

УДК 631.4

АККУМУЛЯЦИЯ УГЛЕРОДА В ПЕСЧАНЫХ И СУГЛИНИСТЫХ ПОЧВАХ РАВНИННЫХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ В ХОДЕ ПОСЛЕРУБОЧНЫХ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ

© 2019 г. А. И. Кузнецова^{1, *}, Н. В. Лукина¹, Е. В. Тихонова¹, А. В. Горнов¹, М. В. Горнова¹, В. Э. Смирнов^{1, 2}, А. П. Гераськина¹, Н. Е. Шевченко¹, Д. Н. Тебенькова¹, С. И. Чумаченко^{1, 3}

¹Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Россия, 117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14

²Институт математических проблем биологии РАН – фил. Федерального исследовательского центра Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, Россия, 142290, Пуццо, ул. Профессора Виткевича, 1

³Мытищинский филиал Московского государственного технического университета им. Н.Э. Баумана Россия, 141005, Московская обл., Мытищи, 1-я Институтская ул., 1

*e-mail: nasta472288813@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.04.2018 г.

После доработки 01.10.2018 г.

Принята к публикации 26.12.2018 г.

Дана сравнительная оценка аккумуляции углерода в суглинистых почвах Albic Retisols хвойно-широколиственных лесов Москворецко-Окской равнины и песчаных почвах Albic Podzols Брянского полесья. Показано, что уровень накопления углерода в почвах связан с их гранулометрическим составом и с такими биотическими факторами, как качество растительного опада и активность почвенных мезосапрофагов. Для лесов на песчаных почвах характерен высокий уровень запасов углерода в подстилке, что связано с небольшой биомассой почвенных сапрофагов. Содержание углерода значимо больше в минеральных горизонтах суглинистых почв, отличающихся высокой долей тонких частиц. Общие запасы углерода в подстилке и минеральном профиле суглинистых и песчаных почв оказались сопоставимыми, за исключением песчаных почв смешанного леса, отличающихся повышенным содержанием глинистых частиц. В ходе сукцессионного развития хвойно-широколиственных лесов на суглинках накопление углерода в подстилке в наибольшей степени выражено только на поздней стадии, благодаря высокому вкладу хвои ели. При этом уровни накопления углерода в гумусовых горизонтах суглинистых почв варьируют в связи с изменением их плотности, которая регулируется биомассой дождевых червей. При сравнении разных типов лесов, формирующихся на песчаных почвах, обнаружено, что уровень накопления углерода в подстилке сосновых лесов, представляющих раннюю стадию сукцессии, существенно выше, чем в подстилке смешанных и широколиственных лесов. Тенденции накопления углерода в минеральных горизонтах песчаных почв в основном определяются их мощностью, которая зависит от водного режима почв и регулирования древесными растениями объема промывающих почву атмосферных осадков.

Ключевые слова: запас почвенного углерода, C/N, дождевые черви, сукцессионная динамика, Брянское полесье, Москворецко-Окская равнина

DOI: 10.1134/S0032180X19070086

ВВЕДЕНИЕ

Леса – самые распространенные наземные экосистемы, играющие ключевую роль в регулировании циклов углерода. Пул почвенного углерода в лесных экосистемах значителен: в бореальных и умеренных лесах доля почвенного углерода составляет 60–85% от общего запаса углерода [23]. К важным факторам, определяющим содержание и запас углерода относятся гранулометрический состав почв. Известно, что почвенное органическое вещество, ассоциированное с фракциями глины и ила, относительно стабильно, а

связанное с фракцией песка, отличается нестабильностью и высокой чувствительностью к действию различных факторов [24]. Следовательно, почвы разного гранулометрического состава, песчаные и суглинистые, могут по-разному реагировать на изменение различных факторов, включая смену типа леса, вызванную, например, пожарами или рубкой леса. Оценка изменений запасов углерода в почвах разного гранулометрического состава на разных стадиях сукцессий лесов, вызванных различными антропогенными воздействиями, является актуальной задачей.

Для оценки изменения запасов почвенного углерода в ходе сукцессии лесов часто используется метод хронопоследовательностей (*chronosequences*), поскольку провести прямые измерения на протяжении многих десятков лет и даже столетий невозможно. Эти хроноряды подбираются на разных лесных участках с древостоями разного возраста, формирующимися в сходных условиях действия различных факторов, включая рельеф, климат, почвообразующие породы, историю землепользования и др. Применение такого подхода позволило показать накопление углерода в почвах в ходе постпирогенной сукцессии лесов при длительном отсутствии нарушений (градиент включал период от 50 до 5000 лет) на островах в Швеции [21, 33]. Парадигма “углерод нейтральности” старовозрастных лесов, представляющих заключительную стадию сукцессий не находит подтверждения и в ряде других работ, в которых демонстрируется продолжающееся накопление углерода в лесах на поздних стадиях сукцессий [22, 29, 30, 35].

Оценки запасов углерода в почвах старовозрастных гемибореальных лесов, к которым относятся южно-таежные и хвойно-широколиственные леса, редки по сравнению с оценками, проведенными в бореальных и умеренных лесах [26]. С использованием характеристик популяций ключевых видов деревьев для идентификации стадий сукцессии [13], показано, что на поздней стадии послерубочной сукцессии хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа запасы углерода возрастают в подстилке и уменьшаются в гумусовом гор. А – основном аккумуляторе углерода в почвах, формирующихся на глинистых сланцах [17]. Изменения запасов углерода на поздних стадиях сукцессии по сравнению с более ранними в этих горизонтах почв объясняются сменой доминирования древесных растений и вкладом различных видов напочвенного покрова, формирующих опад разного качества, то есть с разным содержанием азота и вторичных метаболитов, а также деятельностью почвенных животных. Следовательно, процессы накопления углерода в почвах могут быть обусловлены не только гранулометрическим составом почв, но и спецификой качества опада доминирующих на разных стадиях сукцессий видов растений и активностью почвенной биоты.

Цель работы – дать сравнительную оценку запасов углерода в песчаных и суглинистых почвах равнинных хвойно-широколиственных лесов европейской части России на разных стадиях восстановительных послерубочных сукцессий.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследований Москворецко-Окской равнины и Брянского полесья характеризуются

сходными климатическими условиями и потенциальным составом растительности, но существенно различаются по гранулометрическому составу почвообразующих пород.

Москворецко-Окская равнина. Объекты исследования расположены на территории Валуевского лесопарка, организованного в 1935 г. как часть Лесопаркового защитного пояса г. Москвы. Лесопарк лежит в пределах Апрелевско-Кунцевского ландшафта [11] с доминированием моренных равнин с абсолютными высотами 190–210 м. Среднегодовое количество осадков составляет 706 мм. Среднегодовая температура 5,3°C. Период с положительными температурами воздуха составляет 212–214 дней, продолжительность вегетационного периода ($T > 10^\circ\text{C}$) – 114–173 дней [10].

На Москворецко-Окской равнине выбран послерубочный сукцессионный ряд широколиственно-еловых бореально-неморально-таежных лесов [6], состоящий из трех стадий [4]. Ранняя стадия представлена березово-липовыми волосистоосоковыми лесами, которые сформировались на местах сплошных рубок 1950–1960-х гг. В древесном ярусе большое участие принимают раннесукцессионные виды – чаще береза повислая (*Betula pendula* Roth), реже осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), а также липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), преимущественно порослевого происхождения. В подросте преобладают клен остролистый (*Acer platanoides* L.) и липа сердцевидная. Среди кустарников высокую встречаемость, но небольшое обилие имеют жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum* L.), лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.) и рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.). Травяной ярус хорошо развит, в нем доминирует осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), содоминантами часто выступают сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.) и зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum* Huds.).

