

УДК 630*114.351 (470.343)

РОЛЬ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ В БОРАХ МАРИЙСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ И ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЕЕ ПАРАМЕТРОВ

Ю. П. Демаков, А. В. Исаев, Р. Н. Шарафутдинов

Оценены пределы и установлены закономерности изменчивости параметров лесной подстилки в борах Марийского Заволжья, которая является продуктом жизнедеятельности всей экосистемы, отражая её текущее состояние, историю развития и специфические черты, в том числе скорость протекания биологического круговорота. Показано, что наиболее информативными показателями напочвенного покрова являются его мощность, зольность и гидролитическая кислотность. Остальные показатели имеют вспомогательное информативное значение. Сделан вывод о том, что классифицировать подстилки нужно на основе лесной типологии, так как их свойства четко связаны с влажностью и трофностью почв, а также структурой фитоценозов. Роль напочвенного покрова в сосновых биогеоценозах на песчаных почвах далеко не однозначна. Он обладает высокими термоизоляционными свойствами, препятствуя в летний период прогреву почвы, а также большой влагоемкостью, особенно высокой в сосняках лишайниково-мишистых, благодаря чему после сильной засухи способен поглотить до 22 мм осадков, перехватив их у деревьев, в которой они в это время особенно остро нуждаются. Перехватывает он и определенную часть поступающих с осадками питательных веществ. От его мощности во многом зависят возобновление леса и пожароопасность насаждений. Для успешного развития биогеоценозов в лишайниковых и лишайниково-мишистых типах леса напочвенный покров необходимо периодически либо выжигать, либо с помощью специальных механизмов ворошить, смешивая с минеральным слоем почвы.

Ключевые слова: лесные биогеоценозы; напочвенный покров; экологическая роль; параметры; вариабельность; факторы.

Введение

Лесная подстилка, которую применительно к соснякам, произрастающим на песчаных почвах, правильнее называть растительно-детритным напочвенным покровом, поскольку она состоит из трудно-разделимой смеси отмершего органического вещества, минеральных частиц, а также живых стеблей мхов, слоевищ лишайников и корней растений, является важнейшим компонентом, продуктом жизнедеятельности биогеоценозов и чутким индикатором их состояния [5, 9, 35, 37, 40, 41]. Она вместе с тем выполняет важные экологические функции, определяя гидротермический режим почв, являясь регулятором протекания в них биоценологических и биохимических процессов [21]. Удаление подстилки приводит к иссушению почвы на довольно значительную глубину, уменьшению подвижных форм фосфора, калия и обменных оснований [8], а искусственное ворошение способствует ускорению её

разложения, усилению развития ассимиляционного аппарата деревьев и скорости их роста [45]. От мощности, структуры и характера разложения подстилки зависят возобновление леса и продуктивность древостоя [30, 42, 43, 50, 52], поэтому не случайно, что одной из важнейших задач биогеоценологии является всестороннее изучение её свойств и уточнение роли в функционировании лесных экосистем [6].

Цель исследования – выявить пределы и факторы вариабельности физических и химических параметров лесной подстилки в борах Марийского Заволжья и оценить её роль в функционировании экосистем.

Объекты и методика исследований

Исследования проведены на 45 пробных площадях, заложенных в древостоях разного возраста и состава, произрастающих на песчаных почвах в разных типах леса заповедника «Большая Кокшага», граничащего с ним Старожильского лесничества и национального парка «Марий Чодра». На каждой пробной площади проведено подробное описание фитоценозов и почв на основе разрезов и прикопок, проведены замеры толщины подстилки и взяты образцы для проведения стандартных лабораторных анализов физико-химических показателей. Для оценки влияния подстилки на микроклимат почв на двух постоянных пробных площадях в сосняке лишайниковом и лишайниково-мшистом, находящихся на территории заповедника, заложили по пять площадок размером 3×3 м, очистив их поверхность до минерального слоя от мхов, лишайников и опада. На каждой из этих площадок три раза за сезон проводили замеры на разной глубине температуры почвы электронным термометром и брали образцы для оценки её влажности весовым методом. Подобные замеры проводили также рядом с этими площадками, где напочвенный покров не был нарушен. Обработку цифрового экспериментального материала провели на ПК стандартными методами математической статистики.

Результаты исследования и их обсуждение

Одним из основных параметров лесной подстилки является её толщина, зависящая от состава и продуктивности фитоценоза, а также скорости разложения опада. Среднее значение этого параметра в лесных биогеоценозах на песчаных почвах в пределах исследованной территории составляет $3,7 \pm 0,3$ см, варьируя от 1 до 15 см. Очень значительно изменяется и абсолютно сухая масса напочвенного покрова (от 16,2 до 80,7 т/га), из которой в среднем 52 % составляет зола, 25 % – углерод, 23 % – азот, кислород и водород. Величина этих параметров не выходит

за пределы диапазона значений, выявленных другими исследователями в сосновых биогеоценозах [41], но значительно превышает показатели в лиственных лесах Поволжья [37, 51]. Толщина и масса напочвенного покрова значительно варьируют также в пределах каждого биогеоценоза ($V = 22-43\%$), что связано с мозаичностью развития растительности и рельефом участка. Связь между этими параметрами, как было показано нами ранее [12], довольно тесная, но сугубо специфичная для каждого биотопа, что связано с различиями состава подстилки, степени ее развития и скорости разложения. Наименее развит напочвенный покров в сосняках липняковых, где он быстро разлагается под действием разнообразной биоты, достигающей здесь наибольшего обилия. Очень мощный напочвенный покров отмечается в сосняках брусничниковых, где подстилка представляет собой сухой торф, густо пронизанный корнями растений. Значения этих показателей в целом возрастают по мере увеличения увлажнения почв, достигая максимума в заболоченных экотопах, где подстилка по сути превращается в мощную залежь торфа, и снижаются по мере увеличения их трофности. Влияние возраста и полноты на мощность напочвенного покрова практически не проявляется, поскольку ее величина зависит от всего предшествующего развития биогеоценоза, а также частоты повторения лесных пожаров.

Исследования показали, что напочвенный покров обладает высокими термоизоляционными свойствами, препятствующими прогреву почвы в летний период и способствующими сохранению в ней тепла зимой. В сосняках лишайниково-мшистых температура почвы в течение всего вегетационного периода ниже, чем в сосняке лишайниковом, где его мощность почти в два раза меньше. Различия между этими экотопами четко проявляются до глубины 80 см, достигая в верхних слоях почвы в июне-июле 2,5-3,1°C [15]. На глубине 20 см различия составляют 1,9°C, а на глубине 40 см – 1,2°C. Удаление напочвенного покрова приводит к значительному увеличению температуры верхних слоев почвы (рис. 1). С возрастанием глубины разница температуры почвы между вариантами опыта экспоненциально снижается, составляя на глубине 60-80 см 0,5-1,5°C.

Напочвенный покров обладает также большой влагоемкостью, особенно высокой в сосняках лишайниково-мшистых, благодаря чему он после сильной засухи способен поглотить до 22 мм осадков (табл. 1), перехватывая их у деревьев, в которой они в это время особенно остро нуждаются. Перехватывает он, как можно предположить, также и определенную часть поступающих с осадками питательных веществ, оказывая негативное воздействие на состояние древостоя и играя отрицатель-

ную роль в функционировании лесных экосистем, замедляя течение в них биологического круговорота. Подтвердить это положение или опровергнуть его смогут результаты специальных исследований.

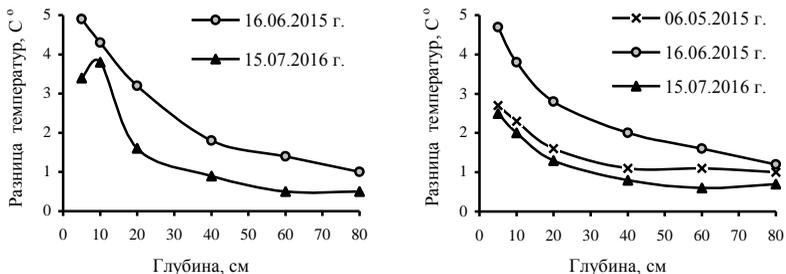


Рис. 1. Разница температуры почвы на разной глубине между вариантами опыта, проведенного в сосняке лишайниковом (слева) и лишайниково-мшистом в 2015-2016 годах

Таблица 1

Влагоемкость лесной подстилки, перехват ею осадков в сосняках заповедника

Биотоп	Запас, т/га	Влагоемкость, %	Возможный перехват осадков	
			т/га	мм
Сосняк лишайниковый	45,8±5,2	424±20	194,1±30,5	19,4±3,0
Сосняк лишайниково-мшистый	50,1±2,6	445±20	222,9±27,9	22,3±2,8
Сосняк брусничниковый	80,7±7,8	229±24	184,8±31,1	18,5±3,1

Результаты оценки влияния подстилки на влажность почвы в экотопах оказались не столь однозначными как по влиянию на ее температуру и не позволили выявить существенных различий между вариантами опыта. Это связано, вероятно, с характером распространения и степени активности корней деревьев, а также с большой пространственной вариабельностью данного показателя. Они показали, что в сосняке лишайниковом влажность разных слоев почвы изменялась от 2,02 до 5,86 %, а в сосняке лишайниково-мшистом – от 2,00 до 5,62 % (табл. 2), где она во все сроки учета оказалась в среднем более высокой.

