

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования «Владимирский государственный университет имени  
Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых»

*На правах рукописи*



**Попова Наталья Валентиновна**

**Типизация почвенных органогенных горизонтов  
в основных почвенно-фитоценологических экосистемах и  
индикация их состояния по параметрам деструктивной  
ветви малого биологического круговорота**

03.02.08 – Экология (биология)

Диссертация на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Научный консультант:  
доктор биологических наук, профессор  
Трифорова Т.А.

Владимир – 2018

## О Г Л А В Л Е Н И Е

В В Е Д Е Н И Е.....	8
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА .....	16
Выводы по разделу 1.....	35
ГЛАВА 2. ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ, СОХРАНЕНИЯ И ПРЕОБРАЗОВАНИЯ НАПОЧВЕННОГО ОРГАНОГЕННОГО ГОРИЗОНТА РАЗЛИЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ПОЧВЕННО- КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ.....	37
2.1. Анализ влияния почвенно-климатических факторов на формирование напочвенных органогенных горизонтов ландшафтной сферы.....	37
2.2. Почвенно-климатические факторы, влияющие на формирование напочвенных органогенных горизонтов экосистем разных типов. Использование данных как исходных материалов для исследования.....	40
2.2.2. Теплообеспеченность как один из основных климатических показателей, влияющих на формирование напочвенного органогенного горизонта .....	53
2.2.3. Разнообразие напочвенных органогенных горизонтов в зависимости от кислотности и щелочности почв.....	55
2.2.4. Зависимость мощности напочвенного органогенного горизонта от гидроклиматических факторов .....	57
2.2.5. Влияние условий аэрации (окислительно-восстановительного потенциала (ОВП)) на формирование напочвенных органогенных горизонтов .....	60
2.3. Линейный регрессионный анализ как инструмент для прогнозирования мощности напочвенных органогенных горизонтов .....	61
2.4. Зависимость мощности органогенного профиля от взаимовлияния почвенно- климатических факторов .....	63
Выводы по разделу 2.....	67
ГЛАВА 3. ЗОНАЛЬНЫЙ ХАРАКТЕР РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НАПОЧВЕННЫХ ОРГАНОГЕННЫХ ГОРИЗОНТОВ ПОЧВЕННО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМ .....	69

3.1. Понятие «экологической ниши». Методика определения экологических ниш ареалов.....	69
3.2. Характеристика экологических ниш различных почвенно-ценотических систем .....	78
3.2.1. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного горизонта 0,3 т/га.....	78
3.2.2. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного горизонта 1,3 т/га.....	84
3.2.3. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 1,6 т/га.....	88
3.2.4. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 1,9 т/га.....	94
3.2.5. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 3,3 т/га.....	100
3.2.6. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 10 т/га.....	103
3.2.7. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 12 т/га.....	107
3.2.8. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 15 т/га.....	109
3.2.9. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 33 т/га.....	112
3.2.10. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 85 т/га.....	116
3.2.11. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 141 т/га.....	118
3.3. Типизация экологических ниш основных почвенно-фитоценотических экосистем.....	120
Выводы по разделу 3.....	129

ГЛАВА 4. ТИПИЗАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ЭКОСИСТЕМ НА ОСНОВЕ ОЦЕНКИ ВЗАИМОСВЯЗИ ХАРАКТЕРИСТИК МОЩНОСТИ НАПОЧВЕННОГО ОРГАНОГЕННОГО ГОРИЗОНТА И ПОЧВЕННО- КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ .....	130
4.1. Исходные материалы и методика исследования зонально-региональных особенностей распределения напочвенных органогенных горизонтов в экосистемах суши.....	130
4.2. Методика разделения пунктов с известными запасами подстилки на ареалы .....	133
4.3. Характеристика условий формирования, основных и диагностических свойств ареалов с различными запасами напочвенной подстилки.....	141
4.4. Зональные закономерности распределения запасов напочвенной подстилки в почвенно-фитоценологических экосистемах суши .....	152
Выводы по разделу 4.....	164
ГЛАВА 5. ПОСТРОЕНИЕ ШКАЛЫ ИНДИКАЦИИ УСТОЙЧИВОСТИ ПОЧВЕННО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМ НА ОСНОВЕ НАИБОЛЕЕ ИНФОРМАТИВНЫХ ПАРАМЕТРОВ НАПОЧВЕННЫХ ОРГАНОГЕННЫХ ГОРИЗОНТОВ .....	165
5.1. Функционирование экосистем как объект ландшафтно-экологического прогнозирования.....	165
5.4. Диагностика функционирования экосистем по интенсивности процессов трансформации органического вещества напочвенных органогенных горизонтов основных почвенно-фитоценологических экосистем .....	181
5.4.1. Методика использования подстильно-опадного коэффициента для прогнозирования типов функционирования экосистем.....	181
5.4.2. Характеристика типов функционирования экосистем по подстильно- опадному коэффициенту .....	183
5.5. Интенсивность высвобождения химических элементов из напочвенных органогенных горизонтов, как фактор, определяющий тип функционирования экосистем.....	191

5.5.1. Материалы и методика оценки типа функционирования экосистем по интенсивности высвобождения химических элементов из напочвенного органического горизонта .....	191
5.5.2. Эффективность использования количества химических элементов в напочвенном органическом горизонте для прогнозирования функционирования экосистем.....	194
5.5.3. Создание шкалы числовых показателей содержания химических элементов в напочвенном органическом горизонте для диагностики типов функционирования экосистем .....	202
Выводы по главе 5.....	209
<b>ГЛАВА 6. ПОСТРОЕНИЕ ШКАЛЫ ИНДИКАЦИИ УСТОЙЧИВОСТИ ПОЧВЕННО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМ НА ОСНОВЕ НАИБОЛЕЕ ИНФОРМАТИВНЫХ ПАРАМЕТРОВ НАПОЧВЕННЫХ ОРГАНОГЕННЫХ ГОРИЗОНТОВ .....</b>	<b>211</b>
6.1. Параметры малого биологического круговорота как основа для индикации состояния почвенно-фитоценологических групп .....	211
Выводы по разделу 6.....	234
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>235</b>
<b>СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....</b>	<b>238</b>
Приложение 1 .....	277
Приложение 2 .....	288
Приложение 3 .....	300
Приложение 4 .....	306
Приложение 5 .....	312
Приложение 6 .....	318
Приложение 7 .....	324
Приложение 8 .....	335
Приложение 9 .....	347
Приложение 10 .....	359
Приложение 11 .....	364

Приложение 12 .....	366
Приложение 13 .....	367
Приложение 14 .....	368
Приложение 15 .....	369
Приложение 16 .....	370
Приложение 17 .....	371
Приложение 18 .....	372
Приложение 19 .....	373
Приложение 20 .....	374
Приложение 21 .....	375
Приложение 22 .....	376
Приложение 23 .....	378
Приложение 24 .....	382
Приложение 26 .....	391
Приложение 27 .....	395
Приложение 28 .....	399
Приложение 29 .....	404
Приложение 30 .....	408
Приложение 31 .....	412
Приложение 32 .....	416
Приложение 33 .....	420
Приложение 34 .....	423
Приложение 36 .....	426
Приложение 37 .....	429
Приложение 38 .....	432
Приложение 39 .....	435
Приложение 40 .....	438
Приложение 41 .....	441

## В В Е Д Е Н И Е

**Актуальность исследования.** Напряженная экологическая обстановка, обусловленная возрастающим антропогенным влиянием, соизмеримым с природными геохимическими процессами, имеет глобальный характер, негативно сказывается на природной среде и жизнедеятельности человека, нарушая естественные круговороты вещества и энергии в экосистемах, снижая устойчивость структурных элементов почвенно-фитоценологических систем, приводя к сокращению биоразнообразия.

Непременным условием устойчивого функционирования экосистем является замкнутость или сбалансированность малого биологического круговорота, который обеспечивает стабильность процессов продукции вещества, что важно для сохранения структуры самой экосистемой. По этому поводу Л.Г. Раменский заметил: «Без анализа биобаланса ценозов мы не можем толком разобраться ни в экологических закономерностях, ни в явлениях устойчивости и смен растительных группировок». Благодаря замкнутости процессов метаболизма обеспечивается тесная связь типов растительности, типов биологического круговорота с типами почвообразования – через процессы разложения и закрепления органо-минеральных веществ в почве, формы гумуса, состав обменного комплекса почв и т.п.

Сбалансированность процессов обмена вещества и энергии, определяется как проявление функционирования системы и выражается в соотношении накопления органического вещества и его деструкции. Они составляют два основных процесса, происходящих в экосистемах, и основную роль в них играет напочвенный органогенный горизонт, который является индикатором функционирования экосистем, что определяется, прежде всего, его ролью в биологическом круговороте.

Важная и во многих случаях приоритетная роль деструктивной ветви в малом биологическом круговороте обусловлена тем, что у природных экосистем выработан механизм отставания процесса гетеротрофной утилизации и разложения от процессов их созидания. Благодаря этому лесная подстилка (или

ветошь) и органо-минеральные горизонты почвы служат своего рода кладовой необходимых питательных веществ для растений. Если атмосфера и фитосреда изменяются как обменный фонд экосистемы, то почва с лесной подстилкой служат ее резервным фондом, обеспечивающим стабильность функционирования. Прогрессирующее разложение или, наоборот, нарастание запасов подстилки вызывают нарушение прежней скорости движения органического вещества по цепи малого биологического круговорота, что соответственно меняет и темпы биопродукционного процесса – в целях восстановления непрерывности метаболического цикла.

Обычно, почвенно-растительный покров является базовой составляющей в формировании экосистем, поэтому, принципиально они формируются под воздействием биологических (наземного растительного опада, жизнедеятельности организмов) и климатических факторов, определяемых теплообеспеченностью, увлажнением, кислотностью среды, минеральным питанием и т.п. Однако именно различные сочетания этих параметров определяют появление специфических органогенных горизонтов в пределах определенных ареалов.

Если органогенный горизонт рассматривать как относительно самостоятельный природный объект, то *совокупность внешних факторов, влияющих на его развитие, можно трактовать как определенную «экологическую нишу»*, т.е. условия, в которых он существует. А через характеристику экологических ниш подстилок можно раскрывать условия функционирования экосистемы, т.к. напочвенные органогенные горизонты – носители скрытой информации о дифференциации, состоянии и развитии различных экосистем. Экосистемы, соответственно, можно представить как определенные сочетания экологических ниш различной структуры, сложности и устойчивости во времени и пространстве.

*Устойчивость, которая определена как свойство экосистемы сохранять свою структуру и характер функционирования при изменяющихся условиях среды, можно оценить с помощью индикации состояния почвенно-фитоценотического ареала через систему количественных показателей*

напочвенного органогенного горизонта. Это позволит разработать методы экологического прогнозирования при изучении динамики экосистем различных уровней. С таких позиций, органогенные горизонты в различных экосистемах изучены недостаточно.

Для решения этой проблемы необходимо обосновать использование комплекса идентификационных признаков, позволяющих оценивать изменчивость напочвенного органогенного горизонта в зависимости от азональных и зональных особенностей экосистем. Определение количественных параметров напочвенных органогенных горизонтов с привлечением массового эмпирического материала, географических и математических методов позволит выявить закономерности формирования и территориальной дифференциации экологических ниш напочвенных органогенных горизонтов, создать диагностическую шкалу параметров малого биологического круговорота, отражающую функционирование экосистем. При этом типы экосистем можно рассматривать как системы региональных и типологических комплексов различного таксономического ранга, сходные по физико-географическим процессам и морфологической структуре, характеризующиеся определенным соотношением тепла и влаги, а также соответствующими типами почв, напочвенных органогенных горизонтов, как важнейшей части малого биологического круговорота, растительности.

Разработка принципов индикации современного состояния и прогнозирования динамики развития экосистем на основе определения параметров напочвенных органогенных горизонтов является актуальной проблемой.

**Цель исследования.** Типизация и классификация параметров устойчивости почвенно-фитоценологических экосистем мира, рассчитанных с помощью оценки взаимосвязи характеристик мощности напочвенного органогенного горизонта и почвенно-климатических факторов, диагностических параметров в аспекте функционирования детритной ветви малого биологического круговорота.

