

КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ ХВОЙНЫХ И ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ¹

© 2024 г. Л. Г. Богатырев^{а, *}, В. А. Кузнецов^а, В. М. Телеснина^а, О. В. Семенюк^а,
А. И. Бенедиктова^а, Ф. И. Земсков^а, М. М. Карпухин^а, В. В. Демина^а

^аМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119991 Россия

*E-mail: bogatyrev.l.g@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.06.2023 г.

После доработки 04.04.2024 г.

Принята к публикации 08.07.2024 г.

На основе многолетних исследований лесных подстилок в различных природных зонах предложены факторный, генетический и структурно-функциональный подходы к их изучению. Объектами послужили лесные экосистемы севера Западной Сибири и Русской равнины. В анализ также включены результаты исследования подстилок лесных экосистем Приморья, Сахалина, Камчатки. Факторный подход при изучении подстилок показал преимущественное влияние типа леса, положения в системе геохимического ландшафта, общего рельефа и особенностей увлажнения. В результате анализа географических закономерностей выяснили, что существенное значение для генезиса подстилок перегнойного, или гумифицированного, типа в условиях среднетаежных ландшафтов принадлежит латеральному (проточному) характеру увлажнения, обеспечивающему дополнительный приток кислорода и зольных элементов. В условиях застойного увлажнения независимо от географии регионов подстилки развиваются по торфяному типу. В южной тайге в условиях водораздельных пространств формируются оптимальные предпосылки для развития комплексов деструктивных, ферментативных и гумифицированных подстилок. Климатические факторы в значительной степени определяют скорость разложения органических остатков в зональном ряду, но степень этого влияния зависит от свойств разлагающихся материалов. Показана роль дерева-эдификатора в пространственной неоднородности лесных подстилок, особенно применительно к хвойным породам. Внутрибиогеоценозная изменчивость локальных экологических факторов и, как следствие, свойств подстилок индицируется живым напочвенным покровом. Генетический подход заключается в последовательном описании и диагностике подгоризонтов подстилки, генезис которых используется в номенклатуре подстилок. Это служит основой для классификации подстилок. Утверждается, что правомочность представленной классификации была показана в широком диапазоне биоклиматических условий. Структурно-функциональный подход, предусматривающий проведение компонентного анализа, позволяет оценить характер функционирования лесных подстилок. Выявлена важная роль содержания и доли детрита и легкоразлагаемых компонентов, а также соотношения запасов подгоризонтов подстилки как критерия особенностей функционирования.

Ключевые слова: лесные экосистемы, подстилка, факторы, структурно-функциональный подход, живой напочвенный покров, экологические шкалы.

DOI: 10.31857/S0024114824050073 EDN: OWVTKC

¹Работа выполнена в рамках государственного задания НИР № 121040800321-4 «Индикаторы трансформации биогеохимических циклов биогенных элементов в природных и антропогенных экосистемах» и Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды».

Лесные подстилки со времени работ выдающегося лесоведа Г.Ф. Морозова (Морозов, 1926) являются объектом пристального и постоянного внимания со стороны специалистов разных направлений — от лесоводов и экологов до почвоведов.

К настоящему времени получены достоверные данные по характеристике подстилок различных регионов (Волокитина, Софронов, 2008; Орлова,

2011; Брянин и др., 2013), включая городские экосистемы (Калякина и др., 2017), их роли в функционировании наземных экосистем и в мониторинге окружающей среды (Кухта, 1988; Воробейчик, Кайгородова, 2017). На основе статистических методов (Сидорова, Красильников, 2007) оценены закономерности пространственного распределения подстилок (Карпачевский и др., 1980). Продолжает оставаться классический вопрос о единстве классификационных подходов при диагностике подстилок (Богатырев, 1990а). На основе типологии подстилок предложено оценивать устойчивость экологических систем (Попова, 2007).

При оценке общих условий формирования подстилок широко используются различные экологические шкалы (Широких, Мартыненко, 2008). Соотношение углерода в органогенном горизонте по отношению к запасам углерода в минеральной части профиля признано важнейшей характеристикой плодородия лесных почв (Кремер, 1980). На основе географической информационной системы (ГИС) предложен расчет запасов углерода, сосредоточенного в лесных подстилках (Чернова и др., 2021). В зарубежных публикациях показана роль подстилок и корневых систем в поступлении углерода в почву (Ahirwal et al., 2021; Zhang et al., 2023) и значение подстилок как индикаторов потока углерода из почвы (Joshi, Garkoti, 2020). Продолжает оставаться дискуссионным вопрос о связях между биоразнообразием и накоплением почвенного органического вещества (Li et al., 2020). Показаны закономерности изменения соотношения C:N:P в системе растения-подстилка-почва (Bai et al., 2019).

Разложение подстилки признано важнейшим экологическим процессом (Liu et al., 2022), влияющим на все стороны функционирования леса. Установлено ускорение разложения подстилок и выделение CO₂ при дополнительном внесении азота и фосфора. Отдельное направление связано с вопросами деструкции растительных остатков (Ведрова, Решетникова, 2014). Установлено, что разложение листьев быстрее происходит в условиях соответствующего ему типа леса (Pastorelli et al., 2021), а разные деревья различаются по своему влиянию на формирование подстилок и скорость восстановления леса (Getaneh et al., 2022).

Признана роль подстилок при рекультивации нарушенных земель (Singh et al., 2022) и их специфическая роль в гидрологии лесных почв на склонах (Xia et al., 2019), включая влияние на весенний сток (OuYang et al., 2022). Оценена связь продуктивности леса и формирования подстилок в послепожарный период (Sánchez-López et al., 2023), а также воздействие влажности подстилки на изменение окружающей среды в лесах, включая прогнозирование пожаров (Liu et al., 2022). Большое внимание традиционно уделяется комплексным

методическим работам (Орлова и др., 2015), вопросам биологической активности (Сморкалов, 2016) и изучения биохимических параметров (Майоров, 1963).

Итак, следует признать, что на современном этапе существует довольно широкий спектр исследований, характеризующих генезис лесных подстилок. Но вместе с тем на фоне важнейших и добротных эмпирических обобщений нельзя не обратить внимание на необходимость развития методологии изучения лесных подстилок. Если в почвоведении сформулированы основные подходы к изучению почв и построению классификации на основе факторно-генетического подхода или типологии диагностических горизонтов, то подобные интегральные подходы при изучении подстилок отсутствуют. Между тем такие подходы позволят не только упорядочить разрозненные примеры методических приемов, но и унифицировать их в целях последовательного сопоставления уже имеющихся данных.

Таким образом, целью настоящей работы явился поиск интегральных подходов, которые предлагается использовать при исследовании лесных подстилок.

Основная задача сводилась к формулированию подходов к исследованию лесных подстилок: факторного, генетического и структурно-функционального.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектами послужили хвойные и хвойно-широколиственные леса. Использованы результаты собственных исследований подстилок, проведенные в широком диапазоне географических условий. Подстилки, развивающиеся в средней тайге Европейского Севера, изучались в лесах Республики Коми, Архангельской и Вологодской областях (Богатырев и др., 1998; Богатырев и др., 2001). Подстилки южно-таежных лесов изучались на примере лесов Костромской и Московской областей (Богатырев и др., 2006; Телеснина и др., 2017). В пределах Чувашии исследовались подстилки в лесах Присурского лесного массива (Богатырев и др., 1997). Лесные подстилки изучались также на территории севера Западной Сибири (п-ов Ямал). Отдельные исследования были проведены в таежных ландшафтах Приморья, Сахалина и Камчатки (Богатырев и др., 2008; Богатырев и др., 2016).

Вторая группа исследований включала стационарные наблюдения за генезисом подстилок на территории Ботанического сада МГУ, на площадках под различными фитоценозами стационарных почвенных лизиметров кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова (Глазман и др., 2022), а также в парках Москвы и Подмосковья — Битцевском и Измайловском

(Кузнецов и др., 2015; Семенюк и др., 2017; Телеснина и др., 2018; Семенюк и др., 2023). Это позволило установить некоторые особенности влияния городской среды на генезис подстилок.

