

УДК 579.64:631.46

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВ В ФИТОГЕННОМ ПОЛЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ КАРЕЛИИ¹

© 2022 г. Е. В. Мошкина^а*, О. Н. Бахмет^б, М. В. Медведева^а, А. Ю. Карпечко^а, А. В. Мамай^а^аИнститут леса КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, Республика Карелия, 185910 Россия^бФедеральный исследовательский центр “Карельский научный центр Российской академии наук”, ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, Республика Карелия, 185910 Россия

*E-mail: lena_moshkina@mail.ru

Поступила в редакцию 09.11.2021 г.

После доработки 24.01.2022 г.

Принята к публикации 06.04.2022 г.

В 2017–2020 гг. в среднетаежной подзоне Карелии в сосняке брусничном исследована биологическая активность подзола иллювиально-железистого песчаного в различных зонах фитогенного поля дерева (ФПД) и факторов, на нее влияющих. В ФПД выделяли три функциональные зоны: “ствол”, “крона”, “окно”. Запасы лесной подстилки (ЗЛП) в приствольной зоне и под кроной деревьев варьировали от 27.69 до 78.34 т/га, в межкрупном пространстве в среднем составляли 27.69 т/га. Варьирование ЗЛП, обусловленное влиянием ФПД, составляло 15–37%. Годовое поступление опада было максимальным в подкрупном пространстве (2.47–2.49 т/га), а минимальным – в “окне” (2.37 т/га). Время оборачиваемости лесной подстилки составило 15–16 лет. Установлено, что крона нивелирует суточный и сезонный температурный режим почвы, снижая максимальные и увеличивая минимальные значения температуры верхнего слоя почвы. Сезонная динамика эмиссии CO₂ из почвы на 41–56% определялась температурой почвы на глубине 10 см. Относительная влажность почвы (Wп) была максимальной в осенне-весенний период и составляла на глубине 0–5 см 65–77%, на глубине 5–15 см – 20–24%. В летние месяцы Wп снижалась до 50–65% на глубине 0–5 см, до 10–15% на – 5–15 см. В зависимости от сочетания погодных условий и сезонной динамики потоков CO₂ из почвы в сосняке брусничном годовые эмиссии в разных зонах ФПД отличались в 1.5 раза и составляли в окне – 5.6 ± 0.7, у ствола – 8.5 ± 0.9, под кроной – 7.7 ± 0.9 т С/га в год. Вклад дыхания корней в общее дыхание почв составил 24–45%, при этом условия зон ФПД значимо не влияли на плотность размещения микориз на корнях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Тенденция более высоких показателей микробиологической активности почв прослеживается в приствольной и подкрупной зоне дерева. Наибольшую численность имеют микроорганизмы, использующие органические формы азота. Численность комплекса целлюлозоразрушающих микроорганизмов низкая, что определяет заторможенность процессов деструкции органического вещества и формирование лесных подстилок. Основным экологическим фактором, влияющим на скорость деструкционных процессов и величину почвенных потоков CO₂ в сосняке брусничном, является зона ФПД. Сезонная динамика почвенной эмиссии CO₂ детерминируется температурой воздуха и почвы. В результате кластерного анализа, проведенного на основе изучаемых свойств, были получены два кластера. Один из них включал функциональную зону “окно”, другой – “ствол” и “крона”.

Ключевые слова: подзол, среднетаежный сосняк, зоны фитогенного поля дерева, экофизиологические показатели биотической компоненты почв, эмиссия CO₂ из почвы, пространственно-временной аспект.

DOI: 10.31857/S0024114822040076

Древесные растения, являясь эдификаторами лесных экосистем, напрямую и опосредованно воздействуют на различные компоненты биогеоценоза, в том числе определяют свойства почвы, включая ее микробиологические характеристики (Gersper, Holowaychuk, 1970; Boettcher, Kalisz, 1990;

Liski, 1995). Кроме того, колебательные движения деревьев создают вихревые потоки, которые являются одним из условий формирования фитогенного поля. В пределах фитогенного поля можно выделить три функциональные зоны: “ствол” – приствольное повышение, “крона” – подкрупное пространство, “окно” – межкрупное пространство, которые хорошо индицируются по мощности лесной подстилки и количеству ее за-

¹ Предоставленный материал получен при выполнении государственного задания ИЛ КарНЦ РАН.

пасов, а также по показателям кислотности, плотности почв, содержания гумуса в верхней части почвенного профиля. Микробиологические показатели также могут отражать условия функционирования различных зон фитогенного поля дерева. Кроны деревьев по-разному влияют на распределение атмосферных осадков, а также поступающих из выпадений элементов минерального питания и загрязнителей на территории леса, что также сказывается на свойствах почв (Карпачевский и др., 1998; Арчегова, Кузнецова, 2011; Карпечко и др., 2015; Карпечко и др., 2018). От приствольных возвышений к межкрупным пространствам увеличивается разнообразие растений живого напочвенного покрова, возрастает общее число видов и доля участия неморальных, светолюбивых, а также требовательных к плодородию почв видов растений (Семенюк и др., 2020). Растительный опад и отпад также существенно влияют на физико-химические и микробиологические свойства почвы, определяя их кислотность, запасы подстилки, толщину гумусового слоя (Hokkanen et al., 1995, Lawtence et al., 2012). Количество и качество растительного опада в различных зонах фитогенного поля дерева изменяется в широких пределах, его трансформация зависит от вида древесной растительности и растений напочвенного покрова. Таким образом, мозаичность почвенных условий во многом связана с формированием фитогенного поля дерева (Карпачевский, Просвирина, 1989), термином, введенным А.А. Урановым (Уранов, 1965). Значительное количество работ посвящено изучению свойств почв в ФПД, при этом наибольшее внимание заслуживает цикл работ В.В. Никонова и Н.В. Лукиной, которые были частью комплексных исследований пространственного варьирования свойств почв естественных и антропогенно нарушенных лесных экосистем Северной Фенноскандии (Лукина и др., 2003; Никонов, Лукина, 2000). Для почв Карелии первые исследования по данной проблеме проведены Л.М. Загуральской (Загуральская, 2003). Было показано, что изменения микробиологических свойств почв зависят от живого напочвенного покрова и расстояния от дерева (Медведева и др., 2020). Особенности трансформации биофильных элементов в почве различных зон ФПД во многом определяются функционированием микроорганизмов, которые обладают широкими возможностями метаболизма. Помимо надземной части древесных растений фитогенное поле дерева формирует его подземная часть. Корневая система, корневые выделения древесных растений могут контролировать большую часть окружающей их среды — регулировать состав почвенной микробиоты, притягивать и концентрировать питательные вещества, менять химические и физические характеристики участка почвы, на котором они растут (Кали-

нин, 1991). Для всех лесобразующих пород в бо-реальных лесах характерно наличие эктомикоризы (Шубин, 1973; Taylor et al., 2000), таким образом, большая часть элементов минерального питания, поступающая в растение из почвы, проходит через интерфейс “гриб-корень” (Ostonen et al., 2011).

Сложная комплементарность и динамичность отдельных биотических блоков в функционировании фитогенного поля определила актуальность проводимых исследований. Целью работы было установление особенностей пространственно-временной динамики биологической активности почв в фитогенном поле сосны обыкновенной на примере сосняка брусничного среднетаежной подзоны Карелии. Данная цель предусматривала решение следующих основных задач:

- 1) установить варьирование свойств лесных подстилок в зависимости от зоны фитогенного поля;
- 2) проследить сезонную динамику гидротермических свойств почв, сформировавшихся в различных функциональных зонах фитогенного поля дерева;
- 3) определить показатели активности биотической компоненты почв в зависимости от зоны фитогенного поля дерева.

Оценка пространственного варьирования свойств почвы ненарушенных лесных биогеоценозов, обусловленных влиянием фитогенного поля дерева, важна для понимания и сохранения биоразнообразия в таежных лесах и может быть этапом качества природной среды в современных условиях увеличения антропогенной нагрузки, глобального изменения климата (Лукина и др., 2010).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в период вегетации растений на протяжении 2017–2020 гг. в среднетаежной подзоне республики Карелии. Комплексные работы выполняли в сосняке брусничном заповедника “Кивач”. Почва — подзол иллювиально-железистый песчаный, сформированный на озерно-ледниковых отложениях (Классификация и диагностика ..., 2004), отдельные химические характеристики которого приведены в табл. 1.