В соответствии с целью исследования решались следующие задачи:

- сформулировать и обосновать понятие «экологическая ниша»

напочвенного органогенного горизонта в аспекте характеристики нисходящей ветви малого биологического круговорота;

- выявить и оценить информативность идентификационных признаков разных состояний напочвенного органогенного горизонта в основных почвенно-фитоценоотических экосистемах мира, создать соответствующую информационную базу;

- с использованием различных методов, в т.ч. методов математической статистики разработать комплексную методику определения структурно-функциональных и диагностических свойств напочвенного органогенного горизонта;

- оценить влияние почвенно-климатических факторов на формирование и распределение напочвенных органогенных горизонтов в различных экосистемах;

- провести типизацию экологических ниш напочвенного органогенного горизонта на основе оценки взаимосвязи между комплексом характеристик запасов напочвенного органогенного горизонта и почвенно-климатическими факторами;

- обосновать выбор наиболее информативных параметров малого биологического круговорота для индикации устойчивости экосистем к внешним воздействиям;

- разработать шкалу индикации устойчивости экосистем суши по параметрам малого биологического круговорота;

- на основе параметров шкалы индикации провести диагностику экологического состояния почвенно-фитоценоотических экосистем.

### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Напочвенный органогенный горизонт экосистемы представляет биогенно-минеральный комплекс, формирующийся и преобразовывающийся под воздействием взаимосвязанной системы биологических и почвенно-климатических факторов, которые рассматриваются нами как его экологическая ниша.

2. Зависимость запасов подстилки от факторов среды имеет сложный характер: запасы подстилки увеличиваются при повышении температуры и количества наземного опада; запасы подстилки при избыточном увлажнении характеризуются как максимальными величинами в таежных экосистемах, так и небольшой мощностью подстилки во влажных тропиках.

3. Разработанная комплексная методика позволила рассчитать и обосновать параметры экологических ниш напочвенного органогенного горизонта, различающиеся по объему и мощности для оценки степени устойчивости экосистем к изменениям почвенно-климатических факторов.

4. Наиболее информативными параметрами нисходящей ветви биологического круговорота являются: отношение прироста ( $V_{перв}$ ) к общей живой фитомассе ( $V_{об}$ ), скорость высвобождения химических элементов, коэффициент годичной деструкции ( $K_{ГД}$ ), величина подстилочно-опадного коэффициента (ПОК), качественно-количественные показатели которых, отражают степень сбалансированности процессов накопления-разложения и устойчивость в пространстве и во времени в основных почвенно-фитоценологических экосистемах.

5. Разработана шкала индикации на основе учета параметров деструктивной ветви биологического круговорота, включающая семь типизированных экосистем, различающихся между собой по характеру функционирования и степени устойчивости к изменениям внешней среды.

**Научная новизна.** Впервые органогенные горизонты рассматриваются как центральный элемент экосистем, по отношению к которым биологические и почвенно-климатические факторы выступают в роли экологической ниши.

На основе обширного фактического материала с применением методов математического анализа разработана комплексная методика типизации экологических ниш напочвенных органогенных горизонтов в аспекте их дифференциации в зависимости от влияющих факторов внешней среды. Проведен многофакторный анализ параметров экологических ниш напочвенных органогенных горизонтов в основных почвенно-фитоценологических экосистемах

суши.

Создана диагностическая шкала параметров нисходящей ветви малого биологического круговорота и выполнена индикация устойчивости экосистем. На основе учета особенностей сбалансированности процессов накопления и разложения органического вещества, их диагностических параметров показан зональный характер распределения экосистем с различной степенью устойчивости к внешним воздействиям.

Показано, что присутствие в экосистеме различных экотопов, по-разному реагирующих на изменение внешних факторов, осложняет характер ее функционирования одновременным присутствием как стабильных буферных, так и пластичных свойств.

**Теоретическая и практическая значимость.** Выполненные теоретические, методические и экспериментальные исследования позволяют решать научные и практические задачи по индикации и диагностике состояния почвенно-фитоценологических экосистем, используя параметры напочвенных органогенных горизонтов, на глобальном, региональном и локальном уровне.

Подготовленный картографический материал, основанный на индикации состояния экосистем, использован в Северном государственном медицинском университете Минздравсоцразвития РФ для целей научных исследований экологического состояния почвенно-фитоценологических экосистем арктической зоны (подтверждено актом внедрения).

Материалы диссертации используются при чтении курсов лекций в Российском университете дружбы народов (РУДН) и при чтении курсов лекций в Российской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева (подтверждено актами внедрения).

Полученные результаты могут быть использованы при разработке концепции устойчивости основных экосистем мира, основа которой заложена созданием Web-атласа «Россия как система» и карты «Уровень потенциальной устойчивости коренных экосистем России».

Результаты исследования используются Правительством Московской

области для оценки изменения ландшафтов севера Московской области вследствие эксплуатации подземного водозабора. Основные материалы исследования размещены в on-line базе данных Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации (<http://ecopages.ru>).

**Публикации.** По результатам диссертации опубликовано 61 печатная работа, в том числе: монографий - 2, статей в рецензируемых журналах, входящих в перечень ВАК - 24, статей, материалов конференций, тезисов – 35.

**Личный вклад автора.** Автору лично принадлежат: результаты комплексного анализа экосистем севера Московской области в части, касающейся напочвенных органогенных горизонтов, классификация почвенно-климатических и биологических факторов, оказывающих влияние на формирование напочвенных органогенных горизонтов; разработка принципов и методов типизации экологических ниш напочвенных органогенных горизонтов; шкала индикации типов функционирования экосистем; оценка и картографирование зональных закономерностей распределения запасов напочвенных горизонтов и пространственной дифференциации почвенно-фитоценологических экосистем по диагностическим параметрам нисходящей ветви малого биологического круговорота и др.

Автор выражает глубокую признательность своим учителям д.г.н., профессору О.П.Добродееву, д.с.-х.н., профессору Б.П.Градусову, д.б.н., профессору Л.О. Карпачевскому за неоценимую помощь в исследованиях, идейное вдохновение, всемерное содействие в работе, без которых данное исследование было бы невозможным.

**Апробация работы.** Материалы диссертации доложены и обсуждены на: научно-практических конференциях: «Математические методы распознавания образов», «Математика. Компьютер. Образование» (1997, 1999, 2001, 2003 гг.); «Математическая и вычислительная биология» и «Экология» (1999 г.), на 14-ой Конференции «Экологически чистая (натуральная) и безопасная продукция» (2005 г.), Международной конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования» (2009, 2010, 2011, 2012 гг.), Международной научно-практической конференции «Подготовка инновационных кадров для рынка труда

в условиях непрерывного образования» (Екатеринбург, 2012 г.), Конференции Комиссии по экологии и охране окружающей среды Общественной палаты РФ «Год Экологии в России: основные проблемы сферы обращения с отходами и пути их реализации», март, 2017 г., Первом Рязанском международном экологическом форуме «Здоровая окружающая среда – основа безопасности регионов», 11-13 мая 2017 г. и других.

**Объем и структура работы:** работа изложена на 450 страницах; состоит из введения, шести разделов, заключения; включает 33 таблицы, 94 рисунка и 41 приложение. Список литературы состоит из 451 источника, 48 из которых на английском языке.

## ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

### 1.1. Понятие о напочвенном органогенном горизонте как компоненте экосистем разных типов

В исследовании использован термин «напочвенный органогенный горизонт», как горизонт, состоящий из отмерших остатков растительного, животного и бактериального происхождения и находящийся в генетической взаимосвязи как с растительным покровом, так с минеральной толщей почвы.

Напочвенный органогенный горизонт рассматривается как одна из важнейших составляющих почвенно-фитоценологических экосистем, «...являющейся зоной прямого соприкосновения литосферы, гидросферы и атмосферы» [233].

Экосистема формируется под влиянием активного энерго- и массообмена литосферы, атмосферы, гидросферы и биосферы. Взаимопроникновение и взаимодействие структурных частей экосистем и межструктурные перемещения вещества протекают в определенной последовательности и представляют собой отдельные звенья общего круговорота вещества и энергии (общегеографический круговорот), связующего все структурные части, с одной стороны, географической оболочки Земли в единое целое, а с другой – отдельных компонентов экосистемы (малый биологический круговорот).

Исходным звеном общегеографического круговорота вещества и энергии является земная поверхность, где под влиянием солнечной энергии, вызывающей динамические явления в географической оболочке, формируются экосистемы.

Основным круговоротом, формирующим экосистемы, является биологический круговорот (метаболизм). Среди множества процессов, входящих в него и образующих определенные циркуляционные структуры биологического круговорота, выделяют две основные функциональные группы (два цикла), сопряженные друг с другом: 1) водно-балансовую – круговорот воды в системе

почва-растение-атмосфера и 2) биогеохимическую – круговорот органических и минеральных веществ, состоящий из производства растительной массы и последующих процессов разложения и минерализации [111].

Первую водно-балансовую группу функциональных структур характеризуют обычно величиной суммарного испарения ( $E_c$ ), которое непосредственно связывает состояние почвенно-биотических компонентов природных экосистем с климатом [55]. В.Р. Волобуев, в частности, установил, что «...качественные различия в процессах, протекающих в пределах экосистемы, воспринимаемые как зонально равностепенные, сопряжены при равенстве энергетических ресурсов с простыми кратными изменениями количества воды, участвующей в процессах испарения и транспирации» [77]. При этом наибольшее внимание привлекает к себе отношение параметра  $E_c$  к испаряемости  $E_o$ , т.е. гидротермический показатель засухи (ГПЗ), отвечающий за влагообеспеченность растений. Как безразмерная величина этот показатель характеризует влагооборот в экосистемах. Величина испарения лежит в основе выделенных Волобуевым гидрорядов, которые описывают классификацию зональных единиц биосферы по уровню относительной увлажненности. Такая ординация обусловлена тем, что затраты тепла на эвапотранспирацию составляют значительную долю (до 95-99,5%) всех расходов радиационного тепла в биогеоценозах.

В полном объеме биогеохимический круговорот можно оценить системой вещественно-энергетических параметров, для получения которых необходимы длительные стационарные исследования. Ввиду отсутствия подобных данных приходится оперировать параметрами, которые интегрируют определенные этапы круговорота, являясь их выходными характеристиками [27, 26]. Такие параметры приняты в качестве признаков второй (биогеохимической группы) функционирования экосистем. К ним в первую очередь относятся следующие характеристики [187]:

а) для автотрофного биогенеза (восходящей ветви круговорота или анаболизма) – отношение чистой первичной продукции экосистемы (надземной и подземной) к общей живой фитомассе ( $B_{перв}/B_{об}$ ), а также коэффициент

годового оборота фитомассы ( $K_{об}$ ), как отношение годового производства зеленой массы к общей живой надземной фитомассе. Оба параметра указывают на ту долю органического вещества, которая участвует в его годовом обороте. Для лесных экосистем второй из них – более репрезентативен, т.к. имеет прямое отношение к формированию лесной подстилки;

б) для детритной (нисходящей) ветви (катаболизма) – коэффициент годичной деструкции фитомассы ( $K_{гд}$ ) или подстиочно-опадный коэффициент (ПОК), как отношение массы лесной подстилки (или степного войлока) к массе ежегодно продуцируемого зеленого вещества всех надземных растительных ярусов [27, 180], и выражается в числах лет, необходимых для накопления данных запасов лесной подстилки при ежегодном поступлении в опад и последующем разложении органического вещества. К показателям, отражающим процессы катаболизма в экосистемах относят также подстиочно-опадный коэффициент и скорость высвобождения химических веществ из опада и подстилки.

На рис.1.1 представлена упрощенная схема движения растительного вещества в биологическом круговороте, отражающая основные этапы перехода этого вещества из одной формы в другую при основных почвенно-биотических процессах.

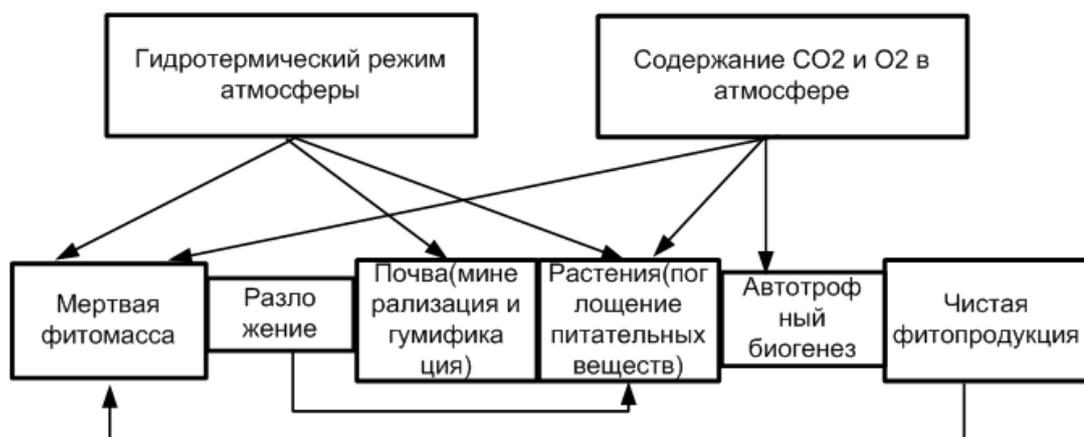


Рисунок 1.1. - Упрощенная схема движения растительного вещества в биологическом круговороте [176]

В качестве дополнительного параметра использован один из характерных признаков – фракционный (групповой) состав гумуса в горизонте  $A_1$  ( $C_{гк}:C_{фк}$ ).