Промежуточная стадия – липовые леса волосистоосоковые. Возраст сообществ 90–110 лет. В древостое преобладает липа сердцевидная. Уменьшается доля раннесукцессионных видов деревьев (березы повислой и осины обыкновенной). В кустарниковом ярусе доминирует лещина обыкновенная, постоянно встречаются жимолость обыкновенная и подрост клена остролистного. В травяном ярусе доминирует осока волосистая. Высокое постоянство имеют зеленчук желтый, пролесник многолетний (*Mercurialis perennis* L.), лютик кашубский (*Ranunculus cassubicus* L.) и др.

Широколиственно-еловые кислично-разнотравные леса – наиболее поздняя стадия сукцессии. Возраст сообществ более 100 лет. Древесный ярус сомкнутый, отчетливо подразделяется на два подъяруса. В верхнем подъярусе доминирует ель европейская (*Picea abies* (L.) N. Karst.), встреча-

Таблица 1. Массовая доля гранулометрических фракций (%) гор. ВС почв хвойно-широколиственных лесов

Фракция	Москворецко-Окская равнина			Брянское полесье		
	I	II	III	I	II	III
1–0.05 мм (песок)	10.7	22.6	23.0	98.5	91.8	98.3
	1.4	4.0	14.2	0.2	2.6	0.3
0.05–0.001 мм (пыль)	74.8	64.5	64.9	1.4	7.5	1.3
	1.6	4.7	12.7	0.1	2.4	0.3
<0.001 мм (ил)	14.5	12.9	12.1	0.3	0.8	0.5
	0.2	0.8	1.5	0.1	0.5	0.2
Сумма частиц менее 0.01 мм	40.1	39.0	35.9	1.4	3.3	1.4
	1.4	3.3	2.1	0.2	0.7	0.3

Примечание. Стадии сукцессии (везде $n = 3$); I – ранняя, II – промежуточная; III – поздняя. Над чертой – среднее значение; под чертой – ошибка среднего.

ются дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), осина обыкновенная и береза повислая. В нижнем подъярусе тоже доминирует ель европейская, изредка встречается липа сердцевидная. Подлесок и подрост хорошо развиты: доминирует лещина обыкновенная, постоянно встречаются жимолость обыкновенная, крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.), рябина обыкновенная, ель европейская и липа сердцевидная. Покрытие травяного яруса неравномерное. Здесь доминирует кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), встречаются живучка ползучая (*Ajuga reptans* L.), копытень европейский (*Asarum europaeum* L.), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), лютик кашубский и др.

В почвенном покрове всех стадий преобладают дерново-подзолистые [9] почвы (Albic Retisols (Loamic, Cutanic, Ochric), по [34]) на покровном суглинке. Почвообразующая порода характеризуется средне-тяжелосуглинистым гранулометрическим составом (табл. 1): содержание физической глины в почвообразующих породах варьирует от 34.3 до 45.3%. Кислотность подстилки слабая (средняя величина рН составляет 5.9), кислотность минеральных горизонтов сопоставима на всех стадиях сукцессии (рН 5.2).

Брянское полесье. Исследования проводили в юго-восточной части Брянского полесья в пределах заповедника “Брянский лес. Среднегодовое количество осадков составляет 633 мм. Среднегодовая температура 6.1°C. Период с положительными температурами воздуха составляет 217–234 сут, продолжительность вегетационного периода ($T > 10^\circ\text{C}$) – 134–188 сут [10]. В почвенном покрове преобладают дерново-подзолы иллювиально-железистые [9] (Albic Podzols (Arenic) по WRB [34]) на флювиогляциальных отложениях.

В Брянском полесье сосняки кустарничково-зеленомошные с древостоями возраста 40–60 лет выбраны как объект, представляющий раннюю стадию сукцессии. Они сформировались в ре-

зультате посадок на месте вырубок неморальных лесов [5]. В древостое доминирует сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), реже встречается береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), единично отмечены особи дуба черешчатого. Подрост формируют ель европейская, дуб черешчатый, береза пушистая и др. Из кустарников встречаются крушина ломкая и ракитник русский (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klásk.). В травяном покрове преобладают бореальные виды: черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull).

Дубо-липняк (с елью) зеленчуково-волосистоосоковый – наиболее поздний этап формирования растительности на вершинах грив задровых местностей при отсутствии антропогенных воздействий на протяжении длительного времени. Возраст этих сообществ более 120 лет. Древесный ярус полидоминантный. В нем содоминируют дуб черешчатый, ель европейская, клен остролистный, липа сердцевидная, ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.) и вяз голый (*Ulmus glabra* Huds.). Полностью выпадает из древостоя ранне-сукцессионный вид – сосна обыкновенная. В подросте преобладают липа сердцевидная, клен остролистный, вяз голый, реже отмечены ясень обыкновенный, ель европейская и др. Среди кустарников чаще встречаются лещина обыкновенная и черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.). В травяном ярусе доминируют виды неморальной группы: сныть обыкновенная, осока волосистая, пролесник многолетний, звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea* L.) и др.

Кроме того, выбран объект со смешанными лесами: сосняк сложный волосистоосоково-разнотравный. Он представляет собой культуры возрастом 70–120 лет. Сосна встречается в древостое, но некоторые экземпляры выпадают. В ярусе деревьев высоко участие ели европейской, дуба

черешчатого, березы пушистой, липы сердцевидной, реже встречаются клен остролистный и осина обыкновенная. В подросте преобладает липа сердцевидная, меньше участие клена остролистного, ели европейской, дуба черешчатого, единично встречаются осина обыкновенная и вяз голый. В синузии кустарников отмечены крушина ломкая и лещина обыкновенная. В травяном ярусе доминируют неморальные виды: осока пальчатая (*Carex digitata* L.), осока волосистая, ландыш майский, яснотка пятнистая (*Lamium maculatum* (L.) L.), звездчатка жестколистная. Высоко участие и бореальных растений: ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.) и др.

Почвообразующая порода характеризуется песчаным гранулометрическим составом (табл. 1): содержание физической глины в почвообразующих породах в сосняках кустарничково-зеленомошных и полидоминантных широколиственных лесах варьирует от 0.5 до 2%, в то время как почвообразующие породы смешанного леса отличаются повышенным содержанием физической глины – от 1.5 до 5% и валового содержания К, Са, Al и Fe [4]. В почвах сосновых лесов отмечены высокие значения кислотности, как органогенных (рН 4.2–4.5), так и минеральных горизонтов почв (рН 3.9–4.7). Подгоризонты подстилки лесов с высокой долей широколиственных деревьев характеризуются близкой к нейтральной, или слабокислой реакцией среды (рН 5.5–6.1), рН минеральных горизонтов варьирует в среднем от 4.3 до 5.1.