На площадках с удалением напочвенного покрова в сосняке лишайниковом она была в среднем выше, чем на площадках без его удаления, а в сосняке же лишайниково-мшистом с более мощным и влагоемким напочвенным покровом картина была противоположной (рис. 2). Получается, таким образом, что моховой покров способствует сохранению влаги в почве, а лишайниковый, наоборот, испаряет ее больше, чем открытая почва.

Таблица 2
Динамика влажности почвы в 80-летних сосняках заповедника «Большая Кокшага»

Дата учета	Влажность различных слоев почвы в экотопах, %					
	Сосняк лишайниковый			Сосняк лишайниково-мшистый		
	0-20 см	30-50 см	60-80 см	0-20 см	30-50 см	60-80 см
На площадках с ненарушенным напочвенным покровом						
16.06. 2015 г.	2,02	2,83	2,16	4,07	3,11	3,41
23.09. 2015 г.	4,14	4,02	3,37	5,48	4,76	3,13
12.05. 2016 г.	4,78	3,68	3,41	5,02	4,25	3,95
15.07. 2016 г.	3,37	2,40	2,22	3,80	2,25	2,00
14.09. 2016 г.	4,14	4,02	3,70	5,48	4,76	3,95
На площадках с удаленным напочвенным покровом						
16.06. 2015 г.	2,88	3,27	2,83	3,36	2,51	2,50
23.09. 2015 г.	3,52	4,02	3,81	5,62	4,14	2,56
12.05. 2016 г.	5,86	3,78	3,25	4,25	4,53	3,97
15.07. 2016 г.	3,73	3,06	2,50	4,02	2,03	2,42
14.09. 2016 г.	3,52	4,02	3,91	5,62	4,14	3,35

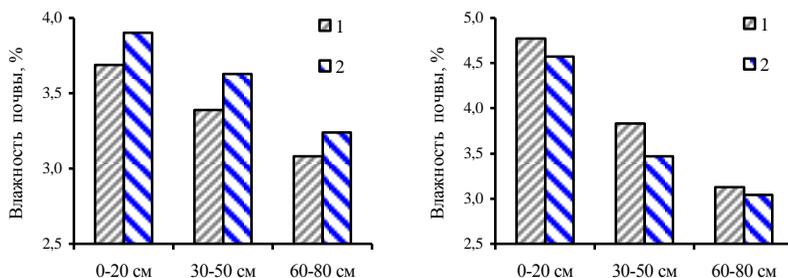


Рис. 2. Средняя влажность разных слоев почвы на площадках с ненарушенным (1) и удаленным (2) напочвенным покровом в сосняках лишайниковом (слева) и лишайниково-мшистом

Попытаемся проанализировать эту ситуацию и найти объяснение существующим противоречиям. Весной, по сравнению с осенью предшествующего года, влажность почвы, особенно в верхних слоях, должна теоретически увеличиваться за счет поступления влаги от таяния снега, а середине лета снижаться, а к осени опять возрастать.

Эти умозрительные выкладки, однако, далеко не во всех случаях совпали с фактическими данными. Так, к примеру, в сосняке лишайниковом влажность верхнего 20-см слоя почвы весной 2016 года по сравнению с осенью предшествующего увеличилась на площадках с удалением напочвенного покрова на 2,33 %, а на площадках без его удаления

только на 0,64 %, составив в первом случае 5,86 %, а во втором 4,78 %. Исходная гипотеза, таким образом, нашла здесь полное подтверждение. В сосняке же лишайниково-мшистом, где масса и влагоемкость подстилки выше, влажность почвы за этот период времени, наоборот, уменьшилась в первом случае на 1,47 %, а во втором на 0,45 %. С мая по июль 2016 года влажность этого слоя почвы в обоих экотопах в целом снизилась, однако характер изменений в каждом из них был иной: в сосняке лишайниковом наибольшие потери произошли на площадках с удалением подстилки, а в сосняке лишайниково-мшистом, наоборот, без ее нарушения. В сентябре дождливого 2015 года влажность почвы в обоих биотопах повысилась по сравнению с июнем, однако в сосняке лишайниковом наибольшая прибавка (2,12 %) произошла на площадках с удалением покрова, а в лишайниково-мшистом, наоборот, без его нарушения (2,26 %). В сухом 2016 году картина существенно изменилась: в сосняке лишайниковом на площадках с удалением покрова влажность этого слоя почвы снизилась на 0,20 %, а на площадках без его нарушения увеличилась на 0,77 %. В сосняке же лишайниково-мшистом ее значения в обоих вариантах опыта увеличились примерно на одну и ту же величину (1,60-1,68 %).

Влажность слоя почвы 30-50 см на площадках с ненарушенным напочвенным покровом в сосняке лишайниковом весной 2016 года уменьшилась по сравнению с осенью предшествующего на 0,34 %, а с удаленным – на 0,24 %. Во втором биотопе снижение влажности на площадках с ненарушенным напочвенным покровом было более значительным, составив 0,51 %. На площадках же с удаленным покровом она, наоборот, увеличилась на 0,39 %. С мая по июль 2016 года влажность этого слоя почвы в обоих экотопах в целом снизилась, однако в сосняке лишайниковом наибольшие потери произошли на площадках с ненарушенным покровом (1,28 %), а в сосняке лишайниково-мшистом, наоборот, с его удалением (2,50 %).

В сентябре дождливого 2015 года влажность почвы в обоих экотопах повысилась по сравнению с июнем, однако в сосняке лишайниковом наибольшая прибавка произошла на площадках с ненарушенным покровом (1,19 %). Во втором биотопе в обоих вариантах опыта ее значения увеличились примерно на одну и ту же величину (1,63-1,65 %). В 2016 году в сосняке лишайниковом на площадках с удалением покрова влажность этого слоя почвы увеличилась на 0,96 %, а на площадках без его нарушения – на 1,62 %. В сосняке лишайниково-мшистом ее значения в первом случае увеличились на 2,11 %, а во втором – на 2,51 %.

Характер изменения влажности слоя почвы 60-80 см был несколько иным. В сентябре дождливого 2015 года наибольшее ее увеличение произошло в сосняке лишайниковом на площадках с ненарушенным напочвенным покровом (1,21 %). В сосняке же лишайниково-мшистом в этом варианте опыта ее величина снизилась на 0,28 %, а на площадках с ненарушенным покровом практически не изменилась. Весной 2016 года по сравнению с осенью предшествующего ее значения в сосняке лишайниковом на площадках с ненарушенным покровом практически не изменились, а с удаленным снизились на 0,56 %. В сосняке же лишайниково-мшистом влажность этого слоя почвы увеличилась на 0,82 и 1,41 % соответственно. С мая по июль 2016 года влажность этого слоя почвы во всех вариантах опыта обоих биотопов в целом снизилась, однако наибольшие потери произошли в сосняке лишайниково-мшистом, особенно на площадках с ненарушенным покровом (1,90 %). В засушливом и жарком 2016 году влажность почвы увеличилась за счет обильных осадков, прошедших в конце августа и начале сентября, в сосняке лишайниковом на площадках с ненарушенным покровом на 1,33 %, а с его удалением – на 1,86 %. Во втором же биотопе влажность этого слоя почвы на площадках с ненарушенным покровом увеличилась на 1,38 %, а на площадках с его удалением уменьшилась на 0,25 %.

Важную информацию о влиянии подстилки и полога древостоя на интенсивность круговорота воды в лесных экосистемах можно получить на основе анализа динамики ее запасов в верхнем 80-см слое почвы, где расположена основная масса корней деревьев. Расчеты показали, что в дождливом 2015 году запасы воды в почве сосняка лишайникового от лета к осени увеличились меньше, чем у сосняка лишайниково-мшистого (табл. 3). От осени 2015 к весне 2016 года в обоих биотопах, как это не парадоксально, запасы воды в почве практически не изменились, хотя должны были пополниться за счет снеготаяния. Этот факт связан, на наш взгляд, с поглощением влаги древостоем в период сокодвижения и насыщением водопроводящей системы деревьев. От мая к июлю 2016 года запасы воды в почве продолжали снижаться, что обусловлено испарением её древостоем и напочвенным покровом. Особенно значительные потери произошли в сосняке лишайниково-мшистом, где древостой и напочвенный покров более развиты. К середине сентября в потери влаги обоих биотопах практически полностью компенсировались за счет выпавших осадков и их запас вновь возвратился к весенней отметке. Влажность почвы на глубине 30-50 см, где располагается основная масса сосущих корней деревьев, во все сроки учета, особенно летом и осенью, была гораздо меньше, чем в выше и ниже расположен-

ных слоях (рис. 3), что связано с большим потреблением воды древостоем для поддержания своей жизнедеятельности. Этот факт свидетельствует о высоком информативном значении влажности данного слоя почвы для оценки динамики влагообеспеченности древостоя.

Таблица 3

Динамика запасов воды в верхнем 80-см слое почвы разных биотопов

Биотоп	Запас воды в разные сроки учета (перед чертой) и его изменение (за чертой), т/га				
	16.06.2015 г.	23.09.2015 г.	12.05.2016 г.	15.07.2016 г.	14.09.2016 г.
СЛШ	349,8	449,6 / 99,8	453,0 / 3,4	314,7 / -138,3	449,6 / 134,9
СЛШМ	351,5	487,5 / 136,0	487,2 / -0,3	312,7 / -174,5	487,5 / 174,8

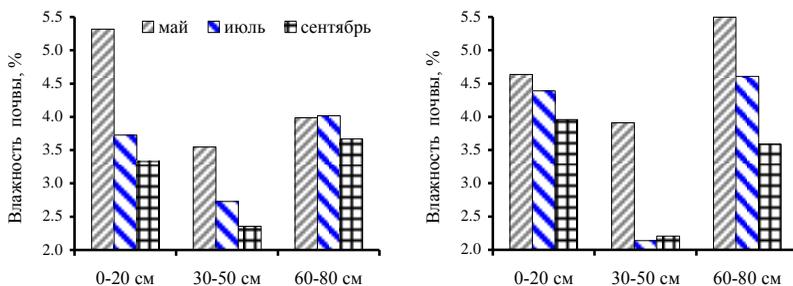


Рис. 3. Сезонная динамика влажности разных слоев почвы в сосняке лишайниковом (слева) и лишайниково-мошном

Выявленные нами различия сезонной динамики влажности почвы в разных экотопах связаны, вероятно, с особенностями потребления влаги напочвенным покровом и древостоем, а также перемещения ее в почве (жидкость, как известно, движется в направлении более высокой концентрации солей). Для их объяснения необходимо проведение дальнейших исследований, их углубление и расширение.

