

УДК 574.4.631.4.

ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКОЙ РОЛИ ПОПУЛЯЦИИ ЛОСЯ (*Alces alces* L.) НА ЦИКЛЫ АЗОТА И УГЛЕРОДА В ЕЛОВО-БЕРЕЗОВОМ ЛЕСУ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

© 2022 г. С. М. Разгулин®

Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Одинцовский район Московской обл., 143030 Россия

®E-mail: root@ilan.ras.ru

Поступила в редакцию 25.12.2020 г.

После доработки 01.09.2021 г.

Принята к публикации 01.09.2021 г.

На протяжении двух лет были исследованы результаты 25-летней изоляции участка елово-березового леса в Ярославской области (6Е4Б, 100 лет, I класс бонитета) от присутствия лося. Установлено, что продуктивность нетто-минерализации соединений азота в горизонте почвы 0–12 см, измеренная с мая по октябрь в полевых условиях была выше на неогороженной площади, чем на огороженной, составляя соответственно 15 ± 0.4 и 10.4 ± 0.5 г N/m². Продукция эмиссии диоксида углерода из почвы за этот же период на неогороженном участке была ниже (319 ± 47 г C/m²), чем на огороженном (552 ± 82 г C/m²). На 1 г C-CO₂ в почве изолированного участка минерализуется 19 мг азота, а на контрольной площади 47 мг. Присутствие лося изменяло распределение концентраций аммония в верхнем горизонте почвы участков (0–4 см) с нормального в изолированном варианте на логнормальное в контроле.

Ключевые слова: нетто-минерализация соединений азота, аммонификация, нитрификация, эмиссия CO₂ из почвы, лось, южная тайга

DOI: 10.31857/S1026347022030131

Животные принимают участие в циклах основных биогенных элементов экосистем в качестве консументов различных порядков, однако их роль в этих процессах остается недостаточно исследованной. Различается и уровень изученности роли животных в круговоротах различных элементов. В цикле углерода влияние животных оформлено в виде биосферной концепции (Schmitz *et al.*, 2014), в то время как в цикле азота их роль показана для отдельных процессов в отдельных экосистемах (Hobbs, 1996). В бореальных лесах наиболее изучена трофическая роль копытных – оленя и лося, которые селективно поедая одни виды (тополь, иву, осину, рябину) отдают преимущества другим, не представляющим трофического интереса видам, иногда через сложные конкурентные отношения (Смирнов, 1987; Persson *et al.*, 2000; Goetsch *et al.*, 2011; Jensen *et al.*, 2011; Mc Garvey *et al.*, 2013; Murrey, 2013; Burkea *et al.*, 2019).

В ряде работ исследуется влияние копытных-дендрофагов на физико-химические свойства почвы (Pastor *et al.*, 1993; Jensen *et al.*, 2011; Burkea *et al.*, 2019).

В лесах умеренного пояса ключевая роль в биосферном круговороте принадлежит азоту, дефицит которого сдерживает продуктивность лесных фито-

ценозов. Наиболее продуктивным процессом азотного цикла служит минерализация соединений азота в почве микроорганизмами, сложным образом связанная с ростом фитосенеса, функционированием микоризных комплексов растений, азотфиксацией, атмосферной эмиссией азота, почвенной фауной, позвоночными животными, а также с газообразными и инфильтрационными потерями (Sponseller *et al.*, 2016). Этот процесс, занимающий центральное место в азотном цикле, хорошо изучен в лесах Северной Америки и на некоторых территориях Западной Европы (Разгулин, 2008, 2017; Chapman *et al.*, 2013).

В России с бесконечным разнообразием лесных почв и колоссальной площадью насаждений нетто-минерализация соединений азота, измеренная в условиях “*in situ*”, представлена единичными работами (Разгулин, 2017) и, в целом, практически не изучена.

В подзоне южной тайги Европейской России в работах К.А. Смирнова (Смирнов, 1987, 2007, 2017; Смирнов, Судницына, 2003) показано, что роль копытных-дендрофагов определяется плотностью популяции и величиной трофической нагрузки на фитоценозы. При усилении пищевого пресса прямое и косвенное влияние копытных

может затрагивать все уровни экосистемы – от почвы до верхнего яруса. Это ведет к структурным изменениям фитоценоза и перераспределению потока вещества и энергии в экосистеме. Несмотря на обилие работ, посвященных лосю, эта сторона его жизнедеятельности мало изучена и в лесных экосистемах отражено лишь в немногих исследованиях (Pastor *et al.*, 1993; Persson *et al.*, 2009; Popma, Nadelhoffer, 2020).

В данной работе оценивается влияние популяции лося на: содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$) и форм азота в почве; продуктивность нетто-минерализации соединений азота в почве и продукцию диоксида углерода. Возможны стимуляция, подавление или отсутствие влияния животного на эти процессы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Рыбинском районе Ярославской области. Экспериментальный участок располагался на склоне р. Нахта в хорошо дренированном елово-березовом лесу (состав древостоя 6Е4Б, 100 лет, I класс бонитета, полнота 0.7). В подросте ель (*Picea abies*) высотой до 8 м, немного осины (*Populus tremula*). В подлеске рябина *Sorbus aucuparia*, жимолость (*Lonicera xilosteuum*), крушина (*Frangula alnus*), лещина (*Corylus avellana*), красная смородина (*Ribes rubrum*). Напочвенный покров очень разнообразный, представлен звездчаткой дубравной (*Stellaria nemorum*), копытнем европейским (*Asarum europaeum*), кислицей (*Oxalis acetosella*), бором развесистым (*Milium effusum*), фиалкой удивительной (*Viola mirabilis*). В целом, насчитывается более 40 видов растений, отнесенных к неморальной и бореальной группам и группе видов вторичных лесов (Смирнов, Судницына, 2003).