В зоне средней тайги в связи с медленным разложением органического вещества, поступающего с опадом, происходит активное формирование мортмассы — лесной подстилки. Запас лесной подстилки в разных зонах фитогенного поля дерева определяли однократно рамкой 25 × 25 см в июле 2018 г. в 12-кратной повторяемости. Лесная подстилка состояла из трех подгоризонтов разной степени разложения — O(L), O(F), O(H), каждый из которых учитывали отдельно (Богатырев, Фомина, 1991; Орлова и др., 2015). Определение су-

Таблица 1. Свойства подзола иллювиально-железистого песчаного в различных функциональных зонах фитогенного поля дерева

Зона фитогенного поля	Горизонт почв	Мощность, см	pH _{KCl}	Нг	V	C
				мг-экв/100	%	%
Ствол	O	4.6 ± 0.5	3.2 ± 0.1	90 ± 10	4 ± 1	44.32 ± 1.42
	E	2.2 ± 0.4	3.3 ± 0.1	6 ± 1	4.7 ± 0.7	0.86 ± 0.06
	BF	18.3 ± 0.7	4.3 ± 0.1	4.4 ± 0.6	4.9 ± 0.5	0.64 ± 0.06
Крона	O	5.1 ± 0.6	3.2 ± 0.1	100 ± 10	7 ± 1	44.00 ± 2.64
	E	2.0 ± 0.3	3.5 ± 0.2	5.1 ± 0.7	5.2 ± 0.7	0.90 ± 0.09
	BF	17.9 ± 0.7	4.4 ± 0.1	3.9 ± 0.4	8 ± 3	0.67 ± 0.06
Окно	O	4.1 ± 0.4	3.3 ± 0.1	99 ± 5	6 ± 1	44.98 ± 1.49
	E	2.2 ± 0.4	3.4 ± 0.1	5 ± 2	6 ± 1	0.84 ± 0.07
	BF	18 ± 1	4.4 ± 0.1	3.2 ± 0.2	10 ± 3	0.65 ± 0.04

хой массы подстилки проводили путем сложения массы всех подгоризонтов с учетом их влажности. Годовое поступление опада определяли суммированием поступающей растительной массы в опадоуловители (диаметром 70 см), которые были установлены в 6–9 кратной повторности (Руководство ..., 2013). Учет массы поступающего опада проводили ежемесячно.

Интенсивность круговорота органического вещества в лесном биогеоценозе можно охарактеризовать с помощью коэффициента разложения опада (k), представляющего собой отношение годового количества опада (т/га) к массе подстилки (т/га). Величина, обратная этому коэффициенту, представляет собой среднее время оборачиваемости подстилки ($1/k$), выраженное в годах (Olson, 1963). Также одним из информативных показателей скорости деструктивных процессов стал опадо-подстилочный коэффициент, рассчитанный как отношение массы лесной подстилки к количеству ежегодного поступающего опада (Смолянинов, 1969).

С целью анализа температурного режима почв круглогодично фиксировали температуру воздуха и разных слоев почвы термодатчиками (iButton DS1925L-F5). На основании первичных данных были получены среднесуточные значения температуры воздуха и почв на глубинах (0.5, 5, 10, 20 см) и рассчитаны соответствующие среднемесячные значения. Затем для генерализованной характеристики теплового режима почв была найдена сумма активных температур ($>5^{\circ}\text{C}$ и $>10^{\circ}\text{C}$) на всех изучаемых глубинах.

Отбор проб для микробиологических анализов проводился по традиционной методике (Мишустин и др., 1968; Методы почвенной микробиологии ..., 1991). Исследовали верхний слой (0–10 см) почвы, включающий органогенный горизонт – лесную подстилку (O) и подзолистый горизонт (E). Учет численности почвенных гетеротрофных мик-

роорганизмов, участвующих в трансформации азот- и углеродсодержащих соединений, проводили методом посева на плотные селективные питательные среды (Методы почвенной микробиологии ..., 1991). Количество бактерий, использующих органические формы азота, учитывали на мясопептонном агаре (МПА), ассимилирующих минеральный азот – на крахмало-аммиачном агаре (КАА), бацилл – на среде МПА + сусло-агар, олигонитрофилов – на среде Эшби, олиготрофных микроорганизмов – на почвенном агаре (ПА). Численность актиномицетов определяли на КАА. Комплекс целлюлозоразрушающих микроорганизмов оценивали на среде Гетчинсона. Микроскопические грибы подсчитывали на сусло-агаре с лимонной кислотой. Для характеристики биологической активности почв в пространственно-временном аспекте устанавливали целлюлозолитическую способность почв в модельном полевом опыте *in situ* (Методы почвенной микробиологии ..., 1991).

Определение интенсивности дыхания в полевых условиях проводили камерным методом в сезонной динамике (2 раза в месяц) с мая по ноябрь включительно. Использовали серию измерительных камер, представляющих собой врезанные в почву без удаления подстилки ПВХ трубы диаметром 10 см. Оценку вклада дыхания корней в общую эмиссию диоксида углерода с поверхности почв проводили методом удаления корней (Кузьяков, Ларионова, 2006). Измерения проводили с мая 2017 г. по ноябрь 2020 г. Одновременно с измерением эмиссии CO_2 с поверхности почв контролировали температуру ($T_{\text{п}}$) почвы на глубине 0–5 см, 5–15 см, температуру воздуха ($T_{\text{возд}}$) припочвенного слоя 1.5 см и на высоте 1.5 м, а также влажность лесной подстилки и минеральной части почвы на глубине 5–15 см.

Для характеристики температурной чувствительности почвенного дыхания использовали

Таблица 2. Коэффициент разложения опада в различных зонах фитогенного поля дерева в сосняке брусничном (среднее \pm SE)

Зона фитогенного поля	Запас лесной подстилки, т/га	Поступление опада за год, т/га	Опадо-подстилочный коэффициент	k, 1/год	Оборачиваемость подстилки, лет
Ствол	39.83 \pm 4.20	2.47 \pm 0.017	11.91 \pm 0.67	0.062	16.1
Крона	37.61 \pm 1.57	2.49 \pm 0.017	13.21 \pm 0.77	0.066	15.1
Окно	27.69 \pm 2.19	2.37 \pm 0.018	12.83 \pm 1.67	0.062	16.1

температурный коэффициент Q_{10} (коэффициент Вант-Гоффа), который рассчитывали исходя из уравнения экспоненты: $Q_{10} = \exp(10k)$.

Содержание углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) определяли методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД), которое оценивали по скорости начального максимального дыхания микроорганизмов после обогащения почвы глюкозой и инкубации в течение 1.5–2 ч. при температуре 22°C (Anderson, Domsch, 1978; Евдокимов, 2018). Изменение концентрации CO_2 регистрировали газоанализатором (на основе NDIR-сенсора фирмы SenseAir, Швеция).

Величину СИД рассчитывали по формуле: $СИД = dC \times 12 \times V_{\text{флак}} \times 1000/m \times 22.4 \times t \times 100$, где СИД – субстрат-индуцированное дыхание, мкг С/г субстрата/ч; dC – изменение концентрации CO_2 с учетом нулевого значения, объемные %; $V_{\text{флак}}$ – объем флакона, мл; t – время инкубации, ч; m – масса абсолютно сухой почвы, г.

Углерод микробной биомассы рассчитывали по формуле: $C_{\text{мик}} = СИД \times 40.04 + 0.37$ (Anderson, Domsch, 1978), где $C_{\text{мик}}$ – углерод микробной биомассы, мкг С/г почвы; СИД – субстрат-индуцированное дыхание, мкг С– CO_2 /г почвы в час.

Для определения плотности размещения микориз были отобраны почвенные образцы в разных зонах фитогенного поля дерева (до 15 шт. в каждой зоне), из которых извлекали корни предпоследнего порядка общей длиной с каждого образца не менее 10 см. Затем образцы корневых систем фотографировали в высоком качестве и проводили анализ фотографий. Далее осуществляли пересчет числа сосущих окончаний на единицу длины несущего корня (Семенова, 1980).

