

УДК 630*114.351:630*182.2:574.4

АНАЛИЗ ТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОДСТИЛКИ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ВТОРИЧНОЙ СУКЦЕССИИ СРЕДНЕТАЕЖНОГО ЛЕСА МЕТОДОМ ИК ФУРЬЕ-СПЕКТРОМЕТРИИ¹

© 2025 г. А. Ф. Сабреков^{а, *}, Ю. В. Куприянова^а, А. А. Коваль^а,

Д. В. Ильясов^а, М. В. Глаголев^{а, b, c}, Е. Д. Лапшина^а

^аЮгорский государственный университет, ул. Чехова, д. 16, Ханты-Мансийск, 628012 Россия

^бМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, факультет почвоведения, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119991 Россия

^сИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: sabrekovaf@gmail.com

Поступила в редакцию 20.05.2024 г.

После доработки 08.10.2024 г.

Принята к публикации 15.11.2024 г.

Разложение органического вещества — ключевой процесс цикла углерода, контролирующий интенсивность эмиссии углекислого газа, накопление углерода в почве и доступность минеральных элементов для растений. Изменение состава древостоя в ходе вторичной сукцессии ведет к изменению качества опада, влияющему на скорость и глубину его трансформации. Мы проанализировали, как изменяется химическая структура L-горизонтов подстилки с октября по август на разных стадиях восстановительной сукцессии в типичных лесных экосистемах средней тайги Западной Сибири с помощью ИК Фурье-спектрометрии и элементного анализа. Оказалось, что сильнее всего структура органического вещества L-горизонтов трансформировалась на промежуточных стадиях сукцессии (в осиновом лесу с темнохвойным вторым ярусом), в то время как на предшествующих (монодоминантные осиновые леса) и последующих сукцессионных стадиях (смешанный и темнохвойные леса) изменения были менее выраженными. Эти изменения включали снижение доли сравнительно легкоразложимых компонентов (целлюлоза и углеводы) и накопление более устойчивых к разложению ароматических соединений и полиэфиров. Осиновый лес с темнохвойным вторым ярусом и темнохвойный лес оказались наиболее контрастными объектами и при сравнении по изменению элементного состава подстилки: отношение общего углерода к азоту повышалось от октября к августу слабее всего в первом и сильнее всего во втором. Объяснить такое сочетание результатов ИК Фурье-спектрометрии и элементного анализа можно разной эффективностью деполимеризации азотсодержащих соединений в опаде. В целом, полученные результаты показывают, что трансформация опада в ходе разложения не всегда зависит только от его исходного качества даже в расположенных близко экосистемах, где физические условия практически одинаковы. Причиной этих различий в трансформации на разных стадиях сукцессий может быть функционирование микробного сообщества.

Ключевые слова: лесные подстилки, бореальный лес, цикл углерода, цикл азота, Западная Сибирь.

DOI: 10.31857/S0024114825010053 **EDN:** EDPFWT

¹Работа 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...” (рег. № 123030300031-6).

Управление лесными экосистемами имеет высокий потенциал как технология поглощения CO₂, ключевого парникового газа для атмосферы Земли (Canadell et al., 2021). В первую очередь это относится к нарушенным лесам, причем более точная оценка потенциала и выявление наиболее эффективных механизмов секвестрации зависят от того,

на какой стадии восстановления после нарушений и в каком регионе находятся леса (Canadell et al., 2021). Ряд естественных (ветровалы, вспышки насекомых-вредителей), антропогенных (вырубки, фрагментация, загрязнение атмосферы) и комбинированных (пожары) факторов приводит к нарушению лесного покрова (Právělie, 2018; Лукина, 2020), увеличивая его неоднородность и формируя мозаику из массивов разных возрастов на разных стадиях восстановления (Аккумуляция..., 2018). Таким образом, изучение функционирования углеродного цикла на разных стадиях вторичных сукцессий необходимо при планировании мер по борьбе с глобальным потеплением климата.

Разложение органического вещества занимает важное место в цикле углерода природных и антропогенно измененных экосистем (Кобак, 1988). Отмершие ткани первичных продуцентов (растения, мхи, водоросли) поступают на поверхность почвы или внутрь нее в виде наземного и корневого опада соответственно, после чего трансформируются микроорганизмами при участии почвенных животных. Большая часть поступившего органического вещества используется микроорганизмами для получения энергии (Кобак, 1988; Wardle et al., 2004), что приводит к поступлению в атмосферу углекислого газа. Оставшаяся часть опада переходит в почвенное органическое вещество напрямую или через включение в биомассу микроорганизмов (Семенов и др., 2013; Adamczyk, 2021; Angst et al., 2021). Разложение опада имеет большое значение и для цикла азота, особенно в бедных им экосистемах: доступность азота для растений здесь зависит от разложения растительного опада и, как следствие, доступности высвободившихся азотсодержащих органических соединений для всасывания корнями или микоризой (Zechmeister-Boltenstern et al., 2015; Reuter et al., 2020). Таким образом, понимание механизмов и скоростей разложения опада необходимо для обоснованного моделирования биогеохимического цикла в экосистемах и его отклика на различные воздействия.

Хорошо известно, что скорость разложения опада зависит от физических (температура, влажность, доступ кислорода и других акцепторов электронов) и химических (рН, наличие ингибиторов) условий, а также от качества самого органического вещества (Cotrufo, del Galdo, 2009; Ge et al., 2013; Иванова, 2021; Березин и др., 2023). Также физико-химические условия и качество опада воздействуют на процесс разложения косвенно через влияние на разнообразие и активность организмов-деструкторов — почвенных зооценоза и микробиоценоза (Cotrufo, del Galdo, 2009; Ge et al., 2013; Березин и др., 2023). Смена доминирующих лесных пород в ходе восстановительной сукцессии неминуемо влечет изменение качества поступающего опада и состава микробного сообщества (Wardle et al.,

2004; Fernández-Alonso et al., 2018; Иванова, 2021). Строгого определения понятия качества при этом нет; считается, что подстилка высокого качества разлагается быстрее, а подстилка низкого качества — медленнее (Cotrufo, del Galdo, 2009). Показателями качества органического вещества в процессе разложения опада на разных стадиях восстановительных сукцессий лесов чаще всего служат отношение валовых содержаний углерода и азота (далее C/N), а также доля азота (N) в исходном органическом веществе (Ge et al., 2013; Zhang et al., 2013; Fernández-Alonso et al., 2018; Басова и др., 2022). Однако эти показатели не всегда коррелируют со скоростью разложения органического вещества, потому что основаны на общих содержаниях, а не на долях, доступных для разложения (Yang et al., 2022). Кроме того, они не позволяют детально проанализировать, какие органические соединения разлагаются быстрее, а какие медленнее.

Еще одним методом исследования качества опада при его разложении в природных экосистемах является спектрометрия в инфракрасной области с преобразованием Фурье (ИК Фурье-спектрометрия) (Heller et al., 2015; Soong et al., 2015; Reuter et al., 2020). Этот метод, с одной стороны, быстр и прост в применении и не требует использования ядовитых для человека кислот и растворителей, с другой — позволяет получить полуколичественную информацию об основных функциональных группах органического вещества, определяющих его химические свойства (Heller et al., 2015). Кроме того, для анализа с помощью ИК Фурье-спектрометрии используется исходный природный образец, а не трансформированный, например, в процессе экстракции (Heller et al., 2015).

Цель нашей работы — сравнить изменение качества органического вещества L-горизонта (горизонт опада) подстилки в процессе разложения на разных стадиях вторичной сукцессии средне-таежного леса с помощью ИК Фурье-спектрометрии. Для этого мы отобрали пробы L-горизонта в экосистемах, находящихся на разных стадиях развития (от монодоминантного осинового до зрелого темнохвойного леса), непосредственно до и сразу после опадения листвы лиственных пород. L-горизонт в октябре содержит максимальное количество свежего опада на самых ранних стадиях разложения, а в августе — максимальное количество опада, разлагавшегося в течение года. Сравнение этих двух состояний L-горизонта покажет, насколько различается процесс трансформации химической структуры опада на разных стадиях восстановительной сукцессии. Мы предположили, что, поскольку опад лиственных пород разлагается быстрее, чем хвойных (Иванова, 2021; Березин и др., 2023), изменение его химической структуры по мере разложения должно становиться менее выраженным на более поздних стадиях сукцессии.

В качестве дополнительных показателей качества органического вещества в L-горизонтах мы использовали отношение C/N и общее содержание азота.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в типичных лесных экосистемах средней тайги Западной Сибири, на территории международного полевого стационара “Мухрино”, в 25 километрах к юго-западу от Ханты-Мансийска (рис. 1). Согласно классификации Кеппена–Гейгера, климат региона – холодный (континентальный), без сухого сезона и с холодным летом (Dfc). Средняя температура воздуха для ближайшей к объекту метеостанции (аэропорт г. Ханты-Мансийска) за период 1991–2020 гг. в январе равна -19.1°C , в июле $+18.2^{\circ}\text{C}$. Среднегодовое количество осадков – 547 мм, 70% которых выпадает за вегетационный сезон с мая по октябрь.

