

ВЛИЯНИЕ СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ НА РАСТВОРИМЫЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА, ОБРАЗУЮЩИЕСЯ В ЛЕСНЫХ ПОДСТИЛКАХ (ОБЗОР)

© 2025 г. Е. И. Караванова^{а, *}

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

^{*}*e-mail*: karavanovaei@mail.ru

Поступила в редакцию 01.10.2024 г.

После доработки 10.02.2025 г.

Принята к публикации 12.02.2025 г.

Рассматриваются данные о составе, свойствах, динамике образования и количествах растворимых органических веществ (РОВ) в подстилках лесных почв. Показано, что количество и свойства РОВ зависят от вещественного состава растительных остатков, формирующих горизонт подстилки. РОВ листового опада в большинстве случаев отличается от опада хвои большим содержанием азота, полифенольных соединений, углеводов, гидрофобных кислот, большими коэффициентами экстинкции и меньшим отношением C/N. Однако на свойства и количество РОВ существенно влияют род и вид растений, возраст листьев и хвои, условия произрастания. В природных условиях большую роль играет величина запасов подстилки, поэтому *in situ* почвенные растворы хвойных подстилок характеризуются более высокими концентрациями РОВ, чем листовые. С увеличением степени разложения органических остатков уменьшается количество и разнообразие образуемых из них водорастворимых органических соединений, увеличивается доля гидрофобных и гидрофильных кислот, алифатических соединений. Состав продуктов трансформации опада наследует пропорции, структурные особенности и устойчивость к разложению исходных веществ. Для прогнозирования качественного состава и скорости продукции растворимых органических веществ из подстилок требуется учитывать вклад разных подгоризонтов, вещественный состав и гидротермические условия разложения опада.

Ключевые слова: гидрофильные и гидрофобные растворимые органические вещества, почвенный раствор, растительный опад, лесные почвы, лизиметрические воды, фенольные соединения, C/N, молекулярные массы, потоки углерода, устойчивость к разложению

DOI: 10.31857/S0032180X25060049, **EDN:** ATM0XT

РОЛЬ И ИСТОЧНИКИ РАСТВОРИМЫХ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В ПОЧВЕ

Растворимые органические вещества (РОВ) являются важнейшим компонентом цикла углерода, особенно в условиях гумидного климата, способствующего выносу и перемещению подвижных веществ в почве и ландшафте. Хорошо известно, что РОВ представляют собой источник элементов питания растений, с ними происходит миграция катионов, в том числе тяжелых металлов, транспорт загрязняющих органических веществ. РОВ влияют на биологическую активность почв, обеспечивают перенос соединений углерода в нижние горизонты почв, где физико-химические и биологические условия

благоприятны для их накопления и сохранения в виде органо-минеральных соединений, что является важным фактором секвестрации углерода. Скорость разложения образующихся РОВ, масштабы их сорбции, возможность и интенсивность утилизации микроорганизмами — все эти процессы, определяющие устойчивое функционирование почв и биогеоценозов, зависят от количественной продукции (объема) и качественного состава РОВ. Поэтому факторы, оказывающие влияние на их образование и трансформацию, являются предметом пристального внимания исследователей.

К источникам РОВ относится опад разной степени разложения (образующий лесные подстилки), растительные и микробные экссудаты,

мортмасса микроорганизмов, корневые остатки, гумус, подкроновый сток. Существуют различные оценки вклада этих источников в величину потока растворенных органических веществ в почве, но очевидно, что подстилки относятся к числу главных. Наличие слаборазложившихся растительных остатков, поступление свежих порций опада всегда способствуют увеличению количества водоэкстрагируемых веществ [37], что говорит о значительном вкладе верхнего подгоризонта подстилки в общее количество РОВ, однако гумифицированный материал нижнего подгоризонта также является его существенным источником [6, 15, 23]. Далее в тексте для обозначения подгоризонтов подстилки будут использованы обозначения L (верхний подгоризонт, состоящий из слаборазложившихся растительных остатков, не утративших анатомическое строение), F (ферментативный подгоризонт, представленный частично разложившимся опадом) и H (подгоризонт гумификации, представленный полностью разложившимися органическими остатками).

Количественно потоки РОВ в почве на глубине 0–20 см в зависимости от типа лесных экосистем выражаются величинами от единиц (2–5) до десятков (84) г С/(м² год) [15, 22, 24, 26]. Для хвойных и смешанных лесов Северной Америки типичные средние значения составляют 20–40 г С РОВ/(м² год) (поток из-под подгоризонта H), что соответствует 5–24% ежегодного поступления углерода с опадом, тогда как для сравнения, корневые экссудаты составляют всего около 0.4 г С/(м² год) [9], а подкроновый сток 10 г С/м² год [26]. По данным [16], 7–40% углерода подстилки выносятся в виде РОВ. Как количественные, так и качественные характеристики РОВ, присутствующих в жидкой фазе лесных почв, зависят от сочетания факторов, среди которых: возраст древостоя, тип фитоценоза, характер напочвенного покрова, количество, состав и степень разложившихся растительных остатков, формирующих подстилки, климатические условия. В природе все эти факторы действуют одновременно, поэтому оценить влияние каждого по отдельности сложно и, хотя исследования РОВ, образуемых из растительных остатков разного состава, в литературе представлены широко, результаты их разноречивы. Поиск закономерностей формирования состава РОВ продолжает представлять собой актуальную тему в связи с прогнозируемым потеплением климата и его потенциальным влиянием как на количество биомассы, так и на состав растительности. Взаимосвязи между составом опада и качественными характеристиками образующихся из него растворимых органических веществ являются предметом анализа в настоящей статье.

ВЛИЯНИЕ СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ НА СКОРОСТЬ ИХ РАЗЛОЖЕНИЯ И ОБРАЗОВАНИЕ РОВ

Процесс образования РОВ из растительного опада является частью процесса его трансформации. Некоторое количество водорастворимых соединений содержится в исходных тканях растений, в ходе разложения формируются новые растворимые вещества, которые представляют собой доступный субстрат для микроорганизмов-трансформаторов. Наличие лабильных веществ катализирует дальнейшую трансформацию растительных остатков. Таким образом, динамика образования растворимых веществ связана с интенсивностью разложения опада и наоборот.

Скорость разложения органических остатков зависит не только от содержания и состава их водорастворимых веществ, но и от соотношения С/N, количества лигнина, воско-смол, дубильных веществ, зольности, и в целом уменьшается в ряду от травянистых и злаковых растений, лиственных пород деревьев до хвойных пород, кустарничков (брусника, черника), мхов и лишайников. Ткани древесины и коры разлагаются медленнее, чем лиственный (и хвойный) опад из-за высокого содержания лигноцеллюлозы и низкого содержания азота; крупные корни — медленнее, чем тонкие. Быстрому разложению корней препятствуют дубильные вещества, смолы и другие соединения (например, меланин), содержащиеся в их коре [5, 25]. Однако внутри этой группы растительных остатков скорость разложения может быть и высокой: в зависимости от вида растения, определяющего содержание углеводов и белков [2]. Например, корни клевера разлагаются в 5–7 раз быстрее тонких корней осины и корней ячменя [7].