Методы исследований. В лесах на каждой стадии сукцессии на территории Брянского полевья и Москворецко-Окской равнины заложено по 3 пробных площади размером 0.25 га, то есть всего – 18 пробных площадей. На каждой пробной площади под пологом леса были заложены опорные разрезы, из которых отбирались образцы подстилки (с разделением ее на подгоризонты L, FH) и минеральных горизонтов почв (каждые 10 см) до почвообразующей породы. Для учета внутрибиогеоценотической неоднородности почв каждую пробную площадь размером 0.25 га делили на 25 квадратов (0.01 га) и с помощью почвенного бура отбирали по 3 усредненных образца по горизонтам (L, FH, АУ/А, Е/ЕL, ВF/ВТ) путем смешивания 8 единичных проб из каждого горизонта. Для подготовки усредненных образцов не использовался только квадрат, в котором закладывался опорный разрез. Всего для анализа отобрано 215 почвенных образцов в Москворецко-Окской равнине и 200 образцов в Брянском полевье. В образцах определяли рН водной вытяжки (соотношение 1 : 2.5 – для минеральной части почвы, 1 : 25 – для органической) потенциометрически. Содержание углерода и

азота оценивалось на CHN анализаторе (EA 1110 (CHNS-O)).

Для определения массы подстилки и запасов углерода в ней на каждой пробной площади дополнительно производился отбор подстилки с использованием рамки размером 0.25 × 0.25 м в трехкратной повторности. Определение плотности сложения почвы проводилось в опорных разрезах буровым методом Качинского. В лабораторных условиях образцы почв и подстилки высушивали до сухого состояния при 105°C и взвешивали. При расчете запасов углерода пользовались методическими указаниями по количественному определению объема поглощения парниковых газов [12]. Расчет запаса углерода подстилки проводился путем умножения веса пробы на содержание углерода. Расчет запаса углерода в минеральных горизонтах почв проводился путем умножения плотности почвы (г/см³), содержания углерода и мощности. Расчеты проводили с учетом реальной мощности горизонтов для выявления механизмов аккумуляции углерода и фиксированных слоев 0–30, 0–100 см для нивелирования фактора мощности и возможности сравнения объектов между собой и с данными из литературных источников.

Для оценки активности почвенных сапрофагов на разных стадиях сукцессии проведены учеты наиболее многочисленной среди мезосапрофагов в гемибореальных лесах группы – дождевых червей. Исследования проведены по стандартной методике: на пробных площадях разных стадий сукцессии взяты по десять проб подстилки и минеральных горизонтов почв размером 25 × 25 × 25 см [14]. Идентификация материала проведена по определителю Всеволодовой-Перель [1].

Для оценки влияния стадии сукцессии/типа леса на почвенные характеристики применяли v -критерий [25]. Для каждой категории q переменной номинального типа (в нашем случае это стадия сукцессии) и для каждой количественной переменной X , чьи значения поделены на категории, рассчитывается статистика критерия:

$$v_s = \frac{\bar{x}_q - \bar{x}}{\sqrt{\frac{s^2}{I_q} \left(\frac{I - I_q}{I - 1} \right)}}$$

где \bar{x}_q – среднее переменной X для наблюдений в категории q , \bar{x} – среднее переменной X по всем наблюдениям, I_q – число наблюдений в категории q , I – общее число наблюдений, s^2 – дисперсия переменной X . Статистика v_s – критерия служит для проверки следующей нулевой гипотезы: среднее переменной X для категории q равно общему среднему или, другими словами, переменная X не характеризует категорию q . Если нулевая гипотеза отклонена на принятом уровне значи-

мости, то можно говорить о том, что переменная X отличается особенно высокими или низкими значениями в определенной категории, что и позволяет предположить значимое влияние категориальной переменной на X . При этом сама статистика ν -критерия выступает в роли стандартизированной величины эффекта (влияния). Расчет ν -критерия выполнен в среде статистического программирования R [32]. Зависимость между переменными на рис. 1–2 оценивали с помощью линейной регрессии, соответствующие прямые строили только для значимых ($p < 0.05$) связей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика почвенной биоты. В почвах суглинистого гранулометрического состава создаются более благоприятные условия для деятельности почвенной микробиоты, а также почвенных сапрофагов. Биологическая активность суглинистых лесных почв Москворецко-Окской равнины, выраженная в доле микробного углерода в общем органическом С, может достигать 10.7% [2], в то время как для песчаных почв Брянского Полесья этот вклад значительно меньше – 1.3% [18]. На примере европейских широколиственных лесов показано [19], что для песчаных почв характерно в два раза меньшее содержание микробного азота, по сравнению с суглинистыми почвами, на которых развиты аналогичные типы леса. Наблюдается тесная зависимость между содержанием физической глины и микробного углерода [3].

Численность, биомасса дождевых червей, а также видовой состав и состав функциональных групп принципиально отличаются в почвах разного гранулометрического состава. В суглинистых почвах биомасса люмбрицид выше в пять раз и более, чем в песчаных (табл. 2). В ходе сукцессии в хвойно-широколиственных лесах Москворецко-Окской равнины происходят изменения почвообразовательного комплекса дождевых червей: на ранних этапах сукцессии обитают две функциональные группы дождевых червей – почвенно-подстилочные и собственно-почвенные, на промежуточной и поздней стадиях добавляется подстилочная и норная группы. На первых двух стадиях преобладает группа собственно-почвенных видов, которые активно функционируют в верхних минеральных горизонтах почв, разрыхляя ее, что приводит к снижению плотности горизонтов. На поздней стадии с большим участием опада хвои ели формируется подстилка с подгоризонтом FН, что улучшает условия местообитания для функциональных групп люмбрицид, непосредственно связанных с подстилкой: подстилочных, почвенно-подстилочных и норных, которые относятся к первичным гумусобразователям (рис. 1). На поздней стадии биомасса этих видов возрастает в три раза и более по сравнению

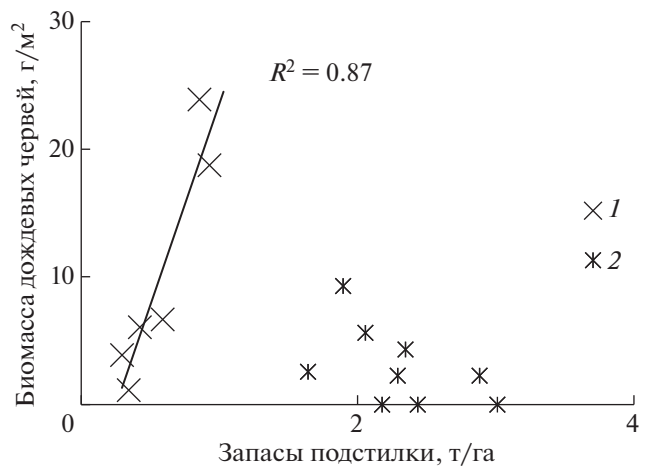


Рис. 1. Зависимость биомассы дождевых червей, связанных с подстилкой (подстилочных, почвенно-подстилочных и норных, г/м²), от запасов подстилки (т/га). Обозначения здесь и на рис. 2: 1 – Москворецко-Окская равнина; 2 – Брянское полесье.

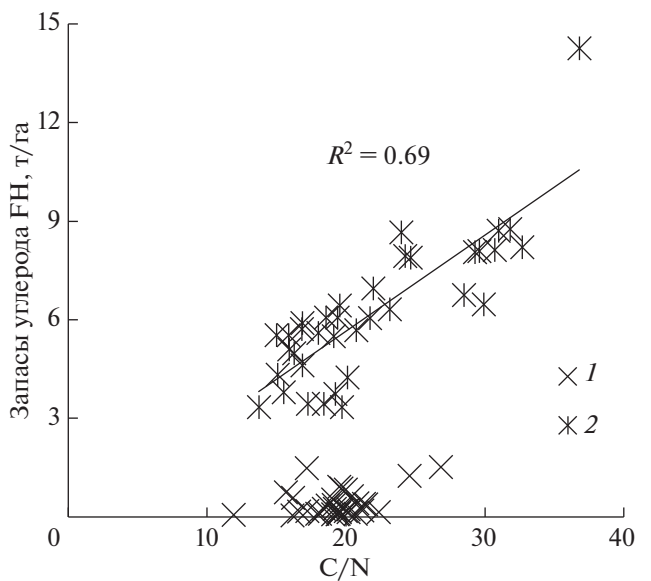


Рис. 2. Зависимость запасов углерода в гор. F(H) подстилки (запасы, т/га) от качества опада (C/N).

