

ФИТОМАССА И ЗАПАСЫ УГЛЕРОДА И АЗОТА В КОНТРАСТНЫХ ПО ПРОДУКТИВНОСТИ НАГОРНЫХ ДУБРАВАХ ЮЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ¹

© 2021 г. Н.Ф. Каплина, Н.Ю. Кулакова

Институт лесоведения РАН

Россия, 143030, Московская обл., с. Успенское, ул. Советская, д. 21

E-mail: kaplina@indox.ru, nkulakova@mail.ru

Поступила в редакцию 18.05.2020. После доработки 20.08.2020. Принята к публикации 01.09.2020

Изучено современное состояние нагорных дубрав солонцового и снытево-осокового типов в Теллермановском лесу. Фитомасса древостоев оценена по модельным деревьям с учетом типов их развития (по оригинальной классификации). Определены содержание и запасы углерода и азота в фитомассе, подстилке и почве. Установлено, что фитомасса дубрав ниже, чем до периода усыхания дуба (в 1970-х – начале 1980-х гг.) в аналогичных насаждениях. Масса листового опада и подстилки соответствует прежним величинам за счет развития нижних древесных ярусов. Изученные дубравы наиболее различаются по запасам углерода и азота в фитомассе, значительно меньше – по их запасам в почве, ёмкости и скорости ежегодного круговорота. Содержание углерода, азота и неструктурных углеводов в органах дуба в этих дубравах сходно.

Ключевые слова: фитомасса, листовой опад, подстилка, запасы углерода и азота в экосистеме, ёмкость и скорость биологического круговорота, типы развития дерева, восстановление продуктивности дубрав.

DOI: 10.24411/1993-3916-2021-10135

Экологическая роль лесов многогранна, на южной границе лесостепи в первую очередь важна их водорегулирующая функция. Уровень грунтовых вод в нагорных дубравах Теллермановского лесного массива понижается (Экосистемы ..., 2004). Исследования с середины 1940-х гг. показали, что периодические засухи и отчуждение листьев насекомыми снижают устойчивость дубрав (Дубравы ..., 1975; Состояние ..., 1989; Экосистемы ..., 2004; Рубцов, Уткина, 2008).

В солонцовых дубравах засоление почв приводит к увеличению их физиологической сухости, здесь почти ежегодно наблюдается недостаток влаги (Состояние ..., 1989; Кулакова, 2018). Преградой для распространения этих дубрав является изменение химизма засоления почв с сульфатно-кальциевого на содовое. Продуктивность этих дубрав также ограничивается очень низкой обеспеченностью почв калием и фосфором (Кулакова, 2018).

Снытево-осоковые дубравы – одни из наиболее продуктивных, сохраняют наибольшее количество осадков, поскольку поверхностный сток в них почти отсутствует. Однако они периодически испытывают недостаток влаги, снижающий физиологическую активность, в частности прирост (Состояние ..., 1989). Продуктивные нагорные дубравы существуют здесь на южной границе естественного распространения (Экосистемы ..., 2004).

В условиях изменения климата и сдвига границ природных зон эти экосистемы находятся в зоне риска. *Цель статьи* – изучение современного состояния двух контрастных по продуктивности типов нагорных дубрав. *Задачи исследования* – оценка и анализ показателей фитомассы и запасов С и N в фитоценозе и почве, сравнение их с величинами аналогичных экосистем до периода массового усыхания дуба в 1970-х – начале 1980-х гг.

¹ Работа выполнена по теме Госзадания № НИОКТР АААА-А19-119053090075-4 «Факторы и механизмы устойчивости естественных и искусственных лесных биогеоценозов лесостепной зоны и аридных регионов Европейской России в условиях природно-антропогенных трансформаций».

Материалы и методы

Исследования проводились на постоянных пробных площадях (далее – пр. пл.) Теллермановского опытного лесничества (ТОЛ) Института лесоведения РАН в Воронежской области.