Леса в районе исследования распространены на хорошо дренируемых участках вдоль рек и ручьев, формируя мозаику сообществ в зависимости от того, как давно в той или иной точке произошел пожар, выступающий основной причиной прохождения вторичных сукцессий в зоне средней тайги (Kharuk et al., 2021). Через несколько лет после уничтожения растительности формируются мелколиственные леса, которые постепенно

трансформируются в смешанные, а затем в климаксные темнохвойные леса. В качестве пробных площадей (далее ПП) мы выбрали участки леса размером 25×25 м с гомогенной растительностью в автоморфной позиции с уклоном, не превышающим 2° (чтобы избежать влияния различий во влажности на состав подстилки), на разных стадиях вторичной сукцессии, характерной для средней тайги Западной Сибири. Все ПП расположены на аккумулятивной террасе р. Иртыш, в долинах ее притока первого порядка реки Мухринки и впадающего в него ручья Кабаний. Исследованный нами сукцессионный ряд начинается со средневозрастного осинового леса (ПП 1), переходящего в осиновый лес с темнохвойным возобновлением (ПП 2), затем в осиновый лес с темнохвойным вторым ярусом (ПП 3), в смешанный темнохвойно-осиновый лес (ПП 4), в темнохвойный лес с единичными крупными осинами (ПП 5) и близкий к климаксовому кедрово-мелкотравный лес (ПП 6). Их подробное описание дано ниже.

ПП 1: чернично-зеленомошный осиновый лес. Общий состав древостоя: 10Ос (осина обыкновенная (*Populus tremula* L.)). Среднее проективное покрытие древесного яруса – 60%, высота деревьев верхнего подъяруса – 20–22 м. Под пологом осины возрастом 50–60 лет присутствуют редкие экземпляры кедра (*Pinus sibirica* Du Tour) и пихты (*Abies sibirica* Ledeb.) высотой 10–12 м с

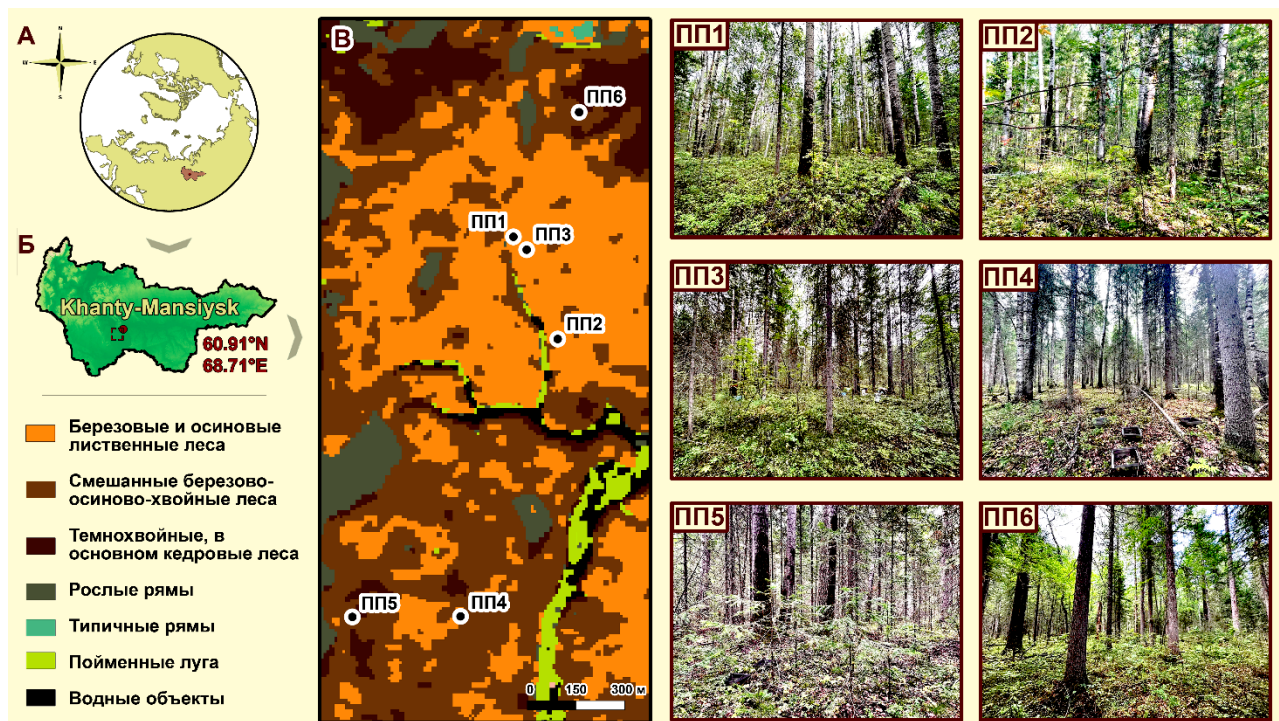


Рис. 1. Местоположение исследованных пробных площадей: а – в Северном полушарии; б – в ХМАО-Югре; в – на территории стационара “Мухрино”. Карта основных типов экосистем построена на основе классификации с обучением медианного снимка Sentinel-2 за периоды с 1 июля по 15 августа 2021 и 2022 гг. Справа представлены фото пробных площадей.

проективным покрытием 0.5%. Подлесок (5–10%) образуют рябина сибирская (*Sorbus aucuparia* subsp. *Sibirica* (Hedl.) Krylov), шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindl.) и волчегодник обыкновенный (*Daphne mezereum* L.). В травяно-кустарничковом ярусе (50–60%) доминируют черника (*Vaccinium myrtillus* L.), костяника (*Rubus saxatilis* L.) и брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.). Проективное покрытие мхов – 20–30%, среди которых преобладает гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.).

ПП 2: мелкотравно-зеленомошный осиновый лес с темнохвойным возобновлением. Общий состав древостоя: 9Ос1К+Б+П. В верхнем подъярусе (10Ос+Б+П) доминирует осина возрастом 60–80 лет с единичной примесью березы (*Betula pubescens* Ehrh.) и пихты. Среднее проективное покрытие – 65%, средняя высота деревьев верхнего яруса – 22 м. Второй подъярус (15–20%) образует подрост кедр с высотой 2–8 (10) м с незначительной примесью ели (9К1Е). Подлесок (5–10%) образуют рябина сибирская, черемуха обыкновенная (*Prunus padus* L.), шиповник иглистый и волчегодник обыкновенный. В травяно-кустарничковом ярусе (50–60%) доминируют голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman), костяника и звездчатка Бунге (*Stellaria bungeana* Fenzl). Проективное покрытие мохового яруса – 50%, доминирует ритидиладельф трехгранный (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.).

ПП 3: чернично-мелкотравный осиновый лес с темнохвойным вторым ярусом. Общий состав древостоя: 6Ос2Е1К1П+Б. Среднее проективное покрытие древостоя – 85%. Верхний ярус образует осина (10Ос), средняя высота деревьев – 22 м, возраст – 80–100 лет. Во втором подъярусе (проективное покрытие – 20%, высота – 10–15 м) преобладает ель (*Picea obovata* Ledeb.) с участием кедра и пихты (5Е3К2П+Б). Подлесок (2–3%) образуют рябина сибирская, шиповник иглистый и волчегодник обыкновенный. В травяно-кустарничковом ярусе (70–80%) доминируют черника, голокучник обыкновенный и кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.). Проективное покрытие мохового яруса – 20%, доминирует гилокомиум блестящий.

ПП 4: смешанный мелкотравно-зеленомошный темнохвойно-осиновый лес. Общий состав древостоя: 3Ос2К2П2Е1Б. Его среднее покрытие составляет 90%. Верхний подъярус (60–70%, состава 7Ос2Б1Е) высотой 25–29 м, возраст осины – 100–110 лет. Нижний подъярус (40%, состава 6П2К1Е1Б) высотой 20 м, возраст хвойных пород – 120–130 лет. Подлесок (1–2%) образуют рябина сибирская и шиповник иглистый. В травяно-кустарничковом ярусе (50–60%) доминируют майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), кислица обыкновенная и голокучник обыкновенный. Проективное покрытие

мохового яруса – 30–40%, доминирует гилокомиум блестящий.

ПП 5: мелкотравно-зеленомошный темнохвойный лес с единичными крупными осинами. Формула древостоя: 3К3Е2П1Ос1Б. Среднее покрытие древесного яруса – 90%. Проективное покрытие верхнего подъяруса (3Ос2К2Е2Б1П) – 50%, нижнего (6П2Е1К1Б) – 60%. Высота деревьев – 25–28 м и 12–15 м соответственно. Возраст осины в верхнем подъярусе – 100–120 лет, кедра и ели – 130–150 лет. Подлесок (1%) образуют рябина сибирская и шиповник иглистый. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют голокучник обыкновенный, княжик сибирский (*Atragene sibirica* L.) и кислица обыкновенная. Проективное покрытие травяного яруса – 0–10% (мертвопокровный лес). Проективное покрытие мохового яруса – 5–10%, доминируют гилокомиум блестящий, ритидиладельф трехгранный.

ПП 6: кедрово-мелкотравный темнохвойный лес. Общий состав древостоя: 8К2Б+П при площади проективного покрытия 70–80%. Средняя высота деревьев – 23–25 м, возраст кедра – 130–150 лет. Подлесок (проективное покрытие 10–20%) образуют рябина сибирская (15%) и шиповник иглистый (2–3%). В травяно-кустарничковом ярусе (50–60%) доминируют голокучник обыкновенный, черника и костяника. Проективное покрытие мохового яруса – 60–70%, доминирует гилокомиум блестящий.