Это отношение тесно связано с зональными типами почв [93, 180]. Чем меньше  $C_{гк}:C_{фк}$ , тем кислее среда и тем, соответственно, более подвижны органо-минеральные комплексы почвы. Отношение  $V_{перв}/V_{об}$  наиболее широко используется при изучении структурно-функциональной организации природных экосистем [87] и по существу является показателем экологической эффективности их почвенно-фитоценотического ядра [252].

Аналогичную роль играет и коэффициент годичной деструкции. Оба этих параметра служат показателями тренда продвижения органического вещества и энергии по всей трофической цепи и, следовательно, являются показателями устойчивого функционирования экосистем. При этом первостепенное значение имеет сама биологическая продуктивность, которую, следуя А.Д. Арманду [9], рассматривается как самостоятельный интегральный, хотя и дискретный, ландшафтно-геофизический параметр функционирования экосистемы. Величиной годичного прироста фитомассы определяются две основные характеристики функционирования природных экосистем [27]: емкость биологического круговорота и типы химизма обращающихся в биологических циклах химических элементов. В значениях первичной биопродуктивности отображаются, с одной стороны, эффективность использования фитоценозом условий среды [377], а с другой – затраты энергии на биологические процессы в почвах [72]. Эта энергия участвует в процессах синтеза и разложения, а также закрепляется в приросте органического вещества [188].

Непременным условием устойчивого функционирования экосистем является замкнутость или сбалансированность малого биологического круговорота, который обеспечивает стабильность процессов продукции вещества, что весьма важно для сохранения структуры самой экосистемой. По этому поводу Л.Г. Раменский справедливо заметил: «Без анализа биобаланса ценозов мы не можем толком разобраться ни в экологических закономерностях, ни в явлениях устойчивости и смен растительных группировок» [305]. Благодаря замкнутости

процессов метаболизма обеспечивается тесная связь типов растительности, типов биологического круговорота с типами почвообразования – через процессы разложения и закрепления органо-минеральных веществ в почве, формы гумуса, состав обменного комплекса почв и т.п. [27].

Сбалансированность процессов обмена веществ и энергии в экосистемах определяется как проявление функционирования системы [11] и выражается в соотношении автотрофного биогенеза и мертвого органического вещества. Процессы катаболизма и анаболизма, описываемые этими параметрами, составляют два основных процесса, происходящих в экосистемах [176] и основную роль в них играет напочвенный органогенный горизонт, который согласно мнению Э.Г. Коломыц [187] является индикатором функционирования экосистем, что определяется, прежде всего, его ролью в биологическом круговороте и тем, что горизонт является носителем скрытой информации о дифференциации, состоянии и развитии ландшафтных комплексов локального, регионального и планетарного уровней.

Сбалансированность двух основных ветвей малого биологического круговорота не вызывает накопления каких-либо новообразований, с последующим (постепенным или скачкообразным) переходом в новую систему, поэтому определение степени сбалансированности вещественно-энергетических круговоротов рассматривается, как один из индикаторов оценки устойчивости экосистем [21, 87, 93, 265]. Более того, необходимо подчеркнуть и обратную связь, имеющую колоссальное значение для устойчивости биосферы в целом. Замкнутость биологического круговорота, совершающегося с той или иной интенсивностью, обеспечивает соответствующий уровень биотической регуляции состояния окружающей среды (Горшков, 1995). Очевидно, механизмы такой регуляции заложены в самом функционировании экосистем.

Ю. Одум [252] так же подчеркивает особое «...значение сбалансированности продуцирования и разложения как основного условия существования всего живого в биосфере». В обеспечении этой сбалансированности приоритетная роль принадлежит детритной ветви, которая является, как известно [123, 261],

наиболее узким пропускным каналом метаболизма и поэтому играет ключевую роль в малом биологическом круговороте, определяя в конечном итоге его интенсивность [21]. Важная и во многих случаях приоритетная роль деструктивной ветви в малом биологическом круговороте обусловлена тем, что у природных экосистем выработан механизм «...отставания процесса одной гетеротрофной утилизации и разложения продуктов автотрофного метаболизма от процессов их созидания» [252]. Благодаря этому лесная подстилка (или ветошь) и органо-минеральные горизонты почвы служат своего рода кладовой необходимых питательных веществ для растений. Если атмосфера и фитосреда изменяются как обменный фонд экосистемы, то почва с лесной подстилкой служат ее резервным фондом, обеспечивающим стабильность функционирования. Прогрессирующее разложение или, наоборот, нарастание запасов подстилки вызывают нарушение прежней скорости движения органического вещества по цепи малого биологического круговорота, что соответственно меняет и темпы биопродукционного процесса – в целях восстановления непрерывности метаболического цикла.

Например, поскольку лесная экосистема оптимально функционирует в целом в условиях небольшого избыточного (или достаточного) увлажнения и интенсивного стока, то это ведет к безвозвратной потере ею элементов минерального питания [27]. В такой ситуации особенное значение приобретает резервный фонд органического вещества, сосредоточенный в лесной подстилке, которая удерживает легко усваиваемые питательные вещества и обеспечивает тем самым определенную автономность (высокую степень замкнутости) биологического круговорота. В то же время растительность травяно-степной экосистемы не может аккумулировать на поверхности почвы в виде ветоши значительных запасов мертвого органического вещества, благодаря быстрому разложению наземного опада, поэтому резерв органики здесь смещается в гумусовые горизонты почв.

Устойчивость экосистемы, которая рассматривается как «свойство

природно-территориального комплекса (ПТК) сохранять свою структуру и характер функционирования при изменяющихся условиях его среды» [238], можно оценить с помощью индикации состояния ландшафтной сферы через систему количественных показателей напочвенного органогенного горизонта.

Таким образом, в стабильности структуры и функционирования природно-территориальных комплексов такие элементы, как органогенные горизонты почв (лесная подстилка в лесных биогеоценозах и степной войлок – в степных и пустынных экосистемах) имеют существенное значение. Важнейшие функции напочвенного органогенного горизонта обусловлены морфологическими, физическими и химическими свойствами, которые определяют возможность использования количественных и качественных параметров для индикации состояния экосистем и определения типов их функционирования.

Роль напочвенных органогенных горизонтов в стабильности функционирования экосистем определена следующим образом:

1. Напочвенные органогенные горизонты играют основную роль в поддержании буферных возможностей и устойчивости экосистем, что позволяет проводить их диагностику.

2. Напочвенный органогенный горизонт – вертикальная подсистема ландшафтной сферы, поэтому стабильность подстилки позволяет сохранять последовательное расположение элементов ландшафта, т.е. сохраняет их структуру как одно из условий устойчивости.

3. Устойчивость функционирования лесной подстилки и других органогенных горизонтов, как подсистемы более крупной системы, а также в системе мезо-, микро- и нанорельефа позволяет поддерживать биологическое разнообразие и стабильность динамических связей экосистем во времени.

## 1.2. Материалы и методы исследования

Диссертационная работа является итогом двадцатилетней научной деятельности автора. В основу работы положены собственные материалы автора, полученные в ходе многолетних исследований на Русской равнине, проводимых в рамках НИР МГОУ «Изменение ландшафтов севера Московской области в результате эксплуатации подземного водозабора для нужд Московской области» (1990-2000 гг.). В исследовании в качестве исходных материалов использованы монографии, книги, журналы и научные статьи, отчеты НИР, отраслевые и региональные программы и концепции природопользования и развития территорий, материалы международных и региональных научно-практических конференций и др., зарубежные научно-технические источники, в которых рассматриваются методологические, теоретические и практические аспекты использования параметров напочвенных органогенных горизонтов для определения типа функционирования экосистем. Данные по мощности напочвенных органогенных горизонтов для основных экосистем суши установлены по экспертным источникам ведущих научно-исследовательских институтов (Институт леса им. Сукачева, факультет почвоведения МГУ, Красноярский институт леса СО РАН, Институт леса Карелии СО РАН, Новосибирский филиал института леса СО РАН и др.), а также получены аппроксимацией, исходя из построенных регрессионных моделей.

Данные по мощности напочвенных горизонтов зарубежных территорий получены по литературным источникам (Kubiiena, Holling и др.).

В основу работы положена база данных по мощности напочвенного органогенного горизонта в 330 пунктах Земли, наиболее типичных для основных почвенно-фитоценологических экосистем (рис.1).

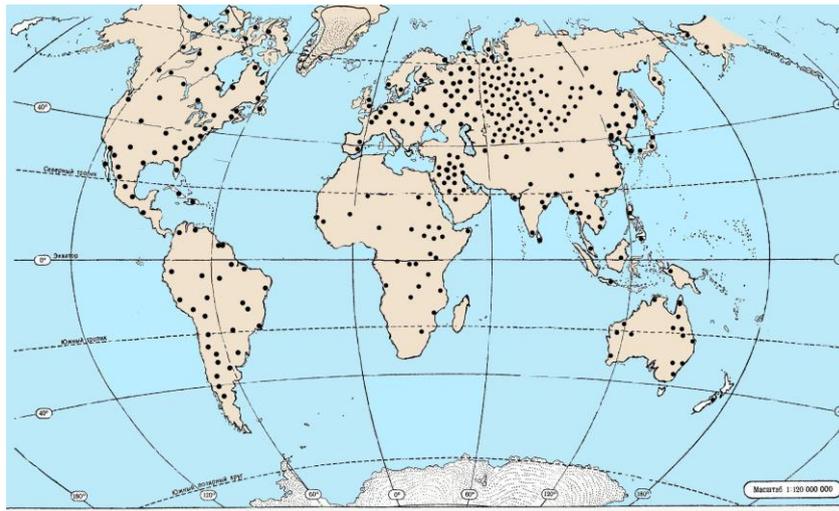


Рис.1 - Районы с известными запасами подстилки

По каждому пункту с известными запасами подстилки по литературным источникам получены параметры: количества наземного опада (О.н., ц/га), зоомассы и численности редуцентов, реакции почвенного раствора (рН), окислительно-восстановительного потенциала (ОВП, мВ). Показатели теплообеспеченности ( $S_{t>10^{\circ}\text{C}}$ ) и условий увлажнения ( $K_u$ ) получены по данным Агроклиматического атласа Мира.

При разработке теоретико-методических основ исследования проблемы в работе предложена оригинальная комплексная методика типизации почвенно-фитоценологических экосистем мира на основе параметров функционирования напочвенных органогенных горизонтов, включающая в себя следующие методики: методика анализа количественной зависимости формирования напочвенных органогенных горизонтов от почвенно-климатических факторов и их взаимовлияний; многоуровневая методика анализа зональных закономерностей распределения напочвенных органогенных горизонтов в почвенно – фитоценологических экосистемах; методика типизации экологических ниш напочвенных органогенных горизонтов в различных экосистемах; методика построения шкалы индикации устойчивости почвенно-фитоценологических экосистем на основе параметров детритной ветви малого биологического круговорота.

В работе использовались методы: геоинформационный, экспертных оценок, картографирования, географического прогноза, математические, таксономический, информационно-статистический метод оценки межкомпонентной сопряженности явления и различных факторов.

В основе разработанной *методики анализа количественной зависимости формирования напочвенных органогенных горизонтов от почвенно-климатических факторов и их взаимовлияний* использовались материалы собственных полевых исследований и материалы ведущих экспертов; данные, полученные по климатическим, почвенным картам и картам растительности, математические методы, применяемые в биологии, почвоведении и географии.

Методический аппарат исследования состоит из нескольких этапов:

1. Для получения исходных эмпирических данных проведен анализ собственных материалов и данных исследователей, занимающихся решением вопросов биологической продуктивности, малого биологического круговорота веществ и др. В результате нами получены данные по мощности органогенных горизонтов для 330 пунктов, характеризующихся определенной растительностью и имеющих определенное географическое положение на территории суши. Используемые данные по запасам подстилки обобщены в трудах института леса им. Сукачева, Красноярского, Новосибирского и Коми институтов леса СО РАН, МГУ, МГОУ, Л.Е.Родиным и Н.И. Базилевич, а также имеются в работах других авторов.