с предыдущими стадиями. Из группы деструкторов опада на этой стадии особенно существенно (в 2–9 раз) возрастает биомасса почвенно-подстилочного вида *Lumbricus rubellus*.

На песчаных почвах в сосняках кустарничково-зеленомошных, где фиксируются самые высокие запасы подстилки, дождевые черви не обнаружены (единично встречаются такие сапрофаги, как многоножки-кивсяки, моллюски, лесные тараканы). В почвах смешанных и полидоминантных широколиственных лесов обнаруживаются подстилочные и почвенно-подстилочные виды

Таблица 2. Изменение биомассы (г/м²) дождевых червей разных функциональных групп в ходе сукцессионного развития хвойно-широколиственных лесов

Морфоэкологическая группа	Москворецко-Окская равнина			Брянское полесье		
	I	II	III	I	II	III
Подстилочные	—*	$\frac{2.1}{0.3}$	$\frac{2.1}{0.3}$	—	$\frac{2.5}{0.9}$	$\frac{1.5}{0.8}$
Почвенно-подстилочные	$\frac{8.5}{2.6}$	$\frac{2.2}{0.5}$	$\frac{18.5}{3.5}$	—	$\frac{0.6}{0.1}$	$\frac{1.1}{0.3}$
Собственно почвенные	$\frac{14.2}{3.7}$	$\frac{12.2}{4.2}$	$\frac{3.7}{0.9}$	—	—	—
Норные	—	$\frac{3.9}{1.1}$	$\frac{4.0}{0.3}$	—	—	—
Всего	$\frac{22.7}{6.1}$	$\frac{20.4}{4.6}$	$\frac{28.3}{5.5}$	—	$\frac{3.1}{0.6}$	$\frac{2.6}{0.6}$

Примечание. Стадии сукцессии (везде $n = 10$): I — ранняя, II — промежуточная; III — поздняя. Над чертой — среднее значение; под чертой — ошибка среднего, прочерк — не обнаружено.

дождевых червей, биомасса которых остается относительно низкой. Вероятно, основным лимитирующим фактором для развития комплекса дождевых червей здесь является легкий гранулометрический состав почв, не способствующий развитию уже существующих групп и появлению других экологических групп дождевых червей, активная жизнедеятельность которых непосредственно связана с минеральным горизонтом почвы.

Сравнение запасов углерода в почве на разных стадиях сукцессионного развития хвойно-широколиственных лесов. Москворецко-Окская равнина. На ранней и промежуточной стадиях сукцессии в подгоризонте L содержалось до 100% от общих запасов подстилки, поскольку подгоризонты подстилки F и H на этих стадиях не представлены или представлены фрагментарно. В подстилках в среднем накапливалось 1.4 т/га углерода. На поздней стадии запасы углерода в подгоризонте L не изменялись и составляли 1.1 т/га, тогда как в подгоризонтах F(H) на ранней и промежуточной стадиях сукцессии они оказались существенно ниже, чем на поздней — 0–0.4 и 0.2–1.5 т/га соответственно.

Накопление углерода в подгоризонтах F(H) на поздней стадии сукцессии обусловлено увеличением массы этих подгоризонтов, что связано с существенным вкладом опада хвои ели, который разлагается медленно. В целом, общие запасы углерода в подстилке существенно возрастают на поздней стадии сукцессии, составляя в среднем 2.0 т/га, тогда как на ранней и промежуточной стадиях средние запасы не различались и составляли 1.0 т/га.

Максимальные запасы углерода в минеральных горизонтах суглинистых почв отмечены в

гор. А (табл. 3). На поздней стадии сукцессии в гор. А, несмотря на его меньшую мощность по сравнению почвами ранней и промежуточной стадий сукцессии, запас органического С сопоставим с ранними стадиями сукцессии, что обусловлено увеличением плотности гор. А. Это может быть связано с уменьшением в 2.7 раза биомассы собственно почвенных дождевых червей, которые в большей степени оказывают влияние на рыхление/разуплотнение почвы, по сравнению с предыдущими стадиями.

Общие запасы почвенного углерода в профиле LFH–A–EL–BT демонстрировали тенденцию возрастания от ранней к поздней стадии сукцессии. На ранней стадии средние запасы углерода составляли 55 т/га, на промежуточной — 58 т/га при варьировании от 42 до 68 т/га, на поздней стадии — 59 т/га при варьировании от 38 до 80 т/га. При этом вклад подстилки в общие запасы углерода в профиле LFH–A–EL–BT увеличивался от 1.8% на ранней и промежуточной стадии до 3.7% на поздней стадии. Доля углерода гор. А в общем запасе существенно не изменялась и варьировала в среднем от 65% на ранней и промежуточной до 60% на поздней стадии. Вклад нижних минеральных горизонтов составлял 34% от общих запасов.

Сравнение запасов углерода с учетом подстилки и минерального слоя мощностью 0–100 см демонстрирует тенденцию повышения запасов углерода в почвах от 61 т/га на ранней стадии сукцессии до 66 и 68 т/га на промежуточной и поздней стадиях соответственно. Наиболее существенно возрастание запасов на поздней стадии фиксируется в слое 50–100 см, а также в подстилке (табл. 3).

Таблица 3. Запасы углерода в суглинистых почвах Московцево-Окской равнины разных сукцессионных этапов (типов леса)

Показатель	v-критерий			Среднее по горизонту			Стандартное отклонение по горизонту			Общее среднее	Общее стандартное отклонение	P-value		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III			I	II	III
	Гор. L (n I = 12, n II = 13, n III = 13)													
С общ, %	0.3	0.2	-0.5	36.40	36.34	35.10	8.38	7.15	6.98	35.93	7.53	0.798	0.814	0.627
C/N	2.1	0.3	-2.4	27	25	23	4	3	4	26	4	0.032	0.757	0.016
Запасы С, т/га	-0.7	-0.4	1.1	0.84	0.88	1.04	0.29	0.42	0.61	0.92	0.47	0.455	0.697	0.262
Гор. F(H) (n I = 10, n II = 11, n III = 13)														
С общ, %	-0.1	-0.1	1.1	12.1	11.12	13.18	3.49	3.69	4.53	12.20	4.07	0.930	0.292	0.273
C/N	0.8	0.8	1.0	20	18	20	1	3	3	19	3	0.422	0.062	0.297
Запасы С, т/га	-2.1	-2.1	4.3	0.18	0.16	0.78	0.10	0.10	0.40	0.40	0.40	0.035	0.015	0.000
Гор. A (n I = 12, n II = 13, n III = 13)														
С общ, %	-1.0	0.2	0.7	3.08	3.31	3.39	0.66	0.67	0.96	3.26	0.79	0.323	0.804	0.472
C/N	-1.6	-2.3	3.9	12	11	13	1	1	1	12	1	0.107	0.020	0.000
Плотность, г/см ³ *	-5.0	0.6	3.4	0.48	0.63	0.70	0.01	0.10	0.05	0.62	0.11	0.000	0.571	0.001
Мощность, м***	1.9	-0.2	-1.6	0.28	0.26	0.24	0.04	0.05	0.04	0.26	0.05	0.052	0.874	0.107
Запасы С, т/га**	-0.5	0.1	0.3	36.12	37.65	38.05	8.44	8.51	13.67	37.30	10.58	0.643	0.886	0.756
Гор. EL (n I = 12, n II = 13, n III = 14)														
С общ, %	0.2	-0.1	-0.1	0.39	0.38	0.39	0.10	0.08	0.10	0.39	0.10	0.828	0.898	0.934
C/N	0.1	-0.7	0.6	8	8	8	1	1	1	8	1	0.907	0.489	0.570
Плотность, г/см ³ *	-3.5	3.0	-0.2	0.78	1.01	0.90	0.17	0.06	0.11	0.91	0.15	0.000	0.003	0.856