На всех объектах подстилки изучались применительно к определенному типу лесного фитоценоза на площади не менее 20×20 м, отбор осуществлялся в соответствии с парцеллярной структурой внутри растительного сообщества (при выраженности парцелл или тессер) в повторности не менее 9–10. Подстилки отбирали по подгоризонтам, все результаты (запасы подстилок и их фракций) рассчитывали на абсолютно сухую массу.

Изучение лесных подстилок включало широкий спектр проблем — от обсуждения места подстилки в системе лесных биогеоценозов (Богатырев, 1990б) до генезиса и классификации (Богатырев, 1990а). Новым в настоящей работе является формулирование нескольких подходов к изучению подстилок: факторного, генетического, структурно-функционального.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Факторный подход к изучению подстилок

Ведущую роль биоклиматических условий трудно переоценить при обсуждении генезиса подстилок. Не случайно при обсуждении генезиса подстилок ведущее место всегда отводится принадлежности места исследования к определенной подзоне в системе таежных экосистем. Биоклиматический принцип является одним из основополагающих в рамках общего почвоведения. Остановимся на важнейших закономерностях генезиса подстилки, установленных на основе собственных исследований, в географическом аспекте.

В ходе исследования процессов деструкции естественного и стандартного растительного материала, проведенного в широком диапазоне климатических условий, было показано (Земсков, 2021), что разложение образцов стандартизированной древесины контролируется преимущественно климатическими факторами — температурой и влажностью, как в зональном ряду (Московская обл. — Тульская обл. — Липецкая обл. — Воронежская обл. — Волгоградская обл.), так и в пределах каждой зональной группы опытных площадок. Схожие, хотя и менее значимые закономерности отмечены для образцов стандартизированной целлюлозы. Для скорости разложения образцов активных фракций местных подстилок, по мнению Л.О. Карпачевского (1977), напротив, не выявлено прямой связи с климатом.

Таким образом, климатические факторы оказывают влияние на скорость разложения, однако мера их влияния в значительной степени определяется

свойствами самого материала, такими как химический состав, структура, размерность частиц и вододерживающая способность.

Бесспорно, что в пределах южно-таежной подзоны относительно благоприятные условия для развития комплексов деструктивных, ферментативных и гумифицированных подстилок складываются в автономных, хорошо дренированных ландшафтах (Богатырев и др., 2013). В лесах северной тайги Республики Коми в условиях заболоченности водоразделов развитие подстилок идет по торфянистому типу, тогда как в условиях песчаных, хорошо дренированных ландшафтов — по инкрустированному типу, при котором многолетний опад накапливается между подециями лишайников и не образует системы сопряженных горизонтов. В этом случае составляющие подстилки подвергаются постоянному выщелачиванию и воздействию ферментов, выделяемых лишайниками, и для подсчета общего запаса подстилки данный материал следует отделить от лишайников. Вместе с тем оказалось, что в условиях Республики Коми, а именно на территории Тобысского и Кедвинского лесничеств, центры гумификации органического вещества, в пределах которых развиваются гумифицированные и перегнойные подстилки, смешиваются с склоновыми ландшафтами. Для них свойственно проточное увлажнение, обусловленное верховодкой, что создает благоприятные условия для процессов гумификации. Обычно это характерно для еловых насаждений. Данное явление предвосхитил еще В.Н. Сукачев, отмечая высокую продуктивность ельников приручейниковых. Приуроченность лесных экосистем к склоновым ландшафтам обуславливает более высокий уровень накопления гумуса в почве и формирование гумифицированных подстилок и в широколиственных насаждениях, что показано для условий Тульских засек. Однако в этом случае ведущее место принадлежит не верховодке, а почвенно-грунтовым водам.

Из приведенных выше примеров хорошо видна роль не только общих биоклиматических условий, но и характера увлажнения и водного режима, а также типа леса, которые детерминированы положением в рельефе на уровне геохимического ландшафта.

Признавая за типом леса ведущее значение, подчеркнем, что при его определении, несомненно, должна быть использована типология леса В.Н. Сукачева.

Являясь важнейшим компонентом лесного биогеоценоза, подстилка последовательно отражает в своем строении особенности состояния лесных биогеоценозов, включая тип леса и особенности преобразования наземного детрита. Поэтому первым шагом в исследовании подстилок является краткое описание географического ландшафта,

положение в системе геохимического ландшафта, тип местообитания, тип леса: его возраст, состав древостоя, сомкнутость крон, характер наземного покрова. Первостепенное значение в лесных экосистемах принадлежит ведущим древесным породам-эдификаторам, изначально детерминирующим компонентный и фракционный состав опада, обуславливающим пространственную структуру напочвенного покрова и определяющим этапы формирования лесных подстилок.

Информативным индикатором изменения локальных экологических условий, в частности увлажнения, служит живой напочвенный покров — травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы. Поэтому изучению особенностей подстилки в лесных биогеоценозах закономерно предшествует изучение экологических особенностей живого напочвенного покрова. Детальная экологическая характеристика условий функционирования фитоценоза и, как следствие, формирования подстилки, предполагает использование классификации эколого-ценотических свит А.А. Ниценко (1969), что позволяет установить, в каких условиях увлажнения формируется и функционирует система «растения — подстилка». Соотношение видов разных экологических свит адекватно отражает локальные экологические условия — так, например, повышенное участие в живом напочвенном покрове видов нитрофильно-теневой свиты (мерингия трехжилая (*Moehringia trinervia* (L.) Clairv.), недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere* L.), селезеночник очереднолистный (*Chrysosplenium alternifolium* L.)) может свидетельствовать о периодическом переувлажнении в сочетании с повышенной трофностью, в то время как высокая доля видов водно-болотных свит (камыш лесной (*Scirpus sylvaticus* L.), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris* L.)) — о постоянном переувлажнении.

Одновременное использование разных экологических шкал — диапазонных (шкалы Л.Г. Раменского (1956) и Д.Н. Цыганова (1983)), точечных (шкалы Е. Landolt (1977) и Н. Ellenberg (1991)) — способствует получению объективной картины экологического состояния изучаемого биогеоценоза, в частности адекватной оценки влажности и трофности и, как следствие, потенциальной интенсивности биологического круговорота и условий развития подстилки (Телеснина и др., 2017). При использовании диапазонных шкал для живого напочвенного покрова фитоценоза целесообразно определять средневзвешенную середину интервала баллов влажности (трофности) с учетом обилия или биомассы видов. С помощью точечных шкал можно выделять группы видов по отношению к увлажнению, кислотности, обогащенности азотом, а также обогащенности почв органическим

веществом (шкала Ландольта). По соотношению обилия (биомассы) видов разных экологических групп можно судить о локальных экологических условиях, которые напрямую связаны с условиями формирования лесных подстилок. Так, для мелколиственных заболоченных лесов Подмосквы выявлена связь увеличения мощности и запасов подстилки по мере возрастания увлажнения с увеличением балла влажности Л.Г. Раменского и доли видов водно-болотных свит (Телеснина и др., 2023).

Выдающийся исследователь в области лесного почвоведения Л.О. Карпачевский показал, что мощность подстилки и другие свойства характеризуются пространственным варьированием, обусловленным микрорельефом, деятельностью биоты и парцеллярным строением напочвенного покрова (Карпачевский, 1981). Таким образом, выделяются тессеры — последовательные зоны приствольных, подкروновых и межкروновых пространств.

