

DOI 10.31509/2658-607x-2021-44-95  
УДК 630\*182.59+547.45(470)

## ВЛИЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАПАСЫ ПОЧВЕННОГО УГЛЕРОДА В ЛЕСАХ (ОБЗОР)

© 2021 г.

А. И. Кузнецова

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

E-mail: nasta472288813@yandex.ru

Поступила в редакцию: 15.11.2021

После рецензирования: 17.12.2021

Принята к печати: 18.12.2021

Существующие оценки запасов углерода в таежных и хвойно-широколиственных лесах показывают, что почти половина общего органического углерода в этих экосистемах аккумулируется в лесных почвах. Растительность как основной источник поступления органического вещества в почву при взаимодействии с почвенной биотой, перерабатывающей растительный опад, и с абиотическими факторами среды определяет процессы формирования и накопления почвенного органического вещества. Изменение состава растительности является драйвером динамики запасов почвенного углерода, однако анализу этого вопроса уделено недостаточно внимания. В обзоре дан анализ основных способов перевода углерода из пула растительности в пул почв и влияния трех основных предикторов растительности, влияющих на запас углерода в почвах: количество и качество опада отдельных видов (идентичность вида) растений и структурное разнообразие растительного сообщества, выявлены пробелы в знаниях и предложены пути развития этого научного направления.

**Ключевые слова:** *растительность, подстилка, почва, запас углерода, качество опада, количество опада, межбиогеоценоотическая неоднородность, внутробиогеоценоотическая неоднородность*

Изменения климата являются одним из современных глобальных вызовов. Леса играют огромную роль в регулировании климата благодаря их способности поглощать парниковые газы и хранить углерод как в биомассе, так и в почвах. Доля почвенного углерода в общих запасах углерода лесов достигает 40% и больше (Framstad et

al., 2013). Только за последние 10 лет было проведено несколько метаанализов в региональных и глобальных масштабах о выявлении основных факторов аккумуляции углерода в почве.

При оценке запасов почвенного углерода в региональных масштабах подчеркивается ведущая роль климата (Wiesmeier et al., 2019). Среди абиоти-

ческих факторов локального уровня на уровень аккумуляции углерода в почвах влияет гранулометрический и химический состав почвообразующих пород, а также топографические особенности территории. Особое внимание уделяется изучению антропогенных факторов: влиянию режимов лесохозяйственной деятельности в прошлом и настоящем, лесных пожаров, истории развития лесов (Framstad et al., 2013; Mayer et al., 2020).

Среди основных биотических факторов аккумуляции почвенного углерода выделяют растительность, фауну и микробиоту. Влияние биоты на запасы почвенного углерода может рассматриваться на разных пространственных уровнях с учетом природных (лесные водосборы разных порядков, тип леса и др.) и административных (национальный, региональный и локальный) границ.

На высоких пространственных уровнях (например, региональный) выявляется связь запасов почвенного углерода с климатическими условиями: положительные корреляции со среднегодовой температурой, среднегодовой суммой осадков и, соответственно, с чистой первичной продуктивностью (Amundson, 2001). При сравнении разных климатических зон отмечается уменьшение запасов углерода пула подстилки и увеличение запаса

углерода в минеральной толще почвы с севера на юг (Wiesmeier et al., 2019).

На всех пространственных уровнях проявляется связь с растительностью. Особое внимание уделяется влиянию растительности на разложение органического вещества в лесных экосистемах (Prescott, 2010, Krishna, Mohan, 2017; Berg, McClaugherty, 2020, Иванова, 2021). Рассматриваются процессы стабилизации почвенного органического вещества микробного и растительного происхождения (Angst et al., 2021) и растворенного органического углерода в лесных почвах (Караванова, 2013).

От состава растительности зависит количество и качество поступающего растительного опада, его трансформация и переход в почвенные пулы при активном участии редуцентов, а также процессы миграции соединений углерода в пределах почвенного профиля (Gleixner, 2013; Krishna, Mohan, 2017). Для бореальных и суббореальных лесов показаны различия в запасах углерода в лесах разного типа (Jandl et al., 2007; Oostrа et al., 2006; Schulp et al., 2008; Аккумуляция..., 2018; Кузнецова и др., 2019, 2020), в том числе с учетом вклада не только древесного яруса, но и напочвенного покрова (Lukina et al., 2020; Kuznetsova et al., 2021). Открытым остается вопрос о комбинированном влиянии разных видов растений на запасы углерода.

Углубление понимания и оценки комбинированного влияния факторов на накопление углерода в почвах лесов является основой решения таких задач, как разработка мер по смягчению последствий изменений климата, прогноза возможных изменений экосистемных функций и услуг. Такие оценки немногочисленны, хотя они имеют важное научное и прикладное значение, особенно в последнее время в связи с необходимостью достижения углеродной нейтральности.

Цель данного обзора – обобщить текущие знания о влиянии факторов, связанных с растительностью, на динамику пулов почвенного углерода.

## **1. ОСНОВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АККУМУЛЯЦИИ ПОЧВЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА**

### ***1.1. Основные механизмы перевода углерода из пула растительности в пул почв***

Запасы углерода в почве представляют собой результат процессов поступления органического вещества в почвы и потерь соединений углерода в результате разложения, вымывания и выщелачивания (рис. 1, стр. 4). Источником органического вещества является растительный материал как надземных, так и подземных органов. Другие поступления соединений углерода – это корневые выделения, вклю-

чая экссудаты корней растений и связанных с ними симбионтов (например, микоризный грибной мицелий), а также фекальный материал и тела почвенной биоты. Попав в почву или на нее, органические материалы постепенно трансформируются почвенной фауной и микроорганизмами (грибами, бактериями и археями). Внеклеточные ферменты, выделяемые микроорганизмами, разлагают материал на более простые соединения, которые могут быть ассимилированы. Часть растительного органического вещества минерализуется, а другая часть накапливается в биомассе консументов и редуцентов или в их метаболитах, часть которых выделяются из клеток и могут быть стабилизированы. Остальная часть некоторых стабильных биомолекул растений, включая липиды, лигнины и сахара, также может быть стабилизирована минералами и агрегатами.

Поскольку растительность является основным поставщиком органического вещества, рассмотрим основные механизмы перехода углерода из пула растительности в пул почв. Отмечают в основном три пути.

1. Переработка надземного и подземного опада почвенной фауной и микробиотой. Механически разрушая, а также смешивая опад с подстилкой и минеральной частью почв, почвенная фауна может способствовать пространственному перераспределению и первичной

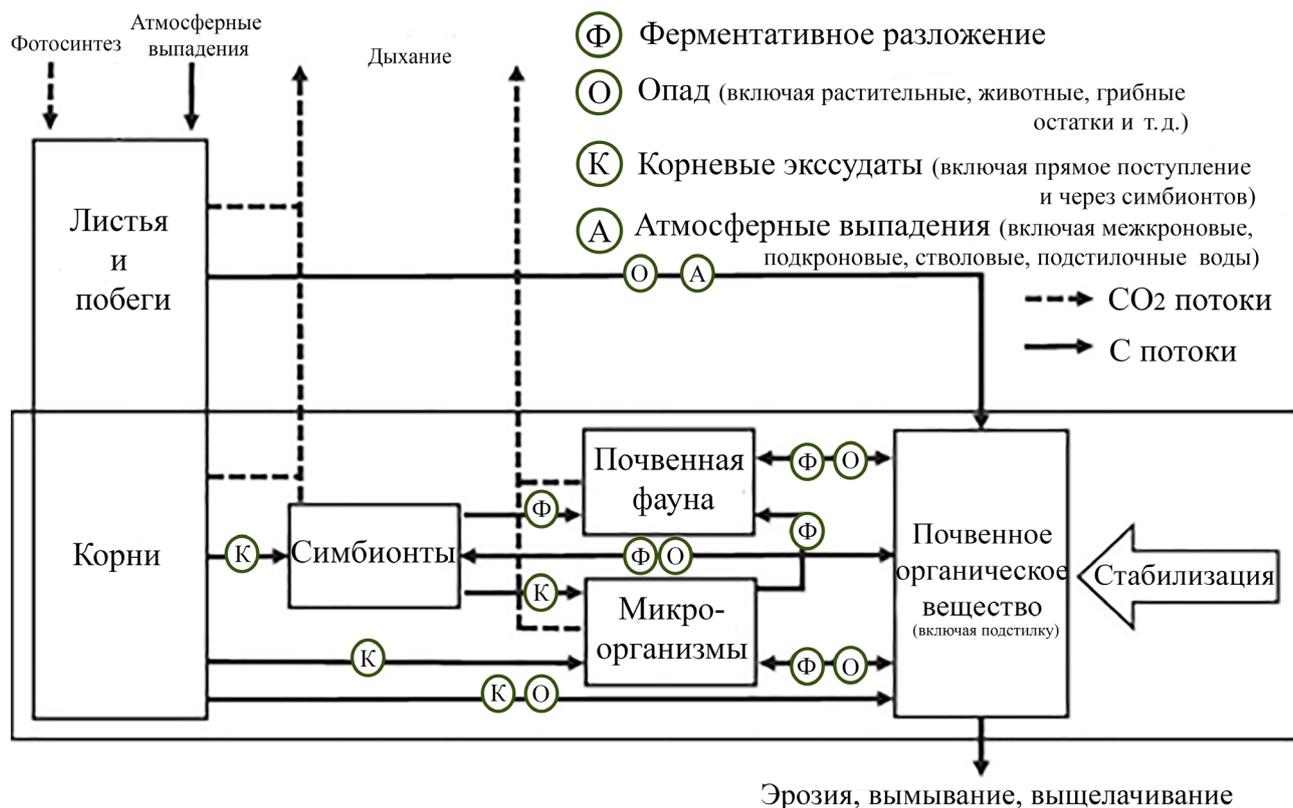


Рисунок 1. Поток углерода в лесной экосистеме по Mayer et al. (2020) с изменениями

деструкции растительного материала (Brussaard, 1997; Frouz et al., 2013). При дальнейшей переработке органического вещества почв (ОВП) редуцентами, в особенности микробиотой, подстилка претерпевает химические и структурные изменения (Frouz, 2018). Например, деятельность дождевых червей может как усиливать преобразование подстилки в более стабильные органоминеральные агрегаты, так и способствовать ускорению деградации ОВП (Wolters, 2000; Fox et al., 2006), что может быть учтено при разделении макрофауны на функциональные типы (Гераськина, 2020).

Трансформация опада почвенной биотой значительно отличается в разных климатических условиях, поскольку температурный и водный режимы являются лимитирующими факторами для многих редуцентов. В северном полушарии в бореальных лесах в условиях низких температур и гумидного водного режима в основном преобладает грибное разложение, что способствует накоплению подстилки, формированию грубых форм гумуса типа мор и модер. В более южных регионах интенсивность биологического круговорота возрастает, наряду с грибным

разложением возрастает доля бактериального разложения и вклада почвенных животных, что способствуют более интенсивному разложению опада, гумификации подстилки и верхних органогенных горизонтов почв.

2. Вертикальная стратификация корней деревьев (Brassard et al., 2011), корневой опад (Brassard et al., 2013) и его оборот (root turnover) (Brassard et al., 2011; Lei et al., 2012) и корневые экссудаты (Bardgett, 2005) способствуют успешной ассоциации органического вещества с почвенными агрегатами или глинистыми минералами. Некоторые ученые предполагают, что большая часть ОВП происходит из корней, и этот источник становится все более значимым с глубиной (Rasse et al., 2005), поскольку разные типы корневых систем обеспечивают возможность вертикальной стратификации корней деревьев и перераспределению ризосферы в глубокие минеральные горизонты. Опад корней обычно разлагается медленнее, чем опад из листьев того же вида (Lauenroth, Gill, 2003; Cusack et al., 2009), что приводит к тому, что более устойчивые соединения углерода корней имеют более длительное время пребывания в почве, чем соединения углерода надземных побегов (Rasse et al., 2005). К ключевым механизмам, которые приводят к стабилизации углерода корней в почве, относят (1) химическую стойкость

корней, частично обусловленную присутствием стойкого соединения суберина, (2) физическую защиту в агрегатах и (3) физико-химическую защиту лигнина и реактивных соединений углерода в почве (корневых экссудатов), связанных с глинистыми минералами. Однако возможен и обратный эффект: лабильный С, выделяемый из корней, может стимулировать разложение уже стабильного ОВП (Kuzyakov, Domanski, 2000; Dijkstra, Cheng, 2007).

При сравнении разных биомов установлены глобальные закономерности в скорости обновления корневых систем между группами растений и в зависимости от климатических градиентов. Поскольку скорость обновления корней увеличивается экспоненциально со средней годовой температурой (Gill, Jackson, 2000), можно ожидать более значительный вклад корневого опада в стабилизацию углерода в более южных регионах.

3. Выщелачивание растворенного органического вещества (РОУ) из живых растений и лесной подстилки – еще один путь проникновения соединений углерода в более глубокие горизонты почвы (Fröberg et al., 2011). Потoki выщелачивания РОУ обычно выше непосредственно под лесной подстилкой и часто связаны с микробной активностью и биомассой (Smolander, Kitunen, 2002). Также высокие потоки РОУ в минеральную часть почвы на-

блюдаются в лесах с высоким содержанием углерода подстилки, например, сформированных елью обыкновенной. На примере еловых лесов европейской части России показано, что при концентрации углерода в почвенном растворе 35 мг/л и выше водорастворимые органические вещества (ВОВ) начинают сорбироваться в горизонте ВF (Караванова и др., 2020). Производные лигнина – фенолы – в растворенных органических веществах, движущихся вниз по профилю почвы, преимущественно сохраняются на поверхностях оксидов и гидроксидов в неглубоких слоях почвы (Kaiser et al., 2004; Kaiser, Zech, 2000). Перемещение РОУ из верхних горизонтов почв в более глубокие может приводить к стабилизации и, следовательно, к значительному увеличению депонирования С в почве (Kalbitz, Kaiser, 2008). Особенно ярко это может проявляться в условиях избыточного увлажнения, где возможно увеличение потока РОУ растительного происхождения и его закрепление (Mikutta et al., 2019). Однако возможен и обратный эффект: оценки выноса РОУ из сосновых лесов умеренного пояса в Бельгии (около 10 г/м<sup>2</sup> в год) показали, что РОУ может составлять 11% от экосистемной нетто продуктивности (Gielen et al., 2011).

Потоки углерода в лесах могут значительно отличаться на севере и на юге, поскольку известно, что климати-

ческие условия могут оказывать значительное воздействие как на величину РОУ, так и на интенсивность его выноса (Gmach et al., 2020). С одной стороны, в южных регионах интенсивность биологического круговорота выше, чем на севере, что способствует активному разложению подстилки и высвобождению РОУ. С другой стороны, при длительных засушливых периодах может происходить снижение скорости разложения подстилки, при этом могут накапливаться вторичные метаболиты (Kalbitz et al., 2000).

Таким образом, выявлено три основных способа перевода углерода из пула растительности в пул почв. При этом отсутствуют оценки вклада каждого из этих механизмов или их комбинированного влияния. Установлено, что в северных и южных регионах (северного полушария) интенсивность данных процессов проявляется по-разному. Ожидается, что в более северных экосистемах будет высок вклад РОУ в накопление органического вещества, поскольку данные районы отличаются высоким уровнем поступления осадков и сильно развитой подстилкой. Преобладание грибного разложения также будет способствовать накоплению подстилки. В то же время весьма значительным может быть влияние корневого опада, особенно если учесть влияние не только древесных растений, но и широко рас-

пространенных в таежных лесах кустарничков и другой растительности почвенного покрова. В более южных хвойно-широколиственных лесах потоки РОУ значительно меньше, чем в таежных, т. к. там меньше осадков. Однако увеличение биомассы и активности почвенной фауны увеличивает ее вклад в переработку опада и последующую стабилизацию ОВП в минеральной части профиля. Повышение общей продуктивности корней наряду с влиянием сапрофагов, возможно, является главным механизмом более интенсивного образования стабильного углерода в минеральных горизонтах почв хвойно-широколиственных лесов. Однако все эти предположения носят гипотетический характер и требуют дополнительного изучения.

### **1.2 Основные механизмы закрепления углерода в составе ОВП**

Депонирование углерода в почвах — не новый аспект исследования биогеохимического цикла углерода в рамках проблемы глобальных изменений климата и наземных экосистем: уже в 1990-е годы начинали появляться работы, показывающие важность почв как стока углерода при повышенных концентрациях  $\text{CO}_2$  в атмосфере.

Секвестрирующая емкость почвы (углеродпротекторная емкость почвы (Carbon Protection Capacity, CPC) отра-

жает ее способность стабилизировать и удерживать в составе органического вещества почв (ОВП) поступивший с органическими материалами углерод (Семенов и др., 2009; Когут, Семенов, 2020).

В настоящее время признаются два основных механизма стабилизации органического вещества в почвах: за счет образования органоминеральных комплексов (Семенов, Когут, 2015) и за счет образования почвенных агрегатов (Six et al., 2002, 2004; von Lützow et al., 2006; Gunina et al., 2015).