Роль напочвенного покрова в лесных биогеоценозах, таким образом, далеко не однозначна. Он, с одной стороны, задерживает поступление в почву осадков и испаряет их в процессе своей жизнедеятельности, а с другой – способствует сохранению влаги в ней во время жары. От его мощности, которая является интегральным показателем скорости биологического круговорота в лесных экосистемах (табл. 4), во многом зависят, как было установлено рядом авторов [30, 42, 43, 50], возобновление леса (рис. 4) и пожароопасность насаждений. Результаты проведенных нами исследований показали также, что моховой покров, по срав-

нению с лишайниковым, приводит к значительному увеличению кислотности почвы в пределах всего ее профиля (рис. 5), а это, в свою очередь, негативно отражается на развитии почвенной биоты, ферментативной активности почв, подвижность химических элементов и их доступность растениям [3, 18, 21, 33, 47].

Таблица 4

Шкала для оценки скорости биологического круговорота по мощности подстилки

Параметр подстилки	Значения параметров, соответствующие разной скорости круговорота				
	очень высокая	высокая	средняя	низкая	очень низкая
Толщина, см	< 1	1-3	3-8	8-15	> 15
Запас, т/га	< 5	5-15	15-45	45-90	> 90

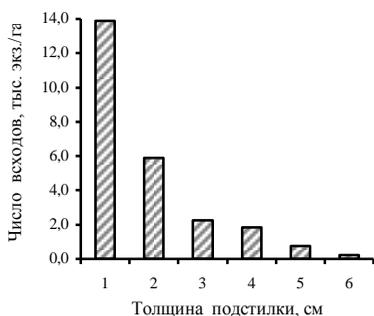


Рис. 4. Влияние толщины лесной подстилки на численность всходов сосны в биогеоценозах

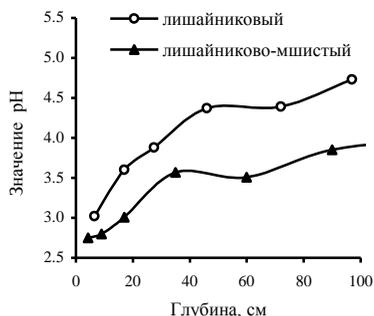


Рис. 5. Изменение значений pH почвы в сосняках заповедника по градиенту ее глубины

Важную информацию о состоянии лесных экосистем и протекании в них биологического круговорота могут нести и другие параметры напочвенного покрова, на расшифровку значений которых направлены сейчас усилия исследователей. Анализ полученного материала показал, что наибольшей вариабельностью, а следовательно, и информативностью, обладает показатель содержания в подстилке обменного магния (табл. 5). Несколько в меньшей степени варьируют в выборке значения гидролитической кислотности, обменного кальция, суммы обменных оснований, отношения значений кальция к магнию, а также подвижного калия к фосфору. Меньше же всего изменяются значения актуальной и обменной кислотности, а также их отношения между собой. Коэффициент вариации значений остальных параметров подстилки изменяется в пределах от 26,5 до 55,3 %.

Таблица 5

Статистические показатели параметров напочвенного покрова в сосняках

Параметр	Значения статистических показателей					
	$M_x \pm m_x$	min	max	S_x	V, %	p, %
Гигроскопичность, %	5,9 ± 0,9	1,3	11,5	2,4	40,1	4,8
Зольность, %	52,3 ± 1,9	15,6	88,4	16,6	31,7	3,6
Актуальная кислотность (рН _{вод.})	5,14 ± 0,06	3,66	6,12	0,48	9,4	1,1
Обменная кислотность (рН _{ксл.})	4,24 ± 0,08	3,10	5,85	0,66	15,5	1,9
Отношение рН _{вод.} / рН _{ксл.}	1,23 ± 0,02	1,00	1,72	0,13	10,3	1,2
Гидролитическая кислотность	42,1 ± 3,8	9,6	149,9	33,5	79,5	8,9
Содержание обменного Ca ²⁺	20,8 ± 1,5	6,4	68,0	12,5	60,3	7,2
Содержание обменного Mg ²⁺	13,4 ± 1,8	1,4	86,5	14,9	111,4	13,3
Отношение Ca/Mg	2,5 ± 0,2	0,4	9,7	1,7	68,0	8,1
Сумма Ca ²⁺ и Mg ²⁺	35,6 ± 2,8	9,4	120,5	24,8	69,7	7,8
Степень насыщенности основаниями, %	47,3 ± 1,4	18,4	75,9	12,5	26,5	3,0
Содержание P ₂ O ₅	19,9 ± 1,1	5,5	52,3	9,4	47,5	5,7
Содержание K ₂ O	110,2 ± 7,3	11,8	268,2	60,9	55,3	6,6
Отношение K ₂ O / P ₂ O ₅	6,6 ± 0,6	2,1	24,9	5,0	75,5	9,0

Примечание: значения гидролитической кислотности, суммы обменных оснований, подвижного фосфора и калия выражены мг-экв. на 100 г массы образца; M_x – среднее арифметическое значение показателя; m_x – ошибка среднего; min, max – минимальное и максимальное значения; S_x – среднее квадратическое (стандартное) отклонение показателя; V – коэффициент вариации, %; p – точность опыта, %.

Значения некоторых параметров довольно сильно коррелируют между собой, что свидетельствует об их одинаковой информационной значимости при анализе процессов формирования подстилки. Так, к примеру, тесная положительная корреляционная связь существует между гигроскопичностью и зольностью подстилки (рис. 6), указывающая на то, что влагу притягивают к себе, как это следует из законов физики, в основном соли минералов. Наличие этой связи позволяет отказаться, в ряде случаев, от довольно трудоемкой процедуры отжига подстилки и оценивать ее зольность по величине гигроскопичности, используя соответствующее уравнение регрессии. Наши исследования [12] показали также, что зольность подстилки обратно пропорциональна ее толщине (рис. 7), причиной чего является большое присутствие в ней минеральных компонентов, выбиваемых каплями дождя из почвы: чем меньше толщина напочвенного покрова, тем выше за счет этих компонентов зольность подстилки. Зависимость зольности подстилки от ее толщины и гигроскопичности будет, на наш взгляд, сугубо специфичной для каждого типа леса в зависимости от флористического состава растительности и гранулометрического состава почв. Подтвердить или опровергнуть эту гипотезу помогут дальнейшие исследования.

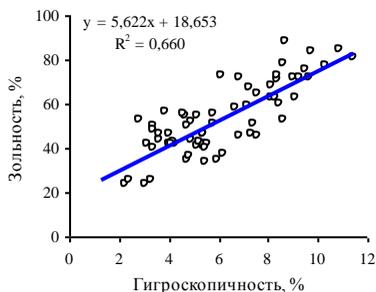


Рис. 6. Характер связи между зо́льностью и гигроскопичностью лесной подстилки

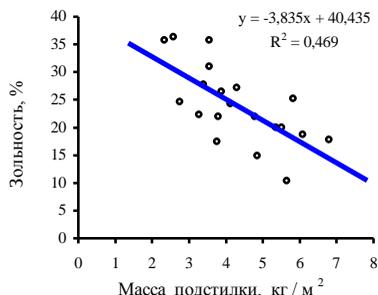


Рис. 7. Зависимость зо́льности напочвенного покрова от его абсолютно сухой массы

Особенно тесно связаны между собой значения актуальной, обменной и гидролитической кислотности (рис. 8 и 9). Довольно тесная связь отмечается также между гидролитической кислотностью подстилки, которая характеризует суммарное содержание всех кислотных ее компонентов [7, 16, 33], и содержанием в ней обменных оснований (рис. 10), а также подвижного калия (рис. 11), что полностью подтверждает результаты других исследователей [17]. Связь же между зо́льностью подстилки и ее гидролитической кислотностью, на высокую тесноту которой указывают эти авторы, в нашей выборке наоборот очень слабая ($r = -0,32$). Причиной этого является, на наш взгляд, большое присутствие в подстилке песчинок, выбиваемых каплями дождя из почвы, которые искажают характер этой связи.

