

УДК 630*351 + 630*5 (470.22)

ОСОБЕННОСТИ НАЧАЛЬНОГО РАЗЛОЖЕНИЯ ХВОИ В СОСНЯКЕ БРУСНИЧНОМ В СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ КАРЕЛИИ

А. Н. Солодовников

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Процесс разложения опада проходит в несколько стадий. Наиболее интенсивной из них является начальная стадия, во время которой высвобождаются в основном легкоэкстрактивные соединения, внося свой вклад в годовой оборот питательных элементов. Настоящее исследование имело целью выявить особенности разложения хвои в зависимости от гидротермических условий в сосняке брусничном, а также отличия в разложении хвои в разных микрогруппировках напочвенной растительности. Проводились измерения температуры и относительной влажности воздуха, температуры подстилки и нижележащих почвенных горизонтов, количество и pH осадков и лизиметрических вод. Изучалось влияние полученных среднемесячных показателей на скорость потери массы хвои в течение вегетационного периода, а также на разложение хвои под различными микрогруппировками напочвенной растительности. Исследование показало, что наибольшее влияние на скорость разложения хвои оказывают гидротермические параметры, тесно связанные с температурой и влажностью подстилки. Влияние парцеллярной структуры биоценоза на разложение хвои прослеживается только в конце вегетационного периода в лишайниковой микрогруппировке напочвенной растительности, что, видимо, обусловлено сезонным переувлажнением ее подстилки. В течение зимнего периода различия в разложении хвои в микрогруппировках напочвенной растительности исчезают под действием абиотических факторов. Разложение хвои в сосняке брусничном в среднетаежной подзоне составило $31,36 \pm 3,32\%$ за первый вегетационный период (110 дней) и $42,16 \pm 0,02\%$ за почти годовой цикл (335 дней).

Ключевые слова: потеря массы; микрогруппировки напочвенной растительности; гидротермические условия.

A. N. Solodovnikov. EARLY STAGES OF NEEDLE LITTER DECOMPOSITION IN A COWBERRY PINE STAND IN THE MIDDLE TAIGA OF KARELIA

Plant litter decomposes via several stages, the most intensive one being the early stage, when it is mostly readily extractable compounds that are released, contributing to annual nutrient cycling. The aim of this study was to find patterns in the rate of initial decomposition of needle litter depending on the ambient hydrothermal conditions in a cowberry pine stand both in general and in different ground vegetation microgroups. The measured parameters were air temperature and relative humidity, temperature of the forest floor and underlying soil horizons, amount and pH of precipitation and percolating water. The effect of mean monthly values of these parameters on the rate of needle litter decomposition in specific months during the first growing season was estimated both for the entire stand and under different ground vegetation microgroups. Studies have shown that the rate of needle decay is influenced the most significantly by hydrothermal parameters associated with forest floor temperature and moisture. The effect of the community

microgroup structure becomes visible only late in the growing season in the lichen-dominated ground vegetation microgroup, probably owing to the seasonal excess of moisture in its forest floor. Differences in needle decomposition rates between ground vegetation microgroups vanish during the winter season under the effect of abiotic factors. The degree of needle fall decay in the cowberry pine stand in the middle taiga subzone was 31.36 ± 3.32 % after the first growing season (110 days), and 42.16 ± 0.02 % over most of the annual cycle (335 days).

Key words: mass loss; ground vegetation microgroups; hydrothermal conditions.

Введение

Круговорот органического вещества в экосистеме очень важен для понимания биосферной функции почвы как источника питания растений. Важнейшим биоресурсом органического вещества в почве является растительный опад и процесс его разложения [Александрова, 1980; Takeda, 1995; Cotrufo et al., 2000; Berg, McClaugherty, 2003; Six et al., 2004; Weedon et al., 2009]. Опад становится составной частью лесной подстилки, изменяет гидротермический режим, поглощает световой и тепловой потоки, влияет на процессы диффузии и испарения, препятствует механическому уплотнению почвы и является благоприятной средой для почвенной биоты [Семенов, Когут, 2015]. Наиболее сильное влияние на процесс разложения оказывает климатический фактор, определяющий гидротермический режим лесной подстилки [Meentemeyer, 1978; Swift et al., 1979; Тулина, Семенов, 2015]. Также важен состав разлагаемого опада [Coûteaux et al., 1995; Talbot et al., 2012]. Опад хвои отличается от листового опада наличием в своем составе плохорастворимых углеводов и танинов, затрудняющих разложение [Weidenhamer et al., 1993; Poinsot-Balaguer et al., 1993; Johansson, 1995], однако воздействие синергической системы из почвенных животных, грибов и микроорганизмов, действующих как последовательно, так и параллельно друг другу, способствует постепенному разрушению и преобразованию детрита [Petersen, Luxton, 1982]. Преобразуя свежий растительный материал, почвенная биота формирует и улучшает динамику почвенных агрегатов, тем самым улучшая структуру почв [Tisdall, Oades, 1982]. В свою очередь, именно структура и агрегатный состав определяют такие параметры почвы, как содержание органического вещества, динамика питательных веществ, состояние микробоценоза, газовый и гидротермический режимы почв [Артемьева, 2010; Шеин, Милановский, 2014].