Органоминеральные комплексы формируются в результате физико-химических взаимодействий между молекулами органического вещества (ОВ) и минеральными компонентами почвы, повышая защиту этого ОВП (органическое вещество почв) от разложения (von Lützow et al., 2006). Например, образование высокомолекулярных гуминовых веществ; связывание гидрофильных компонентов свежего органического вещества гидрофобными центрами гуминовых веществ, а аминокислот — полифенолами; формирование органоминеральных комплексов алюминия и железа, кальция; формирование органоминеральных комплексов в минеральных матрицах глинистых частиц. В этих процессах в основном участвуют тонкодисперсные глинистые и минеральные части-

цы, где высок вклад поверхностей реакционноспособных оксидов и фелло-силикатов (Blume et al., 2015).

Почвенные агрегаты представляют собой однородные смеси минералов, органических соединений и органо-минеральных комплексов. Например, микроагрегаты могут препятствовать физическому доступу микроорганизмов к ОВП внутри агрегатов, повышая его стабильность (Six et al., 2004). Также возможна аккумуляция растворимого органического вещества в порах, размер которых меньше размера бактерий (Totsche et al., 2018).

Существует и третий, в настоящее время широко обсуждаемый механизм стабилизации ОВ — биохимическая защита за счет определенных химических свойств биомолекул. Установлено, что в лесных экосистемах основной частью ( $\geq 50\%$ ) стабилизированного углерода являются биомолекулы растений, включая липиды, лигнин и сахара, что может составлять значительную часть органического вещества, защищенного минералами и агрегатами (Angst et al., 2021).

Считается, что биохимическая стойкость потенциально наиболее актуальна на начальных стадиях разложения и может играть лишь незначительную роль в долгосрочной защите ОВП в минеральной почве (Marschner et al., 2008). Однако некоторые биомолекулы могут быть «выборочно сохра-

нены» в зависимости от термодинамических условий среды и их способности к стабилизации за счет физико-химических взаимодействий в почвенной матрице: например, лигнин (Feng et al., 2005), некоторые сахара (Amelung et al., 1999; Kiem, Kögel-Knabner, 2003) и липиды (Angst et al., 2017b; Ludwig et al., 2015).

Поступление и последующая стабилизация ароматических и алифатических кислот, таких как мономеры лигнина и продуктов его окисления, зависит от доминирующей растительности. В хвойных лесах доминируют гваяциловые (ванилиновые) фенолы (Ковалев, Ковалева 2016), которые сохраняются дольше во время начальных процессов разложения и имеют более высокую вероятность связывания с минеральными поверхностями (Clemente, Simpson, 2013). Широколиственным и мелколистственным лесам свойственны равные пропорции ванилинов и сирингилов (Ковалев, Ковалева 2016). Главным источником ароматических фенольных соединений в почвах является лигнин надземной и подземной биомассы высших растений. При этом доминирующая роль принадлежит подземным органам растений (Ковалев, Ковалева, 2016). Количество исследований по извлечению лигнина из интактных агрегатных структур невелико. Немногочисленные исследования указывают на большее

содержание лигнина и низкую степень окисления лигнина в макроагрегатах по сравнению с микроагрегатами (Xiao et al., 2007; Thevenot et al., 2010). Установлено участие лигниновых фенолов в агрегатообразовании и в формировании конкреций в зависимости от окислительно-восстановительной обстановки почв (Ковалев, Ковалева, 2016).

Нейтральные сахара растительного происхождения (в основном полученные из гемицеллюлоз) являются предпочтительными микробными субстратами по сравнению с другими формами ОВП (Gunina, Kuzyakov, 2015), такими как лигнин, и, вероятно, способствуют накоплению микробной некромассы. Примечательно, что содержание в основном нейтральных сахаров растительного происхождения (например, ксилозы и арабинозы) в органоминеральных комплексах (52–128 мг/г С) может превышать содержание лигнина в несколько раз (Kiem, Kögel-Knabner, 2003; Córdova et al., 2018). Нейтральные сахара растительного происхождения способны вносить существенный вклад (до 130 мг/г С) (Córdova et al., 2018) в стабилизацию ОРП.

Некоторые липиды растительного происхождения считаются относительно устойчивыми к деградации, включая длинноцепочечные *n*-алкановые кислоты, определенные мономеры кутина и суберина с груп-

пами гидроксильных и/или карбоновых кислот (Quenea et al., 2004; Jandl et al., 2005; Angst et al., 2017a; Анохина, 2020). Стабилизация липидов растительного происхождения посредством органоминеральных взаимодействий может зависеть от мономерного состава липидных биополимеров и химических свойств этих мономеров, а также состава микробной популяции, сорбционных свойств и минерального состава почв (Bull, 2000). Вклад липидов растительного происхождения в стабильный С составляет от ~ 2% до ~ 10% (т. е. ~ 20–100 мг липидов на г С (Angst et al., 2021). Исследования по извлечению этих соединений из агрегатов единичны и предполагают нахождение алканов в почве в составе капсул самостоятельной фазы липидов (Анохина, 2020). Для разных типов леса отмечены различия в количественном и качественном составе липидного состава органопрофиля.

Таким образом, растительность как основной источник поступления органического вещества в почву определяет возможность и скорость образования и стабилизации почвенного органического вещества. Подчеркивается значительный прямой вклад растительности в аккумуляцию ОВП. В то время как механизм стабилизации углерода за счет образования органоминеральных комплексов достаточно изучен и имеет количественные оцен-

ки, механизмы, связанные с изучением физической защиты органического вещества в почвенных агрегатах и биохимической устойчивости растительных соединений требуют внимания.

## **2. МЕХАНИЗМЫ, СВЯЗАННЫЕ С ВЛИЯНИЕМ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАПАСЫ ПОЧВЕННОГО УГЛЕРОДА НА ЭКОСИСТЕМНОМ УРОВНЕ**

Учитывая особенности биогеохимического цикла углерода в лесных экосистемах (рис. 1, стр. 4) и основные механизмы поступления и стабилизации органического вещества в почвах, можно выделить три основных механизма влияния растительности на динамику пулов почвенного углерода на экосистемном уровне: (1) количество и (2) качество опада как отдельных видов (идентичность вида), так и их совместное влияние, т. е. (3) биоразнообразие сообщества.

Количество опада является важным предиктором накопления углерода (Grandy, Neff, 2008; Gentile et al., 2011; Carrington et al., 2012; Dungait et al., 2012), поскольку растительность является основным поставщиком органического вещества в почву. Количество продуцируемого опада пропорционально чистой первичной продуктивности лесов в естественных лесах, т. к. опад является частью NPP (Chen et al., 2017).

Качество опада также зависит от состава растительности и определяется содержанием элементов питания (азот, фосфор, калий и др.) и вторичных метаболитов (полифенолы, лигнины, целлюлоза, гемицеллюлоза и др.) (Berg et al., 1993; Cadisch, Giller 1997; Perez-Harguindeguy et al., 2000, Berg, McLaugherty, 2020). Предложена концепция связи накопления почвенного углерода и качества опада, где опад высокого качества не всегда с большей эффективностью способствует повышению стабильного органического вещества почв по сравнению с опадом низкого качества (Castellano et al., 2015).

Одним из аспектов биоразнообразия является структурное биоразнообразие, характеризующее пространственную организацию растительности (вертикальная и горизонтальная структура), определяющую пространственные вариации поступления углерода, во-первых, при регулировании проникновения и опадания в органический слой органических остатков, а во-вторых, через влияние на гидротермический режим органического слоя, то есть на динамику температуры и содержания воды, что в свою очередь может влиять на разложение в большей степени, чем различия в макроклиматических условиях в континентальном масштабе (Joly et al., 2017). Другие аспекты биоразно-

образия (типологическая, видовая, функциональная, возрастная, онтогенетическая структура и др.) также определяют динамику поступления углерода и его количественные и качественные характеристики.

Рассмотрим влияние этих механизмов на разных пространственных уровнях.

### **2.1. Региональный уровень**

Оценки связи запасов углерода и количества опада обычно опосредованы и проводятся через изменение продуктивности. В исследовании Роберта Амундсона (Amundson, 2001) отмечается тренд увеличения запасов почвенного углерода в лесах с повышением среднегодовой температуры, среднегодовой суммы осадков и, соответственно, чистой первичной продуктивности.

Известно, что продуктивность древесных растений в северном полушарии закономерно уменьшается с юга на север (Уткин, 1975). Также отмечается, что количество опада увеличивается с уменьшением широты (Albrektson, 1988). Годовое поступление опада в северотаежных лесах варьирует в пределах 0.9–2.5 т/га (Никонов, 1986), в среднетаежных — 2.1–3.9 т/га (Казимиров, 1977; Редько, 1984). Более высокопродуктивные сообщества способствуют большему поступлению опада: согласно литературным данным, годовое по-

ступление опада в лесах хвойно-широколиственной подзоны варьировало от 2.5 до 4.4 т/га в лесах Московской области (Карпачевский, 1977), 3.1–4.4 т/га в лесах Брянского полесья (Шаблий, 1990), 3.9–12.2 т/га в лесах Северо-Западного Кавказа (Зонн, 1950).

Качество опада как хвойных, так и лиственных деревьев может меняться в зависимости от климатических условий. Выявлена связь концентрации N и среднегодовой температуры и годового количества осадков; установлено, что как для хвойных, так и для лиственных видов деревьев общая концентрация N в опаде возрастает с увеличением гидротермических показателей (Berg, McLaugherty, 2020). Считается, что на региональном уровне температура является ведущим фактором в определении скорости разложения подстилки (Meentemeyer, 1978; Hobbie, 1996). Однако при исследовании скорости разложения наземного опада с учетом климатического градиента отмечается, что в бореальных лесах около 16% разложения можно объяснить концентрацией азота (Dyer et al., 1990). При исследовании скорости разложения подземного опада с учетом климатических характеристик показано, что химический состав корней является основным регулятором процессов разложения, в то время как климатические и экологические факторы имели второстепенное значе-

ние (Silver, Miya, 2001). Показано, что качество опада может быть более значимым предиктором разложения подстилки по сравнению с гидротермическими характеристиками (Swift et al., 1979; Berg, 2000), особенно на начальных этапах ее разложения (Canessa et al., 2021)

## **2.2. Локальный уровень**

### **2.2.1. Межбиогеоценотическая неоднородность**

Исследования показывают, что разнообразие древесных пород увеличивает продуктивность леса за счет большей пространственной комплементарности крон деревьев, что, в свою очередь, обеспечивает положительную взаимосвязь между разнообразием видов деревьев и продуктивностью опада (Zheng et al., 2019). Количество опада повышалось с увеличением видового богатства. Данные о связи возраста и количества опада противоречивы. В некоторых публикациях отмечена положительная связь возраста и количества опада в первые 98 лет развития соснового сообщества с последующим выходом функции на плато (Chen et al., 2017), в других исследованиях количество опада уменьшалось с увеличением возраста древостоя (Albrektson, 1988). Также отмечается, что количество опада может увеличиваться с увеличением плодородия почв (Albrektson, 1988). В хвойно-широколиственных лесах

влияние возраста на количество опада отмечено не было (Huang et al., 2017).

Опад низкого качества характеризуется низким содержанием оснований, высокой кислотностью, высоким содержанием лигнина и вторичных метаболитов, а также широким отношением C/N. Опад хвойных деревьев характеризуется низким содержанием азота, например, опад сосны содержит часто ниже 0.4% азота (Berg, McClaugherty, 2020), опад бореальных кустарничков богат полифенольными соединениями (Wardle et al., 2003), зеленые мхи характеризуются низким содержанием питательных элементов (Hilli, 2013).

Опад высокого качества характеризуется высоким содержанием оснований, низкой кислотностью, узким C/N. Опад лиственных деревьев богат азотом: например, опад березы содержит 0.7%, бука — 0.9%, осины — 1.0%, граба — 1.1%, дуба — 1.2%, клена — 1.3%, липы — 1.5% (Simon et al., 2018). Чем богаче опад элементами питания, тем быстрее разлагается подстилка почвенной биотой, что приводит к снижению ее запаса и, соответственно, запасов углерода в ней.

Уже в 1990-х годах было признано, что доступность азота является основным определяющим фактором, контролирующим реакцию почвенного углерода на климатические изменения в экосистемах, лимитирующим

фактором развития которых является азот (Diaz et al., 1993; Nohrstedt, 1992). В ряде работ показано, что добавление азота стимулирует разложение опада высокого качества, но замедляет или предотвращает разложение опада с низким качеством (Knorr et al., 2005), что обусловлено, с одной стороны, подавлением активности лигнолитических ферментов (Carreiro et al., 2000), а с другой стороны — увеличением количества микроорганизмов (Córdova et al., 2018). Существуют также доказательства того, что азот стабилизирует органическое вещество в почве (Neff et al., 2002; Swanston et al., 2004) и препятствует минерализации углерода, накопленного ранее (Hagedorn et al., 2003). Лиственные породы, в частности вяз, дуб и тополь, могут рассматриваться как мелиоративные виды, ускоряющие круговорот питательных веществ в сосновых насаждениях (Polyakova, Billor, 2007).

При сравнении скорости разложения разных групп растений продемонстрировано влияние функциональных характеристик растений, связанных с филогенетическими группами. Установлено более быстрое разложение опада древесных лиственных пород по сравнению с хвойными, а также более быстрое разложение травяных видов по сравнению со злаковыми. Отмечены медленные темпы разложения па-

поротников и мохообразных (Cornwell et al., 2008).

Однако наиболее распространенными предикторами скорости разложения подстилки являются относительные показатели, такие как отношение C/N, а также и содержание элементов питания в подстилке (Zhang et al., 2008). В ряде европейских (Lovett et al., 2004; Reich et al., 2005; Oostra et al., 2006) и североамериканских исследований (Finzi et al., 1998; Neirynck et al., 2000; Dijkstra, Fitzhugh, 2003; Hagen-Thorn et al., 2004) растений родов *Fraxinus*, *Acer*, *Quercus* и *Fagus* показаны отличия в пулах углерода подстилки и соотношении C/N как индикатора скорости накопления подстилки. Ясень, клен и липа объединяются в группу растений с высоким качеством опада, то есть высоким содержанием азота в опаде, что приводит к низким накоплениям C в подстилке из-за высокой скорости разложения. Дуб и бук характеризуется относительно низким содержанием C и N в опаде, приводящем к их низкому содержанию с лесной подстилке, высокому отношению C/N в лесной подстилке, низкой скорости разложения, что ведет к увеличению пулов C и N в лесной подстилке. При сравнении хвойных видов с лиственными установлено, что ель характеризуется самым высоким отношением C/N и запасами углерода в подстилке

соответственно (Vesterdal et al., 2008). В то время как при сравнении хвойных видов между собой показано, что зачистку подстилки сосновых лесов отличает гораздо более широким отношением C/N, чем еловых (Lukina et al., 2020). Несколько исследований подтвердили эффективность отношения лигнин/N подстилки в прогнозировании скорости разложения подстилки между видами (Gower, Son, 1992, Heim, Frey, 2004). Показано, что отношение лигнин/N уменьшается в следующем порядке: ель, бук > дуб > клен, липа > ясень (Melillo et al., 1982; Lovett et al., 2004; Sariyildiz, Anderson, 2005; Kalbitz et al., 2006; Cotrufo et al., 2013).

Растения, формирующие опад высокого качества, т. е. обогащенный питательными веществами, минимальным соотношением C/N и содержанием лигнина, обычно разлагается быстрее, чем опад низкого качества (дефицит питательных элементов, много лигнина). Однако вклад быстро и медленно разлагающихся фракций опада в накопление ОВП в настоящее время ясен не до конца (Castellano et al., 2015).

Считается, что медленно разлагающийся материал подстилки способствует накоплению углерода в почве больше, чем более быстро разлагающийся материал (Swift et al., 1979), особенно в органогенных горизонтах почв, поскольку опад низкого качества медленно перерабатывается по-

чвенной биотой (Стриганова, 1980; Prescott et al., 2000; Huang et al., 2020; etc.) и способствует росту грибов и их вклада в стабилизацию углерода на минеральной матрице (Six et al., 2004; Soares, Rousk, 2019). Однако результаты других исследований показывают, что смешивание медленно разлагаемой подстилки с низким качеством опада и быстро разлагающейся подстилкой с высоким качеством опада способствует более высокой эффективности переноса углерода в минеральные горизонты почв (Cotrufo et al., 2013; Córdova et al., 2018) в основном за счет увеличения потока РОУ из развитой подстилки (Fröberg et al., 2011) и за счет добавления легкодоступного азота быстроразлагаемых фракций опада. Показано, что содержание РОУ, особенно в поверхностных слоях почвы, положительно коррелировано со скоростью разложения подстилки (Zhou et al., 2015). Отмечены закономерные связи запасов подстилки и потока РОУ: в лесах с высокой долей участия лиственных деревьев с менее развитой подстилкой отмечен менее интенсивный вынос РОУ (Fröberg et al., 2011). Также имеются данные о связи качественных и количественных характеристик РОУ и распределения корней.