Солонцовая дубрава (кв. 29, пр. пл. 1, площадь 0.5 га, координаты 51° 20' 17" с.ш., 41° 58' 49" в.д.) расположена в начале склона коренного берега реки Хопер, на высоте около 140 м н.у.м. БС, вблизи солонцовой поляны. Сформирована на лесосеке дубом черешчатым ранней феноформы², в основном порослевого происхождения. Состав древостоя – 10Д, его таксационные показатели приведены в таблице 1. Подлесок состоит в основном из кленов (татарского и полевого), бересклета бородавчатого и терна. Почва солонцовой дубравы под древостоем V класса бонитета – серая лесная метаморфическая осолодевшая (Классификация ..., 2004). С глубины 50 см отмечено слабое сульфатно-кальциевое засоление. Сумма солей не превышала 0.37%³ от веса почвы. Ближе к поляне бонитет древостоя падает до Va класса, а сумма солей увеличивается до 1.2% от веса почвы (Кулакова, 2018). При оценке высоты стволов дуба с учетом усохших вершин бонитет выше на 0.5 класса.

Таблица 1. Характеристики древостоев.

Тип дубравы	A	H	B	D _{1.3}	Dcr	N	G	M	P
Солонцовая	120	13.8	V-Va	23.7	4.0	174	7.7	52	0.4
Снытево-осоковая	80	27.4	I	31.4	7.0	360	27.9	336	0.8

Примечания к таблице 1: A – возраст, лет; H – высота, м; B – класс бонитета; D – средний диаметр, см; Dcr – средний диаметр кроны, м; N – число стволов, шт./га; G – сумма площадей сечений, м²/га; M – запас стволов в коре, м³/га; P – полнота.

Снытево-осоковая дубрава (кв. 6, пр. пл. 4, площадь 0.1 га, 51° 20' 53" с.ш., 41° 58' 35" в.д.) находится на плакоре, на высоте около 160 м н.у.м. БС. Создана преимущественно посевом дуба черешчатого поздней феноформы². Состав первого яруса – 10Д+Я, является вариантом опыта с низовыми рубками ухода в пределах естественного отпада. Нижние древесные ярусы сложены в основном кленами (остролистным и полевым) и ильмом. Разрез, заложенный в насаждении, вскрыл серую лесную почву с погребенным гумусовым горизонтом, совмещенным с гумусово-элювиальным горизонтом (Классификация ..., 2004). Почвенный профиль свободен от легкорастворимых солей.

В середине августа 2013 г. на каждой пробной площади срублены по три модельных дерева дуба различных типов развития. Использовали оригинальную классификацию типов развития деревьев дуба по: 1) признакам развития кроны (Каплина, Селочник, 2009, 2015); 2) по числу слоев сосудов ранней древесины ствола (РД; Каплина, 2019). Раскидистый тип (Р-тип) – с наиболее развитой кроной, образует преимущественно 3 ряда сосудов РД. Зонтиковидный тип (З-тип) – без утраченных нижних крупных ветвей, чаще формирует 2 ряда сосудов РД. Узкокронный тип (У-тип) – без или с небольшим числом первичных ветвей с заменившими их водяными побегами, формирует преимущественно 1 ряд сосудов РД.

Учитывали отдельно ветви первичной⁴ и вторичной кроны⁴ и водяные побеги⁵. Ветви условно подразделяли на облиственные (толщиной до 1 см) и скелетные. Отбирали навески облиственных ветвей для определения соотношения листьев и древесной части (далее – тонкие ветви) и содержания абсолютно сухого вещества фракций фитомассы. Измеряли объем ядра и заболони стволов по 1-метровым отрезкам в солонцовой и по 2-метровым – в снытево-осоковой дубраве, для того, чтобы количество отрезков каждого ствола было примерно одинаковым (т.к. высота ствола в солонцовой дубраве в 2 раза меньше, чем в снытево-осоковой). Определяли содержание фитомассы в единице объема и доли в ней коры (луба и корки), заболони и ядра на различной высоте ствола. Оценку фитомассы древостоя на 1 га рассчитывали пропорционально площадям сечения стволов в коре (на

² Ранняя и поздняя феноформы – фенологические формы, различающиеся по срокам наступления фенофаз.