Процесс разложения опада проходит в несколько стадий, и наиболее интенсивной явля-

ется начальная стадия, во время которой высвобождаются в основном легкоэкстрактивные соединения, внося свой вклад в годовой оборот питательных элементов [Millar, 1974]. Настоящее исследование имело целью выявить особенности разложения хвои в зависимости от гидротермических условий в сосняке брусничном, а также отличия в разложении хвои в различных микрогруппировках напочвенной растительности (парцеллах).

В Карелии ранее изучалось разложение лесных подстилок [Загуральская, 2000], а также целлюлозы и хвойного опада в сосняках [Германова, 2009; Германова и др., 2012], однако фокус данных исследований приходился на микробиологическую активность почв.

Объекты и методы

Пробная площадь расположена в среднетаежной подзоне Республики Карелия на территории заповедника «Кивач». Умеренно холодный и влажный климатический режим региона исследований можно охарактеризовать как переходный от морского к континентальному. Размер пробной площади 50×80 м (0,4 га). Тип леса – сосняк брусничный 190 лет; состав древостоя 10С; средняя высота 23,1 м; средний диаметр ствола 31,0 см, запас фитомассы древостоя 182,1 т/га; класс бонитета III,4 (таксационная характеристика выполнена сотрудниками лаборатории динамики и продуктивности таежных лесов ИЛ КарНЦ РАН). Почва: подзол песчаный иллювиально-железистый на флювиогляциальных песках. На пробной площади выделялись микрогруппировки преобладающей напочвенной растительности: зеленомошная, брусничная, лишайниковая и черничная. Разложение хвои проводилось методом закладки мешочков с хвоей [Berg, Ågren, 1984]. Мешочки 10×10 см, выполнены из сетки неокрашенного полиэфирного волокна, отверстия 1×1 мм. Вес хвои в каждом мешочке 3,5 г. Мешочки с хвоей закладывались вне проекции крон между OF и OH горизонтами подстилки в каждой из микрогруппировок. От-

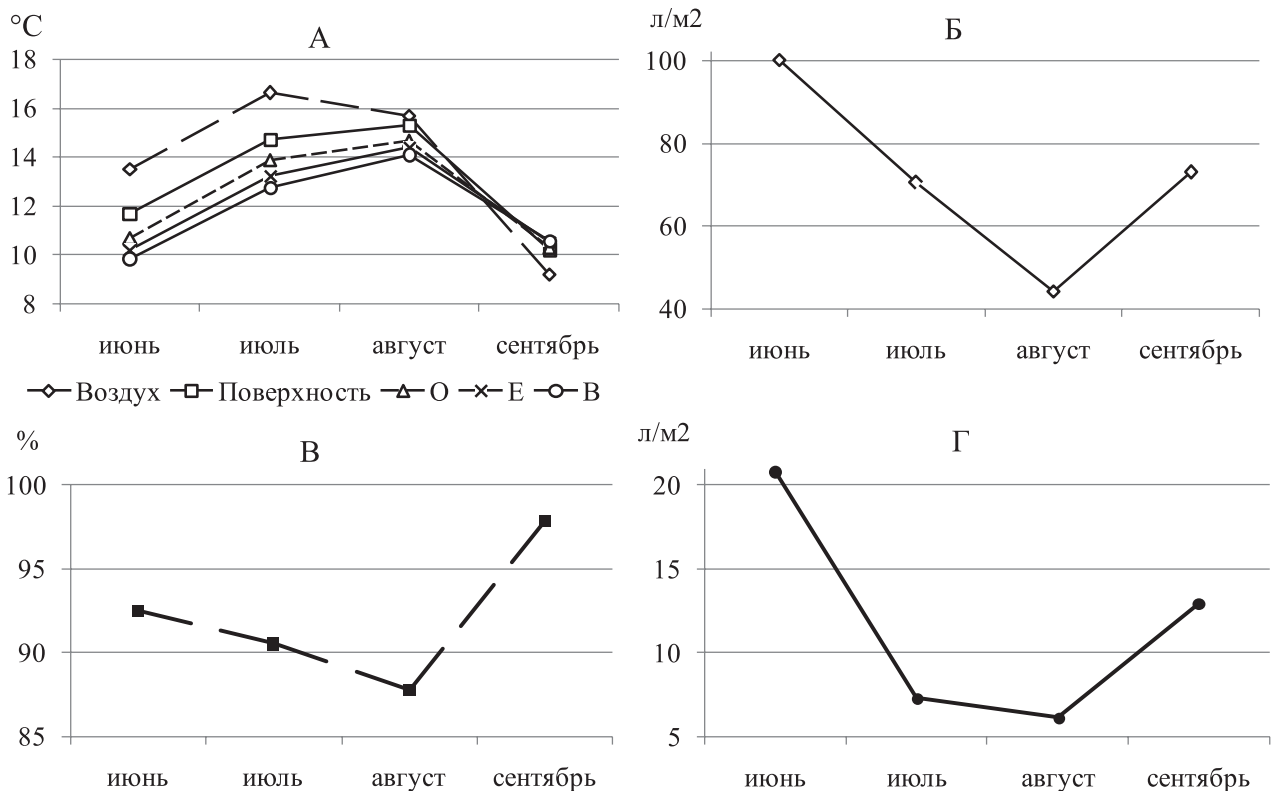


Рис. 1. Гидротермические условия сосняка брусничного (среднемесячные значения):

А – температура воздуха, поверхности, горизонтов почвы О, Е, В (°С); Б – количество осадков (л/м²); В – относительная влажность воздуха (%); Г – сток лизиметрических вод из подстилки (л/м²)