Анализ полученных данных проводили с использованием классических статистических методов (программное обеспечение Statistica v.9.0) для расчета среднего, максимального и минимального значений, стандартного отклонения и коэффициента вариации. Кластерный анализ применяли для исследования сходства между различными свойствами с использованием определенной метрики, такой как евклидово расстояние (Berrueta, 2007). Результаты кластеризации были отображены с использованием древовидной диаграммы, показывающей структурную связь дан-

ных и выявляющей взаимосвязи различных признаков объектов и анализа их факторной структуры.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Поступление и трансформация растительного опада. Средние значения мощности лесных подстилок уменьшаются от приствольных возвышений к межкроновым пространствам. Запасы лесной подстилки в приствольной зоне и под кроной деревьев значительно не различаются и варьируют от 27.69 до 78.34 т/га. Данные учета массы лесной подстилки отражают характер накопления мортмассы вблизи стволов деревьев и под кроной, в межкроновом пространстве запасы подстилки значимо меньше ($p = 0.0123$) и составляют 27.69 ± 2.19 т/га. Коэффициент вариации запаса подстилки, обусловленный влиянием фитогенного поля дерева, равен 15–37%, а в пределах сосняка брусничного вариабельность запаса подстилки достигает 32%. Суммарное годовое поступление опада было максимальным в подкroновом пространстве (2.47–2.49 т/га), а минимальным – в “окне” (2.37 т/га). Ежегодное поступление опада, по полученным нами данным, в среднем составляет 2.44 т/га, что характерно для основных древостоев таежной зоны (Базилевич, Титлянова, 2008). Таким образом, наибольшие запасы лесной подстилки сконцентрированы под кронами деревьев, что напрямую связано с количеством поступающего опада ($p = 0.00239$). Наши расчеты показали, что время оборачиваемости лесной подстилки одинаково в приствольном повышении и в межкroновом пространстве и составляет 16 лет, в зоне под кроной и на краю кроны – 15 лет (табл. 2). Важная роль в биологическом круговороте наземных систем принадлежит деструктивным процессам, поскольку преобладающая часть биологической продукции трансформируется в форму детрита под действием различных агентов разложения (Krishna, Mohan, 2017). Рассчитанный опадо-подстилочный коэффициент варьирует от 6.35 до 24. Полученные данные свидетельствуют о медленных процессах минерализации поступающего опада.

Температурно-влажностный режим почв. Анализ сезонной динамики среднесуточной температуры почвы на глубине 0–5 см и 5–15 см в различных зонах фитогенного поля дерева сосняка брусничного

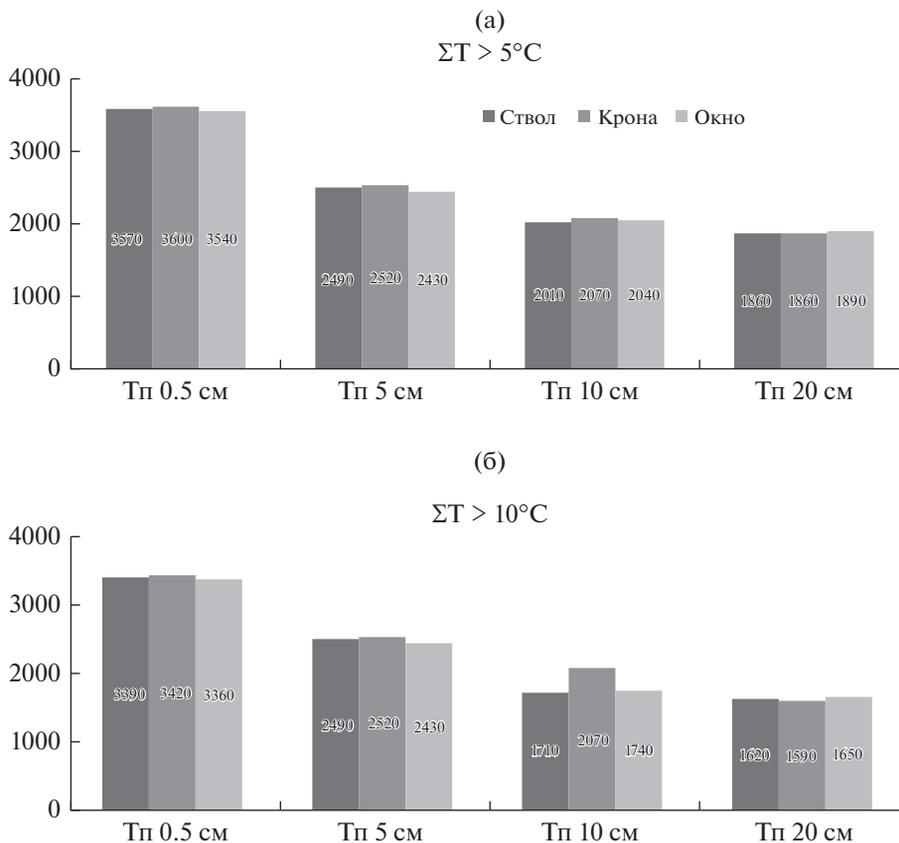


Рис. 1. Сумма активных температур почвы $T_p > +5^\circ\text{C}$ (а) и $T_p > +10^\circ\text{C}$ (б) на различных глубинах в различных зонах фитогенного поля дерева (ствол, крона, окно) сосняка брусничного за вегетационный период.

показал их сходный характер с небольшими расхождениями в горизонте лесной подстилки, с глубиной эти различия нивелировались. Наибольшие различия температуры минеральных горизонтов почвы в разных зонах фитогенного поля дерева наблюдались в период с мая по июль, для лесной подстилки этот период был несколько короче (май–июнь). В мае в большей степени прогревалась почва в межкроновом пространстве. В июне температура почвы в зоне “окно” также была выше по сравнению с зоной приствольного повышения: на 2°C в органогенном горизонте и на 1°C в минеральном слое на глубине 5–15 см. В июле при общей тенденции прогрева воздуха и почвы значимых различий ($p < 0.05$) по температуре органогенного горизонта почв не было выявлено, однако в минеральных горизонтах температура почвы в межкроновом пространстве оставалась на полградуса выше, чем в приствольной зоне. С августа по октябрь температура почвы выравнивалась как в горизонтальном, так и вертикальном направлении.

Анализ суммы температур воздуха, превышающих $+5$ и $+10^\circ\text{C}$, не выявил существенной разницы между участками различных зон фитогенного поля дерева (рис. 1). Почвы подкоронового

пространства прогревались в теплое время года несколько сильнее соседних участков, особенно на глубине 10 см. Установлено, что крона нивелирует температурный режим почвы, снижая максимальные и увеличивая минимальные значения температуры верхнего слоя почвы.

Высокое содержание органического вещества в верхнем горизонте почв определяет ее гидрофильные свойства: способность удерживать влагу, выполнять защитную функцию от нехватки воды в засушливый летний период. Относительная влажность почвы в осенне-весенний период была максимальной в органогенном горизонте и варьировала от 65 до 77%, в минеральных горизонтах она была ниже и составляла 20–24%. В летние месяцы относительная влажность составляла 50–65% для лесной подстилки, 10–15% для минеральной части корнеобитаемого слоя почвы.

CO₂-эмиссионная активность почв. Интегральным показателем почвенной биоты является биологическая активность почв, которая оценивается по целому ряду показателей. Одним из информативных показателей, способных оценить активность микробиоты в пространственно-временном аспекте, служит дыхательная активность

Таблица 3. Вклад корневого дыхания в общую эмиссию CO₂ с поверхности почв

Зона фитогенного поля дерева	R микробное, г C-CO ₂ /м ² сут	R корневое, г C-CO ₂ /м ² сут	Вклад дыхания корней, %
Ствол	1.97 ± 0.12 _a	0.67 ± 0.10 _a	24 ± 3 _a
Крона	2.40 ± 0.24 _a	1.44 ± 0.24 _b	32 ± 4 _b
Окно	1.44 ± 0.24 _b	0.50 ± 0.17 _b	45 ± 5 _b

Примечание. Буквами *a*, *b* показаны статистически значимые различия показателей корневого и микробного дыхания ($p < 0.05$).