Таблица 3. Окончание

Показатель	v-критерий			Среднее по горизонту			Стандартное отклонение по горизонту			Общее среднее	Общее стандартное отклонение	P-value		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III			I	II	III
	Мощность, м	0.1	-1.2	1.4	0.14	0.12	0.15	0.02	0.02			0.07	0.14	0.05
Запасы С, т/га	-1.7	0.3	1.5	3.94	4.85	5.32	1.04	1.34	2.55	4.72	1.87	0.842	0.007	0.011
Гор. ВТ (n I = 12, n II = 16, n III = 16)														
С общ, %	-0.8	-0.6	1.3	0.22	0.23	0.24	0.02	0.05	0.05	0.23	0.04	0.413	0.579	0.189
C/N	0.8	-1.8	1.0	6	6	6	1	1	1	6	1	0.443	0.068	0.316
Запасы С, т/га	0.2	-2.7	2.5	14.35	13.30	15.15	0.40	1.12	2.31	14.26	1.75	0.087	0.766	0.144
Гор. ВС (n I = 6, n II = 8, n III = 8)														
С общ, %	-2.1	-0.2	2.1	0.20	0.22	0.25	0.02	0.02	0.04	0.23	0.04	0.039	0.880	0.039
C/N	1.2	-1.4	0.3	6	6	6	1	1	1	6	1	0.235	0.166	0.776
Запасы С в 10 см, т/га	-2.1	-0.2	2.1	3.15	3.58	3.98	0.39	0.40	0.71	3.61	0.63	0.039	0.880	0.039
По слоям (n I = 6, n II = 7, n III = 7)														
Запасы С подстилки, т/га	-1.3	-1.8	3.1	1.02	0.95	2.04	0.13	0.55	0.60	1.35	0.70	0.178	0.065	0.002
Запасы С в слое 0–30 см, т/га	-0.8	0.7	0.1	35.85	40.83	39.17	7.34	8.10	12.28	38.75	9.80	0.398	0.498	0.893
Запасы С в слое 50–100 см, т/га	-1.2	-1.1	2.3	16.84	16.99	19.93	1.06	1.32	3.64	17.97	2.77	0.242	0.254	0.023
Запасы С в слое 0–100 см, т/га	-1.0	0.5	0.5	60.07	65.46	65.64	7.56	8.74	14.29	63.91	11.03	0.321	0.652	0.615
Запасы С в слое LFH – 100 см, т/га	-1.1	0.3	0.7	61.10	66.41	67.68	7.63	9.06	14.17	65.26	11.14	0.286	0.741	0.487

Примечание. Стадии: I – ранняя стадия – березово-липовые волосистоосоковые леса; II – промежуточная – липовые леса волосистоосоковые; III – поздняя – широколиственно-еловые кислично-разнотравные леса.

* Определено только в опорных разрезах, n = 4.

** Запасы и мощность посчитаны для гор. А и переходного гор. АЕ.

Брянское полесье. Для подгоризонта L характерна тенденция к накоплению углерода в полидоминантных широколиственных лесах по сравнению с сосновыми. Так, в подгоризонте L сосняков кустарничково-зеленомошных в среднем накапливалось 2.7 т/га углерода, в полидоминантных широколиственных лесах запасы углерода возрастали в среднем до 3.2 т/га. Это связано большим количеством опада в более продуктивных широколиственных лесах.

В подгоризонтах FН накопление углерода ярко выражено в сосняках кустарничково-зеленомошных, где запасы углерода варьировали от 6.5 до 14.3 т/га, а в полидоминантных широколиственных лесах они существенно снижались и варьировали от 3.3 до 5.9 т/га. Это объясняется более значительными запасами подгоризонтов FН в сосновых лесах, представляющих раннюю стадию сукцессии и высоким содержанием углерода в них, а также небольшой биомассой почвенной биоты в этих подгоризонтах. В сосновых лесах процессы трансформации опада и перевода его в доступную для биоты форму протекают медленнее, что способствует накоплению грубого, недифференцированного материала. Это связано с высоким содержанием трудно разлагаемых лигнин-содержащих соединений, входящих в состав хвойного опада, и более кислой реакцией среды. В целом общие запасы углерода в подстилке сосняков кустарничково-зеленомошных существенно выше, чем в широколиственных и смешанных лесах: 11.1 против 8.1 и 6.5 т/га соответственно. Полученные результаты по запасам углерода подстилки сопоставимы с результатами, полученными другими исследователями [15, 19].

В песчаных почвах максимальные запасы углерода отмечены в гор. АУ (табл. 4). В разных типах леса, формирующихся на песчаных почвах, запасы углерода в этом горизонте достоверно не отличались друг от друга, несмотря на повышенное содержание углерода в почвах широколиственных и смешанных лесов. Основным фактором накопления углерода в гумусовом горизонте почв сосняков кустарничково-зеленомошных является активное физическое перемещение темноокрашенных гумусовых частиц, мигрирующих вниз по профилю, что способствует увеличению мощности гор. АУ. В этом типе леса фиксировались значительные объемы почвенных лизиметрических вод на протяжении 2016–2017 гг. [7], что обусловлено значительным объемом осадков, проникающих под высокие и ажурные кроны деревьев сосны.

Накопление углерода в элювиальных и иллювиальных горизонтах почв наиболее значительно в полидоминантных широколиственных лесах с более развитым профилем почв. Низкий уровень аккумуляции углерода в минеральных горизонтах

почв смешанных лесов объясняется их меньшей плотностью из-за повышенного содержания глинистых частиц (табл. 1).

В широколиственных лесах максимальные запасы почвенного углерода в профиле LFH–АУ–Е–BF достигали 94 т/га, тогда как в смешанных и сосновых лесах не превышали 64 т/га. Вклад подстилки в общие запасы углерода в профиле снижался от 23–29% в сосняках кустарничково-зеленомошных и смешанных лесах до 13% в полидоминантных широколиственных лесах. Доля гор. АУ в общем запасе углерода варьировала незначительно и составляла от 44 до 55%. Доля гор. Е в почвах сосняков кустарничково-зеленомошных и смешанных лесов составляла 8–12%, а в полидоминантных широколиственных лесах достигала 20% от общих запасов. Вклад иллювиальных горизонтов в песчаных почвах варьировал от 17 до 25% от общих запасов.

Сравнение запасов углерода с учетом подстилки и фиксированного слоя минерального профиля мощностью 0–100 см демонстрирует, что меньше всего почвенного углерода (46 т/га) аккумулируется в смешанных лесах, тогда как в почвах сосновых и полидоминантных широколиственных лесов запасы оказались значительно выше и составляли соответственно 60 и 65 т/га. При этом в сосновых лесах значителен вклад подстилки, а в широколиственных лесах – более развитых минеральных горизонтов.

