

УДК 630\*187:582.475

## ПОТОКИ АЗОТА И ЗОЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В СИСТЕМЕ “ПОЧВА–ФИТОЦЕНОЗ” НА ВЫРУБКАХ СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКОВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ<sup>1</sup>

© 2019 г. К. С. Бобкова<sup>а, \*</sup>, Н. В. Лиханова<sup>б</sup><sup>а</sup>Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия<sup>б</sup>Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина,  
Октябрьский просп., Сыктывкар, 55167001 Россия

\*E-mail: bobkova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 28.05.2018 г.

После доработки 27.09.2018 г.

Принята к публикации 05.06.2019 г.

Результаты статьи направлены на решение проблемы функционирования антропогенно нарушенных лесных биогеоценозов. Рассматривается биологический круговорот элементов минерального питания на вырубках среднетаежных ельников на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах. Характеризуются аккумуляция, депонирование, возврат азота и зольных элементов отдельными видами растений и фитоценозами на вырубках после сплошнолесосечной рубки двух типов ельников. Установлено, что на 4–6-летних вырубках ельников в массе растений аккумулируется 665.6–808.9 кг га<sup>-1</sup> элементов минерального питания. Главным источником питательных элементов является лесная подстилка, где содержание их составляет 1523–2319 кг га<sup>-1</sup>. Для формирования годичной продукции фитомассы на вырубке ельника черничного влажного ежегодно из почвы вовлекается азота 39.1, зольных элементов 59.3 кг га<sup>-1</sup> и на вырубке ельника долгомошно-сфагнового 44.5 и 74.3 кг га<sup>-1</sup> соответственно. С растительными остатками опада в почву поступает 77.7–89.3 кг га<sup>-1</sup> в год азота и зольных элементов. В формировании структурного состава годичной продукции и опада в экосистемах вырубок основная роль принадлежит растениям напочвенного покрова. Показатели, характеризующие скорость оборота элементов минерального питания на вырубках ельников, варьируют от 4 для калия до 82 лет для железа.

*Ключевые слова:* север России, средняя тайга, ельник, сплошнолесосечная рубка, азот, зольные элементы, рубка, биологический круговорот.

DOI: 10.1134/S0024114819060020

Биологический круговорот минеральных элементов в системе взаимоотношений между растительностью и почвой является одним из наиболее информативных показателей функционирования лесных биогеоценозов (Основы лесной ..., 1964). Исследования потоков питательных элементов одновременно с миграционно-аккумулятивными процессами и водно-воздушными режимами почв имеет важное значение при оценке формирования фитоценозов и почвообразовательных процессов в лесных экосистемах (Ремезов и др., 1959; Гришина, 1974; Никонов, Лукина, 1994; и др.). В лесных сообществах после рубки происходят существенные изменения экологических условий среды, в составе и структуре фитоценозов, физико-химических свойств и биологического режима почв (Семенова, 1975; Казимиров и др., 1978; Фокин, 1979; Ведрова и др., 2010; Hedwall et. al., 2013;

Grand et. al., 2014; Дымов, 2017). На территории европейского Севера России биологический круговорот веществ в связи со сменой еловых лесов на лиственные после промышленных рубок рассматриваются в условиях Вологодской области (Паршевников, 1962) и Карелии (Казимиров и др., 1978). В Республике Коми, где еловые леса занимают 16.2 млн га и в настоящее время ежегодно рубки в них проводятся на площади 50–60 тыс. га, круговорот веществ в системе почва-фитоценоз на вырубках ельников не изучен. Целью данной работы является оценка годичного потока азота и зольных элементов в системе почва-фитоценоз на 4–6-летних вырубках среднетаежных ельников черничного влажного и долгомошно-сфагнового на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены в подзоне средней тайги Республики Коми на территории Чернам-

<sup>1</sup> Работа выполнена при поддержке проектов фундаментальных научных исследований УрО РАН (15-12-4-39, 18-4-4-29).

ского лесного стационара Института биологии Коми научного центра УрО РАН (62°17' с. ш. и 50°20' в. д.). Стационар располагается на Мезенско-Вычегодской равнине. В основании ее лежат докембрийские кристаллические породы, перекрытые толщей малонарушенных осадочных пород. Водораздельные пространства сложены пермскими песчаниками, глинами, мергелями триасовой системы. Эти породы перекрыты четвертичными отложениями рисского (московского) оледенения, переработанными денудацией и водно-аккумулятивными процессами. Наиболее распространенными почвообразующими породами являются двучленные отложения, маломощные пески и супеси, подстилаемые моренными суглинками (Атлас Коми, 1964).

В 1978 г. были заложены две постоянные пробные площади (ППП) в спелом ельнике черничном влажном размером 0.20 га и в ельнике долгомошно-сфагновом размером 0.24 га согласно ГОСТ 16128-70. Определены состав, строение древостоев, биологическая продуктивность фитоценозов (Коренные еловые ..., 2006). Древостой ельника черничного влажного до рубки абсолютного разновозрастный (70–210 лет), с запасом древесины 266 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, имел состав 7Е2Б1С. Фитоценоз ельника аккумулировал 182 т га<sup>-1</sup> абсолютно сухой массы, из них 98% было сконцентрировано в древесных растениях. Древостой ельника долгомошно-сфагновом разновозрастный (70–200 лет) с запасом древесины 222 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> имел состав 6Е3Б1С. Запасы органического вещества в фитоценозе составляли 160 т га<sup>-1</sup>, из них в древесных растениях 97%.

В зимний период 2005–2006 гг. в рассматриваемых ельниках на площади 500 га проведена сплошнолесосечная рубка с хлыстовой трелевкой древесины. Трелевочные волокна занимают около 10% площади лесосек, что соответствует лесохозяйственным требованиям. В 2009 г. начаты исследования биологического круговорота веществ на вырубках ельников. Растительный покров этих участков в пределах постоянных пробных площадей детально описан в работе (Бобкова, Лиханова, 2012), содержащей также краткое описание фитоценозов вырубок.

На вырубке ельника черничного влажного число растущих деревьев, оставленных как тонкомер в недорубе и в качестве семенников, составляет 400 экз га<sup>-1</sup>, сухостой имеет плотность 30 экз га<sup>-1</sup>. Равномерно распространенный самосев и подрост (8315 экз. га<sup>-1</sup>) имеет состав 6Е3Б1Р6+едС,Ос. Травяно-кустарничковый ярус с общим проективным покрытием (ОПП) 60% образован черникой, брусникой, линнеей северной, майником, осокой шаровидной, хвощом, луговиком извилистым. Моховой покров с ОПП 80–90% формируют *Pleurozium schreberi* и *Sphagnum wulfianum*,

*S. girgensohni*, *S. russowi*, пятнами встречаются *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens* и редко *Dicranum polysetum*. Почва торфянисто-подзолистоглееватая иллювиально-гумусовая (Gleyic Podzols) (Классификация ..., 1977). В верхней части почвенного профиля четко выражена оторфованная подстилка АО мощностью 0–12 см, под которой залегает подзолистый горизонт А2 (мощностью 12–17(20) см) со следами оглеения в нижней части, переходящий в горизонт А2Вfg мощностью 17(20)–41 см.