На всех пробных площадях выделяются два подгоризонта подстилки: опадный горизонт L средней мощностью до 4 см (в августе), состоящий из слабо разложившегося слежавшегося опада, сохранившего свои морфологические признаки, хорошо отделяющийся от нижележащего, и ферментативный горизонт F мощностью до 6 см, состоящий из сильно разложившегося спрессованного опада, слабо идентифицируемого по морфологическим признакам, пронизанного мицелием, живыми и мертвыми корнями, и плохо отделяющийся от нижележащего минерального горизонта. Согласно Л.Г. Богатыреву (1990), исследованные подстилки классифицируются как ферментативные слабосжатые субпримитивные маломощные хвойно-лиственные (ПП 1–5) или лиственно-хвойные (ПП 6). Почвы на исследованных ПП представлены светлосерыми иллювиально-железистыми глинисто-иллювиальными ненасыщенными поверхностно-осветленными легкосреднесуглинистыми на аллювиальных отложениях. pH почвы кислый, растет с 4.2–4.6 в горизонте Еh до 4.8–5.8 в горизонте С. Подзолистый горизонт Е во всех ПП прерывистый, языковатый, мощностью не более 10 см. Детально климат, рельеф, растительность и почвы территории описаны в работе I.V. Kupriianova et al. (2022).

Отбор проб. L-горизонт подстилки был полностью собран до листопада (27–8 августа 2023 г.) и непосредственно после него (5–7 октября 2023 г.) в шести случайных точках размером 10×10 см на каждой пробной площади. Мощность L-горизонта измеряли линейкой в 24 случайных точках в каждой ПП. Мы исходили из предположения о том, что состав опада воспроизводится из года в год, и материал L-горизонта, собранный в октябре, можно рассматривать как начальный субстрат для разложения, а собранный ранее в августе – как конечную фазу перед поступлением свежего опада. Такое допущение применимо для листовых пород, а также кедра и пихты, активнее всего опадающих в осенний период (Иванов и др., 2018; Иванова, 2021), но не вполне оправдано для ели, половина годового опада от которой поступает в зимне-весенний период и лишь около четверти – в осенний (Кузнецов, 2010; Иванова, 2021). Однако ни на одной из ПП ель не была преобладающей породой, и ее влиянием на поступление опада можно пренебречь.

Сбор опада проводили между двумя отборами L-горизонта подстилки с помощью 5 круглых опадоуловителей площадью 0.25 м^2 каждый, случайным образом установленных на каждой пробной площади для того, чтобы избежать возможного влияния парцеллярной структуры на результат. Собранный опад доставили в лабораторию, высушили на воздухе, разобрали по фракциям (листья осины, рябины, хвоя кедра, пихты, ели, ветви (для всех пород), другое) и взвесили с точностью до 0.01 г .

Пробоподготовка и снятие ИК спектров. Образцы L-горизонта, отобранные в точках одной и той же пробной площади, вручную смешивали в лаборатории в течение суток после отбора. Из смешанной пробы брали навеску подстилки массой $100\text{--}200 \text{ г}$ и сушили в лиофильной сушке HyperCOOL HC3055 (Hanil, Южная Корея) в течение 48 часов. Затем высушенные образцы измельчали в два этапа: сначала с помощью ножевой мельницы стаканного типа (ЛЗМ-1М, Россия), после чего – на шаровой вибрационной мельнице MM 400 (Retsch, Германия). Непосредственно перед снятием спектров 2 мг измельченной пробы смешивали пестиком в агатовой ступке с 200 мг бромида калия (Specac, США). Полученную смесь укладывали в пресс-форму диаметром 13 мм и сдавливали с помощью ручного гидравлического пресса (Karaltay Scientific Instruments, Китай) при максимальном давлении 4 т . Для каждой пробной площади делали по три аналитических повторности (таблетки) из смешанного образца.

Инфракрасные спектры снимали в режиме пропускания с помощью ИК Фурье-спектрометра IR-8000 (Сибирские аналитические системы, Россия), управляемого программой OMNIC 9.11.727 (Thermo Fisher Scientific, США), сразу же после

получения очередной таблетки. Спектр записывали в диапазоне от 400 до 4000 см^{-1} с разрешением 4 см^{-1} при включенной функции подавления влияния паров воды и углекислого газа. Результат для каждого образца получали путем осреднения 40 сканов, произведенных в течение минуты. В качестве фонового спектра использовали спектр таблетки чистого бромида калия без добавки пробы, спрессованной аналогичным образом. Фоновый спектр снимали после анализа трех проб из одной пробной площади.

Обработка спектров. В программном обеспечении прибора спектры пересчитывали из единиц пропускания в единицы оптической плотности. Далее с помощью пакета *ir* версии 0.2.1 (Teickner, 2023) в среде R v.4.3.2 последовательно выполняли следующие шаги.

1. Производили вычитание базовой линии из спектров с помощью функции *ir_bc*, используя метод *rubberband*.
2. Производили сглаживание методом Савицкого–Голая с помощью функции *ir_smooth* полиномом 2-й степени по 13 соседним точкам спектра.
3. Интерполировали данные с шагом 1 см^{-1} с помощью функции *ir_interpolate*.
4. Удаляли края спектра с помощью функции *ir_clip*, чтобы очистить оставшуюся часть спектра (от 850 до 3650 см^{-1}) от краевых артефактов.
5. Нормировали с помощью функции *ir_normalize* так, чтобы площадь под каждым спектром была равна единице.

Эти шаги рекомендуется предпринимать, чтобы снизить влияние методологических особенностей снятия спектра (массы навески, положения материала пробы в таблетке) и нюансов работы прибора (отношения сигнал-шум в разных частях диапазона) на итоговый результат (Hodgkins et al., 2018).

Мы рассчитывали вклады оптических плотностей в первые две главные компоненты (полученные методом главных компонент) и соотносили положение спектров подстилки из пробных площадей в координатных осях главных компонент друг относительно друга (Soong et al., 2015; Hodgkins et al., 2018). Метод главных компонент реализовывали с помощью функции *pca* в среде MATLAB 2022a (MathWorks, USA), перед проведением расчетов из значений оптических плотностей для каждой ПП было вычтено среднее значение. Для того, чтобы можно было напрямую сопоставлять величины вклада оптических плотностей на разных волновых числах сразу в обе главные компоненты, они были масштабированы в Z-счеты в соответствии с их собственными значениями, как это описано в работе P. Legendre, L. Legendre (2012). Идентификацию функциональных групп, характерных для опада и подстилок, производили по

волновым числам, на которых были найдены пики вкладов главных компонент, ориентируясь на труды K.K. Pandey, A.J. Pitman (2003), J. Grabska et al. (2021), D.S. Volkov et al. (2021).

Элементный анализ. Общее содержание органического углерода и азота определяли на элементном анализаторе ECS 8020 (NC Technologies, Италия) методом высокотемпературного сжигания в избытке кислорода (метод Дюма) в тех же пробах, которые использовали для снятия спектров. Калибровочная прямая получена путем анализа стандарта люцерны (Elemental Microanalysis, Великобритания) с содержанием C = 42.35% и N = 2.91% в диапазоне масс от 0.4 до 4 мг. Каждую пробу анализировали в трех повторностях при массе навески 3 мг. Стандартное отклонение для одной и той же пробы стандарта составляло $\pm 0.06\%$, $\pm 0.02\%$ и ± 0.2 для C, N и C/N соответственно.

Возраст древостоя. Возраст деревьев устанавливался по количеству годовичных колец у корневой шейки. Его определяли по кернам, извлеченным из ствола возрастным буровом Haglof (Швеция). При этом к числу годовичных колец, определенному по керну, прибавляли число лет, необходимое дереву для достижения высоты взятия образца (высоты 20–25 см). Для преобладающей породы возраст определяли у 3–5 средних деревьев, а для сопутствующих – у 1–3 средних деревьев.

Статистическая обработка. Анализ полученных результатов производили в программе MATLAB 2022a (MathWorks, USA): однофакторный дисперсионный анализ – с помощью функции *anova1*, множественное сравнение – с помощью функции *multcompare* на основе поправки Тьюки. В качестве порогового значения уровня доверительной вероятности использовали значение 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Суммарное количество опада, собранного за период 27–28 августа – 5–7 октября, отличалось для разных пробных площадей ($p = 0.028$ для дисперсионного анализа, $N = 30$). В целом оно убывало от ПП 1 ($273 \pm 28 \text{ г м}^{-2}$) к ПП 6 ($167 \pm 24 \text{ г м}^{-2}$), значения именно на этих двух ПП были единственными, значительно отличавшимися при множественном сравнении (рис. 2, а). Доля листвы мелколиственных пород (осина, рябина) в общем опаде значительно отличалась между пробными площадками ($p < 0.0001$ для дисперсионного анализа, $N = 30$): она снижалась от ПП 1 к ПП 6, для которой была значительно ниже при множественном сравнении, чем для остальных ПП (рис. 2, б). Доля опада темнохвойных пород (хвоя кедра, ели и пихты) также значительно отличалась между ПП ($p < 0.0001$ для дисперсионного анализа, $N = 30$): она росла от ПП 1 к ПП 6, для которой была, наоборот, значительно выше при множественном сравнении с остальными ПП (рис. 2, б). Средняя мощность L-горизонта значительно отличалась между ПП в августе ($p = 0.0182$ для дисперсионного анализа, $N = 24$), варьируя от 2 до 4 см. Единственное значимое различие было зафиксировано между ПП 2 (наименьшее значение) и ПП 4 (наибольшее значение). В октябре средняя мощность L-горизонта подстилки возросла до 2.5–6 см и также значительно различалась между ПП ($p = 0.0014$ для дисперсионного анализа, $N = 24$): для ПП 1 и ПП 3 мощность была значительно выше, чем для ПП 5 и ПП 6.

