

Разложение основных типов опада и высвобождение азота в постпирогенных лиственничниках Дальнего Востока России

А. В. КОНДРАТОВА, Е. Р. АБРАМОВА, С. В. БРЯНИН

Институт геологии и природопользования ДВО РАН
675000, Благовещенск, переулок Рёлочный, 1
E-mail: kondratova.ava@gmail.com

Статья поступила 25.05.2020

После доработки 09.07.2020

Принята к печати 13.07.2020

АННОТАЦИЯ

Процесс разложения в лиственничных лесах, занимающих значительную площадь бореальной лесной зоны и наиболее часто подвергающихся сильным низовым пожарам, остается мало изученным. В длительном полевом эксперименте (850 дней) показано разложение характерных для бореальных лиственничников Дальнего Востока России типов опада (хвоя, листья, ветви, трава) в естественном и нарушенном пожаром древостоях. Измеряли потерю массы, динамику углерода (С) и азота (N), интенсивность дыхания, а также условия среды (температуру и влажность). Установлено, что через 15 лет после устойчивого низового пожара поступление С и N с наземным опадом снизилось в 2,2 раза по сравнению с допожарным уровнем. На данной стадии постпирогенной сукцессии наблюдалось снижение доли древесного и увеличения доли низколигнинного травянистого опада. Не обнаружено различий в скорости потери массы листьев, травы и ветвей между изучаемыми древостоями, в то время как хвоя в постпирогенном лиственничнике разлагалась медленнее, чем на контроле на поздних сроках эксперимента (850-й день: $p = 0,0035$). Меньшая интенсивность эмиссии CO_2 опада хвои на гари по сравнению с контролем ($p = 0,0207$) и снижение содержания N в разлагающейся хвое на поздних сроках эксперимента ($p = 0,0234$) свидетельствуют об ингибировании микробиологической активности. Снижение общего поступления N с опадом в постпирогенном древостое в сочетании с низкой скоростью разложения хвои приводит к замедлению высвобождения N и его доступности для растений и микроорганизмов, что может повлиять на восстановление поврежденной пожаром экосистемы лиственничников бореальной зоны.

Ключевые слова: *Larix gmelinii*, опад, биодеструкция, бореальный лес, пожары, иммобилизация и высвобождение азота.

В условиях меняющегося климата внимание научного сообщества приковано к бореальным лесам, являющимся глобальным стоком наземного углерода (С), преимущественно в почвах. Пожары – одно из наиболее распространенных нарушений в бореальных лесах, влияющих на такие экосистемные функции, как депонирование С и круговорот

азота (N) [Johnstone et al., 2010; Kelly et al., 2013; Seedre et al., 2014; Wang et al., 2015].

Разложение опада – важнейший источник пополнения С в почвах и важный процесс круговорота питательных веществ в лесной экосистеме. Разложение опада находится под влиянием климата, видового и химического состава опада, микробиологической актив-

ности, наличия экзогенных питательных веществ и других факторов [Monleon, Cromack, 1996; Gessner et al., 2010]. В большинстве исследований оно оценивается на основе динамики массы опада во времени, т. е. с точки зрения потери С. Другим важным процессом в ходе разложения опада является высвобождение азота (N) – ключевого ресурса продуктивности экосистемы [Parton et al., 2007]. Иммобилизация N и его высвобождение могут существенно различаться в разных экосистемах в зависимости от условий среды и исходного качества опада [Liu et al., 2016; Throop et al., 2017]. В постпирогенных лесах изменяются микроклиматические условия (температура, влажность, инсоляция), физико-химические свойства подстилки, количество и качество поступающего опада, его химический состав, что приводит к изменению микробной активности [Hart et al., 2005; Throop et al., 2017]. Все эти факторы могут влиять на скорость разложения и доступность питательных веществ в нарушенной пожаром лесной экосистеме.

Исследования разложения опада в постпирогенных бореальных лесах немногочисленны, а существующие данные в большей степени характеризуют разложение в вечнозеленых хвойных лесах. Ряд авторов обнаружили более низкие темпы разложения в постпирогенных лесах (черная ель, осина – Аляска, сосна – Финляндия) [Holden et al., 2013; Köster et al., 2016]. Мы не встретили описания экспериментов по разложению опада в лиственничниках, нарушенных пожарами. При этом лиственница, занимающая около 44 % площади бореальной зоны, наряду с елью и сосной является доминирующим видом во внутренних бореальных лесах, наиболее подверженных сильным пожарам [Kobak et al., 1996; Gauthier et al., 2015; Sato et al., 2016].

Наши предыдущие наблюдения в бореальных лиственничниках Дальнего Востока России показали, что десятилетний период возобновления после устойчивого низового пожара не привел к допозжарному уровню поступления наземного опада, потоки С и N с опадом снизились в 1,5 раза [Брянин, Абрамова, 2017]. На данной стадии постпирогенной сукцессии отмечалось смещение в структуре поступающего опада в сторону увеличения доли низколигнинных травянистых остатков. Одна-

ко неясным остается вопрос разложения опада в постпирогенном лесу. Понимание скорости разложения основных типов опада позволит оценить интенсивность и направленность круговорота С и N в нарушенных пожаром лиственничниках.

Механизм разложения опада на ранних стадиях обусловлен выщелачиванием растворимых органических углеводов и в большей степени зависит от содержания N в опаде и микроусловий среды. Известно, что легкоразлагаемые типы опада, богатые азотом и легкогидролизуемыми соединениями (травя, листвова опад), теряют большую часть массы на ранних этапах разложения. Поздний же этап проходит под влиянием более сложных биохимических процессов, в которых участвуют микроорганизмы и выделяемые ими экзоферменты, разлагающие устойчивые соединения [Berg, McLaugherty, 2014]. Так, хвоя, обогащенная полифенолами и бактерицидными веществами, кора и ветви, содержащие много лигноцеллюлозы и мало азота, разлагаются гораздо медленнее других фракций. Существует несколько причин, замедляющих деструкцию трудноразлагаемых фракций опада на позднем этапе разложения в постпирогенных лесах за счет изменения микробной активности. Воздействие пожара на микробную активность, а следовательно, на разложение опада различного качества может быть как прямое – через изменение температуры, влажности, физико-химических свойств среды, так и косвенное – через изменение микробного сообщества в результате постпирогенной сукцессии. Разложение опада происходит интенсивнее при более низких значениях pH [Berg, McLaugherty, 2014]. Исследования в градиенте pH почвы от 4,0 до 8,3 показали, что с повышением pH наблюдаются активный рост бактерий и снижение роста грибов [Rousk et al., 2009]. Таким образом, повышение pH после пожара может привести к замедлению разложения высоколигнинных соединений, а значит, таких фракций, как хвоя и ветви, основными деструкторами которых являются грибы, снижающие свою активность при изменении реакции среды в щелочную сторону. Показано, что скорость разложения может зависеть от уровня экзогенного N, лимитирующего деятельность микроорганизмов [Horodecki, Jagodziński, 2019]. Так-

же установлено, что виды опада различаются по степени стимуляции роста почвенных микроорганизмов из-за различий в качестве этого материала [Beare et al., 1991; Schweitzer et al., 2004; Zhang et al., 2019]. Изменения структуры растительного сообщества и, соответственно, качества поступающего опада в последующие после пожара годы могут быть более значительным долговременным фактором в формировании микрофлоры почвы, чем прямое воздействие самого пожара [Hart et al., 2005].