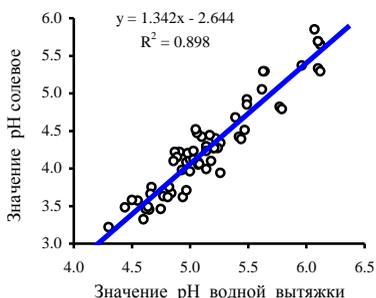


Рис. 8. Характер связи между значениями актуальной и обменной кислотности подстилок лесных биогеоценозов на песчаных почвах

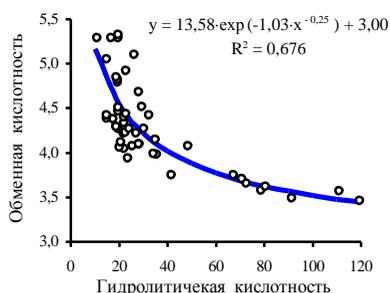


Рис. 9. Характер связи между обменной и гидролитической кислотностью подстилок лесных биогеоценозов на песчаных почвах

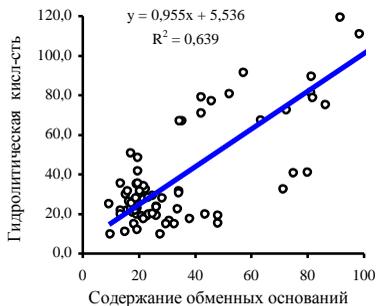


Рис. 10. Отношение между содержанием в подстилках обменных оснований и значениями их гидролитической кислотности

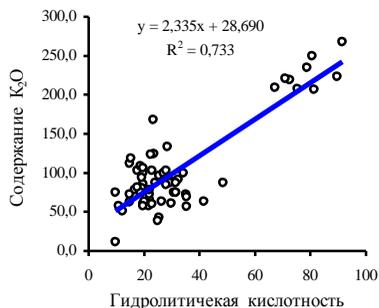


Рис. 11. Характер связи между содержанием в лесной подстилке боров подвижных соединений калия и гидролитической кислотностью

Значения остальных параметров подстилки слабо связаны между собой, что свидетельствует о их самостоятельной информативной значимости. Наиболее информативными показателями состояния подстилки, характеризующими скорость биологического круговорота в лесных экосистемах, являются, исходя из результатов анализа полученного нами материала, ее запас, гигроскопичность, зольность и гидролитическая кислотность. Остальные показатели имеют вспомогательное информативное значение.

Собранный нами материал, а также анализ литературных источников [9, 37] позволили разбить значения параметров подстилки на различные градации и разработать шкалу для оценки скорости биологического круговорота в лесных экосистемах Среднего Поволжья (табл. 6). Так, к примеру, низкие значения гигроскопичности, зольности и обменной кислотности подстилки соответствуют ее слабому разложению и заторможенности биологического круговорота. Об этом же свидетельствуют высокие значения показателей гидролитической кислотности подстилки и содержания в ней суммы обменных оснований, а также подвижных соединений фосфора и калия, которые слабо усваиваются растениями в условиях кислой среды [3, 18, 21, 33, 47]. В щелочной среде, соответствующей значениям обменной кислотности $> 6,5$ единиц и гидролитической кислотности менее 10 мг-экв. на 100 г почвы, подвижность многих элементов вновь уменьшается, что приводит к снижению скорости биологического круговорота в экосистемах. Каждому виду растения для его успешного развития присущ свой оптимум кислотности почв.

Таблица 6

Шкала оценки скорости биологического круговорота в лесных экосистемах по значениям физико-химических параметров их подстилки

Параметр подстилки	Значения параметров подстилки, соответствующие разной скорости круговорота				
	очень низкая	низкая	средняя	высокая	очень высокая
Гигроскопичность, %	< 1,5	1,5-4,5	4,5-7,5	7,5-10,5	> 10,5
Зольность, %	< 15	15-35	35-55	55-75	> 75
Значение рН _{КСЛ}	< 3,5	3,5-4,0	4,0-4,5	4,5-5,0	> 5,0
Н, мг-экв. на 100 г	> 120	120-90	90-60	60-30	< 30
СОО, мг-экв. на 100 г	> 100	100-80	80-50	50-20	< 20
Содержание P ₂ O ₅	> 70	70-50	50-30	30-10	< 10
Содержание K ₂ O	> 180	180-130	130-80	80-30	< 30

Примечание: Н – гидролитическая кислотность, СОО – сумма обменных оснований, СНО – степень насыщенности основаниями; содержание подвижного фосфора и калия выражены мг-экв. на 100 г массы подстилки.

Вариабельность параметров подстилки связана, как отмечают исследователи [4, 17, 21, 34], с различиями флористического состава растительности, зависящей, в свою очередь, от трофности и влажности почв, что полностью подтвердили результаты анализа, проведенного нами на атомно-абсорбционном спектрометре AAnalyst 400 [11, 12]. Наиболее сильно варьирует между разными видами растений содержание в них калия и железа (табл. 7). Несколько слабее изменяется содержание свинца и никеля ($V = 101\%$). Меньше же всего варьирует зольность растений и содержание в них меди ($V = 42-46\%$). Содержание золы наиболее велико в листьях ракитника, кальция – листьях брусники, калия – стеблях толокнянки, марганца – листьях и стеблях брусники, стеблях черники, листьях и стеблях багульника, железа – в сфагнуме, листьях ракитника, а также в зеленых мхах. Цинка больше всего содержится в стеблях толокнянки, меди – в листьях и стеблях ракитника, а также в стеблях брусники, хрома – в листьях брусники и мирта болотного, свинца в сфагнуме и кукушкином льне. По содержанию хрома хвоя сосны занимает первый из 16 рангов, кобальта – второй, свинца, никеля и цинка – третий, калия – восьмой, железа – девятый, кальция – 10, марганца и кадмия – 11, золы – 12, меди – 15. В тканях *Pleurozium schreberi* содержание золы и зольных элементов гораздо выше, чем в тканях *Cladonia silvatica*. Особенно велики различия между ними по никелю (в 10,4 раза) и марганцу (в 5,3 раза). Ткани мха, по сравнению с остальными компонентами напочвенного покрова, содержат гораздо больше железа, кобальта, никеля и кадмия. Наиболее же мала концентрация кальция, калия, цинка, меди и никеля в тканях лишайника.

Таблица 7

Содержание золы и зольных элементов в различных растениях сосновых лесов Марийского Заволжья

Растения и параметры	Содержание золы (%) и зольных элементов (мг/кг абсолютно сухой массы образца)											
	Зола	Ca	K	Mn	Fe	Zn	Cu	Cr	Pb	Ni	Co	Cd
<i>Cladonia silvatica</i>	1,77	726,6	1839,6	98,7	264,6	15,6	1,62	0,68	0,53	0,15	0,26	0,12
<i>Pleurozium schreberi</i>	4,82	2583,6	2992,4	581,7	473,6	29,9	5,75	1,15	0,46	1,16	1,53	0,40
<i>Polytrichum commune</i>	2,64	3965,4	4892,3	171,5	391,3	30,3	5,24	5,79	2,68	3,01	0,76	0,29
<i>Sphagnum sp.</i>	2,94	1757,0	2068,2	49,1	642,4	18,2	3,20	2,38	3,63	1,53	0,58	0,29
Ракитник – листья	6,23	12836,2	6685,7	682,4	52,0	45,3	9,34	1,67	1,76	0,23	1,14	0,32
Ракитник – стебли	1,68	1877,1	2754,8	94,9	32,7	19,6	7,26	0,71	0,87	0,91	0,83	0,13
Толокнянка – листья	2,64	7366,9	2917,2	13,4	27,5	20,0	2,66	0,71	0,99	0,13	0,90	0,11
Толокнянка – стебли	2,65	7303,8	2578,0	40,2	84,1	80,3	3,89	0,94	0,14	0,38	0,26	0,14
Брусника – листья	3,40	14211,0	3236,1	940,0	31,3	21,1	5,11	6,15	0,74	0,89	0,55	0,53
Брусника – стебли	2,62	12365,9	2411,9	754,9	56,7	30,8	8,52	1,78	0,43	0,56	0,38	0,63
Черника – стебли	3,62	13394,4	3727,3	905,9	16,3	22,8	4,93	1,35	0,44	0,04	0,41	0,25
Мирт болотный – листья	3,04	10876,4	3105,2	777,3	36,7	21,6	4,37	6,04	0,76	0,33	0,46	0,42
Мирт болотный – стебли	1,18	1904,4	1929,6	584,6	36,9	20,1	4,80	1,27	0,20	0,55	0,17	0,28
Багульник – листья	3,00	8739,6	3161,2	823,8	58,3	24,6	4,21	4,22	0,29	0,35	0,51	0,33
Багульник – стебли	1,99	8519,1	1917,1	867,7	30,7	17,5	3,74	2,11	0,10	0,36	0,27	0,17
Сосна – хвоя	2,33	5657,0	3024,7	123,7	53,9	38,5	1,71	-	2,27	1,34	1,36	0,17
Среднее по всем видам	2,91	7130,3	4527,7	469,4	172,3	28,5	4,77	2,46	1,02	0,74	0,65	0,29
Стандартное отклонение	1,23	4659,2	5798,4	365,0	212,7	16,00	2,18	2,03	1,03	0,75	0,41	0,15
Коэффициент вариации	42,3	65,3	128,1	77,8	123,5	56,1	45,6	82,5	101,2	101,1	63,1	52,6

Это далеко не полный перечень химических элементов, содержащихся в растениях. Исследования, проведенные в лаборатории Казанского федерального университета на рентгенофлуоресцентном волнодисперсионном спектрометре S8 Tiger (Bruker, Германия), показали, что в золе подстилки сосняков лишайниково-мшистых и брусничниковых содержится не менее 24 элементов, наиболее массовыми из которых являются кислород (52,8 %), образующий со всеми остальными из них оксиды, и кремний (41,1 %). В порядке убывания за ними следуют алюминий (2,20 %), железо (1,133 %) и кальций (0,842 %). Далее располагаются калий (0,627 %), натрий (0,336 %), магний (0,254 %) и фосфор (0,245 %). Значительно меньше в зольном остатке подстилки содержится серы (0,152 %), марганца фосфора (0,123 %) и титана (0,113 %), за которыми следуют никель (0,028 %), барий (0,019 %), хлор (0,018 %), цинк (0,012 %) и цирконий (0,010 % = 100 мг/кг золы). Замыкают ранговый ряд хром (78 мг/кг), медь (53 мг/кг), свинец (47 мг/кг), стронций (45 мг/кг), рутений (40 мг/кг), рубидий (22 мг/кг) и мышьяк (1 мг/кг).