почв (Ананьева, 2003; Ananyeva et al., 2020) Эмиссия диоксида углерода из почвы является наиболее чувствительной составляющей углеродного цикла, которая быстро реагирует на любой абиотический и биотический стресс. Потоковая часть цикла углерода отражает современное состояние климата в регионе исследования и характеризует отклик углеродного баланса на изменения гидротермического режима (Larionova et al., 2010; Kurganova et al., 2011). Годовые потоки CO₂ из почв лесных экосистем характеризуются высокой временной вариабельностью. В нашем исследовании установлены значимые сезонные различия величины эмиссии CO₂ с поверхности почвы ($p < 0.001$). Зона фитогенного поля дерева также достоверно значимо оказывала влияние на эмиссионные потоки CO₂ из почвы ($p = 0.0002$). Так, в зависимости от сочетания погодных условий и величины годовых потоков из почвы в сосняке брусничном потоки CO₂ в разных зонах фитогенного поля дерева могли отличаться более чем в 1.5 раза, составляя в межкрупном пространстве 5.6 ± 0.7 т С/га в год, и 8.5 ± 0.9 т С/га в год у ствола, и 7.7 ± 0.9 под кроной (табл. 3), при этом влияние ФПД не перекрывает сезонные флуктуации значений почвенного дыхания. Различия величины корневого дыхания между участками разных зон фитогенного поля дерева прямо пропорционально связаны с коренасыщенностью почв данных участков ($p = 0.046$, $R^2 = 0.84$). Условия зон фитогенного поля значимо ($p < 0.05$) не влияют на плотность размещения микориз на корне. Это, по-видимому, связано с тем, что мицелий гриба представлен во всех зонах фитогенного поля, что позволяет формировать микоризу, а изменения свойств почвы внутри изучаемых зон, в свою очередь, не оказывают существенного влияния на микоризообразование.

Динамика почвенного дыхания в течение вегетационного сезона была тесно связана с температурой приземного слоя воздуха ($R^2 = 0.35$, $p < 0.0001$) и более существенно – с температурой почвы на глубине 10 см ($R^2 = 0.50$, $p < 0.0001$). Эти зависимости хорошо аппроксимировались экспоненциальным уравнением 1-го порядка: $R = \exp^{kT}$. Значение температуры почвы объясняло 41–56% изменчивости интенсивности почвенного дыхания в течение вегетационного периода.

Структуры микробного сообщества почв. Анализ эколого-трофической структуры микробного сообщества верхнего органогенного горизонта почв подтвердил влияние ФПД на вариабельность микробиологических свойств почв (табл. 4). Тенденция более высоких показателей микробиологической активности почв прослеживается в приствольной и подкрупной зоне дерева. Установили, что наибольшую численность имеют микроорганизмы, использующие органические формы азота. При этом отмечали высокие показатели численности спорообразующих форм бактерий на данном участке. Как известно, спорообразующие микроорганизмы не только переживают неблагоприятные факторы среды, но и являются участниками более глубоких превращений органического вещества в почве: выделяя экзоферменты, осуществляют гидролитическое расщепление полипептидов, которые могут использовать другие участники процесса (Звягинцев и др., 2005). Резкое изменение численности бактерий – олигонитрофилов также отмечали по мере удаления от ствола дерева. Это может быть обусловлено трофической приуроченностью к “рассеянными” соединениям азота, образуемым при работе микроорганизмов-гидролитиков: получая ничтожно малые порции азота, они осуществляют несимбиотическую фиксацию азота, задерживая его в экосистеме.

В микробном сообществе присутствовали группы, чувствительность которых к изменению микроусловий почвенной среды была относительной. Отмечали, что диапазон численности олиготрофов не претерпевал заметных изменений в зависимости от ЗФП. Возможно, что это связано с тем, что, несмотря на изменение объема хвойного опада, поступающего на почву в разных частях фитогенного поля дерева, его состав не претерпевал резких изменений. Можно отметить высокое содержание лигнифицированной массы, трудноминерализуемых азот- и углеродсодержащих соединений, его высокую кислотность (Колмогорова, Уфимцев, 2018). Данные соединения являются предшественниками прогумусовых соединений, которые остаются неизменными: преобладают фульвокислоты и продукты их синтеза (Чуков, 2001). Олиготрофы – это сборная в таксономическом отношении группа микроорганиз-

Таблица 4. Диапазон изменения численности микроорганизмов и количества углерода микробной биомассы почв в разных зонах фитогенного поля дерева

Зона фитогенного поля дерева	Горизонт	Бактерии, использующие			Олигонитрофилы	Олиготрофы	Микроскопические грибы	КЦМ	Смик
		N-NH ₂		N-NH ₄					
		общие	споровые						
тыс. КОЕ/г почвы								мкг С/г почвы	
Ствол	О	2566–9944	358–2427	1040–9915	1988–10930	1216–3019	313–421	0.3–3.5	3800–4800
		6726	1486	6250	8143	1874	350	2	4300
		110–247	48–82	215–517	481–941	45–331	24–58	0–2.8	120–160
Крона	О	161	58	332	685	175	41	2	140
		2700–8007	396–2181	1825–10351	2112–8558	909–1836	317–364	0.3–8	4400–5800
		6129	1324	6902	6408	1310	344	5	5100
Окно	О	105–126	41–111	156–307	331–658	59–331	21–45	0–2	100–140
		146	68	232	525	166	36	1	120
		2715–5668	474–1238	1982–7439	1219–5959	1342–3656	161–367	0.3–4	4200–5200
Окно	Е	3803	815	4459	4158	2260	269	3	4700
		124–192	41–69	169–404	659–828	30–450	44–58	0.1–4	110–150
		152	53	257	727	257	52	2	130

мов, способная использовать для своих конструктивных целей периферические, легко отщепляемые цепи фульвокислот. Резкого изменения численности комплекса целлюлозоразрушающих микроорганизмов также не выявили, что обусловлено более медленным вовлечением их в процесс трансформации органического вещества, зависимости синтеза целлюлозолитических ферментов от физико-химических педоусловий.

В минеральном горизонте почв резкого изменения эколого-трофической структуры микроорганизмов не отмечено. Изменение диапазона численности отмечали для бактерий, утилизирующих минеральные формы азота, группы олигонитрофилов. Столь согласованное изменение численности важнейших эколого-трофических групп микроорганизмов легко объясняется участием их на заключительных этапах превращения азотсодержащих веществ и меньшей зависимостью от содержания элементов минерального питания. Последние хорошо утилизируются мицелиальными прокариотами, численность которых была низкой во все сроки проведения наблюдений. Исследование показало, что целлюлозолитическая способность органогенного и верхнего минерального горизонтов почв, оцениваемая по скорости разложения целлюлозного полотна, изменяется однонаправленно, снижаясь в ряду ствол > крона > окно (рис. 2).

Влияние фитогенного поля дерева на свойства почв. Провели оценку влияния зон фитогенного поля на вариации микробиологических показателей органогенного горизонта почв (рис. 3). В

иерархическом кластерном анализе исследуемые показатели были сгруппированы на основе расположения почв относительно функциональной зоны фитогенного поля. В результате кластерного анализа, проведенного на основе изучаемых свойств, были получены два кластера. Один из них включал функциональную зону “окно”, другой – “ствол” и “крона”. Подкороновая область фитогенного поля дерева была четко сгруппирована и удалена от межкороновой зоны. При этом при детальном анализе всей древовидной дендрограммы видна небольшая разница между свойствами почв различных функциональных зон, что обусловлено, возможно, комплексным влиянием факторов среды на свойства почв в каждой функциональной зоне.