Как показывают результаты полевых исследований, для лиственных насаждений не отмечается разнообразие типов подстилок в пределах биогеоценоза, связанное с влиянием кроны деревьев. Для лиственных пород в автоморфных позициях характерны деструктивные подстилки, что свидетельствует о высокой скорости биологического круговорота (Семенюк и др., 2017; Телеснина и др., 2018; Семенюк и др., 2021; Семенюк и др., 2022; Семенюк и др., 2023). В условиях повышенного увлажнения скорость разложения органического вещества снижается, подстилки представлены ферментативным типом (Телеснина и др., 2023). В хвойных в результате влияния дерева-эдификатора наблюдается значительная пространственная дифференциация по типам подстилок и их свойствам, что прежде всего относится к насаждениям ели (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) и лиственницы (*Larix decidua* Mill.). В приствольных зонах хвойных парцелл в основном встречаются гумифицированные подстилки, в подкроновом пространстве — ферментативные, в межкроновом — деструктивные. Отмечаются различия в свойствах подстилок в пределах тессер, что в том числе проявляется в снижении мощности и запасов подстилки, а также увеличении доли легкоразлагаемых компонентов от приствольного пространства к «окну» в 2–10 раз и свидетельствует о повышении скорости биологического круговорота в межкроновых зонах (Телеснина и др., 2017; Семенюк и др., 2021; Семенюк и др., 2022; Семенюк и др., 2023; Семенюк и др., 2023). Дифференцирующее влияние кроны хвойных насаждений необходимо учитывать в исследованиях подстилок, что особенно важно при оценке запасов органического вещества и углерода в подстилках хвойных и смешанных насаждений на полную площадь биогеоценоза. Расчет проводится с учетом площади, которую занимает каждая из зон тессеры

с характерным для нее запасом, например, углерода. (Семенюк и др., 2023). В целях оценки пространственного варьирования мощности и запасов подстилки следует статистические характеристики этих показателей рассчитывать с учетом принадлежности подстилки к определенному участку тессеры. Выбор микроплощадок при выраженности тессер (привольное повышение — подкрановое пространство — межкрановое пространство) должно быть обязательным при исследовании подстилок в лесных экосистемах.

На внутрибиогеоценозном уровне для выявления неоднородности локальных экологических условий также хорошим индикатором может служить живой напочвенный покров. Так, для ельника на территории Московской области выявлено увеличение балла отношения к кислотности от ствола к окну по шкалам Д.Н. Цыганова и Г. Элленберга, а также балла трофности Л.Г. Раменского (Семенюк и др., 2020), что отражает косвенно интенсивность разложения органического вещества и, как следствие, биологического круговорота.

Генетический подход

Генетический подход предусматривает описание подгоризонтов подстилки по происхождению, что служит основой для систематики подстилок, которая включает в себя диагностику, классификацию и номенклатуру подстилок. Не случайно выдающийся ученый С.В. Зонн уделял этому большое внимание. В той или иной форме данный подход используется со времен классических работ (Богатырев, 1990а).

А. Диагностика подгоризонтов

Настоящий подход предусматривает разделение подстилок на диагностические подгоризонты, система которых затем используется в систематике подстилок. Ниже приводятся основные подгоризонты подстилок.

Подгоризонт O_1 (L) представляет собой опад текущего года или прошлых лет, не утративший своих морфологических черт и указывающий на видовую принадлежность растительных остатков. Это не исключает наличия в этом подгоризонте более мелких растительных остатков (детрита), которые трудно идентифицировать. Причина заключается в том, что эти частицы могут быть перенесены из почвы или нижних подгоризонтов почвенными беспозвоночными или явиться результатом текущей деструкции растительных остатков почвенными беспозвоночными.

Подгоризонт O_2 (F) характеризуется более темной окраской, вплоть до черных тонов растительных остатков, часть которых более чем на 50% можно идентифицировать и установить их происхождение (хвоя, ветки, листья, семена и т. д.).

Подгоризонт O_3 (H) — обычно представлен хорошо гумифицированными растительными остатками, легко продавливаемыми между пальцами, но сохраняющими в себе большое количество органических соединений растительной природы. При этом содержание минеральных примесей в этом подгоризонте должно быть минимальным, и в целом этот подгоризонт представляет собой органо-генный объект.

Подгоризонт T_1 формируется в полугидроморфных и гидроморфных условиях и представляет собой смесь охса живых мхов и растительных остатков, которые в него инкрустированы. При изучении таких подстилок следует их разбирать на компоненты.

Подгоризонт T_2 фактически формируется в тех же условиях, но характеризуется большей разложенностью и в морфологическом отношении представляет собой аналог ферментативных горизонтов, в которых растительные остатки сохраняют свое морфологическое происхождение.

Подгоризонт T_3 является оторфованным вариантом подгоризонта H. Представляет собой темно-окрашенный органо-генный материал при полном отсутствии морфологически сохранившихся растительных остатков без активного участия мелкозема.

Переговой подгоризонт At — органо-минеральный по происхождению, он может представлять собой дальнейшую эволюцию подгоризонтов H или T_3 и обычно занимает самые нижние части детритопрофиля.

В полевых условиях оторфованность устанавливают по появлению коричневых тонов при растирании образца подстилки по фарфору. Совокупность растительных остатков, отобранных из системы живых мхов или лишайников, следует принимать за многолетний опад и считать за аналог подстилки.

Строение подстилки — совокупность подгоризонтов — служит основанием для систематики подстилок.

Следует отметить, что в ходе изучения подстилок, в том числе применительно к расчету пулов углерода в лесных экосистемах, их необходимо отбирать и анализировать по подгоризонтам, поскольку они имеют принципиально разный состав и степень разложенности и, как следствие, накапливают разный запас углерода.

Б. Классификация подстилок

Предложенная нами классификация подстилок (Богатырев, 1990а) неоднократно использовалась в различных условиях и показала жизнеспособность в довольно широком разнообразии типов леса и географических условий, о чем было сказано выше. Существенный шаг был сделан нами в типологии

Таблица 1. Классификация подстилок на уровне типов

Тип подстилки	Условия формирования и особенности
Деструктивный (подгоризонт O_1)	Оптимальный водно-воздушный режим, профиль представлен опадом текущего года или прошлых лет, не дифференцирован на подгоризонты.
Ферментативный (подгоризонты $O_1 - O_2 \dots O_2$)	Оптимальный водно-воздушный режим, профиль представлен серией ферментативных горизонтов, отличающихся по степени разложенности.
Гумифицированный (подгоризонты $O_1 - O_2 - O_3$)	Оптимальный водно-воздушный режим с тенденцией к слабому оттоку вновь образовавшихся продуктов, профиль сложен листовым, ферментативным и гумифицированным подгоризонтами, O_3 , в отличие от перегнойного, имеет органогенный характер.
Перегнойный (подгоризонты $O_1 - O_2 \dots At$)	Условия, приводящие к замедленному преобразованию детрита, но не всегда в полугидроморфных ландшафтах; возможно дополнительное увлажнение за счет формирования почв на двучленных породах, в профиле отсутствует подгоризонт O_3 , вместо него хорошо диагностируется перегнойный подгоризонт, имеющий органо-минеральный характер.
Сухоторфянистый (подгоризонты $O_1 - O_2 - T_1 - T_2$)	Формируется в условиях хорошей дренированности на участках с богатой мезофитной растительностью, в профиле отсутствует подгоризонт O_3 , хорошо выражены торфянистые подгоризонты.
Торфянистый (подгоризонты $O_1 - O_2 - T_1 - T_2$)	Формируется в полугидроморфных условиях, не приводящих к накоплению органического вещества в нижележащей минеральной толще; в целом условия не благоприятствуют быстрому преобразованию детрита, возможен быстрый отток водорастворимого органического вещества, не имеет перегнойного подгоризонта или слоя сильно разложившегося торфа, однако здесь отмечаются признаки оторфованности как следствие заторможенности процессов разложения.

Примечание. Торфяные разности выделяются при мощности детритопрофилей: более 25 см с использованием номенклатуры, предложенной для торфянистых детритопрофилей. При диагностике в профиле торфянистых или торфяных подстилок горизонтов ТЗ подстилки относят к торфянисто- или торфяно-консервированным, при наличии перегнойного подгоризонта Ат — к перегнойным типам, а при наличии последовательной системы ТЗ—Ат — к консервировано-перегнойным типам.

подстилок, формирующихся в переувлажненных условиях, для которых было предложено не только понятие детритопрофиль, но и его разделение, также основанное на диагностике подгоризонтов. Ниже представлена краткая классификация подстилок (табл. 1).

Термин детритопрофиль в развитии концепции детритогенеза М.А. Глазовской был предложен как понятие, объединяющее подстилки, развивающиеся в различных условиях — от автоморфных до гидроморфных позиций (Богатырев и др., 2013).

В интегральном плане сама типология подстилки априори является общей характеристикой, отражающей структурно-функциональную организацию наземного детрита.

Структурно-функциональный подход к изучению генезиса подстилок

Подход основан на характеристике структурных составляющих подстилки, а также анализе особенностей ее функционирования с использованием соотношений запасов (или мощностей) подгоризонтов — последние являются косвенными показателями скорости деструкционных процессов, происходящих внутри подстилки (Чернобай, 1985).