Содержание углерода в L-горизонте не изменялось значительно между ПП от октября к августу ($p = 0.42$ для дисперсионного анализа, $N = 18$), колеблясь в диапазоне от 44 до 50% (табл.). Отношение C/N в L-горизонте снижалось от октября

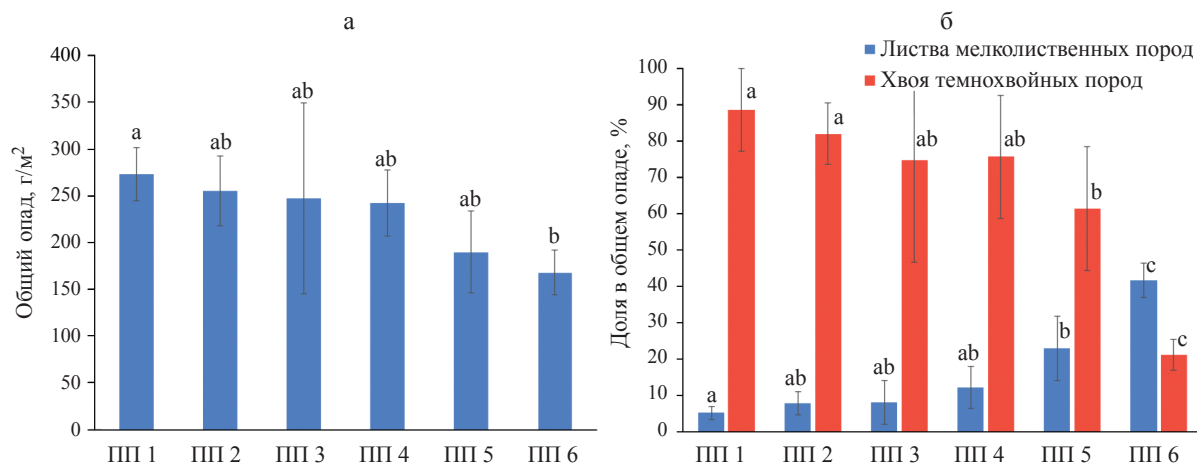


Рис. 2. а – Общий опад на исследованных пробных площадях за период 27–28 августа – 5–7 октября 2023 г.; б – доля листвы мелколиственных пород и хвои темнохвойных пород в опаде на исследованных пробных площадях. Буквы обозначают различия при множественном сравнении: если над двумя любыми столбиками есть одна и та же буква, значения в этих столбиках значительно не различаются.

к августу для всех ПП (табл.), причем величина изменения C/N между этими месяцами значимо отличалась между ПП ($p < 0.0001$ для дисперсионного анализа, $N = 18$). Наибольшее падение C/N наблюдалось для ПП 5, наименьшее — для ПП 3; на остальных ПП значения изменения C/N были про-

вносят отрицательный вклад пики алифатических алкильных групп (C—H связи на 2850 и 2918 см^{-1}), карбонильных групп (C=O на 1738 см^{-1}) и ароматических фрагментов (C=C, C=O и COOH в ароматических структурах на 1617 см^{-1}). Таким образом, чем правее точка по оси абсцисс, тем больше

Таблица. Динамика общего содержания C, N и C/N в органическом веществе подстилки от октября (наибольшая доля свежего опада) к августу (наибольшая доля разложенного опада)

Пробная площадь	Общий C, %		Общий N, %		C/N	
	октябрь	август	октябрь	август	октябрь	август
1	45.1 (0.3)	44.8 (0.3)	1.06 (0.02)	1.80 (0.03)	42.4 (0.4)	25.0 (0.2)
2	46.0 (0.3)	45.8 (0.4)	0.86 (0.02)	1.39 (0.02)	53.3 (0.3)	33.1 (0.4)
3	46.5 (0.5)	45.9 (0.3)	1.14 (0.02)	1.46 (0.03)	40.7 (0.2)	31.9 (0.3)
4	49.1 (0.2)	49.3 (0.4)	1.02 (0.02)	1.74 (0.02)	48.3 (0.3)	28.2 (0.4)
5	49.2 (0.3)	49.1 (0.3)	1.02 (0.03)	1.93 (0.02)	48.1 (0.3)	25.5 (0.4)
6	47.4 (0.4)	47.2 (0.5)	0.85 (0.02)	1.46 (0.03)	55.5 (0.3)	32.3 (0.3)

Примечание. Даны средние (стандартное отклонение) по трем аналитическим повторностям.

межуточными между ПП 5 и ПП 3 и не отличались значимо друг от друга при множественном сравнении (рис. 3, а). Общее содержание азота в органическом веществе L-горизонта, наоборот, росло от октября к августу. Величина изменения этого содержания также значимо отличалась между ПП ($p < 0.001$ для дисперсионного анализа, $N = 18$), различия между ПП были такими же, как и для C/N: больше всего общий N вырос для ПП 5, меньше всего — для ПП 3, а для остальных ПП изменения общего N имели промежуточные значения между ПП 5 и ПП 3 и не отличались значимо друг от друга при множественном сравнении (рис. 3, б).

Усредненные ИК спектры для образцов из каждой пробной площади, отобранных в августе и октябре, представлены на рис. 4. Анализ этих спектров методом главных компонент показал, что в октябре химическая структура органического вещества L-горизонта подстилки постепенно изменялась по мере увеличения доли темнохвойных пород от ПП 1 к ПП 5 (рис. 5, а, кружки), но имела принципиально другой состав на ПП 6. Целлюлоза и другие углеводы с пиками на волновых числах 1000–1100 см^{-1} вносят сопоставимый положительный вклад в обе главные компоненты (рис. 5, б). В первую главную компоненту, объясняющую 55.2% общей дисперсии, также вносят положительный вклад несколько пиков, соответствующих белкам и другим органическим соединениям с азотом: амид I (пик на 1650 см^{-1}), амид II (1497 и 1565 см^{-1}) и амид III (1235, 1326 и 1415 см^{-1}). Во вторую главную компоненту (21.5% дисперсии)

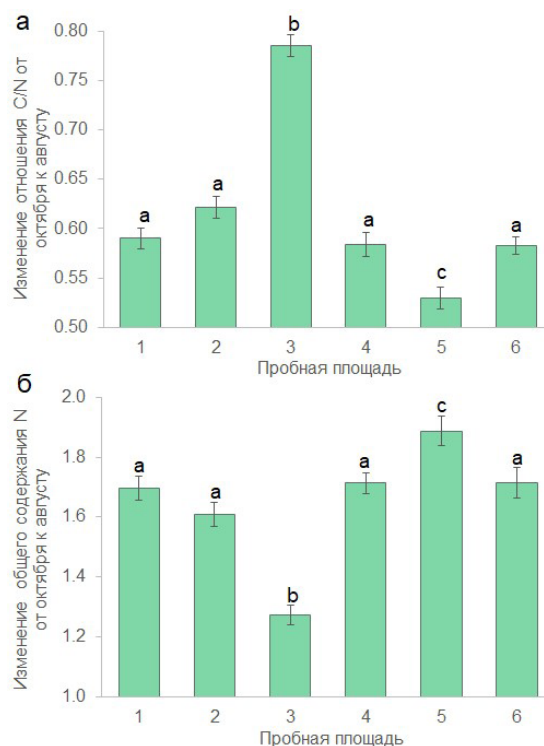


Рис. 3. а — Снижение отношения C/N в августе относительно октября для исследованных образцов L-горизонта; б — повышение содержания азота в августе относительно октября для исследованных образцов L-горизонта. Усы показывают стандартное отклонение, буквы обозначают различия при множественном сравнении: если над двумя любыми столбиками есть одна и та же буква, значения в этих столбиках значимо не различаются.