Сравнительный анализ характеристик биотической компоненты почв, проведенный на основе представленных в работе данных и результатов других исследователей, позволил заключить, что изучаемые компоненты биоты почв исследуемой территории имеют сходства с почвами таежной зоны Европейского Севера, а также свои особенности. Сходство заключается в высокой вариабельности микробиологических показателей в зависимости от климатических условий года (Chen et al., 2003; Onwuka, Mang, 2018). Численность и активность биоты почв также зависит от состава опада, поступающего на почву (Ball, 1997; Krishna, Mohan, 2017). Можно утверждать, что сложная комплементарность между различными блоками биоты и растениями определяет и однонаправленность биохимических процессов, про-

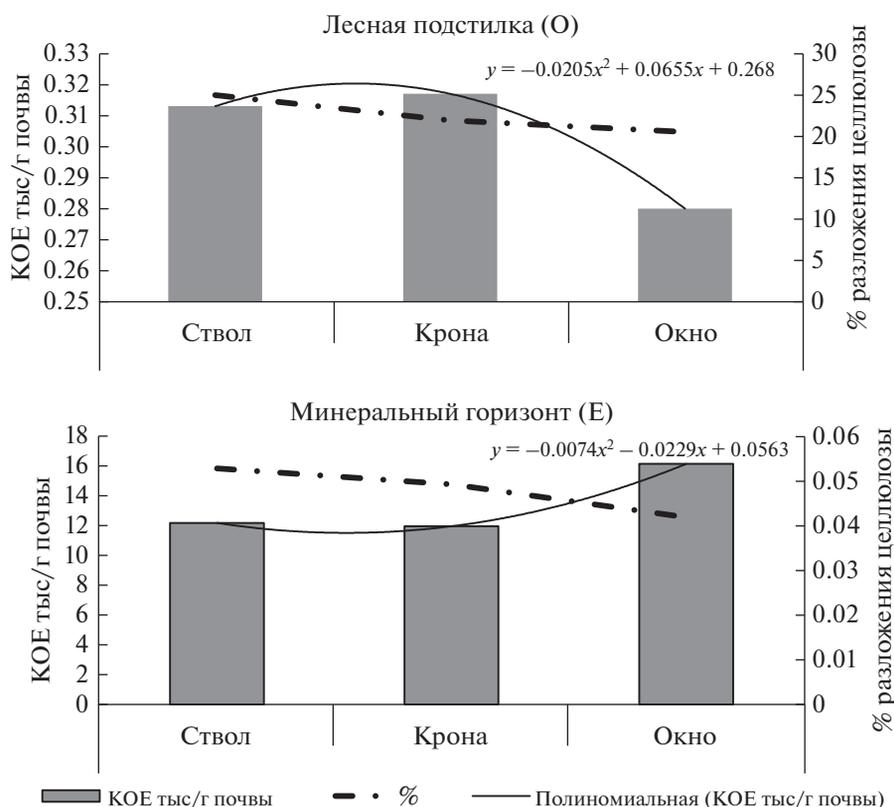


Рис. 2. Изменение целлюлозолитической способности почв (%) и численности комплекса целлюлозоразрушающих микроорганизмов (КОЕ тыс./г почвы) в почвах различных зон ФПД сосняка брусничного.

исходящих в почве (de Freitas Pereira, 2018). Это является генетически детерминированным процессом, что свидетельствует об общем плане функционирования биоты, формировании единой трофической системы, положительные связи которой обеспечивают выполнение экосистем-

ных услуг (Rooney, Mc Cann, 2012). Сходство функционирования биоты таежной зоны определяется количеством поступающей в экосистему солнечной энергии, которая является “триггером”, пусковым механизмом метаболических реакций. В лесные экосистемы поступает разное количество солнечной энергии, следовательно, прогревание почв неодинаковое и скорость реакций также различна (Pfeifer et al., 2018).

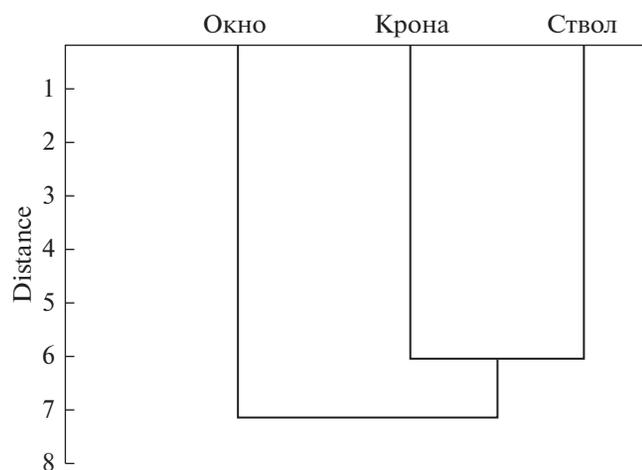


Рис. 3. Дендрограмма, полученная на основе иерархического кластерного анализа исследуемых свойств почв в различных функциональных зонах кроны дерева.

Отличие функционирования биоты изучаемых нами участков определяется и спецификой почвообразующих пород, бедных по содержанию щелочных и щелочноземельных металлов (Морозова, 1991). Холодный гумидный климат тормозит биологическое выветривание минералов почвенной толщи, в этой связи в природном круговороте веществ циркулирует низкое содержание микроэлементов. Последнее, как известно, необходимо для нормального функционирования микробиоты, определяет ферментативную активность (Tabak et al., 2005). Трофические связи, которые могут формироваться между участниками процесса превращения органического вещества, эфемерные и короткие. В этой связи формируется гумус типа мор, структура которого более простая и, возможно, более неустойчивая к антропогенному воздействию (Ромашкевич, Герасимова, 1982).

Низкая численность микроорганизмов целлюлолитического комплекса связана наряду с гидротермическими условиями с невысоким содержанием микроэлементов в почве, что определяет заторможенность минерализации органического вещества, круговорот углерода.

В целом представленный перечень сходств и отличий биоты почв неполный, раскрывает лишь отдельные, наиболее главные, моменты. Однако они позволяют приблизить нас к познанию основ функционирования биоты почв ненарушенных лесов. Последнее важно для установления порога устойчивости наземных экосистем к различным видам воздействий: глобальному потеплению климата, аэротехногенному загрязнению и другим видам антропогенного воздействия (Nerman, Clarholm, 1998).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ эколого-трофической структуры микробного сообщества почв сосняка брусничного среднетаежной подзоны Карелии показал, что наиболее высокой численностью и функциональной активностью отличаются верхние органо-генные горизонты, в минеральных же горизонтах численность резко снижается. В микробном сообществе преобладают микроорганизмы, осуществляющие превращение азота, стратегия их выживания направлена на утилизацию рассеянных форм азота. Численность комплекса целлюлозоразрушающих микроорганизмов низкая, что определяет заторможенность процессов деструкции органического вещества, формирование лесных подстилок. По степени обогащения микроорганизмами исследуемую почву можно охарактеризовать как “бедную” и “среднюю”.

Эдафические условия изменяются на фоне жизненных выделений растений-эдафикаторов. Наиболее выраженные изменения микробной трансформации органического вещества происходят в верхнем органо-генном горизонте почв в зоне ствол-крона, по мере отделения от дерева активность снижается. В верхнем минеральном горизонте изменение эколого-трофической структуры микробного сообщества менее выражено, что обусловлено низким содержанием гумуса, элементов питания, формированием неблагоприятных условий для их развития. Установлено, что основным экологическим фактором, влияющим на скорость деструкционных процессов и величину почвенных потоков CO_2 в сосняке брусничном является зона ФПД, при этом факторами, определяющими сезонную динамику почвенной эмиссии CO_2 , являются температура воздуха и почвы. Различия в микробиологических показателях почв обуславливают особенности круговорота элементов-биофилов, пространственную неоднородность эдафиче-

ских условий. Последнее влияет на продукционную способность древостоя, его устойчивость к неблагоприятным природно-техногенным воздействиям.