Другим важным аспектом влияния качества опада является сравнение качества опада подстилки монодоминантных и смешанных лесов. Показа-

но, что леса с более высоким разнообразием, то есть высокими показателями видовой насыщенности растений, отличаются более узким отношением C/N (Polyakova, Billor 2007; Huang et al., 2017). Также имеются исследования о положительном влиянии функционального разнообразия растений на разложение опада (Patoine et al., 2017), поскольку совместное влияние опада разного качества может создавать особые благоприятные условия для деятельности почвенной биоты. Например, в ряде работ показано, что низкое качество опада ели, пихты объясняет накопление подстилки, являющейся местообитанием для сапрофагов, функционально связанных с ней (Кузнецова и др., 2019; Huang et al., 2020).

Совместное влияние видов проявляется при сравнении запасов углерода разных типов леса (Framstad et al., 2013; Lukina et al., 2020; Kuznetsova et al., 2021). Отличия могут быть связаны с разным соотношением растений древесного яруса. В почвах широколиственных лесов не удалось выявить существенных отличий между накоплением углерода в монокультурах в common garden экспериментах (Vesterdal et al., 2008). Открытым остается вопрос о комбинированном влиянии нескольких видов древесных растений на запасы углерода. В. Н. Шанин с соавторами (Shanin et al., 2014), исследуя влияние богатства древес-

ных пород бореальных лесов на их продуктивность и динамику углерода, показали, что смешанные леса более продуктивны, чем монодоминантные. Для хвойно-широколиственных лесов показано, что большее разнообразие древесных пород обуславливает увеличение запасов органического углерода в почве (Vesterdal et al., 2013). Однако существуют и иные оценки, указывающие на то, что на запасы углерода почвы в большей степени влияет идентичность пород деревьев по сравнению с их разнообразием (Dawud et al., 2016).

Чем выше разнообразие видов древесных растений, тем более смешанным становится опад. При этом опад хвойных в присутствии опада лиственных деревьев разлагается быстрее (Patoine et al., 2017), поэтому улучшается качество опада в целом, что способствует более интенсивному разложению и увеличению потоков углерода в минеральные горизонты. Манипуляции с соотношением видов с разным качеством опада широко распространены в практике климатически оптимизированного лесного хозяйства (Mayer et al., 2020).

Работы о связи разнообразия подпологовой растительности и напочвенного покрова и динамики углерода единичны. В бореальных лесах отмечено значительное увеличение запасов углерода в лесах, где вклад трав в общее проективное покрытие превышает

10% (Lukina et al., 2020). В хвойно-широколиственных лесах отмечена положительная связь содержания почвенного углерода и разнообразия деревьев в ярусе подпологовой растительности (Bakhshandeh-Navroud et al., 2018).

В отличие от бореальных лесов, где в напочвенном покрове в основном преобладают мхи и кустарнички и добавка трав значительно влияет на процессы аккумуляции углерода, в хвойно-широколиственных лесах, где в напочвенном покрове в основном преобладают травы, их влияние может быть менее выражено (Kuznetsova et al., 2021).

#### 2.2.2. Внутрибиогеоценотическая неоднородность

Имеется довольно много работ, оценивающих циклы углерода в разных элементах мозаики (Орлова, Лукина, 2016; Лукина и др., 2018; Припутина и др., 2020; и др.). Гумификация листовой подстилки в окнах и подкороновых пространствах отличалась зимой и летом (Ni et al., 2015). Величина эмиссии была выше в 4 раза в окнах старовозрастных еловых лесов по сравнению с подпологовым пространством (Карелин и др., 2017). Масса опада хвои была значительно выше (7.5%) непосредственно под кронами деревьев. В то время как характеристики качества опада (кислотность, содержание N и других элементов питания,

отношение C/N) не показали каких-либо значительных различий при сравнении подкороновых и межкороновых пространств в 55-летних сосняках северо-западной Германии, в ряде работ показаны тенденции к более высокому рН и содержанию питательных веществ в подкороновых пространствах в отличие от межкороновых (Penne et al., 2010).

Работ, оценивающих влияние разных элементов мозаики, которые связаны с распределением подземных частей растений, как на циклы, так и пулы углерода крайне мало (Liang et al., 2017; Sokol et al., 2019). Известно, что для разных видов деревьев характерно различное распределение корней в почвенном профиле.

Корневые системы ели обыкновенной поверхностного типа и располагаются в основном в лесной подстилке (Puhe, 2003). В минеральной почве обнаружена низкая масса корней (<5 мм) на глубине 0–20 см под елью и буком по сравнению с дубом и ясенем (Oostra et al., 2006). Сообщалось также, что на глубине 16–30 см у ясеня относительно более тонкие корни, чем у дуба, а на глубине 0–15 см — наоборот (Ponti et al., 2004). При анализе качественного состава органического углерода с глубиной почвенного профиля отмечено возрастание содержания липидов, источником которых был подземный опад, по сравнению с содержанием ли-

пидов, источником которых был наземный опад (Nierop, 1998; Nierop et al., 2006; Feng, Simpson, 2007; Spielvogel et al., 2014; Angst et al., 2016). На примере как хвойных, так и лиственных лесов показано, что опад корней может вносить сопоставимый вклад в запас почвенного углерода по сравнению с наземным опадом (Rasse et al., 2005).

Регулирование процессов миграции соединений углерода атмосферными выпадениями и почвенными водами в границах почвенного профиля также может быть связано со структурной организацией биогеоценоза (Ершов, 2021). По данным многолетних наблюдений, поступление соединений органического углерода с атмосферными выпадениями в северотаежных лесах под кронами сосны в 5-6 раз выше, чем в межкрупных пространствах на протяжении всего вегетационного периода, что может объяснять и различия в концентрациях углерода в почвенных водах (Лукина и др., 2018; Ершов и др., 2019). Значительный вынос углерода с почвенными водами характерен для хвойных лесов, особенно в межкрупных пространствах (Fröberg et al., 2011; Лукина и др., 2018; Аккумуляция..., 2018).

Таким образом, биоразнообразие лесов может влиять на циклы углерода, с одной стороны, через изменение качества и количества опада, а с другой стороны — через изменение фи-

зических условий среды (влажность, температура). Все это влияет на изменение активности почвенной биоты. Состав растительности определяет количество, качество и скорость разложения растительного опада, его горизонтальное распределение и распределение соединений углерода в пределах почвенного профиля (Gleixner, 2013), что определяет формирование пулов почвенного углерода.

### **3. СУЩЕСТВУЮЩИЕ ОЦЕНКИ ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА В ТАЕЖНЫХ И ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ**

#### **3.1. Региональный уровень**

На Россию приходится более 20% лесного покрова мира и более половины мировых лесных ресурсов бореальных лесов мира. По существующим оценкам, на почвы лесных экосистем приходится около 46% общих запасов углерода в почвенном покрове России (Щепащенко и др., 2013). При этом вклад лесных земель на азиатской и европейской частях страны различен и составляет 48 и 37% соответственно, что отражает уровень лесистости этих территорий.

Запасы почвенного углерода тесно связаны с природно-климатической зоной: самый высокий уровень накопления характерен для лесов, формирующихся в прохладных и влажных

условиях, в то время как в более теплом и сухом климате запасы уменьшаются как в глобальном масштабе (Post et al., 1982; Jobbagy, Jackson, 2000), так и в (суб) региональном масштабе (Burke et al., 1989; Alvarez, Lavado, 1998; Paul et al., 2002; Callesen et al., 2003; Baritz et al., 2010; Badger et al., 2013; de Brogniez et al., 2014; Rossel et al., 2014; Hobbey et al., 2015; Gray et al., 2016; Честных и др., 2020).

Общие запасы углерода в автоморфных и полугидроморфных почвах с учетом гидроморфных почв болот в лесных районах Европейско-Уральской части площадью  $181.13 \times 10^6$  га составляют  $19.3 \times 10^9$  т С (Честных и др., 2020). Среди них для северотаежных лесов запасы углерода в слое 0–30 см, включая запасы углерода подстилки, органогенных и минеральных горизонтов, составляют  $4.94 \pm 2.01 \times 10^9$  т С, в среднетаежных лесах —  $2.92 \pm 0.93 \times 10^9$  т С, в южнотаежных лесах —  $2.09 \pm 1.80 \times 10^9$  т С. Самые низкие запасы отмечены в зоне хвойно-широколиственных лесов —  $1.02 \pm 0.67 \times 10^9$  т С. Самые высокие средние значения свойственны почвам северотаежных лесов, если учесть заболоченные леса. Минимальные средние значения характерны для хвойно-широколиственного района, что авторы связывают либо с климатическими особенностями и широким распространением распахиваемых земель, либо с от-

сутствием данных по болотам в этом районе.

В автоморфных почвах на долю подстилки приходится в среднем 30% от общего запаса С в слое 0–30 см, а в слоях 0–50 и 0–100 см она уменьшается соответственно до 24 и 18% (Чернова и др., 2020). Средний запас углерода подстилки зависит от природно-климатической зоны: отмечается тренд уменьшения запасов подстилки и запасов углерода в ней от подзоны северной тайги до подзоны хвойно-широколиственных лесов (Честных и др., 2007; Кузнецова и др., 2020). Средний запас углерода подстилки составляет 11 т/га в лесах северной тайги, 10 т/га в лесах средней тайги, 7 т/га в более южных регионах (Честных, 2007). Общие запасы углерода в лесной подстилке на всей территории России составляют от 5.3 Пг С (Честных и др., 2007) до 8.4 Пг С (Щепашенко и др., 2013).

В отличие от запасов углерода подстилки показано более интенсивное накопление углерода в минеральных горизонтах автоморфных почв южных регионов по сравнению с северными. Например, запасы углерода подстилки в сосняках черничных закономерно уменьшались от  $47 \pm 8$  т/га в северной тайге до  $8 \pm 1$  т/га в хвойно-широколиственных лесах, а запасы в слое 0–10 см, характеризующем гумусово-аккумулятивный горизонт, напротив,

повышались от  $8 \pm 1$  до  $18 \pm 2$  т/га (Кузнецова и др., 2020).

### 3.2. Локальный уровень

#### 3.2.1. Межбиогеоэкологическая неоднородность

В бореальных лесах европейской части России средний запас углерода варьирует от 10.6 до 17.2 т/га в органических горизонтах, в то время как в 30-сантиметровом слое минеральном слое изменяется от 46.6 до 122.2 т/га (Распоряжение..., 2018). Средний запас углерода подстилки колеблется от 0.6 до 28 т/га в сосновых лесах, от 0.9 до 58 т/га в еловых, от 1 до 29 т/га в широколиственных, от 0.3 до 27.4 т/га в березовых, от 0.7 до 19.9 в осиновых и других мягколиственных (Честных и др., 2007). В Республике Коми, на северо-востоке европейской части России, запас углерода в метровом слое почвы варьировал от 29 т/га до 121 т/га в зависимости от типа почвы (Дымов, 2018). В Республике Карелия запасы почвенного углерода в метровом слое также существенно варьировали и составляли 24–434 т/га в сосновых лесах, 39–402.4 т/га в ельниках в зависимости от типа почвы и влажности (Bakhmet, 2018). Результаты оценок углерода почвы в бореальных лесах скандинавских стран указывают на то, что наибольшее разнообразие запасов углерода в почве, связанное с воздействием факторов окружающей среды,

выявляется в органических горизонтах (Framstad et al., 2013). Согласно полевым данным, средний национальный показатель запасов органического углерода составлял 92 т/га в лесах с преобладанием ели и 57 т/га в лесах с преобладанием сосны (Stendahl, 2010). Моделирование продемонстрировало, что накопление запасов органического углерода на 22% выше в еловых лесах, чем в сосновых в аналогичных экологических условиях. В Норвегии запасы углерода в почве были выше в более продуктивных лесах, чем в менее продуктивных лесах, что объяснялось разной мощностью почв (de Wit, 1999). В Финляндии запасы углерода в почве варьировали в зависимости от массы лесной подстилки, погодных условий и рубок (State of..., 2012). Показано, что более продуктивный лес накапливает больше углерода в почве финских лесов (Leskinen et al., 2020). В Канаде запасы углерода почв в бореальных смешанных лесах на супеси (северо-восток Онтарио) составлял в среднем 51 т/га и содержал до 30% общих запасов углерода, в то время как лесная подстилка аккумулировала от 22 до 36 тонн углерода на гектар. В канадской части бореального биотопа почвы в лесах из ели черной, характеризующихся медленным круговоротом углерода, хранили больше органического углерода, чем почвы осиновых лесов. (Laganiere, 2013).

В зоне хвойно-широколиственных лесов европейской части России средний запас углерода колеблется от 10.6 до 17.2 т/га в органических горизонтах, в то время как в 30-сантиметровом слое почв – от 46.6 до 122.2 т/га (Распоряжение..., 2018). В Московской области во вторичных постагрогенных липово-осиновых разнотравных лесах запас углерода в слое 0–60 см составляет 88 т/га (Баева и др., 2017). В лесных биогеоценозах Среднего Поволжья в слое почвы 0–50 см запас углерода изменяется от 12.8 до 439.5 т/га в зависимости от типа леса, типа почвы и влажности (Демаков и др., 2018).

В органическом горизонте широколиственных лесов Центральной Европы низкий запас углерода обнаружен под буком (0.42 т/га) и в липовых лесах (0.20 т/га) (Langenbruch, 2012), в то время как в грабово-дубовых лесах он достигает 8.4 т/га (Bruckman et al., 2016) и около 6 т/га в органическом горизонте еловых лесов Западного Причерноморья (Misir et al., 2012). В common garden экспериментах запасы углерода подстилки варьировали от 1.8 т/га в липовых, кленовых и ясеневых культурах до 3.8 т/га в дубовых и 4.5 т/га в березовых лесах. Под елью накапливалось до 14.5 т/га (Vesterdal et al., 2008).

Запасы углерода почвы в минеральном слое 0–20 см составляли 52 т/га в буковых лесах и 45 т/га

в липовых лесах Центральной Европы (Langenbruch, 2012), в то время как в 0–50 см слое почвы грабово-дубовых лесов достигал 77 т/га (Bruckman et al., 2016), а в пихтовых лесах западного Причерноморья – 155 т/га (Misir et al., 2012). В лесах common garden запасы углерода в слое 0–30 см варьировали от 61 т/га в еловых и березовых культурах до 64–67 т/га в кленовых и липовых и 69–71 т/га в дубовых и ясеневых лесах (Vesterdal et al., 2008).

Таким образом, показано, что лесные почвы умеренного пояса характеризуются значительным запасом углерода до 100 Мг С/га или более. Однако вариабельность весьма высока как для органогенных, так и для минеральных горизонтов почв. Скорость связывания углерода в почве в этих лесах зависит от типа почвы, предшествующего запаса углерода, видового состава растительности и других природных и антропогенных факторов (Lal, Lorenz, 2012).

### 3.2.2. Внутробиогеоценозическая неоднородность

Работы по оценкам пулов углерода в разных элементах мозаики встречаются единично. При сравнении еловых парцелл установлены наименьшие запасы углерода в кисличной и мертвопокровной парцелле, где запасы в среднем составляют 13 т/га в верхнем минеральном слое 0–5 см по сравнению с черничной, зеленомошной

и осоковой еловой парцеллой, где запасы составляют 17–18 т/га (Подвезенная, Рыжова, 2010). Показано увеличение пула подстилки в приствольных пространствах по сравнению с подкroновым и междкroновым пространством (Подвезенная, Рыжова, 2010). На примере сосновых лесов северо-западной Германии отмечена тенденция к увеличению запасов углерода подстилки от  $35 \pm 9$  т/га в подкroновых пространствах до  $38 \pm 9$  т/га в междкroновых (Penne et al., 2010).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растительность как основной источник поступления органического вещества в почву определяет возможность и скорость образования и накопления почвенного органического вещества. Выявлено три основных способа перевода углерода из пула растительности в пул почв: переработка надземного и подземного опада почвенной фауной и микробиотой, ассоциация органического вещества с почвенными агрегатами за счет корневого опада и корневых экссудатов, выщелачивание растворенного органического вещества из живых растений и лесной подстилки. При этом отсутствуют оценки вклада каждого из этих механизмов или их комбинированного влияния. Показано, что требуют внимания такие механизмы закрепления

органического вещества почв, как физическая защита органического вещества в почвенных агрегатах и биохимическая устойчивость растительных соединений.

Анализ современного состояния проблемы позволяет выделить три основных механизма, обуславливающих динамику пулов почвенного углерода и связанных с растительностью: количество и качество опада как отдельных видов (идентичность вида), так и их совместное влияние (структурное разнообразие сообществ). Разнообразие растительности влияет на циклы углерода и азота через изменение биотических условий: качества и количества опада, с одной стороны, через изменение физических условий среды (влажность, температура), с другой стороны. Значимо влияние всех аспектов разнообразия. Существует ряд работ, показывающих влияние на углерод видов деревьев, возраста древостоя, структуры крон и мозаичности биогеоценоза.

