

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 вариабельность 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 опадолуловители 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

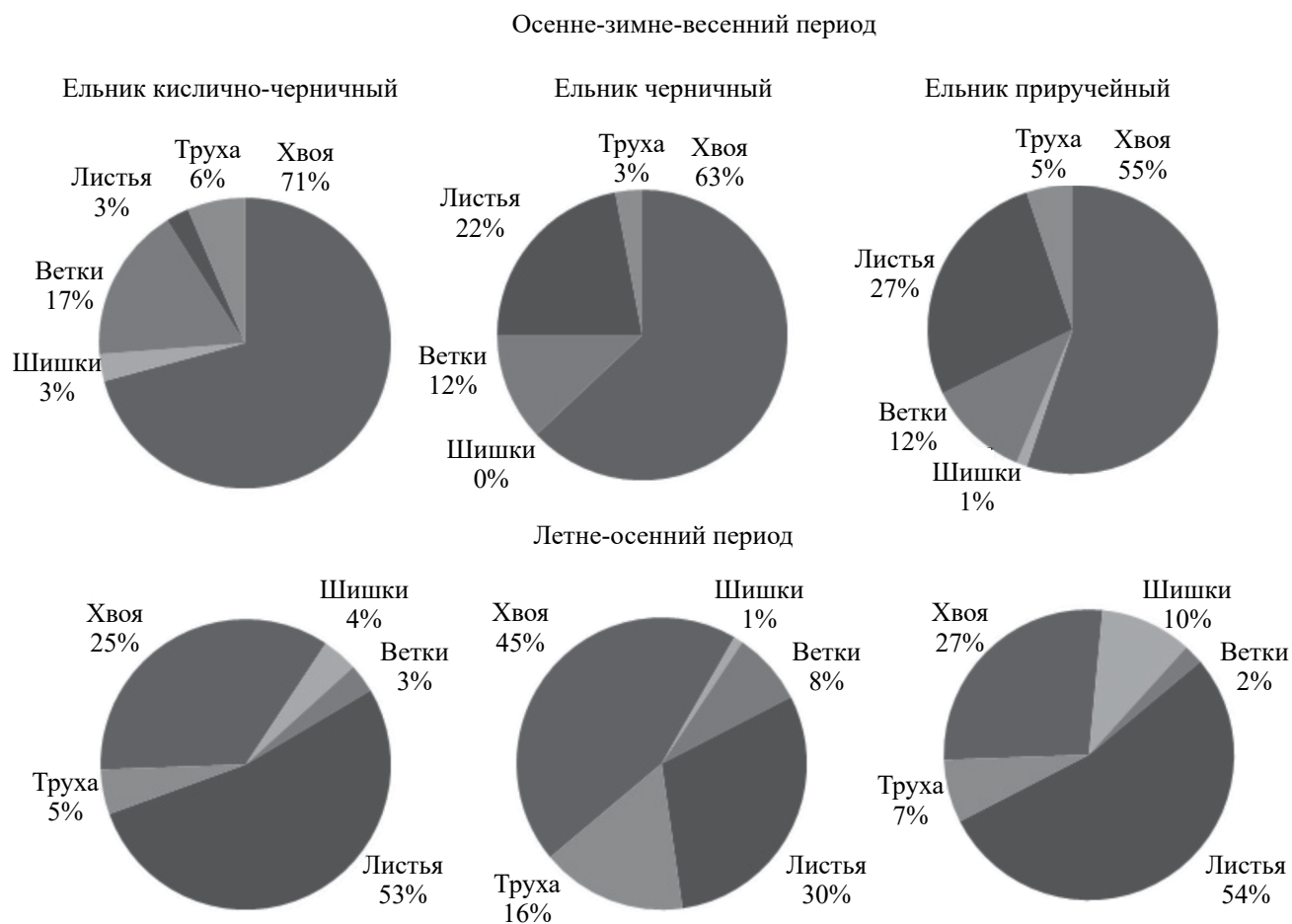


Рис. 1. Состав опада в осенне-зимне-весенний период (с октября по апрель) и в летне-осенний период (с мая по ноябрь).