Fig. 1. Hydrothermal conditions in a cowberry pine stand (mean monthly values):

А – temperature of the air, surface, soil horizons О, Е, В (°С); Б – precipitation (l·m⁻²); В – relative air humidity (%); Г – percolation from the forest floor (l·m⁻²)

боры образцов в каждой из них проводились ежемесячно в пятикратной повторности в течение вегетационного периода и после зимнего периода. Температура воздуха и почвы, а также влажность воздуха измерялись датчиками iButton DS1923#F5: температура и относительная влажность воздуха на высоте 2 м (периодичность 1 час), температура нижней части лесной подстилки, горизонтов Е и верхней (5 см) части горизонта В (периодичность 30 мин). Измерение pH выполнялось потенциометрическим методом. Определение общего С в почве проводилось методом Тюрина, N – методом Кьельдаля, подвижных соединений Р и К – методом Кирсанова [Теория..., 2006]. Содержание целлюлозы определяли методом Кюршнера и Хоффера, лигнина – методом Класона в модификации Комарова, содержание экстрагированных этиловым спиртом веществ – гравиметрическим методом [Оболенская и др., 1965; Гелес, 2001] (анализ выполнен в аналитической лаборатории ИЛ КарНЦ РАН). Сбор осадков проводился в 8-кратной повторности вне кронового пространства, диаметр воронок

200 мм. Сбор почвенных вод осуществлялся в каждой из четырех микрогруппировок растительности лизиметрическим методом на границе горизонтов О и Е, диаметр собирающей воронки 200 мм.

Результаты и обсуждение

В период исследования максимальная среднемесячная температура воздуха наблюдалась в июле (16,6 °С), минимальная – в сентябре (9,2 °С) (рис. 1).

Средняя температура подстилки была наиболее низкой в июне (10,7 °С) и сентябре (10,3 °С), максимальной – в августе (13,9 °С).

За время эксперимента максимальное количество осадков отмечено в июне (100 л/м²), минимальное – в августе (44 л/м²), при pH = 5,4 ± 0,2. Количество лизиметрических вод, собранных под подстилкой, колебалось от 21 л/м² в июне до 6 л/м² в августе. Их pH в среднем составлял 5,9 ± 0,25. В общем виде взаимосвязь разложения органического вещества от температуры и влажности име-

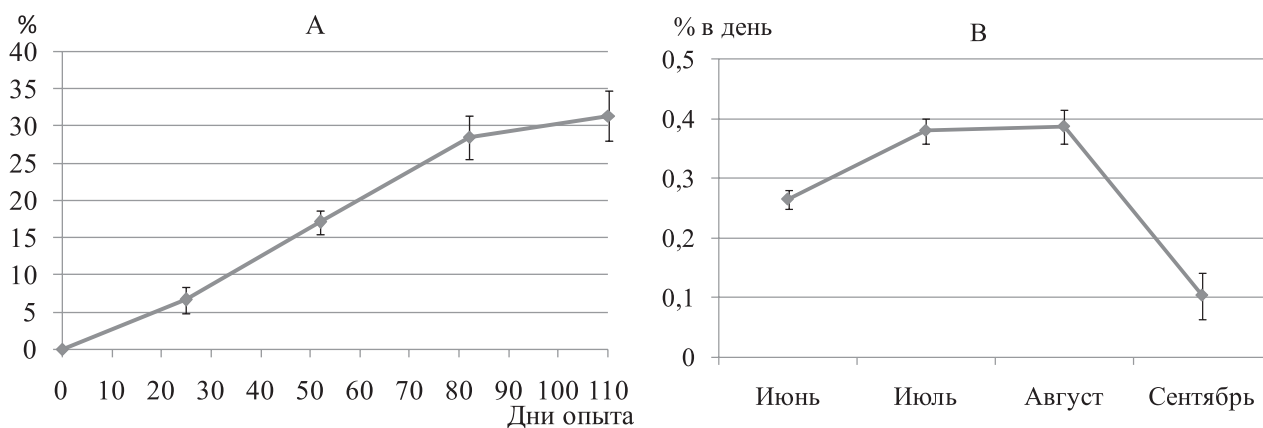


Рис. 2. Разложение хвои в сосняке брусничном:

A – потеря массы (%); B – среднемесячная скорость потери массы (% в день)

Fig. 2. Needle litter decomposition in a cowberry pine stand:

A – total mass loss (%); B – monthly average mass loss rate (% per day)

ет куполообразную форму с оптимумами для температуры (около 30°) и влажности (60–80 % от полной влагоемкости) [Кононова, 1963], таким образом, можно заключить, что в рамках нашего эксперимента условия значительно отличались от оптимальных.

Потеря массы хвои по отношению к начальной за 110 дней первого года опыта в среднем достигло $31,36 \pm 3,32$ %. Поскольку периоды между отборами, несмотря на привязку к календарным месяцам, имели различия по количеству дней, для оценки скорости потери массы хвои за период ввели размерность среднемесячной потери массы в день. Таким образом, скорость потери массы хвои за период (месяц) рассчитывалась путем деления разницы между начальной и конечной величиной потери массы хвои за данный период на количество дней между измерениями. Среднемесячная скорость потери массы хвои в июне, июле, августе и сентябре составила 0,26; 0,38; 0,39 и 0,1 % в сутки соответственно (рис. 2).