Авторы выражают глубокую благодарность руководству Государственного природного заповедника “Кивач” за всестороннюю поддержку, а также сотрудникам института леса КарНЦ РАН Н.Н. Ивашовой и Ю.С. Кудиновой – аналитикам лаб. лесного почвоведения – за помощь в выполнении камеральных работ и сотрудникам ИФХиБПП РАН И.Н. Кургановой и В.О. Лопес де Гереню за научное консультирование в вопросах измерения эмиссии CO_2 из почвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Д.* Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 223 с.
- Арчегова И.Б., Кузнецова Е.Г.* Влияние древесных растений на химический состав атмосферных осадков в процессе восстановления среднетаежных лесов // Лесоведение. 2011. № 3. С. 34–43.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 376 с.
- Богатырев Л.Г., Фомина Т.В.* Характеристика подстилок сосняков Присурского лесного массива // Вестник МГУ. Серия 17. Почвоведение. 1991. № 3. С. 28–39.
- Евдокимов И.В.* Методы определения биомассы почвенных микроорганизмов // Russian J. Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3. № 3. С. 1–20.
- Зауральская Л.М.* Микробиологические аспекты мониторинга лесных почв Карелии в условиях заповедного режима // Лесоведение. 2003. № 4. С. 42–46.
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М.* Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 2005. 448 с.
- Калинин М.И.* Корневедение. М.: Экология, 1991. 173 с.
- Карпачевский Л.О., Просвирина В.П.* О динамике строения почвенного покрова в лесных биогеоценозах // Почвоведение. 1989. № 5. С. 94–103.
- Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Прохслер Т., Кенел М., Гитл Г., Горчарук Н.Ю., Минаева Т.Ю.* Воздействие полога ельника сложного на химический состав осадков // Лесоведение. 1998. № 1. С. 50–59.
- Карпечко Ю.В., Лозовик П.А., Потапова И.Ю.* Трансформация химического состава атмосферных осадков лесной растительностью // Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов: труды IV Всероссийской научной конференции. М.: ИВП РАН, 2015. С. 155–158.
- Карпечко Ю.В., Лозовик П.А., Федорец Н.Г.* Баланс химических элементов в сосняке и ельнике Карелии // Лесоведение. 2018. № 2. С. 107–118.
- Колмогорова Е.Ю., Уфимцев В.И.* Некоторые особенности химического состава опада сосны обыкновенной, произрастающей в условиях породного отвала // Успехи современного естествознания. 2018. № 11(2). С. 267–272.
- Кузяков Я.В., Ларионова А.А.* Вклад ризомикробного и корневого дыхания в эмиссию CO_2 из почвы (обзор) // Почвоведение. 2006. № 7. С. 842–854.

- Лукина Н.В., Горбачева Т.Т., Никонов В.В., Лукина М.А. Пространственная изменчивость кислотности почв в процессе техногенной сукцессии лесных биогеоценозов // Почвоведение. 2003. № 1. С. 32–35.
- Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва – растительность // Лесоведение. 2010. № 5. С. 45–56.
- Медведева М.В., Бахмет О.Н., Мошкина Е.В., Солодовников А.Н., Зачиняева А.В. Пространственное варьирование биологической активности почв соснового древостоя среднетаежной подзоны Карелии // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. 2020. № 5. С. 35–47.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Звягинцева Д.Г. М.: Изд-во МГУ, 1991. 303 с.
- Мишустин Е.Н., Никитин Д.И., Востров И.С. Модернизация методов учета почвенного микронаселения и его активности // Микроорганизмы в сельском хозяйстве. Минск, 1968. С. 144–150.
- Морозова Р.М. Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991. 184 с.
- Никонов В.В., Лукина Н.В. Пространственно-временная изменчивость питательного режима Al–Fe-гумусовых подзолов бореальных лесов // Почвоведение. 2000. № 12. С. 1487–1495.
- Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э. Методические подходы к отбору образцов лесной подстилки с учетом мозаичности лесных биогеоценозов // Лесоведение. 2015. № 3. С. 214–221.
- Ромашикевич А.И., Герасимова М.И. Микроморфология и диагностика почвообразования. М.: Наука, 1982. 127 с.
- Руководство по комплексному мониторингу. Перевод с английского. М.: ФГБУ “ИГКЭ Росгидромета и РАН”, 2013. 153 с.
- Семенова Л.А. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород севера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1980. С. 103–132.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // Почвоведение. 2020. № 1. С. 31–43.
- Смолянинов И.И. Биологический круговорот веществ и повышение продуктивности лесов. М.: Лесная промышленность, 1969. 192 с.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.–Л.: Наука, 1965. С. 251–254.
- Чуков С.Н. Структурно-функциональные параметры органического вещества почв в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2001. 216 с.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Шубин В.И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л.: Наука, 1973. 264 с.
- Ananyeva N.D., Sushko S.V., Ivashchenko K.V., Vasenev V.I. Soil microbial respiration in subtaiga and forest-steppe ecosystems of European Russia: field and laboratory approaches // Eurasian Soil Science. 2020. V. 53. № 10. P. 1492–1501.
- Anderson J., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biology & Biochemistry. 1978. V. 10. № 3. P. 215–221.
- Ball A.S. Microbial decomposition at elevated CO₂ levels: effect of litter quality // Global Change Biol. 1997. V. 3. P. 379–386.
- Boettcher S.E., Kalisz P.J. Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky // Ecology. 1990. V. 71. № 4. P. 1365–1372.
- Berrueta L.A., Alonso-Salces R.M., Héberger K. Supervised pattern recognition in food analysis // J. Chromatography A. 2007. V. 1158. P. 196–214.
- Chen Q.S., Li L.H., Han X.G., Yan Z.D., Wang Y.F., Yuan Z.Y. Influence of temperature and soil moisture on soil respiration of a degraded steppe community in the Xilin River basin of Inner Mongolia // Acta Phytoecol Sinica. 2003. V. 27. № 2. P. 202–209.
- Gersper P.L., Holowaychuk N. Some effects of stem flow from forest canopy trees on chemical properties of soils // Ecology. 1970. V. 52. № 4. P. 691–702.
- De Freitas Pereira M. Secretome analysis from the ectomycorrhizal ascomycete *Cenococcum geophilum* // Frontiers in Microbiology. 2018. V. P. 1–17.
- Herman D., Clarholm V. Trophic relationships in the soil microfood-web: Predicting the responses to a changing global environment // Global Change Biology. 1998. V. 4. № 7. P. 713–727.
- Hokkanen T.J., Järvinen E., Kuuluvainen T. Properties of top soil the relationship between soil and trees in a boreal Scots pine stands // Silva Fennica. 1995. V. 29. № 3. P. 189–203.
- Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Petrov A.S., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Ableeva V.A., Kudayarov V.N. Effect of the observed climate changes and extreme weather phenomena on the emission component of the carbon cycle in different ecosystems of the southern taiga zone // Doklady Biological Sciences. 2011. V. 441. № 6. P. 412–416.
- Krishna M.P., Mohan M. Litter decomposition in forest ecosystems: a review // Energy, Ecology and Environment. 2017. V. 2. № 4. P. 236–249.
- Larionova A.A., Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Zolotareva B.N., Yevdokimov I.V., Kudayarov V.N. Carbon dioxide emissions from agrogray soils under climate changes // Eurasian Soil Science. 2010. V. 43. № 2. P. 168–176.
- Lawrence D.J., Luckai N., Meyer W.L., Shahi C., Fazekas A.J., Kesanakurti P., Newmaster S. Distribution of white spruce lateral fine roots as affected by the presence of trembling aspen: root mapping using simple sequence repeat DNA profiling // Canadian Journal of Forest Research. 2012. V. 42. P. 1566–1576.
- Liski J. Variation in soil organic carbon and thickness of soil horizons within a boreal forest stand – effect of trees and implications for sampling // Silva Fennica. 1995. V. 29. № 4. P. 255–266.
- Olson J.S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems // Ecology. 1963. V. 44. P. 322–331.
- Onwuka B., Mang B. Effects of soil temperature on some soil properties and plant growth // Adv Plants Agric Res. 2018. V. 8. № 1. P. 34–37.
- Ostonen I., Helmisaari H.-S., Borken W., Tedersoo L., Kukkumägi M., Bahram M., Lindroos A.-J., Nöjd P., Uri V., Merilä P., Asi E., Lohmus K. Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient // Global Change Biology. 2011. V. 17. № 12. P. 3620–3632.
- Pfeifer M., Gonsamo A., Woodgate W. et al. Tropical forest canopies and their relationships with climate and disturbance: results from a global dataset of consistent field-based

measurements // *Forest Ecosystem*. 2018. V. 5. № 7. <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0118-7>

Rooney N., McCann K.S. Integrating food web diversity, structure and stability // *Trends in Ecology & Evolution*/ 2012. V. 27. № 1. P. 40–46.

Tabak H.H., Lens P., van Hullebusch E.D., Dejonghe W. Developments in bioremediation of soils and sediments polluted with metals and radionuclides – 1. Microbial processes and mechanisms affecting bioremediation of metal con-

tamination and influencing metal toxicity and transport // *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*. 2005. V. 4. № 3. P. 115–156.