2. На основе данных многочисленных российских и зарубежных источников с использованием морфологического анализа выделены основные почвенно-климатические факторы, влияющие на формирование напочвенных органогенных горизонтов. Среди них: источник органического вещества подстилки – наземный опад; факторы, влияющие на интенсивность разложения-минерализации наземного опада (теплообеспеченность, атмосферное увлажнение, рН среды, условия аэрации); биомасса и численность микроорганизмов. Для каждого пункта с известными запасами подстилки выяснены количественные показатели величин.

Данные получены по литературным источникам, они также снимались с ландшафтной, геоботанической, агроклиматической карт.

3. С помощью корреляционного анализа проведена проверка обоснованности выбора экологических факторов для 330 пунктов с известными запасами подстилки. Проведенный анализ дает основание утверждать, что между запасами подстилки и влияющими факторами существует значимая связь.

4. Данные по запасам подстилки в различных пунктах сопряжены со значениями величины наземного опада (О.н., ц/га), суммы активных температур ( $St > 10^{\circ}\text{C}$ ), коэффициента увлажнения Высоцкого-Будыко ( $K_u$ ), реакции среды (рН) и условий аэрации (ОВП, мВ). Величина наземного опада, рН среды или верхних горизонтов почв, условия аэрации (ОВП), зоомасса беспозвоночных животных и численность микроорганизмов редуцентов получены по литературным источникам. Показатели сумм активных температур выше  $10^{\circ}\text{C}$  получены методом интерполяции по Агроклиматической карте.

Литературные картографические материалы использованы для исследования зависимости запасов подстилки от условий увлажнения ( $K_u$ ), часть данных получена нами по Агроклиматической карте суши, другая часть – путем вычисления отношения годовой суммы осадков к годовой испаряемости по Атласу теплового баланса.

5. Построены графики зависимости формирования органогенных горизонтов от почвенно-климатических факторов, оказывающих влияние на формирование запасов подстилки. Сделаны выводы о характере зависимостей и влиянии каждого экологического фактора на формирование органогенных горизонтов на суше.

6. Для прогнозных исследований выбран линейный регрессионный анализ. Он проведен для 330 пунктов с известными запасами подстилки на суше для возможности прогнозирования мощности органогенных горизонтов там, где такие данные отсутствуют.

Применительно к объекту исследования предложенная нами методика позволила: получить эмпирические данные по запасам подстилки и почвенно-климатическим факторам в различных экосистемах суши, вычислить корреляционную матрицу для проверки обоснованности выбранных факторов, провести линейный регрессионный анализ, позволяющий осуществлять прогноз мощности органогенных горизонтов в тех местах суши, для которых такие данные отсутствуют.

Для *подтверждения зональных закономерностей распределения напочвенных органогенных горизонтов в основных почвенно – фитоценологических экосистемах* разработана многоуровневая методика, позволяющая решить поставленную задачу, используя экспертные данные и математические методы - корреляционный, дисперсионный, регрессионный анализ.

Предложенная нами методика содержит следующие этапы:

1. Используя данные о пунктах с различными запасами лесной подстилки и степного войлока, полученные из собственных материалов автора и материалов экспертов - ведущих ученых географов, экологов, почвоведов построен ранжированный ряд и выделены 11 градаций запасов подстилки.

2. Для проведения дальнейшего анализа пунктов с известными запасами напочвенного органогенного горизонта, имеющиеся данные по запасам подстилки разделены на ареалы, характеризующиеся определенными параметрами (плотное скопление точек с выборкой не более 30 пунктов, нормальность распределения, сходные условия формирования подстилки). Подтверждение разделения пунктов с различной мощностью подстилки почвенно-фитоценологических экосистем произведено таксономическим методом, для чего рассчитаны оценки среднего значения запасов подстилки и факторов, влияющих на формирование подстилки. Определены оценки дисперсии, позволяющие судить о компактности ареалов. Определена компактность ареалов. В неплотных ареалах выделены экстремальные точки, для чего произведена выбраковка точек в ареалах.

3. Описаны условия формирования, основные диагностические свойства ареалов по следующей схеме: морфологическая характеристика органогенного горизонта (мощность, структура, плотность); условия формирования органопрофиля; данные по величине наземного опада; биомасса беспозвоночных животных и зоомасса микроорганизмов; соотношение подстилка – опад (подстильно – опадный коэффициент ПОК, годы), позволяющее судить о скорости процессов разложения и минерализации мертвых растительных остатков.

4. Моделирование взаимосвязи экологических факторов и запасов напочвенной подстилки в каждом ареале произведено через определение количественной зависимости между значениями переменных и запасами подстилки с помощью регрессионного анализа. Проведение регрессионного анализа необходимо для прогнозирования запасов лесной подстилки и степного войлока в тех ареалах, где такие данные отсутствуют. Найдены уравнения регрессии, описывающие зависимости между переменными при корреляционном характере связи. Оценены параметры уравнений регрессии с использованием способа наименьших квадратов. Проведена проверка полученных уравнений регрессии для оценки прогноза значений запасов подстилки в каждом ареале. Получены модели взаимосвязи климатических, биологических и косвенных факторов и запасов подстилки. Наличие такой связи дает возможность предсказывать значение подстилки в каждом из 11 ареалов по конкретным значениям влияющих факторов.

5. Корреляционный анализ использовался для выявления наличия связи между экологическими факторами и запасами подстилки во всех выделенных ареалах. Показано, что между запасами подстилки и факторами внешней среды существует значимая связь. Для выявления роли отдельных факторов в варьировании запасов подстилки и степного войлока в ареалах выполнен дисперсионный анализ, позволяющий выделить из общей вариабельности

мощности напочвенного горизонта в ареале той части, которая определяется влиянием как учитываемых, так и случайных экологических факторов.

6. Зональный характер распределения запасов напочвенного органогенного горизонта на суше подтвержден с помощью генерализации пунктов с известными запасами подстилки в более высокоранговые группировки, с учетом их принадлежности как к природной зоне (подзоне), так и к типу местоположения. В результате получены три типологических группы ареалов. Эти группы являются информативными, поскольку они выделяются по двум независимым друг от друга признакам: зонально-типологическому и морфогенетическому. Рассмотрены глобальные климатические закономерности строения и формирования напочвенного органогенного горизонта в выделенных группах, составлена картосхема распределения запасов подстилки.

*Для типизации экологических ниш напочвенных органогенных горизонтов в различных экосистемах* в работе использован информационно – статистический метод оценки межкомпонентной сопряженности запасов подстилки в ареалах и факторов внешней среды в поле биологических (величина наземного опада) и климатических (теплообеспеченность, увлажнение, рН среды) факторов. Для получения числовых характеристик экологических ниш были выполнены следующие операции (Вентцель, 1969):

- определено количество интервалов (подареалов) на которые разбиваются все значения запасов подстилки рассматриваемого ареала с помощью выражения, принятого в теории вероятностей;  $K = 1 + 3,2 \lg N$ , где  $N$  количество точек в ареале. Количество интервалов в каждом ареале при  $N = 30$  равно 5;

- построена матрица совместной встречаемости явления  $A$  (запасов подстилки) в различных интервалах (интервалы представляют столбцы матрицы) с градациями факторов  $B$  – величинами наземного опада и величинами климатических факторов (градации факторов распределены по строкам матрицы в соответствии с теми данными, которые были получены для каждого ареала -

количество градаций фактора (строк матрицы) зависит от диапазона изменения величин, характеризующих конкретный фактор); вычислены частоты совместной встречаемости  $P_{ij}$ , где  $i$  – количество интервалов запасов подстилки (явления  $A$ ), а  $j$  – количество градаций фактора  $B$ ; частота (вероятность)  $P_{ij}$  вычисляется путем деления количества градаций фактора в каждой клетке матрицы на общее количество точек  $N$  в ареале;

- определены суммарные частоты  $P(a_i)$  встречаемости запасов подстилки  $A$  при различных градациях факторов  $B$  в каждом интервале путем сложения по столбцам частот (вероятностей) совместной встречаемости. Определены суммарные значения одной градации фактора для всего ареала  $P(b_j)$  путем сложения частот совместной встречаемости по строкам;

- определены условные вероятности того, что запасы подстилки в каждом ареале имеют определенные значения при конкретных градациях факторов для каждой клетки матрицы путем деления частоты (вероятности)  $P_{ij}$  на суммарные значения одной градации фактора для всего ареала  $P(b_j)$ , полученные для конкретной строки –  $P(a_i / b_j) = P_{ij} / P(b_j)$ ;

- для каждого интервала запасов подстилки в ареале и конкретных градаций фактора (для каждой клетки матрицы) определены частные коэффициенты связи  $C(a_i / b_j) = P(a_i / b_j) / P(a_i)$  – коэффициенты связи большие единицы показывают, что для конкретного интервала запасов подстилки и градации фактора (клетки матрицы) связь значима. Величина каждого коэффициента связи зависит от количества значений биологических и климатических факторов, группирующихся в данной градации фактора. Количество коэффициентов связи больших единицы в каждом интервале ареала есть объем экологической ниши в данном интервале ( $V$  – абсолютная величина). Объем ниши показывает, какое количество градаций фактора оказывает существенное влияние на запасы подстилки в каждом интервале ареала – распределены ли эти градации фактора в одном или нескольких местах конкретного интервала или распределены по нему равномерно, т.е. объем ниши

показывает диапазон, который занимает биологический или климатический фактор в различных интервалах ареала. Для дальнейшего анализа величина  $V$  нормируется по количеству градаций факторов в ареале ( $V$  – безразмерная величина, изменяющаяся от нуля до единицы – при  $V$  равном нулю нет ни одного частного коэффициента связи большего единицы, при  $V$  равном единице во всех клетках матрицы, характеризующих конкретный интервал, коэффициенты связи больше единицы).

- рассчитаны нормированные частные коэффициенты связи изменяющиеся в диапазоне от нуля до единицы для каждой градации фактора в каждом интервале запасов подстилки (клетки матрицы) по формуле  $P = C(a_i / b_j) / \sum C_i$ , где  $\sum C_i$  есть сумма значимых градаций фактора в каждом интервале ареала. Мощность экологической ниши определяется как максимальное значение нормированного частного коэффициента связи в каждом интервале ареала. Она показывает степень сосредоточенности фактора в каждом интервале ареала.

В результате применения данного метода ко всем выделенным в работе ареалам были получены числовые характеристики экологических ниш по величине наземного опада и величинам климатических факторов. В качестве таких характеристик были выбраны:

- интервалы запасов подстилки в ареалах (подареалы) (в результате анализа получены 220 интервалов);
- объем экологической ниши ( $V$ , отн. величина).
- мощность экологической ниши ( $P$ , отн. величина).

На первом этапе рассчитаны характеристики экологических ниш всех интервалов ареалов по биологическим и климатическим факторам (220 экологических ниш), построены двухмерные и объемные (трехмерные) графики в программной среде EXCEL. Графики построены для экологических ниш по каждому фактору в зависимости мощности (нормированной частоты), которая была отложена по оси ординат, от количества градаций каждого фактора в интервале, отложенного по оси абсцисс. На каждом графике для каждого

интервала, а их в каждом ареале 5, можно определить, как распределены значения фактора в интервале – группируются вместе, распределены в одном или нескольких местах интервала в виде отдельных вкраплений, или распределены по нему равномерно.

На втором этапе экологические ниши разделены на типы. Для этого полученные данные по величинам объема  $V$  и мощности  $P$  (в относительных величинах) 220 экологических ниш представлены в виде ранжированного ряда, изменяющегося от нуля до единицы. Группировка величин  $V$  и  $P$  в ряду позволила выделить четыре типа экологических ниш различающихся по объему  $V$  и мощности  $P$ : 1 тип –  $V$  (0,1-0,2),  $P$  (0,9-1,0) 2 тип –  $V$  (0,3-0,4),  $P$  (0,7-0,8); 3 тип –  $V$  (0,5-0,7),  $P$  (0,4-0,6); 4 тип –  $V$  (0,8-0,9),  $P$  (0,1-0,3).