На вырубке ельника долгомошно-сфагнового тонкомерные деревья ели, сосны, березы и семенники составляют 588 экз. га<sup>-1</sup>, сухостойные – 212 экз. га<sup>-1</sup>. Подрост и самосев (6770 экз. га<sup>-1</sup>) имеют состав 7Б3Е. Травяно-кустарничковый ярус с ОПП 70% образован брусникой, черникой, линнеей северной, осокой шаровидной, хвощом, луговиком извилистым и иван-чаем. Моховой покров почти сплошной, доминирующее положение занимают *Polytrichum commune* и *Sphagnum wulfianum*, *S. girgensohni*, *S. russowi*, пятнами встречаются *Dicranum polysetum* и *Pleurozium schreberi*. Почва торфянисто-подзолистоглееватая иллювиально-гумусовая (Gleyic Podzols). Горизонт АО имеет мощность 0–15 см, под ним залегает подзолистый горизонт А2/ (мощностью 15–19 см), переходящий в горизонт А2g// мощностью 19–26 см и А2Вfg мощностью 26–31 см.

Фитомассу и прирост надземных органов древесных растений определяли методом модельных деревьев (Уткин, 1975; Усольцев, 2007). Проанализировано 20 модельных деревьев на вырубке ельника черничного влажного и 23 – на вырубке ельника долгомошно-сфагнового. Определена масса отдельных фракций фитомассы у 10 модельных деревьев подростка ели, 10 – березы, 8 – рябины. Массу стволов сухостоя, валежа, порубочных остатков определяли по их объему и базисной плотности древесины. Прирост стволовой древесины оценивали по текущему приросту объема древесины модельных деревьев. Регрессионные уравнения взаимосвязи массы отдельных фракций древесных растений с диаметром и высотой приведены нами ранее (Бобкова, Лиханова, 2012). Расчет текущего прироста корней древесных растений произведен по (Методы ..., 2002). Надземную массу растений напочвенного покрова определяли методом укусов на уровне почвы на площадках размером 0.2 × 0.2 м в 20-кратной повторности с учетом техногенной нагрузки (волок, пасака). Согласно (Dahlman, 1965; Бобкова и др., 1982), продукция и опад корней многолетних растений травяно-кустарничкового яруса хвойных сообществ составляет в среднем 25% от общей массы корней. Количество опада древесных растений оценивали с помощью опадоулавливателей размером 0.5 × 0.5 м в 20-кратной повторности.

Массу опада кустарничков и мхов рассчитывали по их приросту, срезая побеги текущего года у 100 растений. Ежегодно отмирающую массу мхов принимали равной 70, трав и черники – 100, брусники – 30% прироста (Казимиров и др., 1978). Запасы подстилки определяли с помощью монолитов, отобранных металлическим шаблоном площадью 98 см<sup>2</sup> в 20-кратной повторности. Химический анализ произведен для каждого компонента фитомассы и вида растения. Биологическая повторность – 5-, аналитическая – 3–4-кратная. Концентрацию азота и зольных элементов в образцах фитомассы растений и подстилки определяли на базе аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ Уро РАН. Содержание азота в растительных образцах определяли методом газовой хроматографии на автоматическом анализаторе EA-1100 фирмы “Carlo Erba” (Италия). Для оценки концентрации Ca, Si, Mg, Mn, K, Na, P, Fe, Al проводили минерализацию растительных проб согласно ПУ 01-05 2005 с последующим детектированием на атомно-эмиссионном спектрофотометре с индуктивно-связанной плазмой “Spectro Ciros” (Германия). Математико-статистические расчеты выполнялись по (Лагутин, 2007). При сравнении основных потоков элементов минерального питания в системе “почва–фитоценоз” на вырубке разных типов ельников применен параметрический анализ. Для оценки сходства – различия средних арифметических значений в двух выборках использовали t-критерий Стьюдента. Анализ и обработка материала проводились на персональном компьютере с использованием программ Microsoft Word, Microsoft Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Аккумуляция и потоки органического вещества.* Известно, что для каждой климатической зоны и растительной формации характерны определенные величины запасов фитомассы и биологической продуктивности (Уткин, 1975; Лукина, Никонов, 1996; Усольцев, 2007; Базилевич, Титлянова, 2008). Под влиянием хозяйственной деятельности человека лесные фитоценозы подвергаются значительным изменениям. Следует отметить, что в процессе сплошнолесосечной рубки с хлыстовой трелевкой стволов объем вывезенной древесины в ельнике черничном влажном составил 84%, в ельнике долгомошно-сфагновом 75% от общих ее запасов (Бобкова, Лиханова, 2012). При этом из ельника черничного влажного выносятся азота – 144, зольных элементов – 207 кг га<sup>-1</sup>. В долгомошно-сфагновом ельнике вынос азота составил 140, а зольных элементов – 215 кг га<sup>-1</sup>. Согласно (Лиханова, 2012), на вырубках рассматриваемых ельников происходит интенсивное заселение березы, ели, а на вырубке ельника черничного

влажного рябины. Проявляется изменение ОПП травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Отмечено, что после рубки древостоев ельников на вырубках происходит увеличение разнообразия растений по сравнению со спелыми ельниками. Показано также, что масса растений травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова на 4–6-летних вырубках в 2–2.5 раза больше, чем в спелых ельниках.

На основе анализа модельных деревьев и выведенных регрессионных уравнений связи массы отдельных органов древесных растений с диаметром и высотой ствола определен объем растительной массы на вырубках ельников (Бобкова, Лиханова, 2012). На вырубке ельника черничного влажного запасы фитомассы составляют 65.8 т га<sup>-1</sup>, из них 52.2% заключено в растущих органах древесных растений. На долю крупных древесных остатков (КДО), включающих сухостойные деревья, сухие ветви растущих деревьев, валеж и обломки стволов, вершины срубленных деревьев, приходится 34.4, растений напочвенного покрова – 13.4%. На вырубке ельника долгомошно-сфагнового аккумулируется 85.5 т га<sup>-1</sup> фитомассы, в том числе масса деревьев недоруба, семенников и древесных растений самосева и подроста 54.5%. КДО формируют 34.2%, растения напочвенного покрова – 11.3% от общей фитомассы (табл. 1).

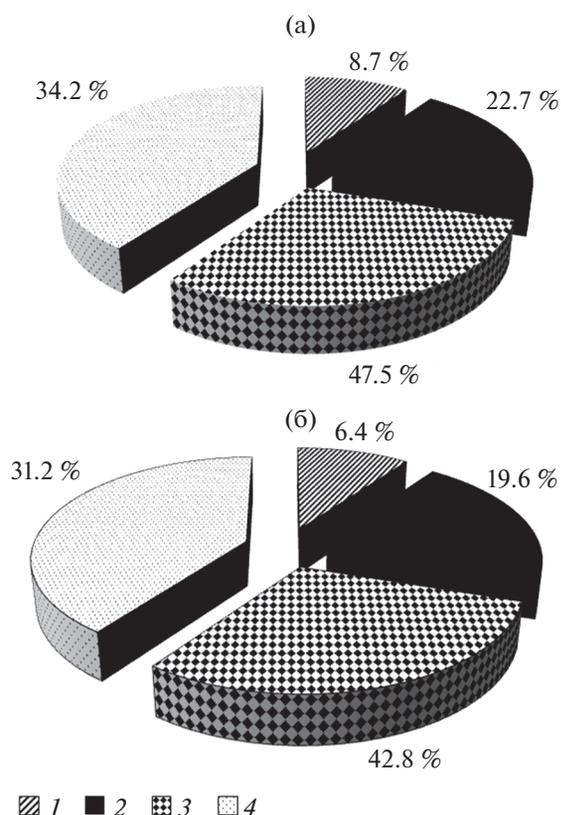
Прирост фитомассы (3.9 т га<sup>-1</sup>) на вырубке ельника черничного влажного формируется в основном растениями напочвенного покрова (79%), на долю древесных растений приходится 21%. На вырубке ельника долгомошно-сфагнового годичный прирост массы растений составляет 4.6 т га<sup>-1</sup> (табл. 1). В его структурном составе также, как и на вырубке ельника черничного влажного, преобладают растения напочвенного покрова (75%), древесные растения занимают 25%.