³ Сумма легкорастворимых солей рассчитывалась по концентрации ионов, переходящих в водную вытяжку.

⁴ Первичная и вторичная крона различаются по происхождению. Первичная – формируется одновременно с ростом ствола, вторичная – развивается из водяных побегов.

⁵ Водяные побеги – побеги образовавшиеся из спящих почек.

высоте 1.3 м) по типам развития деревьев.

Фитомассу листьев древостоя также определяли по опад для оценки вклада молодых поколений дуба и прочих древесных пород. Опад учитывался в 2011-2014 гг. на площадках размером 0.5x0.5 м²: в солонцовой дубраве в 3-4-кратной повторности, в снытево-осоковой в 8-9-кратной. Учитывали потери на гетеротрофное дыхание опада при длительном хранении в размере 26% (Каплина, Жиренко, 2012).

Влияние на фитомассу типа дубравы и типа развития дерева оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа на уровне значимости $\alpha=0.05$. После знака \pm указаны доверительные интервалы на том же уровне значимости.

Для наблюдения за суточной динамикой сахаров в солонцовой дубраве выбрано по три дерева Р- и У-типов. Образцы тонких ветвей отбирали в течение суток в 6, 10, 14, 18 и 22 часа и фиксировали в сушильном шкафу при температуре 75°C. Растворимые углеводы определяли фотометрическим методом с пикриновой кислотой (Практикум ..., 2001).

В каждом экотопе было заложено по одному почвенному разрезу и трем скважинам. Почвенные образцы отбирали в 4-кратной повторности с глубин 0-5, 5-15, 15-25 ... 95-105 см. Образцы подстилки собирали с площадок 20x20 см² и высушивали до абсолютно сухого состояния. Измерение массы подстилки проводили до начала листопада, в середине августа, в 2011-2013 годах в 4-6-кратных повторностях.

Концентрацию С и N в подстилке, в растительных и почвенных образцах определяли на автоматическом анализаторе элементного состава Mario MICRO (Elementar, Германия).

Результаты и их обсуждение

Высота дуба в солонцовом древостое в 2 раза ниже, чем в снытево-осоковом, число деревьев в 2 раза меньше, сумма площадей сечений – почти в 3 раза, а запас стволов – в 6.5 раз (табл. 1). Диаметр ствола на высоте 1.3 м и диаметр поперечного сечения кроны в солонцовой дубраве ниже чем в снытево-осоковой у деревьев Р-типа в среднем в 2.1 раза, З- и У-типов – в 1.6 раза (Каплина, Селочник, 2015).

Фитомасса модельных деревьев. Фитомасса деревьев дуба в солонцовой дубраве существенно ниже, чем в снытево-осоковой (табл. 2): стволов – в 5.5 раз, скелета крон – в 3.2 раза (независимо от типа развития дерева), облиственных ветвей – в 1.2-2.7 раза, листьев – в 0.8-2.0 раза (большие различия у деревьев лучшего развития кроны).

Таблица 2. Надземная фитомасса модельных деревьев по фракциям, кг.

Тип развития кроны	Крона			Ствол				Надземная часть
	Листья	Тонкие ветви	Скелет кроны	Луб	Заболонь	Ядро	Корка	
Солонцовая дубрава								
Р-тип	6.0	5.7	60	5.7	25	112	19	234
З-тип	5.0	4.6	28	5.5	21	61	10	136
У-тип	5.3	4.6	9.1	3.6	17	45	6	91
Снытево-осоковая дубрава								
Р-тип	12.2	19.4	195	34	178	620	45	1103
З-тип	7.6	14.4	89	32	164	365	31	703
У-тип	4.1	7.6	29	15	72	251	30	409

Фитомасса деревьев (в среднем для двух дубрав) Р-типа больше, чем З-типа и Р-типа чем У-типа соответственно: стволов – в 1.5 и 2.5 раза, скелетных ветвей – в 2.2 и 6.7 раза. Меньшие различия между типами развития деревьев наблюдаются по фитомассе метаболически активных тканей и органов, особенно в низкопродуктивном древостое. Так, фитомасса луба и заболони ствола у Р- и З-типа сходна в обоих древостоях и больше, чем У-типа в солонцовой дубраве в 1.5 раза, в снытево-осоковой – в 2.4 раза. Фитомасса облиственных ветвей у деревьев Р-типа больше, чем З-типа в солонцовом и снытево-осоковом древостоях, соответственно, в 1.2 и 1.4 раза; Р-типа, чем У-типа, –

в 1.2 и 2.7 раза.