Анализ показал, что скорость потери массы хвои довольно слабо коррелирует со среднемесячным количеством осадков (–0,42), сильно – с количеством лизиметрических вод, прошедших через лесную подстилку (–0,72), и температурой в нижней части подстилки (0,87), горизонте Е (0,83), горизонте В (0,76) и очень сильно коррелирует со среднемесячной относительной влажностью воздуха (–0,97) и температурой воздуха (0,99), температурой на поверхности почвы (0,97). Как и ожидалось, самое значительное влияние на разложение хвои оказывают параметры, в наибольшей степени влияющие на температуру и влажность подстилки.

Изучение особенностей разложения хвои в разных микрогруппировках напочвенной растительности за первые три месяца эксперимента показало незначительные различия, в пределах стандартного отклонения. Наибольшие различия наблюдаются в конце вегетационного периода (110 дней опыта), когда потеря массы хвои в лишайниковой парцелле (28,6 %) значительно меньше, чем в брусничной (33,6 %) и черничной (32,0 %). Анализ показал, что в процессе разложения сосновой хвои доля содержания в ней лигнина относительно исходной увеличивается примерно на 2 % во всех парцеллах, кроме лишайниковой, где не происходит значимых изменений (табл. 1).

Доля целлюлозы в разлагающейся хвое во всех парцеллах, напротив, значимо не изменяется, за исключением лишайниковой, в которой происходит увеличение на 1 % относительно исходного значения. Содержание экстрактивных веществ снизилось на 11–12 % относительно исходного значения во всех парцеллах без значимых различий. Основная тенденция согласуется с выводами команды исследователей [McTiernan et al., 2003], которые утверждают, что содержание лигнина в хвое сосны показывает значительный рост при разложении до 20 % общей потери массы. Французские исследователи [Coûteaux et al., 1998] утверждают, что повышение доли труднорастворимых компонентов в начальных стадиях разложения можно объяснить сохранностью клеточной структуры и повышенной по сравнению с более поздними стадиями концентрацией токсичных фенольных соединений, ингибирующих микробиотическую активность.

Таблица 1. Химический состав хвои сосны в подстилках микрогруппировок напочвенной растительности в конце вегетационного периода (110 дней опыта)

Table 1. Chemical composition of pine needles in ground vegetation microgroups in the end of the first growing season (110 days of the experiment)

Микрогруппировка напочвенной растительности Microgroup	экстрактивные вещества, % extractives, %	целлюлоза, % cellulose, %	лигнин, % lignin, %
Зеленомошная Moss	16,5 ± 0,89	22,33 ± 0,39	36,81 ± 0,57
Брусничная Cowberry	14,94 ± 1,11	22,08 ± 0,41	37,04 ± 0,68
Лишайниковая Lichen	16,29 ± 0,77	23,64 ± 0,43	34,25 ± 0,71
Черничная Bilberry	15,72 ± 0,82	22,44 ± 0,26	37 ± 0,52
Хвоя до разложения Needles before decomposition	27,24 ± 0,41	22,61 ± 0,12	34,79 ± 0,32

Таблица 2. Химический состав подстилок в различных микрогруппировках напочвенной растительности сосняка брусничного

Table 2. Chemical composition of litters in ground vegetation microgroups of a cowberry pine stand

Горизонт Horizon	Мощность Depth см cm	pH		K ₂ O	P ₂ O ₅	C	N	C/N
		H ₂ O	KCl	мг/кг mg/kg	мг/100 г mg/100 g	%	%	
Зеленомошная Moss								
OL	0–1	4,47	3,17	1226,24	29,29	49,09	0,90	55,27
OF	1–2,5	4,39	3,39	892,23	20,05	49,66	1,11	44,85
OH	2,5–3	4,11	3,03	688,42	10,16	39,35	0,86	45,99
Лишайниковая Lichen								
OL	0–1	4,38	3,25	925,44	15,96	50,13	1,02	50,23
OF	1–2	4,22	3,30	996,33	19,41	47,55	1,17	40,81
OH	2–2,5 (3)	4,51	3,35	342,35	5,97	14,26	0,42	37,76
Брусничная Cowberry								
OL	0–3	4,35	3,19	1727,70	39,44	46,84	0,85	57,79
OF	3–5	4,32	3,11	977,93	14,68	43,55	0,83	54,06
OH	5–6	4,25	3,01	512,91	55,99	24,49	0,44	55,84
Черничная Bilberry								
OL	0–2	4,58	3,32	1721,56	48,97	51,07	0,98	52,46
OF	2–5	4,04	3,54	1519,13	35,98	50,99	1,00	51,34
OH	5–6 (8)	4,08	3,66	962,69	23,66	28,98	0,51	55,57

Отличия в химическом составе подстилок в большей степени проявляются в горизонте OH, который в лишайниковой подстилке наиболее беден углеродом и подвижными формами фосфора и калия по сравнению с аналогичными горизонтами других микрогруппировок (табл. 2).

Температурный режим в подстилках микрогруппировок напочвенной растительности различается. На протяжении трех летних месяцев наиболее низкой была температура подстилки в черничной парцелле, что, вероят-

но, связано с большей мощностью подстилки (6–8 см) по сравнению с остальными, а также с затенением, которое создает густорастущая черника. Наиболее высокой была температура подстилки в лишайниковой парцелле, что, по-видимому, является следствием низкой мощности подстилки (2,5–3 см). Температура подстилок во всех микрогруппировках выравнивается в сентябре, составляя около 10,3 °C (рис. 3).