Все вышеперечисленное позволяет предположить, что постпирогенные изменения микроклиматических и физико-химических условий среды, преобладание доли низколигнинных травянистых остатков в наземном опаде на ранних стадиях постпирогенной сукцессии в бореальных лиственничниках могут создавать неблагоприятные условия для деградации фракций опада с высоким содержанием лигнина и дубильных веществ, таких как хвоя и ветви. Связь между составом опада и средой, измененной пожаром, их последующее влияние на скорость разложения и высвобождение С и N в бореальных лиственничниках не изучены. Большинство исследований по разложению опада в постпирогенных бореальных лесах основано на разложении хвои вечнозеленых хвойных видов.

Чтобы оценить закономерности поступления и высвобождения С и N при разложении основных видов опада (хвоя, листья, ветви, трава), в постпирогенных бореальных лиственничниках был заложен длительный полевой эксперимент (850 дней). Мы склоняемся к тому, что в постпирогенном лиственничнике скорость разложения хвои и ветвей будет ниже по сравнению с фоновым древостоем, отрицательное влияние пожара на разложение травы и листьев проявится в меньшей степени (гипотеза 1). Мы также предположили, что круговорот С и высвобождение N при разложении ветвей и хвои в нарушенном пожаром лиственничнике будут замедлены по сравнению с естественным лиственничником (гипотеза 2). Понимание процесса разложения специфических видов опада в условиях, измененных пирогенезом, позволит расширить представление о механизме депонирования С и круговорота N в нарушенных пожарами бореальных лиственничниках на ранних стадиях постпирогенной сукцессии.

Характеристика площадки. Полевой эксперимент проводился в Зейском государственном природном заповеднике, который занимает восточную оконечность хр. Тукурингра на Дальнем Востоке России (53°50' с. ш., 127°10' в. д.). Исследование проводилось в естественном лиственнично-березовом (*Betula platyphylla*, *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) древостое, который представляет собой типичный растительный покров исследуемой территории. Часть древостоя нарушена поверхностным пожаром 2003 г., который уничтожил 86 % берез и 70 % лиственниц. Между древостоями была четкая граница огня. В пределах нетронутых и сгоревших насаждений заложили две учетные площадки, названные соответственно “контроль” и “гарь”. Учетные площадки имели квадратную форму со стороной 50 м, расстояние между которыми составляло 800 м. Оба участка располагались на пологом южном склоне хр. Тукурингра в зоне прерывистой многолетней мерзлоты со среднегодовой температурой $-0,7$ °С. Минимальная среднемесячная температура приходится на январь ($-19,3$ °С), максимальная – на июль ($+19,1$ °С). Среднегодовое количество осадков составляет 526,8 мм, из которых 77 % выпадает в виде дождя с июля по сентябрь. В соответствии с мировой базой почвенных ресурсов почвы региона относятся к Dystric Cambisols и образуются на гранитных породах [IUSS..., 2015]. Почва характеризуется мощной (~10 см) подстилкой низкой стадии разложения. Характеристика подстилки изучаемых площадок представлена в табл. 1.

Эксперимент по разложению опада. Для исследования процесса разложения разных типов опада использовали метод разложения опада в мешочках. Мешочки 100×100 мм с герметичными краями изготавливались из белой нейлоновой сетки с размером ячеек 45 мкм. Мы выбрали размер сетки 45 мкм, чтобы предотвратить вымывание разлагающихся фрагментов подстилки и рост корней. Такой подход позволил нам сосредоточить внимание на микробном разложении, исключая почвенную фауну, которая по данным исследований оказывает противоречивое влияние на процесс разложения [Makita, Fujii, 2015]. Отбор видов опада основывался на их доминировании

Т а б л и ц а 1

Химические и физико-химические свойства лесной подстилки ($\pm 1SE$)

Показатель	Контроль	Гарь
pH (H ₂ O)	4,8 \pm 0,1	5,4 \pm 0,1
Общий органический С, %	20,1 \pm 2,0	21,1 \pm 2,9
Общий N, %	0,77 \pm 0,08	0,86 \pm 0,11
Водорастворимый органический С, мг·л ⁻¹	43,9 \pm 4,35	24,1 \pm 2,04
Водорастворимый органический N, мг·л ⁻¹	1,11 \pm 0,17	0,77 \pm 0,09

в бореальных лесах Дальнего Востока России. Опад преобладающих видов растений собран с использованием опадоуловителей согласно методике Н. И. Базилевич [Базилевич и др., 1978]. Травянистую растительность собирали с площадок в 1 м². Отобранный опад разделяли на фракции: листья (береза плосколистная *Betula platyphylla* Sukacz. и тополь дрожащий *Populus tremula* L.), ветви (береза плосколистная, тополь дрожащий и лиственница Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), хвоя (лиственница Гмелина), трава (майник средний *Maianthemum intermedium* Worosch., вейник *Calamagrostis* sp. и осока шаровидная *Carex globularis* L.). Использовали идентичный опад всех изучаемых фракций на обеих площадках. В каждый мешочек помещали 7 г высушенного на воздухе опада в шести повторностях на каждую дату отбора проб. Эксперимент начался в мае 2016 г. и был закончен осенью 2018 г. Отбор проб проводили на 75-й, 140-й, 500-й, 850-й дни от начала эксперимента. Константа разложения (k), характеризующая скорость разложения, рассчитана с использованием экспоненциальной модели [Olson, 1963].

В течение всего периода эксперимента контролировались микроусловия среды, в которые были помещены мешочки с опадом. Температуру измеряли каждый час на глубине 5 см с помощью датчиков Tidbit v2 Temp Logger (Onset Computer Corporation, США), влажность подстилки измеряли в дни отбора проб.

Эмиссия CO₂ разлагающегося опада. В качестве характеристики микробиологической активности использовали показатель эмиссии опада [Gartner, Cardon, 2004]. В полевых условиях трудно отделить микробиологическое дыхание от других источников дыхания (корни или почвенные беспозвоночные). В наших исследованиях размер ячеек материала, ис-

пользованного для изготовления мешочков, составлял 45 мкм, что препятствовало проникновению корней и почвенных беспозвоночных. Это позволило рассматривать эмиссию CO₂ как дыхание микроорганизмов, минерализующих опад. Эмиссия CO₂ измерялась в лабораторных условиях при постоянной температуре инфракрасным газоанализатором (IRGA, GMP343, Vaisala, Финляндия). Для этого один мешочек с опадом помещали в камеру и измеряли концентрацию CO₂ в течение 5 минут. Чтобы избежать воздействия воздуха, вызванного открытием камеры, данные за первые 30 с не использовались. Для расчета дыхания опада брали показатели за 4,5-минутный интервал. Эмиссию CO₂ рассчитывали по общепринятой методике [Makita et al., 2009].

Химические анализы. Лабораторные исследования выполнены в аналитическом центре минералого-геохимических исследований Института геологии и природопользования ДВО РАН. Общие концентрации N и C в почве и опаде анализировали методом сжигания с помощью анализатора TOC-L на модуле для измерения твердых проб SSM-5000A (Shimadzu, Япония).