Растения воздействуют на подстилку и почву не только своим опадом, но и прижизненными выделениями [13, 14]. Проведенный нами химический анализ водных экстрактов растений показал, что содержание ионов металлов изменяется в них в очень больших пределах (табл. 8). Это связано, вероятно, как с составом клеточного сока растений, так и с проницаемостью кутикулы их листьев. Лидером по содержанию всех элементов, кроме кальция и железа, являлись листья осины. Концентрация же кальция и железа наиболее высока в экстрактах из листьев липы. Меньше всего этих элементов содержится в вытяжках из листьев ландыша, а марганца – из стеблей сфагнума. Ионов железа не обнаружено в растворах, в которых замачивали листья березы, орляка, сосны и ели, цинка – ландыша и можжевельника, меди – березы и можжевельника. Никель не обнаружен в экстрактах пяти видов растений: ели, можжевельника, березы, орляка и кладонии. Довольно значительно изменялись также значения рН экстрактов, хотя реакция всех их была близка к нейтральной или слабощелочной. Наиболее высокое значение рН имели вытяжки из хвои можжевельника, а наиболее низкое – из стеблей сфагнума. Очень сильно варьирует в вытяжках отношение содержания калия к кальцию. Высокие значения этой величины имеют вытяжки из сфагнума, в которых калия в 34,2 раза больше, чем кальция, и из орляка (25,2). В вытяжках же из листьев ландыша и липы отношения содержания калия к кальцию самые низкие (0,5-1,7). Эти данные дополняют сведения других исследователей о различии состава водной вытяжки растений и влиянии ее на химизм лесной подстилки [21].

Таблица 8

Реакция среды и содержание элементов в водных экстрактах различных растений

Растение	рН	Содержание элементов в растворе, мг/л							К/Са
		Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺	
Сосна	6,66	420,7	4393,0	0,00	12,2	1,05	0,09	0,70	10,4
Ель	6,46	71,9	508,3	0,00	21,1	1,27	0,10	0,00	7,1
Можжевельник	7,27	66,7	466,7	0,36	4,18	0,00	0,00	0,00	7,0
Береза	6,77	245,0	1358,0	0,00	102,0	6,79	0,00	0,00	5,5
Осина	7,04	532,1	5556,0	3,79	130,9	33,1	10,5	1,74	10,4
Липа	7,11	2519,0	4350,0	3,93	75,2	1,67	1,33	0,65	1,7
Дуб	6,61	438,0	2794,0	1,72	67,7	0,61	0,06	1,08	6,4
Орляк	6,53	206,3	5188,0	0,00	7,79	0,49	0,08	0,00	25,2
Ландыш	6,80	1,17	0,638	0,64	39,1	0,00	1,17	0,40	0,5
Мох Шребера	6,32	31,8	287,9	2,18	6,58	1,42	0,97	0,38	9,1
Сфагнум	6,00	56,0	1919,0	2,89	1,31	0,33	0,52	0,38	34,2
Кладония	6,30	31,9	247,5	1,34	1,82	0,09	0,09	0,00	7,8

От величины рН вытяжек, как было установлено, в определенной мере зависит концентрация в них кальция и марганца (табл. 9). На концентрацию остальных элементов величина рН воздействие оказывает очень слабое, а на концентрацию железа вообще не влияет. Очень тесно связана между собой концентрация в растворах ионов цинка и меди ($r = 0,96$). Тесная связь отмечается между содержанием в вытяжках меди и никеля ($r = 0,78$), цинка и марганца ($r = 0,75$), цинка и никеля ($r = 0,72$), а умеренная – между концентрацией в них марганца и меди, марганца и никеля, железа и никеля. Коррелятивная связь между концентрацией ионов остальных элементов умеренная или очень слабая.

Таблица 9

Матрица коэффициентов корреляции между концентрацией элементов в экстрактах

Элемент	Значения коэффициента корреляции между концентрацией элементов в вытяжке							
	рН	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺
рН	1,00							
Ca ²⁺	0,46	1,00						
K ⁺	0,26	0,51	1,00					
Fe ³⁺	0,06	0,57	0,34	1,00				
Mn ²⁺	0,51	0,42	0,42	0,41	1,00			
Zn ²⁺	0,35	0,09	0,48	0,46	0,75	1,00		
Cu ²⁺	0,34	0,15	0,48	0,59	0,66	0,96	1,00	
Ni ²⁺	0,27	0,32	0,59	0,65	0,64	0,72	0,78	1,00

Исследования показали, что экстракты растений по-разному влияют на содержание подвижных форм зольных элементов в почве (табл. 10). Так, после ее обработки экстрактами из листьев липы содержание в растворах ионов кальция увеличилось более чем в 30 раз, калия – в 16 раз, а марганца – в 35 раз по сравнению с растворами, приготовленными на основе дистиллированной воды. Содержание подвижных ионов цинка больше всего увеличилось после обработки почвы водными экстрактами из хвой сосны, стеблей сфагнома и мха Шребера, меди – из листьев ландыша, никеля – из листьев дуба.

Таблица 10

Элементный состав образцов почвы, обработанной экстрактами растений

Экстракты растений	Содержание элементов в растворе, мг/л						
	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺
Сосны	402,5	135,1	28,41	29,52	15,1	0,19	0,00
Ели	284,3	93,36	10,18	22,05	0,33	0,00	0,00
Можжевельника	233,6	103,3	5,141	14,95	0,00	0,11	0,00
Березы	450,6	301,8	47,89	46,40	0,98	0,24	0,46
Осины	1394,0	806,7	53,00	133,1	3,94	0,20	0,88
Липы	1402,0	896,0	24,60	63,47	3,90	0,34	0,76
Дуба	559,1	378,3	54,93	62,97	7,92	0,42	0,94
Орляка	604,2	656,5	42,61	70,98	0,32	0,10	0,34
Ландыша	783,9	774,0	36,87	78,77	3,23	0,63	0,29
Мха Шребера	586,1	479,0	70,79	70,63	8,20	0,38	0,00
Сфагнома	354,0	427,9	125,7	44,09	8,94	0,41	0,00
Кладонии	218,0	93,90	10,16	14,52	0,26	0,23	0,54
Чистая вода	44,77	55,66	60,30	3,752	0,00	0,11	0,00
ААБ*	6238,0	267,5	121,1	495,0	5,22	0,43	3,70
Смесь азотной и соляной кислот	1156,0	2418,0	19536,0	1278,0	63,0	8,78	45,9

Примечание: * ААБ – аммонийно-ацетатный буфер.

Увеличение подвижных форм калия и цинка после обработки экстрактами многих растений было более значительным, чем после обработки почвы аммонийно-ацетатным буфером. После обработки почвы экстрактами из листьев липы и осины содержание ионов кальция в растворе было таким же, как после обработки почвы смесью кислот. Концентрация же подвижных ионов железа, наоборот, снизилась, что обусловлено связыванием их, как отмечено исследователями [45, 49], полифенолами, танинами и фосфорной кислотой, содержащихся в вытяжках. Особенно сильное влияние на снижение содержания ионов железа оказали экстракты из хвой можжевельника (в 11,7 раза) и ели (в 5,9 ра-

за), воздействие которых на концентрацию ионов кальция и калия было минимальным. Экстракты из мхов Шребера и сфагнума, наоборот, привели к увеличению содержания подвижной формы железа в почве. Отношение содержания калия к кальцию в вытяжках почвы стало намного меньшим, чем в вытяжках растений.

Изменение содержания подвижных ионов металлов в вытяжках почвы происходит не в результате различия концентрации их в экстрактах-реактантах, а под действием присутствующих в них органических кислот и ферментов, сугубо специфичных для каждого вида растения [10, 19, 28, 38]. Слабое влияние концентрации подвижных форм химических элементов в экстрактах растений или полное его отсутствие на их содержание в водных вытяжках почвы подтвердил проведенный нами регрессионный анализ (табл. 11). Содержание кальция, железа и марганца в вытяжках почвы, как показали расчеты, определяет в основном величина рН экстракта растений. Причем связь ее с содержанием кальция прямая, а с железом и марганцем – обратная. Содержание остальных элементов в вытяжках почвы практически не зависит от величины рН экстракта растений. Большое влияние на подвижность элементов в почве оказывает не только кислотность среды, но и водорастворимые компоненты органического вещества, которые обладают хорошо выраженной способностью восстанавливать Fe^{3+} до Fe^{2+} и образовывать с ним легко мигрирующие в почве комплексные соединения [21].

Таблица 11

Параметры уравнений зависимости содержания подвижных ионов металлов в вытяжках почвы от величины рН экстрактов растений и концентрации в них тех же элементов

Параметр уравнения	Значения параметров уравнения $Y = a + b \cdot X + c \cdot Z$ для различных элементов						
	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺
a	-1178,1	-687,8	370,0	114,3	31,6	0,80	-1,13
b	246,2	147,8	-51,6	-13,1	-4,02	-0,08	0,19
c	0,357	0,056	10,78	0,607	0,008	0,000	0,397
R ²	0,545	0,217	0,525	0,529	0,101	0,029	0,417
F _{факт.}	3,97	0,92	3,67	3,73	0,37	0,10	2,37

Примечание: Y – содержание подвижных ионов металлов в вытяжках почвы, мг/л; X – значение рН экстрактов растений; Z – содержание подвижных ионов металлов в экстрактах растений, мг/л; R² – коэффициент детерминации уравнения; F_{факт.} – фактическое значение критерия Фишера (F_{0,05} = 2,15).