Количество лизиметрических вод, стекающих из подстилки, зависит от ее влагоудер-

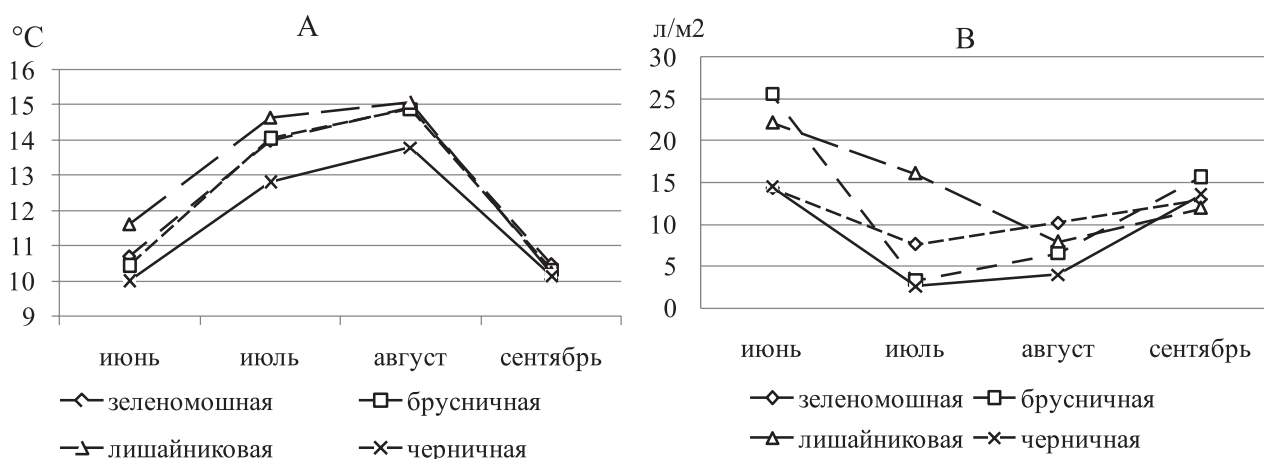


Рис. 3. Гидротермические условия в подстилках микрогруппировок напочвенной растительности сосняка брусничного:

А – среднемесячная температура подстилок (°С); Б – сток лизиметрических вод из подстилки (л/м²)

Fig. 3. Hydrothermal conditions in the forest floor in ground vegetation microgroups in a cowberry pine stand:

А – mean monthly forest floor temperature (°С); Б – percolation from the forest floor (l*m⁻²)

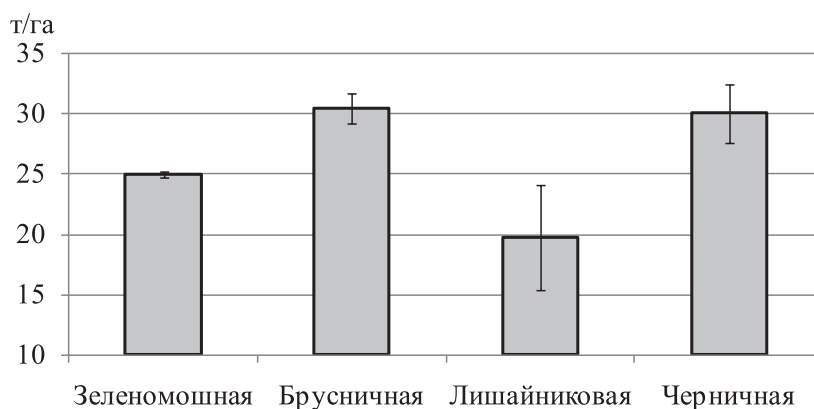


Рис. 4. Запас подстилок различных микрогруппировок напочвенной растительности в сосняке брусничном (т/га)

Fig. 4. Litter fund in different ground vegetation microgroups of cowberry pine stand (t*ha⁻¹)

живающих свойств. Удержание осадков, сток лизиметрических вод и транспирация определяют влажность подстилки и, соответственно, влияют на разложение опада. Значительное снижение температуры в сентябре уменьшает транспирацию и увеличивает вклад осадков и лизиметрического стока во влажность подстилки. В различных микрогруппировках напочвенной растительности количество лизиметрического стока из подстилки в сентябре практически выравнивается. Запас подстилки в лишайниковой парцелле значительно ниже, чем в остальных (рис. 4), соответственно, при равном количестве влаги, остающейся в подстилке различных микрогруппировок, подстилка лишайниковой парцеллы будет более влажной, особенно в условиях пониженной транспирации. Количество осадков в сентябре несколько возрастает по сравнению с июлем

и августом, что, вероятно, приводит к длительному переувлажнению лишайниковой подстилки и является причиной замедленного разложения хвои.

После холодного периода октябрь–май (335 дней опыта) отклонения в величинах степени разложения в различных парцеллах становятся незначительными и практически нивелируются (рис. 5).