На 4–6-летней вырубке ельника черничного влажного в почву с опадом растительных остатков ежегодно поступает 3.1, на вырубке ельника долгомошно-сфагнового – 3.6 т га<sup>-1</sup> органического вещества (табл. 1). На вырубках ельников растительные остатки древесных растений составляют 11–12, растений травяно-кустарничкового и мохового ярусов – 88–89%. Фракционное распределение массы годичного опада растительных остатков растений напочвенного покрова на исследуемых вырубках ельников довольно сходное: корни кустарничков и трав занимают 43–48%, кустарнички – 20, мхи – 18–22, травы – 13–14%. На зимне-весенний период приходится 52–58%, летний – 20–23, осенний – 22–25% от общей массы опада древесных растительных остатков. Несоответствие между поступлением опада растительных остатков на поверхность почвы и темпом его разложения способствует формированию лесной подстилки мощностью на вырубке ельни-

Таблица 1. Структура фитомассы на вырубках ельников

Фракция фитомассы	Вырубка ельника черничного влажного		Вырубка ельника долгомошно-сфагнового	
	фитомасса, кг га <sup>-1</sup>	продукция, кг га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>	фитомасса, кг га <sup>-1</sup>	продукция, кг га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>
Ель:				
древесина стволовая	21459 ± 1281.9*	370.3 ± 50.6	24555 ± 1433.6	618.7 ± 103.4
кора стволовая	10092 ± 862.0	115.2 ± 2.3	12994 ± 1111.6	159.7 ± 3.2
ветви живые	1229 ± 184.6	25.1 ± 0.5	1078 ± 160.2	34.9 ± 0.7
хвоя	2090 ± 567.8	66.0 ± 20.6	2170 ± 547.6	92.1 ± 26.8
корни	3592 ± 598.4	106.0 ± 42.5	3370 ± 405.8	242.7 ± 96.4
Сосна:	4456 ± 430.8	58.0 ± 18.1	4943 ± 573.8	89.3 ± 26.0
древесина стволовая	1730 ± 220.5	42.6 ± 6.0	4190 ± 620.9	107.8 ± 14.6
кора стволовая	1170 ± 201.6	16.9 ± 0.3	2710 ± 598.2	42.8 ± 0.8
ветви живые	50 ± 8.9	1.7 ± 0.5	170 ± 21.6	4.3 ± 1.3
хвоя	150 ± 35.5	6.2 ± 1.9	380 ± 67.5	14.6 ± 4.3
корни	50 ± 6.2	14.1 ± 5.6	150 ± 25.2	33.7 ± 13.4
Береза:	310 ± 81.2	3.7 ± 1.1	780 ± 148.2	12.4 ± 3.6
древесина стволовая	11132 ± 2041.4	386.6 ± 7.6	17847 ± 2876.4	447.5 ± 10.7
кора стволовая	6222 ± 1987.0	50.2 ± 0.9	8323 ± 2658.4	58.7 ± 1.1
ветви живые	1197 ± 297.5	16.5 ± 0.3	1460 ± 367.3	21.4 ± 0.4
листья	1088 ± 151.8	50.0 ± 6.9	968 ± 132.6	58.4 ± 8.0
корни	395 ± 114.6	237.7 ± 3.0	626 ± 181.4	263.6 ± 3.3
Рябина:	2230 ± 307.6	32.2 ± 0.6	6470 ± 1010.6	45.4 ± 6.2
Труха	67 ± 9.2	13.7 ± 0.2	—	—
<b>ИТОГО</b>	—	—	—	—
Кустарнички:	34388 ± 2420.6	826.9 ± 51.5	46592 ± 3273.3	1174.0 ± 105.0
черника	801.5 ± 30.8	613.9 ± 26.5	828.7 ± 49.4	717.9 ± 39.9
брусника	521.0 ± 27.2	521.0 ± 26.2	662.6 ± 41.5	663.0 ± 39.8
Травы	280.5 ± 14.5	92.9 ± 3.8	166.1 ± 26.4	54.9 ± 3.3
Корни кустарничков и трав	392.7 ± 33.9	393.0 ± 22.6	401.5 ± 36.4	401.0 ± 16.0
Мхи:	4780.2 ± 351.0	1195.0 ± 83.6	6164.0 ± 493.2	1541.0 ± 77.1
зеленые	2813.1 ± 111.6	874.6 ± 24.8	2256.0 ± 74.8	819.9 ± 40.5
полиприховые	1071.5 ± 59.1	217.0 ± 10.5	434.9 ± 31.9	88.0 ± 3.5
сфагновые	802.9 ± 57.7	205.6 ± 12.6	660.8 ± 39.5	169.0 ± 8.5
<b>ИТОГО</b>	938.7 ± 75.1	452.0 ± 18.6	1160.3 ± 54.9	562.9 ± 39.4
Крупные древесные остатки	8787.5 ± 371.9	3076.5 ± 93.9	9650.2 ± 502.6	3479.8 ± 97.1
<b>ВСЕГО</b>	22648.0 ± 958.5	—	29260.0 ± 1523.9	—
	65823.5 ± 2449.0**	3903.4 ± 107.1**	85502.2 ± 3311.6***	4653.8 ± 143.1**

\* — указаны средние значения с учетом ошибки. \*\* — различия между запасами фитомассы, ее продукции и растительных остатков опада на вырубках двух типов ельников не достоверны ( $P > 0.05$ ). Примечание: "—" — компонент отсутствует.



**Рис. 1.** Распределение запасов фитомассы на вырубках ельника черничного влажного (а) и долгомошно-сфагнового (б): 1 – растущие древесные растения, 2 – растения напочвенного покрова, 3 – крупные древесные остатки, 4 – лесная подстилка. Общие запасы ( $t\text{ га}^{-1}$ ): (а) – 113.1, (б) – 149.4.

ка черничного влажного  $11.8 \pm 0.9$  на волоке и  $12.2 \pm 1.0$  см на пасечных участках, на вырубке ельника долгомошно-сфагнового  $18.4 \pm 0.7$  на волоке и  $19.0 \pm 1.1$  см на пасечных участках, с общим запасом в них фитодетрита  $47.5 \pm 3.6$  и  $63.9 \pm 3.3\text{ т га}^{-1}$  соответственно.

Таким образом, общие запасы живого и мертвого растительного органического вещества в экосистеме вырубок ельника черничного влажного составляют  $113.1$ , долгомошно-сфагнового –  $149.4\text{ т га}^{-1}$ . Следует отметить, что на вырубках ельников большая часть фитомассы (62%) сосредоточена в мертвом органическом веществе (КДО, подстилка). Растущие органы древесных растений занимают 30–31%, растения напочвенного покрова – 6–8% (рис. 1).