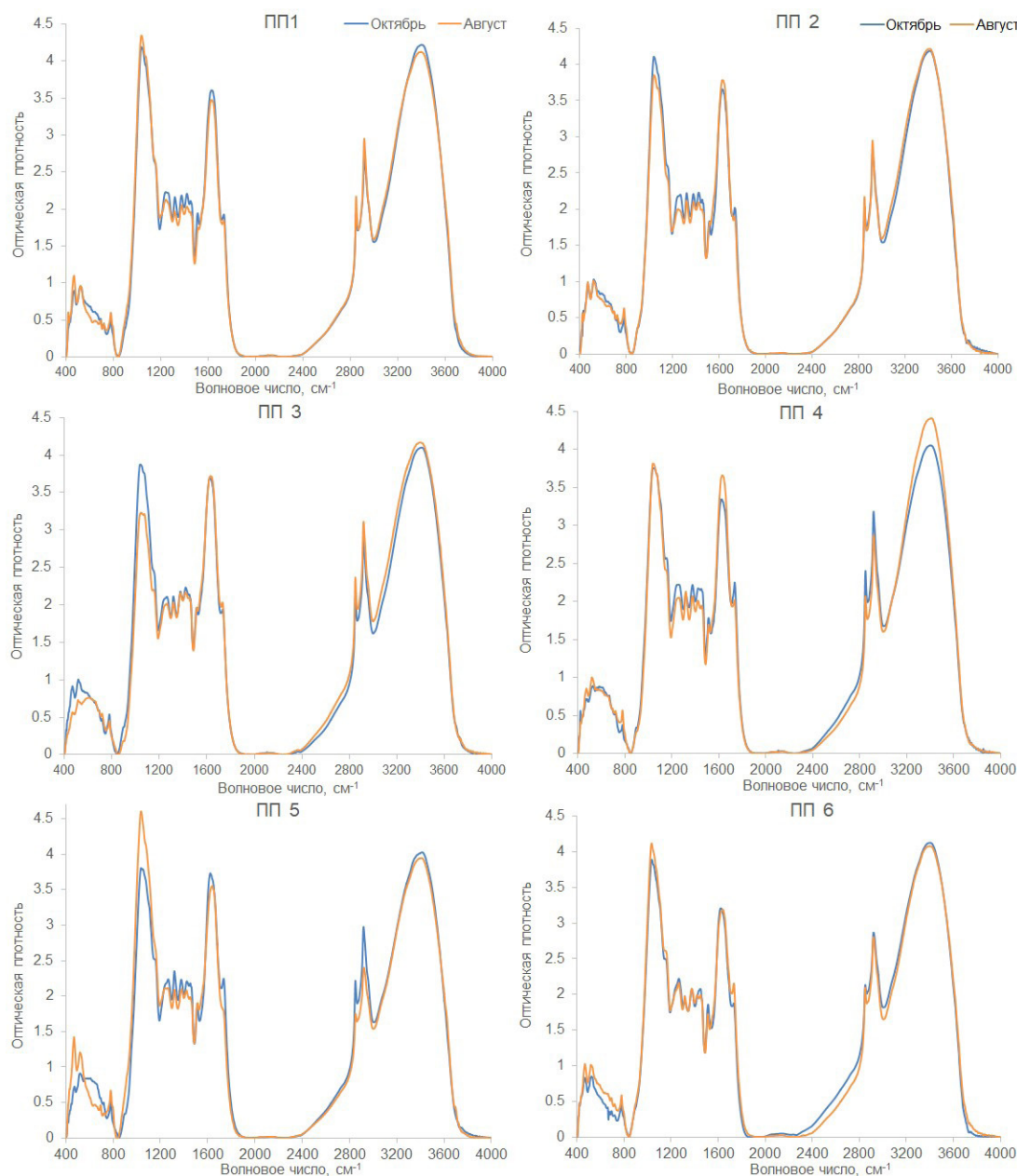


Рис. 4. Усредненные ИК спектры образцов из L-горизонта исследованных ПП. Синим дан усредненный спектр для образца, отобранного в октябре (после поступления свежего опада), оранжевым — в августе (наиболее разложившийся опад).

доля азотсодержащих соединений в подстилке, а чем выше по оси ординат, тем меньше доля устойчивых к разложению ароматических соединений, полиэфиров (кутин, суберин и т.д.) и лигнина. Наибольшая доля целлюлозы и углеводов содержится в L-горизонтах тех ПП, образцы из которых оказались ближе к правому верхнему углу.

В августе картина принципиально изменилась (рис. 5, а, квадраты): органическое вещество в L-горизонтах наиболее контрастных объектов — осинника (ПП 1) и кедрача (ПП 6) — имело

близкие характеристики, в то время как находящиеся на близких сукцессионных стадиях осиновые (ПП 1, ПП 2 и ПП 3) и темнохвойные леса с незначительным участием лиственных пород (ПП 5 и ПП 6) стали существенно отличаться по химической структуре органического вещества L-горизонтов. При этом в главные компоненты вклад вносили все те же пики, только они иначе распределились между главными компонентами (рис. 5, в). В первую главную компоненту (75% дисперсии) вносят положительный вклад целлюлоза

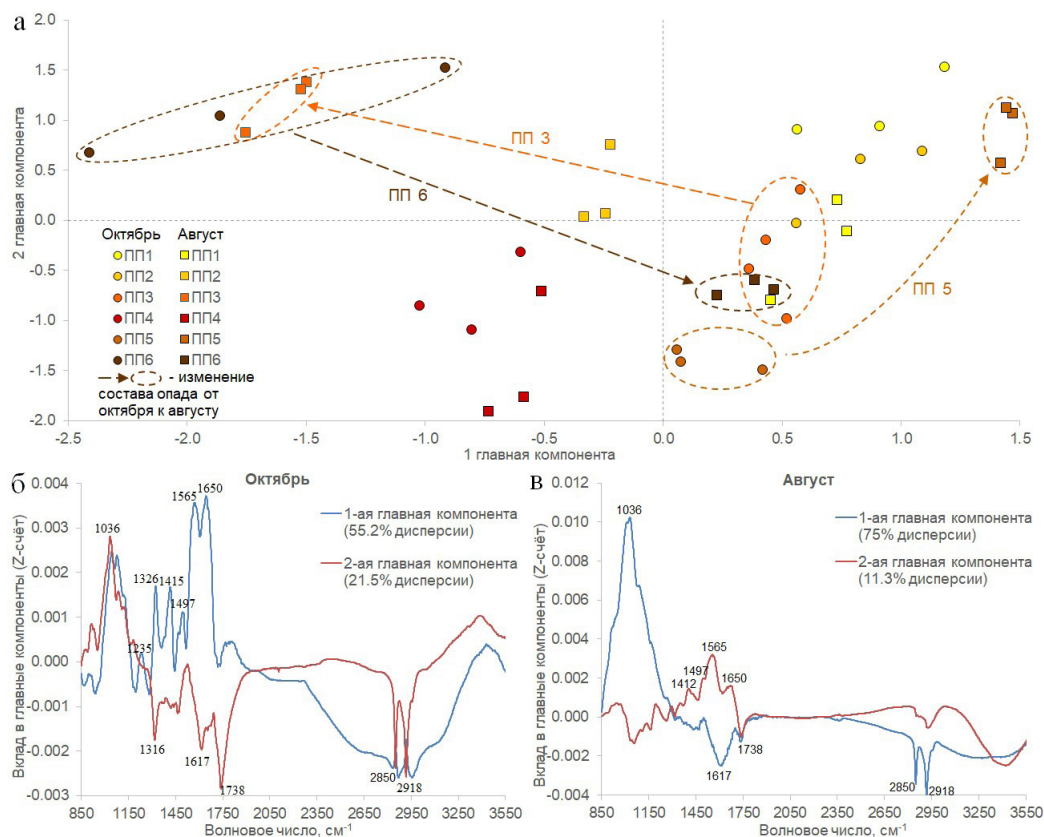


Рис. 5. а — Положение спектральных характеристик в осях главных компонент для подстилок, собранных в октябре (кружки) и августе (квадраты) на исследованных пробных площадях; б—в — вклад поглощения на разных волновых числах в первые две главные компоненты, полученные при анализе спектров L-горизонтов, собранных в октябре (б) и августе (в) на исследованных пробных площадях. Пунктирные стрелки на графике (а) показывают изменение положения спектров образцов из одной и той же пробной площади от октября к августу в плоскости главных компонент. Числа на графиках (б, в) показывают волновые числа, на которые приходятся экстремумы самых больших пиков, для удобства идентификации соответствующих функциональных групп.

и другие углеводы ($1000\text{--}1100\text{ см}^{-1}$), а отрицательный вклад — ароматические фрагменты (1617 см^{-1}), карбонильные группы (1738 см^{-1}) и алифатические алкильные группы (2850 и 2918 см^{-1}). Во вторую главную компоненту (11.3% дисперсии) вносят положительный вклад белки и другие соединения с азотом (амид I—III), а отрицательный вклад — карбонильные группы (1738 см^{-1}). Таким образом, чем правее точка по оси абсцисс, тем больше доля целлюлозы и углеводов и меньше доля устойчивых к разложению ароматических соединений, а чем выше по оси ординат, тем больше доля азотсодержащих соединений.

Различия в составе органического вещества L-горизонта подстилки, отобранного до листопада и после него, на разных стадиях вторичной сукцессии формируются по двум причинам: из-за изменяющегося качества поступающего опада и из-за разной трансформации опада. Увеличивающаяся доля хвойных пород в древостое от ПП 1 к ПП 6 приводит к соответствующему изменению структуры опада, как это наблюдалось в других

исследованиях (Иванова, 2021). При этом только на ПП 6 (близкий к климаксовому темнохвойный лес) опад в большей степени формировался темнохвойными породами, чем мелколиственными. Хотя опадение хвои происходит круглогодично, это не изменит саму обнаруженную нами закономерность, доля опада темнохвойных пород будет по-прежнему повышаться в том же направлении от ПП 1 к ПП 6. ИК спектры L-горизонта подстилки в октябре (когда он содержит больше всего неразложившегося опада) полностью соответствуют наблюдаемой структуре опада. Положение ПП от 1 к 5 почти последовательно снижается вдоль второй главной компоненты, что соответствует снижению доли легкоразложимых компонентов (целлюлоза и углеводы) и накоплению устойчивой ароматики и полиэфиров. Это согласуется с хорошо известным фактом о том, что опад темнохвойных пород содержит больше устойчивых к разложению соединений, чем опад лиственных пород (Артемкина, 2023; Березин и др., 2023). Положение подстилки на ПП 6 в осях главных координат принципиально

отличается от остальных ПП: располагаясь левее всех по оси абсцисс, она содержит существенно меньше белков и других азотсодержащих соединений.