Третий этап заключался в сопоставлении каждой, полученной на первом этапе экологической ниши, одному из предложенных выше типов, на основе анализа, позволяющего причислить подстилку к определенному типу по каждому градиенту фактора и охарактеризовать тип функционирования экосистемы - проведена типизация ниш по типу функционирования, определены биогеоценозы с разнокачественными экологическими нишами, относящиеся к этим типам. На этом этапе для качественной оценки состояния и типа функционирования органогенных горизонтов использовались понятия, предложенные Э.Г. Коломыцем [187]: упругость, пластичность, резистентность, экологический оптимум:

- упругость - способность подстилки возвращаться в исходное состояние при любых воздействиях факторов, сохранять взаимосвязи внутри системы, способность компенсировать влияние факторов (большое количество коэффициентов связи больших единицы в каждом интервале ареала (объем) и они максимально вариативны, мощность экологической ниши минимальна - на графике – изменения мощности максимально вариативны, однако их величина минимальна);

- пластичность – способность подстилки изменяться под воздействием внешних факторов и через определенное время возвращаться в исходное состояние (максимальное простираие коэффициентов связи больших единицы в каждом интервале ареала с небольшими вкраплениями-выходами из равновесия, мощность экологической ниши на графике мощности имеет средние значения);
- резистентность (инерционность) - способность подстилки под воздействием факторов изменяться в пределах, принятых для данного ареала ( минимальное распространение количества коэффициентов связи больших единицы в каждом интервале ареала, мощность ниши на графиках имеет значительное разнообразие состояний);
- экологический оптимум - такое сочетание экологических факторов, которое в условиях их естественных колебаний обеспечивает природную устойчивость (объем характеризуется максимальными показателями, мощность – минимальными показателями).

Параметры экологических ниш отражают устойчивость экосистем, исходя из степени воздействия внешних факторов, оказывающих влияние на почвенный органогенный горизонт. В свою очередь, почвенный органогенный горизонт – как один из важнейших элементов малого биологического круговорота, одним из первых реагирует на нарушение уровня сбалансированности потоков тепла, влаги и химических элементов в экосистемах, являясь индикатором этих изменений. Это позволяет использовать параметры детритной ветви малого биологического круговорота для построения шкалы устойчивости экосистем.

Для построения диагностической шкалы типов функционирования экосистем использовались следующие показатели: отношение прироста (Вперв) к общей живой фитомассе (Воб), скорость высвобождения химических элементов, коэффициент годичной деструкции (Кгд), величина подстильно-опадного коэффициента (ПОК). Анализ проведен в программе Excel, созданы три геоинформационных базы, отражающих экспертные данные и полученные

расчетные величины, сделан морфологический анализ каждого ареала, построены графические зависимости и картосхемы функционирования экосистем в зависимости от параметров детритной ветви малого биологического круговорота. На основе полученных данных, используя информационный анализ, построена унифицированная диагностическая шкала, где каждому ареалу соответствует расчетные данные по описываемым параметрам, позволяющим отнести экосистему к определенному типу устойчивости.

*Для выбора параметров малого биологического круговорота и оценки степени их влияния на устойчивость почвенно – фитоценологических экосистем* в исследовании использовались следующие методики:

- методика определения типа функционирования экосистем по сбалансированности процессов обмена вещества и энергии;
- методика использования величины подстильно-опадного коэффициента для оценки типов функционирования экосистем;
- методика оценки стабильности подстилки основных ареалов по количеству химических элементов в опаде и подстилке и интенсивности их высвобождения.

Для решения этой задачи:

- определены количественные параметры малого биологического круговорота, характеризующие основные почвенно-фитоценологические экосистемы (общая живая фитомасса; первичная продукция (прирост); отношение первичной продукции к общей живой фитомассе, Вперв; общая живая надземная фитомасса; годовая продукция зеленой части (прирост зеленой части; отношение годовой продукции зеленой части к живой надземной фитомассе, Кгд) и создана диагностическая шкала устойчивости ареалов, используя данные по восходящей и нисходящей ветвям малого биологического круговорота;
- используя данные о пунктах с различными запасами лесной подстилки (степного войлока) и величине наземного опада в них, полученные из материалов экспертов - ведущих ученых, произведен расчет подстильно-опадного коэффициента и построены графические зависимости запасов подстилки

от величины подстильно-опадного коэффициента, позволяющие оценить степень влияния интенсивности разложения мертвых растительных остатков на формирование органогенных горизонтов. Дана характеристика интенсивности разложения мертвых растительных остатков в ареалах в зависимости от морфофизиологических условий их расположения. Создана шкала устойчивости ареалов, используя данные о величине подстильно-опадного коэффициента в экосистемах с известными запасами подстилки;

- определены количественные и качественные показатели малого биологического круговорота (количество химических элементов в подстилке, количество химических элементов в опаде, интенсивность высвобождения химических элементов, Сгк/Сфк) и создана числовая шкала устойчивости;

- создана унифицированная диагностическая шкала, в которой учтены параметры детритной ветви малого биологического круговорота, в т.ч. интенсивность разложения мертвых растительных остатков (Кгд, ПОК, интенсивность высвобождения химических элементов), позволяющая прогнозировать устойчивость основных почвенно-фитоценологических экосистем.

### **Выводы по разделу 1**

1. Разработана оригинальная методика, включающая в себя следующие методы: методика выяснения зависимости между запасами подстилки, климатическим и биологическими факторами; методика выяснения параметров экологических ниш основных ареалов; методика подтверждения зональных закономерностей распределения запасов подстилки в экосистемах суши; методика использования параметров малого биологического круговорота для диагностики экосистем; методика использования величины подстильно-опадного коэффициента для оценки типов функционирования экосистем; методика оценки стабильности подстилки основных ареалов по количеству химических элементов в опаде и подстилке и интенсивности их высвобождения; методика создания

шкалы индикации для прогнозирования развития почвенно-фитоценоотических комплексов.

2. Показано, что выявление диагностических параметров напочвенных органогенных горизонтов позволяет определить идентификационные признаки малого биологического круговорота, которые могут служить основой для прогнозной конструкции определения типов функционирования экосистем.

## **ГЛАВА 2. ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ, СОХРАНЕНИЯ И ПРЕОБРАЗОВАНИЯ НАПОЧВЕННОГО ОРГАНОГЕННОГО ГОРИЗОНТА РАЗЛИЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ**

### **2.1. Анализ влияния почвенно-климатических факторов на формирование почвенных органогенных горизонтов ландшафтной сферы**

В основе разработанной *методики анализа количественной зависимости формирования почвенных органогенных горизонтов от почвенно-климатических факторов и их взаимовлияний* использовались материалы собственных полевых исследований и материалы ведущих экспертов; данные, полученные по климатическим, почвенным картам и картам растительности, математические методы, применяемые в географии и почвоведении.

Методический аппарат исследования состоит из нескольких этапов:

1. Для получения исходных эмпирических данных проведен анализ собственных материалов и данных исследователей, занимающихся решением вопросов биологической продуктивности, малого биологического круговорота веществ и др. В результате нами получены данные по мощности органогенных горизонтов для 2700 пунктов, характеризующихся определенной растительностью и имеющих определенное географическое положение на территории суши.

Используемые данные по запасам подстилки обобщены в трудах института леса им. Сукачева, Красноярского, Новосибирского и Коми институтов леса СО РАН, МГУ, МГОУ, Л.Е. Родиным и Н.И. Базилевич, [15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29], а также имеются в работах других авторов [45, 77, 112, 142, 146, 148, 151, 159, 212, 213, 215, 221] (Приложение 1).

2. На основе данных многочисленных российских и зарубежных источников [43, 45, 49, 50, 51, 52, 77, 92, 93, 97, 98, 100, 111, 117, 118, 119, 126, 138, 139, 145, 151, 159, 166, 179, 193, 205, 211, 213, 215, 222] нами выделены факторы, оказывающие наибольшее влияние на формирование почвенных органогенных горизонтов. Среди них: источник органического вещества подстилки – наземный опад; факторы, влияющие на интенсивность разложения-минерализации наземного опада (теплообеспеченность, атмосферное увлажнение, рН среды, условия аэрации); биомасса и численность микроорганизмов.

Для каждого пункта с известными запасами подстилки выяснены количественные показатели величин: наземного опада (О.н., ц/га), суммы активных температур ( $S_{t>10^{\circ}\text{C}}$ ), коэффициента увлажнения Высоцкого-Будыко (Ку), реакции среды (рН) и условий аэрации (ОВП, мВ), биомассы и численности редуцентов. Данные получены по литературным источникам, они также снимались с ландшафтной, геоботанической, агроклиматической карт.

3. С помощью корреляционного анализа проведена проверка обоснованности выбора экологических факторов для 330 пунктов с известными запасами подстилки. Для этого использована программа MATHCAD. После получения оценок коэффициентов корреляции при  $N=330$  решен вопрос о том, дают ли полученные оценки основание утверждать, что связь между запасами подстилки и влияющими факторами существует и эта связь значима.

4. Данные по запасам подстилки в различных пунктах сопряжены со значениями величины наземного опада (О.н., ц/га), суммы активных температур ( $S_{t>10^{\circ}\text{C}}$ ), коэффициента увлажнения Высоцкого-Будыко (Ку), реакции среды (рН) и условий аэрации (ОВП, мВ).

Величина наземного опада [16, 19, 20, 21, 82, 146, 310, 311, 317, 344, 404, 429, 432, 435, 443], рН среды или верхних горизонтов почв [140], условия аэрации (ОВП) [140], зоомасса беспозвоночных животных [141] и численность микроорганизмов редуцентов [118, 119] получены по литературным источникам.

Величина подстилочно-опадного коэффициента-рассчетная.

Показатели сумм активных температур выше 10 С получены методом интерполяции по Агроклиматической карте [5].

Литературные картографические материалы использованы для исследования зависимости запасов подстилки от условий увлажнения ( $K_u$ ) часть данных получена нами по Агроклиматической карте суши [1], другая часть – путем вычисления отношения годовой суммы осадков к годовой испаряемости по Атласу теплового баланса [12].

5. Построены графики зависимости формирования органогенных горизонтов от почвенно-климатических факторов, оказывающих влияние на формирование запасов подстилки: зависимость запасов подстилки от величины наземного опада, интенсивности деятельности беспозвоночных животных и микроорганизмов – редуцентов, суммы активных температур выше 10 °С, рН среды, условия увлажнения ( $K_u$ ) и аэрации (ОВП). На графиках: по линии абсцисс – приведены данные по рассматриваемому фактору, по линии ординат – по запасам подстилки в центнерах на гектар. Сделаны выводы о характере зависимостей и влиянии каждого экологического фактора на формирование органогенных горизонтов на суше.

6. Для прогнозных исследований выбран линейный регрессионный анализ. Он проведен для 330 пунктов с известными запасами подстилки на суше для возможности прогнозирования мощности органогенных горизонтов, там, где такие данные отсутствуют.

7. С помощью метода изолиний [324] построены графики зависимости формирования органогенных горизонтов от взаимовлияния почвенно-климатических факторов.

Применительно к объекту исследования предложенная нами методика позволила: получить эмпирические данные по запасам подстилки и почвенно-климатических факторов в различных экосистемах суши, создать

корреляционную матрицу для проверки обоснованности выбранных факторов, провести линейный регрессионный анализ, позволяющий осуществлять прогноз мощности органогенных горизонтов в тех местах суши, для которых такие данные отсутствуют.

## **2.2. Почвенно-климатические факторы, влияющие на формирование напочвенных органогенных горизонтов экосистем разных типов.**

### **Использование данных как исходных материалов для исследования**

Проведенный морфологический анализ позволил выделить основные почвенно-климатические факторы, влияющие на формирование напочвенных органогенных горизонтов основных экосистем. К ним относят: величину наземного опада (О.н., ц/га), его химический состав, численность и специализацию беспозвоночных животных-консументов и микроорганизмов-редуцентов, теплообеспеченность (сумма активных температур, продолжительность вегетационного периода), условия увлажнения ( $K_u$ ) и степень аэрации (ОВП, мВ), реакцию среды подстилки или верхних горизонтов почв (рН).

Следует отметить, что выбор этих факторов объясняется тем, что они оказывают наибольшее влияние на процессы разложения-минерализации органического вещества подстилки. Так, наземный опад является источником мертвого органического вещества, почвенная фауна (беспозвоночные животные и микроорганизмы) разлагают и минерализуют органическое вещество. В свою очередь, интенсивность деятельности беспозвоночных животных и микроорганизмов зависит от гидроклиматических условий и степени аэрации.

Для подтверждения существования зависимости между запасами подстилки и выделенными факторами среды проведен корреляционный анализ с использованием программы (MATHCAD).

