

УДК 631.472.51

DOI



ХАРАКТЕРИСТИКА НАЗЕМНОГО ДЕТРИТА ВО ВЗАИМОСВЯЗИ С РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ В УСЛОВИЯХ ЭКОСИСТЕМ УОПЭЦ «ЧАШНИКОВО»

В. М. Телеснина*, Л. Г. Богатырев, И. М. Рыжова, М. А. Подвезенная, В. А. Кузнецов, О. В. Семенюк, А. И. Бенедиктова

МГУ имени М.В. Ломоносова, факультет почвоведения, 119991, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

* E-mail: vtelesnina@mail.ru

Изучены особенности растительного покрова и наземного детрита в пределах УОПЭЦ «Чашниково» в верхнем течении р. Клязьма, что соответствует условиям распространения хвойно-широколиственных лесов. На основе экологических шкал Л.Г. Раменского и Э. Ландольта, а также эколого-ценотической классификации А.А. Ниценко методом главных компонент получена группировка наземных экосистем, различающихся по уровню трофности и увлажнения. В пределах изученной территории на основе эдификаторов и эколого-ценотической структуры живого напочвенного покрова выделены три группы фитоценозов: умеренно увлажненные лесные фитоценозы с преобладанием ели, влажные леса с преобладанием мелколиственных пород, а также фитоценозы суходольных и пойменных лугов. Для всех точек отбора оценены классификационная принадлежность и запасы подстилок, а также их пространственное распределение в пределах фитоценоза. Изученные экосистемы значительно различаются по запасам подстилок от высоких значений в приствольных пространствах ельников — около $5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ — до крайне низких — менее $0,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ — на суходольных и пойменных лугах, что определяет высокую неоднородность потенциального накопления углерода в пределах территории. Типологическая принадлежность подстилок взаимосвязана с запасами лишь на биогеоценотическом уровне применительно к еловым лесам, но такая закономерность не работает на более высоком уровне при рассмотрении экосистем на ландшафтном уровне.

Ключевые слова: подзона хвойно-широколиственных лесов, живой напочвенный покров, экологические шкалы.

Введение

Общепризнано, что наземный детрит является важнейшим компонентом наземных экосистем, последовательно отражая в своем строении особенности растительного покрова, обуславливающего специфику поступающего опада, а также условия деструкции. Подстилки являются поставщиком важнейших органических соединений, поступающих в почвенный профиль, определяя тем самым формирование органо профиля почв в трактовке Л.А. Гришиной (1986). Подстилки играют существенную роль при оценке скорости биологического круговорота, что и определяет их использование при классическом расчете подстилочно-опадного коэффициента (Родин, Базилевич, 1965). Так же как и растительность, подстилки отражают положение фитоценоза в системе влажность-трофность, поэтому являются хорошим индикатором этих составляющих. О.Г. Чертовым и М.А. Надпорожской (2018) успешно проведена ординация форм органо профиля по классам богатства и влажности почв, при этом особое внимание уделено именно строению подстилок и степени их связи с минеральным профилем почвы. При-

звано, что диагностика устойчивости экосистем может быть основана на оценке интенсивности деструкции наземного детрита (Попова, 2007, 2009; Janeček, Lepš, 2005). Обсуждаются вопросы дифференциации экосистем и использование диагностических параметров органогенных горизонтов (Попова, 2012). В числе важнейших экологических индикаторов характеристики опада и параметры лесной подстилки занимают одно из ведущих мест (Zangalli et al., 2023), в том числе при изучении лесовосстановительной сукцессии после вырубок (Morsing et al., 2020). Свойства подстилки (запасы, мощность, типология, фракционный состав) являются функцией целой совокупности факторов, таких как степень увлажненности, роль грунтовых вод в почвообразовании, растительность и, естественно, антропогенное воздействие (Кузнецов, 2010; Sutterlütti et al., 2024). Определяющую роль в таких показателях подстилки, как типологическая принадлежность, состав и запасы, а также в характере варьирования свойств в пределах биогеоценоза играют состав и возраст древесного яруса — главным образом принадлежность эдификатора к хвойным или лиственным породам.

Роль растительности в формировании наземного детрита сложно переоценить. В целом ряде работ приводятся результаты исследований, которые показывают тесную связь между типом леса и типологией подстилок в широком диапазоне увлажнения — от исключительно дренированных территорий до заболоченных (Ефремова и др., 2015). Показана также определенная роль наземного покрова в формировании лесных подстилок (Терешенкова, 1962). Для оценки состояния биогеоценотической среды, а также особенностей характера формирования лесных подстилок хорошие результаты дает сочетание режимных наблюдений с одновременным использованием экологических шкал, разработанных для растительности (Тимошенкова, Комарова, 2001; Комарова, 2004; Матвеев, 2004). Экологические шкалы, в частности Цыганова и Элленберга, рассматриваются как важнейший инструмент в **изучении** особенностей наземных экосистем (Комаров, Зубкова, 2012). Травяно-кустарничковый и моховой ярусы, мало участвуя в биологическом круговороте, тем не менее отражают особенности местообитания (Лукина и др., 2010; Ермолова и др., 2017), которые, в свою очередь, связаны с типологической принадлежностью подстилки. Растительность влияет на основные характеристики подстилки, такие как мощность, содержание углерода и азота (Kooch et al., 2019). В свою очередь свойства почвы обуславливают скорость разложения подстилки (Souza et al., 2021). Анализ зарубежных исследований показывает, что общий цикл углерода в почве связывают с типом растительности и пространственным распределением подстилки (Wanga et al., 2021; Yang et al., 2018). Подчеркивается необходимость исследования в последовательности: растительность — **подстилка** — почва (Ordóñez et al., 2018).

Таким образом, в отечественных и зарубежных работах подчеркивается важнейшая экологическая роль подстилок как индикаторов особенностей функционирования наземных экосистем, включая как лесные, так и луговые биогеоценозы. Одновременно показана роль растительного покрова в формировании наземного детрита. Комплексный подход, учитывающий особенности растительности и структурно-функциональные особенности подстилок, может быть использован для оценки потенциала накопления органического вещества разными экосистемами, что также актуально с точки зрения исследования прогноза воздействия климатических изменений на баланс углерода в экосистемах.

Целью настоящей работы явилась оценка накопления органического вещества наземным детритом в условиях разных групп фитоценозов, различающихся по эдификаторам и живому напочвенному покрову.