Согласно данным многочисленных исследований и моделям на их основе (Shvidenko et al., 2008), в фитомассе менее продуктивных древостоев доли кроны и корней выше. Доля кроны в надземной фитомассе дерева в солонцовом насаждении выше, чем в снытево-осоковом, составляя, соответственно, 21-31 и 10-21% (большие значения у деревьев лучшего развития кроны). Доля облиственных ветвей в фитомассе крон дуба увеличивается от деревьев Р-типа (15% в обоих насаждениях) и 3-типа (26% в солонцовой и 20% в снытево-осоковой дубравах) к У-типу (50% в солонцовой и 30% в снытево-осоковой дубравах).

Потери облиственных ветвей в неблагоприятные годы компенсируются развитием замещающих и водяных побегов (Рубцов, Уткина, 2008). В благоприятные годы вклад водяных побегов в фитомассу облиственных ветвей в снытево-осоковом древостое составлял у деревьев Р-, 3- и У-типа 25, 35 и 65% соответственно (Каплина, Селочник, 2009). В солонцовой дубраве из части водяных побегов деревьев 3- и У-типа развились вторичные ветви, формирующие в среднем 35% фитомассы облиственных ветвей. В снытево-осоковых дубравах вторичные ветви развивались лишь после массового усыхания дуба (Ильюшенко, Романовский, 2000). После засух 2009-2010 гг. суммарный вклад водяных побегов и вторичных ветвей (и их роль в восстановлении крон дуба) возрос: в солонцовой дубраве – в среднем до 80%, в снытево-осоковой – до 55%, независимо от типа развития дерева.

Доля листьев в фитомассе облиственных ветвей была значимо выше в солонцовой дубраве – 52%, чем в снытево-осоковой – 36%, и не зависела от развития дерева.

Фитомасса древостоев и запасы в ней углерода (С) и азота (N). Фитомасса древостоя солонцовой дубравы меньше чем снытево-осоковой (табл. 3): стволов и надземной части – примерно в 8 и 7 раз, древесины ветвей – почти в 5, листьев – более чем в 2 раза. До массового усыхания дуба надземная фитомасса была значительно больше: солонцовых древостоев в возрасте 74 и 184 лет – 69 и 77 т/га (в 2 и 2.2 раза), снытево-осоковых 80 лет – 330 т/га (в 1.3 раза; Дубравы ..., 1975). Вклад деревьев Р-типа в обоих древостоях сходен (большие значения в солонцовой дубраве): стволов – 40-53% (луба – 34-42%, заболони – 35-43%), надземной фитомассы – 42-54%, облиственных ветвей – 41%. По этому признаку долговременное состояние дубрав можно считать сходным (Каплина, Селочник, 2015).

Таблица 3. Фитомасса первого яруса дубрав и запасы в ней С и N.

Тип дубравы	Крона			Ствол				Надземная часть
	Листья	Тонкие ветви	Скелет кроны	Луб	Заболонь	Ядро	Корка	
Фитомасса, т/га								
Солонцовая	1.2	1.1	7.4	1.1	4.6	16.4	2.7	34.5
Снытево-осоковая	2.7	4.7	34.8	9.4	48.4	137	11.8	249
Запас углерода, т/га								
Солонцовая	0.5	0.5	3.1	0.4	2.0	6.9	1.1	14.5
Снытево-осоковая	1	2	15	4	20	58	5	105
Запас азота, кг/га								
Солонцовая	26	9	30	8	13	–	–	86
Снытево-осоковая	54	39	143	72	132	–	–	440