Почва дерново-среднеподзолистая, легкосуглинистая. Выражена подстилка (A_0), мощностью 1 см. Ниже до глубины 15 см залегает серовато-черный гумусовый горизонт (A_1). Далее идет элювиальная часть профиля рыжих и палевых тонов (A_2), на глубине 70–80 см подстилающаяся моренным суглинком.

В 1992 г. часть территории размером 15×30 м была огорожена забором со столбами высотой 2.5 м и 5 рядами проволоки через 0.4 м, что исключало проникновение лося за ограждение. Смежный участок такой же площади был контрольным, без ограждения.

В 2017–2018 гг. на обоих участках с мая по октябрь одновременно измеряли:

1) нетто-минерализацию соединений азота в двух горизонтах почвы A_0 – A_1 (0–4 см) и A_1 (4–12 см) методом инкубации проб без растений. Пробы помещали в пакеты из капроновой сетки и экспони-

ровали в условиях “*in situ*” в почвенном профиле, в течение 27–30 сут в 8-кратной повторности для каждого горизонта. Пробы располагали в шахматном порядке от вершины до подножия склона, охватывая всю пробную площадь. Накопление азота рассчитывали как разность между произведением массы горизонта на 1 м^2 и содержанием элемента в конце и начале экспозиции (Разгулин, 2009);

2) эмиссию аммиака методом изолированных камер площадью 60 см^2 в 10-кратной повторности, используя принцип поглощения микроколичеств этого газа серной кислотой через 10–13 суток (Разгулин, Степанов, 2009);

3) эмиссию диоксида углерода в 4 изолированных камерах ($40 \times 40 \times 10 \text{ см}$) с врезанными в почву до глубины 15–20 см стальными рамами. Пробы воздуха отбирали в вакуумированные флаконы в 3-кратной повторности через 10–13 дней в течение сезона. За каждый год выполнено 5 измерений процесса минерализации азота и 9 измерений эмиссии аммиака и углекислого газа;

4) опад в пяти опадоуловителях, размером $1.5 \times 0.9 \text{ м}$, с трехкратным отбором содержимого с августа по ноябрь.

После экспозиции в лаборатории из проб удаляли крупные (более 1 мм в диаметре) включения. Затем пробы из верхнего горизонта сепарировали на ситах 5 и 3 мм, а образцы из нижнего – на ситах 3 и 2 мм. Пробы перемешивали, помещали в полиэтиленовые пакеты и хранили в холодильнике при 4°C . Для определения обменного аммония пробы почвы, эквивалентные 4 г сухого веса для верхнего горизонта и 8 г для нижнего экстрагировали в течение суток 100 мл 2%-ного раствора хлорида калия с добавлением 1 капли толуола. Затем суспензию 1 ч взбалтывали на ротаторе, центрифугировали, фильтровали и определяли аммоний методом диффузионно-изотермической дистилляции аммиака во всех повторностях. Содержание нитратов измеряли в водной вытяжке восстановлением до нитритов на омедненном кадмии и их определением с реактивом Грисса (Разгулин, 2009). Азот нитратов определяли в смешанной пробе из 8 составляющих.

Содержание углекислого газа измеряли на газоанализаторе с поглотителями Реберга, оттитровывая избыток гидрата окиси бария соляной кислотой. В качестве газа-носителя использовали аргон (Разгулин, 2017).

В почве, листьях рябины и опавшей хвое 1 раз за вегетацию в 4 повторностях определяли органический углерод методом потери при прокаливании и общий азот методом Кьельдаля.

Объемную массу горизонтов A_0 – A_1 и A_1 измеряли в 8 повторностях.

В табл. 1 и табл. 2 содержание форм углерода и азота в почве, а также количество опада отнесены

Таблица 1. Среднесезонное содержание минерального азота, органических углерода и азота в горизонтах почвы неогороженного и огороженного участков

Параметр	Горизонт	Год	
		2017	2018
NH ₄ ⁺ , мг N/100 г	A ₀ -A ₁ , Но	6.28 ± 0.86	4.82 ± 0.65
		5.78 ± 0.87	4.7 ± 0.26
	A ₁ , О	1.72 ± 0.13	1.22 ± 0.11
		1.44 ± 0.27	1.02 ± 0.14
NO ₃ ⁻ , мг N/100 г	A ₀ -A ₁ , Но	0.46 ± 0.08	0.71 ± 0.08
		0.26 ± 0.06	0.74 ± 0.11
	A ₁ , Но	0.30 ± 0.07*	0.58 ± 0.12
		0.09 ± 0.02	0.29 ± 0.06
Содержание C _{орг} , %	A ₀ -A ₁ , Но	10 ± 0.3	9.3 ± 0.4
		11.3 ± 0.3	9.1 ± 0.3
	A ₁ , Но	3.3 ± 0.1	3.2 ± 0.2
		3.5 ± 0.1	3.1 ± 0.2
Содержание N _{общ} , %	A ₀ -A ₁ , Но	0.53 ± 0.05	0.50 ± 0.05
		0.62 ± 0.06	0.42 ± 0.06
	A ₁ , Но	0.15 ± 0.01	0.15 ± 0.01
		0.17 ± 0.01	0.16 ± 0.01

Примечание. Здесь и табл. 2 – различия между (Но) и (О) достоверны * при $p < 0.1$; ** при $p < 0.05$.

к сухому весу и представлены в виде средних и их ошибки. Минерализованный азот и продукция диоксида углерода за период исследования приведены в виде суммы и ее ошибки. Распределение концентраций аммония и активности аммонификации в почве, а также значений эмиссии углекислого газа рассчитывали по данным двух лет измерений. Статистические расчеты выполнены с помощью программы “Statistika 10”*.