*Химический состав растений и лесной подстилки.* Показано (Бобкова, Лиханова, 2012), что содержание азота и зольных элементов (Са, К, Р, Na, Mg, Mn, Si, Al, Fe) в растениях на вырубках ельников колеблется в широких пределах. Наиболее богатыми элементами минерального пита-

ния является лист (хвоя), затем тонкие корни, ветви и самая низкочольная – древесина стволовая. Согласно результатам химического анализа ель, сосна и береза характеризуются азотно-кальциево-калиевым типом химизма. Отмечено, что в листьях березы содержание N в 1.3–2, К в 1.7 раза больше, чем в хвое ели и сосны. Листья березы, по сравнению с хвоей ели и сосны, несколько беднее Si. В корнях березы наблюдается относительно высокое накопление Al и Fe. Листья и ветви рябины содержат больше Mn, чем листья и ветви березы. Кустарнички (черника и брусника) характеризуются азотно-кальциево-калиевым типом накопления минеральных элементов и высоким содержанием Mn (особенно в листьях и побегах черники). Брусника отличается несколько меньшей зольностью и содержанием N по сравнению с черникой. У травянистых растений из зольных элементов преобладают К и Са. Исключением является осока, у которой количество Si больше, чем К. В осоке наблюдается некоторое увеличение концентрации Al и Fe. В составе зольных элементов у мхов, как и у травянистых растений преобладают К и Са. В составе золы у долгомошных мхов по сравнению с зелеными и сфагновыми почти в 2 раза меньше Mn. В сфагновых мхах отмечено преобладание содержания Si и Na.

Химический состав растительных остатков опада характеризуется более низким содержанием азота и зольных элементов, чем растущих растений. На вырубках ельников в растениях при миграции химических элементов опада наблюдается снижение в них концентрации элементов К, Р, Mg, Mn, Na и повышение массовой доли N, Са, Al, Fe и Si. Лесная подстилка хвойных экосистем в значительной степени отличается от минерального состава компонентов в ряду “растение – растительный опад – подстилка – почва” (Продуктивность ..., 1975; Лукина, Никонов, 1996; Ведрова, 2010). На вырубках ельников черничного влажного и долгомошно-сфагнового распределение химических элементов в листовом подгоризонте лесной подстилки азотно-кальциево-кремниевое. Для ферментативного и гумусового подгоризонтов выявлен азотно-кремниевый ряд. Сумма элементов азота, кальция и кремния занимает около 70% от общего содержания элементов минерального питания в органогенном горизонте. Также следует отметить, что в лесной подстилке вырубок на торфянисто-подзолисто-глеватых почвах содержание элементов минерального питания отличается значительным участием алюминия и железа.

*Аккумуляция элементов питания.* Растительное органическое вещество на вырубке ельника черничного влажного аккумулирует  $2189.1$ , ельника долгомошно-сфагнового –  $3127.3\text{ т га}^{-1}$  азота и минеральных элементов, из них 78–80% концентрируется в фитодетрите (КДО+подстилка) (рис. 2).

Фитомасса растущих растений на вырубке ельника черничного влажного содержит азота 194.3, зольных элементов 298.0 кг га<sup>-1</sup>, на вырубке ельника долгомошно-сфагнового соответственно – 234.1 и 377.6 кг га<sup>-1</sup> (табл. 2). Среди древесных растений в аккумуляции химических элементов ведущее место принадлежит ели и березе (96–97%). На вырубках рассматриваемых нами ельников различие в аккумуляции химических элементов в растительности недостоверно, и разница в среднеарифметических показателях имеет случайный характер ( $T \leq 2$ ,  $P \geq 0.001$ ). Согласно (Продуктивность ..., 1975; Бобкова, 1999), в фитомассе растущих растений в спелых ельниках исследуемого региона аккумулируется азота 508–580 и зольных элементов 904–973 кг га<sup>-1</sup>. Большая часть элементов питания в них концентрируется в древостоях. Смена лесной растительности в процессе сплошнолесосечных рубок в ельниках приводит к изменению емкости и характеру круговорота веществ. По сравнению со спелыми ельниками, на вырубках при значительном уменьшении (в 4–6 раз) запасов питательных элементов в древесных растениях наблюдается увеличение (в 2 раза) их в растениях напочвенного покрова, основная часть которых сосредоточена в травянистых растениях и мхах. На вырубках ельников остается большое количество крупных порубочных остатков (Finer, 2002), пней и корней (Palviainen, 2010), являющихся длительными источниками (“очагами поступления”) как углерода органического вещества, так и минеральных элементов.

На вырубке ельника черничного влажного запасы элементов минерального питания в КДО составляют 173.2 кг га<sup>-1</sup>, в том числе азота 34.2%, на вырубке ельника долгомошно-сфагнового – соответственно 197.3 и 34.3 кг га<sup>-1</sup> (табл. 2). Ряд распределения питательных элементов в КДО на вырубках ельников азотно-кальциево-калиевый. Следует отметить, что с порубочными остатками и корневыми системами древесных растений после рубки в почву поступает значительное количество азота и зольных элементов, примерно в 3 раза превышающее величину годового их поступления с опадом. В составе минеральных элементов в фитомассе отмечается преобладание N, Ca, K и Si (более 77%). На вырубке ельника черничного влажного ряд распределения элементов минерального питания в фитомассе растений следующий: N > Ca > K > Si > P > Mg > Mn > Al > Fe > Na, на вырубке долгомошно-сфагнового: N > Ca > K > Si > P > Mg > Al > Mn > Fe > Na. При сравнении рядов распределения элементов минерального питания в фитомассе вырубков ельников выявлено относительно высокое содержание Mn в органическом веществе растений на вырубке ельника черничного влажного по сравнению с ельником долгомошно-сфагновым, что объясня-

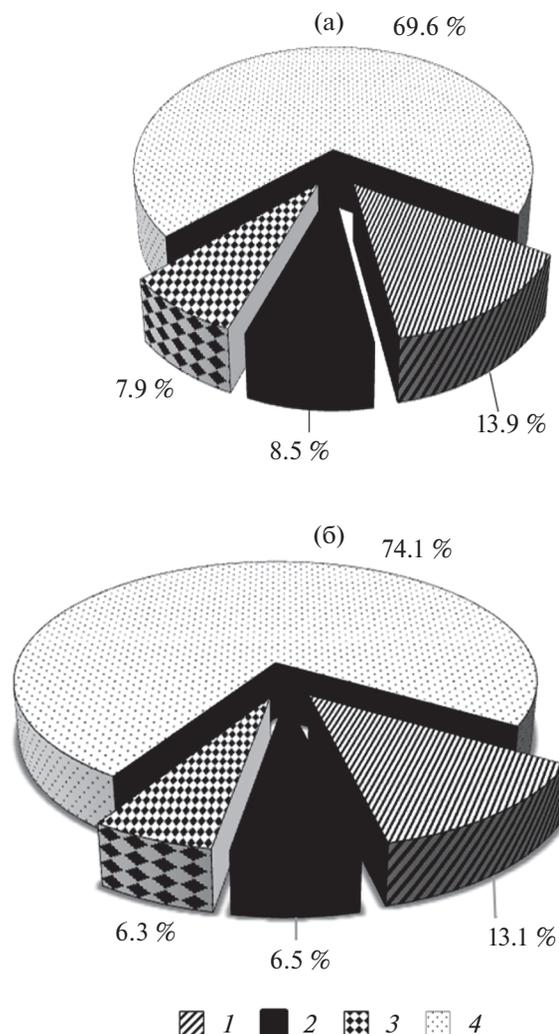


Рис. 2. Содержание химических элементов в растительном органическом веществе на вырубках ельника черничного влажного (а) и долгомошно-сфагнового (б): 1 – древесные растения, 2 – растения напочвенного покрова, 3 – крупные древесные остатки, 4 – подстилка. Общие запасы (кг га<sup>-1</sup>): (а) – 2189, (б) – 3127.