Фитомасса корней до массового усыхания дуба составляла в солонцовых древостоях в возрасте 74 и 184 лет 76 и 54% величины надземной фитомассы, в снытево-осоковых 60 и 80 лет – 34 и 25% (Дубравы ..., 1975). Мы приняли её равной 39% в солонцовой дубраве и 33% в снытево-осоковой, по табличным данным для модальных лесостепных дубрав (Shvidenko et al., 2008). Соотношение тонких и скелетных корней приняли равным соотношению тонких и скелетных ветвей. Расчетные величины фитомассы корней солонцового и снытево-осокового древостоев равны соответственно – 13.4 и 82 т/га, общая фитомасса – 48 и 331 т/га.

Содержание С в органах и тканях дуба не различалось по типам дубрав и типам развития кроны, составив в среднем: в листьях – 42.6%, тонких ветвях – 45.3%, корнях – 44%, лубе – 40.7%, стволе –

42.1%. Содержание N в тканях и органах дуба также не обнаружило зависимости от указанных факторов, составив: в листьях 2.2%, тонких первичных и вторичных ветвях – 0.94%, тонких корнях – 0.81%, лубе – 0.76%, скелетных корнях – 0.40%, заболони – 0.28%. В водяных побегах содержание N значимо ниже, чем в тонких первичных и вторичных ветвях: в солонцовой дубраве – 0.72%, в снытево-осоковой 0.83%. Очевидно, это связано с ограниченным снабжением пасокой⁶ водяных побегов, не соединенных с сосудами ранней древесины ствола, как показано на примере вяза приземистого (Беспалов, 2001). Можно заключить, что первичные и вторичные ветви имеют преимущество перед водяными побегами и развитие последних не является причиной истощения кроны.

Запасы C и N в надземной фитомассе древостоев приведены в таблице 3. Запасы в корнях C составили в солонцовой дубраве 6 т/га, в снытево-осоковой – 36 т/га, а N – 61 и 365 кг/га соответственно. Распределение C по органам и тканям сходно с распределением фитомассы, а N отличается большими запасами в листьях, лубе, тонких ветвях и корнях.

Содержание неструктурных углеводов (NSC) в фитомассе. Содержание сахаров в фитомассе изученных насаждений выше, чем в дубравах Западной Европы и Америки при сходном содержании суммы NSC (Каплина, Кулакова, 2015). Это говорит о более активном метаболизме в наших дубравах, имеющем адаптационный характер. В солонцовой дубраве содержание NSC было немного выше, чем в снытево-осоковой, что может объясняться завершением в ней прироста древесины к середине августа. Также в ней наблюдались признаки адаптации к засоленности почвы: содержание дисахаров (транспортной формы NSC) в листьях и тонких ветвях было примерно в 2 раза выше, чем в снытево-осоковой.

Поскольку усыхают в основном деревья У- и затем З-типа развития, основной причиной этого можно считать углеводное голодание. Сахаров в листьях дуба тем больше, чем лучше развиты деревья (Дубравы ..., 1975). Только у деревьев Р-типа наблюдался осенний максимум содержания крахмала в лубе и заболони ствола в обоих насаждениях и сахаров в лубе в снытево-осоковой дубраве. У деревьев З- и У-типа в обоих насаждениях после листопада снизилось содержание NSC в лубе и заболони (Каплина, Кулакова, 2015). В суточной динамике (середина августа, опушка солонцовой дубравы) в фитомассе тонких ветвей деревьев Р-типа по сравнению с У-типом обнаружено значимо большее содержание дисахаров (в среднем соответственно 2.1 и 0.7%) и суммы сахаров (6.4 и 5.2%). Наибольшие различия по сумме сахаров зафиксированы в утренние и вечерние часы.