В табл.3 приведены средние за 2 года значения активности минерализации азота в мг N/100г почвы/сут (Am) и эффективности процесса, когда активность выражается на единицу C_{орг} (мг N/гC/сут, N_c) и N_{общ} (мг N/гN/сут, N_n) почвы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Среднесезонное содержание форм минерального азота в почве участков в большинстве случаев не различалось между собой. Только в 2017 г. в горизонте A₁ в почве огороженного участка нитратов было достоверно меньше (при $p < 0.1$), чем на контрольном участке. Межгодовые различия в содержании аммонийного азота в верхнем и нижнем горизонтах почвы в вариантах эксперимента были невелики, а для нитратов значительны, от 1.5 до 3 раз (табл. 1).

Не получено существенных различий между участками по содержанию C_{орг} и N_{общ} в почве –

эти показатели оказались довольно стабильными как в эксперименте, так и по годам исследований (табл. 1).

Отсутствие различий в химическом составе почвы экспериментальных и контрольных участков отмечалось и ранее в широколиственных и смешанных лесах США и Канады с высокой (14–40 голов на 1000 га) и низкой (2–4 головы на 1000 га) численностью копытных. Животные не влияли на содержание Na, K, Ca, Mg, емкость поглощающего комплекса, общих C, N, P и аммония в почве (Pastor *et al.*, 1993; Ellis, Leroux, 2017; Burkea *et al.*, 2019).

Только в смешанном лесу (США, штат Мичиган) с высокой численностью оленей (130–830 голов на 1000 га) присутствие животных увеличивало емкость поглощающего комплекса и содержание K и Mg в почве. Однако не было различий в содержании минерального и общего азота, а концентрации C_{орг} в почве были ниже, чем на изолированном участке (Jensen *et al.*, 2011).

Таким образом, даже в условиях длительной изоляции (от 12 до 37 лет) не получено подтверждения однозначного действия копытных на химический состав почвы.

Не было достоверных различий в объемной массе почвы, составлявшей в верхнем горизонте на неогороженном и огороженном участках $0.585 \pm$

Таблица 2. Продуктивность аммонификации (Аф) и нитрификации (Нф), количество минерализованного азота (Нм), эмиссия аммиака (Эа), продукция диоксида углерода и опад в почве неогороженного (Но) и огороженного (О) участков

Параметр	Горизонт почвы		Год	
			2017	2018
Аф, г N/м ²	А ₀ -А ₁ ,	Но	6.0 ± 0.3	5.4 ± 0.7**
		О	5.9 ± 0.2	1.9 ± 0.7
	А ₁ ,	Но	3.4 ± 0.3**	3.5 ± 0.5
		О	2.3 ± 0.2	4.5 ± 0.6
Нф, г N/м ²	А ₀ -А ₁ ,	Но	2.3 ± 0.03**	2.8 ± 0.1**
		О	1.1 ± 0.04	1.8 ± 0.2
	А ₁ ,	Но	2.9 ± 0.07**	3.8 ± 0.4**
		О	1.3 ± 0.06	2.5 ± 0.24
Нм, г N/м ²	Весь профиль	Но	14.7 ± 0.4**	15.5 ± 1**
		О	10.6 ± 0.5	10.7 ± 1
Эа, мг N/м ²		Но	3.9 ± 1.5	1 ± 0.2
		О	2.4 ± 0.2	0.6 ± 0.2
Продукция СО ₂ , г С/м ²		Но	357 ± 53**	281 ± 40
		О	729 ± 100	375 ± 56
Опад, г/м ²		Но	194 ± 11	183 ± 14
		О	193 ± 11	199 ± 11

± 0.07 и 0.673 ± 0.05 г/см³ и 1.08 ± 0.04 г/см³ в нижней части профиля на обоих участках. Отсутствие различий в значениях объемной массы почвы в вариантах эксперимента было отмечено и ранее (Burkea *et al.*, 2019).

В 2017 г. продуктивность аммонификации на неогороженном участке в горизонтах А₀–А₁ и А₁ составляла 6 ± 0.3 и 3.4 ± 0.3 , а нитрификации – 2.3 ± 0.03 и 2.9 ± 0.07 г N/м² соответственно. Всего было минерализовано 14.6 ± 0.4 г N/м², вклад нитрификации был равен 5.2 ± 0.07 г N/м², или 35% (табл. 2).

В почве изолированного варианта в этих же горизонтах аммонифицировалось 5.9 ± 0.5 и 2.3 ± 0.2 г N/м², а нитрифицировалось 1.1 ± 0.04 г N/м² и 1.3 ± 0.06 г N/м². Общая сумма была равна 10.6 ± 0.5 г N/м², вклад нитрификации составлял 22%.

В 2018 г. на неогороженном участке в верхнем и нижнем горизонтах почвы было аммонифицировано 5.4 ± 0.7 и 3.5 ± 0.5 г N/м², а нитрификация составляла 2.8 ± 0.1 и 3.8 ± 0.4 г N/м². Общее количество минерализованного азота было равно 15.5 ± 1 г N/м², с вкладом нитрификации, равным 42%.

В верхнем и нижнем горизонтах почвы изолированной площади аммонифицировалось 1.7 ± 0.7 и 4.5 ± 0.6 г N/м², нитрификация составляла 1.8 ± 0.2 и 2.5 ± 0.2 г N/м². В итоге минерализовалось 10.5 ± 1 г N/м², нитрификация составляла 40%.

Межгодовые изменения минерализации соединений азота в почве насаждения были незначительны на контроле и достигали 2–3 раз в верхнем горизонте почвы экспериментального участка (табл. 2).

Таким образом, средняя за 2 года продуктивность аммонификации на неогороженном участке в горизонтах А₀–А₁ и А₁ составляла 5.7 ± 0.3 и 3.4 ± 0.3 , а нитрификации – 2.5 ± 0.03 и 3.3 ± 0.07 г N/м² соответственно.