Большое влияние на разложение лесной подстилки и вымывание из нее химических элементов оказывают атмосферные осадки, которые, проходя сквозь полог древостоя, насыщаются экзометаболитами растений, обладающих высокой способностью к преобразованию отмершего органического вещества [2, 20, 23, 25, 27, 29, 31, 36, 44, 46, 48]. Специально поставленный нами опыт [13] показал, что атмосферные осадки приводили к существенному снижению содержания в хлопчатобумажной ткани, которой мы обвязывали стволы различных деревьев, некоторых зольных элементов, особенно кальция и сопутствующего ему стронция, потери которых относительно контрольного образца достигали иногда более 90 % (табл. 12). Снижение содержания этих элементов в образцах ткани происходило не в результате обычного выноса их атмосферными осадками, а представляло собой сложный процесс их отщепления от целлюлозы, связанный с разрывом атомно-молекулярных связей, для чего требуется значительное воздействие достаточно мощных реагентов, в качестве которых вероятнее всего выступают определенные ферменты деревьев. Состав этих ферментов нам пока неизвестен, но факт их наличия не вызывает у сомнений. Одним из аргументов в пользу этого высказывания являются различия в интенсивности вымывания кальция и стронция в различных биотопах. Особенно значительные потери происходили в березняках, следом за которыми с небольшим отставанием следовали сосняки. Меньше всего этих элементов было вымыто из образцов ткани в пойменном биотопе, а также на безлесном участке, хотя их потери здесь тоже были довольно значительными.

На интенсивность вымывания кальция из хлопчатобумажной ткани оказывает влияние не только состав древостоя, но также тип условий его произрастания и погодные условия. Так, в 2014 году, вегетационный период которого отличался от предшествующих лет меньшим количеством выпавших осадков, потери кальция из образцов ткани были менее значительными. Наиболее сильное вымывание из ткани кальция наблюдалось в сосняке лишайниково-мшистом (81 %), а самое слабое – в сосняке сфагновом (57 %). В 2012 году из образцов произошло также вымывание других зольных элементов: никеля (39-75 %), цинка (59-72 %), свинца (57-65 %), меди (26-62 %) и железа (14-34%). В 2013 году отмечалось вымывание, кроме кальция и стронция, только меди (23-50 %). В 2014 году значительное вымывание ионов меди произошло лишь в сосняке сфагновом (52 %). В остальных же биотопах их содержание либо незначительно возрастало, либо существенно не изменялось по сравнению с контрольным образцом.

Таблица 12

Относительное содержание зольных элементов в повязках хлопчатобумажной ткани из разных биотопов

Биотоп	Содержание элементов в ткани по отношению их к контрольному образцу, доля единицы									
	Зола	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺	Pb ²⁺	Sr ²⁺
<i>Результаты опыта, проведенного в 2012 году</i>										
Березняк черничниковый	0,60	0,06	2,16	0,71	15,30	0,36	0,24	0,25	0,36	0,04
Сосняк лишайниково-мшистый	0,65	0,14	1,66	0,86	2,28	0,32	0,46	0,61	0,35	0,06
Сосняк брусничниковый	0,72	0,12	1,46	0,87	2,62	0,28	0,37	0,36	0,39	0,05
Пойменный древостой (липа)	0,90	0,64	4,86	0,66	1,58	0,41	0,38	0,38	0,43	0,61
НСР_{0,05}	0,10	0,08	1,24	0,10	3,36	0,17	0,06	0,15	0,14	0,12
<i>Результаты опыта, проведенного в 2013 году</i>										
Березняк черничниковый	0,47	0,04	2,97	1,43	6,87	2,00	0,50	0,56	1,15	<0,01
Сосняк лишайниково-мшистый	0,56	0,08	1,28	1,53	1,38	1,28	0,71	0,82	1,03	<0,01
Сосняк (горизонталь)*	1,47	0,14	3,43	4,62	5,74	10,22	0,77	2,20	4,58	<0,01
Пойменный древостой (липа)**	0,70	0,33	4,54	1,13	1,14	1,07	0,56	0,94	0,82	0,73
Пойменный древостой (дуб)**	0,71	0,22	6,09	1,45	1,95	1,25	0,74	2,33	0,88	0,34
Пойменный древостой (ель)**	0,61	0,20	5,29	1,46	1,07	1,82	0,68	0,96	1,42	0,35
Пойменный луг	0,64	0,23	2,18	1,65	2,75	1,53	0,60	2,14	1,26	0,14
НСР_{0,05}	0,16	0,05	1,65	0,25	1,08	0,48	0,16	1,06	0,40	0,24
<i>Результаты опыта, проведенного в 2014 году</i>										
Сосняк лишайниковый	1,23	0,25	3,50	2,11	11,02	4,25	0,96	2,12	-	0,41
Сосняк лишайниково-мшистый	2,61	0,19	3,22	1,89	23,43	3,08	1,34	1,32	-	0,35
Сосняк черничниковый	1,83	0,32	3,28	1,70	18,10	2,77	0,87	4,24	-	0,31
Сосняк сфагновый	1,54	0,43	2,76	2,01	6,16	3,44	0,48	1,54	-	0,30
Сосняк липняковый	2,13	0,22	2,62	2,22	21,96	5,82	1,12	1,77	-	0,42
НСР_{0,05}	0,51	0,09	0,54	0,37	6,64	0,61	0,31	1,26	-	0,03

Примечание: НСР_{0,05} – наименьшая существенная разность на 5 %-ном уровне значимости; * – образцы ткани, установленные горизонтально на колышках в сосняке лишайниково-мшистом; ** – образцы ткани, которыми были обвязаны стволы деревьев в пойменном биогеоценозе.

В образцах ткани происходило и повышение содержания ряда металлов, главным образом калия и марганца, которые находятся в клетках растений в свободной ионной форме и легко вымываются из крон деревьев атмосферными осадками. Калия больше всего накапливалось в образцах, помещенных в пойменном биотопе, особенно на деревьях дуба. Меньше всего его содержание увеличивалось в сосняках, однако в 2014 году оно было в них значительно больше, чем в предшествующих 2012 и 2013 годах. Очень сильно варьировало в образцах ткани содержание марганца: в 2012 и 2013 годах оно было наиболее высоким в березняке, а в 2014 году резко возросло в сосняках, особенно в лишайниково-мшистом и липняковом (в 22-23 раза выше, чем в контрольном образце!). Причину такого изменения мы объяснить пока не можем.

Проведенные нами опыты, таким образом, не только подтвердили имеющиеся факты о значительной трансформации атмосферных осадков, проходящих сквозь полог леса, но также позволили впервые выявить вымывание ими ряда зольных элементов из отмершего органического волокна. Имеющиеся факты позволяют высказать предположение о том, что деревья сами регулируют процесс своего минерального питания, выделяя через поверхность листвы, ветвей и ствола необходимые экзометаболиты, состав и концентрация которых зависит не только от вида древесного растения, но и от условий среды. Активность экзометаболитов деревьев наиболее велика, по нашему мнению, в тех древостоях, где имеется острый дефицит элементов питания.

Исследования показали, что лесная подстилка в каждом типе леса имеет сугубо специфические значения параметров (табл. 13), обусловленные особенностями состава подпологовой растительности и микроклимата. Наиболее высокие значения обменной и гидролитической кислотности подстилки отмечаются в сосняках сфагновых, где она имеет самую низкую зольность и менее всего насыщена обменными основаниями. Наименьшую же кислотность и самую высокую насыщенность основаниями имеет подстилка в сосняках липняковых. По значениям остальных параметров подстилки в этих насаждениях практически не различаются между собой. Скорость биологического круговорота почти во всех типах сосняков, оцененная по значениям обменной кислотности подстилки, ее зольности, а также содержанию подвижного фосфора и калия, низкая или очень низкая. Лишь в сосняке липняковом её можно оценить как среднюю. По значениям же гидролитической кислотности подстилки, которая более адекватно отображает её состояние, скорость круговорота можно охарактеризовать как среднюю. В 25-летних культурах сосны, созданных в условиях свежего бора, подстилка имеет бо-

лее высокие значения обменной и гидролитической кислотности, чем в однотипных культурах березы повислой (табл. 14). Параметры подстилки, особенно её кислотность, изменяются не только в градиенте типов леса, но и в различных парцеллах внутри одного экотопа (табл. 15).

Таблица 13

Параметры подстилки в различных типах сосновых лесов заповедника

Тип леса	Значение параметров			Содержание в подстилке				
	pH _{KCl}	Н	СНО, %	Зола, %	CaO	MgO	P ₂ O ₅	K ₂ O
					мг-экв. / 100 г подстилки			
С. лишайниковый	3,30	81,8	21,5	16,3	12,0	10,4	14,5	65,0
С. лиш.-мшистый	3,10	64,4	39,1	14,1	8,8	4,8	15,3	81,6
С. брусничниковый	3,02	81,8	38,9	9,7	19,2	32,8	20,3	75,7
С. липняковый	4,15	72,5	49,7	12,2	22,8	8,6	19,4	89,6
С. черничниковый	3,47	86,9	25,6	11,9	20,4	23,9	56,6	100,5
С. сфагновый	2,68	133,9	16,2	4,3	9,3	14,7	21,5	175,5

Примечание: Н – гидролитическая кислотность, мг-экв. на 100 г массы подстилки; СНО – степень насыщенности основаниями.