По мере разложения опада в подстилке падает доля сравнительно легко разлагаемых целлюлозы и углеводов и возрастает доля устойчивых компонентов с большей долей ароматических соединений (Cotrufo et al., 2009; Soong et al., 2015; Иванова, 2021). Первая главная компонента в августе, объясняющая подавляющую часть дисперсии спектров, точно описывает это изменение, поскольку пик целлюлозы и углеводов вносит положительный вклад в эту главную компоненту, а пики лигнина (1617 см^{-1}) и полиэфиров (коррелирующие пики карбонильной (1735 см^{-1}) и алифатических алкильных (2850 и 2918 см^{-1}) групп) — отрицательный. В августе доля целлюлозы и углеводов была минимальной в образце L-горизонта ПП 3, затем возрастала в образцах ПП 2 и ПП 4, далее к ПП 1 и ПП 6 и была максимальной в образце ПП 5. Сравнение с результатами для L-горизонта в октябре показывает, что относительные позиции нескольких пробных площадей изменились (показано стрелками на рис. 5, а). Образцы из L-горизонта ПП 2 и ПП 3 потеряли больше всех целлюлозы и углеводов, переместив эти ПП значительно левее всех остальных в августе по первой главной компоненте, хотя доля этих компонентов в них в октябре была выше, чем в образцах из других ПП, кроме ПП 1. Наоборот, образцы из L-горизонтов ПП 5 и ПП 6 в октябре содержали меньше легко-разложимых компонентов, чем в остальных ПП, а в августе стали содержать больше всех. Образцы из L-горизонта осинового леса (ПП 1), в октябре превосходившие по доле целлюлозы образцы из темнохвойного зрелого леса (ПП 6), стали близки к ним по этому показателю в августе. Таким образом, интенсивность разложения целлюлозы и углеводов убывала в ряду ПП $3 > 2 > 4 \approx 1 > 6 > 5$. Иными словами, наибольшее относительное снижение доли сравнительно легко разложимых целлюлозы и углеводов (и накопление устойчивых к разложению компонентов) происходило на промежуточных стадиях сукцессии, а не на начальных, как это предполагалось ранее. Возрастание скоростей разложения (а значит, большее снижение доли легко-разлагаемых веществ за одно и то же время) в смешанных образцах опада, по сравнению с моновидовыми, не раз было показано в экспериментах с мешочками (Cotrufo, del Galdo, 2009; Yang et al., 2022). Однако хвойный и лиственный опад попадает на ПП 1–5 в сопоставимой пропорции, следовательно, эффект смешения разных типов опада не может объяснить разницу в трансформации органического вещества между этими ПП. Другое возможное объяснение может быть связано со стехиометрией элементов,

влияющей на трансформацию органического вещества (Zechmeister-Boltenstern et al., 2015).

По изменению общего содержания азота и C/N в L-горизонте от октября к августу ПП 3 и ПП 5 оказались на разных полюсах, как и по изменению химической структуры согласно результатам ИК Фурье-спектromетрии. Однако выводы, полученные на основе элементного состава, противоположны результатам спектromетрии. Наибольшее снижение C/N (наблюдавшееся для ПП 5) обычно соответствует наиболее интенсивному разложению опада, а наименьшее снижение (наблюдавшееся на ПП 3) — наименее интенсивному (Ge et al., 2013). Такую зависимость объясняют избыточным метаболизмом (“overflow metabolism”), когда микроорганизмы, чтобы получить доступ к лимитирующему их рост азоту, тратят ресурсы на деполимеризацию органического вещества в опаде, снижая эффективность усвоения углерода (Zechmeister-Boltenstern et al., 2015). Альтернативная теория предполагает, что в бедных азотом экосистемах преимущественная деполимеризация белков (“preferential protein depolymerization”) контролирует доступность азота для микробов (Reuter et al., 2020). В соответствии с ней меньшее накопление азота и меньший рост C/N в процессе разложения на ПП 3 показывает, что микроорганизмы эффективно усваивают азот из подстилки. Если у микроорганизмов достаточно азота, они могут накапливать большую биомассу и сильнее разлагать опад, снижая долю легко-разложимого органического вещества больше, чем в других ПП. Наоборот, в подстилке на ПП 5 C/N упал сильнее, чем на других ПП, т. е. микроорганизмы сравнительно менее эффективно разлагают белки, поэтому массовая доля азота в разлагающейся подстилке увеличивается сильнее, чем на других ПП. Можно предположить, что в условиях дефицита азота микроорганизмы в подстилке на ПП 5 менее активны, чем на других ПП, и обеспечивают менее глубокую трансформацию опада. Таким образом, изменение элементного состава в ходе разложения подстилки может согласовываться с выводами, полученными на основе ИК Фурье-спектromетрии.

Накопление соединений азота в L-горизонте на ПП 5 от октября к августу подтверждается и результатами ИК Фурье-спектromетрии. Однако нельзя однозначно интерпретировать пики в диапазоне $1200\text{--}1700\text{ см}^{-1}$ на первой главной компоненте в октябре и второй в августе как пики групп амид I–III, поскольку в этой области существуют полосы поглощения других функциональных групп, в том числе ароматических (Pandey, Pitman, 2003; Grabska et al., 2021; Volkov et al., 2021). С последним, по-видимому, связано то, что спектры образцов L-горизонта из ПП 3 и ПП 5 в августе находятся близко по оси ординат (вторая главная компонента), хотя содержание общего азота в них

сильно отличается. Кроме того, от октября к августу форма главных компонент, содержащих пики групп амид I–III, изменяется, например, в августе пик на 1650 см^{-1} стал значительно ниже пика на 1565 см^{-1} по сравнению с октябрем, что тоже указывает на то, что эти главные компоненты отражают не только долю белков в органическом веществе L-горизонта.

Проведенный анализ на основе ИК Фурье-спектроскопии обладает рядом недостатков. Он не позволяет определить количественные различия в накоплении веществ той или иной химической структуры в L-горизонте разных ПП. Увеличение доли полисахаридов для образцов из ПП 5 могло быть следствием того, что опад ели поступает в L-горизонт в основном в зимне-весенний период и, как следствие, в августе он может быть менее разложившимся по сравнению с октябрем. Кроме того, при попадании в пробы подстилки минеральные почвенные частицы могут исказить результат, поскольку полосы поглощения алюмосиликатов перекрываются со многими полосами поглощения органических веществ (Volkov et al., 2021). Тем не менее, обнаруженные различия между пробными площадями превышают точность метода, если судить по разбросу между сделанными повторностями (символы одного цвета и формы на рис. 5, а).

В литературе не так много работ, в которых сравнивается скорость или глубина трансформации опада на промежуточных и поздних стадиях сукцессии среднетаежного леса в автоморфных ландшафтах. Сходные результаты получил А.В. Иванов (2015): в зрелом (200 лет) кедрово-широколиственном лесу подстилочно-опадный коэффициент, обратный по смыслу скорости разложения опада, возрастает по сравнению с предыдущими стадиями (50, 80 и 130 лет), на которых он значительно не отличается. Инкубационные эксперименты с опадом ели, осины и их смесью также подтверждают, что скорость разложения в подстилке зависит не только от состава опада, но и состава древостоя, формирующего эту подстилку (Laganière et al., 2010). В этой работе потеря массы (а значит, и глубина трансформации) опада хвои ели увеличивалась при разложении в подстилке из осинового леса по сравнению с подстилкой из ельника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разложение опада играет ключевую роль в цикле углерода и элементов минерального питания лесных экосистем, особенно в бореальном климатическом поясе, где недостаток этих минеральных элементов ограничивает продуктивность фитоценозов и влияет на скорость восстановления после вырубок и пожаров. Хотя скорость разложения на разных стадиях восстановительных сукцессий измерена многократно, исследований изменения

химической структуры опада в ходе разложения сравнительно немного. Мы попытались восполнить этот недостаток с помощью ИК Фурье-спектроскопии, сочетающей простоту реализации с возможностью сравнивать долю тех или иных функциональных групп в составе органического вещества.

Когда свежий опад только попадает в L-горизонт, его химическая структура определяется в первую очередь составом этого опада. Опад лиственных пород содержит больше легкоразлагаемых и меньше устойчивых к разложению соединений, поэтому в октябре L-горизонт подстилки на более поздних стадиях сукцессии содержит меньше первых и больше вторых. Исключением из этого правила была подстилка в близком к климаксовому темнохвойном лесу, L-горизонт которой содержал значительно меньше белков, чем подстилки на более ранних стадиях сукцессии. Если бы разложение опада на разных стадиях сукцессии зависело исключительно от свойств опада, то полученные для L-горизонтов подстилки в октябре закономерности сохранились (и, вероятно, усилились бы) к августу. Однако анализ ИК спектров L-горизонтов в августе показал, что сам процесс разложения на разных стадиях вторичной сукцессии протекает по-разному и зависит не только от состава поступающего опада. Наиболее сильное относительно других стадий снижение доли легкоразлагаемых и увеличение доли устойчивых компонентов произошло в L-горизонте осинового леса с темнохвойным вторым ярусом, т. е. на промежуточной стадии сукцессии среди исследованных. Ближе к начальной и конечной стадиям эти изменения убывали.