В почве изолированного варианта в этих же горизонтах аммонифицировалось 3.8 ± 0.5 и 3.4 ± 0.2 г N/м² и нитрифицировалось 1.4 ± 0.04 и 1.8 ± 0.06 г N/м². Всего в почвенном профиле контрольного и экспериментального участков было минерализовано 15 ± 0.4 и 10.4 ± 0.5 г N/м², соответственно. Указанное различие достоверно при $P < 0.05$. Снижение продуктивности процесса на изолированной площади обеспечило уменьшение аммонификации в горизонте А₀–А₁ в 1.5

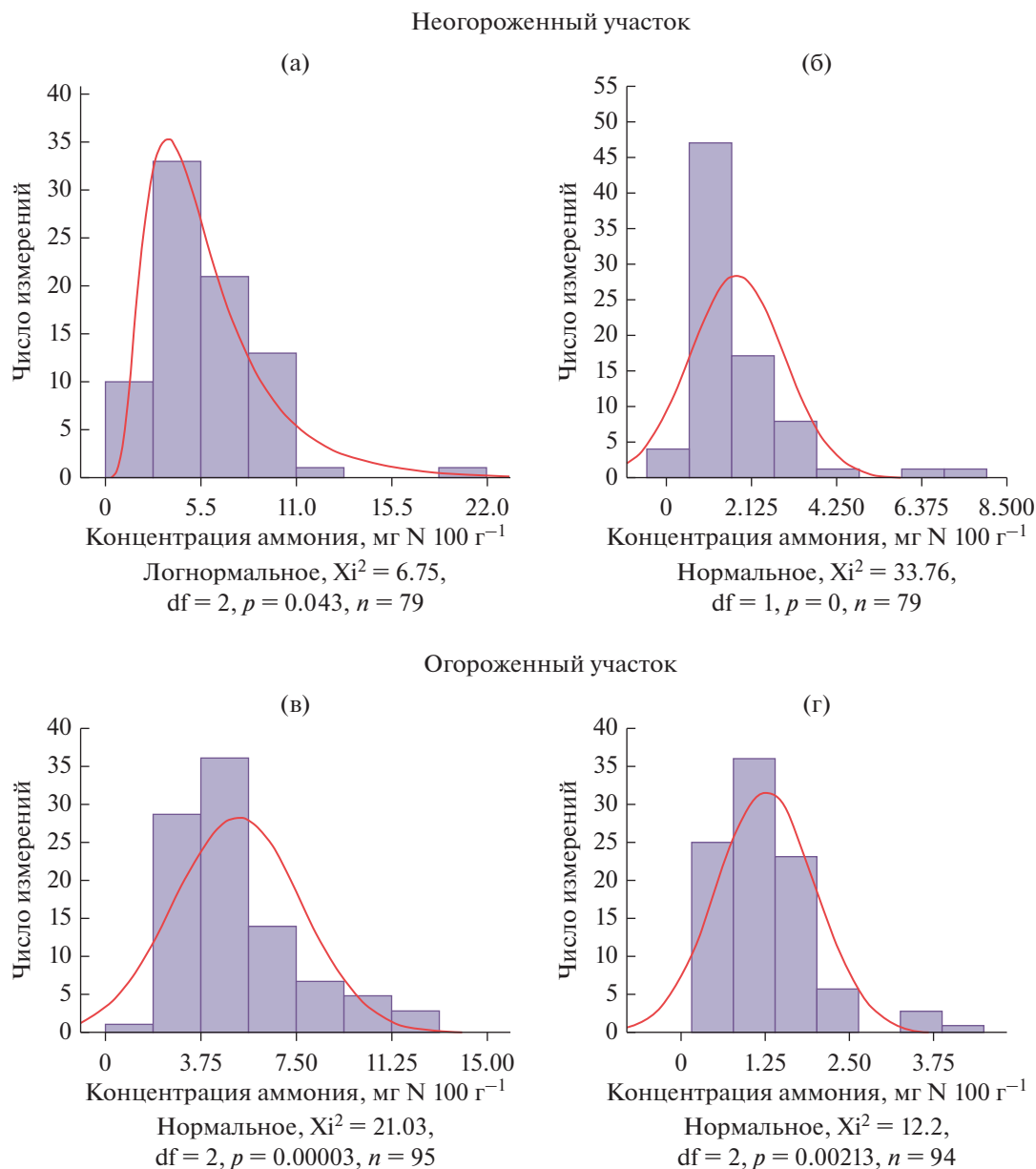


Рис. 1. Диаграммы распределения концентраций аммония в горизонтах почвы елово-березового леса. (а) – горизонт A_0-A_1 , (б) – горизонт A_1 .

раза и снижение во всем профиле нитрифицированного азота в 1.7 раза по сравнению с неогороженным участком. От запасов $N_{\text{общ}}$ в верхнем и нижнем горизонтах почвы нетто-минерализованный азот составлял 7 и 5.3% на неогороженном участке и 3.7% в обоих горизонтах в изолированном варианте.

При движении вниз по профилю почвы активность минерализации азота (A_m) закономерно снижается, но эффективность процесса (N_c и N_n) в обоих горизонтах почвы контрольной площади была близка, что отмечалось и ранее на участках с низким трофическим влиянием лося (Разгулин,