Листья разлагаются быстрее хвои, так как исходно содержат относительно много водорастворимых веществ. Согласно исследованиям [39], для листьев тополя, березы и ольхи характерна в 2.5–7 раз большая потеря массы при 24-часовой экстракции водой по сравнению с хвоей вечнозеленых деревьев (пихты, сосны, тсуги, псевдотсуги). Однако разные виды хвои отличаются по содержанию РОВ. В натурных исследованиях на территории Емельяновского лесхоза Красноярского края (подзона южной тайги) показано [4], что органические вещества подстилок из хвои ели и лиственницы более обогащены РОВ и разлагаются быстрее, чем подстилки сосны и кедра. При этом содержание РОВ в еловой подстилке максимально в подгоризонте L (0.8–1% от общего содержания углерода, тогда как в остальных видах подстилок (сосны, кедра, лиственницы) — <0.6%), а в подстилке лиственницы — в подгоризонте F (1–2.5%, в остальных подстилках (кедра, сосны, ели) — 0.2–1.8%).

Для мхов в целом характерно большее содержание растворимых углеводов по сравнению с хвойно-лиственными и травянистыми остатками [3], но меньшее содержание азота и минеральных веществ относительно опада деревьев лиственных пород и травянистых растений [1], что препятствует быстрому разложению. Сфагновые мхи отличаются дополнительной устойчивостью из-за присутствия в них особых полисахаридов, содержащих фенольные структурные фрагменты и обладающих антимикробным действием [8]. Большое значение имеет вид мхов, от него зависит как количество, так и свойства РОВ. Так, содержание РОВ в опавших мхах *Sphagnum angustifolium* составляет 0.052 мг С/мг сухой массы, что сопоставимо с содержанием в листьях березы (*Betula papyrifera*) – 0.073 мг С/мг, и на порядок больше по сравнению с мхами *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., *Pleurozium schreberii* (в среднем для смеси этих мхов содержание углерода РОВ составляет 0.004 мг/мг сухой массы) [36].

Стадия разложения растительных остатков имеет важное значение, влияя и на количество растворимых соединений, и на их состав. Количество растворимых органических веществ, экстрагируемых в водную вытяжку (1 : 20) из подстилки подзолистой почвы, уменьшается от 194 мг/100 г в подгоризонте L до 56 мг/100 г в подгоризонте H [12]. Качественный состав РОВ также меняется: от верхнего к нижнему подгоризонту увеличивается с 47.4 до 56.2% доля О-алкильного углерода (45–110 ppm в ^{13}C -ЯМР спектрах), снижается от 15.6 до 9.1% количество ароматического углерода (110–160 ppm), возрастает доля гидрофильных кислот и оснований (здесь и далее используются понятия гидрофильных и гидрофобных соединений по классификации Leenheer [20]). Аналогичные закономерности приведены в работе [37], но отмечается увеличение как доли гидрофильных, так и гидрофобных кислот. С другой стороны, обратное влияние состава РОВ на деструкцию органических веществ твердой фазы также существует. Показано [11], что скорость разложения хвои ели и сосны на начальных этапах низкая, так как на ранних стадиях в составе РОВ присутствуют низкомолекулярные фенольные соединения, обладающие отрицательным затравочным эффектом. Скорость разложения и образующие при этом количества РОВ возрастают после того, как потеря массы достигает 20%.

СВЯЗЬ МЕЖДУ СОСТАВОМ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ И ОБРАЗУЮЩИХСЯ ИЗ НИХ РОВ

Трансформация любого растительного опада в близких гидротермических и окислительных условиях происходит по одинаковым механизмам, направленным на отбор устойчивых соединений.

Основными процессами являются распад полипептидов, липидов, полисахаридов, лигнина и образование алифатических и ароматических кислот. Часть продуктов разложения быстро минерализуется, из оставшихся формируются биохимически стабильные вещества, в том числе полимеры гумусовой природы. Эта закономерность относится в равной мере как к органическому веществу твердой фазы, так и водорастворимому. Образующиеся при разложении опада РОВ полидисперсны, но характеризуются преобладанием высокомолекулярных компонентов, вне зависимости от видового состава растительных остатков. По данным [18], РОВ, выделенные из подгоризонтов L, F, H образцов подстилок, сформированных под березами (*Betula pendula*) и хвойными деревьями (*Pinus sylvestris*, *Picea abies*), имеют сходное молекулярно-массовое распределение с преобладанием веществ массой 1–100 кДа. Исследование РОВ, образующихся при компостировании остатков трав (пшеничной соломы), показали [35], что РОВ полидисперсны (коэффициент полидисперсности 3.1, среднечисловая масса >100 кДа) и представлены преимущественно полимерами со средневесовой массой 384 кДа. Строение их сохраняет сходство с исходными органическими веществами. Базовая структура представляет собой цепочки гемецеллюлозы, связанные с олигомерами – производными лигнина – через коричную кислоту эфирными связями. По сравнению с исходным лигнином водорастворимые полимеры содержат больше карбоксильных групп, часть которых принадлежит остаткам коричной кислоты, остальные появляются вследствие окисления ОН-групп в структуре лигнина и разрыва ароматического кольца. РОВ представляют собой глобулы, в которых неполярные (в том числе ароматические) фрагменты формируют внутреннюю, а полярные группировки – внешнюю части.

Состав продуктов трансформации растительных остатков отражает пропорции исходных веществ и особенности их химической структуры. Чешские авторы [28] проанализировали изменения структуры органического вещества растительных остатков разного типа (опад хвойных и широколиственных деревьев, вечнозеленых кустарников и остатки трав) на разных стадиях разложения (1 год и более). По ^{13}C ЯМР-спектрам они определяли относительное содержание углеводов (60–90 ppm), алифатического (10–45 ppm) и ароматического (110–160 ppm) углерода в структуре органического вещества. По мере разложения, вне зависимости от типа растительных остатков, уменьшается количество углеводов и отношение С/Н, нарастает количество алифатического и/или ароматического углерода. Чем больше соединений данного типа содержится в исходном опаде, тем сильнее убывает их количество, тогда как доля веществ, присутствующих в меньшем количестве, напротив,

нарастает. Доля углерода алифатических соединений (продукты алкилирования восков, смол, суберина, кутина, липидов и аминокислот) возрастает сильнее всего (в среднем на 4.43%) в трансформирующихся остатках листьев, на столько же снижается содержание углеводов (в среднем на 4.5%), при этом доля ароматического углерода почти не меняется. В составе органического вещества травянистых остатков, напротив, наиболее сильно увеличивается количество ароматического углерода (9.16%), примерно на столько же уменьшается количество углеводов (в среднем на 9.67%), а количество алифатического — возрастает незначительно (всего на 1.5%). При разложении хвой и кустарничков снижение содержания углеводов (в среднем 5.26 и 7.29%) сопровождается некоторым увеличением (2.86 и 2.2% в среднем) доли ароматического углерода, количество алифатического углерода при этом почти не меняется (<1%). Таким образом, продукты (и направления) трансформации органического вещества остатков разного типа различаются, и можно предполагать, что состав и свойства РОВ будут отражать специфические для каждого типа опада соотношения разных форм углерода.

