	Этнографическое обозрение
	Ядерная физика