Ввиду тесной связи между разнообразием растительности и запасами углерода, возможно управление пулами почвенного углерода при введении климатически оптимизированного лесного хозяйства. Однако для того, чтобы грамотно управлять величиной пула почвенного углерода, необходимы более глубокие знания о секвестрирующем потенциале почв и основных контролирующих его фак-

торах, где отмечены пробелы в знаниях. Например, единичны оценки учета вклада нижних ярусов растительности в варьирование запасов почвенного углерода, редки оценки влияния микромозаичности (структурного разнообразия) лесов на пул почвенного углерода, сравнение влияния отдельных древесных растений и их комбинированного влияния на почвенный пул углерода. Также редки оценки влияния регулирования растительностью объемов и состава атмосферных осадков, проникающих сквозь растительный полог, на почвенный пул углерода, практически отсутствуют оценки вклада различных факторов, действу-

ющих одновременно, в том числе связанных с растительностью, в регулирование запасов почвенного углерода.

Большая часть работ сосредоточена не на пулах углерода, а на отдельных составляющих оценок запасов, в основном на содержании углерода. Также существует проблема, связанная с ограниченным количеством оценок пулов углерода почв в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-34-90137 и темы госзадания ЦЭПЛ РАН № АААА-А18-118052590019-7.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов /* Под ред. Н. В. Лукиной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.

*Анохина Н. А.* Биогенные углеводороды в почвах парковых зон города Москвы. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: МГУ, 2020. 25 с.

*Баева Ю. И., Курганова И. Н., Почикалов А. В., Кудеяров В. Н.* Физические свойства и изменение запасов углерода серых лесных почв в ходе постагрогенной эволюции (юг Мо-

сковской области) // Почвоведение. 2017. № 3. С. 345-353.

*Гераськина А. П.* Влияние дождевых червей разных морфо-экологических групп на аккумуляцию углерода в лесных почвах // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. С. 1-20.

*Демаков Ю. П., Исаев А. В., Нуреев Н. Б., Митякова И. И.* Границы и причины вариабельности запасов гумуса в почвах лесов Среднего Поволжья // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2018. № 3. С. 30-49.

- Дымов А. А. Почвы послерубочных, постпирогенных и постагрогенных лесных экосистем северо-востока европейской части России. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: МГУ, 2018. 46 с.
- Ершов В. В. Мониторинг состава атмосферы и почвенных вод в лесных экосистемах: основные этапы и перспективы // Вопросы лесной науки. 2021. Т. 4. № 1. С. 1–34.
- Ершов В. В., Лукина Н. В., Орлова М. А., Исаева Л. Г., Смирнов В. Э., Горбачева Т. Т. Оценка динамики состава почвенных вод северотаежных лесов при снижении аэротехногенного загрязнения выбросами медно-никелевого комбината // Сибирский экологический журнал. 2019. Т. 26. № 1. С. 119–132
- Зонн С. В. Горно-лесные почвы северо-западного Кавказа. Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 55–145.
- Иванова Е. А. Формирование и разложение древесного опада в лесных экосистемах в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении // Вопросы лесной науки. 2021. Т. 4. № 3. С. 1–52.
- Казимиров Н. И. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука. 1977. 301 с.
- Караванова Е. И. Водорастворимые органические вещества: фракционный состав и возможности их сорбции твердой фазой лесных почв (обзор литературы) // Почвоведение. 2013. № 8. С. 924–924.
- Караванова Е. И., Золовкина Д. Ф., Степанов А. А. Взаимодействие водорастворимых органических веществ хвойной подстилки с минералами и горизонтами подзолистой почвы и подзолов // Почвоведение. 2020. № 9. С. 1071–1084.
- Карелин Д. В., Почикалов А. В., Замолодчиков Д. Г. Эффект усиления эмиссии CO<sub>2</sub> в окнах распада лесов Валдая // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2017. № 2. С. 60–68.
- Карпачевский Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во моск. ун-та. 1977. 312 с.
- Ковалев И. В., Ковалева Н. О. Пул лигниновых фенолов в почвах лесных экосистем // Лесоведение. 2016. № 2. С. 148–160.
- Козут Б. М., Семенов В. М. Оценка насыщенности почвы органическим углеродом // Бюллетень Почвенного института им. В. В. Докучаева. 2020. № 103–124.
- Кузнецова А. И., Лукина Н. В., Горнов А. В., Горнова М. В., Тихонова Е. В., Смирнов В. Э., Данилова М. А., Тебенькова Д. Н., Браславская Т. Ю., Кузнецов В. А., Ткаченко Ю. Н., Генцова Н. В. Запасы углерода в пес-

- чаных почвах сосновых лесов на западе России // Почвоведение. 2020. № 8. С. 959–969.
- Кузнецова А. И., Лукина Н. В., Тихонова Е. В., Горнов А. В., Горнова М. В., Смирнов В. Э., Гераськина А. П., Шевченко Н. Е., Тебенькова Д. Н., Чумаченко С. И. Аккумуляция углерода в песчаных и суглинистых почвах равнинных хвойно-широколиственных лесов в ходе восстановительных сукцессий // Почвоведение. 2019. № 7. С. 803–816.
- Лукина Н. В., Ершов В. В., Горбачева Т. Т., Орлова М. А. (Данилова М. А.), Исаева Л. Г., Тебенькова Д. Н. Оценка состава почвенных вод северо-таежных хвойных лесов фоновых территорий индустриально развитого региона // Почвоведение. 2018. № 3. С. 284–296.
- Никонов В. В. Запасы и состав подстилок вторичных сосняков на северном пределе произрастания // Почвоведение. 1986. № 6. С. 79–88.
- Орлова М. А., Лукина Н. В., Смирнов В. Э., Артемкина Н. А. Влияние ели на кислотность и содержание элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных // Почвоведение. 2016. № 11. С. 1355–1367.
- Подвезенная М. А., Рыжова И. М. Зависимость вариабельности запасов углерода в почве от пространственной структуры растительного покрова лесных биогеоценозов // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2010. № 4. С. 3–9.
- Припутина И. В., Фролова Г. Г., Шанин В. Н., Мякшина Т. Н., Грабарник П. Я. Распределение органического вещества и азота в дерново-подбурах Приокско-Террасного заповедника и его связь со структурой лесных фитоценозов // Почвоведение. 2020. № 8. С. 921–933.
- Распоряжение Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 30 июня 2017 г. № 20-р «О методических указаниях по количественному определению объема поглощения парниковых газов» URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/71612096/> (дата обращения 01.07.2021).
- Редько Г. И. Линдуловская лиственничная роща: учебное пособие. Л.: ЛТА. 1984. 96 с.
- Семенов В. М., Иванникова Л. А., Тулина А. С. Стабилизация органического вещества в почве // Агрохимия. 2009. № 10. С. 77–96.
- Семенов В. М., Козут Б. М., Степанов А. Л., Мамонтов А. Г. Почвенное органическое вещество. М. ГЕОС, 2015. 233 с.
- Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. Глава 1. М.: Наука, 1980. С. 8–15.

- Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) // Лесоведение и лесоводство. Т. 1. Москва: ВИНТИ, 1975. С. 9–190.
- Чернова О. В., Рыжова И. М., Подвезенная М. А. Оценка запасов органического углерода лесных почв в региональном масштабе // Почвоведение. 2020. № 3. С. 340–350.
- Честных О. В., Грабовский В. И., Молодчиков Д. Г. Углерод почв лесных районов Европейско-Уральской части России // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. С. 1–15.
- Честных О. В., Лыжин В. А., Кокшарова А. В. Запасы углерода в подстилках лесов России // Лесоведение. 2007. № 6. С. 114–121.
- Шаблій И. В. Формирование дубово-сосновых насаждений в условиях свежих судубрав Южной части Полесья и Северной лесостепи. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Киев: Укр. с.-х. акад., 1990. 25 с.
- Щепашенко Д. Г., Мухортова Л. В., Швиденко А. З., Ведрова Э. Ф. Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2013. № 2. С. 123–123.
- Albrektson A. Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* L. in Sweden, in relation to site quality, stand age and latitude // Scandinavian Journal of Forest Research. 1988. Vol. 3. No. 1–4. P. 333–342.
- Alvarez R., Lavado R. S. Climate, organic matter and clay content relationships in the Pampa and Chaco soils, Argentina // Geoderma. 1998. Vol. 83. No. 1–2. P. 127–141.
- Amelung W., Zhang X., Flach K. W., Zech W. Amino sugars in native grassland soils along a climosequence in North America // Soil Science Society of America Journal. 1999. Vol. 63. No. 1. P. 86–92.
- Amundson R. The carbon budget in soils // Annual Review of Earth and Planetary Sciences. 2001. Vol. 29. No. 1. P. 535–562.
- Angst G., John S., Mueller C. W., Kögel-Knabner I., Rethemeyer J. Tracing the sources and spatial distribution of organic carbon in subsoils using a multi-biomarker approach // Scientific reports. 2016. Vol. 6. No. 1. P. 1–12.
- Angst G., Messinger J., Greiner M., Häusler W., Hertel D., Kirfel K., Mueller C. W. Soil organic carbon stocks in topsoil and subsoil controlled by parent material, carbon input in the rhizosphere, and microbial-derived compounds // Soil Biology and Biochemistry. 2018. Vol. 122. P. 19–30.
- Angst G., Mueller K. E., Kögel-Knabner I., Freeman K. H., Mueller C. W. Aggregation controls the stability of lignin and lipids in clay-sized particulate and mineral associated organic matter // Biogeochemistry. 2017a. Vol. 132. No. 3. P. 307–324.

- Angst Š., Mueller C. W., Cajthaml T., Angst G., Lhotáková Z., Bartuška M., ... & Frouz J. Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter // *Geoderma*. 2017b. Vol. 289. P. 29–35.
- Angst G., Mueller K. E., Nierop K. G., Simpson M. J. Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter // *Soil Biology and Biochemistry*. 2021. Vol. 156. No. 1–3. P. 108–189.
- Badgery W. B., Simmons A. T., Murphy B. M., Rawson A., Andersson K. O., Loneragan V. E., van de Ven R. Relationship between environmental and land-use variables on soil carbon levels at the regional scale in central New South Wales, Australia // *Soil Research*. 2013. Vol. 51. No. 8. P. 645–656.
- Bakhmet O. N. Carbon deposits in soils of pine and spruce forests of Karelia // *Contemporary Problems of Ecology*. 2018. Vol. 11. No. 7. P. 697–703.
- Bakhshandeh-Navroud B., Abrari Vajari K., Pilehvar B., Kooch Y. The interactions between tree-herb layer diversity and soil properties in the oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) stands in Hyrcanian forest // *Environ Monit Assess*. 2018. Vol. 190. P. 425.
- Bardgett R. *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Oxford university press, 2005. 256 p.
- Baritz R., Seufert G., Montanarella L., Van Ranst E. Carbon concentrations and stocks in forest soils of Europe // *Forest Ecology and Management*. 2010. Vol. 260. No. 3. P. 262–277.
- Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils // *Forest ecology and Management*. 2000. Vol. 133. No. 1–2. pp. 13–22.
- Berg B., Berg M. P., Bottner P., Box E., Breymeyer A., De Anta R. C., ... & de Santo A. V. Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality // *Biogeochemistry*. 1993. Vol. 20. No. 3. P. 127–159.
- Berg B., McClaugherty C. *Plant Litter*. 4th ed. Switzerland, Cham: Springer, 2020. 332 p.
- Blume H.-P., Fleige H., Horn R., Kandeler E., Kogel-Knabner I., Kretzschmar R., Stahr K., Wilke B.-M. *Soil Science*, first ed. Berlin Heidelberg: Springer, 2015. 630 p.
- Brassard B. W., Chen H. Y., Bergeron Y., Paré D. Differences in fine root productivity between mixed- and single-species stands // *Functional Ecology*. 2011. Vol. 25. No. 1. P. 238–246.
- Brassard B. W., Chen H. Y., Cavard X., Laganrière J., Reich P. B., Bergeron Y., Yuan Z. Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling // *Journal of Ecology*. 2013. Vol. 101. No. 1. P. 210–219.

- Bruckman D., Campbell D. R.* Pollination of a native plant changes with distance and density of invasive plants in a simulated biological invasion // *American journal of botany*. 2016. Vol. 103. No. 8. P. 1458–1465.
- Brussaard L.* Biodiversity and ecosystem functioning in soil // *Ambio*. 1997. P. 563–570.
- Bull I. D., van Bergen P. F., Nott C. J., Poulton P. R., Evershed R. P.* Organic geochemical studies of soils from the Rothamsted classical experiments – V. The fate of lipids in different long-term experiments // *Organic geochemistry*. 2000. Vol. 31. No. 5. P. 389–408.
- Burke I. C., Yonker C. M., Parton W. J., Cole C. V., Flach K., Schimel D. S.* Texture, climate, and cultivation effects on soil organic matter content in US grassland soils // *Soil science society of America journal*. 1989. Vol. 53. No. 3. P. 800–805.
- Cadisch G., Giller K. E.* Driven by nature-plant litter quality and decomposition. Wallingford, Oxon, UK: CAB International, 1997. 409 p.
- Callesen I., Liski J., Raulund-Rasmussen K., Olsson M. T., Tau-Strand L., Vesterdal L., Westman C. J.* Soil carbon stores in Nordic well-drained forest soils – Relationships with climate and texture class // *Global change biology*. 2003. Vol. 9. No. 3. P. 358–370.
- Canessa R., van den Brink L., Saldaña A., Rios R. S., Hättenschwiler S., Mueller C. W., ... & Bader M. Y.* Relative effects of climate and litter traits on decomposition change with time, climate and trait variability // *Journal of Ecology*. 2021. Vol. 109. No. 1. P. 447–458.
- Carreiro M. M., Sinsabaugh R. L., Repert D. A., Parkhurst D. F.* Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition // *Ecology*. 2000. Vol. 81. No. 9. P. 2359–2365.
- Carrington E. M., Hernes P. J., Dyda R. Y., Plante A. F., Six J.* Biochemical changes across a carbon saturation gradient: lignin, cutin, and suberin decomposition and stabilization in fractionated carbon pools // *Soil Biology and Biochemistry*. 2012. Vol. 47. P. 179–190.
- Castellano M. J., Mueller K. E., Olk D. C., Sawyer J. E., Six J.* Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept // *Global change biology*. 2015. Vol. 21. No. 9. P. 3200–3209.
- Chen H. Y. H., Brant A. N., Seedre M., Brassard B. W., Taylor A. R.* The contribution of litterfall to net primary production during secondary succession in the boreal forest // *Ecosystems*. 2017. Vol. 20. No. 4. P. 830–844.
- Clemente J. S., Simpson M. J.* Physical protection of lignin by organic matter and clay minerals from chemical oxidation // *Organic geochemistry*. 2013. Vol. 58. P. 1–12.
- Córdova S. C., Olk D. C., Dietzel R. N., Mueller K. E., Archontoulis S. V., Castella-*

- no M. J.* Plant litter quality affects the accumulation rate, composition, and stability of mineral-associated soil organic matter // *Soil Biology and Biochemistry*. 2018. Vol. 125. P. 115–124.
- Cornwell W. K., Cornelissen J. H., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V. T., Godoy O., Queded H. M.* Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide // *Ecology Letters*. 2008. Vol. 11. No. 10. P. 1065–1071.
- Cotrufo M. F., Wallenstein M. D., Boot C. M., Deneff K., Paul E.* The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? // *Global change biology*. 2013. Vol. 19. No. 4. P. 988–995.
- Cusack D. F., Chou W. W., Yang W. H., Harmon M. E., Silver W. L., L. Team.* Controls on long-term root and leaf litter decomposition in neotropical forests // *Global Change Biology*. 2009. Vol. 15. No. 5. P. 1339–1355.
- Dawud S. M., Raulund-Rasmussen K., Domisch T., Finér L., Jaroszewicz B., Vesterdal L.* Is tree species diversity or species identity the more important driver of soil carbon stocks, C/N ratio, and pH? // *Ecosystems*. 2016. Vol. 19. No. 4. P. 645–660.
- De Brogniez D., Ballabio C., van Wese-mael B., Jones R. J., Stevens A., Mon-tanarella L.* Topsoil organic carbon map of Europe [in:] *Soil Carbon*. Cham: Springer, 2014. P. 393–405.
- De Wit H. A., Kvindesland S.* Carbon stocks in Norwegian forest soils and effects of forest management on carbon storage. Norsk institutt for skogforskning, 1999. 50 p.
- Diaz S., Grime J. P., Harris J., McPherson E.* Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide // *Nature*. 1993. Vol. 364. No. 6438. P. 616–617.
- Dijkstra F. A., Cheng W.* Interactions between soil and tree roots accelerate long-term soil carbon decomposition // *Ecology Letters*. 2007. Vol. 10. No. 11. P. 1046–1053.
- Dijkstra F. A., Fitzhugh R. D.* Aluminum solubility and mobility in relation to organic carbon in surface soils affected by six tree species of the northeastern United States // *Geoderma*. 2003. Vol. 114. No. 1–2. P. 33–47.
- Dungait J. A. J., Hopkins D. W., Gregory A. S., Whitmore A. P.* Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance // *Global Change Biology*. 2012. Vol. 18. No. 6. P. 1781–1796.
- Dyer M. L., Meentemeyer V., Berg B.* Apparent controls of mass loss rate of leaf litter on a regional scale: litter quality vs. climate // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1990. Vol. 5. No. 1–4. P. 311–323.