Это подтверждает работа [16], в которой была поставлена цель исследовать корреляцию между свойствами органического вещества твердой фазы и формирующихся из него РОВ. Стояла задача выяснить, будут ли РОВ, образующиеся из более устойчивого к разложению органического вещества, также более устойчивыми. Для экспериментов использовали два контрастных вида подстилки, представленных быстроразлагаемым листовым (*Betula spp.*, *Alnus spp.*, *Vaccinium myrtillus*) и более устойчивым хвойным (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*) опадом. Пробы подстилок отбирали в конце сентября (север Швеции, бассейн р. Криклан). После высушивания и взвешивания пробы помещали в те же места, откуда они были взяты, и исследовали их разложение (потерю массы) в естественной обстановке в течение полугодия. Периодически (0, 10, 48, 180 сут) из проб соответствующего срока разложения выделяли в водную вытяжку РОВ, определяли их состав (методом FT ICR-MS) и устойчивость к минерализации (методом инкубирования при 20°C в темноте в лабораторных условиях). В качестве показателей, по которым оценивали молекулярное строение РОВ, использовали расчетные величины атомных отношений (Н/С, О/С, N/C, индекс ароматичности (IA) и количество двойных связей). Присутствующие в составе РОВ компоненты классифицировали следующим образом: полиароматические соединения (IA > 0.66), ароматические соединения и полифенолы (IA = 0.5–0.66), алифатические углеводороды (Н/С = 1.5–2), сильно ненасыщенные + фенольные соединения (IA < 0.5 и Н/С < 1.5), с высоким и низким отношением О/С.

Изученные подстилки разлагались с разной скоростью в соответствии с устойчивостью органического вещества: константы скорости потери массы листовых подстилок составили 0.4–0.07% в сут, хвойных — 0.08–0.03% (первое значение — в период 0–10 сут, второе — в промежутке 48–180 сут). Разной скорости потери массы соответствовали разные объемы продукции РОВ (и динамика их снижения) по мере разложения подстилок: в листовом подстилке количество РОВ было больше и снижалось резко от первоначальных 81.7 ± 42.0 мг С/г подстилки до 7.4 ± 3.9 мг С/г в конце разложения (180 дней), а в хвойных — образовывалось меньшее количество, которое мало менялось на протяжении полугодия наблюдений: от 4.9 ± 4.1 до 3.4 ± 2.5 мг С/г. РОВ, выделенные из листовых подстилок, минерализовались также заметно быстрее и в большем количестве по сравнению с хвойными, но только на первых стадиях разложения опада (промежутки 0–48 сут), а к 180 сут различия стали незначимы. Разной скорости минерализации соответствовали особенности состава РОВ. В начале эксперимента, на первых стадиях разложения опада, РОВ листовых подстилок по сравнению с хвойными содержали достоверно меньшее количество компонентов алифатического типа ($p < 0.01$) и сильно ненасыщенных соединений ($p < 0.05$), но больше сильноокисленных фенольных структур ($p < 0.01$). На поздних стадиях разложения (48, 180 сут), различия сохранились только по содержанию ненасыщенных и сильноокисленных фенольных соединений ($p < 0.05$). Изменения состава РОВ в подстилках разного состава были разными: наблюдалась прямая корреляция между трансформацией органического вещества (потерей массы) подстилок и изменением качества РОВ. На протяжении полугодия разложения листовых подстилок в составе РОВ произошли статистически достоверные ($p < 0.05$) изменения: выросла доля алифатических структур и слабоокисленных веществ фенольной природы, но снизилось количество ненасыщенных и сильноокисленных фенольных компонентов. Состав РОВ в ходе разложения хвойных подстилок существенно не изменился: на протяжении всего периода доминировали ненасыщенные и слабоокисленные фенольные, а также алифатические структуры.

Опыты с инкубированием РОВ показали, что вещества из разного опада в растворе трансформируются по-разному за счет того, что среди РОВ листового происхождения более лабильными, подверженными быстрой минерализации, являются сильноокисленные фенольные соединения, а среди РОВ из хвой — алифатические компоненты. Соответственно, по мере минерализации лабильных веществ, в составе РОВ подстилки листового типа продолжает увеличиваться количество алифатических веществ и, в меньшей степени,

ненасыщенных слабоокисленных фенольных соединений. В составе РОВ хвойной подстилки со временем относительно накапливаются только ненасыщенные и фенольные компоненты (в большей степени слабоокисленные). Таким образом, показана связь между составом опада и свойствами образуемого из него РОВ. На ранних стадиях разложения подстилки устойчивость РОВ наследует устойчивость органического вещества твердой фазы, что обусловлено разным составом исходных растительных остатков. Различия молекулярной структуры РОВ, образованных из разного опада, сохраняются длительное время, несмотря на постепенную трансформацию в направлении накопления устойчивых соединений.

РАЗЛИЧИЯ РОВ, ОБРАЗУЕМЫХ ИЗ ПОДСТИЛОК И ОПАДА РАЗНОГО СОСТАВА

Различия РОВ, образуемых из опада разного состава и разной степени разложенности, показаны во многих исследованиях, как лабораторных, так и проведенных *in situ*. Наибольшее количество работ посвящено сравнению РОВ из растительных остатков хвойного и лиственного происхождения.

Различия РОВ, полученных в лаборатории методом вытяжек. В работе [34] установлены различия свойств водоекстрагируемых веществ свежего опада (хвоя и листья) калифорнийского кедра (*Calocedrus decurrens*), пихты (*Abies concolor*, *Pseudotsuga menziesii*), сосны (*Pinus ponderosa*), дуба (*Quercus kelloggii*) и краснокоренника (*Ceanothus velutinus* Dougl. Ex. Hook.) — видов, типичных для хвойно-лиственных лесов Калифорнии. Опад собирали в сентябре–ноябре с помощью лотков-оподуловителей, РОВ извлекали 6-кратной водной вытяжкой при соотношении 1 : 100. РОВ листьев отличались от РОВ хвои всех изученных видов деревьев большим абсолютным (на единицу сухой массы опада) и относительным содержанием полифенолов (причем у краснокоренника (лиственный кустарник) в 2 раза больше, чем у дуба) и протеинов (на порядок больше относительно всех видов хвои, при этом сосны содержала минимальное их количество). Доля углерода полифенолов от общего углерода РОВ листьев составила 48 и 66%, хвои — 35–34%. Доля протеинов в расчете на азот в РОВ листьев составила 60–65% от общего органического азота, в РОВ хвои — от 6% (хвоя сосны) до 30% (хвоя кедра). РОВ листьев дуба имели в 2–3 раза большие коэффициенты экстинкции E_{360} . Листья краснокоренника содержали наибольшее количество водоекстрагируемого углерода (232.3 г/кг сухой массы) — в 2 раза больше по сравнению с другими видами опада (112–143.1 г/кг), включая дубовые листья. Наибольшее количество водорастворимого органического азота было характерно