Материалы и методы

Исследования проводили на территории учебно-опытного почвенно-экологического центра (УОПЭЦ) «Чашниково», который расположен в Солнечногорском районе Московской области. Среднегодовая температура колеблется около 3,5 °С, годовые осадки составляют 600–650 мм (Васильевская и др., 1999). Положение исследуемого района в пределах Клинско-Дмитровской гряды обуславливает широкое распространение плоско-волнистого рельефа. Непосредственно в районе УОПЭЦ «Чашниково» из почвообразующих пород преобладают моренные отложения московского оледенения, перекрытые покровными суглинками различной мощности. Реже встречаются флювиогляциальные отложения. Пойма сложена аллювием, местами встречаются торфяные отложения. Территория относится к подзоне елово-широколиственных лесов — последние занимают нераспаханные территории водоразделов и надпойменных террас. Распространены также мелколиственные леса, которые либо связаны с условиями переувлажнения, либо являются вторичными. В пойме р. Клязьмы преобладают луговые и мелколиственные растительные сообщества.

Были выбраны 19 участков, представленных наиболее типичными биогеоценозами, расположенными от водораздела до поймы р. Клязьмы: хвойные леса водоразделов и надпойменных террас разной степени увлажненности, мелколиственные леса внутриводораздельных депрессий, оврагов и притеррасной поймы, пойменные луга, а также фитоценозы антропогенного происхождения — суходольные и залежные луга (рис. 1). Обращает на себя внимание, что пойменные ландшафты разнообразны по типам растительности, так как многие из них уже давно вышли из поемного и аллювиального процессов, что и явилось причиной развития лесных экосистем. Для каждого участка были определены почвы, описана растительность и установлена классификационная принадлежность подстилок. При описании растительности особое внимание уделялось живому напочвенному покрову (в данном случае это травяной ярус) как индикатору локальных экологических условий — **каждому виду** был присвоен балл отношения к **увлажнению**, содержанию элементов питания, кислотности и содержанию органического углерода по шкалам Э. Ландольта (Landolt et al., 2010), а также интервал баллов влажности и трофности по шкалам Л.Г. Раменского (1956). Каждый вид живого напочвенного покрова был отнесен к определенной эколого-ценотической свите по А.А. Ниценко (1969).

Названия почв и фитоценозов, а также их расположение представлены в табл. 1.

Таблица 1

Почвы и растительность исследованных участков

№ вы-дела	Элемент рельефа	Местоположение	Координаты	Почва [Шишов и др., 2004]	Растительность
23	Водораздел	Вершина	37,185137 56,035442	Дерново-подзолистая	Березово-еловый лес (7ЕЗБ) с преобладанием звездчатки жестколистной (<i>Stellaria holostea</i> L.), зеленчука желтого (<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.) и недотроги мелкоцветковой (<i>Impatiens parviflora</i> DC.)
22	Водораздел	Склон	37,185287 56,038606	Дерново-подзолистая глееватая	Березово-еловый лес (7Е2Б1О) с преобладанием зеленчука желтого и кислицы обыкновенной (<i>Oxalis acetosella</i> L.)
8	Водораздел	Склон	37,164516 56,046133	Агродерново-подзолистая реградированная	Луг с преобладанием подмаренника мягкого (<i>Gallium mollugo</i> L.), костра безостого (<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub) и ежи сборной (<i>Dactylis glomerata</i> L.)
10	Водораздел	Склон	37,164431 56,038642	Агродерново-подзолистая реградированная	Залежь, в травостое преобладают одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.) и лисохвост луговой (<i>Alopecurus pratensis</i> L.)
15	Водораздел	Низ склона	37,172155 56,040992	Агродерново-подзолистая реградированная	Заросли борщевика Сосновского (<i>Heracleum sosnowskiy</i> Manden.), отдельные деревья ивы и березы
17	Водораздел	Низ склона	37,176554 56,038714	Агродерново-подзолистая реградированная	Луг с преобладанием купыря лесного (<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.), таволги вязолистной (<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.) и лисохвоста лугового
6	Водораздел	Склон оврага	37,162457 56,047284	Темногумусовая глеевая	Осиновый лес (10О), в травяном ярусе преобладают крапива двудомная (<i>Urtica dioica</i> L.) и зеленчук желтый
7	Водораздел	Край оврага	37,162757 56,043808	Агродерново-подзолистая реградированная	Заросли осин и берез (6О5Б), в травостое преобладает борщевик Сосновского
11	Первая терраса	Склон	37,170911 56,044	Дерново-подзолистая	Березово-еловый лес (8Е1Б1Д) кислично-зеленчуковый
12	Первая терраса	Склон	37,173357 56,044671	Дерново-подзолистая глееватая	Луг с преобладанием манжетки обыкновенной (<i>Alchemilla vulgaris</i> Rothm.), таволги вязолистной и лисохвоста лугового
21	Пойма р. Клязьма	Притеррасная часть	37,191725 56,044288	Аллювиальная перегнойно-глеевая	Еловый лес (10Е) с преобладанием звездчатки дубравной (<i>Stellaria nemorum</i> L.) и кислицы
18	Пойма р. Клязьма	Притеррасная часть	37,178035 56,045918	Аллювиальная перегнойно-глеевая	Елово-березовый лес (7Б2Е1О), в травяном ярусе тростник обыкновенный (<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.) и крапива двудомная
19	Пойма р. Клязьма	Притеррасная часть	37,182863 56,041879	Аллювиальная серогумусовая глеевая	Ольховый лес (10Ол), в травяном ярусе преобладают недотрога мелкоцветковая, пролесник многолетний (<i>Mercurialis perennis</i> L.) и крапива двудомная
20	Пойма р. Клязьма	Притеррасная часть	37,188485 56,042418	Аллювиальная серогумусовая глеевая	Луг с преобладанием чертополоха поникшего (<i>Carduus nutans</i> L.) и крапивы двудомной
1	Пойма р. Клязьма	Центральная часть	37,16928 56,05282	Аллювиальная серогумусовая глеевая	Луг с преобладанием подмаренника мягкого, ежи сборной и пырея ползучего (<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski)
2	Пойма р. Клязьма	Центральная часть	37,172928 56,052664	Аллювиальная серогумусовая глеевая	Луг с преобладанием подмаренника мягкого и тысячелистника обыкновенного (<i>Achillea millefolium</i> L.)
5	Пойма р. Клязьма	Центральная часть	37,169849 56,049052	Аллювиальная серогумусовая глеевая	Луг с преобладанием купыря лесного, лисохвоста лугового и ежи сборной
4	Пойма р. Клязьма	Прирусловая часть	37,179515 56,050687	Аллювиальная дерновая оподзоленная	Еловый лес с участием березы и осины в древостое (8Е1Б1О), в живом напочвенном покрове преобладает кислица
3	Пойма р. Клязьма	Прирусловой вал	37,178528 56,052664	Аллювиальная серогумусовая	Луг с преобладанием костра безостого и крапивы двудомной, единичные деревья ив