Структурная характеристика подгоризонта L может быть дана с использованием двух подходов. Один из подходов предложен Л.О. Карпачевским, который выделил группировки растительных остатков по степени устойчивости к деструкции. Так, к легкоразлагаемым (активным) компонентам

подстилки относят листья, ветошь и хвою, к трудноразлагаемым (пассивным) компонентам — ветки, шишки и т.п. (Карпачевский, 1977). С другой стороны, подгоризонт L можно также характеризовать с точки зрения его фракционного состава — по морфологической (видовой) принадлежности растительных остатков. В этом смысле листья и ветошь объединяют как не только самые легко-разлагаемые, но и как ежегодно поступающие на поверхность почвы с определенной годовой периодичностью, следовательно, по их динамике можно судить о годовой реализации органического вещества (Семенюк и др., 2022). Особо следует отметить латеральный перенос разных компонентов опада, который отражается на фракционном составе подстилок. Так, например, в листовые фитогенозы может поступать хвойный опад из соседних фитогенозов и вносить свой вклад в процесс разложения наземного детрита (Семенюк и др., 2021). В биогеоценозах ботанического сада МГУ переносится 60 — 65 % опада лиственницы, перенос опада между ельником и грабинником Ботанического сада идет в обоих направлениях и составляет от 13 до 18 % от общего поступления соответствующих компонентов (Земсков, 2021).

Пространственная дифференциация легко-разлагаемых компонентов определяется характером сформированных тессер. В хвойно-широколиственных лесах по мере становления елового древостоя пространственная контрастность напочвенного покрова увеличивается, максимальное количество хвои тяготеет преимущественно к мертвопокровным участкам в пределах фитогенного поля, сформированного около ствола дерева.

Так как различные составляющие опада разлагаются с неодинаковой скоростью, соотношение компонентов в подстилке меняется во времени. Так, в ходе постагрогенных лесовосстановительных сукцессий в подзоне южной тайги подстилка как сплошной горизонт появляется, как правило, после смыкания вторичного мелколистственного древостоя. По мере изменения возраста древостоя и состава древесного яруса компонентный состав верхних горизонтов существенно изменяется — увеличивается запас и доля трудноразлагаемых компонентов (шишки, кора, хвоя) при уменьшении запасов и доли листьев (Телеснина и др., 2019; Богатырев и др., 2020). После выхода ели в древостой появляются различия в компонентном составе подстилок в зависимости от положения в тессере. На всех стадиях развития леса важной составляющей подстилок, играющих определенное диагностическое значение, являются детрит и легко-разлагаемые компоненты — ветошь и листья. М.А. Глазовская определяла детрит как совокупность органических остатков, характеризующихся высоким содержанием недоокисленных соединений, куда она относилась совокупность таких

компонентов, как степной войлок, подстилки, гумус, торфа, сапропели (Глазовская, 2007). В настоящей статье под детритом понимаются трудно дифференцированные по происхождению растительные остатки. Как правило, они обнаруживаются во фракциях менее 1–2 мм и являются промежуточным вариантом между опадом и продуктами гумификации (или минерализации). Доля и запасы детрита используются для экологического мониторинга, в частности при изучении процессов дыхания (Almeida et al., 2021). Так, содержание детрита в верхнем горизонте подстилок зависит от комплекса таких факторов, как состав и возраст древостоя, положение в тессере (при выраженности тессер в лесном биогеоценозе), степень гидроморфизма, различные антропогенные воздействия.

Основными показателями структуры и функционирования подстилок являются сочетание подгоризонтов, запасы и мощность подстилок, фракционный состав, доля и запас в подгоризонте L детрита и легко-разлагаемых компонентов, а также соотношение запасов (мощностей) нижележащих подгоризонтов (F, H) и подгоризонта L. Некоторые из этих показателей для фитогенозов Москвы и Московской области приведены в табл. 2.

Поскольку в хвойных, особенно еловых, фитогенозах встречаются все три типа подстилок — гумифицированные (преимущественно у стволов), ферментативные (преимущественно под кронами) и деструктивные (преимущественно в окнах), то именно в этих насаждениях запасы наиболее неоднородны в пространстве — изменяются в 2–8 раз в зависимости от положения в тессере.

Запасы подстилок (деструктивных) в листовых биогеоценозах, как правило, не достигают 1000 г/м², что указывает на высокую интенсивность разложения опада. Также существенно различаются содержание и доля детрита — накопление последнего демонстрирует снижение скорости разложения органического вещества. Доля и запас легко-разлагаемых компонентов — показатель, чрезвычайно варьирующий во времени и пространстве. Он существенно зависит от времени отбора подстилок, поэтому последнее целесообразно приурочивать к временному промежутку непосредственно перед началом листопада, особенно это касается листовых насаждений. Вместе с тем высокая доля легко-разлагаемых компонентов и ее выраженная внутrigодичная динамика указывают на высокую интенсивность круговорота.

Отношение мощностей (запасов) нижележащих подгоризонтов к соответствующим показателям подгоризонта L является показателем интенсивности разложения органического вещества — чем оно выше, тем больше процесс аккумуляции преобладает над процессом деструкции.

Таблица 2. Некоторые показатели структуры и функционирования лесных подстилок Московского региона

Эдификатор древостоя	Место- нахождение	Запасы подстилки, г/м ²	Запасы детрита в подгоризонте L, г/м ²	Доля детрита в подгоризонте L, %	Запасы ЛРК в подгоризонте L, г/м ²	Доля ЛРК в подгоризонте L, %
Хвойные						
Ель обыкновенная	Московская область, Чашниково	2000 ± 200* – 4000 ± 500	70 ± 15 – 163,3 ± 31	12 – 30	77 ± 10 – 179 ± 40	16 – 37
	Москва, ООПТ «Битцевский лес»	900 ± 95 – 8200 ± 1000	90 ± 18 – 248 ± 75	14 – 208	30 ± 10 – 50 ± 15	0 – 1
Лиственница европейская	Москва, Измайлов- ский парк	3100 ± 800 – 6700 ± 1300	97 ± 21 – 303 ± 84	15,2 – 32,2	22 ± 5 – 49 ± 18	3 – 5
Мелколиственные						
Береза повислая	Московская область, Чашниково	400 ± 20	28 ± 5	7,5	201 ± 8	55
	Москва, Ботанический сад МГУ	580 ± 80	68 ± 5,5	11,7	34 ± 7	6
Широколиственные						
Липа сердцелистная	Московская область, Чашниково	780 ± 150	10 ± 1	1,3	60 ± 10,5	6
	Москва, Ботанический сад МГУ	430 ± 10	26 ± 6	6	27 ± 6	12
Клен платано- видный	Ботанический сад МГУ	350 ± 20	30 ± 7	7	43 ± 7	6

Примечание. * Среднее арифметическое ± стандартная ошибка; ЛРК – легкоразлагаемые компоненты (листья и ветошь).

Определенное диагностическое значение имеет и соотношение массы фракций детрита по размерам. Так, подстилки широколиственных насаждений обычно характеризуются преобладанием в составе детрита фракций 3–5 мм, но при уходе за насаждениями (выкашивание травостоя и сбор подстилки) доминирует крупная фракция 5–7 мм, что в сочетании с уменьшением доли мелких фракций детрита (2 и менее мм) свидетельствует о повышении интенсивности разложения органического вещества (Семенюк и др., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ проведенных исследований лесных подстилок показывает, что предлагаемые подходы к изучению подстилок, которые последовательно включают в себя сочетание таких подходов, как факторный, генетический и структурно-функциональный, позволяют в полной мере раскрыть не только отличительные черты генезиса лесных подстилок и оценить их положение в системе лесного биогеоценоза, но и охарактеризовать особенности их функционирования, интегрально отражающие

особенности биологического круговорота. Предложенные подходы реализованы и могут быть рекомендованы в целях исследования наземного детрита, а их стандартизация позволит сравнивать материалы на базе единой методологической основы.