ется появлением в составе фитоценоза на вырубке ельника черничного влажного рябины, для которой характерна повышенная концентрация Mn в ассимилирующих органах (Лиханова, 2012).

**Вынос элементов питания из почвы.** На 4–6-летних вырубках ельников черничного влажного и долгомошно-сфагнового растениями ежегодного потребляется азота и зольных элементов соответственно 98.4 и 118.8 кг га<sup>-1</sup> (табл. 2). На вырубках исследуемых ельников разных типов роль выноса элементов питания в построении продукции статистически не подтверждена и разница в среднеарифметических показателях имеет случайный характер ( $T \leq 2$ ,  $P \geq 0.05$ ). Для сравнения в

Таблица 2. Содержание химических элементов в растительности на 4–6-летних вырубках ельников

Химический элемент	Фитомасса, кг га <sup>-1</sup>				Прирост, кг га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>				Опад, кг га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>			
	древесные растения	напочвенный покров	КДО	ВСЕГО	лесная подстилка	древесные растения	напочвенный покров	ВСЕГО	древесные растения	напочвенный покров	ВСЕГО	ВСЕГО
Ельник черничный влажный												
Ca	67.26	18.44	59.90	145.60	286.4	3.59	8.45	12.04	2.01	7.37	9.38	
K	45.70	35.42	24.27	105.39	71.1	3.07	16.63	19.70	0.47	13.79	14.26	
Si	22.69	19.23	8.25	50.17	256.7	0.79	9.30	10.09	0.77	8.86	9.63	
Mg	11.25	6.14	7.03	24.42	59.4	0.93	2.49	3.42	0.30	2.25	2.55	
P	12.69	9.25	5.61	27.55	31.3	0.86	3.74	4.60	0.21	3.00	3.21	
Mn	11.67	4.22	5.82	21.71	71.0	0.73	2.40	3.13	0.46	2.05	2.51	
Al	7.30	10.94	1.95	20.19	108.0	0.21	3.64	3.85	0.08	4.02	4.10	
Fe	5.65	7.76	0.24	13.65	111.1	0.13	2.03	2.16	0.07	2.01	2.08	
Na	1.73	0.68	0.82	3.23	3.1	0.05	0.26	0.31	0.02	0.19	0.21	
N	120.23	74.13	59.31	253.67	525.2	7.45	31.66	39.11	3.48	26.26	29.74	
Сумма без N	185.94	112.08	113.89	411.91	998.3	10.36	48.94	59.30	4.39	43.54	47.93	
Сумма с N	306.17	186.21	173.20	665.58	1523.5	17.81	80.60	98.41	7.87	69.80	77.67	
Ельник долгомошно-сфагновый												
Ca	94.95	23.49	67.13	185.57	390.9	4.78	10.70	15.48	2.24	9.96	12.20	
K	60.15	35.56	27.94	123.65	114.3	4.02	16.27	20.29	0.90	14.42	15.32	
Si	21.35	27.40	8.99	57.74	371.2	1.32	10.00	11.32	1.15	14.26	15.41	
Mg	18.95	7.41	8.02	34.38	72.5	1.16	7.94	9.10	0.40	2.75	3.15	
P	19.65	9.09	6.68	35.42	46.4	1.13	4.13	5.26	0.33	3.25	3.58	
Mn	10.74	4.43	5.10	20.27	105.2	0.85	2.72	3.57	0.57	2.31	2.88	
Al	9.17	14.29	3.14	26.60	182.2	0.26	5.65	5.91	0.14	3.64	3.78	
Fe	8.79	9.73	1.74	20.26	220.0	0.15	2.57	2.72	0.10	2.51	2.61	
Na	1.26	1.21	0.91	3.38	3.3	0.08	0.54	0.62	0.01	0.45	0.46	
N	163.84	70.21	67.64	301.69	812.3	9.46	35.06	44.52	3.77	26.16	29.93	
Сумма без N	245.01	132.61	129.65	507.27	1506.0	13.75	60.52	74.27	5.84	53.55	59.39	
Сумма с N	408.85	202.82	197.29	808.96	2318.3	23.21	95.58	118.79	9.61	79.71	89.32	

спелых ельников зеленомошной группы средней тайги в условиях Республики Коми годичное потребление элементов для продукции фитомассы составляет 161–165 кг га<sup>-1</sup> (Продуктивность ..., 1975; Бобкова, 1999), что примерно в 1.5 раза больше, чем на вырубках. Следует отметить, что на вырубках в биологический круговорот довольно интенсивно вовлекаются N, K, Ca, Si. Большая часть (80–82%) азота и зольных элементов накапливается в приросте фитомассы растений напочвенного покрова. Наиболее интенсивным депонированием характеризуются азот, калий, кальций, кремний, фосфор. Их доля в составе химических элементов продукции фитомассы составляет 82–87%. Отличие в рядах накопления химических элементов растений на вырубках ельников связано с относительно высоким содержанием Mg в органическом веществе растений на вырубке ельника долгомошно-сфагнового, что, видимо, определяется значительным участием в продукции растений напочвенного покрова данного ценоза сфагновых и политриховых мхов (табл. 1).

*Возврат элементов питания.* Количество азота и зольных элементов в годичном опаде на вырубке ельника черничного влажного составляет 77.7, на вырубке ельника долгомошно-сфагнового – 89.3 кг га<sup>-1</sup>, большая часть (89.9 и 89.2% соответственно) приходится на остатки растений напочвенного покрова (табл. 2). На вырубке ельника черничного влажного ряд возврата элементов в почву с годичным опадом растительных остатков азотно-калийно-кремниевый, на вырубке ельника долгомошно-сфагнового – азотно-кремниевый-кальциевый. Для сравнения в спелых ельниках на подзолистых и торфянисто-подзолисто-глееватых почвах с опадом возвращается 102–104 кг га<sup>-1</sup> минеральных элементов, 77–87% из них приходится на древесные растения (Продуктивность ..., 1975; Бобкова, 1999). Для еловых фитоценозов исследуемого региона ряд распределения минеральных элементов в опаде азотно-кальциевый-калийный. Концентрация N, Ca, K в опаде ельников занимает 78–85% от общего содержания элементов минерального питания. Увеличение содержания калия и фосфора в растительных остатках на вырубках ельников, по сравнению со спелыми ельниками, вносит опад травянистых растений и мхов, для которых характерна концентрация этих элементов. Более высокое содержание кальция в опаде растительных остатков спелых ельников по сравнению с вырубками исследуемых сообществ, можно объяснить значительным участием в опаде ели (Лукина, Никонов, 1996).