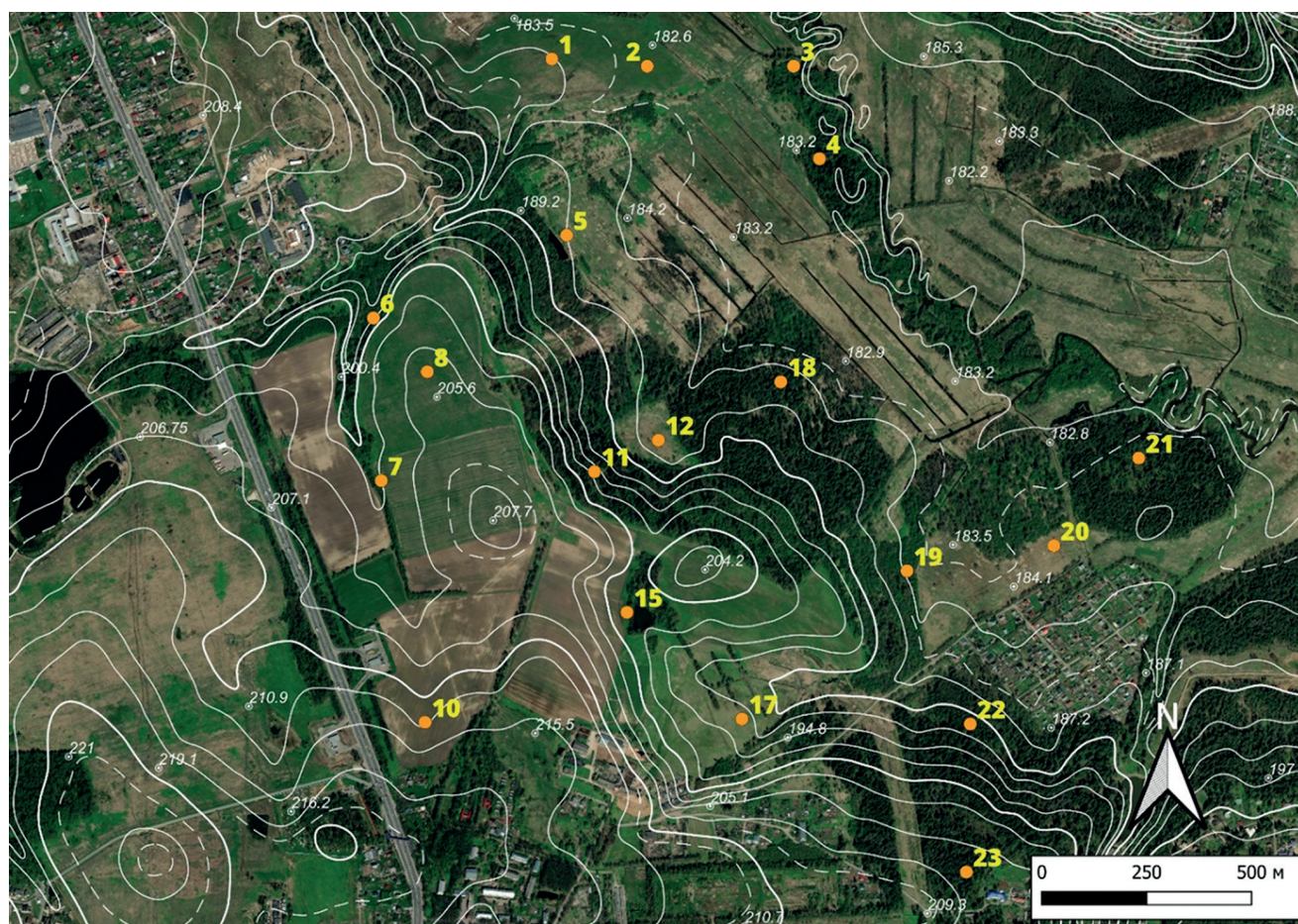


Рис. 1. Расположение изученных участков на территории УОПЭЦ «Чашниково»

Для установления типологии подстилок была использована классификация подстилок по Л.Г. Богатыреву (1990). Так, гумифицированные подстилки характеризуются системой подгоризонтов О1–О2–О3, для ферментативных подстилок характерна система сопряженных горизонтов О1–О2, тогда как деструктивные обычно представляют собой опад прошлых лет, не дифференцированный на подгоризонты (О1).

Запасы подстилок определяли в 5–9-кратной повторности в зависимости от неоднородности фитоценоза (луг или лес) на площади 25×25 или 50×50 см (в зависимости от запасов) и рассчитывали на абсолютно сухую массу. Для фитоценозов с ярко выраженной дифференцированностью пространства по размещению подстилок разных типов (еловые леса) вычислены также средневзвешенные запасы подстилок с учетом площади распространения разных элементов тессер по Л.О. Карпачевскому: приствольные пространства, подкроновые пространства и окна.

Почвы изучали на основе морфологического описания, их классификационная принадлежность определялась с использованием Классификации почв России (Шишов и др., 2004).

Обработку полученных результатов проводили с помощью программы Statistica.

Результаты

Растительность. Выделены фитоценозы, наиболее характерные для территории УОПЭЦ «Чашниково», среди которых преобладают еловые (часто с примесью березы) леса, мелколиственные леса и луга разного генезиса — пойменные, суходольные, а также представляющие собой зарастающие залежи по заброшенным пашням. Суходольные луга, соответствующие выделам 7 и 15, отличаются почти абсолютным преобладанием сорно-рудеральных видов, в частности борщевика Сосновского, по причине нахождения рядом с сельскохозяйственными угодьями. В травостое сообщества прируслового вала (выдел 3) и притеррасной поймы (выдел 20) большую долю занимают виды нитрофильно-теневой свиты (крапива двудомная), что вполне типично для подобного местообитания. В остальном эколого-ценотическая структура травостоя суходольных и пойменных лугов различается мало. Хвойные и мелколиственно-хвойные леса (выделы 4, 11, 21, 22 и 23) отличаются преобладанием еловой и неморальной свит в живом напочвенном покрове. Сообщества с преобладанием мелколиственных пород (береза, осина, ольха) часто занимают подчиненные элементы ландшафта и характеризуются преобладанием неморальных, нитрофильно-теневых и водно-болот-

ных видов в травостое благодаря повышенной **увлажненности** в сочетании с относительно высоким уровнем доступных элементов питания в почве.