Возможное объяснение такой закономерности можно получить на основе элементного состава разлагающейся подстилки, который напрямую контролирует функционирование сообществ деструкторов. Увеличение содержания общего азота и снижение C/N в L-горизонте оказались минимальными именно на той стадии сукцессии, где произошло наиболее сильное изменение химической структуры. Это может означать, что микроорганизмы в этой экосистеме эффективнее, чем на других стадиях, извлекают азот из подстилки. Поскольку они при этом интенсивнее всего разлагают не содержащее азота легкоразлагаемое органическое вещество (целлюлоза и углеводы), органическое вещество теряет одновременно и C, и N, что приводит к меньшему изменению отношения содержания этих элементов в L-горизонте. На других стадиях сукцессии микроорганизмы не так эффективно деполимеризуют азотсодержащее органическое вещество в L-горизонте, что приводит к большему относительному накоплению азота и, как следствие, большему снижению C/N.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / Под ред. Н.В. Лукиной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
- Артемкина Н.А. Взаимосвязи фенольных соединений, танинов, лигнина, азота и углерода в растениях ельников кустарничково-зеленомошных на Кольском полуострове // Лесоведение. 2023. № 1. С. 35–43. <https://doi.org/10.31857/S0024114823010047>
- Басова Е.В., Лукина Н.В., Кузнецова А.И. и др. Качество древесного опада как информативный индикатор функциональной классификации лесов // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 3. С. 1–21. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-113>
- Березин Г.В., Каница Е.А., Шорохова Е.В. Современные представления о разложении древесного опада в лесных экосистемах // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. 2023. С. 118–120.
- Богатырев Л.Г. О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3. С. 118–127.
- Иванов А.В. Запасы лесных подстилок в кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня // Сибирский лесной журнал. 2015. № 5. С. 87–95. <https://doi.org/10.15372/SJFS20150507>
- Иванов А.В., Браун М., Замолотчиков 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>
- 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>
- Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 248 с.
- Кузнецов М.А. Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запас подстилки в средне-таежном чернично-сфагновом ельнике // Лесоведение. 2010. № 6. С. 54–60.
- Лукина Н.В. Глобальные вызовы и лесные экосистемы // Вестник РАН. 2020. Т. 90. № 6. С. 528–532. <https://doi.org/10.31857/S0869587320060080>
- Семенов В.М., Тулина А.С., Семенова Н.А., Иванникова Л.А. Гумификационные и негумификационные пути стабилизации органического вещества в почве (обзор) // Почвоведение. 2013. № 4. С. 393–407. <https://doi.org/10.7868/S0032180X13040114>
- Adamczyk B. How do boreal forest soils store carbon? // BioEssays. 2021. V. 43. № 7. P. 2100010. <https://doi.org/10.1002/bies.202100010>
- Angst G., Mueller K.E., Nierop K.G.J., Simpson M.J. Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter // Soil Biology and Biochemistry. 2021. V. 156. P. 108189. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108189>
- Canadell J.G., Monteiro P.M.S., Costa M.H. et al. Global carbon and other biogeochemical cycles and feedbacks // Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, 2021. P. 673–816.
- Cotrufo M.F., Galdo I.D., Piermatteo D. Litter decomposition: Concepts, methods and future perspectives // Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. P. 76–90.
- Cotrufo M.F., del Galdo I. Litter decomposition: Concepts, methods and future perspectives. // Soil Carbon Dynamics. 2009. P. 76–90.
- Fernández-Alonso M.J., Yuste J.C., Kitzler B., Ortiz C. Changes in litter chemistry associated with global change-driven forest succession resulted in time-decoupled responses of soil carbon and nitrogen cycles // Soil Biology and Biochemistry. 2018. V. 120. P. 200–211. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.013>
- Ge X., Zeng L., Xiao W., Huang Z., Geng X., Tan B. Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: A review // Acta Ecologica Sinica. 2013. V. 33. № 2. P. 102–108. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2013.01.006>
- Grabska J., Beć K.B., Huck C.W. Current and future applications of IR and NIR spectroscopy in ecology, environmental studies, wildlife and plant investigations // Comprehensive Analytical Chemistry. 2021. V. 98. P. 45–76. <https://doi.org/10.1016/bs.coac.2020.08.002>
- Heller C., Ellerbrock R.H., Roßkopf N., Klingenfuß C., Zeitz J. Soil organic matter characterization of temperate peatland soil with FTIR-spectroscopy: Effects of mire type and drainage intensity // European Journal of Soil Science. 2015. V. 66. № 5. P. 847–858. <https://doi.org/10.1111/ejss.12279>
- Hodgkins S.B., Richardson C.J., Dommain R. et al. Tropical peatland carbon storage linked to global latitudinal trends in peat recalcitrance // Nature Communications. 2018. V. 9. № 1. P. 3640. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06050-2>
- Kharuk V.I., Ponomarev E.I., Ivanova G.A. et al. Wildfires in the Siberian taiga // Ambio. 2021. V. 50. № 11. P. 1953–1974. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01490-x>
- Kupriianova I.V., Kaverin A.A., Filippov I.V. et al. The main physical and geographical characteristics of the Mukhrino field station area and its surroundings // Environmental Dynamics and Global Climate Change. 2022. V. 13. № 4. P. 215–252. <https://doi.org/10.18822/edgcc240049>
- Laganière J., Pare D., Bradley R.L. How does a tree species influence litter decomposition? Separating the relative contribution of litter quality, litter mixing, and forest floor conditions // Canadian Journal of Forest Research. 2010. V. 40. № 3. P. 465–475.

- Legendre P., Legendre L.* Numerical ecology // Developments in Environmental Modelling. V. 24. Amsterdam: Elsevier Science BV, 2012. 989 p.
- Pandey K.K., Pitman A.J.* FTIR studies of the changes in wood chemistry following decay by brown-rot and white-rot fungi // International Biodeterioration and Biodegradation. 2003. V. 52. № 3. P. 151–160. [https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(03\)00052-0](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(03)00052-0)
- Právělie R.* Major perturbations in the Earth's forest ecosystems. Possible implications for global warming // Earth-Science Reviews. 2018. V. 185. P. 544–571. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.06.010>
- Reuter H., Gensel J., Elvert M., Zak D.* Evidence for preferential protein depolymerization in wetland soils in response to external nitrogen availability provided by a novel FTIR routine // Biogeosciences. 2020. V. 17. № 2. P. 499–514. <https://doi.org/10.5194/bg-17-499-2020>
- Soong J.L., Parton W.J., Calderon F., Campbell E.E., Cotrufo M.F.* A new conceptual model on the fate and controls of fresh and pyrolyzed plant litter decomposition // Biogeochemistry. 2015. V. 124. № 1–3. P. 27–44. <https://doi.org/10.1007/s10533-015-0079-2>
- Volkov D.S., Rogova O.B., Proskurnin M.A.* Organic matter and mineral composition of silicate soils: FTIR comparison study by photoacoustic, diffuse reflectance, and attenuated total reflection modalities // Agronomy. 2021. V. 11. № 9. P. 1879. <https://doi.org/10.3390/agronomy11091879>
- Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N et al.* Ecological linkages between aboveground and belowground biota // Science. 2004. V. 304. № 5677. P. 1629–1633. <https://doi.org/10.1126/science.1094875>
- Yang K., Zhu J., Zhang W. et al.* Litter decomposition and nutrient release from monospecific and mixed litters: Comparisons of litter quality, fauna and decomposition site effects // Journal of Ecology. 2022. V. 110. № 7. P. 1673–1686. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13902>
- Zechmeister-Boltenstern S., Keiblinger K.M., Mooshammer M. et al.* The application of ecological stoichiometry to plant–microbial–soil organic matter transformations // Ecological Monographs. 2015. V. 85. № 2. P. 133–155. <https://doi.org/10.1890/14-0777.1>
- Zhang K., Cheng X., Dang H. et al.* Linking litter production, quality and decomposition to vegetation succession following agricultural abandonment // Soil Biology and Biochemistry. 2013. V. 57. P. 803–813. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.08.005>

Analysing the Transformation of Forest Litter's Organic Matter on Different Stages of Secondary Succession of a Middle Taiga Forest using the Fourier-transform Infrared Spectrometry

A. F. Sabrekov^{1, *}, Iu. V. Kupriianova¹, A. A. Koval¹, D. V. Ilyasov¹,
M. V. Glagolev^{1, 2, 3}, E. D. Lapshina¹

¹Yugra State University,

Chekhova st. 16, Khanty-Mansiysk, 628012 Russian Federation

²Moscow State University, Soil Science Faculty,

Leninskie Gory 1 bldg. 12, Moscow, 119991 Russian Federation

³Institute of Forest Science of the RAS,

Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Moscow Oblast, 143030 Russian Federation

*E-mail: sabrekovaf@gmail.com

Organic matter decomposition is a key process in the carbon cycle that controls the rate of carbon dioxide emission, carbon accumulation in the soil, and the availability of mineral elements for plants. Changes in the forest stand's composition during secondary succession result in changes in the quality of litter, which affects the rate and depth of its transformation. We analysed how the chemical structure of the L-horizons of litter changes from October to August at different stages of secondary succession in typical forest ecosystems of Western Siberia's middle taiga using IR spectrometry and elemental analysis. It turned out that the structure of organic matter in the L-horizons was transformed to the largest degree at intermediate stages of succession (in an aspen forest with a dark coniferous second storey), while at previous (monodominant aspen forests) and subsequent successional stages (mixed and dark coniferous forests), changes were less pronounced. These changes include a decrease in the proportion of relatively easily decomposable components (cellulose and carbohydrates) and accumulation of aromatic compounds and polyesters that are more recalcitrant to decomposition. Aspen forest with the dark coniferous second storey and dark coniferous forest turned out to be the objects with the highest difference in terms of changes

in the litter's elemental composition: the ratio of total carbon to nitrogen over the period from October to August increased the least in the former and the most in the latter. This combination of IR spectrometry and elemental analysis results can be explained by differences in the efficiencies of depolymerisation of nitrogen-containing compounds in litter. In general, the obtained results show that litter transformation during decomposition does not always depend only on its initial quality, even in closely located ecosystems where physical conditions are virtually identical. The functioning of the microbial community may be the cause of these differences in transformation at different stages of succession.