Факторный подход показал, что существенное значение имеет положение в геохимическом ландшафте и, как следствие, характер увлажнения, а также тип леса. Эдификаторы в лесных сообществах детерминируют пространственную неоднородность свойств лесных подстилок, что особенно касается насаждений хвойных пород ввиду контрастности внутри формирующихся тессер. В гораздо меньшей степени это затрагивает листовые насаждения. Ведущее значение в методическом отношении имеет использование экологических шкал для оценки неоднородности локальных экологических условий. Степень влияния климатических факторов на разложение детрита внутренними особенностями разлагаемых материалов, что следует учитывать при сравнении данных по разным природным зонам.

Генетический подход заключается в последовательном описании и диагностике подгоризонтов подстилки, на сочетании которых основана классификация подстилок.

Структурно-функциональный подход, предусматривающий проведение компонентного анализа, позволяет оценить характер функционирования лесных подстилок. Показана важная роль содержания и доли детрита и легкоразлагаемых компонентов в верхнем горизонте, а также соотношения запасов подгоризонтов подстилки как критериев интенсивности разложения органического вещества.

Стандартизация подходов, несомненно, позволила бы сравнивать материалы на базе единой методологической основы. Данное теоретическое обобщение является организационной основой для постановки методик в исследовании лесных подстилок, особенно при масштабных исследованиях, что не исключает индивидуального подхода в зависимости от особенностей объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатырев Л.Г. О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990а. № 3. С. 118–127.
- Богатырев Л.Г. Является ли подстилка самостоятельным биогеоценотическим телом природы? // Экология. 1990б. № 6. С. 3–7.
- Богатырев Л.Г., Алябина И.О., Маречек М.С., Самсонова В.П., Кириченко А.В., Коновалов С.Н. Подстилка и гумусообразование в лесных формациях Камчатки // Лесоведение. 2008. № 3. С. 28–38.
- Богатырев Л.Г., Иванов А.В., Матышак Г.В., Степанов А.А. Особенности формирования органофила темно-гумусовых лесных почв северо-востока Костромской области // Лесоведение. 2006. № 3. С. 8–14.
- Богатырев Л.Г., Москаленко Н.Г., Матышак Г.В. Особенности неоднородности почвенного покрова и некоторых почвенных свойств в пределах лесотундровых ландшафтов севера Западной Сибири // Масштабные эффекты при исследовании почв. 2001. С. 244–247.
- Богатырев Л.Г., Сапожникова В.А., Степанов А.А., Аммосова Я.М. О своеобразии органического вещества некоторых почв Присурского лесного массива // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 1997. № 1. С. 23–26.
- Богатырев Л.Г., Свентицкий И.А., Шарафутдинов Р.Н., Степанов А.А. Лесные подстилки и диагностика современной направленности гумусообразования в различных географических зонах // Почвоведение. 1998. № 7. С. 864–875.
- Богатырев Л.Г., Смагин А.В., Акишина М.М., Витязев В.Г. Географические аспекты функционирования лесных подстилок // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2013. № 1. С. 30–36.
- Богатырев Л.Г., Телеснина В.М., Семенюк О.В., Бенедиктова А.И. Динамика морфологии и химических свойств лесной подстилки в ходе естественного постагрогенного лесовосстановления и ее отражение напочвенным покровом // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2020. № 3. С. 3–11.
- Богатырев Л.Г., Цветнова О.Б., Цветнов Е.В., Щеголов А.И. Характеристика детритопрофилей в некоторых типах экосистем Южного Сахалина // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2016. № 1. С. 10–17.
- Брянин С.В., Прокопчук В.Ф., Козырь И.В. Формирование лесных подстилок в суббореальных лесах Верхнего Приамурья // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2013. № 2. С. 100–107.
- Ведрова Э.Ф., Решетникова Т.В. Масса подстилки и интенсивность ее разложения в 40-летних культурах основных лесобразующих пород Сибири // Лесоведение. 2014. № 1. С. 42–50.
- Волокитина А.В., Софронов М.А. Пространственное варьирование вида и запаса мохово-лишайникового покрова и подстилки в северных лиственничниках // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 209–213.
- Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024.
- Глазман Г.Р., Богатырев Л.Г., Телеснина В.М. и др. Структурная организация лесных подстилок на стационарных насыпных лизиметрах факультета почвоведения МГУ // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2022. № 3. С. 205–214.

- Глазовская М.А. Геохимия природных и техногенных ландшафтов. М.: Географический факультет МГУ, 2007. 350 с.
- Земсков Ф.И. Детритогенез в условиях лесных биогеоценозов урбанизированных территорий: дисс...к.б.н.: 03.02.13. М.: МГУ, 2021. 25 с.
- Калякина Р.Г., Ангальт Е.М., Бурлуцкий А.Ю. Формирование лесной подстилки в городских лесах (на примере урочища Качкарский мар) // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2017. № 4 (66). С. 250–252.
- Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: МГУ, 1977. 312 с.
- Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность, 1981. 264 с.
- Карпачевский Л.О., Воронин А.Д., Дмитриев Е.А., Строганова М.Н., Шоба С.А. Почвенно-биогеоценологические исследования в лесных биогеоценозах. М.: МГУ, 1980. 160 с.
- Кремер А.И. Опыт формализации прикладной классификации почв // Почвоведение. 1980. № 8.
- Кузнецов В.А., Рыжова И.М., Телеснина В.М., Стома Г.В. Количественная оценка влияния рекреации на растительность, подстилку и плотность почв лесопарков Москвы // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2015. № 1. С. 21–29.
- Кухта А.Е. О возможности биологической оценки влияния атмосферных выпадений загрязняющих веществ на состояние подстилки в лесных экосистемах // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988. Т. 11. С. 105–115.
- Майоров Н.Ф. О методике анализа проб растительной подстилки при биохимической съемке // Journal of Mining Institute. 1963. Т. 45. № 2. С. 107–110.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Л.: Гос. изд-во, 1926. 368 с.
- Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002–1014.
- Орлова Л.Д. Формирование запасов подстилки на суходольных лугах левобережной лесостепи Украины // Biosystems Diversity. 2011. Т. 19. № 1. С. 130–136.
- Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э. Методические подходы к отбору образцов лесной подстилки с учетом мозаичности лесных биогеоценозов // Лесоведение. 2015. № 3. С. 214–221.
- Попова Н.В. Диагностика устойчивости экосистем по интенсивности процессов трансформации органического вещества подстилки и других органогенных горизонтов // Экологические системы и приборы. 2007. № 5. С. 3–5.
- Раменский Л.Г., Паценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Семенюк О.В., Богатырев Л.Г., Ваганова М.А. Характеристика подстилок парковых насаждений исторических ландшафтов на примере музея-усадьбы «Архангельское» // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. М.: МГУ, 2017. Т. 122. № 5. С. 37–49.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // Почвоведение. 2020. № 1. С. 31–43.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Баранова О.Ю. Роль зеленых насаждений в адаптации урбоэкосистем к изменениям климата // Лесоведение. 2023. № 4. С. 1–14.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И. Использование особенностей структурно-функциональной организации подстилок для оценки интенсивности круговорота в городских насаждениях (на примере Москвы) // Почвоведение. 2021. № 5. С. 1–14.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И. Подстилки еловых насаждений в пределах мегаполиса как объект экологического мониторинга // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2023. № 1. С. 36–45.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Земсков Ф.И. Подстилки городских насаждений как индикатор интенсивности биологического круговорота в условиях мегаполиса // Почвоведение. 2022. № 6. С. 1–14.
- Сидорова В.А., Красильников П.В. Использование геостатистических методов для картографирования почвенных горизонтов // Геостатистика и география почв. 2007. С. 19–42.
- Сморкалов И.А. Новая методика определения интенсивности дыхания лесной подстилки в полевых условиях // Экология. 2016. № 5. С. 390–395.
- Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Земсков Ф.И., Маслов М.Н. Динамика поступления растительного опада и некоторых свойств лесных подстилок при постагрогенном лесовосстановлении в условиях южной тайги // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2019. № 4. С. 3–10.
- Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И. Особенности напочвенного покрова и лесных подстилок в искусственных липовых насаждениях в зависимости от характера ухода // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2018. № 2. С. 3–11.
- Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г. Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмосковья (на примере УОПЭЦ «Чашниково») // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2017. № 4. С. 11–20.
- Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г. Подстилки и живой напочвенный покров биогеоценозов