для листьев обоих видов (1.7–1.8 г/кг) и хвои сосны (1.2 г/кг), а органического фосфора — для хвои пихты (0.088 г/кг) и сосны (0.065 г/кг). Были обнаружены различия и в относительном содержании различных фракций РОВ, выделяемых по гидрофобно-гидрофильным свойствам. Во всех видах опада наибольшая доля углерода представлена веществами гидрофобной кислот и гидрофильной нейтральной природы, а доля веществ основной природы не превышает 2%. РОВ сосновой хвои содержит максимальное суммарное количество нейтральных и основных компонентов. РОВ из лиственного опада — наибольшие доли (44 и 51%) гидрофобной кислот фракции (РОВ хвойного опада — около 30%). Хвоя сосны и листья краснокоренника характеризовались минимальным количеством гидрофильных кислот (<3%), листья дуба и хвоя пихты — максимальным (10 и 8%). РОВ из хвои сосны и пихты содержали самое большее количество гидрофильных нейтральных веществ (56 и 53% от $C_{\text{РОВ}}$), в листьях краснокоренника их количество было минимальным — 34%.

Аналогичное сравнение состава РОВ проведено авторами [33] для подстилок из хвои и листьев. Они изучили вещества, извлекаемые из подстилок, образованных опадом дуба (*Quercus ilex* L., *Quercus trojana* Webb., *Quercus pubescens*), граба (*Carpinus betulus* L., *Carpinus orientalis*) и сосны (*Pinus halepensis*). Породы являются типичными для лесов Италии и региона Средиземного моря. Пробы отбирали в конце марта, РОВ извлекали 4 мМ раствором CaCl_2 (1 : 10). Подстилки под сосной и дубами содержали больше РОВ (150–289 мг С/л) по сравнению с подстилкой под грабом (115 мг/л); значения коэффициента удельной экстинкции E_{260} и индекса гумификации НІХ были наибольшими для РОВ дубовой подстилки. Относительная интенсивность флуоресценции РОВ (с учетом ее нормирования на общую концентрацию углерода в растворах) уменьшается в 4 раза в ряду подстилок: грабовая > дубовая > сосновая. Это может говорить как об убыли относительной доли ароматических компонентов, например, танинов, в составе РОВ, так и об изменении их строения (увеличении молекулярных масс). Наиболее выражена полоса, свойственная структурам ОН- и CH_3O -замещенных кумаринов (длины волн возбуждения/эмиссии 355–365/451–454 нм). В спектрах РОВ из подстилок, содержащих опад дуба (*Quercus trojana*), отмечен узкий пик 390/468 нм, близкий к области флуоресценции скополетина.

Сравнительные исследования РОВ [19] из свежих растительных остатков и подстилок проводили в центральной и восточной Финляндии. Образцы отбирали в сентябре из подстилки (подгоризонт F+H) подзолов под елями (*Picea abies* (L.) Karst.) и березами (*Betula pendula* Rothe). В качестве свежего опада использовали пробы листьев

(опадавших при встряхивания дерева) и зеленой хвои (со срезанных нижних ветвей, которые предварительно подсушивали 2 сут). Из хвои и листьев РОВ извлекали в водную вытяжку (1 : 10), а из подстилки — методом центрифугирования проб после предварительного насыщения их до полной влагоемкости. Растворимые вещества свежей еловой хвои отличаются от березовых листьев в 2–2.5 раза большим содержанием (на единицу углерода РОВ) углеводов и фенолов, а РОВ подстилки уже не различаются по этим свойствам. РОВ хвои содержит меньше азота, чем листья в абсолютном количестве (2.5 и 0.6 мг/л), и имеет большее отношение C/N — 185 (РОВ листьев C/N = 43). Все различия достоверны с $p < 0.05$. Для хвои по сравнению с листьями характерно большее количество (в расчете на углерод) слабых гидрофобных кислот и гидрофильной нейтральной фракции (в 3–2.5 раза), а также фракции веществ массой < 1 кДа. Для РОВ из листьев березы характерно большое содержание фракции сильных гидрофобных кислот и соединений размером > 100 кДа (примерно в 3 раза больше по сравнению с РОВ из хвои). Азот РОВ березовых листьев в основном сосредоточен в гидрофобной кислоте и двух гидрофильных фракциях: нейтральной и основной, в хвое — только в последних двух. При этом РОВ листьев содержат азот преимущественно во фракциях массой > 10 кДа, где его содержание в 3–8 раз больше по сравнению с соответствующими фракциями из хвои. Выраженные отличия РОВ свежих растительных остатков по мере трансформации опада нивелируются: для РОВ из подстилки ели и березы не найдено достоверных различий в молекулярных показателях и составе, однако сохранялась значимая разница в отношении C/N (23 и 31 для РОВ березовой и еловой подстилки соответственно) и устойчивости к разложению (после 20-дневной инкубации потеря углерода составила 14.6 и 9.2%, азота 21.1 и 8.5% для березовой и еловой подстилки соответственно).

Схожие исследования проведены для северной части Финляндии [29]. Водорастворимые вещества подстилок (подгоризонт Н) почв подзолистого ряда под березами, ельниками и сосняками (северная Финляндия) экстрагировали в водную вытяжку (соотношение объемов 1 : 5) из свежесобранных проб. РОВ сосновых подстилок наиболее сильно отличалось от двух других видов. Для него характерно большее отношение C/N (37) по сравнению с березовыми (28) и еловыми (29) подстилками. Это характеристика унаследована от органического вещества твердой фазы (C/N = 30, 32, 37 для березовой, еловой и сосновой подстилки соответственно). Максимальная доля азота во всех видах РОВ сосредоточена в гидрофобной кислоте фракции, но для РОВ из соснового опада характерно достоверно ($p < 0.05$) большее количество азота во фракциях

слабых гидрофобных кислот (фенольные соединения) и гидрофобных оснований по сравнению с другими видами РОВ. Запас водоекстрагируемых соединений углерода (г/кг органического вещества подстилки) в еловой и березовой подстилках достоверно больше, чем в сосновой.