Благодаря снежному покрову высотой 40–80 см температура подстилки в зимний период не опускалась ниже –2,2 °С и промерзание подстилки было незначительным. Во время этого периода биологическая активность практически отсутствует, уступая место абиотическим процессам. Таким образом, внутри существующего биоценоза влияние биотического (фитогенного) фактора перекрывается воздействием абиотических

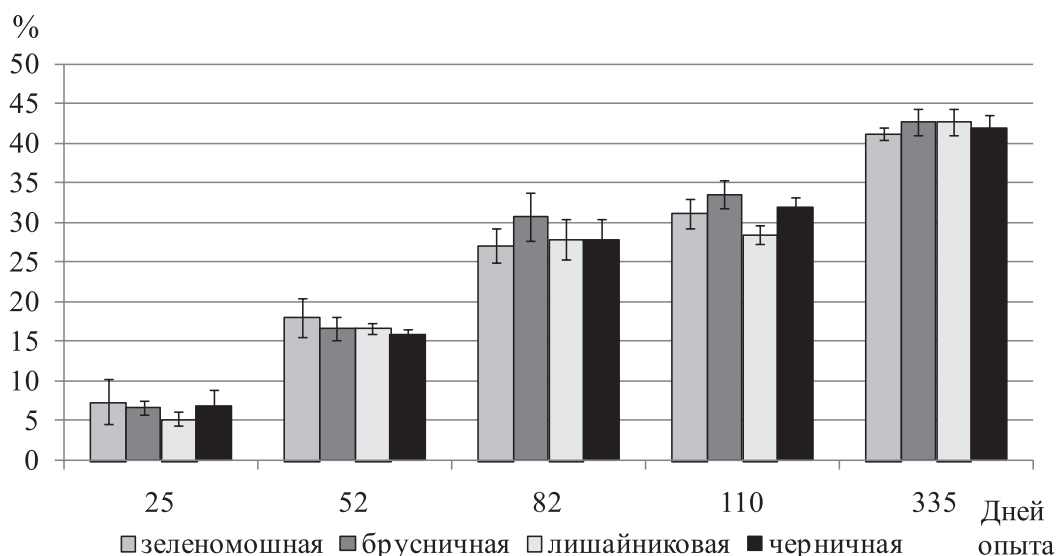


Рис. 5. Разложение хвои в различных микрогруппировках напочвенной растительности (%)

Fig. 5. Needle litter decomposition in different ground vegetation microgroups (%)

факторов, влияющих на начальное разложение хвои.

В среднем после холодного периода потеря массы хвои достигла $42,16 \pm 0,02$ %. Этот показатель довольно близко соответствует результатам разложения хвои, полученным за годовой цикл в шведском [Berg, Ekbohm, 1991], французском [Coûteaux et al., 1998] и российском [Германова и др., 2012] экспериментах.

Заключение

За время эксперимента разложение хвои в сосняке брусничном в среднетаежной подзоне составило $31,36 \pm 3,32$ % за вегетационный период (110 дней) и $42,16 \pm 0,02$ % за почти годовой цикл (335 дней). Анализ гидротермических показателей в воздухе, подстилке и почве показал, что изменения в скорости потери массы хвои сильно коррелируют как с температурой подстилки, так и с параметрами, тесно взаимосвязанными с гидротермическими параметрами подстилки – температура и влажность воздуха, E и B горизонтов почвы, с количеством лизиметрических вод, прошедших через подстилку. Небольшое влияние парцеллярной структуры биоценоза на разложение хвои прослеживается только в конце вегетационного периода в лишайниковой парцелле, что, видимо, обусловлено сезонным переувлажнением ее подстилки. В течение зимнего периода различия в разложении хвои в микрогруппировках напочвенной растительности исчезают под действием абиотических факторов.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Литература

- Александрова Л. Н. Органическое вещество почв и процессы его трансформации. Л.: Наука, 1980. 288 с.
- Артемьева З. С. Органическое вещество и гранулометрическая система почвы. М.: ГЕОС, 2010. 240 с.
- Гелес И. С. Древесная биомасса и основы экологически приемлемых технологий ее химико-механической переработки. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 382 с.
- 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.
- Германова Н. И., Медведева М. В., Мамай А. В. Динамика разложения листового опада в среднетаежных насаждениях Карелии // Изв. высших учебных заведений. Лесной журнал. 2012. № 1. С. 24–32.
- Загуральская Л. М. Динамика микробиологических параметров минерализации органического вещества в почвах сосновых лесов Карелии // Лесоведение. 2000. № 2. С. 8–13.
- Кононова М. М. Органическое вещество почвы. М.: АН СССР, 1963. 314 с.
- Оболенская А. В., Щеголев В. П., Аким Г. Л., Аким Э. Л. Практические работы по химии древесины и целлюлозы. М.: Лесн. пром-ть, 1965. 412 с.
- Семенов В. М., Когут Б. М. Почвенное органическое вещество. М.: ГЕОС, 2015. 238 с.

Теория и практика химического анализа почв / Ред. Л. А. Воробьева. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.

Тулина А., Семенов В. Оценка чувствительности минерализуемого пула почвенного органического вещества к изменению температуры и влажности // Почвоведение. 2015. № 8. С. 952–952.

Ушакова Г. И. Влияние экологических условий на скорость и характер разложения лесной подстилки (Кольский полуостров) // Почвоведение. 2000. № 8. С. 1009–1015.

Шеин Е. В., Милановский Е. Ю. Органическое вещество и структура почвы: учение В. Р. Вильямса и современность // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2014. № 1. С. 42–51.

Berg B., Ågren G. I. Decomposition of needle litter and its organic chemical components: theory and field experiments. Long-term decomposition in a Scots pine forest. III // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62, no. 12. P. 2880–2888. doi: 10.1139/b84-384

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. VII // Can. J. Bot. 1991. Vol. 69, no. 7. P. 1449–1456. doi: 10.1139/b91-187

Berg B., McClaugherty C. Plant litter. Springer, 2003. 341 p.