Taylor A.F., Martin F., Read D.J. Fungal diversity in ectomycorrhizal communities of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst) and Beech (*Fagus sylvatica* L.) along north-south transects in Europe // *Ecological Studies*. 2000. V. 142. P. 343–365.

Spatio-Temporal Dynamics of Soils' Biological Activity in Phytogenous Field of Scots Pine in Karelia Republic's Middle Taiga

Ye. V. Moshkina^{1, *}, O. N. Bakhmet², M. V. Medvedeva¹, A. Yu. Karpechko¹, and A. V. Mamay¹

¹Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the RAS, Pushkinskaya st., 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

²Karelian Research Centre of the RAS, Pushkinskaya st., 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

*E-mail: lena_moshkina@mail.ru

In 2017–2020 in the lingonberry pine forest of the middle taiga subzone of Karelia, the biological activity of sandy iron podzol was studied in various zones of the tree's phytogenic field (TPF), as well as the factors affecting it. In the TPF, three functional zones were distinguished: “trunk”, “crown”, “gap”. Forest litter stock (FLS) in the trunk zone and under the canopy of a tree varied from 27.69 to 78.34 t ha⁻¹, in the gap areas averaging to 27.69 t ha⁻¹. The variation of FLS, due to the influence of the TPF, was 15–37%. The annual input of litter was maximum in the crown zone (2.47–2.49 t ha⁻¹), and minimum in the gap (2.37 t ha⁻¹). The turnover time of forest litter was 15–16 years. It has been established that the crown levels the daily and seasonal temperature regime of the soil, reducing the maximum and increasing the minimum upper soil layer temperature values. The soil-bound CO₂ emission's seasonal dynamics by 41–56% was determined by the soil temperature at a 10 cm depth. The soils' relative moisture (Ws) was maximum in the autumn-spring period and amounted to 65–77% at 0–5 cm depth, and 20–24% at 5–15 cm. During the summer months, Ws decreased to 50–65% at 0–5 cm depth, to 10–15% at 5–15 cm. Depending on the combination of weather conditions and seasonal dynamics of CO₂ fluxes from the soil in the cowberry pine forest, annual emissions in different TPF zones varied by 1.5 times and amounted to 5.6 ± 0.7 in the gap, 8.5 ± 0.9 near the trunk, and 7.7 ± 0.9 t C/ha⁻¹ per year under the crown. The root respiration contribution to the total soil respiration was 24–45%, while the conditions of the TPF zones did not significantly affect the density of mycorrhizal distribution on the Scots pine (*Pinus sylvestris*) roots. The trend of higher microbiological activity indicators of soils can be traced in the “trunk” and “crown” zones of the tree. Microorganisms that use organic forms of nitrogen are the most numerous. The population of the cellulose-destroying microorganisms' complex is low, which determines the inhibition of the organic matter destruction and forest litter formation processes. The main environmental factor influencing the destruction processes rate and the magnitude of soil CO₂ fluxes in the cowberry pine forest is the TPF zone. The soil CO₂ emission's seasonal dynamics is determined by air and soil temperatures. As a result of the cluster analysis carried out based on the studied properties, two clusters were obtained. One of them included the functional zone “gap”, the other - “trunk” and “crown”.

Keywords: podzols, middle-taiga pine forest, tree's phytogenic field's zones, ecophysiological indicators of the biotic component of soils, CO₂ emission from soil, spatio-temporal aspect.

Acknowledgements: The material presented was obtained in the process of carrying out the State contract with the Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the RAS.

REFERENCES

Anan'eva N.D., *Mikrobiologicheskie aspekty samoochishcheniya i ustoychivosti pochv* (Microbiological aspects of soil self-purification and stability), Moscow: Nauka, 2003, 222 p.

Ananyeva N.D., Sushko S.V., Ivashchenko K.V., Vasenev V.I., Soil microbial respiration in subtaiga and forest-steppe ecosystems of European Russia: field and laboratory approaches, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 10, pp. 1492–1501.

Anderson J., Domsch K.H., A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils, *Soil Biology & Biochemistry*, 1978, Vol. 10, No. 3, pp. 215–221.

Arhegova I.B., Kuznetsova E.G., Vliyanie drevesnykh rastenii na khimicheskii sostav atmosferykh osadkov v protsesse vosstanovleniya srednetaezhnykh lesov (The influence of woody plants on chemical composition of atmospheric precipitation in the course of restoration of middle taiga forests), *Lesovedenie*, 2011, No. 3, pp. 34–43.

Ball A.S., Microbial decomposition at elevated CO₂ levels: effect of litter quality, *Global Change Biol*, 1997, Vol. 3, pp. 379–386.

Bazilevich N.I., Titlyanova A.A., *Bioticheskii krugovorot na pyati kontinentakh: azot i zol'nye elementy v prirodnykh nazemnykh ekosistemakh* (Biotic turnover on five conti-