Статистический анализ. Все данные проверялись на нормальность и однородность дисперсий. Статистические различия поступления опада, потери массы и содержания C и N между типами опада и учетными площадками проверялись после нормализации данных с помощью одно- и двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA с последующим тестом Tukey HSD. Статистический анализ проводился в R-studio [R Development Core Team, 2017].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Температура и влажность подстилки. Наблюдение за температурой подстилки на глу-

бине 5 см в течение всего эксперимента показало, что на постпирогенной площадке в зимний период температура статистически значимо ниже по сравнению с контролем, разница 3–7 °С ($p < 0,001$). Не столь однозначны данные по температуре летнего периода. Несмотря на очевидную тенденцию к более высоким температурам на протяжении всего эксперимента, только в 2018 г. средняя температура на гари статистически значимо превысила контрольную на 2 °С ($p < 0,001$). На данном этапе послепожарной сукцессии (15 лет после пожара) происходит интенсивное зарастание нижнего яруса травой и кустарниковой растительностью, что, возможно, компенсирует последствия пожара и предотвращает сильное прогревание почв гари в летний период. В среднем за весь период эксперимента влажность опада на гари была на 9 % ниже по сравнению с контролем ($p < 0,001$).

Поступление С и N с наземным опадом. Через 15 лет после устойчивого низового пожара суммарное годовое поступление наземного опада на контроле составило 257 г·м⁻², на гари – 128 г·м⁻² (рис. 1, а). Количество опа-

да древесного яруса на гари было в 2,5 раза ниже по сравнению с контролем за счет полного выпадения березы, значительной части лиственницы и ветвей ($p = 0,00695$). На контроле опад древесного яруса составлял около 90 % от общего количества опада с преобладанием листьев березы. На гари доля древесного опада ниже на 20 %, большой вклад в поступление органического вещества вносят остатки травянистой растительности, доля которых на 19 % выше, чем на контроле.

Опад на контроле характеризуется постепенным убыванием доли фракций в составе общего количества опада в ряду: листья – хвоя – ветви – прочее – трава – кора (33, 25, 16, 12, 11, 3 % соответственно) (рис. 1, б). На гари эти пропорции изменены: трава – хвоя – листья – прочее – ветви – кора (30, 23, 22, 12, 7, 6 % соответственно).

Общее количество С, поступающего с основными фракциями опада на контроле, составило 106 г·м⁻², на гари этот показатель был ниже в 2,2 раза и составил 48 г·м⁻² (табл. 2). Суммарное годовое поступление N с основными фракциями наземного опада на кон-

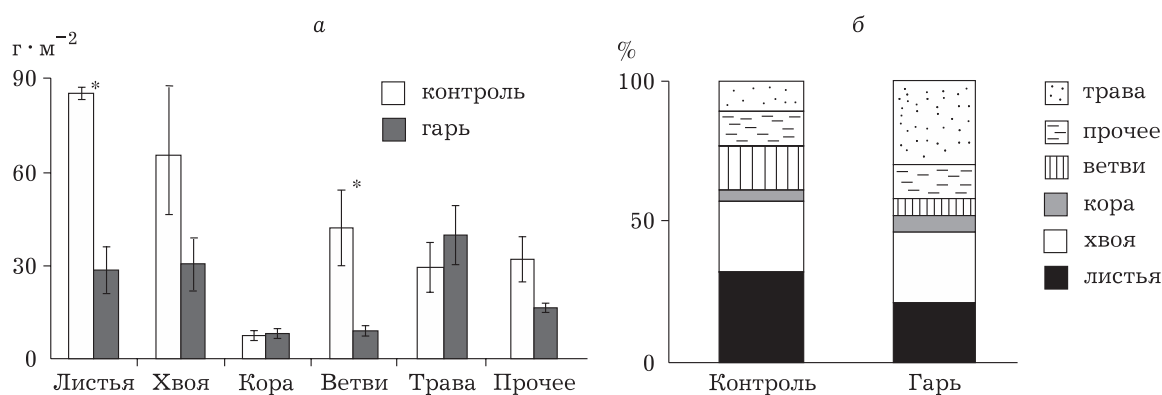


Рис. 1. Масса фракций опада (а) и ее доля в составе общего количества опада (б) на гари и контроле. Пределы (планки) погрешности представляют собой среднее $\pm 1SE$ ($n = 5-10$), * – статистически значимые различия $p < 0,05$

Т а б л и ц а 2

Среднегодовое (2014–2018 гг.) поступление С и N с основными фракциями опада (среднее $\pm 1SE$, $n = 5$)

Фракция	Контроль		Гарь	
	С, г·м ⁻²	N, г·м ⁻²	С, г·м ⁻²	N, г·м ⁻²
Листья	44,0 \pm 10,2	0,402 \pm 0,09	14,6 \pm 3,85	0,134 \pm 0,04
Хвоя	28,6 \pm 9,03	0,244 \pm 0,08	13,4 \pm 3,72	0,114 \pm 0,03
Ветви	21,6 \pm 6,13	0,320 \pm 0,09	4,49 \pm 0,76	0,067 \pm 0,01
Трава	11,6 \pm 3,18	0,419 \pm 0,11	15,5 \pm 3,8	0,558 \pm 0,14

троле и гари различались в 1,6 раза (1,39 и 0,873 г·м⁻² соответственно).

Потеря массы. На обеих изучаемых площадках разложение наиболее интенсивно протекало в первые 75 дней эксперимента (рис. 2). На этом этапе тип опада оказывал большее влияние на потерю массы, чем пирогенное воздействие. В зависимости от типа

опада за этот период разложилось 14–40 % начальной массы.

Более высокую скорость разложения на ранних сроках эксперимента наглядно демонстрирует константа разложения k (рис. 3).

В среднем по всем фракциям опада k за 75 дней разложения составила 1,56 год⁻¹. В течение эксперимента изучаемые типы опада раз-

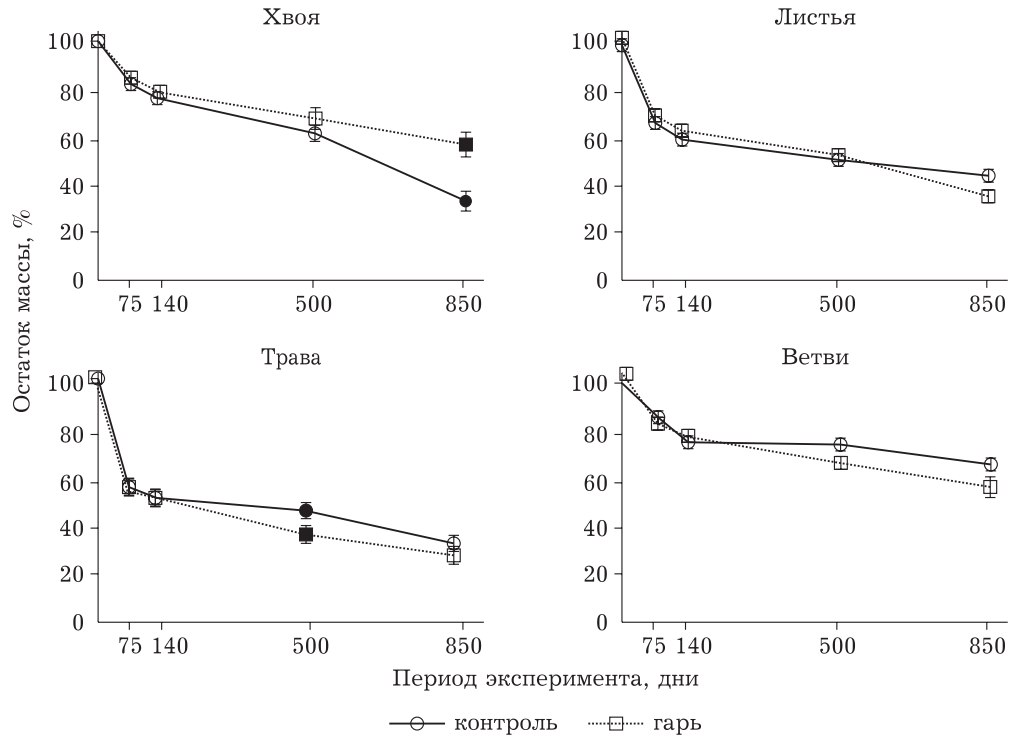


Рис. 2. Потеря массы разлагающегося опада на контроле и гари. Пределы (планки) погрешности представляют собой среднее \pm 1SE ($n = 6$). Заполненные маркеры обозначают статистически значимые различия ($p < 0,05$)