Cotrufo M. E., Miller M., Zeller B. Litter Decomposition // Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2000. P. 276–296. doi: 10.1007/978-3-642-57219-7_13

Coûteaux M. M., McTiernan K. B., Berg B., Szuberla D., Dardenne P., Bottner P. Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles at different stages of decomposition // Soil Biol. Biochem. 1998. Vol. 30, no. 5. P. 583–595. doi: 10.1016/S0038-0717(97)00169-7

Coûteaux M.-M., Bottner P., Berg B. Litter decomposition, climate and litter quality // Trends Ecol. Evol. 1995. No. 2(10). P. 63–66. doi: 10.1016/S0169-5347(00)88978-8

Johansson M.-B. The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests // Forestry: An International Journal of Forest Research. 1995. Vol. 68, no. 1. P. 49–62. doi: 10.1093/forestry/68.1.49

McTiernan K. B., Coûteaux M.-M., Berg B., Berg M. P., Calvo de Anta R., Gallardo A., Kratz W., Piussi P., Remacle J., Virzo de Santo A. Changes in chemical composition of *Pinus sylvestris* needle litter during decomposition along a European coniferous forest climatic transect // Soil Biol. Biochem. 2003. Vol. 35, no. 6. P. 801–812. doi: 10.1016/S0038-0717(03)00107-X

Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates // Ecology. 1978. No. 3(59). P. 465–472. doi: 10.2307/1936576

Millar C. Decomposition of coniferous leaf litter // Biology of plant litter decomposition. 1974. Vol. 1. P. 105–128.

Petersen H., Luxton M. A Comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes // Oikos. 1982. No. 3(39). P. 288–388. doi: 10.2307/3544689

Poinsot-Balaguer N., Racon L., Sadaka N., Le Petit J. Effects of tannin compounds on two species of Collembola // Eur. J. Soil Biol. (France). 1993. Vol. 29, no. 1. P. 13–16.

Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics // Soil Till. Res. 2004. Vol. 79, no. 1. P. 7–31. doi: 10.1016/j.still.2004.03.008

Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M. Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in ecology. Oxford: Blackwell Scientific, 1979. Vol. 5. 372 p.

Takeda H. A 5 year study of litter decomposition processes in a *Chamaecyparis obtusa* Endl. forest // Ecol. Res. 1995. Vol. 10, no. 1. P. 95–104. doi: 10.1007/BF02347659

Talbot J. M., Yelle D. J., Nowick J., Treseder K. K. Litter decay rates are determined by lignin chemistry // Biogeochemistry. 2012. Vol. 108, no. 1–3. P. 279–295. doi: 10.1007/s10533-011-9599-6

Tisdall J. M., Oades J. M. Organic matter and water-stable aggregates in soils // J. Soil Sci. 1982. Vol. 33, no. 2. P. 141–163. doi: 10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x

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? // Ecol. Lett. 2009. Vol. 12, no. 1. P. 45–56. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01259.x

Weidenhamer J. D., Macias F. A., Fischer N. H., Williamson G. B. Just how insoluble are monoterpenes? // J. Chem. Ecol. 1993. Vol. 19, no. 8. P. 1799–1807. doi: 10.1007/BF00982309

Поступила в редакцию 06.09.2019

References

Aleksandrova L. N. Organicheskoe veshchestvo pochv i protsessy ego transformatsii [Organic matter of soils and processes of its transformation]. Leningrad: Nauka, 1980. 288 p.

Artem'eva Z. S. Organicheskoe veshchestvo i granulometricheskaya sistema pochvy [Soil organic matter and particle size distribution]. Moscow: GEOS, 2010. 240 p.

Geles I. S. Drevesnaya biomassa i osnovy ekologicheski priemlemykh tekhnologii ee khimiko-mekhanicheskoi pererabotki [Wood biomass and fundamentals of environmentally acceptable technologies of its chemi-mechanical pulping]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2001. 382 p.

Germanova N. I. Skorost' razlozheniya rastitel'nogo opada v lesnykh nasazhdeniyakh zapovednika "Kivach" [Rates of plant litter decomposition in forest stands of the Kivach Strict Nature Reserve]. *Ekologo-geokhim. i biol. zakonmernosti pochvoobrazovaniya v taezhnykh lesnykh ekosistemakh* [Ecological-geochemical

and biol. patterns of soil formation in taiga forest ecosystems]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2009. P. 68–87.

Germanova N. I., Medvedeva M. V., Mamai A. V. Dinamika razlozheniya listovogo opada v srednetaezhnykh nasazhdeniyakh Karelii [Temporal pattern of leaf litter decomposition in middle taiga forests of Karelia]. *Izv. vysshikh ucheb. zavedenii. Lesnoi zhurn.* [The Bull. of Higher Educ. Institutions. Forestry J.]. 2012. No. 1. P. 24–32.

Kononova M. M. Organicheskoe veshchestvo pochvy [Organic matter of soil]. Moscow: AN SSSR, 1963. 314 p.

Obolenskaya A. V., Shchegolev V. P., Akim G. L., Akim E. L. Prakticheskie raboty po khimii drevesiny i tsellyulozy [Practical works in wood and cellulose chemistry]. Moscow: Lesn. prom-st', 1965. 412 p.