- Feng X., Simpson A. J., Simpson M. J.* Chemical and mineralogical controls on humic acid sorption to clay mineral surfaces // *Organic Geochemistry*. 2005. Vol. 36. P. 1553–1566.
- Feng X., Simpson M. J.* The distribution and degradation of biomarkers in Alberta grassland soil profiles // *Organic Geochemistry*. 2007. Vol. 38. No. 9. P. 1558–1570.
- Finzi A. C., Van Breemen N., Canham C. D.* Canopy tree–soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen // *Ecological applications*. 1998. Vol. 8. No. 2. P. 440–446.
- Fox O., Vetter S., Ekschmitt K., Wolters V.* Soil fauna modifies the recalcitrance-persistence relationship of soil carbon pools // *Soil Biology and Biochemistry*. 2006. Vol. 38. No. 6. P. 1353–1363.
- Framstad E., de Wit H., Mäkipää R., Larjawaara M., Vesterdal L., Karlton E.* Biodiversity, carbon storage and dynamics of old northern forest. Copenhagen: Nordic Council of Ministers, 2013. 130 p.
- Fröberg M., Hansson K., Kleja D. B., Alavi Gh.* Dissolved organic carbon and nitrogen leaching from Scots pine, Norway spruce and silver birch stands in southern Sweden // *Forest ecology and management*. 2011. Vol. 262. No. 9. P. 1742–1747.
- Frouz J.* Effects of soil macro- and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization // *Geoderma*. 2018. Vol. 332. P. 161–172.
- Frouz J., Livečková M., Albrechtová J., Chroňáková A., Cajthaml T., Pižl V., Háněl L., Starý J., Baldrian P., Lhotáková Z.* Is the effect of trees on soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites // *Forest Ecology and Management*. 2013. Vol. 309. P. 87–95.
- Gentile R., Vanlauwe B., Six J.* Litter quality impacts short- but not long-term soil carbon dynamics in soil aggregate fractions // *Ecological Applications*. 2011. Vol. 21. No. 3. P. 695–703.
- Gielen B., Neiryneck J., Luysaert S., Janssens I. A.* The importance of dissolved organic carbon fluxes for the carbon balance of a temperate Scots pine forest // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2011. Vol. 151. No. 3. P. 270–278.
- Gill R. A., Jackson R. B.* Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems // *The New Phytologist*. 2000. Vol. 147. No. 1. P. 13–31.
- Gleixner G.* Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies // *Ecological Research*. 2013. Vol. 28. No. 5. P. 683–695.
- Gmach M. R., Kaiser K., Cherubin M. R., Cerri C. E. P., Lisboa I. P., Vasconcelos A. L. S., Siqueira-Neto M.* Soil dissolved organic carbon responses to sugarcane straw removal // *Soil Use*

- and Management. 2020. Vol. 37. No. 1. P. 126–137.
- Gower S. T., Son Y. Differences in soil and leaf litterfall nitrogen dynamics for five forest plantations // Soil Science Society of America Journal. 1992. Vol. 56. No. 6. P. 1959–1966.
- Grandy A. S., Neff J. C. Molecular C dynamics downstream: the biochemical decomposition sequence and its impact on soil organic matter structure and function // Science of the Total Environment. 2008. Vol. 404. No. 2–3. P. 297–307.
- Gray J. M., Bishop T. F. A., Smith P. L. Digital mapping of pre-European soil carbon stocks and decline since clearing over New South Wales, Australia // Soil Research. 2016. Vol. 54. No. 1. P. 49–63.
- Gunina A., Kuzyakov Y. Sugars in soil and sweets for microorganisms: Review of origin, content, composition and fate // Soil Biology and Biochemistry. 2015. Vol. 90. P. 87–100.
- Gunina A., Ryzhova I., Dorodnikov M., Kuzyakov Y. Effect of plant communities on aggregate composition and organic matter stabilisation in young soils // Plant and Soil. 2015. Vol. 387. No. 1. P. 265–275.
- Hagedorn F., Spinnler D., Siegwolf R. Increased N deposition retards mineralization of old soil organic matter // Soil Biology and Biochemistry. 2003. Vol. 35. No. 12. P. 1683–1692.
- Hagen-Thorn A., Callesen I., Armolaitis K., Nihlgård B. The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land // Forest ecology and management. 2004. Vol. 195. No. 3. P. 373–384.
- Heim A., Frey B. Early stage litter decomposition rates for Swiss forests // Biogeochemistry. 2004. Vol. 70. No. 3. P. 299–313.
- Hilli S. Significance of litter production of forest stands and ground vegetation in the formation of organic matter and storage of carbon in boreal coniferous forests [in:] Forest condition monitoring in Finland – National report (Eds. P. Merilä, S. Jortikka). The Finnish Forest Research Institute, 2013. URL: <https://clck.ru/agP2L> (November 21, 2021).
- Hobbie S. E. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra // Ecological monographs. 1996. Vol. 66. No. 4. P. 503–522.
- Hobley E., Wilson B., Wilkie A., Gray J., Koen T. Drivers of soil organic carbon storage and vertical distribution in Eastern Australia // Plant and Soil. 2015. Vol. 390. No. 1. P. 111–127.
- Huang W., Gonzalez G., Zou X. Earthworm abundance and functional group diversity regulate plant litter decay and soil organic carbon level: A global meta-analysis // Applied Soil Ecology. 2020. Vol. 150. P. 1–15.

- Huang Y., Ma Y., Zhao K., Niklaus P. A., Schmid B., He J. S. Positive effects of tree species diversity on litterfall quantity and quality along a secondary successional chronosequence in a subtropical forest // *Journal of Plant Ecology*. 2017. Vol. 10. No. 1. P. 28–35.
- Jandl G., Leinweber P., Schulten H. R., Ekschmitt K. Contribution of primary organic matter to the fatty acid pool in agricultural soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 2005. Vol. 37. No. 6. P. 1033–1041.
- Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Byrne K. A. How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? // *Geoderma*. 2007. Vol. 137. No. 3–4. P. 253–268.
- Jobbagy E. G., Jackson R. B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation // *Ecological applications*. 2000. Vol. 10. No. 2. P. 423–436.
- Joly F. X., Milcu A., Scherer-Lorenzen M., Jean L. K., Bussotti F., Dawud S. M., ... & Hättenschwiler S. Tree species diversity affects decomposition through modified micro-environmental conditions across European forests // *New Phytologist*. 2017. Vol. 214. No. 3. P. 1281–1293.
- Kaiser K., Guggenberger G., Haumaier L. Changes in dissolved lignin-derived phenols, neutral sugars, uronic acids, and amino sugars with depth in forested Haplic Arenosols and Rendzic Leptosols // *Biogeochemistry*. 2004. Vol. 70. No. 1. P. 135–151.
- Kaiser K., Zech W. Dissolved organic matter sorption by mineral constituents of subsoil clay fractions // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2000. Vol. 163. No. 5. P. 531–535.
- Kalbitz K., Solinger S., Park J. H., Michalzik B., Matzner E. Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review // *Soil science*. 2000. Vol. 165. No. 4. P. 277–304.
- Kalbitz K., Kaiser K., Bargholz J., Dardenne P. Lignin degradation controls the production of dissolved organic matter in decomposing foliar litter // *European Journal of Soil Science*. 2006. Vol. 57. No. 4. P. 504–516.
- Kalbitz K., Kaiser K. Contribution of dissolved organic matter to carbon storage in forest mineral soils // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2008. Vol. 171. pp. 52–60.
- Kiem R., Kögel-Knabner I. Contribution of lignin and polysaccharides to the refractory carbon pool in C-depleted arable soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 2003. Vol. 35. No. 1. P. 101–118.
- Knorr M., Frey S. D., Curtis P. S. Nitrogen additions and litter decomposition: A meta-analysis // *Ecology*. 2005. Vol. 86. No. 12. P. 3252–3257.
- Krishna M. P., Mohan M. Litter decomposition Pine forest ecosystems: a re-

- view // *Energy, Ecology and Environment*. 2017. Vol. 2. No. 4. P. 236–249.
- Kuznetsova A. I., Geraskina A. P., Lukina N. V., Smirnov V. E., Tikhonova E. V., Shevchenko N. E., Gornov A. V., Ruchinskaya E. V., Tebenkova D. N.* Linking Vegetation, Soil Carbon Stocks, and Earthworms in Upland Coniferous–Broadleaf Forests // *Forests*. 2021. Vol. 12. Article 1179.
- Kuzyakov Y., Domanski G.* Carbon input by plants into the soil. Review // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2000. Vol. 163. No. 4. P. 421–431.
- Laganiere J., Paré D., Bergeron Y., Chen H. Y., Brassard B. W., Cavard X.* Stability of soil carbon stocks varies with forest composition in the Canadian boreal biome // *Ecosystems*. 2013. Vol. 16. No. 5. P. 852–865.
- Lal R., Lorenz K.* Carbon sequestration in temperate forests [in:] *Recarbonization of the Biosphere*. Dordrecht: Springer, 2012. P. 187–201.
- Langenbruch C., Helfrich M., Flessa H.* Effects of beech (*Fagus sylvatica*), ash (*Fraxinus excelsior*) and lime (*Tilia spec.*) on soil chemical properties in a mixed deciduous forest // *Plant and Soil*. 2012. Vol. 352. No. 1. P. 389–403.
- Lauenroth W. K., Gill R.* Turnover of root systems [in:] *Root ecology*. Berlin: Springer, 2003. P. 61–89.
- Lei P., Scherer-Lorenzen M., Bauhus J.* The effect of tree species diversity on fine-root production in a young temperate forest // *Oecologia*. 2012. Vol. 169. No. 4. P. 1105–1115.
- Leskinen P., Lindner M., Verkerk P. J., Nabuurs G. J., Van Brusselen J., Kulikova E., Hassegawa M., Lerink B.* Russian forests and climate change. What Science Can Tell Us 11. Finland, Joensuu: European Forest Institute, 2020. URL: <https://doi.org/10.36333/wsctu11> (November 21, 2021).
- Liang C., Schimel J. P., Jastrow J. D.* The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage // *Nature microbiology*. 2017. Vol. 2. No. 8. pp. 1–6.
- Lovett G. M., Weathers K. C., Arthur M. A., Schultz J. C.* Nitrogen cycling in a northern hardwood forest: do species matter? // *Biogeochemistry*. 2004. Vol. 67. No. 3. P. 289–308.
- Ludwig M., Achtenhagen J., Miltner A., Eckhardt K. U., Leinweber P., Emmertling C., Thiele-Bruhn S.* Microbial contribution to SOM quantity and quality in density fractions of temperate arable soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 2015. Vol. 81. P. 311–322.
- Lukina N., Kuznetsova A., Tikhonova E., Smirnov V., Danilova M., Gornov A., Bakhmet O., Kryshen A., Tebenkova D., Shashkov M., Knyazeva S.* Linking Forest Vegetation and Soil Carbon Stock in Northwestern Russia // *Forests*. 2020. Vol. 11. No. 9. Article 979.
- Lukina N. V., Tikhonova E. V., Orlova M. A., Bakhmet O. N., Kryshen A. M., Tebenkova D. N., Kuznetsova A. I., Smirnov V. E., Braslavskaya T. Y., Gornov A. V., Shash-*

- kov M. P., Isaeva L. G., Zukert N. V. Associations between forest vegetation and the fertility of soil organic horizons in northwestern Russia // *Forest ecosystems*. 2019. Vol. 6. No. 1. Article 34.
- Lützow M. V., Kogel-Knabner I., Ekschmitt K., Matzner E., Guggenberger G., Marschner B., Flessa H. Stabilization of Organic Matter in Temperate Soils: Mechanisms and Their Relevance under Different Soil Conditions – a Review // *Eurasian Journal of Soil Science*. 2006. Vol. 57. No. 4. P. 426–445.
- Marschner B., Brodowski S., Dreves A., Gleixner G., Gude A., Grootes P. M., ... & Wiesenberg G. L. How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils? // *Journal of plant nutrition and soil science*. 2008. Vol. 171. No. 1. P. 91–110.
- Mayer M., Prescott C. E., Abaker W. E., Augusto L., Cécillon L., Ferreira G. W., Vesterdal L. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis // *Forest Ecology and Management*. 2020. Vol. 466. P. 118–127.
- Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates // *Ecology*. 1978. Vol. 59. No. 3. P. 465–472.
- Melillo J. M., Aber J. D., Muratore J. F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics // *Ecology*. 1982. Vol. 63. No. 3. P. 621–626.
- Mikutta R., Turner S., Schippers A., Gentsch N., Meyer-Stüve S., Condron L. M., Guggenberger G. Microbial and abiotic controls on mineral-associated organic matter in soil profiles along an ecosystem gradient // *Scientific reports*. 2019. Vol. 9. No. 1. P. 1–9.
- Misir M., Misir N., Erkut S. Estimations of total ecosystem biomass and carbon storage for fir (*Abies nordmanniana* S. subsp. *bornmülleriana* (Mattf.)) forests (Western Black Sea Region) // *Kastamonu University Journal of Forestry Faculty*. 2012. Vol. 12. No. 3. P. 60–64.
- Neff J. C., Townsend A. R., Gleixner G., Lehman S. J., Turnbull J., Bowman W. D. Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon // *Nature*. 2002. Vol. 419. No. 6910. P. 915–917.
- Neiryneck J., Mirtcheva S., Sioen G., Lust N. Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy topsoil // *Forest Ecology and Management*. 2000. Vol. 133. No. 3. P. 275–286.
- Ni X., Yang W., Tan B., He J., Xu L., Li H., Wu F. Accelerated foliar litter humification in forest gaps: dual feedbacks of carbon sequestration during winter and the growing season in

- an alpine forest // *Geoderma*. 2015. Vol. 241. P. 136–144.
- Nierop K. G. J.* Origin of aliphatic compounds in a forest soil // *Organic geochemistry*. 1998. Vol. 29. No. 4. P. 1009–1016.
- Nierop K. G. J., Preston C. M., Verstraten J. M.* Linking the B ring hydroxylation pattern of condensed tannins to C, N and P mineralization. A case study using four tannins // *Soil Biology and Biochemistry*. 2006. Vol. 38. No. 9. P. 2794–2802.
- Nohrstedt H. Ö.* Soil water chemistry as affected by liming and im fertilization at two Swedish coniferous forest sites // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1992. Vol. 7. No. 1–4. P. 143–153.
- Oostra S., Majdi H., Olsson M.* Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2006. Vol. 21. No. 5. P. 364–371.
- Patoine G., Thakur M. P., Friese J., Nock C., Hömig L., Haase J., Scherer-Lorenzen M., Eisenhauer N.* Plant litter functional diversity effects on litter mass loss depend on the macro-detritivore community // *Pedobiologia*. 2017. Vol. 65. P. 29–42.
- Paul K. I., Polglase P. J., Nyakuengama J. G., Khanna P. K.* Change in soil carbon following afforestation // *Forest ecology and management*. 2002. Vol. 168. No. 1–3. P. 241–257.
- Penne C., Ahrends B., Deurer M., Böttcher J.* The impact of the canopy structure on the spatial variability in forest floor carbon stocks // *Geoderma*. 2010. Vol. 158. No. 3–4. P. 282–297.
- Perez-Harguindeguy N., Díaz S., Cornelissen J. H., Vendramini F., Cabido M., Castellanos A.* Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina // *Plant and soil*. 2000. Vol. 218. No. 1. P. 21–30.
- Polyakova O., Billor N.* Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands // *Forest Ecology and Management*. 2007. Vol. 253. No. 1–3. P. 11–18.
- Ponti F., Minotta G., Cantoni L., Bagnaresi U.* Fine root dynamics of pedunculate oak and narrow-leaved ash in a mixed-hardwood plantation in clay soils // *Plant and Soil*. 2004. Vol. 259. No. 1. P. 39–49.
- Post W. M., Emanuel W. R., Zinke P. J., Stangenberger A. G.* Soil carbon pools and world life zones // *Nature*. 1982. Vol. 298. No. 5870. P. 156–159.
- Prescott C. E.* Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? // *Biogeochemistry*. 2010. Vol. 101. No. 1. P. 133–149.
- Prescott C. E., Zabek L. M., Staley C. L., Kabzems R.* Decomposition of broad-leaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of lit-