В работе [17] изучали состав водорастворимых органических веществ подгоризонта L лесных подстилок. Растительные остатки, составляющие подгоризонт L, были разделены на фракции в соответствии с их происхождением: хвоя и древесные остатки (далее древесный опад), опад кустарничков, очес мхов. Эти фракции анализировали отдельно с целью оценить их вклад в состав РОВ. Точки пробоотбора были расположены в разных частях зоны бореальных хвойных лесов Финляндии и включали как теплые (южные) и холодные (северные), так и сухие и влажные местообитания. Видовой состав растений различался соответственно. Так, участки с умеренным увлажнением были представлены ельниками, сухие местообитания — сосняками. В напочвенном покрове в первом случае доминировали мхи *Pleurozium schreberi*, среди кустарничков — черника; во втором случае: мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomnium splendens*, *Dicranum sp.*, кустарнички — брусника и вереск. На более южных точках в напочвенном покрове были больше представлены травы (*Solidago virgaurea*, *Melampyrum sp.*, *Trientalis europaea*), а на северных — в большем количестве встречались лишайники (*Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*). Из представленных авторами [17] данных следует, что тип опада влияет на содержание в нем РОВ. Различия, которые сохраняются вне зависимости от условий местообитания, это достоверно ($p < 0.05$) меньшее содержание (мг/г органического вещества твердой фазы) во мхах по сравнению с кустарничковым и древесным опадом общего РОВ, фенольных соединений и большее содержание общего растворимого азота. Если говорить о величине запасов (г/м²), учитывающих массу соответствующего опада (подгоризонт L), то по количеству общего углерода и углеводов РОВ выявлен ряд: древесный опад $>$ мхи $>$ кустарничковый опад, а по фенольным соединениям: древесный опад $>$ кустарничковый опад $>$ мхи. Методом ANOVA показано, что месторасположение участков произрастания растений (южные и северные, влажные и сухие условия) также существенно влияет на количества и состав РОВ, накапливаемых в подстилке. Например, в кустарничковом опаде запасы растворимых углеводов, фенольных соединений и общего углерода РОВ достоверно больше ($p < 0.05$) в сухих местообитаниях по сравнению с влажными и в северных по сравнению с южными. В кустарничковом опаде накопление всех РОВ отрицательно коррелирует со среднегодовой температурой (коэффициенты корреляции

–0.725...–0.816, $p < 0.001$), а в древесном – положительно (0.619–0.809, $p < 0.05$ и < 0.001).

Разница в качественном составе растворимых фенольных соединений, содержании и фракционном распределении углерода и азота РОВ хвойных (ель, сосна) и лиственных (береза) подстилок показана в работе [31]. Авторы сравнивали водоэкстрагируемые вещества (подгоризонт Н) подстилок подзолистых почв, сформированных под разными участками 70-летнего леса на севере Финляндии. РОВ извлекали из проб с естественной влажностью, используя соотношение фаз 1 : 75 (в пересчете на воздушно сухую навеску) для определения С и N и 8 : 25 – для таннинов (индивидуальные соединения извлекали этилацетатом). В подстилке под березовыми парцеллами преобладали низкомолекулярные олигофенолы (массой < 0.5 кДа), в подстилке под соснами – полифенолы (массой > 0.5 кДа). Содержания индивидуальных фенольных кислот (*p*-кумаровая, феруловая, кофейная, ванилиновая, 3,4 и 3,5 дигидроксibenзойные, 4-гидроксibenзойная) в составе березовых подстилок было в 2 раза меньше, чем в хвойных (300 и 630–660 мг/кг $C_{орг}$). Относительное содержание С и N РОВ (после нормирования на количество этих элементов в твердой фазе), а также доля низкомолекулярных веществ (массой < 10 кДа) в сосновой подстилке были меньше, чем в двух других. Также отмечена разница в распределении азота по амфифильным фракциям: в еловой и березовой подстилках максимум азота приурочен к гидрофобной кислой фракции РОВ, а в сосновой – к гидрофильной основной.

Авторы [36] сравнивали свойства и количество РОВ, извлекаемых в слабосолевою (0.001 М $NaHCO_3$) вытяжку из очеса мхов (разных видов), свежего опада ели и березы, а также РОВ жидкой фазы почв *in situ* на участках с преобладанием разных видов растительности. Содержание РОВ в сфагнуме (*Sphagnum angustifolium*), листьях березы (*Betula papyrifera*), хвое ели (*Picea mariana*) и гипновых мхах (*Hylocomium splendens* (Hedw.), *Pleurozium schreberi*) составило 0.052, 0.073, 0.014, 0.004 мг С/г соответственно. РОВ сфагнума отличалось от листостебельных гипновых мхов, хвои и листьев большим количеством гидрофильных веществ (73, 48, 51, 52% соответственно) и меньшим содержанием гидрофобных кислот (8, 27, 19, 27% соответственно). РОВ хвои и листьев березы различались между собой по составу менее заметно, но имели разную устойчивость: доля минерализованного (при трехмесячной инкубации) углерода для РОВ из листьев была в 6 раз больше (59.8 и 11.4%). Отличия в устойчивости к минерализации мхов разного вида связаны с составом РОВ. РОВ сфагнума на 31.5% состоит из быстроминерализуемых веществ (константа скорости разложения $k = 0.6332$ сут⁻¹), а гипновые мхи содержат более стабильные РОВ ($k = 0.0555$ сут⁻¹). Однако описанная картина

характеризует свежевыделенные вещества. Природные РОВ, присутствующие в гравитационной влаге, отобранной из горизонта Т торфяных почв на участке с преобладанием сфагновых мхов (термокарст), уже не содержат лабильной фракции и на 1–2 порядка более устойчивы ($k = 0.0055$ сут⁻¹). Период их полуразложения (167 сут) практически не отличается от веществ из подстилки почв под ельником, образованной преимущественно хвойным опадом и гипновыми мхами (179 сут).

Вклад травянистых остатков в увеличение степени ароматичности РОВ показан в работе [10], где сравнивали элементный состав РОВ, извлекаемых в водную вытяжку (1 : 200) из травянистых, хвойных и лиственных остатков. Пробы подстилки соответствующего состава отбирали в трех локациях в штате Монтана, США: под хвойными (*Pseudotsuga menziesii*) и лиственными (*Populus tremuloides*) насаждениями, многолетними травами (доминировал костер *Bromus* sp.). По соотношению С/N изученные источники РОВ образуют ряд: листья (103.2) > травы (54.6) > хвоя (42.5), по соотношению С/P резко выделяются травянистые остатки, для которых С/P = 1398, что в 1.5 раза больше, чем в остальных РОВ. Наибольшее содержание фосфора (0.135%) обнаружено в лиственных остатках, азота – в хвое (1.01%). Водорастворимые вещества из травянистых остатков и хвои характеризуются большей долей ароматического углерода, о чем свидетельствуют величины коэффициентов удельной экстинкции E_{254} (л/(мг С м)): 1.328 (травянистые остатки) > 1.087 (хвоя) > 0.796 (листья). Судя по спектрам флуоресценции, РОВ из остатков трав отличаются большей долей триптофаноподобных (пик Т) структур, тогда как доля тирозина (пик В) выше в вытяжках из древесного опада.