Сравнение запасов углерода в песчаных и суглинистых почвах. *Подстилка.* В лесах, развивающихся на песчаных почвах, запасы углерода подгоризонтов L и FН подстилки изменялись от 0.6 до 4.8 т/га и от 3.3 до 14.3 т/га соответственно. Подстилки суглинистых почв накапливают значительно меньше углерода: от 0.4 до 2.5 т/га в подгоризонте L от 0 до 1.5 т/га в подгоризонтах F(Н). Различия в запасах углерода в подстилках обусловлены качеством опада и связанной с характеристиками опада активностью почвенных мезосапрофагов, которая определяется составом функциональных групп, численностью и биомассой.

Общепризнанной характеристикой качества опада, определяющей скорость разложения органического вещества, является отношение C/N [31]. В подгоризонтах FН лесов на песчаных почвах подтверждается следующая закономерность: чем больше отношение C/N, тем выше запасы органического углерода подстилки (рис. 2). В подстилках лесов, формирующихся на суглинках (табл. 3) и на песчаных почвах (табл. 4), на ранних стадиях сукцессий отношение C/N выше 25, а на поздних варьирует от 19 до 23.

Согласно литературным данным, годовое поступление опада в лесах Москворецко-Окской равнины варьировало от 2.5 до 4.4 т/га [8], Брянского полесья: 3.1–4.4 т/га [16], то есть размеры

Таблица 4. Запасы углерода в песчаных почвах Брянского полесья разных сукцессионных этапов (типов леса)

Показатель	v-критерий			Среднее по горизонту			Стандартное отклонение по горизонту			Общее среднее	Общее стандартное отклонение	P-value		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III			I	II	III
	Гор. L (n I = 12, n II = 12, n III = 12)													
С общ, %	3.5	-0.1	-3.4	46.99	43.56	40.44	1.83	3.41	3.32	43.66	3.98	0.000	0.912	0.001
C/N	5.0	-1.6	-3.4	32	22	19	5	2	2	24	7	0.000	0.101	0.001
Запасы С, т/га	1.1	-4.2	3.2	2.68	1.38	3.19	0.83	0.56	0.64	2.42	1.02	0.281	0.000	0.002
Гор. FH (n I = 12, n II = 12, n III = 12)														
С общ, %	4.8	-1.2	-3.6	43.46	31.79	27.09	3.75	5.12	4.39	34.11	8.20	0.000	0.236	0.000
C/N	5.2	-1.2	-4.0	29	20	16	4	1	1	22	6	0.000	0.227	0.000
Запасы С, т/га	4.5	-1.7	-2.7	8.48	5.31	4.81	1.87	1.22	0.87	6.20	2.13	0.000	0.080	0.006
Гор. AY (n I = 12, n II = 12, n III = 12)														
С общ, %	-2.9	2.7	0.2	1.67	3.65	2.74	0.49	1.83	1.02	2.69	1.48	0.004	0.006	0.880
C/N	4.0	-0.1	-3.9	20	16	13	3	3	2	16	4	0.000	0.941	0.000
Плотность, г/см ^{3*}	-0.1	-2.8	2.8	1.18	1.05	1.32	0.19	0.13	0.17	1.18	0.20	0.963	0.006	0.005
Мощность, м	3.4	-1.9	-1.5	0.11	0.08	0.08	0.03	0.00	0.02	0.09	0.02	0.001	0.052	0.135
Запасы С, т/га	-1.3	0.0	1.3	24.45	28.38	32.28	7.72	13.76	13.35	28.37	12.35	0.184	0.998	0.185
Гор. E (n I = 12, n II = 2, n III = 16)														
С общ, %	4.1	0.0	-3.8	0.47	0.30	0.17	0.13	0.10	0.13	0.30	0.17	0.000	0.990	0.000
C/N	4.8	-0.5	-4.0	17	13	11	2	2	1	14	3	0.000	0.597	0.000
Плотность, г/см ^{3*}	-3.6	-3.8	2.1	1.18	1.17	1.69	0.30	0.08	0.34	1.53	0.39	0.000	0.000	0.033
Мощность, м	-3.3	-1.3	5.8	0.07	0.17	0.49	0.01	0.04	0.20	0.24	0.21	0.001	0.176	0.000
Запасы С, т/га	-2.3	-0.6	7.3	4.07	5.91	12.97	1.60	2.01	5.66	6.59	4.46	0.021	0.537	0.000

Таблица 4. Окончание

Показатель	v-критерий			Среднее по горизонту			Стандартное отклонение по горизонту			Общее среднее	Общее стандартное отклонение	P-value		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III			I	II	III
	Гор. BF (n I = 6, n II = 15, n III = 9)													
С общ, %	0.95	-0.64	-0.13	0.39	0.30	0.27	0.10	0.15	0.19	0.32	0.17	0.340	0.525	0.899
C/N	2.4	0.7	-2.8	16	14	11	2	3	2	13	3	0.015	0.509	0.0
Плотность, г/см ³ *	-0.6	-3.3	3.4	1.25	1.13	1.60	0.28	0.11	0.27	1.33	0.31	0.493	0.001	0.001
Мощность, м	0.9	-4.4	2.2	0.26	0.20	0.29	0.04	0.00	0.05	0.24	0.05	0.360	0.000	0.030
Запасы С, т/га	0.3	-2.6	2.9	12.32	7.05	15.20	1.99	2.57	10.38	11.42	9.00	0.788	0.010	0.003
Гор. ВС (n I = 9, n II = 6, n III = 4)														
С общ, %	0.0	0.3	-0.3	0.11	0.11	0.11	0.02	0.02	0.01	0.11	0.02	0.983	0.802	0.755
C/N	-0.2	0.4	-0.2	11	11	11	2	2	1	11	2	0.842	0.720	0.870
Плотность, г/см ³ *	0.5	-1.9	1.6	1.41	1.17	1.60	0.28	0.07	0.38	1.37	0.31	0.621	0.056	0.114
Запасы С в 10 см, т/га	0.6	-1.8	1.3	1.54	1.31	1.67	0.31	0.18	0.27	1.50	0.30	0.530	0.074	0.204
По слоям (n I = 6, n II = 6, n III = 6)														
Запасы С подстилки, т/га	2.8	-2.3	-0.5	11.06	6.44	8.07	2.93	1.75	1.48	8.55	2.93	0.006	0.021	0.641
Запасы С в слое 0–30 см, т/га	0.2	-1.3	1.1	31.96	25.71	36.40	9.01	16.03	11.84	31.11	13.39	0.838	0.198	0.259
Запасы С в слое 50–100 см, т/га	-0.8	-1.5	2.4	9.03	7.71	16.27	2.48	3.19	9.01	10.74	6.59	0.407	0.141	0.017
Запасы С в слое 0–100 см, т/га	0.2	-1.7	1.6	49.29	39.80	57.31	12.31	14.27	17.89	48.38	16.44	0.859	0.095	0.121
Запасы С в слое LFH – 100 см, т/га	0.6	-1.9	1.4	60.36	46.24	65.38	14.72	14.65	18.01	56.92	17.72	0.535	0.054	0.173

Примечание. Стадии: I – сосняки кустарничково-зеленомошные; II – сосняк сложный волосистоосоково-разнотравный (смешанный лес); III – дубо-липняк (с елью) зеленчуково-волосистоосоковый (полидоминантный широколиственный).

* Определено только в опорных разрезах, n = 3.