- ter type, forest type, and litter mixtures // *Canadian Journal of Forest Research*. 2000. Vol. 30. P. 1742–1750.
- Puhe J.* Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – a review // *Forest ecology and management*. 2003. Vol. 175. No. 1–3. P. 253–273.
- Quenea K., Derenne S., Largeau C., Rumpel C., Mariotti A.* Variation in lipid relative abundance and composition among different particle size fractions of a forest soil // *Organic Geochemistry*. 2004. Vol. 35. No. 11–12. P. 1355–1370.
- Rasse D. P., Rumpel C., Dignac M. F.* Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation // *Plant and soil*. 2005. Vol. 269. No. 1. P. 341–356.
- Reich P. B., Oleksyn J., Modrzyński J., Mrozinski P., Hobbie S. E., Eissenstat D. M., ... & Tjoelker M. G.* Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species // *Ecology letters*. 2005. Vol. 8. No. 8. P. 811–818.
- Sariyildiz T., Anderson J. M.* Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types // *Forest Ecology and Management*. 2005. Vol. 210. No. 1–3. P. 303–319.
- Schulp C. J. E., Nabuurs G. J., Verburg P. H., de Waal R. W.* Effect of tree species on carbon stocks in forest floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories // *Forest ecology and management*. 2008. Vol. 256. No. 3. pp. 482–490.
- Shanin V., Komarov A., Mäkipää R.* Tree species composition affects productivity and carbon dynamics of different site types in boreal forests // *European Journal of Forest Research*. 2014. Vol. 133. pp. 273–286.
- Silver W. L., Miya R. K.* Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects // *Oecologia*. 2001. Vol. 129. No. 3. P. 407–419.
- Simon J., Dörken V. M., L.-M.-Arnold A., Adamczyk B.* Environmental conditions and species identity drive metabolite levels in green leaves and leaf litter of 14 temperate woody species // *Forests*. 2018. Vol. 9. No. 12. Article 775.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K.* A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics // *Soil and tillage research*. 2004. Vol. 79. No. 1. P. 7–31.
- Six J., Conant R. T., Paul E. A., Paustian K.* Stabilization mechanisms of soil organic matter: implications for C-saturation of soils // *Plant and soil*. 2002. Vol. 241. No. 2. P. 155–176.
- Smolander A., Kitunen V.* Soil microbial activities and characteristics of dis-

- solved organic C and N in relation to tree species // *Soil Biology and Biochemistry*. 2002. Vol. 34. No. 5. P. 651–660.
- Soares M., Rousk J. Microbial growth and carbon use efficiency in soil: links to fungal-bacterial dominance, SOC-quality and stoichiometry // *Soil Biology and Biochemistry*. 2019. Vol. 131. P. 195–205.
- Sokol N. W., Bradford M. A. Microbial formation of stable soil carbon is more efficient from belowground than aboveground input // *Nature Geoscience*. 2019. Vol. 12. No. 1. P. 46–53.
- Spielvogel S., Prietzel J., Leide J., Riedel M., Zemke J., Kögel-Knabner I. Distribution of cutin and suberin biomarkers under forest trees with different root systems // *Plant and soil*. 2014. Vol. 381. No. 1. P. 95–110.
- State of Finland's Forests 2012 Criterion 1 Forest resources. Carbon stock on forest land (1.4). URL: <http://www.metla.fi/metinfo/sustainability/c1-carbon-stock.htm> (July 7, 2021)
- Stendahl J., Johansson M. B., Eriksson E., Nilsson Å., Langvall O. Soil organic carbon in Swedish spruce and pine forests – differences in stock levels and regional patterns // *Silva Fennica*. 2010. Vol. 44. No. 1. P. 5–21.
- Swanston C. Homann P. S., Caldwell B. A., Myrold D. D., Ganio L., Sollins P. Long-term effects of elevated nitrogen on forest soil organic matter stability // *Biogeochemistry*. 2004. Vol. 70. No. 2. P. 229–252.
- Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M., Anderson J. M. Decomposition in terrestrial ecosystems. Vol. 5. Berkeley: Univ. of California Press. 1979. 372 p.
- Thevenot M., Dignac M. F., Rumpel C. Fate of lignins in soils: a review // *Soil Biology and Biochemistry*. 2010. Vol. 42. No. 8. P. 1200–1211.
- Totsche K. U., Amelung W., Gerzabek M. H., Guggenberger G., Klumpp E., Knief C., Lehdorff E., Mikutta R., Peth S., Prechtel A., Ray N., Kogel-Knabner I. Microaggregates in soils // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2018. Vol. 181. No. 1. P. 1–33.
- Vesterdal L., Clarke N., Sigurdsson B. D., Gundersen P. Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? // *Forest Ecology and Management*. 2013. Vol. 309. P. 4–18.
- Vesterdal L., Schmidt I. K., Callesen I., Nilsson L. O., Gundersen P. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species // *Forest Ecology and Management*. 2008. Vol. 255. No. 1. P. 35–48.
- Rossel V. R. A., Webster R., Bui E. N., Baldock J. A. Baseline map of organic carbon in Australian soil to support national carbon accounting and monitoring under climate change // *Global Change Biology*. 2014. Vol. 20. No. 9. P. 2953–2970.

- Wardle D. A., Nilsson M. C., Zackrisson O., Gallet C. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest // *Soil Biology and Biochemistry*. 2003. Vol. 35. P. 827–835.
- Wiesmeier M., Urbanski L., Hobbey E., Lang B., von Luetzow M., Marin-Spiotta E., Wesemael van B., Rabot E., Ließ M., Garcia-Franco N., Wollschläger U., VogelfIngrid H.-J., Kögel-Knabner I. Soil organic carbon storage as a key function of soils – a review of drivers and indicators at various scales // *Geoderma*. 2019. Vol. 333. P. 149–162.
- Wolters V. Invertebrate control of soil organic matter stability // *Biology and fertility of Soils*. 2000. Vol. 31. No. 1. P. 1–19.
- Xiao C., Bolton R., Pan W. L. Lignin from rice straw Kraft pulping: Effects on soil aggregation and chemical properties // *Bioresource technology*. 2007. Vol. 98. No. 7. P. 1482–1488.
- Zhang D. Hui D., Luo Y., Zhou G. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors // *Journal of Plant Ecology*. 2008. Vol. 1. No. 2. P. 85–93.
- Zheng L. T., Chen H. Y. H., Yan E. R. Tree species diversity promotes litterfall productivity through crown complementarity in subtropical forests // *Journal of Ecology*. 2019. Vol. 107. No. 4. P. 1852–1861.
- Zhou W. J., Sha L. Q., Schaefer D. A., Zhang Y. P., Song Q. H., Tan Z. H., ... & Guan H. L. Direct effects of litter decomposition on soil dissolved organic carbon and nitrogen in a tropical rainforest // *Soil Biology and Biochemistry*. 2015. Vol. 81. P. 255–258.

## REFERENCES

- Akkumuljacija ugljeroda v lesnyh pochvah i sukcesionnyj status lesov* (Carbon accumulation in forest soils and the successive status of forests), Ed. by N. V. Lukina, Moscow: Tovarihhestvo nauchnyh izdanij KMK, 2018, 232 p.
- Albrektson A., Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* L. in Sweden, in relation to site quality, stand age and latitude, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1988, Vol. 3, No 1–4, pp. 333–342.
- Alvarez R., Lavado R. S., Climate, organic matter and clay content relationships in the Pampa and Chaco soils, Argentina, *Geoderma*, 1998, Vol. 83, No 1–2, pp. 127–141.
- Amelung W., Zhang X., Flach K. W., Zech W., Amino sugars in native grassland soils along a climosequence in North America, *Soil Science Society of America Journal*, 1999, Vol. 63, No 1, pp. 86–92.
- Amundson R., The carbon budget in soils, *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2001, Vol. 29, No 1, pp. 535–562.
- Angst G., John S., Mueller C. W., Kögel-Knabner I., Rethemeyer J., Trac-

- ing the sources and spatial distribution of organic carbon in subsoils using a multi-biomarker approach, *Scientific reports*, 2016, Vol. 6, No 1, pp. 1–12.
- Angst G., Messinger J., Greiner M., Häusler W., Hertel D., Kirfel K., Mueller C. W. Soil organic carbon stocks in topsoil and subsoil controlled by parent material, carbon input in the rhizosphere, and microbial-derived compounds, *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, Vol. 122, pp. 19–30.
- Angst G., Mueller K. E., Kögel-Knabner I., Freeman K. H., Mueller C. W., Aggregation controls the stability of lignin and lipids in clay-sized particulate and mineral associated organic matter, *Biogeochemistry*, 2017, Vol. 132, No 3, pp. 307–324.
- Angst G., Mueller K. E., Nierop K. G., Simpson M. J., Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter, *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, Vol. 156, No 1–3, pp. 108–189.
- Angst Š., Mueller C. W., Cajthaml T., Angst G., Lhotáková Z., Bartuška M., ... & Frouz J., Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter, *Geoderma*, 2017, Vol. 289, pp. 29–35.
- Anohina N. A., *Biogennye uglevodorody v pochvah parkovyh zon goroda Moskvy.* Avtoref. diss. kand. biol. nauk (Biogenic hydrocarbons in the soils of park zones of the city of Moscow. Abstract of candidate's thesis), Moscow: MSU, 2020, 25 p.
- Badgery W. B., Simmons A. T., Murphy B. M., Rawson A., Andersson K. O., Lonergan V. E., van de Ven R., Relationship between environmental and land-use variables on soil carbon levels at the regional scale in central New South Wales, Australia, *Soil Research*, 2013, Vol. 51, No 8, pp. 645–656.
- Baeva Y. I., Kurganova I. N., De Gerenyu V. L., Pochikalov A. V., Kudeyarov V. N., Changes in physical properties and carbon stocks of gray forest soils in the southern part of Moscow region during postagrogenic evolution, *Eurasian soil science*, 2017, Vol. 50, No 3, pp. 327–334.
- Bakhmet O. N., Carbon deposits in soils of pine and spruce forests of Karelia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, Vol. 11, No 7, pp. 697–703.
- Bakhshandeh-Navroud B., Abrari Vajari K., Pilehvar B., Kooch Y., The interactions between tree-herb layer diversity and soil properties in the oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) stands in Hyrcanian forest, *Environ. Monit. Assess.*, 2018, Vol. 190, 425 p.
- Bardgett R., *The biology of soil: a community and ecosystem approach*, Oxford university press, 2005.
- Baritz R., Seufert G., Montanarella L., Van Ranst E., Carbon concentrations and

- stocks in forest soils of Europe, *Forest Ecology and Management*, 2010, Vol. 260, No 3, pp. 262–277.
- Berg B., Berg M. P., Bottner P., Box E., Breyer A., De Anta R. C., ... & de Santo A. V., Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality, *Biogeochemistry*, 1993, Vol. 20, No 3, pp. 127–159.
- Berg B., Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils, *Forest Ecology and Management*, 2000, Vol. 133, No 1–2, pp. 13–22.
- Berg B., McLaugherty C., *Plant Litter*. 4th ed. Cham, Switzerland: Springer, 2020. 332 p.
- Blume H.-P., Fleige H., Horn R., Kandler E., Kogel-Knabner I., Kretschmar R., Stahr K., Wilke B.-M. *Soil Science*, first ed. Springer Berlin Heidelberg, Berlin Heidelberg, 2015, 630 p.
- Brassard B. W., Chen H. Y., Bergeron Y., Paré D., Differences in fine root productivity between mixed- and single-species stands, *Functional Ecology*, 2011, Vol. 25, No. 1, pp. 238–246.
- Brassard B. W., Chen H. Y., Cavard X., Laganière J., Reich P. B., Bergeron Y., Yuan Z., Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling, *Journal of Ecology*, 2013, Vol. 101, No 1, pp. 210–219.
- Bruckman D., Campbell D. R., Pollination of a native plant changes with distance and density of invasive plants in a simulated biological invasion, *American journal of botany*, 2016, Vol. 103, No 8, pp. 1458–1465.
- Brussaard L., Biodiversity and ecosystem functioning in soil, *Ambio*, 1997, pp. 563–570.
- Bull I. D., van Bergen P. F., Nott C. J., Poulton P. R., Evershed R. P., Organic geochemical studies of soils from the Rothamsted classical experiments – V. The fate of lipids in different long-term experiments, *Organic geochemistry*, 2000, Vol. 31, No 5, pp. 389–408.
- Burke I. C., Yonker C. M., Parton W. J., Cole C. V., Flach K., Schimel D. S., Texture, climate, and cultivation effects on soil organic matter content in US grassland soils, *Soil science society of America journal*, 1989, Vol. 53, No 3, pp. 800–805.
- Cadisch G., Giller K. E., *Driven by nature-plant litter quality and decomposition*, Wallingford, Oxon, UK: CAB International, 1997, 409 p.
- Callesen I., Liski J., Raulund-Rasmussen K., Olsson M. T., Tau-Strand L., Vesterdal L., Westman C. J., Soil carbon stores in Nordic well-drained forest soils – Relationships with climate and texture class, *Global change biology*, 2003, Vol. 9, No 3, pp. 358–370.
- Canessa R., van den Brink L., Saldaña A., Rios R. S., Hättenschwiler S., Mueller C. W., ... & Bader M. Y., Relative

- effects of climate and litter traits on decomposition change with time, climate and trait variability, *Journal of Ecology*, 2021, Vol. 109, No 1, pp. 447–458.
- Carreiro M. M., Sinsabaugh R. L., Rebert D. A., Parkhurst D. F., Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition, *Ecology*, 2000, Vol. 81, No 9, pp. 2359–2365.
- Carrington E. M., Hernes P. J., Dyda R. Y., Plante A. F., Six J., Biochemical changes across a carbon saturation gradient: lignin, cutin, and suberin decomposition and stabilization in fractionated carbon pools, *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, Vol. 47, pp. 179–190.
- Castellano M. J., Mueller K. E., Olk D. C., Sawyer J. E., Six J., Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept, *Global change biology*, 2015, Vol. 21, No 9, pp. 3200–3209.
- Chen H. Y. H., Brant A. N., Seedre M., Brassard B. W., Taylor A. R., The contribution of litterfall to net primary production during secondary succession in the boreal forest, *Ecosystems*, 2017, Vol. 20, No 4, pp. 830–844.
- Chernova O. V., Ryzhova I. M., Podvezennaja M. A., Ocenka zapasov organicheskogo ugleroda lesnyh pochv v regional'nom masshtabe (Assessment of organic carbon stocks of forest soils on a regional scale), *Pochvovedenie*, 2020, No 3, pp. 340–350.
- Chestnyh O. V., Grabovskij V. I., Zamolodchikov D. G., Uglerod pochv lesnyh rajonov Evropejsko-Ural'skoj chasti Rossii (Soil carbon in forest areas of the European-Ural part of Russia), *Voprosy lesnoj nauki*, 2020, Vol. 3, No 2, pp. 1–15.
- Chestnyh O. V., Lyzhin V. A., Koksharova A. V., Zapasy ugleroda v podstilkah lesov Rossii (The Carbon Reserves in Litters of Forests in Russia), *Lesovedenie*, 2007, No 6, pp. 114–121.
- Clemente J. S., Simpson M. J., Physical protection of lignin by organic matter and clay minerals from chemical oxidation, *Organic geochemistry*, 2013, Vol. 58, pp. 1–12.
- Córdova S. C., Olk D. C., Dietzel R. N., Mueller K. E., Archontoulis S. V., Castellano M. J., Plant litter quality affects the accumulation rate, composition, and stability of mineral-associated soil organic matter, *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, Vol. 125, pp. 115–124.
- Cornwell W. K., Cornelissen J. H., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V. T., Godoy O., Quested H. M., Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide, *Ecology letters*, 2008, Vol. 11, No 10, pp. 1065–1071.
- Cotrufo M. F., Wallenstein M. D., Boot C. M., Deneff K., Paul E., The microbial effi-