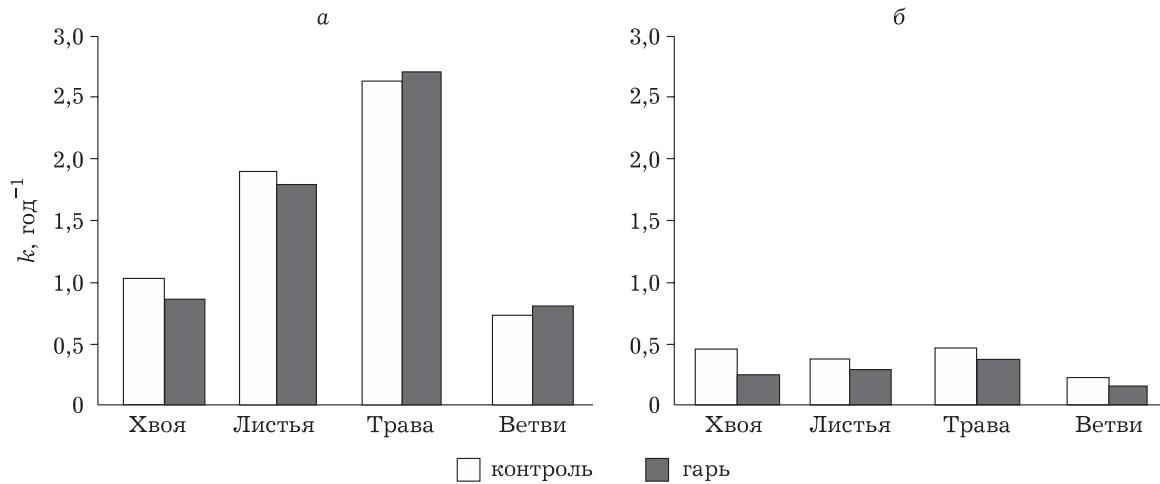


Рис. 3. Константа разложения (k , год⁻¹) по типам опада на контроле и гари: а – за 75 дней; б – за весь период эксперимента (850 дней)

личались по скорости разложения. На контроле до 500-го дня эксперимента трава и листья разлагались быстрее, чем ветви и хвоя ($p < 0,001$). Низкие темпы разложения ветвей сохранялись до конца эксперимента: итоговая потеря массы ветвей составила 33,1 %, что статистически значимо меньше остальных фракций ($p < 0,001$). Тогда как между потерей массы хвои (68 %), листьев (55,6 %) и травы (67 %) на 850-й день эксперимента статистически значимой разницы не наблюдалось.

На протяжении всего эксперимента не обнаружено различий скорости потери массы листьев, травы и ветвей между изучаемыми площадками. В то время как хвоя в постпирогенном лесу разлагалась статистически значимо медленнее, чем на контроле на поздних сроках эксперимента (850-й день, $p = 0,0035$).

Динамика С и N в опаде в процессе разложения. Исходное содержание N возрастало в ряду: хвоя (0,38 %) – листья (0,48 %) – ветви (0,77 %) – трава (1,46 %). В процессе разложения относительное содержание N в опаде и на контроле, и на гари, за исключением некоторого спада на 140-й день, увеличивалось во всех типах опада. Однако на гари эта закономерность была выражена в меньшей степени. Так, на 500-е сутки обнаружены в 1,5 раза более низкие концентрации N в листьях, хвое и ветвях на гари по сравнению с контролем ($p = 0,0049$; 0,0417; 0,031 соответственно). К концу эксперимента (850-й день) различия между исследуемыми площадками сохранились только для хвои ($p = 0,0234$) (рис. 4).

Исходное содержание С возрастало в ряду: трава (40,5 %) – хвоя (44,5 %) – ветви (51,5 %) – листья (52,5 %). В ходе разложения содержание С во всех фракциях на контроле незначительно уменьшилось, что связано с его минерализацией. На гари в начале эксперимента (75 дней) содержание углерода снизилось во всех фракциях, в большей степени в листьях и хвое. В последующие периоды динамика и содержание С в траве, листьях и ветвях на гари не отличались от контроля, и к концу эксперимента различий в содержании С между площадками не было. Содержание С в хвое на гари к концу эксперимента (850-й день) было выше в 1,5 раза по сравнению с контролем ($p = 0,00138$).

По мере увеличения исходного значения коэффициента С : N типы опада располага-

лись в следующей последовательности: трава (27,7) – ветви (66,9) – листья (102) – хвоя (130) (см. рис. 4). К концу эксперимента на контроле во всех типах опада наблюдалось сужение соотношения С : N. На гари к концу эксперимента значение С : N для листьев, ветвей и травы не отличалось от контроля. В то время как в хвое на гари на 850-й день эксперимента соотношение С : N увеличилось в 2 раза по сравнению с контролем ($p = 0,0149$), что свидетельствует о более слабом разложении данного типа опада под влиянием постпирогенного фактора.

Если изменение концентрации элементов в составе опада в ходе разложения характеризует изменение его химических свойств, то количество элементов в единице массы является функцией как потери массы, так и изменения относительных концентраций элемента в разлагающемся опаде и показывает чистую их иммобилизацию или чистое высвобождение.

Максимальное абсолютное содержание (иммобилизация) N наблюдалось при разложении ~40 % опада (рис. 5).

По окончании эксперимента не произошло чистого высвобождения N ни по одному типу опада. Высвобождение N на контроле при разложении травы составило 55 % от исходной массы, в то время как в хвое и листьях N был иммобилизован (32 и 66 % от исходной массы N соответственно). К концу эксперимента масса N в ветвях соответствовала исходному значению.

Мы наблюдали меньшее абсолютное накопление (иммобилизацию) N на гари во всех типах опада по сравнению с контролем. Модели высвобождения N на гари при разложении травы и ветвей были сходными с таковыми на контроле и несколько отличными для листьев и хвои. Под влиянием постпирогенного фактора наблюдалась меньшая иммобилизация N в разлагающихся листьях, в то время как в хвое к концу эксперимента N было иммобилизовано больше на 33 % по сравнению с контролем.

Динамика абсолютного содержания С при разложении была аналогична потере массы опада. Высвобождение С из разлагающейся хвои на гари к концу эксперимента по сравнению с контролем было меньше на 40 %.