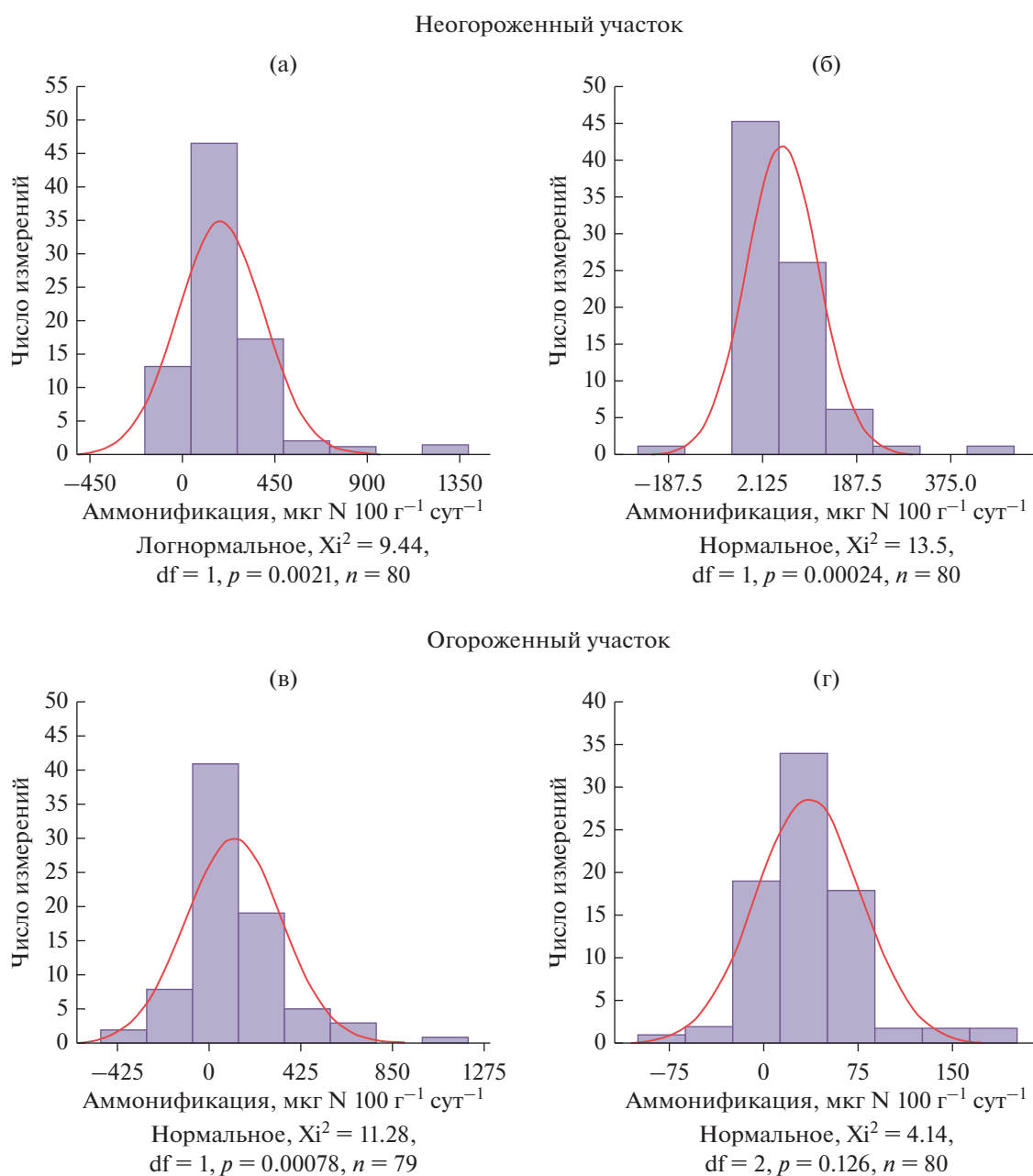
2017). Присутствие лося привело к увеличению эффективности минерализации азота (N_c) в верхнем горизонте почвы экспериментального участка в 1.4 раза по сравнению с нижним (табл. 3).

Суммарные потери аммиака за период исследования в 2017 и 2018 гг. составили 3.9 ± 1.5 и 2.4 ± 0.2 мг N/м² на неогороженном участке и 1 ± 0.2 и 0.6 ± 0.2 мг N/м² на изолированной площади. За оба года исследований эти показатели было выше на неогороженном участке, но эти различия были недостоверны (табл. 2).

Таблица 3. Среднесезонная активность (A_m) и эффективность (N_c и N_n) минерализации азота в горизонтах почвы неогороженного и огороженного участков

Участок. Горизонт почвы	A_m , мг N/100г/сут	N_c , мг N/гC/сут	N_n , мг N/гN/сут
НО, A_0-A_1	$0.25 \pm 0.04^*$	0.026 ± 0.004	0.49 ± 0.08
A_1	0.059 ± 0.01	0.018 ± 0.001	0.39 ± 0.06
О, A_0-A_1	0.168 ± 0.06	0.016 ± 0.006	0.32 ± 0.12
A_1	0.053 ± 0.006	0.016 ± 0.002	0.33 ± 0.04

Примечание. * Приведены средние значения и их средноквадратическое отклонение.

**Рис. 2.** Диаграммы распределения активности аммонификации в горизонтах почвы елово-березового леса. (а) – горизонт A_0-A_1 , (б) – горизонт A_1 .