Масса листового опада и подстилки. Максимум листового опада в снытево-осоковых дубравах (в 1950-х гг.) составлял 4.7 т/га, а минимум (в период массового усыхания дуба) – 1.3 т/га (Экосистемы ..., 2004). До периода массового усыхания опад листьев в 220-летних дубравах был равен: в солонцовой – 1.7 т/га, в снытево-осоковой – 2.9 т/га (Дубравы ..., 1975). В настоящее время масса опада листьев изученных дубрав (табл. 4), а, следовательно, и коррелирующая с ней ёмкость годовичного биологического круговорота, достигли уровня 1950-х гг. Листовой опад в солонцовой дубраве в среднем в 1.5 раз ниже, чем в снытево-осоковой. Отчуждение листьев насекомыми в обоих древостоях фоновое (около 20%).

Общий опад листьев подроста и подлеска до массового усыхания дуба находился в старовозрастных дубравах различного типа в пределах 0.5 т/га (Дубравы ..., 1975). В настоящее время опад листьев прочих древесных пород в солонцовой дубраве достиг прежнего уровня, а в снытево-осоковой превысил его, в основном за счет клена остролистного (табл. 4). Фитомасса листьев дуба в солонцовой дубраве, оцененная по модельным деревьям (табл. 3), составила 53% от массы, учтенной по опаду (табл. 4). Следовательно, в опаде дуба доля молодых поколений составляет не менее трети или около 0.7 т/га (при случайной ошибке $\pm 10\%$), что обусловлено изреженностью материнского полога. Таким образом, опад листьев нижних древесных ярусов формирует в солонцовой дубраве около половины листового опада, в снытево-осоковой – около третьей части (табл. 4). Фитомасса травяного яруса невысока – около 0.2-0.3 т/га (Дубравы ..., 1975).

В старовозрастных солонцовой и снытево-осоковой дубравах запас подстилки (конец июля) составлял соответственно 10.2 и 13.6 т/га (Дубравы ..., 1975). Эти величины соответственно в 1.4 и 1.2 раза ниже, чем измеренные нами (табл. 4). Запасы подстилки в солонцовой дубраве в 1.2 раза ниже, чем в снытево-осоковой. В начале 2000-х гг. был сделан вывод о том, что подстилка в нагорных

⁶ Пасока – восходящий ток воды и растворенных в ней минеральных и органических веществ.

дубравах не достигла прежнего уровня после падения продуктивности в 1970-х гг. (Экосистемы ..., 2004). Согласно нашим данным, к настоящему времени запасы подстилки полностью восстановились.

Таблица 4. Масса опада листьев и запасы подстилок без ветвей (т/га); опадо-подстилочный коэффициент (ОПК) в различные годы.

Показатель	Тип дубравы	Породы	2011	2012	2013	2014	Среднее
Опад	Солонцовая	Дуб	2.4±0.5	1.2±0.2	2.3±0.4	2.1±0.2	2.0
		Прочие	0.6±0.1	0.5±0.2	0.6±0.3	0.5±0.3	0.5
		Всего	3.0±0.5	1.7±0.3	2.9±0.4	2.6±0.4	2.5
	Снытево-осоковая	Дуб	2.9±0.6	1.7±0.2	2.4±0.2	3.0±0.2	2.5
		Прочие	1.7±0.5	0.9±0.1	0.9±0.1	1.2±0.2	1.2
		Всего	4.6±0.2	2.7±0.2	3.3±0.3	4.2±0.3	3.7
Подстилка	Солонцовая	Всего	13.4±0.9	15.2±1.9	13.1±2.1	–	13.9
	Снытево-осоковая	Всего	16.1±3.0	17.9±0.9	16.7±1.0	–	16.9
ОПК	Солонцовая	Всего	4.5	8.9	4.6	–	5.5
	Снытево-осоковая	Всего	3.5	6.7	5.0	–	4.6

Средние значения опадо-подстилочного коэффициента (ОПК) в обеих дубравах оказались больше 4 (табл. 4). При этом в солонцовой дубраве он в 1.2 раза выше, чем в снытево-осоковой, что говорит о меньшей скорости разложения опада в солонцовой дубраве. До массового усыхания дуба ОПК в солонцовой и в снытево-осоковой дубравах были того же порядка, что и в настоящее время, – 6.0 и 4.7 соответственно (Дубравы ..., 1975).