Исходя из значений средневзвешенных баллов влажности и трофности по Л.Г. Раменскому, наиболее богатые и сырые местообитания соответствуют фитоценозам 19 и 18 (влажные травяные леса в притеррасной пойме) — 9–11 баллов трофности (максимально возможный балл трофности 30) и 79–85 баллов увлажнения (максимально возможный балл увлажнения 120). Все еловые леса (4, 11, 21, 22, 23) соответствуют небогатым почвам средней степени увлажнения — 72–74 баллов увлажнения и 7,3–9 баллов трофности. Большинство лугов, как суходольных, так и пойменных, относятся к влажным и довольно богатым местообитаниям (63–71 баллов увлажнения и 11–15 баллов трофности).

Для выделения групп участков по эколого-ценотическим показателям местообитаний применили метод главных компонент. Провели анализ следующих показателей, полученных для всех фитоценозов: доля видов луговых, еловых, неморальных, нитрофильно-теневых и водно-болотных свит в живом напочвенном покрове; баллы влажности и трофности по Л.Г. Раменскому; доля видов разных групп по **Ландольту** по отношению к влажности, кислотности, богатству почвы элементами питания и ее обогащенности органическим углеродом (табл. 2, рис. 2).

В результате для фактора 1 наиболее высокие коэффициенты корреляции выявлены с долей бореальных (еловых) видов (положительный), с баллом трофности и долей эвтрофных видов по **Ландольту** (отрицательные) (рис. 2 А, В, Д). Фактор 2 положительно коррелирует с долей нитрофильно-теневых и баллу увлажнения (отрицательные). Фактор 3 отрицательно коррелирует с долей гигрофитов по **Ландольту**.

Так, фактор 1 на графиках (рис. 2 Б, Г, Е) отделяет луговые фитоценозы от лесных и, соответственно, эвтрофные местообитания от олиготрофных. При этом фитоценоз 4 стоит несколько отдельно как характеризующийся наиболее олиготрофным живым напочвенным покровом.

Влажные мелколиственные и хвойно-мелколиственные леса (18 и 19) образуют отдельную группу между луговыми и лесными сообществами по характеру трофности (именно она в данном случае является фактором 1). Они же отличаются от общего массива повышенной влажностью. В то же время луговые сообщества образуют довольно четкую группу без разделения на суходольные и пойменные. Несколько отдельно выделяются сообщества прируслового вала (3) и притеррасной поймы (20), которые объединяет нитрофильное высокотравье. Фактор 2 делит общий массив **изученных** выделов по степени увлажнения **местообитания**.

Таблица 2

Факторные координаты эколого-ценотических характеристик на основе корреляций

Переменная	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Эколого-ценотические свиты по А.А. Ниценко			
доля видов еловых свит	0,825315	–0,100829	–0,011657
доля неморальных видов	0,611176	0,185034	0,480089
доля нитрофильно-теневых видов	–0,086933	0,849987	0,025421
доля луговых видов	–0,690728	–0,503066	–0,304020
доля водно-болотных видов	–0,089080	0,655353	–0,553830
Баллы по Л.Г. Раменскому			
балл увлажнения по Раменскому	0,363196	0,807236	–0,295669
балл трофности по Раменскому	–0,876414	–0,224875	–0,193977
Экологические группы по Ландольту			
доля гигрофитов (4–5 баллов)	–0,245283	0,054940	–0,806819
доля ацидофилов (1–2 балла)	0,795237	–0,223449	–0,304465
доля нейтрофилов (4–5 баллов)	–0,317859	0,367488	0,150810
доля олиготрофов (1–2 балла)	0,762787	–0,316795	–0,374027
доля эвтрофов (4–5 баллов)	–0,845107	–0,023979	–0,057440
доля видов органогенных почв (4–5 баллов)	0,773874	–0,266181	–0,354861