Характерной особенностью как спелых ельников, так и вырубок в условиях средней тайги является аккумуляция значительного количества минеральных элементов в лесной подстилке. Количество элементов минерального пита-

ния в органогенном горизонте вырубки ельника черничного влажного составляет 1524, ельника долгомошно-сфагнового – 2318 кг га<sup>-1</sup> (табл. 2), что несколько меньше, чем в спелых ельниках до рубки: 1799 и 2910 кг га<sup>-1</sup> соответственно. Следует отметить, что различие в содержании элементов питания в лесной подстилке вырубков разных типов ельников статистически не подтверждены и разница в среднеарифметических показателях имеет случайный характер ( $T \leq 2$ ,  $P \geq 0.05$ ). Ряд содержания их азотно-кальциевый-кремниевый, тогда как в спелых ельниках преимущественно азотно-кремниевый-кальциевый. Изменения ряда аккумуляции элементов минерального питания в лесной подстилке почв на вырубках по сравнению со спелыми ельниками следует объяснить также сменой состава растительного покрова (Edmonds, 1987; Лиханова, 2012). На вырубках в растительных остатках опада значительно участие кустарничков, представленных в первую очередь брусничкой и черничкой, для которых, как было отмечено ранее (Продуктивность ..., 1975; Никонов, Лукина, 1994) характерно относительно высокое содержание кальция. Именно в листовом подгоризонте лесной подстилки вырубков выявлена повышенная концентрация этого элемента. Статистический сравнительный анализ показателей аккумуляции, выноса, возврата элементов питания не выявил достоверных различий между вырубками ельника черничного влажного и долгомошно-сфагнового, развитых на торфянисто-подзолисто-глееватых иллювиально-гумусовых почвах.

Важными показателями интенсивности биологического круговорота химических элементов в лесных экосистемах является скорость обращения химических элементов, которая характеризуется: во-первых, отношением количества химического элемента, содержащегося в подстилке, к концентрации его в продукции; во-вторых, отношением количества элемента минерального питания в подстилке к концентрации его в опаде. Чем выше эти показатели, тем слабее интенсивность биологического круговорота химических элементов в данной экосистеме (Ковда, 1973; Гришина, 1974; Лукина, Никонов, 1996). Основные элементы-органогены – N, K, P, Na, Mg – отличаются относительно высокой скоростью оборота. Для кремния и марганца характерно более длительное пребывание их в цикле круговорота химических элементов. Скорость оборота, т.е. отношение суммы азота и зольных элементов в мертвой массе к сумме азота и зольных элементов в приросте для алюминия, кремния и железа исчисляется десятками лет, так как эти элементы потребляются растениями в незначительных количествах. Так, на вырубке ельника черничного влажного скорость оборота элементов минерального питания составляет (лет): для калия – 3.6, фосфора –

6.8, натрия – 11.3, азота – 13.4, магния – 17.5, марганца – 22.9, кальция – 23.8, кремния – 25.4, и алюминия – 27.7. Железо отличаются длительным (50.5) пребыванием в цикле круговорота химических элементов. На вырубке ельника долгомошно-сфагнового скорость оборота элементов питания соответствует (лет): для натрия – 5.5, калия – 5.6, магния – 8.0, фосфора – 8.8, азота – 18.3, кальция – 25.2, марганца – 29.2, алюминия – 30.9, кремния – 32.8, и железа – 81.6. Отношение запасов элементов минерального питания в подстилке к содержанию их в опаде на вырубке ельника черничного влажного составляет 19.6, на вырубке ельника долгомошно-сфагнового – 25.9. Эти показатели свидетельствуют, что процессы разложения и минерализации крайне замедлены.

Таким образом, вырубки ельников на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах, эдификаторы экосистем в которых представлены растениями напочвенного покрова, в органогенном горизонте аккумулируется 16–20-кратный запас элементов минерального питания, необходимых для создания годичной продукции фитомассы (табл. 2). Особенностью экосистем вырубок ельников являются также большие запасы химических элементов в КДО (173.2–197.3 кг га<sup>-1</sup>) большая часть которых формируется порубочными остатками и корнями вырубленных деревьев (подземный детрит). Освобождаемые в процессе минерализации этих компонентов элементы питания являются резервуаром для роста растений в производных сообществах.

**Заключение.** В экосистемах 4–6-летних вырубок среднетаежных ельников на торфянисто-подзолистых почвах формирующиеся запасы растительного органического вещества равны 65.8–85.5 т га<sup>-1</sup>, годичная продукция фитомассы составляет 3.9–4.6, годичный опад растительных остатков – 3.1–3.6 т га<sup>-1</sup>. В фитомассе на вырубках ельников аккумулируется 666–809 кг га<sup>-1</sup> азота и зольных элементов, что в 3–4 раза меньше, чем в спелых ельниках до рубки. На вырубках ельников величина годичного потребления растениями всех химических элементов составляет 98.4–118.8 кг га<sup>-1</sup>. В наибольших количествах выносятся N, K, Ca, Si, остальные элементы накапливаются в заметно меньших количествах, минимально потребляются Na, Fe, Mn. На построение годичного прироста фитомассы на вырубках ельников растения расходуют больше химических элементов, чем их поступает в подстилку с опадом (77.7–89.3 кг га<sup>-1</sup>). Основные элементы, поступающие с опадом, те же, которые потребляются на построение прироста. Основную роль в выносе элементов минерального питания на формирование годичной продукции и возврате их с опадом принадлежит травянисто-кустарничковым растениям и мхам. В виду превышения ежегодного по-

требления элементов над их возвратом на вырубках часть элементов должна поглощаться из минеральной толщ почвы и запасов, ранее накопленных в лесной подстилке. В органогенном горизонте концентрация азота и зольных элементов в 2–3 раза превышает содержание их в фитомассе растений. Сравнимая ряд накопления химических элементов в подстилке с таковым опада, можно заключить относительное накопление в подстилке Ca, Si, Fe, Mn. Запасы этих элементов прочно удерживаются в биологическом круговороте, постепенно освобождаются по мере минерализации подстилки.

Широкое (19–26) отношение количества химических элементов в подстилке к содержанию их в опаде свидетельствует о заторможенности биологического круговорота веществ в сообществах вырубок ельников на полугидроморфных почвах. Особенностью экосистем вырубок ельников является содержание значительного количества элементов питания в КДО, большая часть которых представлена порубочными остатками и корнями вырубленных деревьев (подземный детрит). Следует отметить, что на вырубках происходит интенсивное возобновление древесных растений – березы, ели и рябины. Следовательно, на начальных стадиях формирования производных лесных сообществ после сплошных рубок ельников направленность и интенсивность процессов трансформации растительных остатков опада, подстилки и КДО имеет большое значение в круговороте веществ в системе “почва–растительность”. Освобождаемые в процессе минерализации этих компонентов элементы питания являются резервуаром для питания растений в фитоценозах, развивающихся после рубок.

Полученные знания о влиянии сплошных рубок на биологический круговорот веществ в лесных экосистемах, в частности ельниках, важно: во-первых, для понимания механизмов влияния антропогенных факторов на лесные сообщества; во-вторых, для моделирования биогеохимических потоков в системе “почва–фитоценоз”, в-третьих, при разработке мероприятий по регулированию состава и увеличению продуктивности фитоценозов, возникших после рубки.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Коми АССР*, М.: ГУГК, 1964. 112 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
- Бобкова К.С., Смольцева Н.Л., Тужилкина В.В., Артемов В.А.* Круговорот азота и зольных элементов в сосново-еловом насаждении средней тайги // *Лесоведение*. 1982. № 5. С. 3–11.