Keywords: forest litter, boreal forest, carbon cycle, nitrogen cycle, Western Siberia.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the key innovative project of national importance "Development of a ground-based and remote monitoring system for the carbon pool and greenhouse gases' fluxes in the Russian Federation..." (No. 123030300031-6).

REFERENCES

- Adamczyk B., How do boreal forest soils store carbon?, *BioEssays*, 2021, Vol. 43, No. 7, p. 2100010. <https://doi.org/10.1002/bies.202100010>
- Akkumulyatsiya ugleroda v lesnykh pochvakh i suksessionnyi status lesov* (Carbon accumulation in forest soils and forest succession status), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018, 232 p.
- Angst G., Mueller K.E., Nierop K.G.J., Simpson M.J., Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter, *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, Vol. 156, p. 108189. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108189>
- Artemkina N.A., Vzaimosvyazi fenol'nykh soedinenii, taninov, lignina, azota i ugleroda v rasteniyakh el'nikov kustarnichkovo-zelenomoshnykh na Kol'skom poluostrove (Physical-mechanical wood properties of pine culture of different planting density in Tambov region), *Lesovedenie*, 2023, No. 1, pp. 35–43. <https://doi.org/10.31857/S0024114823010047>.
- Basova E.V., Lukina N.V., Kuznetsova A.I. et al., Kachestvo drevesnogo opada kak informativnyi indikator funktsional'noi klassifikatsii lesov (Quality of wood litter as an informative indicator of functional classification of forests), *Voprosy lesnoi nauki*, 2022, Vol. 5, No. 3, pp. 1–21. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-113>
- Berezin G.V., Kapitsa E.A., Shorokhova E.V., Sovremennye predstavleniya o razlozhenii drevesnogo opada v lesnykh ekosistemakh (Modern concepts of decomposition of wood litter in forest ecosystems), In: *Les Rossi: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie* (Forests of Russia: policy, industry, science, education). 2023, pp. 118–120.
- Bogatyrev L.G., O klassifikatsii lesnykh podstilok (On forest litters classification), *Pochvovedenie*, 1990, No. 3, pp. 118–127.
- Canadell J.G., Monteiro P.M.S., Costa M.H. et al., Syampungani S., Zaehle S., Zickfeld K., Global carbon and other biogeochemical cycles and feedbacks, *Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*, Cambridge University Press, 2021, pp. 673–816.
- Cotrufo M.F., del Galdo I., Litter decomposition: concepts, methods and future perspectives, *Soil Carbon Dynamics*, 2009, pp. 76–90.
- Cotrufo M.F., Galdo I.D. Piermatteo D., Litter decomposition: concepts, methods and future perspectives, *Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology*, Cambridge: Cambridge University Press, 2010, pp. 76–90.
- Fernández-Alonso M.J., Yuste J.C., Kitzler B., Ortiz C., Changes in litter chemistry associated with global change-driven forest succession resulted in time–decoupled responses of soil carbon and nitrogen cycles, *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, Vol. 120, pp. 200–211. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.013>
- Ge X., Zeng L., Xiao W. et al., Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: A review, *Acta Ecologica Sinica*, 2013, Vol. 33, No. 2, pp. 102–108. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2013.01.006>
- Grabska J., Beć K.B., Huck C.W., Current and future applications of IR and NIR spectroscopy in ecology, environmental studies, wildlife and plant investigations, *Comprehensive Analytical Chemistry*, 2021, Vol. 98, pp. 45–76. <https://doi.org/10.1016/bs.coac.2020.08.002>
- Heller C., Ellerbrock R.H., Roßkopf N., Klingenuß C., Zeitz J., Soil organic matter characterization of temperate peatland soil with FTIR-spectroscopy: Effects of mire type and drainage intensity, *European J. of Soil Science*, 2015, Vol. 66, No. 5, pp. 847–858. <https://doi.org/10.1111/ejss.12279>
- Hodgkins S.B., Richardson C.J., Dommain R. et al., Tropical peatland carbon storage linked to global latitudinal trends in peat recalcitrance, *Nature Communications*, 2018, Vol. 9, No. 1, p. 3640. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06050-2>
- Ivanov A.V., Lynov D.V., Panfilova E.V., Braun M., Zamolodchikov D.G., Forest litters as a link in the carbon

- cycle in coniferous—broadleaved forests of the Southern Far East of Russia, *Eurasian Soil Science*, 2018, Vol. 51, No. 10, pp. 1164–1171.
- Ivanov A.V., Zapasy lesnykh podstilok v kedrovo-shirokolistvennykh lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya (Forest Litter Stocks in Korean Pine-Broad-Leaved Forests of the Southern Sikhote Alin), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 5, pp. 87–95.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20150507>
- Ivanova E.A., Formirovanie i razlozhenie drevesnogo opada v lesnykh ekosistemakh v fonovykh usloviyakh i pri aerotekhnogennom zagryaznenii (Tree litter production and decomposition in forest ecosystems under background conditions and industrial air pollution), *Voprosy lesnoi nauki*, 2021, Vol. 4, No. 3, pp. 1–52.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-202143-87>
- Kharuk V.I., Ponomarev E.I., Ivanova G.A., Dvinskaya M.L., Coogan S.C.P., Flannigan M.D., Wildfires in the Siberian taiga, *Ambio*, 2021, Vol. 50, No. 11, pp. 1953–1974. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01490-x>
- Kobak K.I., *Bioticheskie komponenty uglerodnogo tsikla* (Biotic components of the carbon cycle), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1988, 248 p.
- Kupriianova I.V., Kaverin A.A., Filippov I.V. et al., The main physical and geographical characteristics of the Mukhrino field station area and its surroundings, *Environmental Dynamics and Global Climate Change*, 2022, Vol. 13, No. 4, pp. 215–252.
<https://doi.org/10.18822/edgcc240049>
- Kuznetsov M.A., Vliyanie uslovii razlozheniya i sostava opada na kharakteristiki i zapas podstilki v srednetazhnom chernichno-sfagnovom el'nike (Effect of decomposition conditions and falloff composition on litter reserves and characteristics in a bilberry-sphagnum spruce forest of middle taiga), *Lesovedenie*, 2010, No. 6, pp. 54–60.
- Laganière J., Pare D., Bradley R.L., How does a tree species influence litter decomposition? Separating the relative contribution of litter quality, litter mixing, and forest floor conditions, *Canadian J. of Forest Research*, 2010, Vol. 40, No. 3, pp. 465–475.
- Legendre P., Legendre L., Numerical ecology, *Developments in Environmental Modelling*, Vol. 24, Amsterdam: Elsevier Science BV, 2012, 989 p.
- Lukina N.V., Global'nye vyzovy i lesnye ekosistemy (Global challenges and forest ecosystems), *Vestnik RAN*, 2020, Vol. 90, No. 6, pp. 528–532.
<https://doi.org/10.31857/S0869587320060080>
- Pandey K.K., Pitman A.J., FTIR studies of the changes in wood chemistry following decay by brown-rot and white-rot fungi, *International Biodeterioration and Biodegradation*, 2003, Vol. 52, No. 3, pp. 151–160.
[https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(03\)00052-0](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(03)00052-0)
- Právělie R., Major perturbations in the Earth's forest ecosystems. Possible implications for global warming, *Earth-Science Reviews*, 2018, Vol. 185, pp. 544–571.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.06.010>
- Reuter H., Gensel J., Elvert M., Zak D., Evidence for preferential protein depolymerization in wetland soils in response to external nitrogen availability provided by a novel FTIR routine, *Biogeosciences*, 2020, Vol. 17, No. 2, pp. 499–514. <https://doi.org/10.5194/bg-17-499-2020>
- Semenov V.M., Tulina A.S., Semenova N.A., Ivannikova L.A., Humification and nonhumification pathways of the organic matter stabilization in soil: A review, *Eurasian Soil Science*, 2013, Vol. 46, No. 4, pp. 355–368.
- Soong J.L., Parton W.J., Calderon F., Campbell E.E., Cotrufo M.F., A new conceptual model on the fate and controls of fresh and pyrolyzed plant litter decomposition, *Biogeochemistry*, 2015, Vol. 124, No. 1–3, pp. 27–44.
<https://doi.org/10.1007/s10533-015-0079-2>
- Volkov D.S., Rogova O.B., Proskurnin M.A., Organic matter and mineral composition of silicate soils: FTIR comparison study by photoacoustic, diffuse reflectance, and attenuated total reflection modalities, *Agronomy*, 2021, Vol. 11, No. 9, pp. 1879.
<https://doi.org/10.3390/agronomy11091879>
- Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N. et al., Ecological linkages between aboveground and belowground biota, *Science*, 2004, Vol. 304, No. 5677, pp. 1629–1633. <https://doi.org/10.1126/science.1094875>
- Yang K., Zhu J., Zhang W. et al., Litter decomposition and nutrient release from monospecific and mixed litters: Comparisons of litter quality, fauna and decomposition site effects, *J. of Ecology*, 2022, Vol. 110, No. 7, pp. 1673–1686. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13902>
- Zechmeister-Boltenstern S., Keiblinger K.M., Mooshammer M. et al., The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations, *Ecological Monographs*, 2015, Vol. 85, No. 2, pp. 133–155. <https://doi.org/10.1890/14-0777.1>
- Zhang K., Cheng X., Dang H. et al., Linking litter production, quality and decomposition to vegetation succession following agricultural abandonment, *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, Vol. 57, pp. 803–813.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.08.005>