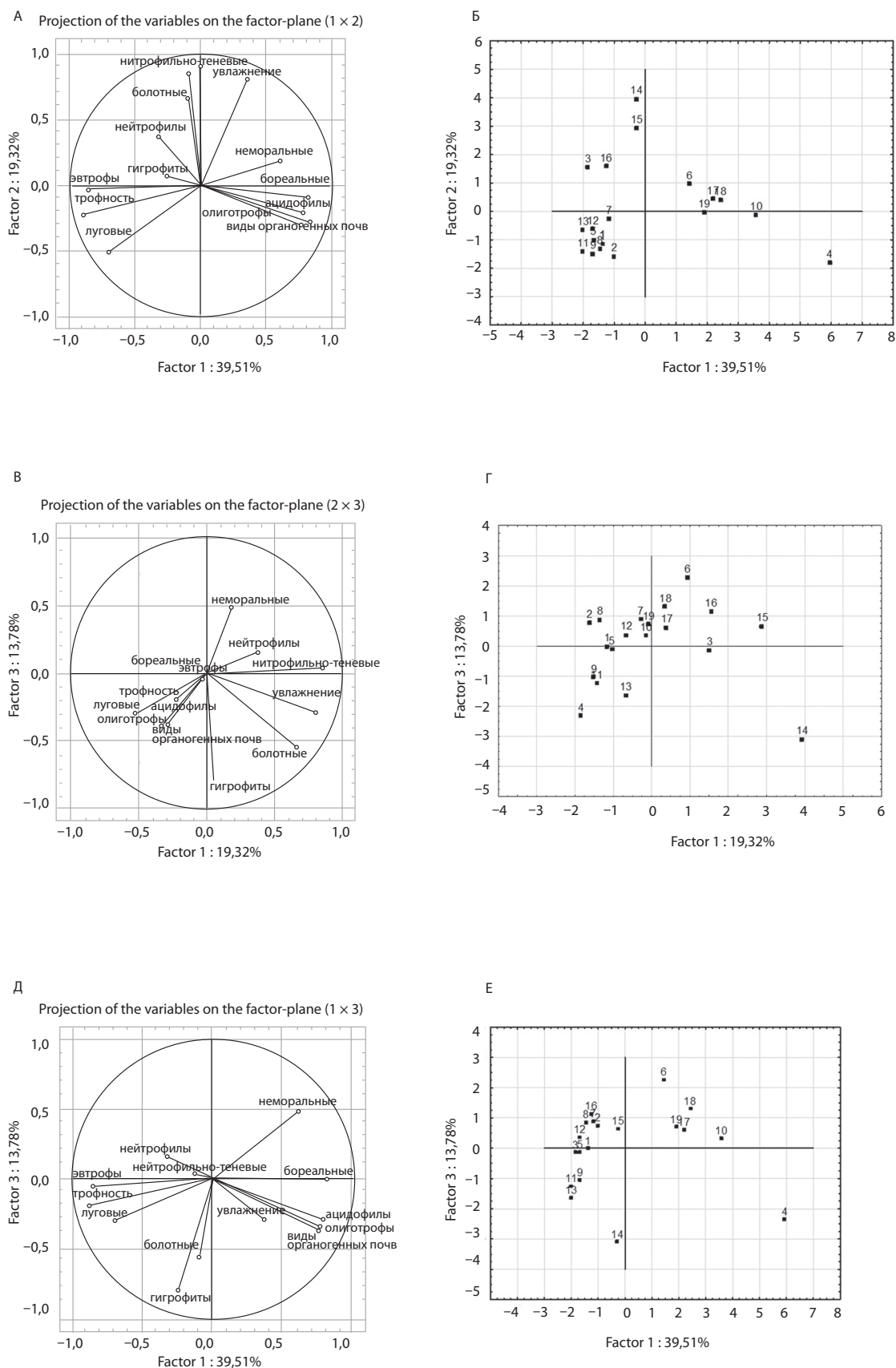


Рис. 2. Анализ главных компонент эколого-ценотических характеристик травяного яруса.

Проекция переменных на плоскость главных компонент: А — факторы 1 и 2; В — факторы 2 и 3, Д — факторы 1 и 3. Проекция объектов исследования на факторную плоскость: Б — факторы 1 и 2, Г — факторы 2 и 3, Е — факторы 1 и 3. Номера выделов: 1 — 1, 2 — 2, 3 — 3, 4 — 4, 5 — 5, 6 — 6, 7 — 7, 8 — 8, 9 — 10, 10 — 11, 11 — 12, 12 — 15, 13 — 17, 14 — 18, 15 — 19, 16 — 20, 17 — 21, 18 — 22, 19 — 23. Показаны на схеме

Таким образом, по эколого-ценотической структуре живого напочвенного покрова среди изученных фитоценозов выделяются три основные группы — умеренно увлажненные лесные фитоценозы с преобладанием ели, влажные леса с преобладанием мелколиственных пород, а также фитоценозы суходольных и пойменных лугов.

Подстилки. Были определены запасы подстилок для следующих групп биогеоценозов: еловые леса с выраженными тессерами; еловые леса со слабо выраженными тессерами; елово-мелколиственные леса; мелколиственные леса; травяные сообщества. Для лесов с выраженными тессерами учитывалось положение в системе ствол–крона–окно.

Запасы подстилок характеризуются уменьшением (рис. 3) от еловых лесов до луговых сообществ почти в 10 раз. Наибольшие запасы соответствуют еловым лесам, соответствующим выделам 4, 11, 21, 22, — от 1,9 до 4,8 кг·м⁻². Для этих же биогеоценозов характерно наибольшее пространственное варьирование запасов подстилок. Ельник, соответствующий участку 23, характеризуется запасами подстилок, почти втрое меньшими (0,8–2,3 кг·м⁻²), приближаясь по этому показателю к влажному травяному елово-березовому лесу (участок 18). Следует также отметить, что в приствольных, подкروновых и межкروновых пространствах запасы подстилок практически не различаются. В лесу, соответствующем выделу 18, запасы подстилок не превышают 1,2 кг·м⁻², степень варьирования запасов подстилки в пространственном отношении очень мала, а тессеры как таковые не выражены, так как еловые деревья не являются преобладающими. Значимо отличаются от лесов с участием хвойных пород по запасам подстилки лиственных лесов — в среднем 0,5 кг·м⁻², а также луговые фитоценозы — в среднем 0,3 кг·м⁻².

Изученные группы биогеоценозов различаются не только по запасам подстилок, но и по типологической принадлежности и закономерностям расположения подстилок разных типов внутри биогеоценоза.

Так, наиболее сложно организованные подстилки выявлены для фитоценозов, где в древостое преобладает ель, а в живом напочвенном покрове — бореальные и неморальные виды в разном соотношении — выделы 4, 11, 21, 22, 23. В приствольных повышениях около стволов елей развиты преимущественно гумифицированные подстилки (L-F-H), в подкروновых пространствах — ферментативные (L-F), тогда как в окнах — главным образом деструктивные, состоящие только из подгоризонта L.

Ельник звездчатково-зеленчуково-недотроговый (23) отличается несколько большей дренированностью, что связано с его расположением на вершине водораздела и локальным выходом на данном участке флювиогляциальных пород. Гумифицированных подстилок в этом фитоценозе практически не наблюдается. В приствольных повышениях развиты ферментативные подстилки преимущественно хвойного состава, тогда как в подкروновых пространствах и окнах — ферментативные или деструктивные подстилки преимущественно лиственного и хвойно-лиственного состава.

Елово-березовый лес (18) с высокой долей березы в древесном ярусе и высокопродуктивным травостоем характеризуется слабой пространственной дифференциацией типов подстилок, из которых преобладают деструктивные травяные и ферментативные хвойно-лиственные без каких-либо существенных пространственных закономерностей.