Существование взаимосвязи между запасами подстилки и влияющими факторами (О.н.,  $S_{t>10^{\circ}\text{C}}$ , Ку, рН) можно оценить коэффициентом корреляции, который задается в следующем виде [116]:

$$r_{xy} = \frac{\sum_{i=1}^N x_i y_i - N \bar{x} \bar{y}}{\left[ \left( \sum_{i=1}^N x_i^2 - N \bar{x}^2 \right) \left( \sum_{i=1}^N y_i^2 - N \bar{y}^2 \right) \right]^{1/2}}$$

Общая корреляционная матрица для ранжированных рядов из 330 значений мощности органогенных горизонтов и рассмотренных влияющих факторов имеет вид:

Факторы	З.п.
О.н.	-0,26
$S_{t>10^{\circ}\text{C}}$	-0,42
Ку	0,28
рН	-0,37

Проведенный анализ дает основания утверждать, что связь между запасами подстилки и влияющими факторами (О.н.,  $S_{t>10^{\circ}\text{C}}$ , Ку, рН) существует и эта связь значима. Значения коэффициентов корреляции позволяют говорить о том, что с вероятностью  $p = 0,999$  (уровнем значимости  $+0,001$ ) существует линейная связь между органогенными горизонтами и влияющими факторами.

Анализ коэффициентов корреляции показывает, что присутствует прямая связь между мощностью напочвенных органогенных горизонтов и коэффициента увлажнения (коэффициент корреляции положительный – возрастание значений этого фактора приводит к росту запасов подстилки), что подтверждается увеличением запасов подстилки в умеренных широтах, но в то же время опровергается растительными формациями, расположенными во влажном внутритропическом пространстве и характеризующимися невысоким запасами подстилки.

Получена обратная связь между мощностью органогенных горизонтов и суммой активных температуры выше 10 °С, реакцией среды и количеством наземного опада (коэффициент корреляции отрицательный – возрастание значений факторов приводит к уменьшению запасов подстилки), что свидетельствует о сложности зависимости между этими факторами.

Недостаточность данных по биомассе микроорганизмов и численности редуцентов, данных о величине окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) не позволяет количественно оценить степень влияния на формирование органогенных горизонтов с применением корреляционного анализа. Но данные, полученные по литературным источникам, позволяют утверждать, что такая связь существует, и она значима.

Данные по величине наземного опада, сопряженные с запасами подстилки в 330 пунктах, получены из работ ведущих экспертов и собственных исследований [16, 19, 21, 82, 146, 210, 344, 404, 432, 443].

Количество наземного опада в разных точках варьируют в широких пределах – от 0,2 до 265 ц/га (Приложение 2).

График (рис.2.1) отражает зависимость мощности органогенных горизонтов (з.п., ц/га) от величины наземного опада (О.н., ц/га), она – экспоненциальная с отрицательным показателем степени.

Несмотря на то, что наземный опад является практически единственным источником органического вещества подстилки, величина наземного опада не оказывает прямого влияния на органогенный профиль, параметры которого, возможно, определяются климатическими, литогенными и другими факторами.

Процесс трансформации органических остатков зависит от химического состава опада. Высокое содержание легкорастворимых органических соединений и азота, в особенности на начальных стадиях распада, а также зольных элементов ускоряет разложение опада, в то время как обогащенность его лигнином, полифенолами, таннидами тормозит этот процесс [106] (табл.2.1, рис.2.2).

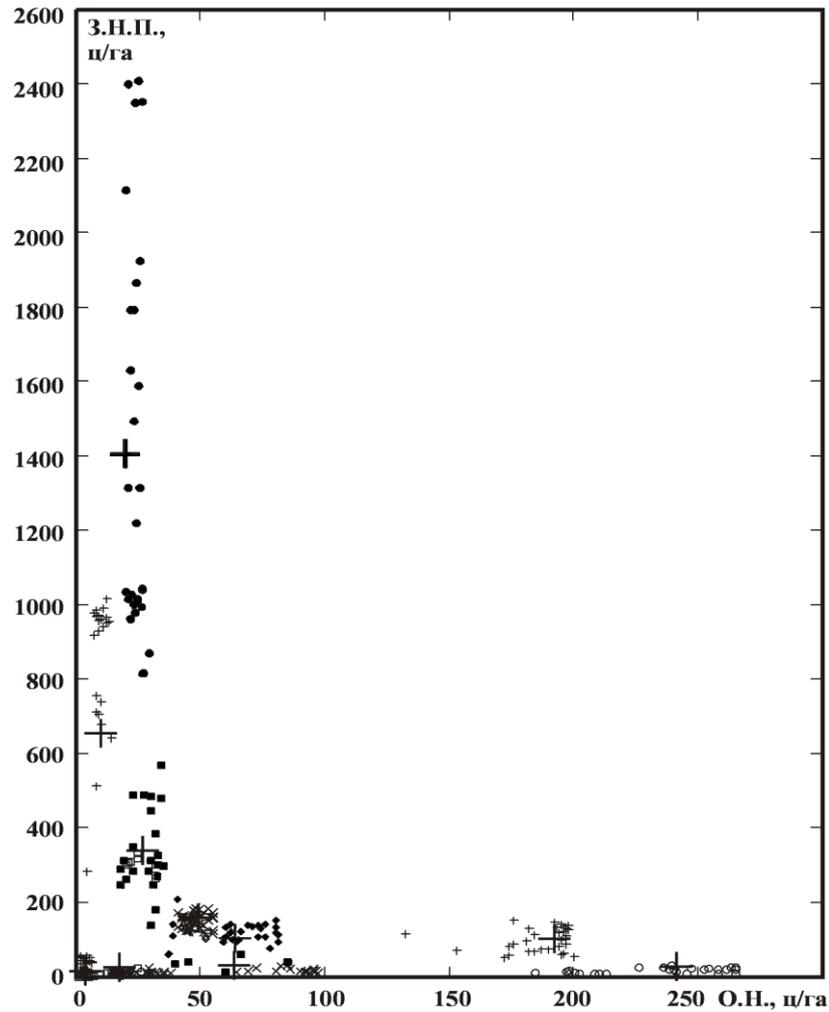


Рисунок 2.1. - Зависимость запасов напочвенной подстилки (з.н.п., ц/га) от величины наземного опада (О.Н., ц/га)

Данные таблицы и графика показывают, что преимущественно целлюлозный материал, например, богатые углеводами водоросли и лишайники, подвергаются разложению быстрее, чем сильно одресневевший опад, богатый лигнинами и дубильными веществами (хвоя, древесные части).

Таким образом, там, где в наземный опад поступает значительное количество легко разлагающихся растительных остатков, богатых углеводами, создаются предпосылки для накопления небольшого органогенного горизонта, что характерно для влажных вечнозеленых лесов.

**Химический состав растительных остатков [106]**

Организмы	Быстрорастворяющиеся химические вещества			Слаборазлагающиеся химические вещества	
	Углеводы				
	Белки и родственные им вещества, %	Гемиллюлоза, пектиновые вещества, %	Целлюлоза, %	Лигнин, %	Липиды, дубильные вещества, %
Бактерии	4-70	есть	нет	0	1-40
Водоросли	10-15	50-60	5-10	0	1-3
Лишайники	3-5	60-80	5-10	8-10	1-3
Мхи	5-10	3-60	15-25	-	5-10
Папоротникообразные	4-5	20-30	20-30	20-30	2-10
Хвойные:					
древесина,	0,5-1	15-25	45-50	20-25	5-15
Хвоя	3-8	15-20	15-20	20-30	5-15
Лиственные:					
Древесина	0,5-1	20-30	40-50	20-25	5-15
Листья	4-10	10-20	15-25	20-30	5-15
Многолетние травы:					
Злаки	5-12	25-40	25-40	15-20	2-10
Бобовые	10-20	15-25	25-30	15-20	2-10

В растительных сообществах, где химический состав наземного опада состоит из труднорастворяемых хвои и древесных частей (что свойственно для хвойнолиственных лесов), при благоприятствовании других факторов, формируется мощный органофиль.

Наряду с высшими растениями огромное влияние на почвообразование и формирование органофильного горизонта оказывают многочисленные представители почвенной фауны - беспозвоночные и позвоночные, живущие в почве и на ее поверхности, активно участвующие в преобразовании органического вещества.

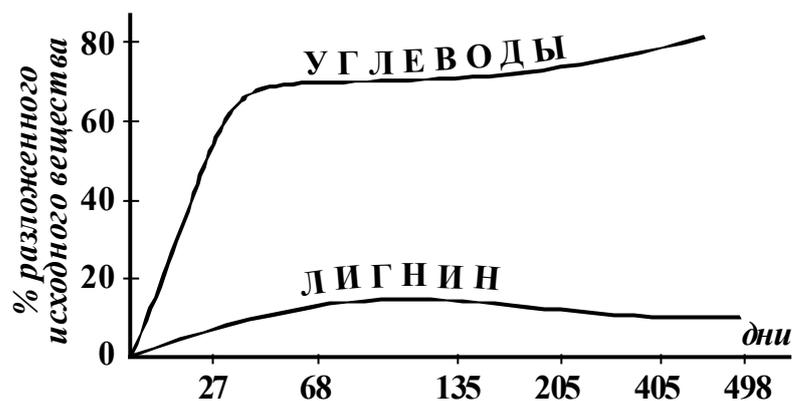


Рисунок 2.2. - Скорость разложения химических веществ [157]

В структуре животного населения четко выражена приуроченность отдельных форм к определенным генетическим горизонтам. Прежде всего, в комплексе педобионтов выделяется блок подстилочных форм, который наиболее разнообразен в лесных почвах, где органогенный горизонт сохраняется в течение всего вегетационного сезона. При этом основная масса животных концентрируется в ферментативном слое подстилки, поддерживающем достаточную влажность в течение всего лета, где животные находят благоприятные гидротермические условия и доступные пищевые ресурсы. Они мигрируют между подстилкой и гумусовым горизонтом и опускаются в более глубокие слои лишь при неблагоприятных условиях для перенесения диапаузы. Такие типичные подстилочные обитатели, питающиеся листовым опадом, как диплоподы, опускаясь в минеральный горизонт почвы для зимней или летней диапаузы, опустошают свой кишечник и переходят в анабиотическое состояние [344].

На рис.2.3 представлена схема детритной цепи на примере экосистемы широколиственных лесов, где наиболее полно представлены все функциональные группы.

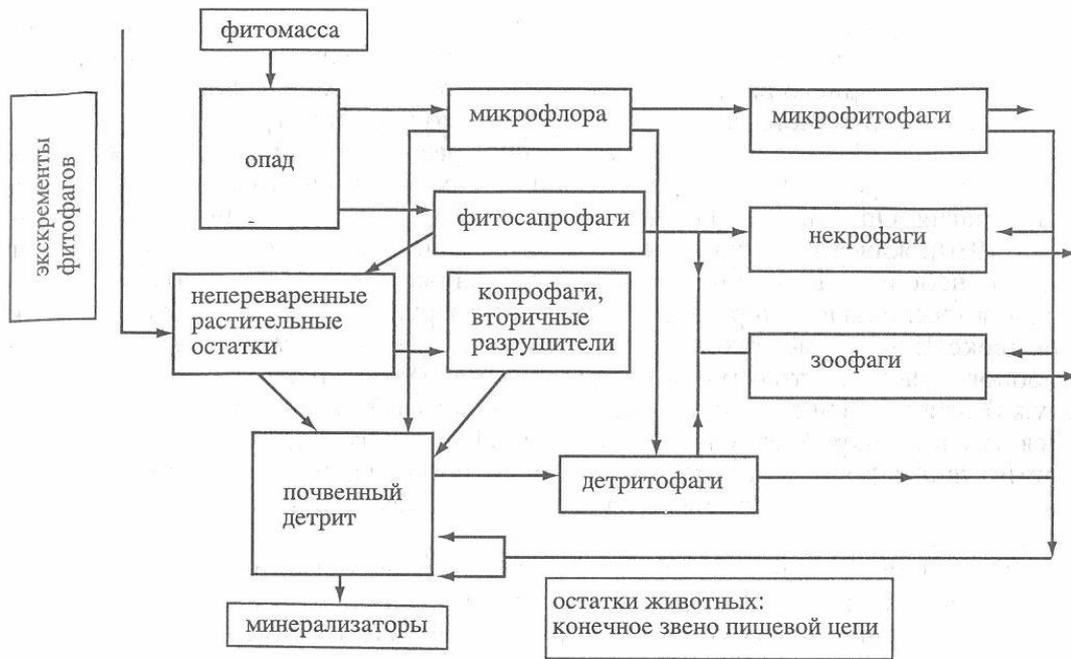


Рисунок 2.3. - Схема детритной пищевой цепи в почве [234]

Таким образом, животные почвенного сапроблока включаются в детритные пищевые цепи на разных трофических уровнях. Но и на одном уровне, в частности, на базовом уровне почвенной мортмассы наблюдается жесткая дифференциация трофических группировок, сменяющих друг друга в сукцессионном ряду на разных стадиях механической и химической деструкции органического материала. Это определяет высокую напряженность процессов зоотической деструкции растительного материала и высокую полноту использования аккумулированной в нем энергии.