Запас солей в почве. Засоление почв солонцовой дубравы приводит к возрастанию роли верхних незасоленных горизонтов в снабжении растений водой. По данным И.Н. Елагина и В.Н. Мины (1953), в 50-сантиметровом слое почвы находится от 87% (в высокобонитетной дубраве) до 95% (в солонцовой дубраве) поглощающих корней. Под древостоем V класса бонитета запас солей в этой толще составлял 5.4 т/га, в метровой – 16.7 т/га, Va класса – 9.6 и 123.9 т/га соответственно. Увеличение запаса легкорастворимых солей в верхнем полуметровом слое с доступной влагой на 4 т/га, из которых основную массу (от 68 до 87%) составляют сульфаты кальция, приводит к снижению бонитета на 0.5 класса.

Запасы С и N в почве. Запасы С в засоленных почвах под древостоями V-Va классов бонитета меньше, чем в серых лесных под древостоем I класса (табл. 5), их соотношение – 1.2 в полуметровой толще почвы (112.0±6.6 и 131.5±5.7 т/га соответственно) и 1.4 – в метровой (136.5±6.9 и 170.1±6.0 т/га). Такое же соотношение свойственно и запасам N в почвах этих дубрав (7.13±0.62 и 8.95±0.48 т/га в полуметровой и 9.69±0.59 и 12.80±0.71 т/га в метровой). В надземной фитомассе древостоев соотношение запасов С существенно выше – около 7, запасов N – около 5, а в корнях соотношение запасов и С и N – 6. Запасы гумуса формировались дольше, чем существуют современные фитоценозы. Вероятное долговременное уменьшение продуктивности склоновых фитоценозов, связывают с развитием овражно-балочной сети, понижающей уровень грунтовых вод (Экосистемы ..., 2004). Накоплению органических остатков в засоленных почвах способствует меньшая продолжительность жизни тонких корней, связанная с более частым наступлением неблагоприятных почвенных условий. Слой почвы 45-55 см, соответствующий резкому увеличению содержания водорастворимых солей, содержит в солонцовой дубраве не меньше углерода (15.0±1.6 и 13.6±1.4 т/га соответственно) и азота (1.0±0.33 и 0.92±0.15 т/га), чем в снытево-осоковой. Это связано, вероятно, с развитием на этой глубине корней в весенний период, когда почва промачивается и граница солей опускается, и их отмиранием осенью, когда соли подтягиваются к поверхности при иссушении почвы.

Суммарный запас органического С в метровом слое почвы, подстилке и фитомассе древостоя

(включая корни) в солонцовой дубраве был в 2 раза ниже, чем в снытево-осоковой (162 и 317 т/га соответственно), а N – в 1.3 раза ниже (10.0 и 13.4 т/га). При этом в фитомассе древостоя (включая корни) в солонцовой дубраве находится 13% С от общего запаса, а в снытево-осоковой – 44%. Запасы N в фитомассе существенно ниже, чем в почве – в солонцовой дубраве они составляют без учета ядра и корки – 1.4% (с учетом – 2.0%), а в снытево-осоковой – 5.7% (8.5%) от общих запасов.

Таким образом, контрастные почвенные условия изученных дубрав определяют существенные отличия в запасах С и N в фитомассе, а также в распределении их между почвой и фитомассой. При этом емкость ежегодного круговорота и скорость разложения подстилки различаются гораздо меньше.

Выводы

1. Неспецифические адаптации дубрав к неблагоприятным факторам направлены на увеличение доли листьев в фитомассе. С ослаблением развития дерева повышается доля облиственных ветвей в фитомассе крон (с 15 до 30-50%). В солонцовом древостое выше доля крон в надземной фитомассе в 1.7 раза и листьев в фитомассе облиственных ветвей в 1.4 раза, чем в снытево-осоковом. Увеличилась фитомасса листьев нижних древесных ярусов.

2. Водяные побеги играют важную роль в восстановлении крон дуба, достигая (со вторичными ветвями) 80% фитомассы облиственных ветвей в солонцовой дубраве и 55% – в снытево-осоковой. Они ограничены в водопотреблении и снабжении азотом по сравнению с первичными и вторичными ветвями и не могут быть причиной истощения кроны.