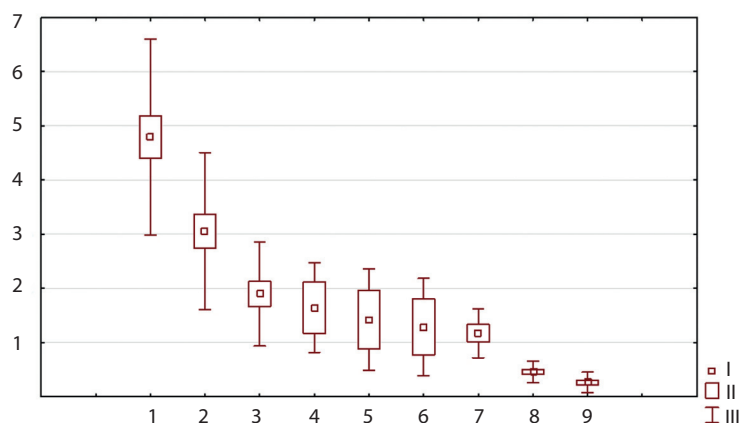


Рис. 3. Общие запасы подстилок (кг·м⁻²) в группах фитоценозов, выделенных по типологии: еловые леса с выраженными тессерами: 1 — приствольные пространства, 2 — подкروновые пространства, 3 — межкروновые пространства; еловые леса со слабо выраженными тессерами: 4 — приствольные пространства, 5 — подкروновые пространства, 6 — межкروновые пространства; 7 — елово-мелколиственные леса, 8 — мелколиственные леса, 9 — луга. I — среднее, II — стандартная ошибка, III — стандартное отклонение

В мелколиственных лесах (6, 7 и 19) — это соответственно зеленчуково-высокотравный осинник в овраге, осиново-березовые заросли у края оврага, а также высокотравный ольховник на стыке притеррасной части поймы и склона террасы — преобладают травяно-лиственные и лиственно-травяные деструктивные маломощные подстилки.

Наконец, все луговые сообщества (1, 2, 3, 5, 8, 10, 12, 15, 17) характеризуются накоплением наземного детрита исключительно в виде опада трав (мортмасса травостоя прошлых лет, подстилки деструктивные).

Обсуждение

Итак, выделенные фитоценозы существенно различаются как по характеру растительности, так и по детритопрофилю, то есть особенностям лесной подстилки.

Показано, что полученные значения запасов подстилок в лесных экосистемах в целом соответствуют данным, полученным для аналогичных растительных сообществ хвойно-широколиственных лесов Европейской части России (Щепаченко и др., 2013). Чем больше доля ели в древостое леса, тем большей пространственной дифференцированностью запасов и типологической принадлежности характеризуется лесной фитоценоз, что соответствует литературным данным по наземному детриту ельников (Подвезенная, Рыжова, 2010).

Ель в смешанных лесах, где древостой «разбавлен» лиственными породами, не является основным эдификатором и уже не играет существенной роли в пространственной дифференцированности свойств подстилок. Повышенная дренированность почвы в ельнике, соответствующем участку 23, несколько нивелирует как типологическое разнообразие, так и запасы подстилок в сторону уменьшения. Что касается мелколиственных лесов, отсутствие в подстилках хвойных компонентов обуславливает более высокие скорости разложения мелколиственного опада, которая обычно в 4–5 раз выше скорости деструкции хвойного опада (Ведрова, Решетникова, 2014). Результатом этого является преобладание травяно-лиственных и лиственно-травяных деструктивных маломощных подстилок, состав которых зависит от древесной или травяной парцеллы (Телеснина и др., 2017).

Получены следующие группы по потенциальной интенсивности аккумуляции углерода:

1 — незначительное накопление (менее $0,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$). Наличествует только опад травянистых растений прошлых лет. Подстилки деструктивные травяные. Все луговые биогеоценозы;

2 — низкое накопление (около $0,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$). Деструктивные травяно-лиственные и лиственно-травяные подстилки. Выделы 6, 7, 19;

3 — умеренное накопление (около $1,2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$). Комплекс деструктивных травяных и фермента-

тивных хвойно-лиственных подстилок). Выдел 18;

4 — интенсивное накопление ($1,3\text{--}1,6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$). Комплекс деструктивных хвойно-лиственных и ферментативных хвойных подстилок примерно в равном соотношении). Выдел 23;

5 — весьма интенсивное накопление ($1,9\text{--}4,8 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$). Комплекс деструктивных хвойно-лиственных, ферментативных хвойных и гумифицированных хвойных подстилок, по площади преобладают ферментативные. Выделы 4, 11, 21, 22.

Установление типологии подстилок в сочетании с использованием экологических шкал Л.Г. Раменского и Л. Ландольта, а также эколого-ценотических свит по А.А. Ниценко позволило установить соответствие между экологической характеристикой фитоценозов (учитывали показатели, давшие максимальную корреляцию в ходе анализа методом главных компонент), типологией подстилок и результатами оценки интенсивности накопления органического вещества в подстилке (табл. 3):

Незначительное накопление подстилки в виде травяной мортмассы на лугах соответствует относительно низкой влажности и высокой трофности при абсолютном преобладании видов луговых свит. Следует отметить, что в последнее время сильно распространился инвазивный вид борщевик Сосновского, который делает растительные сообщества не совсем типичными, поскольку может нарушать их структуру.

Низкое накопление подстилки в лиственных лесах соответствует абсолютному преобладанию нитрофильно-теневых и неморальных эвтрофных видов при довольно большом диапазоне влажности ($68\text{--}79$ баллов).

Умеренное накопление подстилок ассоциировано с доминированием нитрофильно-теневых и водно-болотных видов при высокой влажности (балл 84,9) в сочетании с высокой трофностью (балл 11,5).

В ельнике с интенсивным накоплением подстилки преобладают неморальные виды, балл трофности составляет 9,1, что несколько выше, чем для обычных еловых лесов. Относительно высока доля эвтрофных видов (50%). Это соотносится с более интенсивным разложением органического вещества — в приствольных зонах развиты ферментативные, а не гумифицированные подстилки, во всех остальных компонентах тессер — преимущественно деструктивные.

В живом напочвенном покрове лесов с весьма интенсивным накоплением подстилки преобладают виды еловых свит, в меньшей степени — виды неморальных свит. Диапазон балла влажности составляет 72–74, трофности — 7,3–8,5, что вполне соответствует данным об обратной связи запасов (мощности) подстилок и трофности применительно к лесным экосистемам (Федорец и др., 2000).