- ciency-matrix stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global change biology*, 2013, Vol. 19, No 4, pp. 988–995.
- Cusack D. F., Chou W. W., Yang W. H., Harmon M. E., Silver W. L., L. Team, Controls on long-term root and leaf litter decomposition in neotropical forests, *Global Change Biology*, 2009, Vol. 15, No 5, pp. 1339–1355.
- Dawud S. M., Raulund-Rasmussen K., Domisch T., Finér L., Jaroszewicz B., Vesterdal L., Is tree species diversity or species identity the more important driver of soil carbon stocks, C/N ratio, and pH? *Ecosystems*, 2016, Vol. 19, No 4, pp. 645–660.
- De Brogniez D., Ballabio C., van Wesemael B., Jones R. J., Stevens A., Montanarella L., Topsoil organic carbon map of Europe [in:] *Soil Carbon*, Cham: Springer, 2014, pp. 393–405.
- De Wit H. A., Kvindesland S. *Carbon stocks in Norwegian forest soils and effects of forest management on carbon storage*, Norsk institutt for skogforskning, 1999, 59 p.
- Demakov Ju. P., Isaev A. V., Nureev N. B., Mitjakova I. I., Granicy i prichiny variabel'nosti zapasov gumusa v pochvah lesov Srednego Povolzh'ja (The boundaries and reasons for the variability of humus reserves in the soils of the forests of the Middle Volga region), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tehnologicheskogo universiteta. Serija: Les. Jekologija. Prirodopol'zovanie*, 2018, No 3, pp. 30–49.
- Diaz S., Grime J. P., Harris J., McPherson E., Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide, *Nature*, 1993, Vol. 364, No 6438, pp. 616–617.
- Dijkstra F. A., Cheng W., Interactions between soil and tree roots accelerate long-term soil carbon decomposition, *Ecology Letters*, 2007, Vol. 10, No 11, pp. 1046–1053.
- Dijkstra F. A., Fitzhugh R. D., Aluminum solubility and mobility in relation to organic carbon in surface soils affected by six tree species of the northeastern United States, *Geoderma*, 2003, Vol. 114, No 1–2, pp. 33–47.
- Dungait J. A. J., Hopkins D. W., Gregory A. S., Whitmore A. P., Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance, *Global Change Biology*, 2012, Vol. 18, No 6, pp. 1781–1796.
- Dyer M. L., Meentemeyer V., Berg B., Apparent controls of mass loss rate of leaf litter on a regional scale: litter quality vs. climate, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1990, Vol. 5, No 1–4, pp. 311–323.
- Dymov A. A., *Pochvy poslerubochnyh, postpirogennyh i postagrogennyh le-*

- snyh jekosistem severo-vostoka evropejskoj chasti Rossii*, Avtoref. diss. doct. biol. nauk (Soils of post-cutting, post-pyrogenic and post-agrogenic forest ecosystems in the northeast of the European part of Russia. Abstract of doctor's thesis), Moscow: MSU, 2018, 46 p.
- Ershov V. V., Lukina N. V., Orlova M. A., Isaeva L. G., Smirnov V. Je., Gorbacheva T. T., Ocenka dinamiki sostava pochvennyh vod severotaezhnyh lesov pri snizhenii ajerotehnogenogo zagrzaznenija vybrosami medno-nikelevogo kombinata, *Sibirskij jekologicheskij zhurnal*, 2019, Vol. 26, No 1, pp. 119–132.
- Ershov V. V., Monitoring sostava atmosfery i pochvennyh vod v lesnyh jekosistemah: osnovnye jetapy i perspektivy (Assessment of the dynamics of the composition of soil waters in northern taiga forests with a decrease in airborne industrial pollution by emissions from the copper-nickel plant), *Voprosy lesnoj nauki*, 2021, Vol. 4, No 1, pp 1–34.
- Feng X., Simpson A. J., Simpson M. J., Chemical and mineralogical controls on humic acid sorption to clay mineral surfaces, *Organic Geochemistry*, 2005, Vol. 36, pp. 1553–1566.
- Feng X., Simpson M. J., The distribution and degradation of biomarkers in Alberta grassland soil profiles, *Organic Geochemistry*, 2007, Vol. 38, No 9, pp. 1558–1570.
- Finzi A. C., Van Breemen N., Canham C. D., Canopy tree–soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen, *Ecological applications*, 1998, Vol. 8, No 2, pp. 440–446.
- Fox O. Vetter S., Ekschmitt K., Wolters V., Soil fauna modifies the recalcitrance-persistence relationship of soil carbon pools, *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, Vol. 38, No 6, pp. 1353–1363.
- Framstad E., de Wit H., Mäkipää R., Larjavaara M., Vesterdal L., Karlton E. *Biodiversity, carbon storage and dynamics of old northern forest*, Copenhagen: Nordic Council of Ministers, 2013, 130 p.
- Fröberg M., Hansson K., Kleja D. B., Alavi Gh., Dissolved organic carbon and nitrogen leaching from Scots pine, Norway spruce and silver birch stands in southern Sweden, *Forest ecology and management*, 2011, Vol. 262, No 9, pp. 1742–1747.
- Frouz J., Effects of soil macro- and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization, *Geoderma*, 2018, Vol. 332, pp. 161–172.
- Frouz J., Livečková M., Albrechtová J., Chroňáková A., Cajthaml T., Pižl V., Háněl L., Starý J., Baldrian P., Lhotáková Z., Is the effect of trees on

- soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites, *Forest Ecology and Management*, 2013, Vol. 309, pp. 87–95.
- Gentile R., Vanlauwe B., Six J., Litter quality impacts short- but not long-term soil carbon dynamics in soil aggregate fractions, *Ecological Applications*, 2011, Vol. 21, No 3, pp. 695–703.
- Geraskina A. P., Vlijanie dozhdevykh chervej raznyh morfo-jekologicheskikh grupp na akumuljaciju ugleroda v lesnyh pochvah (Influence of earthworms of different morpho-ecological groups on the accumulation of carbon in forest soils), *Voprosy lesnoj nauki*, 2020, Vol. 3, No 2, pp. 1–20.
- Gielen B., Neiryneck J., Luyssaert S., Janssens I. A., The importance of dissolved organic carbon fluxes for the carbon balance of a temperate Scots pine forest, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, Vol. 151, No 3, pp. 270–278.
- Gill R. A., Jackson R. B., Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems, *The New Phytologist*, 2000, Vol. 147, No 1, pp. 13–31.
- Gleixner G., Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies, *Ecological Research*, 2013, Vol. 28, No 5, pp. 683–695.
- Gmach M. R., Kaiser K., Cherubin M. R., Cerri C. E. P., Lisboa I. P., Vasconcelos A. L. S., Siqueira-Neto M., Soil dissolved organic carbon responses to sugarcane straw removal, *Soil Use and Management*, 2020, Vol. 37, No 1, pp. 126–137.
- Gower S. T., Son Y., Differences in soil and leaf litterfall nitrogen dynamics for five forest plantations, *Soil Science Society of America Journal*, 1992, Vol. 56, No 6, pp. 1959–1966.
- Grandy A. S., Neff J. C., Molecular C dynamics downstream: the biochemical decomposition sequence and its impact on soil organic matter structure and function, *Science of the Total Environment*, 2008, Vol. 404, No 2–3, pp. 297–307.
- Gray J. M., Bishop T. F. A., Smith P. L., Digital mapping of pre-European soil carbon stocks and decline since clearing over New South Wales, Australia, *Soil Research*, 2016, Vol. 54, No 1, pp. 49–63.
- Gunina A., Kuzyakov Y., Sugars in soil and sweets for microorganisms: Review of origin, content, composition and fate, *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, Vol. 90, pp. 87–100.
- Gunina A., Ryzhova I., Dorodnikov M., Kuzyakov Y., Effect of plant communities on aggregate composition and organic matter stabilisation in young soils, *Plant and Soil*, 2015, Vol. 387, No 1, pp. 265–275.
- Hagedorn F., Spinnler D., Siegwolf R., Increased N deposition retards miner-

- alization of old soil organic matter, *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, Vol. 35, No 12, pp. 1683–1692.
- Hagen-Thorn A., Callesen I., Armolaitis K., Nihlgård B., The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land, *Forest ecology and management*, 2004, Vol. 195, No 3, pp. 373–384.
- Heim A., Frey B., Early stage litter decomposition rates for Swiss forests, *Biogeochemistry*, 2004, Vol. 70, No 3, pp. 299–313.
- Hilli S., Significance of litter production of forest stands and ground vegetation in the formation of organic matter and storage of carbon in boreal coniferous forests [in:] *Forest condition monitoring in Finland – National report* (Eds. P. Merilä, S. Jortikka), The Finnish Forest Research Institute, 2013, URL: <https://clck.ru/agP2L> (November 21, 2021).
- Hobbie S. E., Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra, *Ecological monographs*, 1996, Vol. 66, No 4, pp. 503–522.
- Hobley E., Wilson B., Wilkie A., Gray J., Koen T., Drivers of soil organic carbon storage and vertical distribution in Eastern Australia, *Plant and Soil*, 2015, Vol. 390, No 1, pp. 111–127.
- Huang W., Gonzalez G., Zou X., Earthworm abundance and functional group diversity regulate plant litter decay and soil organic carbon level: A global meta-analysis, *Applied Soil Ecology*, 2020, Vol. 150, pp. 1–15.
- Huang Y., Ma Y., Zhao K., Niklaus P. A., Schmid B., He J. S., Positive effects of tree species diversity on litterfall quantity and quality along a secondary successional chronosequence in a subtropical forest, *Journal of Plant Ecology*, 2017, Vol. 10, No 1, pp. 28–35.
- Ivanova E. A., Formirovanie i razlozhenie drevesnogo opada v lesnyh jekosistemah v fonovyh uslovijah i pri ajerotehnogennom zagrijaznenii (Formation and decomposition of tree litter in forest ecosystems under background conditions and during airborne industrial pollution), *Voprosy lesnoj nauki*, 2021, Vol. 4, No. 3, pp. 1–52.
- Jandl G., Leinweber P., Schulten H. R., Ekschmitt K., Contribution of primary organic matter to the fatty acid pool in agricultural soils, *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, Vol. 37, No 6, pp. 1033–1041.
- Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Byrne K. A., How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 2007, Vol. 137, No 3–4, pp. 253–268.

- Jobbagy E. G., Jackson R. B., The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation, *Ecological applications*, 2000, Vol. 10, No 2, pp. 423-436.
- Joly F. X., Milcu A., Scherer-Lorenzen M., Jean L. K., Bussotti F., Dawud S. M., ... & Hättenschwiler S., Tree species diversity affects decomposition through modified micro-environmental conditions across European forests, *New Phytologist*, 2017, Vol. 214, No 3, pp. 1281-1293.
- Kaiser K., Guggenberger G., Haumaier L., Changes in dissolved lignin-derived phenols, neutral sugars, uronic acids, and amino sugars with depth in forested Haplic Arenosols and Rendzic Leptosols, *Biogeochemistry*, 2004, Vol. 70, No 1, pp. 135-151.
- Kaiser K., Zech W., Dissolved organic matter sorption by mineral constituents of subsoil clay fractions, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2000, Vol. 163, No 5, pp. 531-535.
- Kalbitz K. Solinger S., Park J. H., Michalzik B., Matzner E., Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review, *Soil science*, 2000, Vol. 165, No 4, pp. 277-304.
- Kalbitz K., Kaiser K., Bargholz J., Dardenne P., Lignin degradation controls the production of dissolved organic matter in decomposing foliar litter, *European Journal of Soil Science*, 2006, Vol. 57, No 4, pp. 504-516.
- Kalbitz K., Kaiser K., Contribution of dissolved organic matter to carbon storage in forest mineral soils, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, Vol. 171, pp. 52-60.
- Karavanova E. I., Dissolved organic matter: Fractional composition and sorbability by the soil solid phase (review of literature), *Eurasian Soil Science*, 2013, Vol. 46, No 8, pp. 833-844.
- Karavanova E. I., Zolovkina D. F., Stepanov A. A., Interaction of the Water-Soluble Organic Substances of Coniferous Litter with Minerals and Horizons of Podzolic Soil and Podzols, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No 9, pp. 1234-1246.
- Karelin D. V., Pochikalov A. V., Zamolodchikov D. G., Jeffekt usilenija jemissii CO<sub>2</sub> v oknah raspada lesov Valdaja (Effect of increased CO<sub>2</sub> emission in the decay windows of Valdai forests), *Izvestija Rossijskoj akademii nauk. Serija geograficheskaja*, 2017, No 2, pp. 60-68.
- Karpachevskij L. O., *Pestrota pochvennogo pokrova v lesnom biogeocenoze* (Diversity of soil cover in forest biogeocenosis), Moscow: Izd-vo mosk. un-ta, 1977, 312 p.
- Kazimirov N. I., *Obmen veshhestv i jenergii v osnovnyh lesah Evropejskogo Severa* (Metabolism and energy in pine forests of the European North), Leningrad: Nauka, 1977, 301 p.
- Kiem R., Kögel-Knabner I., Contribution of lignin and polysaccharides to the

- refractory carbon pool in C-depleted arable soils, *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, Vol. 35, No 1, pp. 101–118.
- Knorr M., Frey S. D., Curtis P. S., Nitrogen additions and litter decomposition: A meta-analysis, *Ecology*, 2005, Vol. 86, No 12, pp. 3252–3257.
- Kogut B. M., Semenov V. M., Ocenka nasyshhennosti pochvy organicheskim uglerodom (Assessment of soil organic carbon saturation), *Bulleten' Pochvennogo instituta im. V. V. Dokuchaeva*, 2020, No 102, pp. 103–124.
- Kovalev I. V., Kovaleva N. O., Pul ligninovykh fenolov v pochvah lesnykh jekosistem (Pool of lignin phenols in soils of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2016, No 2, pp. 148–160.
- Krishna M. P., Mohan M., Litter decomposition Pine forest ecosystems: a review, *Energy, Ecology and Environment*, 2017, Vol. 2, No 4, pp. 236–249.
- Kuznetsova A. I., Geraskina A. P., Lukina N. V., Smirnov V. E., Tikhonova E. V., Shevchenko N. E., Gornov A. V., Ruchinskaya E. V., Tebenkova D. N., Linking Vegetation, Soil Carbon Stocks, and Earthworms in Upland Coniferous–Broadleaf Forests, *Forests*, 2021, Vol. 12, Article 1179.
- Kuznetsova A. I., Lukina N. V., Gornov A. V., Gornova M. V., Tikhonova E. V., Smirnov V. E., ... Genikova N. V., Carbon Stock in Sandy Soils of Pine Forests in the West of Russia, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, pp. 1056–1065.
- Kuznetsova A. I., Lukina N. V., Tikhonova E. V., Gornov A. V., Gornova M. V., Smirnov V. E., Geraskina A. P., Shevchenko N. E., Tebenkova D. N., Chumachenko S. I., Carbon Stock in Sandy and Loamy Soils of Coniferous–Broadleaved Forests at Different Succession Stages, *Eurasian Soil Science*, 2019, Vol. 52, No 7, pp. 756–768.
- Kuzyakov Y., Domanski G., Carbon input by plants into the soil. Review, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2000, Vol. 163, No 4, pp. 421–431.
- Laganiere J., Paré D., Bergeron Y., Chen H. Y., Brassard B. W., Cavard X., Stability of soil carbon stocks varies with forest composition in the Canadian boreal biome, *Ecosystems*, 2013, Vol. 16, No 5, pp. 852–865.
- Lal R., Lorenz K., *Recarbonization of the Biosphere*, Dordrecht: Springer, 2012, pp. 187–201.
- Langenbruch C., Helfrich M., Flessa H., Effects of beech (*Fagus sylvatica*), ash (*Fraxinus excelsior*) and lime (*Tilia spec.*) on soil chemical properties in a mixed deciduous forest, *Plant and Soil*, 2012, Vol. 352, No 1, pp. 389–403.
- Lauenroth W. K., Gill R., Turnover of root systems [in:] *Root ecology*, Berlin: Springer, 2003, pp. 61–89.
- Lei P., Scherer-Lorenzen M., Bauhus J., The effect of tree species diversity on fine-root production in a young temperate forest, *Oecologia*, 2012, Vol. 169, No 4, pp. 1105–1115.

- Leskinen P., Lindner M., Verkerk P. J., Nabuurs G. J., Van Brusselen J., Kulikova E., Hasegawa M., Lerink B., *Russian forests and climate change. What Science Can Tell Us*, 11, Finland, Joensuu: European Forest Institute, 2020, URL: <https://doi.org/10.36333/wsc-tu11> (November 21, 2021).
- Liang C., Schimel J. P., Jastrow J. D., The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage, *Nature microbiology*, 2017, Vol. 2, No 8, pp. 1–6.
- Lovett G. M., Weathers K. C., Arthur M. A., Schultz J. C., Nitrogen cycling in a northern hardwood forest: do species matter? *Biogeochemistry*, 2004, Vol. 67, No 3, pp. 289–308.
- Ludwig M., Achtenhagen J., Miltner A., Eckhardt K. U., Leinweber P., Emmerling C., Thiele-Bruhn S., Microbial contribution to SOM quantity and quality in density fractions of temperate arable soils, *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, Vol. 81, pp. 311–322.
- Lukina N. V., Ershov V. V., Gorbacheva T. T., Orlova M. A., Isaeva L. G., Tebenkova D. N., Assessment of soil water composition in the Northern taiga coniferous forests of background territories in the industrially developed region, *Eurasian Soil Science*, 2018, Vol. 51, No 3, pp. 277–289.
- Lukina N. V., Tikhonova E. V., Orlova M. A., Bakhmet O. N., Kryshen A. M., Tebenkova D. N., Kuznetsova A. I., Smirnov V. E., Braslavskaya T. Y., Gornov A. V., Shashkov M. P., Isaeva L. G., Zukert N. V., Associations between forest vegetation and the fertility of soil organic horizons in northwestern Russia, *Forest ecosystems*, 2019, Vol. 6, No 1, Article 34.
- Lukina N., Kuznetsova A., Tikhonova E., Smirnov V., Danilova M., Gornov A., Bakhmet O., Kryshen A., Tebenkova D., Shashkov M., Knyazeva S., Linking Forest Vegetation and Soil Carbon Stock in Northwestern Russia, *Forests*, 2020, Vol. 11, No 9, Article 979.
- Lützw Mv., Kogel-Knabner I., Ekschmitt K., Matzner E., Guggenberger G., Marschner B., Flessa H., Stabilization of Organic Matter in Temperate Soils: Mechanisms and Their Relevance under Different Soil Conditions – a Review, *Eurasian Journal of Soil Science*, 2006, Vol. 57, No 4, pp. 426–445.
- Marschner B., Brodowski S., Dreves A., Gleixner G., Gude A., Grootes P. M., ... & Wiesenberg G. L., How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils? *Journal of plant nutrition and soil science*, 2008, Vol. 171, No 1, pp. 91–110.
- Mayer M., Prescott C. E., Abaker W. E., Augusto L., Cécillon L., Ferreira G. W., Vesterdal L., Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 466, pp. 118–127.