Различия РОВ под разными видами растительности *in situ*. Большое число работ, посвященных сравнению состава РОВ жидкой фазы подстилок лесных почв в природных условиях, проведено на территории разных стран северной и центральной Европы под хвойными и лиственными насаждениями (монокультурами). Состав РОВ подстилок лесных почв (Regosols и Luvisols, Дания), представленных опадом лиственных (бук европейский, *Fagus sylvatica* L., дуб черешчатый, *Quercus robur* L.) и хвойных (пихта Дугласа, *Abies grandis* Lindl., ель обыкновенная, *Picea abies* (L.) Karst) пород деревьев, рассмотрен в работе [30]. РОВ получали, анализируя почвенный раствор, выделенный методом центрифугирования свежих образцов подстилок, сразу после отбора проб (в марте). Подстилки под елями характеризовались большей концентрацией РОВ, долей ароматических компонентов (по интенсивности полосы 1510 см⁻¹ в ИК-спектре) и меньшей молекулярной массой (судя по величинам отношения коэффициентов экстинкции E_{465}/E_{665}). Концентрации алифатических карбоновых кислот,

среди которых доминировали муравьиная, уксусная и пропионовая, также были относительно повышены в растворах из подстилки ели и пихты. Количество бикарбоновых кислот (преобладали щавелевая, малоновая, янтарная) в целом было больше в растворах из хвойных подстилок по сравнению с лиственными, и в растворах из еловой подстилки больше по сравнению с пихтовой. Значения титруемой кислотности растворов составляли 51–82 и 20–64 ммоль H^+ /моль С для карбоксильных и фенольных групп соответственно. Согласно результатам элементного анализа (41–45% С, 38–49% О, 4.4–5.4% Н, 1.2–2.0% N), исследуемые РОВ характеризовались широким диапазоном значений С/Н – от 26 до 42. РОВ из пихтовой подстилки отличались от всех остальных достоверно ($p = 0.05$) большим содержанием Н и наименьшим атомным отношением С/Н ($p = 0.05$), что говорит о более насыщенном строении его молекул. РОВ из лиственных подстилок в среднем более окислены, хотя это отличие статистически не достоверно.

Вдвое большие концентрации РОВ в хвойных подстилках по сравнению с лиственными зафиксированы в работах [13, 14], проведенных в Швеции. Исследованные почвы относились к Regosols и Arenosols со слабыми признаками оподзоливания. В гравитационных лизиметрических водах из-под подстилки почв под березняками (*Betula pendula*, *B. Pubescens*) концентрации углерода РОВ составили около 25 мг/л, а под сосняками (*Pinus sylvestris*) и ельниками (*Picea abies*) – 39–43 мг/л; величины потоков углерода – 21 и 37–38 г С/(м² год) соответственно. Содержание растворенного азота было достоверно больше в жидкой фазе подстилок под елями (в среднем 4.7 мг/л), чем под соснами и березами (2.5 и 2.8 мг/л).

Та же закономерность обнаружена [21] для подзолов севера Финляндии: концентрация углерода в гравитационных лизиметрических водах подстилок подзолистых почв под сосновыми посадками (с небольшой примесью березы (12%)) была достоверно больше, чем под березняками (монокультура). В подстилках под ельниками (ели 75%, березы 17%, сосны 8%) углерода РОВ также было больше, чем под березами, но эта разница была статистически незначима. При этом уже в водах из-под элювиального горизонта концентрации углерода РОВ становились одинаковыми вне зависимости от растительности участка.

Исследования [32] РОВ гравитационных лизиметрических вод из подстилок почв хвойных (доминанты *Picea abies* L., *Pinus sylvestris* L.) и лиственных (*Fagus sylvatica* L.) лесов Германии показали, что хвойные подстилки (опад ели и сосны) по сравнению с лиственными (опад бука) содержат в 2 раза большие концентрации РОВ (в среднем 55 мг С/л) и различаются по составу компонентов.

Сравнение характеристик РОВ, полученных методом масс-спектрометрии ионно-циклотронного резонанса с Фурье-преобразованием (FT ICR-MS), показало, что РОВ, источником которых является сосновый опад, содержат и в относительных долях (в 4 раза), и в абсолютных количествах (в 10 раз) больше производных лигнина (к которым относили структуры с $H/C = 0.75–1.5$, $O/C = 0.2–0.6$) по сравнению с РОВ лиственных подстилок. При этом РОВ из лиственных подстилок отличались от хвойных отсутствием протеиноподобных структур (N-содержащие компоненты с отношениями $H/C = 1.5–2.0$, $O/C = 0.2–0.5$), большим количеством растворимых полиароматических углеводов ($H/C = 0.2–0.75$, $O/C = 0–0.7$) и сильноокисленных фенольных соединений ($H/C = 0.5–1.25$, $O/C = 0.6–0.95$), типа танинов.

Различия в составе РОВ, вымываемых из лесных подстилок, характерны не только для контрастных растительных ассоциаций (хвойные и лиственные леса или соответствующие парцеллы), но и заметны в фитоценозах с одинаковыми видами-доминантами, но разным напочвенным покровом, что говорит о значительной роли последнего. Это показано в ходе изучения РОВ подстилок сосняков Приангарья (брусничниковых, ольховниковых, бруснично-зеленомошных и мертвопокровных) методом сорбционных лизиметров, заложенных под отдельные подгоризонты подстилки [6]. Сорбированные на угле вещества смывали ацетоном (индивидуальные (неспецифические) соединения) и раствором гидрооксида аммония (специфические), определяли общее количество и состав фенольных соединений и органических кислот. Показано, что в год наибольшее общее количество РОВ выносятся из подстилок ольховниковых (11 г С/м²) и бруснично-зеленомошных сосняков (56 г С/м²), наименьшее – из подстилок мертвопокровных и брусничниковых сосняков (3.6 и 2.7 г С/м² соответственно). Такой же ряд сосняков (бруснично-зеленомошный > ольховниковый > мертвопокровный > брусничниковый) характерен для выноса специфических органических веществ. Соотношение веществ индивидуальной и гумусовой природы в составе РОВ сохранялось примерно одинаковым в разные годы и периоды наблюдений. При этом для РОВ подстилок сосняков ольховниковых и бруснично-зеленомошных было характерно небольшое преобладание (на 9–15%) гумусовых веществ, а среди РОВ подстилок мертвопокровного и брусничного сосняков, наоборот, индивидуальных веществ было на 11–26% больше, чем специфических гумусовых соединений. По качественному составу неспецифических веществ (среди них были выявлены органические кислоты (винная, лимонная, яблочная, янтарная, щавелевая и фумаровая) и ряд фенольных соединений) исследуемые сосняки практически не различались, но

величины выноса были разными. Максимальные значения суммарного выноса растворенных фенольных соединений (метод Фолина–Дениса) зафиксированы в бруснично-зеленомошном сосняке (до 580 мг/(м² год)), минимальные (81 мг/(м² год) — в мертвопокровном сосняке. Содержание индивидуальных фенольных соединений было больше в подстилках ольховникового и бруснично-зеленомошного фитоценозов (величины выноса от 50 до 340 мг/(м² год).