Эмиссия CO_2 при разложении опада. Эмиссия CO_2 отдельных фракций опада,

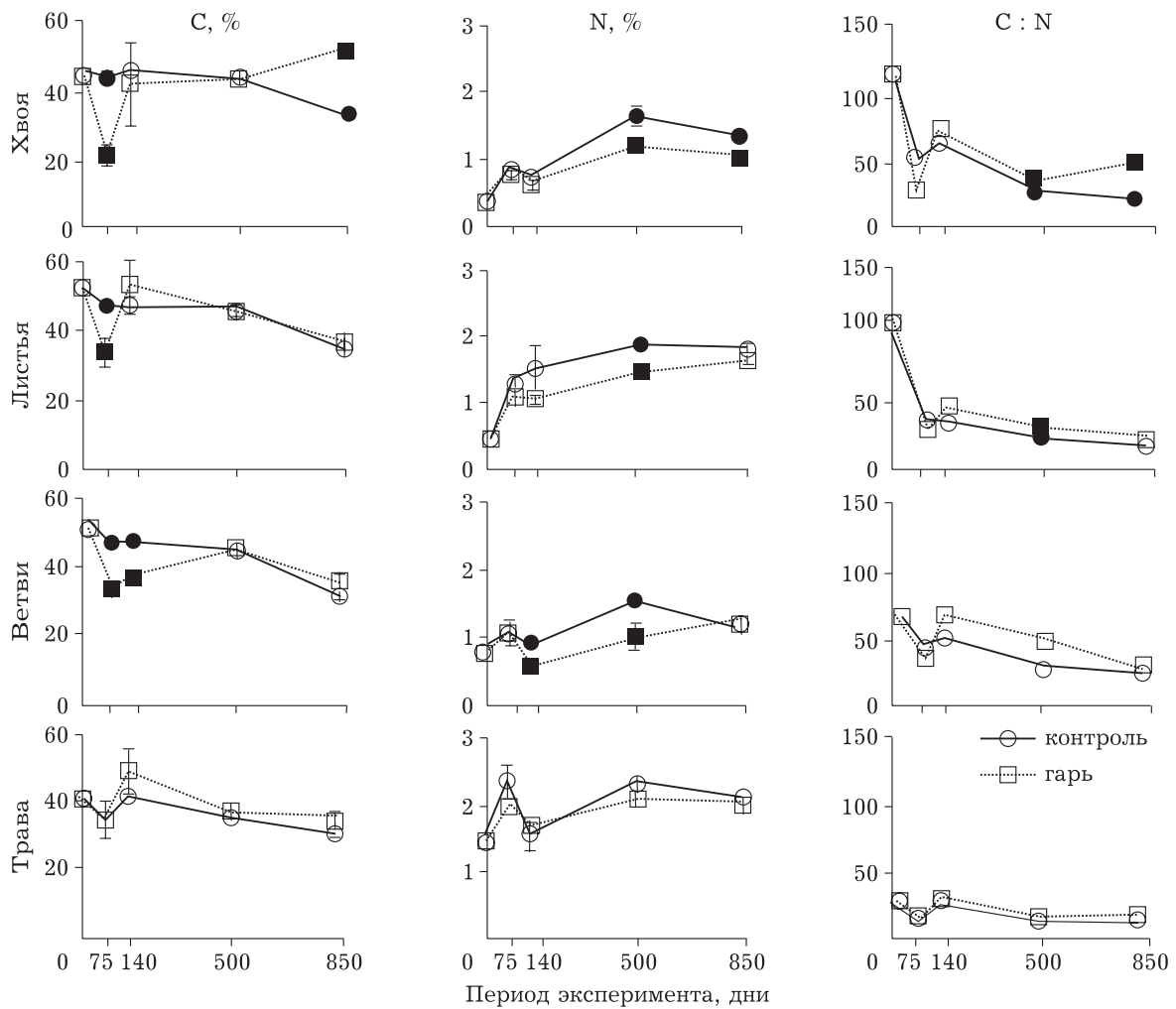


Рис. 4. Содержание С, N и соотношение С : N в различных типах опада на контроле и гари в процессе разложения. Пределы (планки) погрешностей представляют собой среднее $\pm 1SE$ ($n = 6$). Заполненные маркеры обозначают статистически значимые различия ($p < 0,05$)

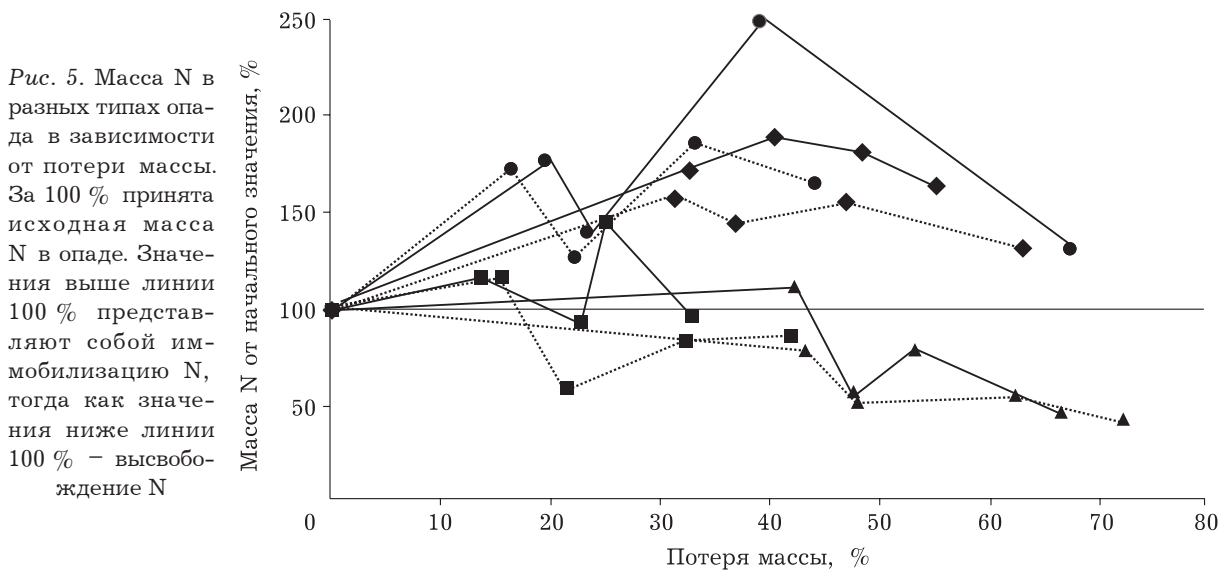


Рис. 5. Масса N в разных типах опада в зависимости от потери массы. За 100 % принята исходная масса N в опаде. Значения выше линии 100 % представляют собой иммобилизацию N, тогда как значения ниже линии 100 % – высвобождение N

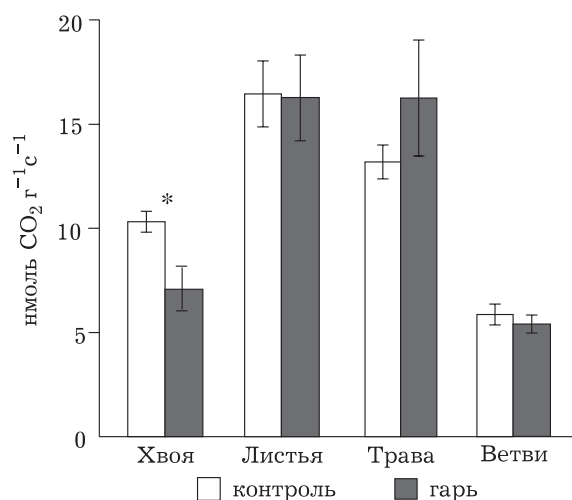


Рис. 6. Эмиссия CO₂ различных видов опада на гарь и контроле после 850 дней эксперимента. Пределы (планки) погрешности представляют собой среднее ± 1 SE ($n = 6$), * – статистически значимые различия ($p < 0,05$)

измеренная через 850 дней от начала эксперимента, варьировала от 5 до 16 нмоль CO₂ г⁻¹·с⁻¹ и убывала в ряду: листья – трава – хвоя – ветви (рис. 6). Мы наблюдали снижение интенсивности эмиссии CO₂ опада хвои на гарь по сравнению с контролем в 1,5 раза ($p = 0,0207$).