поступления опада в лесах, формирующихся на суглинистых и песчаных почвах, сходны. Таким образом, качество и количество опада в хвойно-широколиственных лесах Москворецко-Окской равнины и Брянского полесья сопоставимы. Причиной существенных различий в запасах углерода в подстилках является низкая активность почвенной биоты в песчаных почвах.

Минеральные горизонты. Запасы углерода в гумусовом гор. А песчаных почв оказались существенно ниже, чем суглинистых, что объясняется низкой активностью дождевых червей в песчаных почвах. Запасы углерода в иллювиальных горизонтах песчаных и суглинистых почв не различались, и оказались выше в мощных элювиальных горизонтах песчаных почв полидоминантных широколиственных лесов.

В гор. ВС песчаных и суглинистых почв запасы углерода варьировали в пределах порядка величины и могли достигать 14 и 33 т/га соответственно, что составляет от 23 до 37% от общего запаса почвенного углерода. Таким образом, недоучет запасов углерода в нижних минеральных горизонтах может привести к существенной недооценке депонирования углерода в лесных экосистемах.

Более высокие уровни накопления углерода в гор. ВС почв Москворецко-Окской равнины обусловлены высоким содержанием глинистых частиц и тесно ассоциированным с ними органическим веществом [24].

Сравнение запасов углерода в почвах разного гранулометрического состава демонстрирует, что в слое 0–100 см минеральных горизонтов без учета подстилки уровень аккумуляции углерода в суглинистых почвах выше и в среднем составляет 64 против 48 т/га в песчаных почвах. Однако, поскольку более значительные запасы углерода в подстилках демонстрируют песчаные почвы, общие запасы углерода в суглинистых и в песчаных почвах сосняков кустарничково-зеленомошных и полидоминантных широколиственных лесов оказались сопоставимыми. Исключение составляют песчаные почвы смешанного леса (сосняка сложного), отличающиеся повышенным содержанием глинистых частиц, что обуславливает низкую плотность минеральных горизонтов.

ВЫВОДЫ

1. Уровень накопления углерода в песчаных и суглинистых почвах связан как с их гранулометрическим составом, так и с такими биотическими факторами, как качество растительного опада и активность почвенных мезосапрофагов.

Для лесов, формирующихся на песчаных почвах, характерны значительные запасы углерода в подстилках, что связано с невысокой биомассой почвенных сапрофагов.

Аккумуляция углерода в минеральных горизонтах также зависит от деятельности почвенной биоты, которая не только обогащает эти горизонты почв органическим веществом, но и регулирует их плотность. Низкая плотность минеральных горизонтов, обусловленная активной жизнедеятельностью почвенных червей, является причиной невысокого уровня аккумуляции углерода в гумусовом горизонте суглинистых почв по сравнению с песчаными. Содержание углерода в минеральных горизонтах связано с их гранулометрическим составом и выше в суглинистых почвах, за исключением иллювиального горизонта, из-за более ярко выраженных процессов иллювиирования в песчаных почвах. В суглинистых и песчаных почвах общие запасы углерода в подстилках и минеральном слое 0–100 см оказались сопоставимыми. Исключение составляют почвы смешанного леса (сосняка сложного), отличающиеся повышенным содержанием глинистых частиц, что обуславливает низкую плотность минеральных горизонтов.

2. В ходе сукцессионного развития хвойно-широколиственных лесов на суглинистых почвообразующих породах накопление углерода в подстилках выражено только на поздней стадии. Это связано с преобладанием опада хвои ели, который медленнее разлагается, что способствует формированию местообитаний для почвенной биоты, непосредственно связанной с подстилкой, но при этом не активизируются процессы разложения. Тенденции накопления углерода в ходе сукцессионного развития лесов в гумусовых горизонтах суглинистых почв в основном связаны с плотностью горизонтов, которая регулируется изменением биомассы червей. На поздней стадии сукцессии плотность гор. А увеличивается в полтора раза при уменьшении биомассы собственно почвенных дождевых червей почти в три раза по сравнению с предыдущими стадиями. Общие запасы углерода в подстилках и минеральном слое 0–100 см возрастали от 61 т/га на ранней стадии сукцессии до 66 и 68 т/га на промежуточной и поздней стадиях соответственно.

3. При сравнении лесов, формирующихся на песчаных почвах, обнаруживается, что в подгоризонтах FН подстилки сосновых лесов, представляющих ранние стадии сукцессий, уровень накопления углерода значительно выше, чем в смешанных и полидоминантных широколиственных лесах. Это обусловлено низким качеством опада, то есть низким содержанием элементов питания и высоким содержанием вторичных метаболитов, и незначительной биомассой почвенных мезосапрофагов в сосновых лесах. Тенденции накопления углерода в минеральных горизонтах песчаных почв в основном определяются мощностью горизонтов, которая регулируется, наряду с другими факторами, древесной растительностью че-

рез изменение объема промывающих почву атмосферных осадков. Общие запасы углерода в подстилке и слое 0–100 см варьировали от 46 т/га в сосняке сложном волосистоосоково-разнотравном до 60 и 65 т/га в сосняках кустарничково-зеленомошных и полидоминантных широколиственных лесах соответственно.