- Meentemeyer V., Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates, *Ecology*, 1978, Vol. 59, No 3, pp. 465-472.
- Melillo J. M., Aber J. D., Muratore J. F., Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics, *Ecology*, 1982, Vol. 63, No 3, pp. 621-626.
- Mikutta R., Turner S., Schippers A., Gentsch N., Meyer-Stüve S., Condron L. M., Guggenberger G., Microbial and abiotic controls on mineral-associated organic matter in soil profiles along an ecosystem gradient, *Scientific reports*, 2019, Vol. 9, No 1, pp. 1-9.
- Misir M., Misir N., Erkut S., Estimations of total ecosystem biomass and carbon storage for fir (*Abies nordmanniana* S. subsp. *bornmülleriana* (Mattf.)) forests (Western Black Sea Region), *Kastamonu University Journal of Forestry Faculty*, 2012, Vol. 12, No 3, pp. 60-64.
- Neff J. C. Townsend A. R., Gleixner G., Lehman S. J., Turnbull J., Bowman W. D., Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon, *Nature*, 2002, Vol. 419, No 6910, pp. 915-917.
- Neiryneck J., Mirtcheva S., Sioen G., Lust N., Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy topsoil, *Forest Ecology and Management*, 2000, Vol. 133, No. 3, pp. 275-286.
- Ni X., Yang W., Tan B., He J., Xu L., Li H., Wu F., Accelerated foliar litter humification in forest gaps: dual feedbacks of carbon sequestration during winter and the growing season in an alpine forest, *Geoderma*, 2015, Vol. 241, pp. 136-144.
- Nierop K. G. J., Origin of aliphatic compounds in a forest soil, *Organic geochemistry*, 1998, Vol. 29, No 4, P. 1009-1016.
- Nierop K. G. J., Preston C. M., Verstraten J. M., Linking the B ring hydroxylation pattern of condensed tannins to C, N and P mineralization. A case study using four tannins, *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, Vol. 38, No 9, pp. 2794-2802.
- Nikonov V. V., Zapasy i sostav podstilok vtorichnyh sosnjakov na severnom predele proizrastanija (Stocks and composition of litter of secondary pine forests at the northern limit of growth), *Pochvovedenie*, 1986, No 6, pp. 79-88.
- Nohrstedt H. Ö., Soil water chemistry as affected by liming and im fertilization at two Swedish coniferous forest sites, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1992, Vol. 7, No 1-4, pp. 143-153.
- Oostra S., Majdi H., Olsson M., Impact of tree species on soil carbon stocks and

- soil acidity in southern Sweden, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2006, Vol. 21, No 5, pp. 364–371.
- Orlova M. A., Lukina N. V., Smirnov V. Je., Artemkina N. A., Vlijanie eli na kislotnost' i sodержanie jelementov pitanija v pochvah severotaezhnyh el'nikov kustarnichkovo-zelenomoshnyh (Effect of spruce on acidity and nutrient content in the soils of northern taiga dwarf-green moss spruce forests), *Pochvovedenie*, 2016, No 11, pp. 1355–1367.
- Patoine G., Thakur M. P., Friese J., Nock C., Hönig L., Haase J., Scherer-Lorenzen M., Eisenhauer N., Plant litter functional diversity effects on litter mass loss depend on the macro-detritivore community, *Pedobiologia*, 2017, Vol. 65, pp. 29–42.
- Paul K. I., Polglase P. J., Nyakuengama J. G., Khanna P. K., Change in soil carbon following afforestation, *Forest ecology and management*, 2002, Vol. 168, No 1–3, pp. 241–257.
- Penne C., Ahrends B., Deurer M., Böttcher J., The impact of the canopy structure on the spatial variability in forest floor carbon stocks, *Geoderma*, 2010, Vol. 158, No 3–4, pp. 282–297.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Cornelissen J. H., Vendramini F., Cabido M., Castellanos A., Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina, *Plant and soil*, 2000, Vol. 218, No 1, pp. 21–30.
- Podvezennaja M. A., Ryzhova I. M., Zavisimost' variabel'nosti zapasov ugleroda v pochve ot prostranstvennoj struktury rastitel'nogo pokrova lesnyh biogeocenzov (Dependence of the variability of carbon stocks in soil on the spatial structure of the vegetation cover of forest biogeocenoses), *Vestnik Moskovskogo universiteta, Serija 17, Pochvovedenie*, 2010, No 4, pp. 3–9.
- Polyakova O., Billor N., Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands, *Forest Ecology and Management*, 2007, Vol. 253, No 1–3, pp. 11–18.
- Ponti F., Minotta G., Cantoni L., Bagnaresi U., Fine root dynamics of pedunculate oak and narrow-leaved ash in a mixed-hardwood plantation in clay soils, *Plant and Soil*, 2004, Vol. 259, No 1, pp. 39–49.
- Post W. M., Emanuel W. R., Zinke P. J., Stangenberger A. G., Soil carbon pools and world life zones, *Nature*, 1982, Vol. 298, No 5870, pp. 156–159.
- Prescott C. E., Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, 2010, Vol. 101, No 1, pp. 133–149.
- Prescott C. E., Zabek L. M., Staley C. L., Kabzems R., Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of

- British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures, *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, Vol. 30, pp. 1742–1750.
- Priputina I. V., Frolova G. G., Shanin V. N., Mjakshina T. N., Grabarnik P. Ja., Raspre-delenie organicheskogo veshhestva i azota v dernovo-podburah Prioksko-Terrasnogo zapovednika i ego svjaz' so strukturoj lesnyh fitocenzov (Distribution of organic matter and nitrogen in the soddy-podburs of the Prioksko-Terrasny reserve and its relationship with the structure of forest phytocenoses), *Pochvovedenie*, 2020, No 8, pp. 921–933.
- Puhe J., Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – a review, *Forest ecology and management*, 2003, Vol. 175, No 1–3, pp. 253–273.
- Quenea K., Derenne S., Largeau C., Rumpel C., Mariotti A., Variation in lipid relative abundance and composition among different particle size fractions of a forest soil, *Organic Geochemistry*, 2004, Vol. 35, No 11–12, pp. 1355–1370.
- Rasporjazhenie Ministerstva prirodnyh resursov i jekologii RF ot 30 ijunja 2017 g. № 20-r “O metodicheskikh ukazanijah po kolichestvennomu opredeleniju ob#ema pogloshhenija parnikovyh gazov” (Order of the Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation of June 30, 2017 No 20-r “On methodological guidelines for the quantitative determination of the volume of absorption of greenhouse gases”), URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/71612096/> ( July 07, 2021).
- Rasse D. P., Rumpel C., Dignac M. F., Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilization, *Plant and soil*, 2005, Vol. 269, No 1, pp. 341–356.
- Red'ko G. I., *Lindulovskaja listvennichnaja roshha: uchebnoe posobie* (Lindulovskaya larch grove: study guide), Leningrad: LTA, 1984, 96 p.
- Reich P. B., Oleksyn J., Modrzyński J., Mrozinski P., Hobbie S. E., Eissenstat D. M., ... & Tjoelker M. G., Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species, *Ecology letters*, 2005, Vol. 8, No 8, pp. 811–818.
- Rossel R. A., Webster R., Bui E. N., Baldock J. A., Baseline map of organic carbon in Australian soil to support national carbon accounting and monitoring under climate change, *Global Change Biology*, 2014, Vol. 20, No 9, pp. 2953–2970.
- Sariyildiz T., Anderson J. M., Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types, *Forest Ecology and Management*, 2005, Vol. 210, No 1–3, pp. 303–319.

- Schulp C. J. E., Nabuurs G. J., Verburg P. H., de Waal R. W., Effect of tree species on carbon stocks in forest floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories, *Forest ecology and management*, 2008, Vol. 256, No 3, pp. 482-490.
- Semenov V. M., Ivannikova L. A., Tulina A. S., Stabilizacija organicheskogo veshhestva v pochve (Stabilization of organic matter in soil), *Agrohimiya*, 2009, No 10, pp. 77-96.
- Semenov V. M., Kogut B. M., Stepanov A. L., Mamontov A. G., *Pochvennoe organicheskoe veshhestvo* (Soil organic matter), Moscow: GEOS, 2015, 233 p.
- Shabl'ij I. V., *Formirovanie dubovo-sosnovykh nasazhdenij v uslovijah svezhih sudubrav Juzhnoj chasti Poles'ja i Severnoj lesostepi*, Avtoref. diss. kand. biol. nauk (Formation of oak-pine plantations in fresh soil conditions in the southern part of Polesie and Northern forest-steppe, Abstract of candidate's thesis) Kiev, 1990, 25 p.
- Shanin V., Komarov A., Mäkipää R., Tree species composition affects productivity and carbon dynamics of different site types in boreal forests, *European Journal of Forest Research*, 2014, Vol. 133, pp. 273-286.
- Shhepashhenko D. G., Muhortova L. V., Shvidenko A. Z., Vedrova Je. F., Zapasy organicheskogo ugleroda v pochvah Rossii (Organic carbon stocks in soils of Russia), *Pochvovedenie*, 2013, No 2, pp. 123-123.
- Silver W. L., Miya R. K., Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects, *Oecologia*, 2001, Vol. 129, No 3, pp. 407-419.
- Simon J., Dörken V. M., L.-M.-Arnold A., Adamczyk B., Environmental conditions and species identity drive metabolite levels in green leaves and leaf litter of 14 temperate woody species, *Forests*, 2018, Vol. 9, No 12, Article 775.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K., A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics, *Soil and tillage research*, 2004, Vol. 79, No 1, pp. 7-31.
- Six J., Conant R. T., Paul E. A., Paustian K., Stabilization mechanisms of soil organic matter: implications for C-saturation of soils, *Plant and soil*, 2002, Vol. 241, No 2, pp. 155-176.
- Smolander A., Kitunen V., Soil microbial activities and characteristics of dissolved organic C and N in relation to tree species, *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, Vol. 34, No 5, pp. 651-660.
- Soares M., Rousk J., Microbial growth and carbon use efficiency in soil: links to fungal-bacterial dominance, SOC-quality and stoichiometry, *Soil*

- Biology and Biochemistry*, 2019, Vol. 131, pp. 195–205.
- Sokol N. W., Bradford M. A., Microbial formation of stable soil carbon is more efficient from belowground than aboveground input, *Nature Geoscience*, 2019, Vol. 12, No 1, pp. 46–53.
- Spielvogel S., Prietzel J., Leide J., Riedel M., Zemke J., Kögel-Knabner I., Distribution of cutin and suberin biomarkers under forest trees with different root systems, *Plant and soil*, 2014, Vol. 381, No 1, pp. 95–110.
- State of Finland's Forests 2012. Criterion 1. Forest resources. Carbon stock on forest land (1.4)*. URL: <http://www.metla.fi/metinfo/sustainability/c1-carbon-stock.htm> (July 7, 2021)
- Stendahl J., Johansson M. B., Eriksson E., Nilsson Å., Langvall O., Soil organic carbon in Swedish spruce and pine forests – differences in stock levels and regional patterns, *Silva Fennica*, 2010, Vol. 44, No 1, pp. 5–21.
- Striganova B. R., *Pitanie pochvennyh saprofagov*, (Nourishment of soil saprophages), Moscow: Nauka, 1980, Chapter 1, pp. 8–15.
- Swanston C. Homann P. S., Caldwell B. A., Myrold D. D., Ganio L., Sollins P., Long-term effects of elevated nitrogen on forest soil organic matter stability, *Biogeochemistry*, 2004, Vol. 70, No 2, pp. 229–252.
- Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M., Anderson J. M., *Decomposition in terrestrial ecosystems*, Vol. 5, Berkeley: Univ. of California Press, 1979, 372 p.
- Thevenot M., Dignac M. F., Rumpel C., Fate of lignins in soils: a review, *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, Vol. 42, No 8, pp. 1200–1211.
- Totsche K. U., Amelung W., Gerzabek M. H., Guggenberger G., Klumpp E., Knief C., Lehndorff E., Mikutta R., Peth S., Prechtel A., Ray N., Kögel-Knabner I., Microaggregates in soils, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2018, Vol. 181, No 1, pp. 1–33.
- Utkin A. I. Biologicheskaja produktivnost' lesov (metody izuchenija i rezul'taty), (Biological productivity of forests (research methods and results)), *Lesovedenie i lesovodstvo*, Vol. 1, 1975, pp. 9–190.
- Vesterdal L., Clarke N., Sigurdsson B. D., Gundersen P., Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 2013, Vol. 309, P. 4–18.
- Vesterdal L., Schmidt I. K., Callesen I., Nilsson L. O., Gundersen P., Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species, *Forest. Ecol. Manag.*, 2008, Vol. 255, No 1, pp. 35–48.
- Wardle D. A., Nilsson M. C., Zackrisson O., Gallet C., Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest, *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, Vol. 35, pp. 827–835.

- Wiesmeier M., Urbanski L., Hobbey E., Lang B., von Luetzow M., Marin-Spiotta E., van Wesemael B., Rabot E., Ließ M., Garcia-Franco N., Wollschläger U., VogelfIngrid H.-J., Kögel-Knabner I., Soil organic carbon storage as a key function of soils – a review of drivers and indicators at various scales, *Geoderma*, 2019, Vol. 333, pp. 149–162.
- Wolters V., Invertebrate control of soil organic matter stability, *Biology and fertility of Soils*, 2000, Vol. 31, No 1, pp. 1–19.
- Xiao C., Bolton R., Pan W. L., Lignin from rice straw Kraft pulping: Effects on soil aggregation and chemical properties, *Bioresource technology*, 2007, Vol. 98, No 7, pp. 1482–1488.
- Zhang D. Hui D., Luo Y., Zhou G., Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors, *Journal of Plant Ecology*, 2008, Vol. 1, No 2, pp. 85–93.
- Zheng L. T., Chen H. Y. H., Yan E. R., Tree species diversity promotes litterfall productivity through crown complementarity in subtropical forests, *Journal of Ecology*, 2019, Vol. 107, No 4, pp. 1852–1861.
- Zhou W. J. Sha L. Q., Schaefer D. A., Zhang Y. P., Song Q. H., Tan Z. H., ... & Guan H. L., Direct effects of litter decomposition on soil dissolved organic carbon and nitrogen in a tropical rainforest, *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, Vol. 81, pp. 255–258.
- Zonn S. V., *Gorno-lesnye pochvy severo-zapadnogo Kavkaza* (Mountain forest soils of the northwestern Caucasus), Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1950, pp. 55–145.

# INFLUENCE OF VEGETATION ON SOIL CARBON STOCKS IN FORESTS (REVIEW)

**A. I. Kuznetsova**

*Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS,  
Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997, Russia*

E-mail: [nasta472288813@yandex.ru](mailto:nasta472288813@yandex.ru)

Received 15 November 2021

Revised 17 December 2021

Accepted 18 December 2021

Existing estimates of carbon stocks in taiga and coniferous-deciduous forests show that almost half of the total organic carbon in these ecosystems is accumulated in forest soils. Vegetation as the main source of organic matter in the soil, interact with soil biota, which processes plant litter, and with abiotic environmental factors, determines the processes of formation and accumulation of soil organic matter. Changes in the composition of vegetation are the driver of the dynamics of soil carbon stocks; however, insufficient attention has been paid to the analysis of this issue. The review analyzes the main ways of transferring carbon from the vegetation pool to the soil pool and the influence of three main predictors of vegetation that affect the carbon stock in soils: the amount and quality of litter of individual species (species identity) of plants and the structural diversity of the plant community; gaps in knowledge and the ways of development of this scientific direction are proposed.

**Key words:** *vegetation, litter, soil, carbon stock, litter quality, litter amount, biogeocenotic heterogeneity*

**Рецензент:** к. с.-х. н. Исаева Л. Г.