Таблица 3

Экологическая характеристика фитоценозов, соответствующих разным группам, по накоплению наземного органического вещества

№	Дерево-эдификатор (для лесных сообществ)	Эколого-ценотические свиты по А.А. Ниценко				Баллы по Л.Г. Рамен- скому		Типы подстилки	Накопление органиче- ского вещества, кг·м–2
		доминант	содоминант	% бореальных видов	% нитрофильно-те- невых видов	влажности	трофности		
Лесные фитоценозы									
22	Ель, иногда с уча- стием березы	Еловые	Неморальные	60	6	74	7,7	Сочетание деструктив- ных листовых, фермента- тивных хвойно-листвен- ных, гумифицированных хвойных в пределах отчетливо выраженных тессер	Весьма интенсивное 1,9±0,2* (окна) 3,0±0,3 (кроны) 4,8±0,4 (стволы) Средневзвешенное 3,1
21		Еловые	Неморальные	57	7,6	73,9	7,7		
11		Немораль- ные	Еловые	31	8	74	8,5		
4		Еловые	Эвритопы	57	6,5	71,7	7,3		
23	ель	Немораль- ные	Сорно- рудеральные	10	1,2	72,3	9,1	Сочетание деструктив- ных листовых, деструк- тивных хвойно-листвен- ных, ферментативных хвойных в пределах выраженных тессер	Интенсивное 1,3±0,5 (окна) 1,4±0,5 (кроны) 1,6±0,4 (стволы) Средневзвешенное 1,4
18	Береза, в мень- шей степе- ни ель	Нитрофиль- ные теневые	Водно- болотные	0	44,4	84,9	11,5	Деструктивные травяные и ферментативные хвойно-лиственные	Умеренное 1,2±0,1
19	Ольха серая	Нитрофиль- ные теневые	неморальные	0	74,5	79	9,2	Деструктивные травяно- лиственные или лиственно-травяные	Низкое 0,5±0,04
6	Осина	Немораль- ные	Нитрофильные теневые	0	17,5	72,4	8,4		
7	Осина и береза	Сорно-руде- ральные	Нитрофильные теневые	0	12,5	68,2	12,7		
Луговые фитоценозы									
1	—	Нитрофиль- ные луговые	Луговые	0	0	68	13,2	Деструктивные травяные	Незначительное 0,3±0,04
2		Луговые	Эвритопы	0	0	63,3	12,6		
3		Луговые	Нитрофильные теневые	0	38	71,2	12,8		
5		Луговые	Нитрофильные луговые	0	3	66,9	12		
8		Луговые	Нитрофильные луговые	0	0	62,5	11,8		
10		Луговые	Нитрофильные луговые	0	0	67,8	13,3		
12		Луговые	Нитрофильные луговые	0	0	66,7	12,2		
15		Сорно-руде- ральные	Луговые	0	1	71,5	14,8		
17		Луговые	Нитрофильные теневые	0	5	71,3	12,7		

* среднее±стандартная ошибка

Данные фитоценозы отнесены к категории весьма интенсивного накопления подстилки преимущественно за счет гумифицированных подстилок приствольных повышений. Максимальное **накопление** подстилки, как и следовало ожидать, обнаружено для приствольных пространств, что было выявлено ранее для ельников данной территории (Семенюк и др., 2020). Запасы подстилок снижаются в ферментативных и деструктивных подстилках, что соответственно отражается на снижении запасов органического вещества и углерода в подстилках (Телеснина и др., 2017; Богатырев и др., 2019).

Комплексный подход, основанный на изучении подстилок с учетом запасов, типологии и пространственного распределения, сопряженным с анализом условий детритогенеза на основе живого напочвенного покрова, может быть использован для биогеоценозов в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

Выводы

1. В пределах изученной территории на основе типа эдификаторов и эколого-ценотической структуры живого напочвенного покрова выделены три группы фитоценозов — умеренно увлажненные лесные фитоценозы с преобладанием ели, влажные леса с преобладанием мелколиственных пород, а также фитоценозы суходольных и пойменных лугов.

2. Показатели живого напочвенного покрова, а именно баллы увлажнения и трофности по Л.Г. Раменскому, а также доля бореальных и нитрофильно-теневых видов, являются индикаторами, информативными для определения условий местообитания, определяющих накопления наземного детрита.

3. Широкий диапазон значений запасов и большое разнообразие в пространственном распределении подстилок **послужило** основанием для ранжирования экосистем по запасам органического вещества в составе наземного детрита. **Изученные** экосистемы значительно различаются по запасам подстилок от высоких значений в еловых насаждениях — более $3 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ до крайне низких — менее $0,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ — в экосистемах суходольных и пойменных лугов, что определяет высокую неоднородность распределения потенциального **накопления** углерода в пределах территории.

4. Типология и запасы являются взаимодополняющими характеристиками при изучении потенциальной аккумуляции органического вещества в составе наземного детрита. При этом типологическая принадлежность взаимосвязана с запасами лишь на биогеоценотическом уровне применительно к еловым лесам, но такая закономерность не работает на более высоком уровне при рассмотрении экосистем на ландшафтном уровне.

Информация о финансировании работы

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121040800321-4 «Индикаторы трансформации биогеохимических циклов биогенных элементов в природных и антропогенных экосистемах»).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Богатырев Л.Г. О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3.
2. Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Земсков Ф.И. и др. Типология лесных подстилок некоторых типов насаждений ботанического сада МГУ им. М.В. Ломоносова (Ленинские горы) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2019. № 2.
3. Васильевская В.Д., Зборищук Ю.Н., Ульянова Т.Ю. Почвы и почвенный покров УОПЭЦ «Чашниково» // В кн.: Развитие почвенно-экологических исследований. М., 1999.
4. Ведрова Э.Ф., Решетникова Т.В. Масса подстилки и интенсивность ее разложения в культурах основных лесобразующих пород Сибири // Лесоведение. 2014. № 1.
5. Гришина Л.А. Гумусообразование и гумусное состояние почв. М., 1986.
6. Ермолова Л.С., Гульбе А.Я., Лункова Н.Ф. Роль живого напочвенного покрова в лесу: взгляды Г.Ф. Морозова и современное состояние вопроса // Актуальные проблемы ботаники и охраны природы. Сборник статей международной научно-практической конференции, посвященной 150-летию со дня рождения профессора Г.Ф. Морозова. Симферополь, 2017.
7. Ефремова Т.Т., Аврова А.Ф., Ефремов С.П. Морфолого-генетические типы подстилок болотных ельников // Сибирский лесной журнал. 2015. № 1.
8. Комаров А.С., Зубкова Е.В. О стенобионтности и эврибионтности // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1–5.
9. Комарова Т.А. Сравнительная оценка условий среды на основе режимных наблюдений и экологических шкал // Комаровские чтения. 2004. № 50.
10. Кузнецов М.А. Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запасы подстилки в среднетаежном чернично-сфагновом ельнике // Лесоведение. 2010. № 6.
11. Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва–растительность // Лесоведение. 2010. № 5.
12. Матвеев Н.М. Система экоморф растений А.Л. Бельгарда в обновленной интерпретации // Бюлл. Самарская Лука. 2004. № 14.

13. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7.
14. Подвезенная М.А., Рыжова И.М. Зависимость вариабельности запасов в почве от пространственной структуры растительного покрова лесных биогеоценозов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2010. № 4.
15. Попова Н.В. Оценка интенсивности процессов трансформации органического вещества подстилки для диагностики устойчивости экосистем // Вестн. Российского ун-та дружбы народов. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2007. № 1.
16. Попова Н.В. Пространственная дифференциация экосистем по диагностическим параметрам напочвенных органогенных горизонтов ландшафтной сферы. М., 2012.
17. Попова Н.В. Структурно-функциональная роль подстилки и экологические условия ее формирования // Вестн. Российского ун-та дружбы народов. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2009. № 1.
18. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956.
19. Родин Л.И., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. Л., 1965.
20. Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г. и др. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // Почвоведение. 2020. № 1. <http://doi.org/10.31857/S0032180X2001013X>
21. Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г. Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмосквья (на примере УОПЭЦ «Чашниково» // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2017. № 4.
22. Терешенкова И.А. Влияние напочвенной растительности в ельниках на запасы подстилок и содержание в них азота, фосфора и калия // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 7.
23. Тимощенкова Е.В., Комарова Т.А. Региональные экологические шкалы для Уссурийского заповедника (Приморский край) // Комаровские чтения. 2001. № 48.
24. Федорец Н.Г., Морозова Р.М., Синькевич С.М. и др. Оценка продуктивности лесных почв Карелии. Петрозаводск, 2000.
25. Чертов О.Г., Надпорожская М.А. Формы гумуса лесных почв: концепции, классификации, перспективы развития и использования // Почвоведение. 2018. № 10. <http://doi.org/10.1134/S0032180X18100027>
26. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И. и др. Классификация и диагностика почв России. Смоленск, 2004.
27. Щепашенко Д.Г., Мухоморова Л.В., Швиденко А.З. и др. Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2013. № 2.
28. Janeček Š., Lepš J. Effect of litter, leaf cover and cover of basal internodes of the dominant species *Molinia caerulea* on seedling recruitment and established vegetation // Acta Oecologica. 2005. № 28(2)
29. Kooch Y., Sanji R., Tabari M. The effect of vegetation change in C and N contents in litter and soil organic fractions of a Northern Iran temperate forest // Catena. 2019. № 178.
30. Landolt E., Bäumler B., Erhardt A. Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Haupt-Verlag, 2010.
31. Morsing J., Kepfer-Rojas S., Raulund-Rasmussen K. Litter legacy after spruce plantation removal hampers initial vegetation establishment // Basic and Applied Ecology. 2020. Vol. 42.
32. Ordóñez J.A.B., Jong B.H.J., Masera O. Carbon content in vegetation, litter, and soil under 10 different land-use and land-cover classes in the Central Highlands of Michoacan, Mexico // Forest Ecology and Management. 2008. Vol. 255, № 7.
33. Souza R., Cararo E.R., Gonçalves J.F. Land cover affects the breakdown of *Pinus elliottii* needles litter by microorganisms in soil and stream systems of subtropical riparian zones // Limnologia. 2021. № 9.
34. Sutterlütti R., Komainda M., Isselstein J. Tree lines influence soil temperatures, sward growth dynamics and litter decomposition in permanent grassland // Geoderma Regional. 2024. Vol. 37.
35. Wanga B., Liuc D., Yangd J. et al. Effects of forest floor characteristics on soil labile carbon as varied by topography and vegetation type in the Chinese Loess Plateau // Catena. 2021. Vol. 196(7).
36. Yang Y., Liu B., An Sh.. Ecological stoichiometry in leaves, roots, litters and soil among different plant communities in a desertified region of Northern China // Catena. 2018. Vol. 166.
37. Zangalli Ch., Fockink G.D., Silva de Almeida B.R. et al. Ecological indicators of forest regeneration in areas of *Araucaria* Forest in South Brazil // Ecological Engineering. 2023. Vol. 194.

Поступила в редакцию 09.01.2024

После доработки 23.05.2024

Принята к публикации 30.10.2024

ABOVE-GROUND DETRITUS CHARACTERISTICS IN CONNECTION WITH VEGETATION IN CONDITIONS OF CHASHNIKOVO ECOLOGICAL CENTER ECOSYSTEMS

**V. M. Telesnina, L. G. Bogatyrev, I. M. Ryzhova, M. A. Podvezennaya, V. A. Kuznetsov,
O. V. Semenyuk, A. I. Benediktova**

The features of vegetation and terrestrial detritus within the boundaries of the Chashnikovo UOPEC in the upper reaches of the Klyazma River have been studied, these ecosystems corresponding with coniferous-deciduous forests conditions. Based on the ecological scales of L.G. Ramensky and E. Landolt, as well as the ecological-cenotic classification of A.A. Nitsenko, a grouping of terrestrial ecosystems differing in trophic and humidification levels was obtained by the method of main components. Within the studied territory, based on the ecological and cenotic structure of living ground cover, three groups of phytocenoses were identified — moderately wet forest phytocenoses with a predominance of spruce, wet forests with a predominance of small-leaved species, as well as phytocenoses of dryland and floodplain meadows. For all sampling points, the classification and stocks of litter, as well as their spatial distribution within the phytocenosis, were assessed. The studied ecosystems vary significantly in litter stocks from high values in the tree trunk spaces of spruce forests — about $5 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ — to extremely low values — less than $0.5 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ — in upland and floodplain meadows, which determines the high heterogeneity of potential carbon accumulation within the territory. The typological affiliation of litter is interconnected with stocks only at the biogeocenotic level in relation to spruce forests, but this pattern does not work at a higher level when considering ecosystems at the landscape level.

Keywords: coniferous-deciduous forests subzone, living ground cover, ecological scales.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Телеснина Валерия Михайловна, канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова,
e-mail: vtelesnina@mail.ru

Богатырев Лев Георгиевич, канд. биол. наук, доцент кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова,
e-mail: bogatyrev.l.g@yandex.ru

Рыжова Ирина Михайловна, докт. биол. наук, профессор кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова,
e-mail: iryzhova@mail.ru

Подвезенная Марина Александровна, канд. биол. наук, науч. сотр. кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова,
e-mail: podvezennaya@yandex.ru

Кузнецов Василий Андреевич, канд. биол. наук, доцент кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова,
e-mail: kuznetsovvasiliy@gmail.com

Семенюк Ольга Вячеславовна, канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова,
e-mail: olgatour@rambler.ru

Бенедиктова Анна Игоревна, канд. биол. наук, науч. сотр. кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова,
e-mail: beneanna@yandex.ru