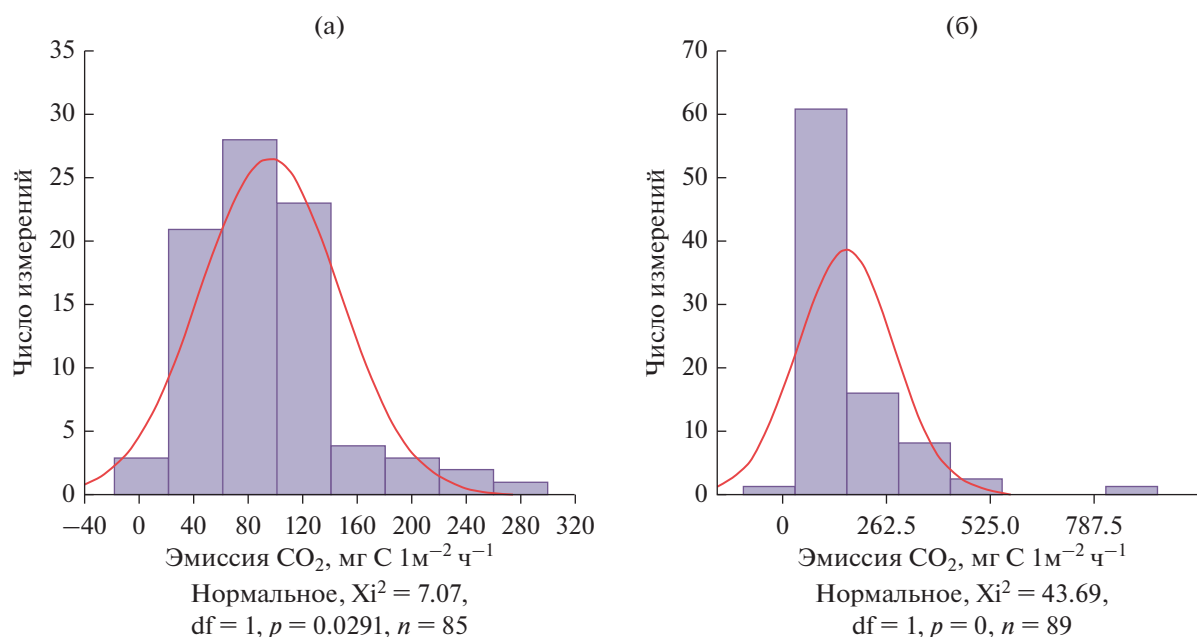


Рис. 3. Диаграммы распределения значений эмиссии диоксида углерода из почвы елово-березового леса. (а) – неогороженный участок. (б) – огороженный участок.

Продукция диоксида углерода из почвы насаждения в оба года исследований была выше на огороженном участке, но достоверно различалась только в 2017 г. (табл. 2).

Расчет гистограмм распределения содержания аммония, активности аммонификации в горизонтах почвы насаждения и значений эмиссии диоксида углерода показали в большинстве вариантов нормальное распределение указанных величин (рис. 1, рис. 2, рис. 3). Однако присутствие лося изменяет распределение содержания аммония в верхнем горизонте почвы с нормального на огороженном участке на логнормальное на контрольной площади (рис. 1). В распределении значений эмиссии углекислого газа на огороженном участке хорошо выражена левая асимметрия, содержащая в классе значений 0–131 мг С/м²/ч 70% всех данных и отсутствующая на графике неогороженной площади (рис. 3).

Проведенные исследования показали, что увеличение минерализации азота сопровождается уменьшением продукции диоксида углерода на контрольном участке (табл. 2), что противоречило результатам исследования экологического ряда южно-таежных березняков, где увеличение нетто-минерализации азота за вегетацию соответствовало увеличению продукции диоксида углерода как показателя деструкционных процессов почвы (Разгулин, 2017).

Снижение респираторной активности почвы на 24–56% под действием выпаса копытных отмечалось в бореальных лесах и другими авторами

(Persson *et al.*, 2009). С другой стороны, потенциальная минерализация углерода и азота почвы была выше в присутствии лося, но эти различия не были достоверны (Pastor *et al.*, 1993). Не различалась и скорость разложения подстилки в смешанном лесу (Канада, остров Ньюфаундленд) в вариантах эксперимента с огораживанием (Ellis, Leroux, 2017).

Полагали, что “моча и фекальные массы копытных могут быть достаточно сильными факторами, чтобы перевесить снижение качества органического вещества почвы” (Stark, 2002) и стимулировать азотный цикл (Hobbs, 1996). В олиготрофных тундрах Финляндии малая численность оленей ограничивала циклы С и N. Увеличение интенсивности выпаса стимулировало минерализацию С и N как в олиготрофных, так и эвтрофных условиях (Stark, 2002). Увеличение нетто-минерализации азота при снижении дыхательной активности почвы под действием выпаса копытных ранее отмечали в саваннах Африки и ландшафтах Йеллоустонского национального парка США (Hobbs, 1996; Stark, 2002). Однако повторные исследования почвы семиаридных прерий парка не показали однозначного действия копытных на азотный цикл, включая gross-минерализацию элемента (Verchot *et al.*, 2002).

Достоверные различия в продуктивности нетто-минерализации азота в лесных почвах проявляются только при высокой численности животных. Так, в широколиственном лесу (США, штат Мичиган) плотность популяции лося в 34 и

46 голов на 1000 га снижала количество минерализованного азота в горизонте почвы 0–10 см в 2 раза, по сравнению с огороженным участком с 45–46 до 22–28 кг N/га. На участках с плотностью популяции лося 14 голов на 1000 га различия в продуктивности процесса отсутствовали. В изоляции участки находились 30 лет. Селективным поеданием лиственных пород лось оставляет конкурентное преимущество хвойным видам. В подстилке увеличивается содержание целлюлозы и сокращается лиственный опад, что снижает деструкцию растительной массы и минерализацию азота (Pastor *et al.*, 1993). В олиготрофных лесах Скандинавии выпас северного оленя и лося не оказывал однозначного действия на минерализацию азота. Были отмечены как стимуляция процесса, так и отсутствие какого-либо эффекта (Stark, 2002). В лесах умеренной зоны выпас оленей увеличивал минерализацию азота в ландшафтах с богатыми почвами и снижал этот показатель в бедных элементами питания экотопах. Эмиссия диоксида углерода, наоборот, уменьшалась в богатых почвах и возрастала на участках с бедными элементами питания (Porta, Nadelhoffer, 2020). Вероятно, проблема влияния копытных на азотный и углеродный циклы осложняется бесконечным разнообразием лесных экосистем и требует дальнейших исследований.

В настоящем исследовании получено однозначное снижение продуктивности нетто-минерализации соединений азота в почве под действием лося с низкой плотностью популяции в 3 головы на 1000 га (Смирнов, 2007). По данным Persson с соавт. (Persson *et al.*, 2000), один взрослый лось выделяет 40 кг азота в год, что в нашем варианте составляет 0.012 г N/m²/год. Реальное поступление азота в почву будет еще меньше, так как скорость разложения лосиных “шариков”, составляющих 40% общих выделений азота (Persson *et al.*, 2000) крайне низка – 0.65% N в год (Pastor *et al.*, 1993).