Наличие травянистых остатков и корневых экссудатов вносит вклад в разнообразие состава РОВ, увеличивает долю ароматического углерода, что показано [27] при сравнении почвенных растворов, полученных с помощью гравитационных лизиметров из двух почв Калифорнии — под лесной (*Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Lithocarpus densiflorus*) и луговой растительностью. Лизиметры были установлены под горизонт подстилки и гумусовый горизонт соответственно. РОВ, образующиеся под травянистой (преимущественно злаковой) растительностью, характеризуются в 1.5–2 раза большим содержанием углерода ароматических структур и азота. Отношение C/N для РОВ под лесом (35) больше, чем для РОВ лугового участка (20). Согласно данным [34], содержание водорастворимого N в живых тонких корнях (в среднем 1.53 г/кг сухой массы) в 1.5 раза выше по сравнению с древесным опадом, включающим хвою и листья (0.90 г/кг), то же относится и к содержанию полифенольных соединений: в корнях их доля составляет 78% от углерода РОВ, в древесном опаде — 36%.

Видовые различия травянистых растений особенно заметно влияют на состав РОВ на ранних стадиях разложения [38]. После 7 сут разложения (инкубацию проводили в условиях, имитирующих заболачивание) концентрации углерода РОВ остатков разных травянистых растений (*Phalaris arundinacea*, *Ceratophyllum demersum*, *Typha latifolia*, *Phragmites australis*, *Carex riparia*) различались в 3 раза, фенольных соединений — в 8 раз. Через 5 мес. различия состава РОВ становятся незначимыми, однако разная динамика потери массы и выделения РОВ в ходе разложения остатков разного вида сохраняется все это время.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные исследования подтверждают не только специфические отличия водорастворимых веществ, извлекаемых в вытяжки из относительно свежих растительных остатков разного состава, но и различия РОВ, присутствующих в жидкой фазе почв *in situ*. С увеличением степени разложения органических остатков отличия РОВ становятся меньше, уменьшается их количество, разнообразие, возрастает устойчивость к разложению.

Состав РОВ подстилок в природной обстановке зависит не только от состава и степени разложения растительных остатков, так как на него также влияют условия разложения (температура, влажность), соотношение в составе подстилки остатков разных видов растений, доля разных растительных фракций в опаде, величина запасов подстилки, наличие и соотношение в ней разных подгоризонтов, климатические условия периода наблюдений и другие факторы. Их следует принимать во внимание как при постановке экспериментальных исследований, так и отборе литературных данных для мета-анализа с целью оценки количественных закономерностей и степени влияния растительного покрова на растворимые органические вещества лесных почв.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания МГУ № 121040800154-8 “Роль органико-минеральных взаимодействий в цикле углерода и экологической устойчивости почв и сопредельных сред”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 376 с.
2. Гордеева В.А. Фитомасса и темпы ее разложения в травяных сообществах в условиях техногенного загрязнения почвы. Дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2017. 228 с.
3. Кононова М.М. Органическое вещество почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 314 с.
4. Мухоморова Л.В. Анализ трансформации лесной подстилки в 25-летних хвойных культурах // Лесоведение. 2008. Т. 5. С. 36–44.
5. Паршина Е.К. Деструкция растительного вещества в болотных экосистемах таежной и лесотундровой зон Западной Сибири. Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2009. 213 с.
6. Прокушкин С.Г., Степень Р.А., Прокушкин А.С., Каверзина Л.Н. Водорастворимые органические вещества основных подстилок и их аллелопатическая роль // Химия растительного сырья. 1998. № 3. С. 13–20.

7. Семенов В., Лебедева Т., Зинякова Н., Хромычкина Д., Соколов Д., Гереню В., Кравченко И., Ли Х., Семенов М. Зависимость разложения органического вещества почвы и растительных остатков от температуры и влажности в длительных инкубационных экспериментах // Почвоведение. 2022. № 7. С. 860–875.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X22070085>
8. Функционирование микробных комплексов верховых торфяников – анализ причин медленной деструкции торфа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 128 с.
9. Currie W.S., Aber J.D., McDowell W.H., Boone R.D., Magill A.H. Vertical transport of dissolved organic C and N under long-term N amendments in pine and hardwood forests // Biogeochemistry. 1996. V. 35. P. 471–505.
<https://doi.org/10.1007/BF02183037>
10. D'Andrilli J., Junker J.R., Smith H.J., Scholl E.A., Foreman C.M. DOM composition alters ecosystem function during microbial processing of isolated sources // Biogeochemistry. 2019. V. 142. P. 281–298.
<https://doi.org/10.1007/s10533-018-00534-5>
11. Don A., Kalbitz K. Amounts and degradability of dissolved organic carbon from foliar litter at different decomposition stages // Soil Biol Biochem. 2005. V. 37. P. 2171–2179.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.03.019>
12. Fröberg M., Berggren D., Bergkvist B., Bryant C., Knicker H. Contributions of Oi, Oe and Oa horizons to dissolved organic matter in forest floor leachates // Geoderma. 2003. V. 113. P. 311–322.
[https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(02\)00367-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(02)00367-1)
13. Fröberg M., Hansson K., Kleja D.B., Alavi G. Dissolved organic carbon and nitrogen leaching from Scots pine, Norway spruce and silver birch stands in southern Sweden // Forest Ecol. Managem. 2011. V. 262. P. 1742–1747.
<https://doi.org/10.5194/bg-17-581-2020>
14. Hansson K. Impact of tree species on carbon in forest soils. Doctoral Thesis. Dep. Ecology. Faculty of Natural Resources and Agricultural Sciences. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, 2011. 56 p.
15. Heim A., Frey B. Early-stage litter decomposition rates for Swiss forests // Biogeochemistry. 2004. V. 70. P. 301–315.
<https://doi.org/10.1007/s10533-003-0844-5>
16. Hensgens G., Lechtenfeld O.J., Guillemette F., Laudon H., Berggren M. Impacts of litter decay on organic leachate composition and reactivity // Biogeochemistry. 2021. V. 154 P. 99–117.
<https://doi.org/10.1007/s10533-021-00799-3>
17. Hilli S., Stark S., Derome J. Water-extractable organic compounds in different components of the litter layer of boreal coniferous forest soils along a climatic gradient // Boreal Env. Res. 2008. V. 13. P. 92–106.
18. Kiikkilä O., Kitunen V., Smolander A. Dissolved soil organic matter from surface organic horizons under birch and conifers: degradation in relation to chemical characteristics // Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38. P. 737–746.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.06.024>
19. Kiikkilä O., Kitunen V., Smolander A. Properties of dissolved organic matter derived from silver birch and Norway spruce stands: Degradability combined with chemical characteristics // Soil Biol Biochem. 2011. V. 43. P. 421–430.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.11.011>
20. Leenheer J.A. Comprehensive approach to preparative isolation and fractionation of dissolved organic carbon from natural waters and wastewaters // Environ. Sci. Technol. 1981. V. 15. P. 578–587.
<https://doi.org/10.1021/es00087a010>
21. Lindroos A.-J., Derome J., Derome K., Smolander A. The effect of Scots pine, Norway spruce and silver birch on the chemical composition of stand through-fall and upper soil percolation water in northern Finland // Boreal Environ. Res. 2011. V. 16. P. 240–250.
<http://hdl.handle.net/10138/231896>
22. Michalzik B., Kalbitz K., Park J.-H., Solinger S., Matzner E. Fluxes and concentrations of dissolved organic carbon and nitrogen – a synthesis for temperate forests // Biogeochemistry. 2001. V. 52. P. 173–205.
<https://doi.org/10.1023/A:1006441620810>
23. Müller M., Alewell C., Hagedorn F. Effective retention of litter-derived dissolved organic carbon in organic layers // Soil Biol. Biochem. 2009. V. 41. P. 1066–1074.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.007>
24. Neff J., Asner G. Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model // Ecosystems. 2001. V. 4. P. 29–48.
<https://doi.org/10.1007/s100210000058>
25. Prescott C., Vesterdal L. Decomposition and transformations along the continuum from litter to soil organic matter in forest soils // Forest Ecol. Managem. 2021. V. 498. P. 119522.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119522>
26. Qualls R., Haines B., Swank W. Fluxes of dissolved organic nutrients and humic substances in a deciduous forest // Ecology. 1991. V. 72. P. 254–266.
<https://doi.org/10.2307/1938919>
27. Sanderman J., Baldock J.A., Amundson R. Dissolved organic carbon chemistry and dynamics in contrasting forest and grassland soils // Biogeochemistry. 2008. V. 89. P. 181–198.
<https://doi.org/10.1007/s10533-008-9211-x>
28. Sepáková Š., Frouz J. Changes in chemical composition of litter during decomposition: a review of published ¹³C NMR spectra // J. Soil Sci. Plant Nutrition. 2015. V. 15. P. 805–815.
<http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162015005000055>
29. Smolander A., Kitunen V. H. Soil microbial activities and characteristics of dissolved organic C and N in relation to tree species // Soil Biol. Biochem. 2002. V. 3. P. 651–660.
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00227-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00227-9)