- nents: element exchange processes in terrestrial natural ecosystems), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2008, 380 p.
- Berrueta L.A., Alonso-Salces R.M., Héberger K., Supervised pattern recognition in food analysis, *Journal of Chromatography A*, 2007, Vol. 1158, pp. 196–214.
- Boettcher S.E., Kalisz P.J., Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky, *Ecology*, 1990, Vol. 7, No. 4, pp. 1365–1372.
- Bogatyrev L.G., Fomina T.V., Kharakteristika podstilok sosnyakov Prisurskogo lesnogo massiva (Characteristics of the litter of pine forests in the Prisura forest area), *Vestnik MGU. Seriya 17. Pochvovedenie*, 1991, No. 3, pp. 28–39.
- Chen Q.S., Li L.H., Han X.G., Yan Z.D., Wang Y.F., Yuan Z.Y., Influence of temperature and soil moisture on soil respiration of a degraded steppe community in the Xilin River basin of Inner Mongolia, *Acta Phytocool Sinica*, 2003, Vol. 27, No. 2, pp. 202–209.
- Chukov S.N., *Strukturno-funktsional'nye parametry organicheskogo veshchestva pochv v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya* (Structural and functional parameters of soil organic matter under human impact), Saint-Petersburg: Izd-vo SPbGU, 2001, 213 p.
- De Freitas Pereira M., Secretome analysis from the ectomycorrhizal ascomycete *Cenococcum geophilum*, *Frontiers in Microbiology*, 2018, Vol. 9 141, pp. 1–17.
- Evdokimov I.V., Metody opredeleniya biomassy pochvennykh mikroorganizmov (Methods for measuring biomass of soil microorganisms), *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2018, Vol. 3, No. 3, pp. 1–20.
- Gersper P.L., Holowaychuk N., Some effects of stem flow from forest canopy trees on chemical properties of soils, *Ecology*, 1970, Vol. 52, No. 4, pp. 691–702.
- Herman D., Clarholm V., Trophic relationships in the soil microfood-web: Predicting the responses to a changing global environment, *Global Change Biology*, 1998, Vol. 4, No. 7, pp. 713–727.
- Hokkanen T.J., Järvinen E., Kuuluvainen T., Properties of top soil the relationship between soil and trees in a boreal Scots pine stands, *Silva Fennica*, 1995, Vol. 29, No. 3, pp. 189–203.
- Kalinin M.I., *Kornevedenie* (Root science), Moscow: Ekologiya, 1991, 173 p.
- Karpachevskii L.O., Prosvirina V.P., O dinamike stroeniya pochvennogo pokrova v lesnykh biogeotsenozakh (On the dynamics of the soil cover structure in forest biogeocenoses), *Pochvovedenie*, 1989, No. 5, pp. 94–103.
- Karpachevskii L.O., Zubkova T.A., Proisler T., Kennel M., Gitl G., Gorcharuk N.Y., Minaeva T.Y., Vozdeistvie pologa el'nika slozhnogo na khimicheskii sostav osadkov (Effect of compound spruce canopy on the chemical composition of sediments), *Lesovedenie*, 1998, No. 1, pp. 50–59.
- Karpechko Y., Lozovik P., Potapova I., Transformatsiya khimicheskogo sostava atmosferykh osadkov lesnoi rastitel'nost'yu (Transformation of the chemical composition of atmospheric precipitation by forest vegetation), *Fundamental'nye problemy vody i vodnykh resursov* (Fundamental problems of water and water resources), Proc. of IV All-Russian Scientific Conf., Moscow, 15–18 September 2015, Moscow: Izd-vo IVP RAN, 2015, pp. 155–158.
- Karpechko Y.V., Lozovik P.A., Fedorets N.G., Balance of chemicals in pine and spruce forests of Karelia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, Vol. 11, No. 7, pp. 762–770.
- Kolmogorova E.Y., Ufimtsev V.I., Nekotorye osobennosti khimicheskogo sostava opada sosny obyknovnoy, proizrastayushchei v usloviyakh porodnogo otvala (Some peculiarities of the chemical composition of Scotch pine debris, growing under conditions of coal pit), *Uspekhi sovremenno-go estestvoznaniya*, 2018, No. 11-2, pp. 267–272.
- Krishna M.P., Mohan M., Litter decomposition in forest ecosystems: a review, *Energy, Ecology and Environment*, 2017, Vol. 2, No. 4, pp. 236–249.
- Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Petrov A.S., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Ableeva V.A., Kuderyarov V.N., Effect of the observed climate changes and extreme weather phenomena on the emission component of the carbon cycle in different ecosystems of the southern taiga zone, *Doklady Biological Sciences*, 2011, Vol. 441, No. 6, pp. 412–416.
- Kuzyakov Y.V., Larionova A.A., Contribution of rhizomicrobial and root respiration to the CO₂ emission from soil (A review), *Eurasian Soil Science*, 2006, Vol. 39, No. 7, pp. 753–764.
- Larionova A.A., Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Zolotareva B.N., Yevdokimov I.V., Kuderyarov V.N., Carbon dioxide emissions from agrogray soils under climate changes, *Eurasian Soil Science*, 2010, Vol. 43, No. 2, pp. 168–176.
- Lawrence D.J., Luckai N., Meyer W.L., Shahi C., Fazekas A.J., Kesanakurti P., Newmaster S., Distribution of white spruce lateral fine roots as affected by the presence of trembling aspen: root mapping using simple sequence repeat DNA profiling, *Canadian Journal of Forest Research*, 2012, Vol. 42, pp. 1566–1576.
- Liski J., Variation in soil organic carbon and thickness of soil horizons within a boreal forest stand – effect of trees and implications for sampling, *Silva Fennica*, 1995, Vol. 29, No. 4, pp. 255–266.
- Lukina N.V., Gorbacheva T.T., Nikonov V.V., Lukina M.A., Spatial variability of soil acidity in the course of human-induced (technogenic) succession of forest biogeocenoses, *Eurasian Soil Science*, 2003, Vol. 36, No. 1, pp. 32–45.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Isaeva L.G., Forest soil fertility: the base of relationships between soil and vegetation, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 7, pp. 725–733.
- Medvedeva M.V., Bakhmet O.N., Moshkina E.V., Solodovnikov A.N., Zachinyaeva A.V., Prostranstvennoe var'irovanie biologicheskoi aktivnosti pochv osnovnogo drevostoya srednetazhnoi podzony Karelii (Spatial variation of the size of biological activity of soils of a pine stand in the middle taiga subzone of Karelia), *Problemy okruzhayushchei sredy i prirodnnykh resursov*, 2020, No. 5, pp. 35–47.
- Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii*, (Methods of soil microbiology and biochemistry), Moscow: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 1991, 303 p.
- Mishustin E.N., Nikitin D.I., Vostrov I.S., Modernizatsiya metodov ucheta pochvennogo mikronaseleniya i ego aktivnosti (Modernization of methods for accounting for soil micropopulation and its activity), In: *Mikroorganizmy v sel'skom khozyaistve* (Microorganisms in agriculture), Minsk, 1968, pp. 144–150.
- Morozova R.M., *Lesnye pochvy Karelii* (Forest soils in Karelia), Leningrad: Nauka, 1991, 184 p.
- Nikonov V.V., Lukina N.V., Prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' pitatel'nogo rezhima Al-Fe-gumusovykh

- podzolov boreal'nykh lesov (Spatial and temporal variability of the nutrient regime of Al-Fe-humus podzols in boreal forests), *Pochvovedenie*, 2000, No. 12, pp. 1487–1495.
- Olson J.S., Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems, *Ecology*, 1963, Vol. 44, pp. 322–331.
- Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Metodicheskie podkhody k otboru obraztsov lesnoi podstilki s uchetom mozaichnosti lesnykh biogeotsenozov (Methodology of forest litter sampling taking into account the patchiness of forest biogeocoenoses), *Lesovedenie*, 2015, No. 3, pp. 214–221.
- Ostonen I., Helmisaari H.-S., Borcken W., Tedersoo L., Kukumägi M., Bahram M., Lindroos A.-J., Nöjd P., Uri V., Merilä P., Asi E., Lõhmus K., Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient, *Global Change Biology*, 2011, Vol. 17, No. 12, pp. 3620–3632.
- Pfeifer M., Gonsamo A., Woodgate W. et al., Tropical forest canopies and their relationships with climate and disturbance: results from a global dataset of consistent field-based measurements, *Forest Ecosystem*, 2018, Vol. 5, No. 7. <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0118-7>
- Romashkevich A.I., Gerasimova M.I., Mikromorfologiya i diagnostika pochvoobrazovaniya (Micromorphology and diagnostics of soil formation), Moscow: Nauka, 1982, pp. 127.
- Rooney N., McCann K.S., Integrating food web diversity, structure and stability, *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, Vol. 27, No. 1, pp. 40–46.
- Rukovodstvo po kompleksnomu monitoringu* (Integrated Monitoring Guide), Moscow: FGBU "IGKE Rosgidrometa i RAN", 2013, 153 p.
- Semenova L.A., Morfologiya mikoriz sosny obyknovЕННОI v spelykh lesakh (Morphology of Scotch pine mycorrhiza in mature forests), In: *Mikoriznye griby i mikorizy lesoobrazuyushchikh porod severa* (Mycorrhizal fungi and mycorrhiza of forest-forming species of the north), Petrozavodsk: Karel'skii filial AN SSSR, 1980, pp. 103–132.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Kuznetsova Y.D., Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub–herbaceous vegetation in spruce stands, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 1, pp. 27–38.
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I., *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumen, 2004, 342 p.
- Shubin V.I., *Mikotrofnost' drevnykh porod, ee znachenie pri razvedenii lesa v taezhnoi zone* (Mycotrophy of tree species, its importance in forest cultivation in the taiga zone), Leningrad: Nauka, 1973, 264 p.
- Smol'yaninov I.I., *Biologicheskii krugovorot veshchestv i povyshenie produktivnosti lesov* (Biological cycling and increasing forest productivity), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1969, 192 p.
- Tabak H.H., Lens P., van Hullebusch E.D., Dejonghe W., Developments in bioremediation of soils and sediments polluted with metals and radionuclides – 1. Microbial processes and mechanisms affecting bioremediation of metal contamination and influencing metal toxicity and transport, *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2005, Vol. 4, No. 3, pp. 115–156.
- Taylor A.F., Martin F., Read D.J., Fungal diversity in ectomycorrhizal communities of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst) and Beech (*Fagus sylvatica* L.) along north-south transects in Europe, *Ecological Studies*, 2000, Vol. 142, pp. 343–365.
- Uranov A.A., Fitogennoe pole (Phytogenic field), In: *Problemy sovremennoi botaniki* (Challenges of modern botany) Moscow, Leningrad: Nauka, 1965, Vol. 1, pp. 251–254.
- Zagural'skaya L.M., Mikrobiologicheskie aspekty monitoringa lesnykh pochv Karelii v usloviyakh zapovednogo rezhima (Microbiological aspects of monitoring forest soils in strictly reserved areas), *Lesovedenie*, 2003, No. 4, pp. 42–46.
- Zvyagintsev D.G., Bab'eva I.P., Zenova G.M., *Biologiya pochv* (Soil Biology), Moscow: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 2005, 448 p.
- Onwuka B., Mang B., Effects of soil temperature on some soil properties and plant growth, *Adv Plants Agric Res*, 2018, Vol. 8, No. 1, pp. 34–37.