Сапрофильный блок животного населения почв непосредственно участвует в деструкционном процессе, и особенности его структуры определяют функции животных в динамике разложения и минерализации растительных остатков в разных зональных типах почв. На рис.2.4 показаны зональные различия обилия и структуры сапрофильного комплекса животных на широком спектре зональных ландшафтов от полярных пустынь до сухой степи [344].

Многие авторы [137, 170] отмечают роль микроорганизмов в устойчивости экосистем. Внутри каждой экосистемы действует устоявшийся круговорот веществ, в той или иной мере замкнутый.

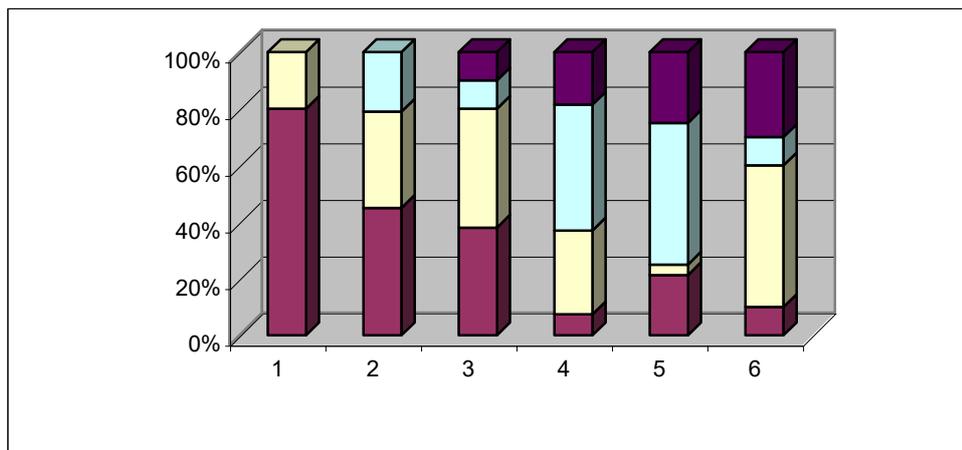


Рисунок 2.4. - Структура сапрофильного комплекса беспозвоночных животных почв зональных ландшафтов [345]: I – микробофаги, II – детритофаги, III – первичные разрушители, IV – миксофаги. Зональные ландшафты: 1-полярная пустыня, 2 – южная тундра, 3 – тайга, 4 – широколиственные леса (лесостепные дубравы), 5 – луговые степи, 6 – полупустыни

Ее состояние определяется деятельностью в ней микробного сообщества как важнейшего компонента единого продукционно-деструкционного цикла (рис.2.5).

Несмотря на то, что значение деятельности беспозвоночных животных и микроорганизмов для разложения и минерализации растительного опада рассматривается большинством исследователей как важнейшее [88, 89,90, 171, 237, 238, 254, 290, 283, 344, 419], количественная зависимость запасов подстилки от биомассы и численности беспозвоночных животных и микроорганизмов-редуцентов специально не рассматривалась.

Значения зоомассы беспозвоночных и количества основных групп микроорганизмов получены нами по литературным источникам (141) и варьируют в растительных сообществах суши с известными запасами подстилки от 0,1 до 14,4 ц/га (табл.2.2).

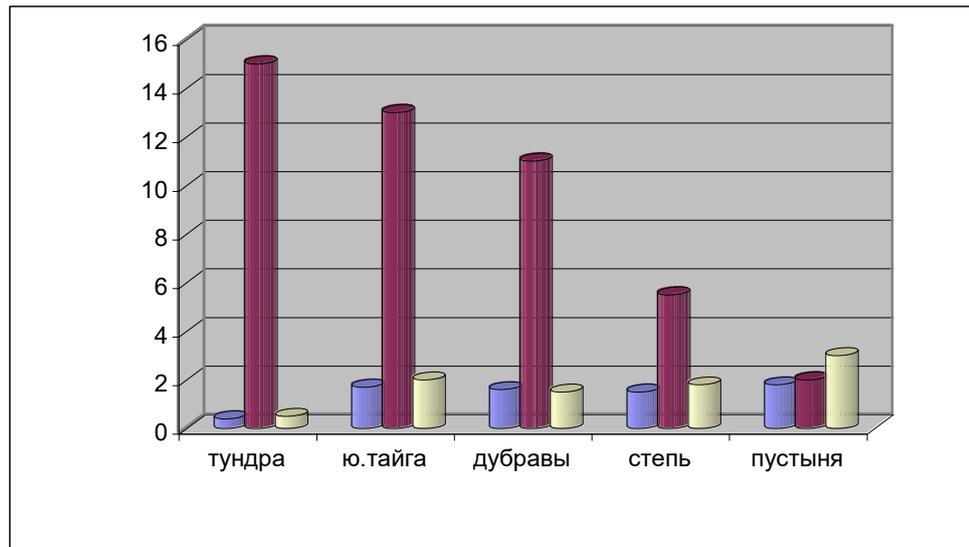


Рисунок 2.5. - Соотношение биопродукционных показателей и зоомассы в зональных типах почв. Зональные изменения величины первичной продукции (NPP), запаса мортмассы (MM) и скорости деструкции (DR) [345]

Таблица 2.2

**Данные по количеству основных групп микроорганизмов в почвах  
[238, 239]**

Биомасса микроорганизмов, ц/га	Зоомасса беспозвоночных животных, ц/га	Количество основных групп микроорганизмов, в тыс. на 1 га				
		Общее число микроорганизмов	Неспорообразующие бактерии	Бациллы	Актиномицеты	Грибы
2,5-10,0	0,1-14,4	324480-218500	23250-101500	260-38700	600-77500	450-1400

Из-за ограниченности данных по численности беспозвоночных животных значения запасов подстилки и численности консументов приводятся только для 150 пунктов (Приложение 3).

Полученная зависимость запасов подстилки от зоомассы беспозвоночных организмов показана нами на графике (рис.2.6).

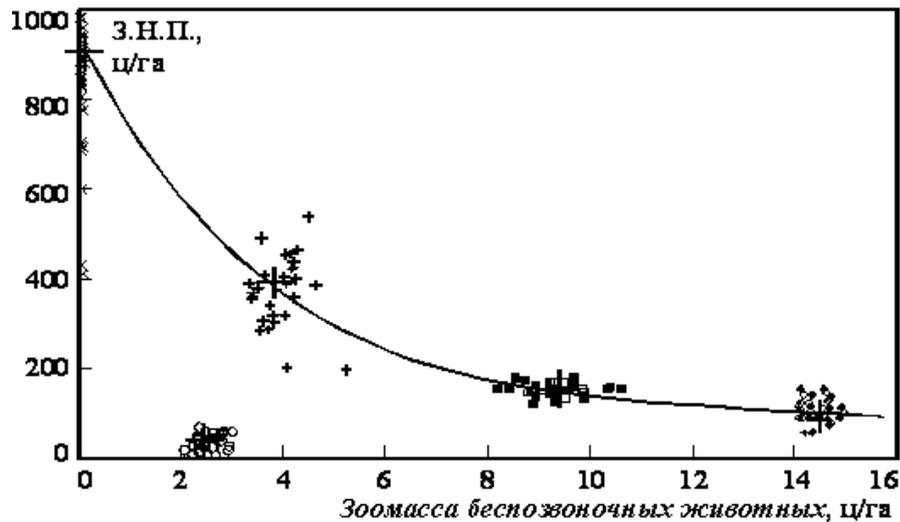


Рисунок 2.6. - Зависимость запасов подстилки (з.н.п., ц/га) от зоомассы беспозвоночных животных (ц/га)

График, исключая очень низкие запасы подстилки  $< 60$  ц/га (кустарничковая тундра и лесотундра), отражает связь, когда максимальные запасы подстилки соответствуют низким показателям зоомассы беспозвоночных животных, что свидетельствует о малой интенсивности процессов разложения растительного опада и особенностях его химического состава (наличием трудноразлагаемых веществ). Низкие показатели мощности органогенного горизонта соответствуют высоким значениям зоомассы беспозвоночных животных, что подтверждает данные о высокой скорости разложения растительного опада в низких широтах и накоплении незначительных запасов подстилки.

Показанная зависимость подстилки от зоомассы беспозвоночных животных позволяет считать ее одним из существенных факторов, определяющих запасы подстилки в экосистемах суши.

Роль микроорганизмов в разложении растительных остатков рассматривается многими исследователями [7, 12, 14, 88, 89, 90, 139, 185, 220, 221]. Несмотря на это, данные по количественной зависимости мощности органопрофиля от численности микроорганизмов-редуцентов, в литературе практически отсутствуют.

Данные о численности редуцентов получены по литературным источникам [238]. Численность микроорганизмов варьируют в пределах от 32480 до 218500 на 1 га (Приложение 4).

Из-за ограниченности данных по численности микроорганизмов значения мощности органогенного горизонта и численности микроорганизмов приводятся только для 150 пунктов.

Полученная зависимость запасов подстилки от численности микроорганизмов показана на графике (рис.2.7).

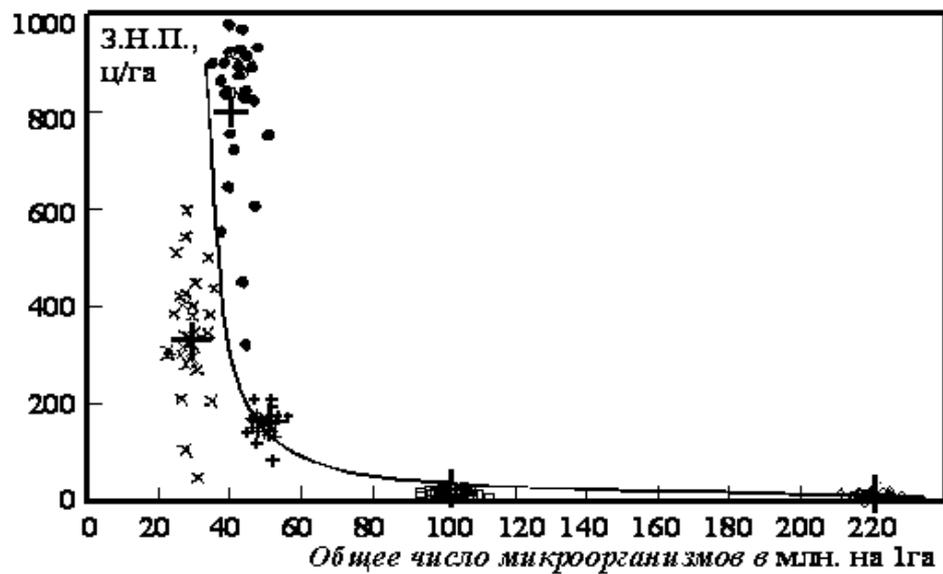


Рисунок 2.7. - Зависимость запасов подстилки (з.н.п., ц/га) от общего числа микроорганизмов (млн на 1 га)

График показывает, что зависимость мощности органопрофиля от численности микроорганизмов носит экспоненциальный характер с отрицательным показателем степени, когда максимальные запасы подстилки (> 250 ц/га) соответствуют минимальной численности микроорганизмов (20000-40000 на 1 га), что обуславливает низкую интенсивность разложения и минерализации наземного опада.

Маломощный органогенный горизонт (< 250 ц/га) соответствует высоким показателям численности микроорганизмов-редуцентов (50000-218000 на 1 га), что объясняется высокой интенсивностью процессов разложения и особенностями химического состава опада.

Для более детального рассмотрения влияния микроорганизмов на запасы подстилки, нами построены графики зависимости запасов подстилки от численности отдельных групп редуцентов (бациллы, актиномицеты).

Значение бацилл для разложения мертвого органического вещества доказано исследованиями Т.В. Аристовской, Е.Н. Мишустина [12, 238, 239]. Они осуществляют в почве деструкцию органического вещества, трансформацию белков, фиксацию молекулярного азота, редукцию соединений серы.

Данные по численности бацилл получены по литературным источникам [238]. Численность бацилл находится в пределах от 260 до 400000 на 1 га (Приложение 5).

Из-за ограниченности данных значения численности бацилл приводятся только для 150 пунктов с известными запасами подстилки.

Полученная зависимость запасов подстилки от численности бацилл показана нами на графике (рис.2.8).

График отражает зависимость мощности органогенного профиля от численности бацилл, которая, как и в предыдущем случае, имеет экспоненциальный характер с отрицательным показателем степени.

Актиномицеты – микроорганизмы, которые активно участвуют в разложении органического вещества наземного опада. Они разлагают все углеводы, включая гемицеллюлозы, пектиновые вещества, целлюлозы [142, 238, 239].