С другой стороны, численность лосей остается весьма приближенной, а контрольный участок, тем не менее, получал дополнительный азот в течение 25 лет, что могло стимулировать азотный цикл. Также известно, что экспериментальная обрезка саженцев березы в условиях мезокозма, имитирующая влияние копытных, снижала надземную и подземную биомассу саженцев, но увеличивала минерализацию азота почвы, по сравнению с контролем (Carline, Bardgett, 2005).

На исследуемых участках рябина была преобладающим видом, составляющим более 50% надземной биомассы подлеска (Смирнов, Судницына, 2003). В неизолированном варианте ее высота не превышала 1.7 м с плоской, воронковидной кроной, регулярно объедаемой лосем. Листья имели

черную кайму, листовая масса была ниже, чем на огороженной площади, в 2.3 раза (Смирнов, 2007). На экспериментальном участке рябина образовала сомкнутый ярус высотой 5–6 м с густой, хорошо облиственной кроной. На неогороженной площади трофические травмы кроны снижали продукцию фотосинтеза и ограничивали количество корневых экссудатов, поступающих в почву (Stark, 2002), что снижало эктомикоризацию тонких корней (Rossow *et al.*, 1997) и вызывало депрессию респираторной функции почвы (Stark, 2002), но, возможно, стимулировало минерализацию соединений азота почвы (Carline, Bardgett, 2005).

В 1999 г. количество опада на контрольном и изолированном участках составляло 191 и 249 г/м². Увеличение произошло за счет хвойного опада, вклад которого был равен 42 и 102 г/м² соответственно (Смирнов, Судницына, 2003). В 2017–2018 гг. количество опада было одинаковым на обоих участках и близким к данным 1999 г. – 193 г/м² (табл. 2). Возможно, на изолированном участке береза обогнала ель, и количество хвойного опада уменьшилось, но общая продуктивность фитонозов не изменилась и вероятно, была близка на обоих участках. Несмотря на различия в минерализации азота почвы, содержание общего азота в зеленых листьях рябины было одинаковым на обоих участках (1.65 ± 0.06%), как и в опавшей хвое (0.97 ± 0.05%), что отмечалось и ранее для листового и хвойного опада (Смирнов, Судницына, 2003).

Влияние крупных копытных на химический состав растений, количество и качество опада в лесных экосистемах остается неоднозначным. На контрольных участках смешанного леса с присутствием лося количество опада и содержание общих форм C, N, P в листовом опаде было меньше, чем в эксперименте (Ellis, Leroux, 2017). В одних исследованиях копытные–дендрофаги не изменяли содержание N_{общ} в листьях деревьев (Pastor *et al.*, 1993), в других (с очень высокой плотностью популяции) уменьшали его (Jensen *et al.*, 2011).

Одновременное измерение минерализации азота и эмиссии диоксида углерода из почвы дает возможность приблизительно оценить взаимодействие деструкционных параметров и минерализации азота. Использование эмиссии углекислого газа из почвы как показателя деструкционных процессов встречает методические затруднения и неопределенности. В данном исследовании врезка в почву стальных рам на глубину 15–20 см перерезает корни деревьев и кустарников, что приближает поток газа к базальному дыханию, однако при этом ликвидируются ризосферные эффекты, развивающиеся на поверхности корней.

В среднегодовых значениях продукция углекислого газа составляет 319 ± 47 и 552 ± 82 г С/м² в контрольном и изолированном вариантах, а среднегодовая продуктивность минерализации соединений равна 15.0 г N/м² на контрольном участке и 10.4 г N/м² и эксперименте. Получаем, что на 1 г С-СО₂ в почве изолированного участка минерализуется (Nm: С-СО₂) 19 мг азота, а в почве контрольного участка в 2.5 раза больше — 47 мг. Несмотря на это, продуктивность фитоценозов на огороженном и неогороженном участках была близка.

Таким образом, 25-летняя изоляция не привела к однозначным изменениям в содержании органического углерода, минерального и общего азота в почве участков.

Присутствие лося увеличивает количество минерализованного азота почвы в 1.5 раза по сравнению с огороженным участком, в основном за счет увеличения вклада аммонификации в верхнем горизонте почвы и нитрифицированного азота во всем профиле.

Присутствие лося приводит к возрастанию доли минерализованного азота от запасов N_{общ} почвы от 3.7% во всем профиле изолированной площади до 7 и 5.3% в верхнем и нижнем горизонте неизолированного варианта.

В среднегодовых значениях продукция эмиссии диоксида углерода на огороженной площади была в 1.7 раза выше, чем на контроле.

Трофическая роль лося повышает эффективность минерализации азота в верхнем горизонте почвы по сравнению с нижним на экспериментальном участке, при равном значении этих показателей на контрольной площади.

Популяция лося изменяла распределение содержания аммония в верхнем горизонте почвы участков с нормального в изолированном варианте на логнормальное на неогороженной площади.