- мелколиственных лесов Московской области // Почвоведение. 2023. № 7. С. 801–814.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
- Чернобай Ю.Н. Функциональная характеристика разложения лесных подстилок // Разложение растительных остатков в почве. М.: Наука, 1985. С. 49–67.
- Чернова О.В., Голозубов О.М., Алябина И.О., Щепаченко Д.Г. Комплексный подход к картографической оценке запасов органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2021. №. 3. С. 273–286.
- Широких П.С., Мартыненко В.Б. Использование экологических шкал для оценки условий местообитаний лесных сообществ Южно-Уральского региона // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Мат-лы Всерос. конф. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 346–349.
- Ahirwal J., Saha P., Uttam Kumar S.U. Forests litter dynamics and environmental patterns in the Indian Himalayan region // Forest Ecology and Management. 2021. V. 499. № 12. P. 119612.
- Almeida L.F., Souza I.F., Hurtarte L.C., Teixeira P.P., Inagaki T.M., Silva I.R., Mueller C.W. Forest litter constraints on the pathways controlling soil organic matter formation // Soil Biology and Biochemistry. 2021. V. 163. № 9. P. 108447.
- Bai X., Wang B., An S., Zeng Q., Zhang H. Response of forest species to C:N:P in the plant-litter-soil system and stoichiometric homeostasis of plant tissues during afforestation on the Loess Plateau, China // Catena. 2019. V. 183. P. 104186.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1991. Bd. 18. 248 s.
- Getaneh S., Honnay O., Desie E., Helsen K., Couck L., Shibru S., Muys B. Impact of tree litter identity, litter diversity and habitat quality on litter decomposition rates in tropical moist evergreen forest // Forest Ecosystems. 2022. V. 9. P. 100023.
- Joshi R.K., Garkoti S.C. Litter dynamics, leaf area index and forest floor respiration as indicators for understanding the role of Nepalese alder in white oak forests in central Himalaya, India // Ecological Indicators. 2020. V. 111. P. 106065.
- Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rubel, Zurich, 1977. V. 64. P. 1–208.
- Li Y., Liu X.J., Xu W.B., Bongers F.J., Bao W.K., Chen B., Chen G.K., Guo K., Lai J.S., Lin D.M., Mi X.C., Tian X.J., Wang X.H., Yan J.H., Yang B., Zheng Y.R., Ma K.P. Effects of diversity, climate and litter on soil organic carbon storage in subtropical forests // Forest Ecology and Management. 2020. V. 476. P. 118479.
- Liu X.F., Chen S.D., Li X.J., Yang Z.J., Xiong D.C., Xu C., Wanek W.G., Yang Y.S. Soil warming delays leaf litter decomposition but exerts no effect on litter nutrient release in a subtropical natural forest over 450 days // Geoderma. 2022. V. 427. P. 116139.
- Liu X., Feng Y., Liu P., Zhang Q. Soil moisture dominated the temporal dynamics of litter moisture content in subtropical forests: a 7-year observation in south China // Journal of Hydrology: Regional Studies. 2022. V.41. № 2. P. 101102.
- Ouyang W., Wu Z., Wang P., Cui X., Zhu W. Forest leaf litter nutrient discharge patterns in snowmelt surface runoff and watershed scale remote sensed simulation // Science of The Total Environment. 2022. V. 29. P. 156356.
- Pastorelli R., Costagli V., Forte C., Viti C., Rompato B., Nannini G., Certini G. Litter decomposition: Little evidence of the “home-field advantage” in a mountain forest in Italy // Soil Biology and Biochemistry. 2021. V. 159. P. 108300.
- Sánchez-López N., Hudak A.T., Taylor M.K. A spatially explicit model of tree leaf litter accumulation in fire maintained longleaf pine forests of the southeastern US // Ecological Modelling. 2023. V. 481. P. 110369.
- Singh P., Ghosh A.K., Kumar S., Kumar M., Sinha P.K. Influence of input litter quality and quantity on carbon storage in post-mining forest soil after 14 years of reclamation // Ecological Engineering. 2022. V. 178. № 4. P. 106575.
- Xia L., Song X., Fu N., Cui S., Li L., Li H., Li Y. Effects of forest litter cover on hydrological response of hillslopes in the Loess Plateau of China // Catena. 2019. V. 181. P. 104076.
- Zhang Y., Tang Z., You Y., Guo X., Wu C., Liu S., Sun O.J. Differential effects of forest-floor litter and roots on soil organic carbon formation in a temperate oak forest // Soil Biology and Biochemistry. 2023. V. 180. № 2. P. 109017.

Integrated Approach to Studying the Forest Litter in Coniferous and Mixed Broadleaved-Coniferous Forests

L. G. Bogatyrev¹*, V. A. Kuznetsov¹, V. M. Telesnina¹, O. V. Semenyuk¹, A. I. Benediktova¹,
Ph. I. Zemskov¹, M. M. Karpukhin¹, V. V. Demin¹

¹*Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University,
Leninskie Gory 1 bldg.12, Moscow, 119991, Russia*

*E-mail: bogatyrev.l.g@yandex.ru

Based on long-term studies of forest litters in various geographical zones, factorial, genetic and structural-functional approaches to their study have been proposed. The forest ecosystems of the north of the Western Siberia and the Russian Plain were picked as study objects. The analysis also includes the results of a study of the forest ecosystems litters in Primorye, Sakhalin, and Kamchatka. The factorial approach to the litters studying demonstrated the predominant influence of the forest type, its position in the geochemical landscape system, general landscape and moisture features. Analysis of geographical patterns showed that the lateral (non-stagnant) nature of soil moisture, providing an additional influx of oxygen and ash elements, is of significant importance for the genesis of litters of the humified type in the conditions of middle taiga landscapes. In conditions of stagnant moisture, regardless of the geography of the regions, litters develop according to the peat type. In the southern taiga, the conditions of watershed areas provide optimal prerequisites for the development of complexes of destructive, enzymatic and humified type litters. Climatic factors largely determine the rate of decomposition of organic residues in a geographical zones series, but the degree of this influence depends on the properties of decomposing materials. The role of the edificator tree in the spatial heterogeneity of forest litters was demonstrated, especially with regard to coniferous species. Intrabiogeocenotic variability of local environmental factors and, as a consequence, litter properties was found to be indicated by a living ground cover. The genetic approach is based on the consistent description and diagnostics of litter subhorizons, the genesis of which is used in the nomenclature of litters. This serves as the basis for the classification of litters. It is claimed that the validity of the presented classification has been shown in a wide range of bioclimatic conditions. The structural and functional approach, which provides for component analysis, allows us to assess the nature of the functioning of forest litters. The important role of the content and proportion of detritus and easily decomposable components, as well as the ratio of litter subhorizons stocks was revealed as a possible criterion for the features of forest litters' functioning.

Keywords: forest ecosystems, forest litter, factors, structural and functional approach, living ground cover, ecological scales.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State contract № 121040800321-4 "Transformation indicators of biogenic elements' biogeochemical cycles in natural and anthropogenic ecosystems" and the Moscow State University' Interdisciplinary Scientific Research School's Development Programme "Planet's future and global environmental changes".

REFERENCES

- Ahirwal J., Saha P., Uttam Kumar S.U., Forests litter dynamics and environmental patterns in the Indian Himalayan region, *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 499, No. 12, p. 119612.
- Almeida L.F., Souza I.F., Hurtarte L.C., Teixeira P.P., Inagaki T.M., Silva I.R., Mueller C.W., Forest litter constraints on the pathways controlling soil organic matter formation, *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, Vol. 163, No. 9, p. 108447.
- Bai X., Wang B., An S., Zeng Q., Zhang H., Response of forest species to C:N:P in the plant-litter-soil system and stoichiometric homeostasis of plant tissues during afforestation on the Loess Plateau, China, *Catena*, 2019, Vol. 183, p. 104186.
- Bogatyrev L.G., Alyabina I.O., Marechek M.S., Samsonova V.P., Kirichenko A.V., Kononov S.N., Podstilka i gumusobrazovanie v lesnykh formatsiyakh Kamchatki (Litter and Humus Formation in Forests of Kamchatka), *Lesovedenie*, 2008, No. 3, pp. 28–38.