ДИСКУССИЯ

Лиственничные леса представляют собой самую большую в мире хвойную экосистему, занимающую $27,6 \cdot 10^6$ га площади бореальной лесной зоны [Kobak et al., 1996; Sato et al., 2016]. Несмотря на огромную площадь, эта лесная экосистема наименее изучена. Большинство исследований по разложению опада в постпирогенных лесах бореальной зоны сосредоточено в вечнозеленых хвойных лесах с использованием одного типа опада, как правило хвои сосны или ели [Holden et al., 2013; Köster et al., 2016]. Мы в длительном полевом эксперименте (850 дней) показали процесс разложения характерных для бореальных лиственничников Дальнего Востока типов опада (хвоя, листья, ветви, трава) в естественном и нарушенном пожаром древостоях. Установлено, что последствие пожара 15-летней давности проявляется не только в снижении общего поступления С и N с наземным опадом в 2,2 раза (см. табл. 2), но и замедлении

их высвобождения (см. рис. 5). Проведенные исследования позволяют прогнозировать направленность процессов круговорота С и N на ранних стадиях восстановительной сукцессии в постпирогенных лиственничниках бореальной зоны. Насколько нам известно, подобные исследования в бореальных лиственничниках ранее не проводились. Близкое расположение участков, использование идентичного опада на контроле и гарь позволили исключить климатический фактор и изучить процесс разложения под влиянием эдафических условий среды, сложившихся после пожара.

По окончании эксперимента в естественном лиственничнике не обнаружено статистически значимых различий между итоговой потерей массы хвои лиственницы, листьев и травы, медленнее других видов опада разлагались ветви. Близкая скорость разложения хвои лиственницы, листьев березы и осины в ненарушенных лиственничниках также показана при изучении основных лесообразующих видов бореальной зоны Сибири [Ведрова, Решетникова, 2014]. В постпирогенном лесу установлена низкая по сравнению с контролем скорость разложения хвои и не обнаружено влияния постпирогенных условий на скорость разложения травы, листьев и ветвей. Ранее данные о скорости разложения опада в постпирогенных лесах бореальной лесной зоны были получены только для хвои в вечнозеленых хвойных древостоях. Так, исследования, проведенные в северных бореальных лесах (Аляска), показали, что в послепожарный период наблюдается изменение физико-химических, гидротермических свойств, микробиологической активности подстилки, что приводит к снижению скорости разложения хвои сосны и ели [Holden et al., 2013; Köster et al., 2016].

Ранние этапы разложения определяют главным образом гидротермическими условиями, химическим составом опада и его физическими особенностями. На втором этапе лигнин и целлюлоза становятся основными соединениями, содержащимися в опаде, главными деструкторами которых являются почвенные грибы [Berg, 2000; Bani et al., 2018]. Длительный период полевого эксперимента и регулярный отбор образцов позволили нам проследить процесс разложения на этих двух этапах. Как в фоновом, так и в постпироген-

ном насаждении разложение наиболее интенсивно протекало на первом этапе в первые месяцы эксперимента. Такая тенденция характерна для разложения опада и отмечается во многих исследованиях [Heim, Frey, 2004; Berg, McClaugherty, 2014]. Наши результаты свидетельствуют, что на начальной стадии биодеструкции условия среды, измененные пожаром (температура, влажность, pH, микробная активность), не оказывают влияния на скорость разложения фракций опада. Исследования воздействия пожара на разложение в других лесных зонах (дубовые саванны Миннесоты, сосновые леса в Нью-Мексико, США) выявили аналогично большее влияние исходного химического состава опада на ранней стадии разложения, чем специфических факторов среды, которые изменились под воздействием пожара [Hernandez et al., 2008; Throop et al., 2017]. На втором этапе нашего эксперимента (начиная с 550-го дня) влияние пожара проявилось в замедлении скорости разложения хвои лиственницы, что, возможно, вызвано угнетением деятельности микроорганизмов, специфичных для деструкции трудноразлагаемых соединений. Ингибирование деятельности микробов, участвующих в разложении хвои на гари, подтверждается снижением эмиссии CO₂ в разлагающемся опаде хвои на 850-й день эксперимента (см. рис. 6).

Азот является лимитирующим фактором деятельности микроорганизмов, участвующих в разложении органических веществ. Увеличение содержания N в опаде в процессе разложения указывает на его микробную иммобилизацию [Hobbie, Vitousek, 2000]. Мы наблюдали большее увеличение содержания N в хвое, листьях и ветвях, чем в опаде травы. Это объясняется в первую очередь высоким начальным содержанием N в остатках травы, в этом случае микробы удовлетворяют свои потребности в питательном веществе из опада и не нуждаются в экзогенном N [Hobbie, Vitousek, 2000; García-Palacios et al., 2017]. В постпирогенных условиях концентрация N в хвое, листьях и ветвях повышалась в меньшей степени, чем на контроле. Эти различия проявились на поздних этапах эксперимента и в большей мере выражены при разложении хвои. Меньшее накопление N в опаде в процессе разложения на гари по сравнению с ненарушенным лиственнич-

ником указывает на то, что иммобилизация N зависит не только от химического состава опада, но и от условий среды, в которой проходит разложение. Это может быть связано как со снижением содержания экзогенного азота (см. табл. 1), так и с изменением в составе микробного сообщества на постпирогенной площадке. Снижение иммобилизации N в эксперименте с исключением грибов из мешочков с опадом с помощью фунгицида показало, что сдвиги в составе микробного сообщества могут играть большую роль в динамике N [Hernandez, Hobbie, 2008].

Таким образом, мы установили, что пожар не влияет на скорость разложения травянистого опада с высоким содержанием N и низкой концентрацией лигнина. Хвоя лиственницы и листья березы – два типа опада с низким содержанием N и близким соотношением C : N, по разному реагируют на последствие пожара на поздних этапах эксперимента. Несмотря на близкое содержание C и N в хвое лиственницы и листьях березы, хвоя характеризуется высоким содержанием конденсированных дубильных веществ (например, танинов) и полифенолов, замедляющих разложение [Preston et al., 2000; Palosuo et al., 2005]. Как уже упоминалось ранее, основными деструкторами связанной целлюлозы, лигнина и вторичных метаболитов при разложении опада являются грибы [Bani et al., 2018]. Обзор исследований постпожарной динамики микробного сообщества в лесных почвах показал, что краткосрочное негативное воздействие высоких температур при пожаре на почвенные грибы быстро уменьшается, и грибное сообщество возвращается к допожарному уровню [Dove, Hart, 2017]. В долгосрочном же послепожарном периоде изменение состава микробного сообщества может быть обусловлено направлением сукцессионных процессов и, соответственно, составом и качеством поступающего опада, что подтверждено данными, полученными в умеренных лесах Северной Америки [Hart et al., 2005]. Присутствие легкодоступных углеводов подавляет активность грибов, способных к деструкции целлюлозы и лигнина [Чигинева и др., 2007]. Таким образом, увеличение доли низколигнинного травянистого опада с высоким содержанием N в постпирогенном лиственничнике (см. рис. 1) могло привести к большей коло-

низации подстилки микроорганизмами, ответственными за деструкцию легкоразлагаемого опада, и снижению активности микрофлоры, специфичной для разложения сложных полимерных соединений, таких как целлюлоза, лигнин и танины. Наши предварительные исследования микробных комплексов подстилки экспериментальных площадок выявили на гари снижение КОЕ микроскопических грибов (микромикетов) в 2,6 раза по сравнению с контролем [Абрамова и др., 2020]. Ингибирование грибной микрофлоры может объяснять замедление скорости деструкции хвои и снижение концентрации N при разложении хвои на гари на поздних этапах эксперимента. Подобные исследования в бореальных лиственничниках не проводились. Снижению грибной активности на постпирогенной площадке также может способствовать изменение реакции среды в щелочную сторону (см. табл. 1). Очевидно, что необходимы дополнительные исследования, которые позволили бы оценить изменение состава популяций микроорганизмов в постпирогенной среде под влиянием меняющейся структуры поступающего опада и pH среды.