30. *Strobel B.W., Hansen H.C.B., Borggaard O.K., Andersen M.K., Raulund-Rasmussen K.* Composition and reactivity of DOC in forest floor soil solutions in relation to tree species and soil type // *Biogeochemistry*. 2001. V. 56. P. 1–26.
<https://doi.org/10.1023/A:1011934929379>
31. *Suominen K., Kitunen V., Smolander A.* Characteristics of dissolved organic matter and phenolic compounds in forest soils under silver birch (*Betula pendula*), Norway spruce (*Picea abies*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*) // *Eur. J. Soil Sci.* 2003. V. 54. P. 287–293.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2003.00524.x>
32. *Thieme L., Graeber D., Hofmann D., Bischoff S., Schwarz M., Steffen B., Meyer U.-N., Kaupenjohann M., Wilcke W., Michalzik B., Siemens J.* Dissolved organic matter characteristics of deciduous and coniferous forests with variable management: Different at the source, aligned in the soil // *Biogeosciences*. 2019. V. 16. P. 1411–1432.
<https://doi.org/10.5194/bg-16-1411-2019>
33. *Traversa A., D'Orazio V., Senesi N.* Properties of dissolved organic matter in forest soils: influence of different plant covering // *Forest Ecol. Management*. 2008. V. 256. P. 2018–2028.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.038>
34. *Uselman S.M., Qualls R.G., Lilienfein J.* Quality of soluble organic C, N, and P produced by different types and species of litter: Root litter versus leaf litter // *Soil Biol. Biochem.* 2012. V. 54. P. 57–67.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.03.021>
35. *Wershaw R.L., Rutherford D.W., Leenheer J.A., Kennedy K.R., Cox L.G., Koci D.R.* Biogeochemical processes that produce dissolved organic matter from wheat straw. U.S. Dept. of the Interior, U.S. Geological Survey, 2003. 17 p.
36. *Wickland K., Neff J., Aiken G.* Dissolved organic carbon in Alaskan boreal forest: sources, chemical characteristics, and biodegradability // *Ecosystems*. 2007. V. 10. P. 1323–1340.
<https://doi.org/10.1007/s10021-007-9101-4>
37. *Yano Y., Lajtha K., Sollins Ph., Caldwell B.* Chemistry and dynamics of dissolved organic matter in a temperate coniferous forest on andic soils: effects of litter quality // *Ecosystems*. 2005. V. 8. P. 286–300.
<https://doi.org/10.1007/s10021-005-0022-9>
38. *Zak D., Reuter H., Augustin J., Shatwell T., Barth M., Gelbrecht J., McInnes R. J.* Changes of the CO₂ and CH₄ production potential of rewetted fens in the perspective of temporal vegetation shifts // *Biogeosciences*. 2015. V. 12. P. 2455–2468.
<https://doi.org/10.5194/bg-12-2455-2015>
39. *Zukswert J., Prescott C.* Relationships among leaf functional traits, litter traits, and mass loss during early phases of leaf litter decomposition in 12 woody plant species // *Oecologia*. 2017. V. 185. P. 305–316.
<https://doi.org/10.1007/s00442-017-3951-z>

The Effect of the Composition of Plant Residues on Soluble Organic Substances Formed in Forest Litters

E. I. Karavanova^{a, *}

^a*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

^{*}*e-mail: karavanovaei@mail.ru*

This review examines published data on the composition, properties, dynamics and amounts of DOM formed in the litter of forest soils. The amount and properties of DOM depend on the composition of plant residues forming the litter horizon. In most cases, the leaf litter DOM differs from the fall of needles in a high content of nitrogen, polyphenolic compounds, carbohydrates, hydrophobic acids, higher extinction coefficients and a lower C/N ratio. However, DOM properties and quantity are significantly influenced by the genus and species of plants, leaves and needles age, and growing conditions. In situ the stock of forest litter plays an important role, therefore, DOM concentrations in soil solutions of coniferous litter are higher than deciduous ones. With decomposition of organic residues, DOM quantity and variety of water-soluble organic compounds decreases, the proportion of hydrophobic and hydrophilic acids and aliphatic compounds increases. The composition of the soluble transformation products of litter inherits proportions, structural features and resistance to biodegradation of the original components. Forecasting the composition and rate of production of DOM in forest soils requires taking into account the litter character (ratio of different subhorizons), composition and transformation conditions of the plant debris.

Keywords: hydrophilic and hydrophobic soluble organic substances, soil solution, plants residues, forest litter, forest soils, lysimetric waters, phenolic compounds, C/N, molecular weights, carbon fluxes, resistance to biodegradation