- Bogatyrev L.G., Ivanov A.V., Matyshak G.V., Stepanov A.A., Osobennosti formirovaniya organoprofil'ya temno-gumusovykh lesnykh pochv severo-vostoka Kostromskoi oblasti (Formation of specific organic profile in dark-humus soils in northeastern Kostroma oblast), *Lesovedenie*, 2006, No. 3, pp. 8–14.
- Bogatyrev L.G., Moskalenko N.G., Matyshak G.V., Osobennosti neodnorodnosti pochvennogo pokrova i nekotorykh pochvennykh svoystv v predelakh lesotundrovyykh landshtov severa Zapadnoi Sibiri (Features of heterogeneity of soil cover and some soil properties within the forest-tundra landscapes of the north of Western Siberia), In: *Masshtabnye efekty pri issledovanii pochv* (Scale effects in soil exploration), 2001, pp. 244–247.
- Bogatyrev L.G., O klassifikatsii lesnykh podstilok (On forest litter classification), *Pochvovedenie*, 1990a, No. 3, pp. 118–127.
- Bogatyrev L.G., Sapozhnikova V.A., Stepanov A.A., Ammosova Y.M., O svoeobrazii organicheskogo veshchestva nekotorykh pochv Prisurskogo lesnogo massiva (On the originality of organic matter in some soils of the Prisursky forest massif), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 1997, No. 1, pp. 23–26.
- Bogatyrev L.G., Smagin A.V., Akishina M.M., Vityazev V.G., Geograficheskie aspekty funktsionirovaniya lesnykh podstilok (Geographical aspects of the litter), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17. Pochvovedenie*, 2013, No. 1, pp. 30–36.
- Bogatyrev L.G., Sventitskii I.A., Sharafutdinov R.N., Stepanov A.A., Lesnye podstilki i diagnostika sovremennoi napravlenosti gumusobrazovaniya v razlichnykh geograficheskikh zonakh (Forest litter and modern trends of humus formation diagnostics in different geographic areas), *Pochvovedenie*, 1998, No. 7, pp. 864–875.
- Bogatyrev L.G., Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Benediktova A.I., Dinamika morfologii i khimicheskikh svoystv lesnoi podstilki v khode estestvennogo postagrogennogo lesovosstanovleniya i ee otrazhenie napochvennym pokrovom (The dynamics of the morphology and chemical properties of forest litter during natural post-agrogenic reforestation and its reflection on the ground cover), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2020, No. 3, pp. 3–11.
- Bogatyrev L.G., Tsvetnova O.B., Tsvetnov E.V., Shcheglov A.I., Kharakteristika detritoprofilei v nekotorykh tipakh ekosistem Yuzhnogo Sakhalina (Feature detritoprofiles in certain types of ecosystems in the southern Sakhalin), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2016, No. 1, pp. 10–17.
- Bogatyrev L.G., Yavlyaetsya li podstilka samostoyatel'nym biogeotsenoticheskim telom prirody? (Is the litter an independent biogeocenotic natural body?), *Ekologiya*, 1990b, No. 6, pp. 3–7.
- Bryanin S.V., Prokopchuk V.F., Kozyr' I.V., Formirovanie lesnykh podstilok v subboreal'nykh lesakh Verkhnego Priamur'ya (Formation of forest litter in the subboreal forests of the Upper Amur region), *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN*, 2013, No. 2, pp. 100–107.
- Chernobai Y.N., Funktsional'naya kharakteristika razlozheniya lesnykh podstilok (Functional characteristics of forest litter decomposition), In: *Razlozhenie rastitel'nykh ostatkov v pochve* (Decomposition of plant residues in the soil), Moscow: Nauka, 1985, pp. 49–67.
- Chernova O.V., Golozubov O.M., Alyabina I.O., Schepaschenko D.G., Integrated approach to spatial assessment of soil organic carbon in the Russian Federation, *Eurasian Soil Science*, 2021, Vol. 54, No. 3, pp. 325–336.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulissen D., Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa, *Scripta Geobotanica*, 1991, Bd. 18, 248 p.
- Getaneh S., Honnay O., Desie E., Helsen K., Couck L., Shibru S., Muys B., Impact of tree litter identity, litter diversity and habitat quality on litter decomposition rates in tropical moist evergreen forest, *Forest Ecosystems*, 2022, Vol. 9, p. 100023.
- Glazman G.R., Bogatyrev L.G., Telesnina V.M., et. al., Strukturnaya organizatsiya lesnykh podstilok na statsionarnykh nasypnykh lizimetrakh fakul'teta pochvovedeniya MGU (Structural organization of forest floor under stationary bulk lysimeters of soil science faculty of Lomonosov Moscow State University), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2022, No. 3, pp. 205–214.
- Glazovskaya M.A., *Geokhimiya prirodnnykh i tekhnogennykh landshtov* (Geochemistry of natural and man-made landscapes), Moscow: Geograficheskii fakul'tet MGU, 2007, 350 p.
- Joshi R.K., Garkoti S.C., Litter dynamics, leaf area index and forest floor respiration as indicators for understanding the role of Nepalese alder in white oak forests in central Himalaya, India, *Ecological Indicators*, 2020, Vol. 111, p. 106065.
- Kalyakina R.G., Angal't E.M., Burlutskii A.Y., Formirovanie lesnoi podstilki v gorodskikh lesakh (na primere urochishcha Kacharskii mar) (Forest litter formation in urban forests (on the pattern of the Kacharsky mar natural boundary)), *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017, No. 4 (66), pp. 250–252.
- Karpachevskii L.O., *Les i lesnye pochvy* (Forest and forest soils), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1981, 261 p.
- Karpachevskii L.O., *Pestota pochvennogo pokrova v lesnom biogeotsenoze* (Diversity of soil cover in forest biogeocenosis), Moscow: Izd-vo MGU, 1977, 312 p.
- Karpachevskii L.O., Voronin A.D., Dmitriev E.A., Stroganova M.N., Shoba S.A., *Pochvenno-biogeotsenoticheskie issledovaniya v lesnykh biogeotsenozakh* (Soil and biogeocenotic studies in forest biogeocenoses), Moscow: Izd-vo MGU, 1980, 160 p.
- Kremer A.I., Opyt formalizatsii prikladnoi klassifikatsii pochv (Experience of formalization of applied classification of soils), *Pochvovedenie*, 1980, No. 8.
- Kukhta A.E., O vozmozhnosti biologicheskoi otsenki vliyaniya atmosferynykh vypadenii zagryaznyayushchikh veshchestv na sostoyanie podstilki v lesnykh ekosistemakh (On the possibility of biological assessment of the impact of