Динамика питательных веществ в пересчете на оставшуюся массу опада показывает, как быстро они накапливаются (иммобилизация) и высвобождаются (высвобождение) в процессе разложения, что позволяет связать разложение опада с циклами C и N в лесной экосистеме. В ненарушенном лиственничнике наименьшая иммобилизация N наблюдалась в опаде с самой высокой и промежуточной начальной концентрацией N (трава и ветви соответственно). Высвобождение N при разложении травы началось, когда было потеряно ~40 % ее массы. Иммобилизация N увеличивалась по мере снижения начальной концентрации N до низких и очень низких уровней (листья и хвоя соответственно). Максимальное количество (150 %) от начальной массы N иммобилизовалось в опаде хвои, при этом чистого высвобождения массы N к окончанию эксперимента не наблюдалось. Полученные нами данные согласуются с результатами 10-летнего эксперимента по разложению опада с разным уровнем содержания N, проведенного в семи различных биотопах, которые показали, что начальная концентрация N в опаде является доминирую-

щим фактором иммобилизации и высвобождения N [Parton et al., 2007]. Нами установлено, что пожары не изменяют направленность этих процессов в опаде с различным начальным содержанием N, однако их влияние проявляется в снижении чистой иммобилизации N во всех изучаемых фракциях и замедлении скорости высвобождения N из хвои лиственницы, что свидетельствует об изменении микробной активности и медленном вовлечении N на гари в биологический круговорот. К окончанию эксперимента масса иммобилизованного N на гари было на 33 % больше по сравнению с ненарушенным лиственничником.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследования в бореальных лиственничниках Дальнего Востока России показали, что через 15 лет после устойчивого низового пожара поступление C и N с наземным опадом ниже в 2,2 раза по сравнению с допожарным уровнем. На данной стадии постпирогенной сукцессии наблюдается снижение доли древесного и увеличение доли низколигнинного травянистого опада.

Установлено, что отрицательное влияние постпирогенного фактора проявилось на поздних этапах разложения и было избирательным в отношении отдельных фракций опада. Различий в скорости потери массы легкоразлагаемых типов опада (трава, листовая опад) в прогоревшем и ненарушенном лиственничнике не обнаружено. Наша гипотеза о замедлении скорости разложения и высвобождения N при деструкции трудноразлагаемых компонентов опада под влиянием постпирогенного фактора подтвердилась лишь частично – в отношении хвои лиственницы. Однако, учитывая, что к окончанию эксперимента на гари разложилось только 40 % ветвей, можно предположить, что отрицательный эффект в отношении ветвей как опада с высоким содержанием трудноразлагаемых веществ будет отсрочен во времени и проявится на поздних этапах разложения этой фракции.

Снижение общего поступления N с опадом в постпирогенном древостое в сочетании с низкой скоростью разложения хвои приводит к замедлению высвобождения N и его меньшей доступности для растений и микро-

организмов, что может повлиять на продуктивность древостоя.

В то же время снижение скорости разложения хвой можно рассматривать как способность экосистемы к самовосстановлению. Медленное разложение хвой на промежуточных стадиях сукцессии нарушенных пожаром бореальных лесных экосистем способствует более длительной консервации С в слое подстилки, компенсируя выброс С во время пожара.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 18-35-00454 и № 19-05-00305.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Е. Р., Кондратова А. В., Шумилова Л. П., Пилецкая О. А. Биологические свойства почв антропогенно нарушенных бореальных лесов Приамурья // *Международ. науч.-исслед. журн.* 2020. Т. 95, № 5-1. С. 162–167.
- Базилевич Н. И., Титлянова А. А., Смирнов В. В., Родин Л. Е., Нечаева Н. Т., Левин Ф. И. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / под ред. А. А. Роде. М.: Мысль, 1978. 185 с.
- Брянин С. В., Абрамова Е. Р. Опад фитомассы в постпирогенных листовничниках Зейского заповедника (Верхнее Приамурье) // *Сиб. лесн. журн.* 2017. № 2. С. 93–101.
- Ведрова Э. Ф., Решетникова Т. В. Масса подстилки и интенсивность ее разложения в 40-летних культурах основных лесообразующих видов Сибири // *Лесоведение.* 2014. № 1. С. 42–50.
- Чигинева Н. И., Александрова А. В., Сидорова И. И., Тиунов А. В. Влияние легкодоступного углерода на состав сообщества микромицетов и скорость деструкции растительного опада в почве // *Микология и фитопатология.* 2007. Т. 41, № 5. С. 428–435.
- Bani A., Pioli S., Ventura M., Panzacchi P., Borruso L., Tognetti R., Brusetti L. The role of microbial community in the decomposition of leaf litter and deadwood // *Appl. Soil Ecol.* 2018. Vol. 126, P. 75–84.
- Beare M. H., Neely C. L., Coleman D. C., Hargrove W. L. A substrate-induced respiration (SIR) method for measurement of fungal and bacterial biomass on plant residues // *Soil Biol. Biochem.* 1991. Vol. 22. P. 585–594.
- Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils // *Forest Ecol. Management.* 2000. Vol. 133. P. 13–22.
- Berg B., McLaugherty C. Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. Third edition, fully revised and updated with much new material. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag GmbH, 2014. 315 p.
- Dove N. C., Hart S. C. Fire Reduces Fungal Species Richness and In Situ Mycorrhizal Colonization: A Meta-Analysis // *Fire Ecol.* 2017. Vol. 13, N 2. P. 37–65.
- García-Palacios P., Shaw E. A., Wall D. H., Hättenschwiler S. Contrasting mass-ratio vs. niche complementarity effects on litter C and N loss during decomposition along a regional climatic gradient // *J. Ecol.* 2017. Vol. 105, N 4. P. 968–978.
- Gartner T. B., Cardon Z. G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter // *Oikos.* 2004. Vol. 104, N 2. P. 230–246.
- Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T., Shvidenko A. Z., Schepaschenko D. G. Boreal forest health and global change // *Science.* 2015. Vol. 349, N 6250. P. 819–822.
- Gessner M. O., Swan C. M., Dang C. K., McKie B. G., Bardgett R. D., Wall D. H. et al. Diversity meets decomposition // *Trends in Ecol. & Evolut.* 2010. Vol. 25, N 6, P. 372–380.
- Hart S. C., DeLuca T. H., Newman G. S., MacKenzie M. D., Boyle S. I. Post-fire vegetative dynamics as drivers of microbial community structure and function in forest soils // *Forest Ecol. Management.* 2005. Vol. 220, N 1-3. P. 166–184.
- Heim A., Frey B. Early stage litter decomposition rates for Swiss forests // *Biogeochemistry.* 2004. Vol. 70, N 3. P. 299–313.
- Hernandez D. L., Hobbie S. E. Effects of fire frequency on oak litter decomposition and nitrogen dynamics // *Oecologia.* 2008. Vol. 158, N 3. P. 535–543.
- Hobbie S. E., Vitousek P. M. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian montane forests // *Ecology.* 2000. Vol. 81, N 7. P. 1867–1877.
- Holden S. R., Gutierrez A., Treseder K. K. Changes in Soil Fungal Communities, Extracellular Enzyme Activities, and Litter Decomposition Across a Fire Chronosequence in Alaskan Boreal Forests // *Ecosystems.* 2013. Vol. 16, N 1. P. 34–46.
- Horodecki P., Jagodziński A. M. Site Type Effect on Litter Decomposition Rates: A Three-Year Comparison of Decomposition Process between Spoil Heap and Forest Sites // *Forests.* 2019. Vol. 10, N 4. P. 353–374.
- IUSS Working Group WRB World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome: FAO, 2015. 192 p.
- Johnstone J. F., Hollingsworth T. N., Chapin F. S., Mack M. C. Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest // *Global Change Biol.* 2010. Vol. 16, N 4. P. 1281–1295.
- Kelly R., Chipman M. L., Higuera P. E., Stefanova I., Brubaker L. B., Hu F. S. Recent burning of boreal forests exceeds fire regime limits of the past 10,000 years // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2013. Vol. 110, N 32. P. 13055–13060.
- Kobak K. I., Turchinovich I. Y., Kondrasheva N. Y., Schulze E. D., Schulze W., Koch H., Vygodskaya N. N. Vulnerability and adaptation of the larch forest in eastern Siberia to climate change // *Water Air and Soil Pollut.* 1996. Vol. 92, N 1-2. P. 119–127.
- Köster K., Berninger F., Heinonsalo J., Linden A., Köster E., Ilvesniemi H., Pumpanen J. The long-term impact of low-intensity surface fires on litter decomposition and enzyme activities in boreal coniferous forests // *Int. J. Wildland Fire.* 2016. Vol. 25, N 2. P. 213–223.
- Liu C., Liu Y., Guo K., Zhao H., Qiao X., Wang S., Zhang L., Cai X. Mixing litter from deciduous and evergreen trees enhances decomposition in a subtropical karst forest in southwestern China // *Soil Biol. Biochem.* 2016. Vol. 101. P. 44–54.
- Makita N., Fujii S. Tree species effects on microbial respiration from decomposing leaf and fine root litter // *Soil Biol. Biochem.* 2015. Vol. 88. P. 39–47.