Таблица 14

Параметры подстилки в смешанных культурах под разными породами деревьев

Древесная порода	Значение параметров			Содержание в подстилке				
	pH _{KCl}	Н	СНО, %	Зола, %	CaO	MgO	P ₂ O ₅	K ₂ O
					мг-экв. / 100 г подстилки			
Сосна	4,25	32,2	39,6	59,3	14,6	5,76	14,3	77,0
Береза	4,43	22,6	45,2	57,2	12,9	5,94	18,0	77,2

Таблица 15

Параметры подстилки в различных парцеллах сосновых лесов заповедника

Тип леса	Парцелла	Значение параметров				Содержание в подстилке				
		запас, т/га	pH _{KCl}	Н	СНО, %	зола, %	CaO	MgO	P ₂ O ₅	K ₂ O
							мг-экв. / 100 г подстилки			
СЛМШ-1	ЛМШ	33,8	3,48	133,6	50,3	33,1	34,0	84,6	12,7	218,2
	МШ-ОР	33,3	3,34	129,1	30,7	36,2	40,2	24,3	14,3	238,8
СЛМШ-2	ЛШ	17,5	4,30	74,0	49,4	46,2	34,7	49,8	10,3	197,9
	МШ-ОР	14,9	3,94	88,4	45,2	46,8	37,4	40,7	48,4	213,8
СЛМШ-3	ЛШ	17,9	3,74	66,9	39,7	53,2	33,7	29,8	8,1	204,1
	МШ-ОР	20,3	3,58	78,7	48,7	46,6	41,3	40,2	15,0	234,8
ББР	МШ-БР	59,9	3,52	90,4	37,5	41,2	27,5	32,0	53,3	272,8
	МШ-ОР	58,2	3,72	70,9	37,8	41,6	30,1	14,8	23,5	227,2

Примечание: СЛМШ – сосняк лишайниково-мшистый, ББР – березняк брусничниковый, ЛМШ – лишайниково-мшистая, ЛШ – лишайниковая, МШ-ОР – мшисто-орляковая, ЛШ-БР – лишайниково-брусничниковая, МШ-БР – мшисто-брусничниковая.

Полученные материалы свидетельствуют, таким образом, о том, что свойства подстилки четко связаны с древостоем и напочвенным растительным покровом, производительность и состав которых зависят от типа лесорастительных условий, определяемых трофностью и влажностью почв. Параметры подстилки, зависящие от температуры и влажности среды, изменяются циклически, что связано с сезонной и многолетней динамикой климата. Те же параметры, которые определяются биотой, имеют четкую связь с динамикой её активности и циклами развития [21]. Растительные остатки, различающиеся по содержанию химических элементов, создают в подстилке в тех или иных условиях увлажнения определенную кислотную среду, влияющую на химические и микробиологические процессы. Большую роль при этом играет температура подпологовой среды [1, 15, 22, 24, 26, 32], с увеличением которой усиливаются процессы окисления отмершего органического вещества, ускоряется движение воды в почве, возрастают концентрация растворимых солей и скорость многих химических реакций [21]. Всё это прямым образом отражается на скорости биологического круговорота в экосистемах и производительности растений, которые именно поэтому наиболее высоки на бедных питательными элементами почвах влажных тропиков, чем на богатых ими почвах лесной и лесостепной зон. А раз свойства подстилок четко связаны с типами лесорастительных условий, то и классифицировать их нужно на этой основе, не отрывая от типов леса и не создавая искусственных типологических схем.

Заключение

Результаты исследований показали, таким образом, что лесная подстилка, которую в сосняках на песчаных почвах правильнее называть напочвенным покровом, состоящим из трудноразделимой смеси отмершего органического вещества, минеральных частиц, а также живых стеблей мхов, слоевищ лишайников и корней растений, в каждом типе леса имеет сугубо специфические значения параметров, обусловленные особенностями состава подпологовой растительности и микроклимата. Наиболее высокие значения обменной и гидролитической кислотности подстилки отмечаются в сосняках сфагновых, где она имеет самую низкую зольность и менее всего насыщена обменными основаниями. Наименьшую же кислотность и самую высокую насыщенность основаниями имеет подстилка в сосняках липняковых. По значениям остальных параметров подстилки насаждений практически не различаются между собой. Параметры подстилки, особенно её кислотность, изменяются не только в градиенте типов леса, но и в различных парцеллах

внутри одного экотопа. Наиболее информативными показателями напочвенного покрова в сосновых биогеоценозах на песчаных почвах, характеризующими скорость биологического круговорота в лесных экосистемах, являются его мощность, зольность и гидролитическая кислотность. Остальные показатели имеют вспомогательное информативное значение.

Напочвенный покров, как показали исследования, обладает высокими термоизоляционными свойствами, препятствуя в летний период прогреву почвы вплоть до глубины 80 см, а также большой влагоемкостью, особенно высокой в сосняках лишайниково-мшистых, благодаря чему он после сильной засухи способен поглотить до 22 мм осадков, перехватывая их у деревьев, которые в них в это время особенно остро нуждаются. Перехватывает он, как можно предположить, и определенную часть поступающих с осадками питательных веществ, оказывая негативное воздействие на состояние древостоя и играя отрицательную роль в функционировании лесных экосистем, замедляя течение в них биологического круговорота. Моховой покров, по сравнению с лишайниковым, приводит к значительному увеличению кислотности почвы в пределах всего профиля и оказывает влияние на ферментативную активность почв, подвижность в ней химических элементов и их доступность растениям, а также развитие почвенной биоты.

Роль напочвенного покрова в сосновых биогеоценозах на песчаных почвах, таким образом, далеко не однозначна. Он, с одной стороны, задерживает поступление в почву осадков и испаряет их в процессе своей жизнедеятельности, а с другой – способствует сохранению влаги в ней во время жары. От его мощности во многом зависят возобновление леса и пожароопасность насаждений. Для успешного развития биогеоценозов в лишайниковых и лишайниково-мшистых типах леса напочвенный покров необходимо периодически либо выжигать, либо с помощью специальных механизмов ворошить, смешивая с минеральным слоем почвы. Это мероприятие, по нашему мнению, будет способствовать ускорению биологического круговорота и улучшению роста деревьев.

Лесная подстилка представляет собой продукт жизнедеятельности всей экосистемы, отражая своим составом и параметрами её текущее состояние, историю развития и специфические черты, в том числе скорость протекания биологического круговорота. Опад растений, видовой состав которых определяется типом леса и существенно различен по химизму, создает в подстилке в тех или иных условиях увлажнения определенную кислотную среду, влияющую на активность почвенных организмов и биохимические процессы. Большую роль при этом играет

температура подпологовой среды, с увеличением которой усиливаются процессы окисления отмершего органического вещества, ускоряется движение воды в почве, возрастают концентрация растворимых солей и скорость многих химических реакций. Растения воздействуют на подстилку и почву не только своим опадом, но и прижизненными выделениями (экзометаболитами), которыми насыщаются атмосферные осадки, проходя сквозь полог леса. Классифицировать подстилки в связи с этим следует на основе лесной типологии, так как их состояние и свойства четко связаны с влажностью и трофностью почв, а также с текущим состоянием биогеоценозов.

Библиографический список

1. Архангельская, Т. А. Закономерности пространственного распределения температуры почв в комплексном почвенном покрове: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Т. А. Архангельская. – М., 2008. – 50 с.
2. Арчегова, И. Б. Влияние древесных растений на химический состав атмосферных осадков в процессе восстановления среднетаежных лесов / И.Б. Арчегова, Е.Г. Кузнецова // Лесоведение. – 2011. – № 3. – С. 34-43.
3. Барбер, С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве / С.А. Барбер. – М.: Агропромиздат, 1988. – 376 с.
4. Бганцова, В. А. (1991) Влияние травянистых растений на свойства почвы в лесном БГЦ / В.А. Бганцова // Почвоведение. – 1991. – № 10. – С. 131-143.
5. Богатырев, Л. Г. Образование подстилок – один из важнейших процессов в лесных экосистемах / Л.Г. Богатырев // Почвоведение. – 1996. – № 4. – С. 501-511.
6. О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок / Л.Г. Богатырев, И.И. Демин, Г.В. Матышак, В.А. Сапожникова // Лесоведение. – 2004. – № 4. – С. 17–30.
7. Воробьева, Л. А. Потенциальная кислотность. Понятия и показатели / Л.А. Воробьева, А.А. Авдонькин // Почвоведение. – 2006. – № 4: – С. 421–431.
8. Габдрахимов, К. М. Роль лесной подстилки в повышении плодородия почв / К.М. Габдрахимов // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов. Кн. 1. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1989. – С. 38-39.
9. Газизуллин, А. Х. Почвенно-экологические условия формирования лесов Среднего Поволжья. Т. 1: Почвы лесов Среднего Поволжья, их генезис, систематика и лесорастительные свойства / А.Х. Газизуллин. – Казань, РИЦ Школа, 2005. – 496 с.
10. Гродзинский, А. М. Экспериментальная аллелопатия / А.М. Гродзинский, Э.А. Головкин, С.А. Горобец и др. – Киев: Наукова думка, 1987. – 236 с.
11. Демаков, Ю. П. Сосняки сфагновые Марийского Полесья: структура, рост и продуктивность / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин, С.М. Швецов. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2012. – 276 с.