- atmospheric fallout of pollutants on the state of litter in forest ecosystems), *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 1988, Vol. 11, pp. 105–115.
- Kuznetsov V.A., Ryzhova I.M., Telesnina V.M., Stoma G.V., Kolichestvennaya otsenka vliyaniya rekreatsii na rastitel'nost', podstilku i plotnost' pochv lesoparkov Moskvy (Quantitative assessment of the impact of recreation on vegetation, litter and soil density of forest parks in Moscow), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2015, No. 1, pp. 21–29.
- Landolt E., Ökologische Zeigerwerte zur Sweizer Flora, In: *Veroeffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH*, Zurich: Stiftung Rubel, 1977, Vol. 64, pp. 1–208.
- Li Y., Liu X.J., Xu W.B., Bongers F.J., Bao W.K., Chen B., Chen G.K., Guo K., Lai J.S., Lin D.M., Mi X.C., Tian X.J., Wang X.H., Yan J.H., Yang B., Zheng Y.R., Ma K.P., Effects of diversity, climate and litter on soil organic carbon storage in subtropical forests, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 476, p. 118479.
- Liu X., Feng Y., Liu P., Zhang Q., Soil moisture dominated the temporal dynamics of litter moisture content in subtropical forests: a 7-year observation in south China, *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 2022, Vol. 41, No. 2, p. 101102.
- Liu X.F., Chen S.D., Li X.J., Yang Z.J., Xiong D.C., Xu C., Wanek W.G., Yang Y.S., Soil warming delays leaf litter decomposition but exerts no effect on litter nutrient release in a subtropical natural forest over 450 days, *Geoderma*, 2022, Vol. 427, p. 116139.
- Maivorov N.F., O metodike analiza prob rastitel'noi podstilki pri biokhimicheskoi s'emke (On the methodology of analysis of plant litter samples during biochemical survey), *Journal of Mining Institute*, 1963, Vol. 45, No. 2, pp. 107–110.
- Morozov G.F., *Uchenie o lese* (Study of forest), Leningrad: Gos. izd-vo, 1926, 368 p.
- Nitsenko A.A., Ob izuchenii ekologicheskoi struktury rastitel'nogo pokrova (On the problem of investigation of ecological structure of the vegetation cover), *Botanicheskii zhurnal*, 1969, Vol. 54, No. 7, pp. 1002–1014.
- Orlova L.D., Formirovanie zapasov podstilki na sukhodol'nykh lugakh levoberezhnoi lesostepi Ukrainy (Formation of litter reserves in dry meadows of the left-bank forest-steppe of Ukraine), *Biosystems Diversity*, 2011, Vol. 19, No. 1, pp. 130–136.
- Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Metodicheskie podkhody k otboru obraztsov lesnoi podstilki s uchetom mozaichnosti lesnykh biogeotsenozov (Methodology of forest litter sampling taking into account the patchiness of forest biogeocoenoses), *Lesovedenie*, 2015, No. 3, pp. 214–221.
- Ouyang W., Wu Z., Wang P., Cui X., Zhu W., Forest leaf litter nutrient discharge patterns in snowmelt surface runoff and watershed scale remote sensed simulation, *Science of The Total Environment*, 2022, Vol. 29, p. 156356.
- Pastorelli R., Costagli V., Forte C., Viti C., Rompato B., Nannini G., Certini G., Litter decomposition: Little evidence of the “home-field advantage” in a mountain forest in Italy, *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, Vol. 159, p. 108300.
- Popova N.V., Diagnostika ustoichivosti ekosistem po intensivnosti protsessov transformatsii organicheskogo veshchestva podstilki i drugikh organogennykh gorizontov (Diagnostics of stability ecosystems on intensity of processes of transformation of organic substance), *Ekologicheskie sistemy i pribory*, 2007, No. 5, pp. 3–5.
- Ramenskii L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A., *Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodii po rastitel'nomu pokrovu* (Ecological evaluation of forage sites by vegetation cover), Moscow: Sel'khozgiz, 1956, 472 p.
- Sánchez-López N., Hudak A.T., Taylor M.K., A spatially explicit model of tree leaf litter accumulation in fire maintained longleaf pine forests of the southeastern US, *Ecological Modelling*, 2023, Vol. 481, p. 110369.
- Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G., Vaganova M.A., Kharakteristika podstilok parkovykh nasazhdenii istoricheskikh landshaftov na primere muzeya-usad'by "Arkhangel'skoe" (Characteristics of Litter Parkland Historic Landscapes on the Example of the Museum-Estate "Arkhangelskoe"), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2017, Vol. 122, No. 5, pp. 37–49.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Baranova O.Y., Rol' zelenykh nasazhdenii v adaptatsii urboekosistem k izmeneniyam klimata (The role of greenery in adaptation of urban ecosystems to climate change), *Lesovedenie*, 2023, No. 4, pp. 339–352.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Kuznetsova Y.D., Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub–herbaceous vegetation in spruce stands, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 1, pp. 27–38.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Structural and functional organization of forest litters as indicators of biological cycling intensity in urban forest stands (an example of Moscow), *Eurasian Soil Science*, 2021, Vol. 54, No. 5, pp. 738–749.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Podstilki elovykh nasazhdenii v predelakh megapolisa kak ob'ekt ekologicheskogo monitoringa (The litters of spruce stands within megapolis as an object of ecological monitoring), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2023, No. 1, pp. 36–45.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Zemskov F.I., Litters of urban stands as an indicator of the intensity of biological cycling in a megapolis (by the example of Bitsevsky park, Moscow), *Eurasian Soil Science*, 2022, Vol. 55, No. 6, pp. 710–721.
- Shirokikh P.S., Martynenko V.B., Ispol'zovanie ekologicheskikh shkal dlya otsenki uslovii mestoobitaniya lesnykh soobshchestv Yuzhno-Ural'skogo regiona (Use of ecological scales for assessing the habitat conditions of forest

- communities in the South Ural region), *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka* (Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the 21st century), Petrozavodsk, Proc. of All-Russian Conf., Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, pp. 346–349.
- Sidorova V.A., Krasil'nikov P.V., Ispol'zovanie geostatisticheskikh metodov dlya kartografirovaniya pochvennykh gorizontov (Use of geostatistical methods for mapping soil horizons), *Geostatistika i geografiya pochv*, 2007, pp. 19–42.
- Singh P., Ghosh A.K., Kumar S., Kumar M., Sinha P.K., Influence of input litter quality and quantity on carbon storage in post-mining forest soil after 14 years of reclamation, *Ecological Engineering*, 2022, Vol. 178, No. 4, p. 106575.
- Smorkalov I.A., A new field method for measuring forest litter respiration rate, *Russian Journal of Ecology*, 2016, Vol. 47, No. 5, pp. 508–513.
- Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Zemskov Ph.I., Maslov M.N., Dinamika postupleniya rastitel'nogo opada i nekotorykh svoystv lesnykh podstilok pri postagrogenom lesovosstanovlenii v usloviyakh yuzhnoi taigi (The dynamics of plant litter and some properties of forest floor during postagrogenic reforestation in the conditions of southern taiga), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2019, No. 4, pp. 3–10.
- Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Osobennosti napochvennogo pokrova i lesnykh podstilok v iskusstvennykh lipovykh nasazhdeniyakh v zavisimosti ot kharaktera ukhoda (Features of a ground cover and forest litter of artificial lime plantations depending on the nature of care), *Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 17. Pochvovedenie*, 2018, No. 2, pp. 3–11.
- Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G., Podstilki i zhivoi napochvennyi pokrov biogeotsenozov melkolistvennykh lesov Moskovskoi oblasti (The litters and the living ground cover as informational characteristics of biogeocenoses for Moscow oblast small-leaved forests), *Pochvovedenie*, 2023, No. 7, pp. 801–814.
- Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G., Svoystva lesnykh podstilok vo vzaimosvyazi s napochvennym pokrovom v lesnykh ekosistemakh Podmoskov'ya (na primere UOPETs "Chashnikovo") (The features of litters in connection of ground layer in Moscow outside ("Chashnikovo" station)), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2017, No. 4, pp. 11–20.
- Tsyganov D.N., *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov* (Phytoindication of ecological requirements in the mixed forest subdomain), Moscow: Nauka, 1983, 197 p.
- Vedrova E.F., Reshetnikova T.V., Massa podstilki i intensivnost' ee razlozheniya v 40-letnikh kul'turakh osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod Sibiri (Litter mass and intensity of litter decomposition in 40-year old plantations of the main forest forming species of Siberia), *Lesovedenie*, 2014, No. 1, pp. 42–50.
- Volokitina A.V., Sofronov M.A., Prostranstvennoe var'irovanie vida i zapasa mokhovo-lishainikovogo pokrova i podstilki v severnykh listvennichnikakh (Spatial variation of the type and stock of moss-lichen cover and litter in northern larch forests), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2008, Vol. 25, No. 3–4, pp. 209–213.
- Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Yu., Mnogoletnyaya dinamika sodержaniya tyazhelykh metallov v verkhnikh gorizontakh pochv v raione vozdeistviya medeplavil'nogo zavoda v period snizheniya ego vybrosov (Long-term dynamics of heavy metals content in upper layers of soils from the copper plant during the periods of decreased emissions), *Pochvovedenie*, 2017, No. 8, pp. 1009–1024.
- Xia L., Song X., Fu N., Cui S., Li L., Li H., Li Y., Effects of forest litter cover on hydrological response of hillslopes in the Loess Plateau of China, *Catena*, 2019, Vol. 181, p. 104076.
- Zemskov Ph.I., *Detritogenez v usloviyakh lesnykh biogeotsenozov urbanizirovannykh territorii. Diss. k.b.n* (Detritogenesis in the conditions of forest biogeocenoses of urbanized territories. Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: MGU, 2021, 25 p.
- Zhang Y., Tang Z., You Y., Guo X., Wu C., Liu S., Sun O.J., Differential effects of forest-floor litter and roots on soil organic carbon formation in a temperate oak forest, *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, Vol. 180, No. 2, p. 109017.