Shein E. V., Milanovskii E. Yu. Organicheskoe veshchestvo i struktura pochvy: uchenie V. R. Vil'yamsa i sovremennost' [Soil organic matter and structure: W. R. Williams' theses and state-of-the-art]. *Izv. Timiryazevskoi sel'skokhoz. akad.* [Izvestiya of Timiryazev Agricultural Acad. (TAA)]. 2014. No. 1. P. 42–51.

Semenov V. M., Kogut B. M. Pochvennoe organicheskoe veshchestvo [Soil organic matter]. Moscow: GEOS, 2015. 238 p.

Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochvy [Theory and practice of chemical analysis of soils]. Ed. L. A. Vorob'eva. Moscow: GEOS, 2006. 400 p.

Tulina A., Semenov V. Otsenka chuvstvitel'nosti mineralizuemogo pula pochvennogo organicheskogo veshchestva k izmeneniyu temperatury i vlazhnosti [Assessment of the sensitivity of the mineralizable soil organic matter pool to temperature and moisture variations]. *Eur. Soil Sci.* 2015. No. 8. P. 952–952.

Ushakova G. I. Vliyaniye ekologicheskikh uslovii na skorost' i kharakter razlozheniya lesnoi podstilki (Kol'skii poluostrov) [Effects of ecological conditions on the rate and characteristics of forest floor decomposition (Kola Peninsula)]. *Eur. Soil Sci.* 2000. No. 8. P. 1009–1015.

Zagural'skaya L. M. Dinamika mikrobiologicheskikh parametrov mineralizatsii organicheskogo veshchestva v pochvakh sosnovykh lesov Karelii [Dynamic pattern of the microbiological parameters of organic matter mineralization in soils of pine forests in Karelia]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2000. No. 2. P. 8–13.

Berg B., Ågren G. I. Decomposition of needle litter and its organic chemical components: theory and field experiments. Long-term decomposition in a Scots pine forest. III. *Can. J. Bot.* 1984. Vol. 62, no. 12. P. 2880–2888. doi: 10.1139/b84-384

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. VII. *Can. J. Bot.* 1991. Vol. 69, no. 7. P. 1449–1456. doi: 10.1139/b91-187

Berg B., McClaugherty C. Plant litter. Springer, 2003. 341 p.

Cotrufu M. E., Miller M., Zeller B. Litter Decomposition. *Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2000. P. 276–296. doi: 10.1007/978-3-642-57219-7_13

Coûteaux M. M., McTiernan K. B., Berg B., Szuberla D., Dardenne P., Bottner P. Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles

at different stages of decomposition. *Soil Biol. Biochem.* 1998. Vol. 30, no. 5. P. 583–595. doi: 10.1016/S0038-0717(97)00169-7

Coûteaux M.-M., Bottner P., Berg B. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends Ecol. Evol.* 1995. No. 2(10). P. 63–66. doi: 10.1016/S0169-5347(00)88978-8

Johansson M.-B. The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research*. 1995. Vol. 68, no. 1. P. 49–62. doi: 10.1093/forestry/68.1.49

McTiernan K. B., Coûteaux M.-M., Berg B., Berg M. P., Calvo de Anta R., Gallardo A., Kratz W., Piussi P., Remacle J., Virzo de Santo A. Changes in chemical composition of *Pinus sylvestris* needle litter during decomposition along a European coniferous forest climatic transect. *Soil Biol. Biochem.* 2003. Vol. 35, no. 6. P. 801–812. doi: 10.1016/S0038-0717(03)00107-X

Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*. 1978. No. 3(59). P. 465–472. doi: 10.2307/1936576

Millar C. Decomposition of coniferous leaf litter. *Biology of plant litter decomposition*. 1974. Vol. 1. P. 105–128.

Petersen H., Luxton M. A Comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*. 1982. No. 3(39). P. 288–388. doi: 10.2307/3544689

Poinsot-Balaguer N., Racon L., Sadaka N., Le Petit J. Effects of tannin compounds on two species of *Collembola*. *Eur. J. Soil Biol. (France)*. 1993. Vol. 29, no. 1. P. 13–16.

Six J., Bossuyt H., Degryze S., Deneff K. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Till. Res.* 2004. Vol. 79, no. 1. P. 7–31. doi: 10.1016/j.still.2004.03.008

Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M. Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in ecology*. Oxford: Blackwell Scientific, 1979. Vol. 5. 372 p.

Takeda H. A 5 year study of litter decomposition processes in a *Chamaecyparis obtusa* Endl. Forest. *Ecol. Res.* 1995. Vol. 10, no. 1. P. 95–104. doi: 10.1007/BF02347659

Talbot J. M., Yelle D. J., Nowick J., Treseder K. K. Litter decay rates are determined by lignin chemistry. *Biogeochemistry*. 2012. Vol. 108, no. 1–3. P. 279–295. doi: 10.1007/s10533-011-9599-6

Tisdall J. M., Oades J. M. Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.* 1982. Vol. 33, no. 2. P. 141–163. doi: 10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x

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? *Ecol. Lett.* 2009. Vol. 12, no. 1. P. 45–56. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01259.x

Weidenhamer J. D., Macias F. A., Fischer N. H., Williamson G. B. Just how insoluble are monoterpenes? *J. Chem. Ecol.* 1993. Vol. 19, no. 8. P. 1799–1807. doi: 10.1007/BF00982309

Received September 06, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:**Солодовников Антон Николаевич**

научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: solod@krc.karelia.ru

CONTRIBUTOR:**Solodovnikov, Anton**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: solod@krc.karelia.ru