- Бобкова К.С.* Биологическая продуктивность лесов // Леса Республики Коми. М.: Издательско-продюсерский центр “Дизайн. Информация. Картография”, 1999. С. 40–54.
- Ведрова Э.Ф., Мухортова Л.В., Иванов В.В., Кривобок Л.В., Болонева М.В.* Восстановление запасов органического вещества после рубок в лесных экосистемах Восточного Прибайкалья // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 1. С. 83–94.
- ГОСТ 16128-70. Площади пробные лесоустраительные. Метод закладки. М.: Госстандарт СССР, 1970. 25 с.
- Гришина Л.А.* Биологический круговорот и его роль в почвоведении (Биологический цикл: роль в формировании почвы). М.: Изд-во МГУ, 1974. 128 с.
- Дымов А.А.* Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М., Куликова В.К.* Органическая масса и потоки вещества в березняках средней тайги. Л.: Наука, 1978. 216 с.
- Классификация и диагностика почв СССР. Под ред. Добровольского Г.В. М.: Колос, 1977. 223 с.
- Ковда В.А.* Основы учения о почвах. М.: Наука, 1973. 448 с.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Лагутин М.Б.* Наглядная математическая статистика. Учеб. пособие. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2007. С. 472.
- Лиханова Н.В.* Изменение биоразнообразия и массы растений напочвенного покрова ельников средней тайги после сплошнолесосечной рубки. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1309–1312.
- Лукина Н.В., Никонов В.В.* Биохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во Кольский НЦ РАН, 1996. Ч. 1. 216 с.; Ч. 2. 194 с.
- Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю., Ставрова Н.И., Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А.* Методы изучения лесных сообществ. СПб: Изд-во НИИ Химии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Никонов В.В., Лукина Н.В.* Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты: Изд-во Кольский НЦ РАН, 1994. 315 с.
- Паршевников А.Л.* Круговорот азота и зольных элементов в связи со сменой пород в лесах средней тайги // Типы леса и почвы северной части Вологодской области. Тр. Института леса и древесины СО АН СССР. М.–Л., 1962. 292 с.
- Продуктивность и круговорот элементов в фитоценозах Севера. Под ред. Пономаревой В.В. Л.: Наука, 1975. 130 с.
- Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М.* Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 284 с.
- Семенова В.Г.* Влияние рубок главного пользования на почвы и круговорот веществ в лесу. М.: Лесн. пром-ть, 1975. 184 с.
- Основы лесной биогеоценологии. Под ред. акад. В.Н. Сукачева и д-ра биол. наук Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1964. 574 с.
- Усольцев В.А.* Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложение. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2007. 637 с.
- Уткин А.И.* Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты // Лесоведение и лесоводство. “Итоги науки и техники”. М.: ВИНТИ, 1975. 190 с.
- Фокин А.Д., Черникова И.Л., Ибрагимов Л.Ш., Сюняев Х.Х.* Роль растительных остатков в обеспечении растений зольными элементами на подзолистых почвах // Почвоведение. 1979. № 6. С. 53–61.
- Bobkova K.S., Likhanova N.V.* Removal of carbon and mineral nutrients upon clear felling of spruce forests in the middle taiga // Contemporary Problems of Ecology. 2012. V. 5. № 3. P. 633–644.
- Dahlman R.C., Kuceera C.L.* Root productivity and turnover in native prairie // Ecology. 1965. V. 46. № 1–2. P. 84–89.
- Edmonds R. L.* Decomposition rates and nutrient dynamics in small-diameter woody litter in four forest ecosystems in Washington, USA // Canadian Journal of Forest Research. 1987. V. 17. № 6. P. 499–509.
- Finer L., Mannerkoski H., Piirainen S., Starr M.* Carbon and nitrogen pools in old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting // Forest Ecology and Management. 2003. V. 174. № 1. P. 51–63.
- Grand S., Hudson R., Lavkulich L.M.* Effect of forest harvest on soil nutrients and labile ions in Podzols of south-western Canada: Mean and dispersion effects // Catena. 2014. V. 122. P. 18–26.
- Hedwall P.-O., Grip H., Linder S., Lövdahl L., Nilsson U., Bergh J.* Effect of clear-cutting and slash removal on soil water chemistry and forest-floor vegetation in a nutrient optimised Norway spruce stand // Silva Fennica. 2013. V. 47. № 2. Article ID 933. 16 p. <https://doi.org/10.14214/sf.933>
- Palviainen M., Finer L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I.* Carbon and nitrogen release from decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps. Forest Ecology and Management. 2010. V. 259. № 3. P. 390–398. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.034>

## Fluxes of Nitrogen and Mineral Elements between Soils and Phytocoenosis on the Clearcuts in Spruce Forests of Middle Taiga, the Komi Republic

K. S. Bobkova<sup>1</sup>, \* and N. V. Likhanova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Kommunisticheskaya st. 28, Syktyvkar, 167982 Russia*

<sup>2</sup>*Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Petrozavodskaya st. 12, 167005 Syktyvkar, Russia*

\*E-mail: bobkova@ib.komisc.ru

Received 28 May 2018

Revised 27 September 2018

Accepted 5 June 2019

This study deals with the challenges of functioning of forest biogeocoenoses disturbed by humans. Biological turnover of mineral nutrition element was considered on clear-cuts of spruce forests growing on peaty podzolic gleyic soils in middle taiga. Accumulation, deposition and return of nitrogen and mineral elements were found for plant species and phytocoenoses growing on clear-cuts of two types of spruce forests. Here we found, that for 4–6 years after felling, phytomass accumulates 665.6–808.9 kg ha<sup>-1</sup> of elements of mineral nutrition. The main source of nutrition elements was forest litter with 1523–2319 kg ha<sup>-1</sup>. Annual phytomass on clear-cuts of moist blueberry forest takes 39.1 kg ha<sup>-1</sup> of nitrogen and 59.3 kg ha<sup>-1</sup> of mineral elements out of soil. Respective values for long moss – sphagnum spruce forest were 44.5 and 74.3 kg ha<sup>-1</sup>. Plant litter returns to soil 77.7–89.3 kg ha<sup>-1</sup> per year of nitrogen and mineral elements. Plants of ground cover were the main contributors to annual production and litter on the clear-cuts. Indicators of turnover of elements of mineral nutrition on clear-cuts in spruce forests vary from 4 to 82 years for potassium and iron, respectively.

*Keywords:* Russian Arctic, middle taiga, spruce forests, clear-cuts, nitrogen, mineral elements, felling, biological turnover.

**Acknowledgements:** This study was supported by the projects of fundamental study of the Urals Division of the Russian Academy of Sciences (no. 15-12-4-39, and no. 18-4-4-29).