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
	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
ПП2 ЕКЧ	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
	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
ПП3 ЕП	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
	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
	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 быстрому и глубокому качественному преобразованию, 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

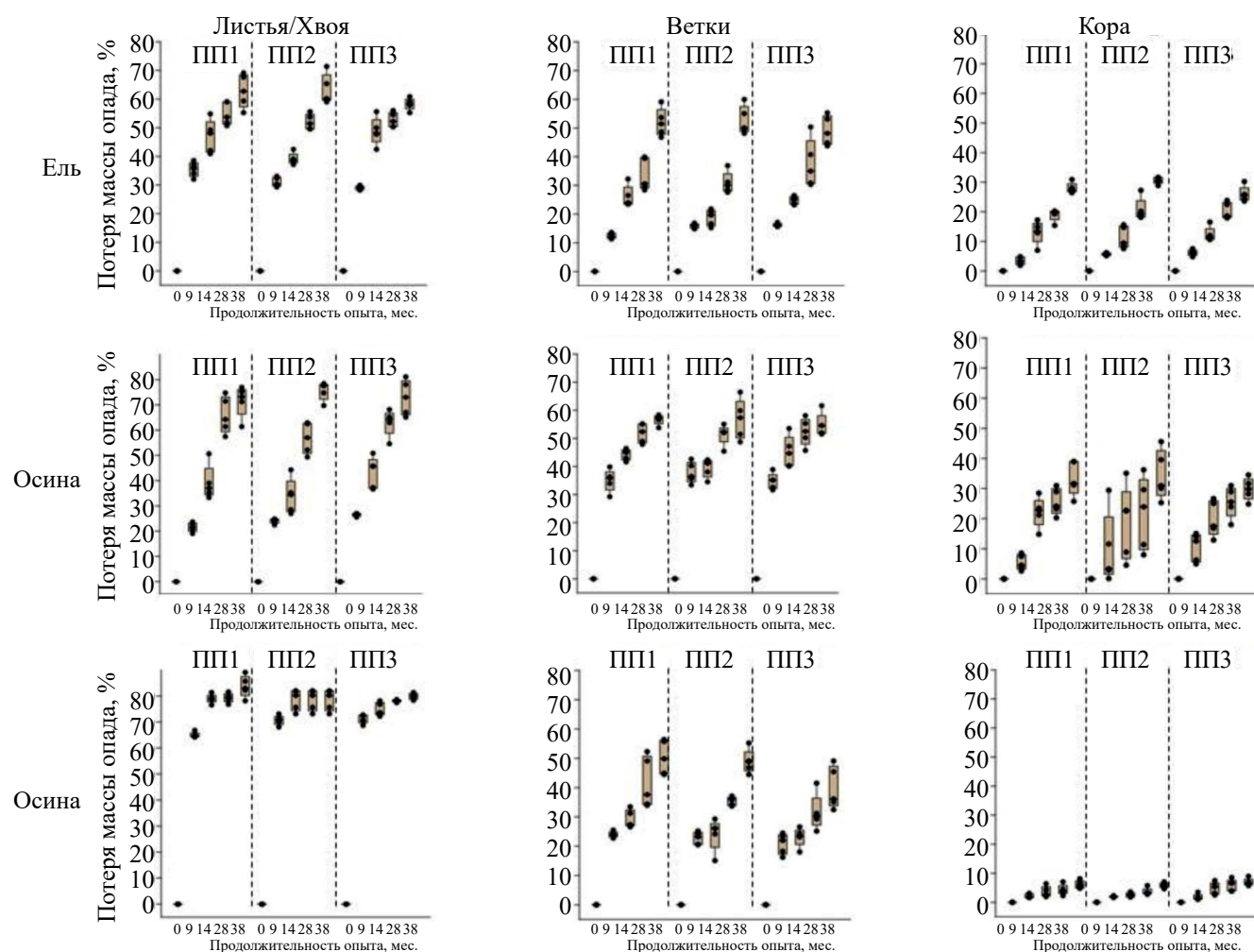


Рис. 2. Потеря массы различных фракций опада, % от исходной массы за 9, 14, 28 и 38 мес. эксперимента в ельниках: ПП1 – черничном, ПП2 –кислично-черничном, ПП3 – приручейном.

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. Шороховой 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

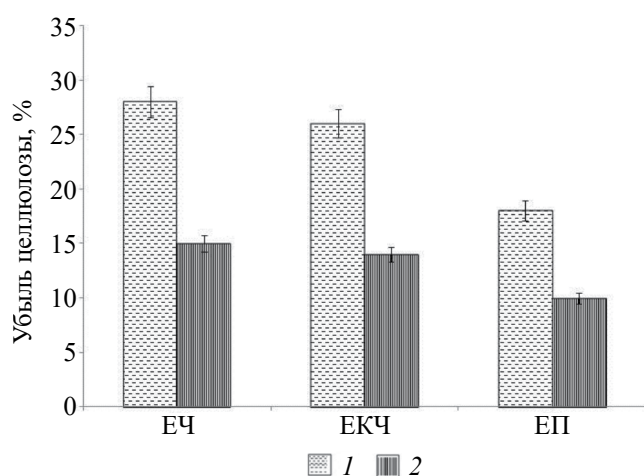


Рис. 3. Целлюлозолитическая активность лесной подстилки (1) и подподстилочного минерального горизонта (2) элювиально-метаморфической почвы старовозрастных среднетаежных ельников.

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 лиственнично-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