- Makita N., Hirano Y., Dannoura M., Kominami Y., Mizoguchi T., Ishii H., Kanazawa Y. Fine root morphological traits determine variation in root respiration of *Quercus serrate* // *Tree Physiol.* 2009. Vol. 29, N 4. P. 579–585.
- Monleon V. J., Cromack K. Long-term effects of prescribed underburning on litter decomposition and nutrient release in ponderosa pine stands in central Oregon // *Forest Ecol. Management.* 1996. Vol. 81, N 1–3. P. 143–152.
- Olson J. S. Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems // *Ecology.* 1963. Vol. 44, N 2. P. 322–331.
- Palosuo T., Liski J., Trofymow J. A., Titus B. D. Litter decomposition affected by climate and litter quality – Testing the Yasso model with litterbag data from the Canadian intersite decomposition experiment // *Ecol. Model.* 2005. Vol. 189, N 1–2. P. 183–198.
- Parton W., Silver W. L., Burke I. C., Grassens L., Harmon M. E., Currie W. S., King J. Y., Adair E. C., Brandt L. A., Hart S. C., Fasth B. Global-Scale Similarities in Nitrogen Release Patterns During Long-Term Decomposition // *Science.* 2007. Vol. 315, N 5810. P. 361–364.
- Preston C. M., Trofymow J. (Tony), Working Group the C. I. D. Variability in litter quality and its relationship to litter decay in Canadian forests // *Can. J. Bot.* 2000. Vol. 78, N 10. P. 1269–1287.
- Rousk J., Brookes P. C., Bååth E. Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggests functional redundancy in carbon mineralization // *Appl. Environ. Microbiol.* 2009. Vol. 75, N 6. P. 1589–1596.
- R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. 2017. <https://www.r-project.org/>
- Sato H., Kobayashi H., Iwahana G., Ohta T. Endurance of larch forest ecosystems in eastern Siberia under warming trends // *Ecol. Evol.* 2016. Vol. 6, N 16. P. 5690–5704.
- Schweitzer J. A., Bailey J. K., Rehill B. J., Martinsen G. D., Hart S. C., Lindroth R. L., Keim P., Whitham T. G. Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes // *Ecol. Lett.* 2004. Vol. 7, N 2. P. 127–134.
- Seedre M., Taylor A. R., Brassard B. W., Chen H. Y. H., Jxgiste K. Recovery of Ecosystem Carbon Stocks in Young Boreal Forests: A Comparison of Harvesting and Wildfire Disturbance // *Ecosystems.* 2014. Vol. 17, N 5. P. 851–863.
- Throop H. L., Abu Salem M., Whitford W. G. Fire enhances litter decomposition and reduces vegetation cover influences on decomposition in a dry woodland // *Plant Ecol.* 2017. Vol. 218, N 7. P. 799–811.
- Wang X. L., Thompson D. K., Marshall G. A., Tymstra C., Carr R., Flannigan M. D. Increasing frequency of extreme fire weather in Canada with climate change // *Climat. Change.* 2015. Vol. 130, N 4. P. 573–586.
- Zhang W., Yang K., Lyu Z., Zhu J. Microbial groups and their functions control the decomposition of coniferous litter: A comparison with broadleaved tree litters // *Soil Biol. Biochem.* 2019. Vol. 133. P. 196–207.

Decomposition of major types of litter and nitrogen release in post fire larch forests on the Russian Far East

A. V. KONDRATOVA, E. R. ABRAMOVA, S. V. BRYANIN

*Institute of Geology and Nature Management of FEB RAS
675000, Blagoveshchensk, Relochnyj lane, 1
E-mail: kondratova.ava@gmail.com*

The decomposition process in larch forests, which occupy a significant area of the boreal zone and are most often subjected to strong ground fires, remains poorly understood. In a long field experiment (850 days), we observed the decomposition of the dominant types of litter (needles, leaves, branches, grass) in natural and disturbed larch forests of the Russian Far East. We measured mass loss, the dynamics of carbon (C) and nitrogen (N), respiration, and environmental conditions (temperature and humidity). It was found that 15 years after a long-lasting surface fire, the supply of C and N with land litter decreased by 2.2 times compared to the pre-fire level. At this stage of post-pyrogenic succession, a decrease in the proportion of woody and an increase in the proportion of low lignin grass litter was observed. We did not find differences between the studied stands in the rate of mass loss for leaves, grass, and branches, while the needles in the post-pyrogenic larch decomposed more slowly than in the control in the later stages of the experiment (850 days: $p = 0,0035$). A lower intensity of respiration of decay needles on burns compared with the control ($p = 0,0207$) and a decrease in the N content of decaying needles in the later stages of the experiment ($p = 0,0234$) indicate inhibition of microbiological activity. A decrease in the total supply of N with litter in the post-pyrogenic stand, combined with a low decomposition rate of needles, restrains the release of N and its availability to plants and microorganisms, which may affect the restoration of the boreal larch ecosystem damaged by fire.

Key words: *Larix gmelinii*, litter, biodegradation, boreal forest, fires, nitrogen immobilization and release.