Благодарности. Автор выражает признательность Н.М. Шиховой (Институт физики Земли им. О.Ю. Шмидта РАН) за помощь в статистической обработке данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Разгулин С.М. Минерализация азота в почвах бореальных лесов // Лесоведение. 2008. № 4. С. 57–62.
- Разгулин С. М. Полевой метод измерения минерализации азота в лесных почвах // Почвоведение. 2009. № 11. С. 1341–1344.
- Разгулин С.М. Цикл азота в экосистемах березовых лесов южной тайги европейской части России. Автореф. дис. ... д. б. н. 03.02.08. М.: 2017. 40 с.
- Разгулин С.М., Степанов А.Л. Эмиссия аммиака из дерново-подзолистой почвы под разными фитоценозами // Почвоведение. 2009. № 7. С. 853–856.
- Смирнов К.А. Роль лося в биоценозах южной тайги. М.: Наука, 1987. 113 с.
- Смирнов К.А. Закономерности формирования подроста и подлеска в южно-таежном ельнике при разной трофической нагрузке лося // Лесоведение. 2007. № 3. С. 52–58.
- Смирнов К.А. Трофическая деятельность лося как фактор формирования лесных экосистем южной тайги. Комплексные стационарные исследования в лесах южной тайги (Памяти М.В. Рубцова) М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. С. 189–209.
- Смирнов К.А., Судницына Т.Н. Изменение структурных и физико-химических параметров экосистемы ельника под влиянием лося (*Alces alces* L.) // Экология. 2003. № 3. С. 194–199.
- Burkea D., Carrino-Kyker S., Hokea A., Steven Cassidyb S., Bialic-Murphy L., Kalisz S. Deer and invasive plant removal alters mycorrhizal fungal communities and soil chemistry: evidence from a long-term field experiment // Soil Biol. Biochem. 2019. V. 128. P. 13–21.
- Carline K., Bardgett R. Changes in tree growth resulting from simulated browsing have limited effects on soil biological properties // Soil Biol. Biochem. 2005. V. 37. P. 2306–2314.
- Chapman L., McNulty S., Sun G., Zhang Y. Net nitrogen mineralization in natural ecosystems across the conterminous US // Intern. J. Geoscience. 2013. V. 4. P. 1300–1312.
- Ellis M., Leroux S. Moose directly slow plant regeneration but have limited indirect effects on soil stoichiometry and litter decomposition rates in disturbed maritime boreal forests // Fun. Ecology. 2017. V. 31. P. 790–801.
- Goetsch C., Wigg J., Royo A., Ristau T., Carson I P. Chronic over browsing and biodiversity collapse in a forest overstorey in Pennsylvania: results from a 60 year-old deer exclusion plot // J. Torrey Botan. Society. 2011. V. 138(2). P. 220–224.
- Hobbs T. Modification of ecosystems by ungulates // J. Wildlife Management, 1996. V. 60. № 4. P. 695–713.
- Jensen N., Webster C., Witt J., Grant J. Ungulate winter habitat selection as a driver of herbaceous-layer heterogeneity in a northern temperate forests // Ecosphere. 2011. V. 2(6). Article 67. P. 1–15.
- McGarvey J., Bourg N., Jonathan R., Thompson J., McShea W., Shen X. Effects of twenty years of deer exclusion on woody vegetation at three life-history stages in a mid-atlantic temperate deciduous forest // Northeastern naturalist. 2013. V. 20(3). P. 451–468.
- Murray B.D. Spatial and temporal patterns in ungulate-ecosystem interactions/ dissertation, michigan technological university, 2013. 123 p.
- Pastor J., Dewey B., Naiman R., McInnes P., Cohen Y. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of isle royale National park // Ecology. 1993. V. 74. P. 467–480.

- Persson I.-L., Danel K., Bergström R. Disturbance by large herbivores in boreal forests with special reference to moose // *Ann. Zool. Fennici*. 2000. V. 37. P. 251–263.
- Persson I.-L., Nilsson M., Pastor J., Erikson T., Bergström R., Danell K. Depression of belowground respiration rates at simulated high moose population densities in boreal forests // *Ecology*. 2009. V. 90. P. 2724–2733.
- Popma J., Nadelhoffer K. Deer browsing effects on temperate forest soil nitrogen cycling shift from positive to negative across fertility gradients // *Can. J. For. Res.* 2020. V. 50. P. 1281–1288.
- Rossow J., Bryant J., Kiellán K. Effects of above-ground browsing by mammals on mycorrhizal infection in an early successional taiga ecosystem // *Oecologia*. 1997. V. 110. P. 94–98.
- Schmitz O., Raymond P., Estes J., Werner A., Kurz W. Holtgrieve G., Ritchie M., Schindler D., Spivak A., Wilson R., Bradford M., Christensen V., Deegan L., Smetacek V., Vanni M., Wilmers C. Animating the carbon cycle // *Ecosystems*. 2014. V. 17. P. 344–359.
- Sponseller R., Gundale M., Futter M., Ring E., Nordin A., Nacholm T., Laudon H. Nitrogen dynamics in managed boreal forests: recent advances and future research directions // *Ambio*. 2016. V. 45 (Suppl. 2). S. 175–181.
- Stark S. Reindeer grazing and soil nutrient cycling in boreal and tundra ecosystems. / Department of Biology, University of Oulu, P.O. Box 3000, FIN-90014 University of Oulu, Finland. 2002. 31 p.
- Verchot L., Groffman P., Frank D. Landscape versus ungulate control of gross mineralization and gross nitrification in semi-arid grassland of Yellowstone National park // *Soil. Biol. Biochem.* 2002. V. 34. P. 1691–1699.

Influence of the Trophic Role of the Moose Population (*Alces alces* L.) on Nitrogen and Carbon Cycles in the Spruce-Birch Forest of the Southern Taiga

S. M. Razgulin[#]

Institute of Forest Science RAS, st. Sovetskaya, 21, p. Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Region, 143030 Russia

[#]*e-mail: root@ilan.ras.ru*

For two years the results of 25-year isolation of a spruce-birch forest in the Yaroslavl region (6E4B, 100 years, quality class I) from the presence of elk were studied. It was found that the productivity of net mineralization of nitrogen compounds in the soil horizon of 0–12 cm, measured from May to October under field conditions, was higher on an unfenced area than on a fenced area, amounting to 15 ± 0.4 and 10.4 ± 0.5 g N/m², respectively. The production of carbon dioxide emissions from the soil over the same period in the unenclosed area was lower (319 ± 47 g C/m²) than in the fenced area (552 ± 82 g C/m²). For 1 g of C-CO₂, 19 mg of nitrogen is mineralized in the soil of an isolated area, and 47 mg in the control area. The presence of elk changed the distribution of ammonium concentrations in the upper soil horizon of the plots (0–4 cm) from normal in the isolated variant to lognormal in the control.

Keywords: net mineralization of nitrogen compounds, ammonification, nitrification, CO₂ emission from soil, elk, southern taiga