### REFERENCES

- Andreeva E.N., Bakkal I.Y., Gorshkov V.V., Lyanguzova I.V., Maznaya E.A., Neshataev V.Y., Neshataeva V.Y., Stavrova N.I., Yarmishko V.T., Yarmishko M.A., *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* (Methods of forest communities study), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SPbGU, 2002, 240 p.
- Atlas Komi ASSR*, (Atlas of Komi Autonomous Soviet Socialist Republic), Moscow: Glavnoe upravlenie geodezii i kartografii Gosudarstvennogo geologicheskogo komiteta SSSR, 1964, 112 p.
- Bazilevich N.I., Titlyanova A.A., *Bioticheskii krugovorot na pyati kontinentakh: azot i zol'nye elementy v prirodnykh nazemnykh ekosistemakh* (Biotic turnover on five continents: element exchange processes in terrestrial natural ecosystems), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2008, 380 p.
- Bobkova K.S., Biologicheskaya produktivnost' lesov (Bio-productivity of forests), In: *Lesy Respubliki Komi (Forests of the Komi Republic)* Moscow: Dizain. Informatsiya. Kartografiya, 1999, pp. 40–54 (332 p.).
- Bobkova K.S., Galenko E.P., *Korennye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* (Virgin spruce forest on North: biodiversity, structure, functions), Saint-Petersburg: Nauka, 2006, 334 p.
- Bobkova K.S., Likhanova N.V., Removal of carbon and mineral nutrients upon clear felling of spruce forests in the middle taiga (Losses of carbon and mineral nutrients in clear cuttings of spruce forests in the Middle Taiga), *Con-*
- temporary Problems of Ecology*, 2012, Vol. 5, No. 7, pp. 633–644.
- Bobkova K.S., Smol'tseva N.L., Tuzhilkina V.V., Artemov V.A., Krugovorot azota i zol'nykh elementov v sosnovo-elovom nazazhdenii srednei taigi (Nitrogen cycle and mineral elements in pine and spruce stand of middle taiga), *Lesovedenie*, 1982, No. 5, pp. 3–11.
- Dahlman R.C., Kucera C.L., Root productivity and turnover in native prairie, *Ecology*, 1965, Vol. 46, No. 1–2, pp. 84–89.
- Dymov A.A., The impact of clearcutting in boreal forests of Russia on soils: A review, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 7, pp. 780–790.
- Edmonds R.L., Decomposition rates and nutrient dynamics in small-diameter woody litter in four forest ecosystems in Washington, U.S.A., *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, Vol. 17, No. 6, pp. 499–509.
- Egorov V.V., Fridland V.M., Rozov N.N., Nosin V.A., Friev T.A., *Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR (Classification and diagnostics of the soils of USSR)*, Moscow: Kolos, 1977, 224 p.
- Finér L., Mannerkoski H., Piirainen S., Starr M., Carbon and nitrogen pools in an old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting, *Forest Ecology and Management*, 2003, Vol. 174, No. 1, pp. 51–63.
- Fokin A.D., Chernikova I.L., Ibragimov L.S., Syunyaev K.K., Rol' rastitel'nykh ostatkov v obespechenii rastenii zol'nymi

- elementami na podzolistykh pochvakh (Contribution of plant litter to mineral element supply of plants growing on podzols), *Pochvovedenie*, 1979, No. 6, pp. 53–61.
- GOST 16128-70.
- Grand S., Hudson R., Lavkulich L.M., Effects of forest harvest on soil nutrients and labile ions in Podzols of south-western Canada: Mean and dispersion effects, *CATENA*, 2014, Vol. 122, pp. 18–26.
- Grishina L.A., *Biologicheskii krugovorot i ego rol' v pochvoobrazovanii* (Biological cycle: the role in soil formation), Moscow: Izd-vo MGU, 1974, 128 p.
- Hedwall P.-O., Grip H., Linder S., Lövdahl L., Nilsson U., Bergh J., Effects of clear-cutting and slash removal on soil water chemistry and forest-floor vegetation in a nutrient optimised Norway spruce stand, *Silva Fennica*, 2013, Vol. 47, No. 2, Article 933, <https://doi.org/10.14214/sf.933>.
- Kazimirov N.I., Morozova R.M., Kulikova V.K., *Organicheskaya massa i potoki veshchestva v bereznyakakh srednei taigi* (Mass of organics and material flows of birch forests in middle taiga), Leningrad: Nauka, 1978, 216 p.
- Kovda V.A., *Osnovy ucheniya o pochvakh* (Fundamentals of soil science), Moscow: Nauka, 1973, Vol. 1, 447 p.
- Lagutin M.B., *Naglyadnaya matematicheskaya statistika* (Clear mathematical statistics), Moscow: Binom. Laboratoriya znaniy, 2007, 472 p.
- Likhanova N., *Izmenenie bioraznoobraziya i massy rastenii napochvennogo pokrova el'nikov srednei taigi posle sploshnolesosechnoi rubki* (Biodiversity and biomass changes of ground cover plants on clear felling sites of spruce forests in the middle taiga), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2012, Vol. 14, No. 1–5, pp. 1309–1312.
- Lukina N.V., Nikonov V.V., *Biogeokhimicheskie tsikly v lesakh Severa v usloviyakh aerotekhnogenogo zagryazneniya* (Biogeochemical cycles in the Northern forests subjected to air pollution), Apatity: Izd-vo KNTs RAN, 1996, Vol. 1, 216 p.
- Lukina N.V., Nikonov V.V., *Biogeokhimicheskie tsikly v lesakh Severa v usloviyakh aerotekhnogenogo zagryazneniya* (Biogeochemical cycles in the Northern forests subjected to air pollution), Apatity: Izd-vo KNTs RAN, 1996, Vol. 2, 194 p.
- Nikonov V.V., Lukina N.V., *Biogeokhimicheskie funktsii lesov na severnom predele rasprostraneniya* (Biogeochemical functions of forest on the northern limit), Apatity: Izd-vo KNTs RAN, 1994, 315 p.
- Palviainen M., Finér L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I., Carbon and nitrogen release from decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps, *Forest Ecology and Management*, 2010, Vol. 259, No. 3, pp. 390–398.
- Parshevnikov A.L., *Krugovorot azota i zol'nykh elementov v svyazi so smenoi porod v lesakh srednei taigi* (Cycles of nitrogen and mineral constituents associated to change of species in forests of middle taiga), In: *Tipy lesa i pochvy severnoi chasti Vologodskoi oblasti* (Forest types and soils of the northern Vologda Oblast) Moscow – Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1962, pp. 196–209 (292 p.).
- Ponomareva V.V., *Produktivnost' i krugovorot elementov v fitotsenozakh Severa* Leningrad: Nauka, 1975, 130 p.
- Remezov N.P., Bykova L.N., Smirnova K.M., *Potreblenie i krugovorot azota i zol'nykh elementov v lesakh Evropeiskoi chasti SSSR* (Consumption and cycling of nitrogen and mineral constituents in forests of European part of the USSR), Moscow: Izd-vo MGU, 1959, 284 p.
- Semenova V.G., *Vliyanie rubok glavnogo pol'zovaniya na pochvy i krugovorot veshchestv v lesu* (The effect of principal fellings on soils and compounds' cycles in forests), *Lesnaya promyshlennost'*, 1975, 183 p.
- Sukachev V.N., Dylis N.V., *Osnovy lesnoi biogeotsenologii* (Fundamentals of forest biogeocoenology), Moscow: Nauka, 1964, 574 p.
- Usol'tsev V.A., *Biologicheskaya produktivnost' lesov Severnoi Evrazii: metody, baza dannykh i ee prilozheniya* (Biological production of the forests of Northern Eurasia: methods, database and applications), Ekaterinburg: Izd-vo UrO RAN, 2007, 636 p.
- Utkin A.I., *Biologicheskaya produktivnost' lesov (metody izucheniya i rezul'taty)* (Bioproductivity in forests: methods and results of study), Moscow: Izd-vo VINITI, 1975, 190 p.
- Vedrova E.F., Mukhortova L.V., Ivanov V.V., Krivobokov L.V., Boloneva M.V., Post-logging organic matter recovery in forest ecosystems of eastern Baikal region, *Biology Bulletin*, 2010., Vol. 37, No. 1, pp. 69–79.