3. Фитомасса изученных древостоев ниже показателей аналогичных насаждений до периода усыхания дуба в 2 раза в солонцовой дубраве и в 1.3 в снытево-осоковой. В то же время масса листового опада соответствует прежним величинам за счет развития молодых поколений дуба в солонцовой дубраве и клена остролистного в снытево-осоковой. Благодаря этому, запасы подстилки полностью восстановились.

4. Наибольшие различия между изученными контрастными по условиям произрастания дубравами выявлены по фитомассе, запасам в ней С (в 7 раз) и N (более чем в 4 раза). Почвенные запасы С и N в экосистемах различаются значительно меньше (в 1.4 раза). Емкость и скорость ежегодного биологического круговорота в солонцовой дубраве лишь в 1.4 и 1.2 раза ниже, чем в снытево-осоковой. Содержание в органах и тканях С, N и NSC (показателей активности метаболизма) в этих дубравах сходно.

Благодарности. Авторы благодарны сотрудникам и аспирантам ИЛАН РАН и работникам Теллермановского опытного лесничества, принимавшим участие в полевых работах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беспалов В.П. 2001. Водяные побеги и их роль в онтогенезе вяза приземистого // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Материалы совещания. Тула: Гриф и К^О. С. 465-467.
- Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. 1975 / Ред. А.А. Молчанов. М.: Наука. 374 с.
- Елагин И.Н., Мина В.Н. 1953. Строение корневых систем дуба на темно-серых лесных почвах и солонцах // Труды Института леса АН СССР. Т. 12. С. 151-170.
- Ильющенко А.Ф., Романовский М.Г. 2000. Формирование вторичной кроны дуба и ее роль в динамике состояния древостоев // Лесоведение. № 3. С. 65-72.
- Каплина Н.Ф. 2019. Влияние развития кроны на радиальный прирост ранней и поздней древесины ствола дуба черешчатого // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия «Лес. Экология. Природопользование». № 2 (42). С. 17-25.
- Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н. 2009. Морфология крон и состояние дуба черешчатого в средневозрастных насаждениях лесостепи // Лесоведение. № 3. С. 32-42.
- Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н. 2015. Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контрастных типах леса южной лесостепи // Лесоведение. № 3. С. 191-201.
- Каплина Н.Ф., Жиренко Н.Г. 2012. Динамика фитомассы листьев, состояния и развития крон деревьев нагорной дубравы юго-восточной лесостепи в неблагоприятных условиях последнего десятилетия // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия «Лес. Экология. Природопользование». № 2. С. 3-11.
- Каплина Н.Ф., Кулакова Н.Ю. 2015. Содержание неструктурных углеводов в органах дуба черешчатого в условиях южной лесостепи Европейской части России // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия «Лес. Экология. Природопользование». № 4 (28). С. 84-97.

- Классификация и диагностика почв России. 2004 / Ред. Л.Л. Шишов. Смоленск: Ойкумена. 342 с.
- Кулакова Н.Ю. 2018. Почвенные условия на границе ареала дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в южной лесостепи европейской части России // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия «Лес. Экология. Природопользование». № 3 (39). С. 16-29.
- Практикум по агрохимии. 2001 / Ред. В.Г. Минеев. М.: МГУ. 688 с.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. 2008. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Институт лесоведения. 302 с.
- Состояние дубрав лесостепи. 1989 / Ред. А.Я. Орлов, В.В. Осипов. М.: Наука. 230 с.
- Экосистемы Теллермановского леса. 2004 / Ред. В.В. Осипов. М.: Наука. 340 с.
- Shvidenko A., Shchepashchenko D.G., Nilsson S., Buluy Y.I. 2008. Tables and models of growth and productivity of forests of major forest forming species of Northern Eurasia (standard and reference materials). М.: Federal Agency of Forest Management. 886 p. [Электронный ресурс http://webarchive.iiasa.ac.at/Research/FOR/forest_cdrom/Articles/THR.pdf (дата обращения 10.05.2020)].