Благодарность. Полевые работы и количественный анализ углерода и азота выполнены за счет гранта Российского научного фонда (проект № 16-17-10284) в экоаналитической лаборатории ЦКП “Хроматография” (регистрационный номер 3297) ИБ Коми НЦ УрО РАН (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.511257); обработка результатов исследования – за счет государственного задания ЦЭПЛ РАН № 0110-2018-0007 и программы Президиума РАН № 0110-2018-0005.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Всеволодова-Перель Т.С.* Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
2. *Гавриленко Е.Г.* Биологические свойства почвы для их эколого-экономической оценки (на примере Серпуховского и Подольского районов Московской обл.). Дис. ... канд. биол. н. М., 2013. 167 с.
3. *Гавриленко Е.Г., Сусьян Е.А., Ананьева Н.Д., Макаров О.А.* Пространственное варьирование содержания углерода микробной биомассы и микробного дыхания почв южного Подмосковья // Почвоведение. 2011. № 10. С. 1231–1245.
4. *Горнов А.В., Горнова М.В., Тихонова Е.В., Шевченко Н.Е., Казакова А.И.* Оценка сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов европейской части России на основе популяционного подхода // Лесоведение. 2018. № 6. С. 16–30.
5. *Евстигнеев О.И.* Неруссо-Деснянское Полесье: история природопользования. Брянск, 2009. 139 с.
6. *Заугольнова Л.Б., Мартыненко В.Б.* Определитель типов леса Европейской России. 2012. URL: <http://cepl.rssi.ru/bio/forest/index.htm> (дата обращения 01.05.2018).
7. *Казакова А.И., Семиколенных А.А., Горнов А.В., Горнова М.В., Лукина Н.В.* Влияние растительности на лабильные характеристики лесных почв задровых местностей заповедника “Брянский лес” // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2018. № 3. С. 9–15.
8. *Карпачевский Л.О.* Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во Моск.ун-та, 1977.
9. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена. 2004. 342 с.
10. Климат России: Научно-прикладной справочник [Электронный ресурс]. – <http://meteo.ru/pogoda-iklimat/197-nauchno-prikladnoj-spravochnik-klimat-gossii> (дата обращения 01.07.2018).
11. Ландшафты Московской области и их современное состояние / Под ред. И.И. Мамай. Смоленск: Изд-во Смол. гуманитар. ун-та, 1997. 296 с.
12. Распоряжение Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 30 июня 2017 г. № 20-р “О методических указаниях по количественному определению объема поглощения парниковых газов” [Электронный ресурс]. – <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/71612096/> (дата обращения 01.07.2018).
13. *Смирнова О.В.* Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере Восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–27.
14. *Фасулати К.К.* Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1971. 424 с.
15. *Честных О.В., Лыжин В.А., Кокшарова А.В.* Запасы углерода в подстилках лесов России // Лесоведение. 2007. № 6. С. 114–121.
16. *Шаблій И.В.* Формирование дубово-сосновых насаждений в условиях свежих судубрав Южной части Полесья и Северной лесостепи. Автореф. дис. ... канд. биол. н. Киев, 1990. 25 с.
17. *Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Смирнов В.Э., Гераськина А.П., Горнов А.В., Тихонова Е.В., Лукина Н.В.* Сукцессионная динамика запасов почвенного углерода и растительности хвойно-широколиственных лесов северо-западного Кавказа // Лесоведение. 2019. № 3.
18. *Шпакивская И.М.* Агрогенная трансформация морфологических, физико-химических и экофизиологических свойств дерново-слабоподзолистых почв Волынского полесья (Украина) // Сборник докладов Международной научной конференции (Минск, 14–17 сентября 2016 г.). Т. 2. Минск: Беларуская навука, 2016. С. 80–83.
19. *Щепашенко Д.Г., Мухортов Л.В., Швиденко А.З., Ведрова Э.Ф.* Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2013. № 2. С. 123–123.
20. *Angst S., Mueller C.W., Cajthaml T., Angst G., Lhotakova Z., Bartuska M., Spaldonova A., Frouz J.* Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter // Geoderma. 2017. V. 289. P. 29–35.
21. *Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Lindahl B.D.* Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest // Science. 2013. V. 339. № 6127. P. 1615–1618.
22. *Falk M., Suchanek T.H., Ustin S.L., Chen J., Park Y.-S., Winner W.E., Thomas S.C., Hsiao T.C., Shaw R.H., King T.S., Pyles R.D., Schroeder M., Matista A.A.* Carbon dioxide exchange between an old-growth forest and the atmosphere // Ecosystems. 2004. V. 7. № 5. P. 513–524.
23. *Framstad E., Wit H., Mäkipää R., Larjavaara M., Vesterdal L., Karlton E.* Biodiversity, carbon storage and dynamics of old northern forests // Copenhagen: Nordic Council of Ministers, 2013. 130 p.
24. *Fujisaki K., Chapuis-Lardy L., Albrecht A., Razafimbelo T., Chotte J.L., Chevallier T.* Data synthesis of carbon distribution in particle size fractions of tropical soils: Im-

- plications for soil carbon storage potential in croplands // *Geoderma*. № 313. P. 41–51.
25. *Husson F., Le S., Pagès J.* Exploratory multivariate analysis by example using R. 2nd edition. Chapman & Hall/CRC. 2017. 248 p.
 26. *Kenina L., Elferts D., Baders E., Jansons A.* Carbon Pools in a Hemiboreal Over-Mature Norway Spruce Stands // *Forests*. 2018. V. 9. № 7. P. 435.
 27. *Kooch Y., Jalilvand H.* Earthworms as ecosystem engineers and the most important detritivores in forest soils // *Pakistan J. Biological Sciences*. 2008. V. 11. № 6. P. 819–825.
 28. *Kooijman A.M., Van Mourik J.M., Schilder M.L.M.* The relationship between N mineralization or microbial biomass N with micromorphological properties in beech forest soils with different texture and pH // *Biological and Fertility of Soils*. 2009. V. 45. № 5. P. 449.
 29. *Lewis S.L., Lopez-Gonzalez G., Sonké B., Affum-Baffoe K., Baker T. R., Ojo L.O., Phillips O.L., Reitsma J.M., White L., Comiskey J.A., Djuikouo K.M.-N., Feldpausch T.R., Hamilton A.C., Gloor M., Hart T., Hladik A., Lloyd J., Lovett J.C., Makana J.-R., Malhi Y., Mbago F.M., Ndangalasi H.J., Peacock J., Peh K.S.-H., Sheil D., Sunderland T., Swaine M.D., Taplin J., Taylor D., Thomas S.C., Votere R., Wöll H., Ewango C.E.* Increasing carbon storage in intact African tropical forests // *Nature*. 2009. V. 457. № 7232. P. 1003.
 30. *Luyssaert S., Schulze E.D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B.E., Ciais P., Grace J.* Old-growth forests as global carbon sinks // *Nature*. 2008. V. 455. № 7210. P. 213.
 31. *McClagherty C.A., Berg B.* Cellulose, lignin and nitrogen levels as rate-regulatory factors in late stages of forest litter decomposition // *Pedobiologia*. 1987. № 30. P. 101–112.
 32. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2017. URL: <http://www.R-project.org>.
 33. *Wardle D.A., Jonsson M., Bansal S., Bardgett R.D., Gundale M.J., Metcalfe D.B.* Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment // *J. Ecology*. 2012. V. 100. № 1. P. 16–30.
 34. World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports / IUSS Working Group. Rome: FAO, 2015. 203 p.
 35. *Zhou G., Liu S., Li Z., Zhang D., Tang X., Zhou C., Yan J., Mo J.* Old-growth forests can accumulate carbon in soils // *Science*. 2006. V. 314. № 5804. P. 1417–1417.

Carbon Stock in Sandy and Loamy Soil of Coniferous-Deciduous Forests at the Different Stages of Successions

A. I. Kuznetsova^{a,*}, N. V. Lukina^a, E. V. Tikhonova^a, A. V. Gornov^a, M. V. Gornova^a, V. E. Smirnov^{a,b}, A. P. Geraskina^a, N. E. Shevchenko^a, D. N. Tebenkova^a, and S. I. Chumachenko^{a,c}

^a*Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, 117997 Profsoyuznaya st. 84/32, RU – 117997 Moscow, Russia*

^b*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Sciences of the Russian Academy of Science, Vitkevicha st.1, RU – 142290, Pushchino, Moscow Region, Russia*

^c*MB of Bauman Moscow State Technical University, 1st Institutskaya street, 1, RU – 141005 Mytitschi, Moscow region, Russia*

^{*}*e-mail: nasta472288813@yandex.ru*

A comparative assessment of carbon stock in the loamy soils (Albic Retisols) of coniferous-deciduous forests of the Moskvoretsko-Okhsaya region and sandy soils (Albic Podzols) of the Bryansk region was estimated. The carbon stock in soil was related to the particle size distribution in mineral soil horizons and biotic factors, such as quality of litter and activity of earthworms. The forests on sandy soils were characterized by high carbon stocks in the litter, which was explained by low biomass of earthworms. The carbon content was significantly higher in the mineral horizons of loamy soils, characterized by a high proportion of fine particles. The carbon stocks in the litter and mineral horizons of loamy and sandy soils turned out to be comparable, except for sandy soils of mixed forests due to higher proportion of fine particles. In the course of succession of coniferous-deciduous forests on loamy soil, carbon accumulation in litter was high only at the late stage, due to the high input of spruce needles. The carbon stock in the humus horizons of loamy soils varied due to changes in their density, which was regulated by earthworms. When comparing different succession stages/types of forests on sandy soils, it was found that the carbon stock in the litter of pine forests at the early stage of succession was significantly higher than those of mixed and broadleaved forests. Trends in carbon accumulation in the mineral soil horizons of sandy soils were mainly explained by their thickness, which was related to the amount of precipitation regulated by woody plants.

Keywords: soil carbon stock, C/N, earthworms, succession dynamics, Bryansk region, Moscow region