12. Демаков, Ю. П. Содержание органики и зольных элементов в напочвенном покрове и почве сосняков лишайниковых и мшистых / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, В.И. Таланцев // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – С. 56-76.

13. Демаков, Ю. П. Влияние азрального поступления веществ на их круговорот в лесных экосистемах / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2015. – № 1 (26). – С. 66-86.

14. Демаков Ю. П. Химическая и биологическая активность водных экстрактов лесных растений / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2015. – № 2 (26). – С. 57-76.

15. Демаков Ю. П. Характер изменения микроклимата почв в лесных биогеоценозах Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, С.Н. Бродников, В.Г. Краснов // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг [Электронный ресурс]. – Йошкар-Ола: ПГТУ, 2016. – С. 34-43. <http://www.volgatech.net/international-cooperation-department/centre-for-sustainable-management-and-remote-monitoring-of-forests/publications/>

16. Ефремова, Т. Т. О сопряженности морфогенетических типов подстилок с их свойствами в болотных березняках / Т.Т. Ефремова, С.П. Ефремов, А.Ф. Аврора // Почвоведение. – 2010. – № 8. – С. 920-928.

17. Ефремова Т. Т. Природа кислотных свойств подстилки болотных березняков / Т.Т. Ефремова, С.П. Ефремов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2013. – № 6. – С. 205-219.

18. Управление азотным питанием растений в почве / А.А. Завалин, Г.Г. Благовещенская, Л.С. Смирнова, Н.Я. Шмырева // Агрехимический вестник. – 2012. – № 4. – С. 38-40.

19. Иванов, В. П. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов / В.П. Иванов. – М.: Наука, 1973. – 296 с.

20. Карпачевский, Л. О. Воздействие полога ельника сложного на химический состав осадков / Л.О. Карпачевский, Т.А. Зубкова, Т. Пройслер и др. // Лесоведение. – 1998. – № 1. – С. 50-59.

21. Карпачевский, Л. О. Экологическое почвоведение / Л.О. Карпачевский. – М.: ГЕОС, 2005. – 336 с.

22. Клинецов, А. П. Температурный режим почвы каменно-березовых лесов Центрального Сахалина / А.П. Клинецов // Лесоведение. – 1988. – № 6. – С. 11-17.

23. Колодяжная, А. А. Режим химического состава атмосферных осадков и их метаморфизация в зоне аэрации / А.А. Колодяжная. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 164 с.

24. Коротаев, А. А. Влияние температуры и влажности почвы на рост корней в культурах хвойных пород / А.А. Коротаев // Лесоведение. – 1987. – № 2. – С. 50-58.

25. Кулагина, М. Л. Химизм дождевых осадков, проникающих под полог леса в Красноярской лесостепи / М.Л. Кулагина // Гидроклиматические исследования в лесах Сибири. – М.: Наука, 1967. – С. 56-64.
26. Литвак, П. В. Многолетние наблюдения за температурой почвы в сосновых насаждениях Полесья УССР / П.В. Литвак // Лесоведение. – 1970. – № 6. – С. 63-69.
27. Трансформация химического состава атмосферных осадков пологом древостоя южно-таежных лесов / С.В. Марунич, А.С. Буров, Ю.Н. Кузнецова, И.В. Недогарко // Известия РАН. Серия географическая. – 2006. – № 4. – С. 52-57.
28. Матвеев, Н. М. Аллелопатия как фактор экологической среды / Н.М. Матвеев. – Самара, 1994. – 206 с.
29. Мина, В. Н. Выщелачивание некоторых веществ атмосферными осадками из древесных растений и его значение в биологическом круговороте / В.Н. Мина // Почвоведение. – 1965. – № 6. – С. 7-17.
30. Молчанов, А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах / А.А. Молчанов. – М.: АН СССР, 1952. – 487 с.
31. Никонов, В. В. Влияние ели и сосны на кислотность и состав атмосферных выпадений в северо-таежных лесах индустриально-развитого района / В.В. Никонов, Н.В. Лукина // Экология. – 2000. – № 2. – С. 97-105.
32. Орлов, А. Я. Температура почвы и производительность почвы / А.Я. Орлов // Доклады АН СССР. – 1953. – Т. 12, № 4. – С. 957-960.
33. Орлов, Д. С. Химия почв / Д.С. Орлов. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 576 с.
34. Орлова, М.А. Элементарная единица лесного биогеоценологического покрова для оценки экосистемных функций лесов / М.А. Орлова // Труды Карельского научного центра РАН. – 2013. – № 6. – С. 126-132.
35. Попова, Э. П. Особенности формирования и свойства подстилок лесных биогеоценозов Среднего Приангарья. / Э.П. Попова, В.Н. Горбачев // Почвоведение. – 1988. – № 1. – С. 109-116.
36. Пристова, Т. А. Влияние древесного полога лиственно-хвойного насаждения на химический состав осадков / Т.А. Пристова // Лесоведение. – 2005. – № 5. – С. 49-55.
37. Пуряев, А. С. Защитные лесные насаждения Республики Татарстан и почвенно-экологические условия их произрастания / А.С. Пуряев, А.Х. Газизуллин. – Казань: КГУ, 2011. – 176 с.
38. Райс, Э. Аллелопатия / Э. Райс. – М.: Мир, 1978. – 389 с.
39. Ревут, И. Б. Физика почв / И.Б. Ревут. – Л.: Колос, 1964. – 320 с.
40. Роде, А. А. Почвоведение / А.А. Роде, В.Н. Смирнов. – М.: Высшая школа, 1972. – 480 с.
41. Сабиров, А. Т. Характеристика подстилки лесных биогеоценозов Среднего Поволжья / А.Т. Сабиров // Лесное хозяйство Поволжья. Вып. 2. – Саратов: Саратовская государственная сельскохозяйственная академия, 1996. С. 111-115.
42. Санников, С. Н. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса / С.Н. Санников, Н.С. Санникова. – М.: Наука, 1985. – 149 с.

43. Санников, С. Н. Очерки по теории лесной популяционной биологии / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова. – Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. – 272 с.

44. Свиридова, И. К. Результаты изучения вымывания азота и зольных элементов дождевыми осадками из крон древесных пород / И.К. Свиридова // Доклады АН СССР. – 1960. – Т. 133, № 3. – С. 706-708.

45. Смольянинов, И. И. Биологический круговорот веществ и повышение продуктивности лесов / И.И. Смольянинов. – М.: Лесная промышленность, 1969. – 192 с.

46. Соколов, А. А. Химический состав атмосферных осадков, прошедших сквозь полог елового и березового древостоя / А.А. Соколов // Лесоведение. – 1972. – № 3. – С. 103-106.

47. Соколов, О. А. Эколого-физиологическая оценка минерального питания растений / О.А. Соколов, В.А. Черников, И.Я. Шмырева // Известия Тимирязевской с.-х. академии. – 2016. – № 3. – С. 5-17.

48. Сысуев, В. В. О механизме изменения химического состава атмосферных вод под пологом леса / В.В. Сысуев // Вестник МГУ. Сер. География. – 1975. – № 5. С. 107-110.

49. Сравнительный анализ влияния растений семейства Подорожниковые на рост *E. coli* in vitro / А.А. Тиньков, Е.Р. Гагиатулина, О.Н. Немершина и др. // Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН (электронный журнал). – 2014. – № 2. – С. 1-16.

50. Хильми, Г. Ф. Теоретическая биофизика леса / Г.Ф. Хильми. – М.: АН СССР, 1957. – 206 с.

51. Шакиров, К. Ш. Изучение размеров поступления, химического состава и свойств опада в различных насаждениях в целях рационального использования плодородия лесных почв / К.Ш. Шакиров // Взаимоотношения леса с почвой. – Казань: КГУ, 1964. С. 83-118.

52. Яруткин, И. А. Влияние состава опада, подстилки и почвы на всхожесть семян и рост сеянцев ели / И.А. Яруткин // Лесоведение. – 1974. – № 2. – С. 50-56.

FOREST COVER ROLE IN PINE FORESTS OF MARI TRANS-VOLGA REGION AND VARIABILITY OF SOIL COVER PARAMETERS

Yu. P. Demakov, A. V. Isaev, R. N. Sharafutdinov

Keywords: forest biogeocoenoses; soil cover; ecological role; parameters; variability; factors.

The limits of variability of parameters of forest cover in pine forests of Mari trans-Volga region are assessed, regularities of variability of the parameters are determined. Forest cover is a metabolic byproduct of the whole ecosystem, it reflects its current condition, development history, and some peculiar features, including the speed of biological cycle passing. It is demon-

strated that deep, ash level, and hydrolytic soil acidity are the most informative indices of soil cover. Other indices are of subsidiary informative weight. It was concluded it had to classify the soil cover on the basis of forest typology as soil properties were strictly connected with soil moisture and nutrient status of soils as well as with the structure of plant community. The role of soil cover in pine biogeocenoses growing on sandy soils is not nearly simple. Thus, for example, it is of good thermal insulating properties, which prevents from soil warming up in summer. Soil cover is also of good moisture capacity which is particular good in lichenous and sphagnous pine forests. By virtue of this capacity, soil cover absorbs up to 22 mm of precipitation, falling after severe drought. Thus, water which is not that necessary for the trees at the moment is taken by soil cover. Some nutrient chemicals are also taken by soil cover. Soil cover capacity determines forest restoration and fire-resistant of trees. It is important periodically to burn up or move soil cover with special tools mixing it with the mineral soil layer to successfully develop the biogeocenoses in lichenous and lichenous - sphagnous forests.