Данные по численности актиномицетов получены по литературным источникам [238]. Численность актиномицетов находится в пределах от 600 до 77500 на 1 га (Приложение 6). Из-за ограниченности данных численность актиномицетов приводится только для 150 пунктов с известными значениями запасов подстилки.

Зависимость запасов подстилки от численности актиномицетов показана нами на графике (рис.2.9), который показывает подобную зависимость, что и для бацилл.

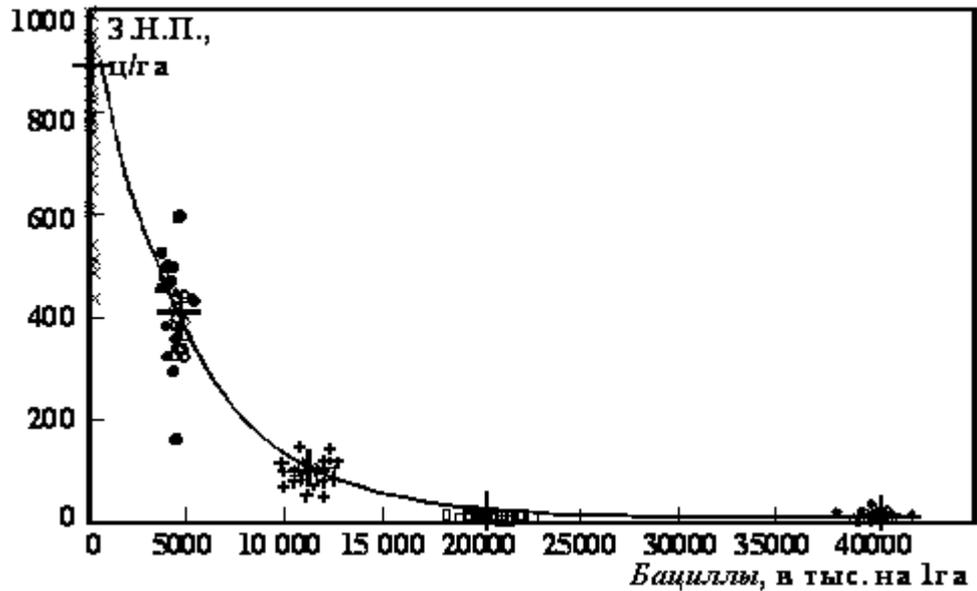


Рисунок 2.8. - Зависимость запасов подстилки (з.н.п., ц/га) от количества бацилл (тыс. на 1 га)

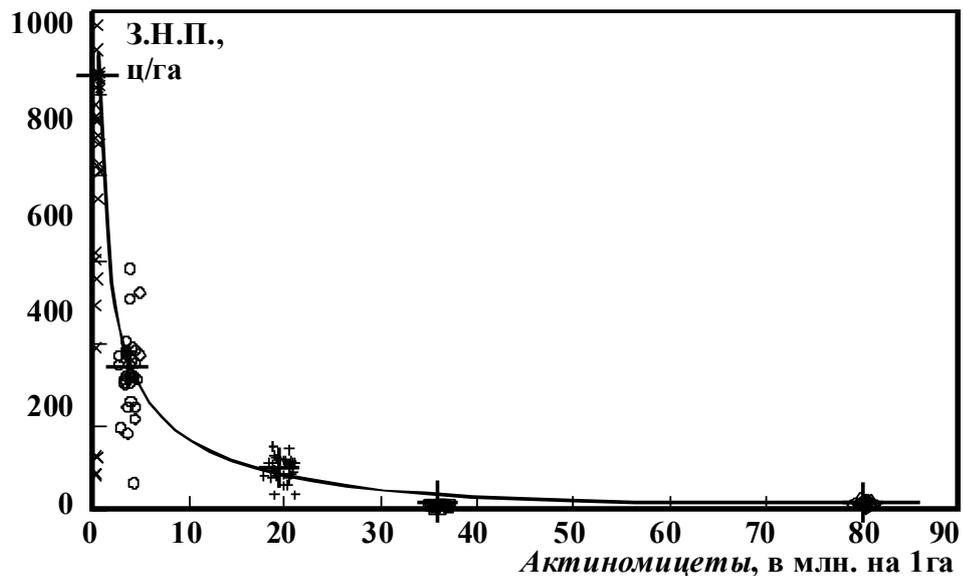


Рисунок 2.9. - Зависимость запасов подстилки (з.н.п., ц/га) от количества актиномицетов (млн на 1 га)

Выявленные зависимости мощности органогенного горизонта от зоомассы беспозвоночных животных и общего числа микроорганизмов, а также от численности отдельных групп редуцентов (бациллы, актиномицеты) позволяют считать численность редуцентов важнейшим фактором, отражающим

интенсивность разложения мертвых растительных остатков и влияющим на формирование органофилия.

### **2.2.2. Теплообеспеченность как один из основных климатических показателей, влияющих на формирование напочвенного органогенного горизонта**

Влияние теплообеспеченности на скорость биохимических реакций рассмотрено в работах П.А. Костычева [199], М.М. Кононовой [197]. М. Страхов [344] указывает на то, что с повышением температуры скорость деструкции увеличивается. И.В. Тюрин (1983) определил оптимальную температуру для разложения-минерализации: она составляет +35 °С для березовых листьев, + 45...+ 65 °С для листьев, предварительно подвергшихся разложению.

В настоящее время имеются данные о том, что слабое разложение органического вещества начинается при температуре 0 °С, а с повышением температуры до + 35 °С интенсивность процесса усиливается, но при дальнейшем росте температуры наблюдается его угнетение [197].

Для выявления зависимости формирования различных запасов подстилки от температурного режима нами использовалась сумма температур выше 10 °С, полученная методом интерполяции по Агроклиматической карте Мира [1], т.к. этот показатель характеризует сумму среднесуточных температур выше 10 °С за вегетационный период, когда в почве протекают наиболее активные процессы [178] (Приложение 7).

Значения запасов подстилки в лесных и войлока в степных экосистемах (з.п.) для 330 участков суши, выраженные в ц/га, откладывались на вертикальной оси графика. На горизонтальную ось наносились показатели сумм активных температур выше 10 °С, выраженные в градусах Цельсия в тех же точках (рис.2.10). Полученная графическая зависимость имеет экспоненциальный характер с отрицательным показателем степени, что, очевидно, свидетельствует о том, что

с возрастанием теплообеспеченности усиливается активность редуцентов и, соответственно, возрастает скорость деструкции опада, что и приводит к снижению запасов подстилки.

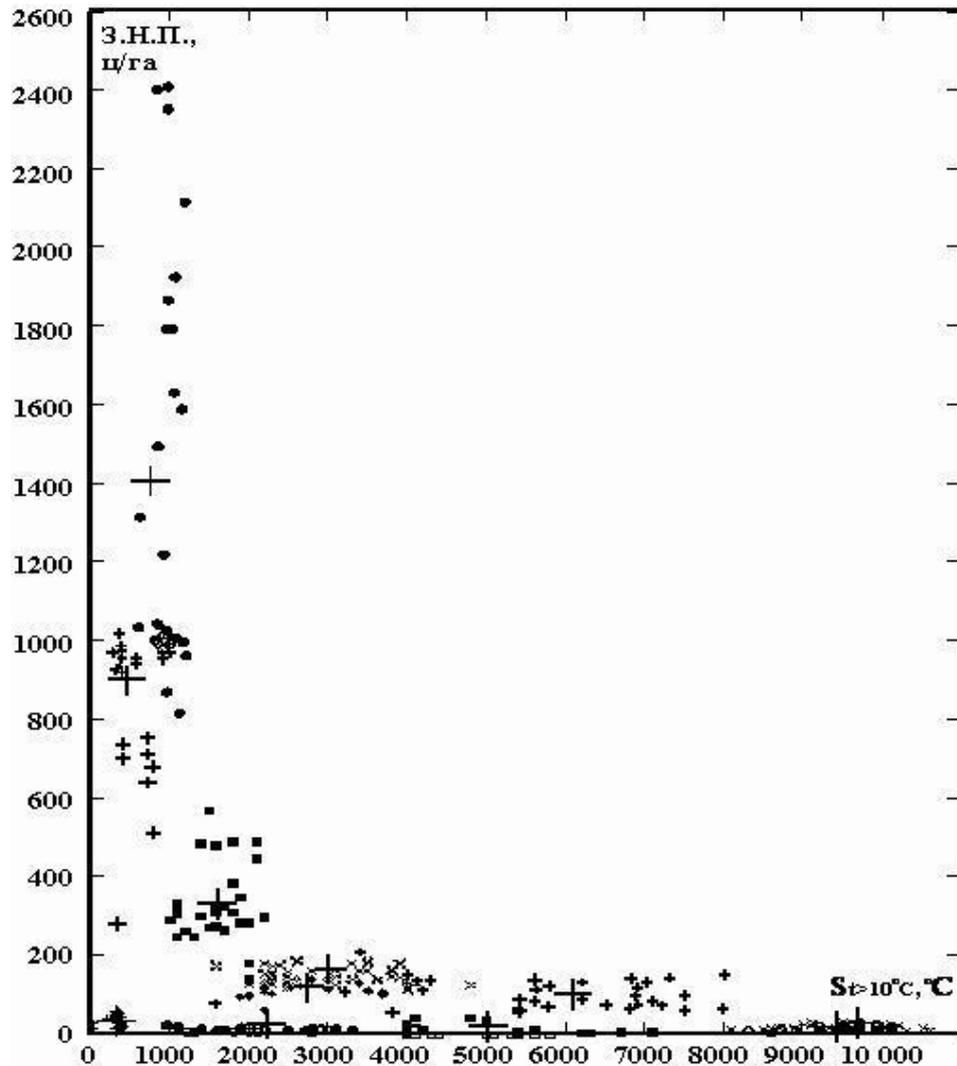


Рисунок 2.10. - Зависимость запасов подстилки (з.н.п., ц/га) от суммы активных температур выше  $10^\circ\text{C}$  ( $S_{t>10}, ^\circ\text{C}$ ).

Выявленная зависимость роста мощности органогенного профиля со снижением теплообеспеченности нарушается только в арктических тундрах и полярных пустынях ( $S_{t>10}$ , менее  $300^\circ\text{C}$ , температура самого теплого месяца ниже  $6^\circ\text{C}$ ). Здесь, благодаря низким температурам, запасы мертвого органического вещества (з.п.) минимальны и составляют менее 60 ц/га. Причина этого, очевидно, в крайне незначительных величинах наземного опада и в суровых арктических условиях. Однако зависимость мощности органопрофиля от суммы активных

температур выше 10 °С фактически проявляется в разделении на две совокупности, граница между которыми проходит по показателю 4000 °С.

Так, при низкой сумме температур и при высокой температуре фактически запасы подстилки инвариантны, и четкая зависимость запасов подстилки от термических факторов оказывается более размытой ввиду существенного «шумового эффекта» других факторов.

К сожалению, график не позволяет в полной мере оценить сложность взаимосвязи процессов разложения мортмассы и суммы активных температур за вегетационный период ( $S_{t>10^{\circ}C}$ ), хотя и подтверждает тот факт, что теплообеспеченность – является одним из важнейших факторов, влияющих на интенсивность деятельности редуцентов, и, следовательно, на скорость процессов разложения и минерализации органического вещества.

### **2.2.3. Разнообразие напочвенных органогенных горизонтов в зависимости от кислотности и щелочности почв**

Попадая в почву, атмосферная влага начинает растворять минеральные и органические вещества, взаимодействовать с почвенными коллоидами, с живыми организмами почвы, почвенным воздухом и превращаться в раствор.

Величина рН характеризует так называемую актуальную кислотность, или щелочность, почвы. Актуальной кислотностью называется кислотность почвенного раствора.

Величина обменной кислотности для подстилки немного выше, чем для минеральных горизонтов. Максимальными значениями гидролитической кислотности отличается подстилка ельника, для почв березняка и елово-широколиственного леса – значения ниже.

Изменения рН подстилки или верхних горизонтов почв как в одну, так и в другую сторону от нейтральных значений, ограничивает рост и активность

педобиоты. Оптимум значений для большинства животных лежит в пределах между 6 и 8, а для грибов – 3-5 [14].

Известно, что кислая среда затормаживает деятельность редуцентов, препятствуя размножению микроорганизмов, обуславливающих более глубокий распад органического вещества (рис.2.11).

Нами использовались данные по величине рН в подстилках (там, где имеются) и верхних горизонтах почвы для зональных типов почв [292] (Приложение 8).

Величина рН на участках с известной мощностью органогенного горизонта варьирует на территории суши от 3,0 до 8,5.

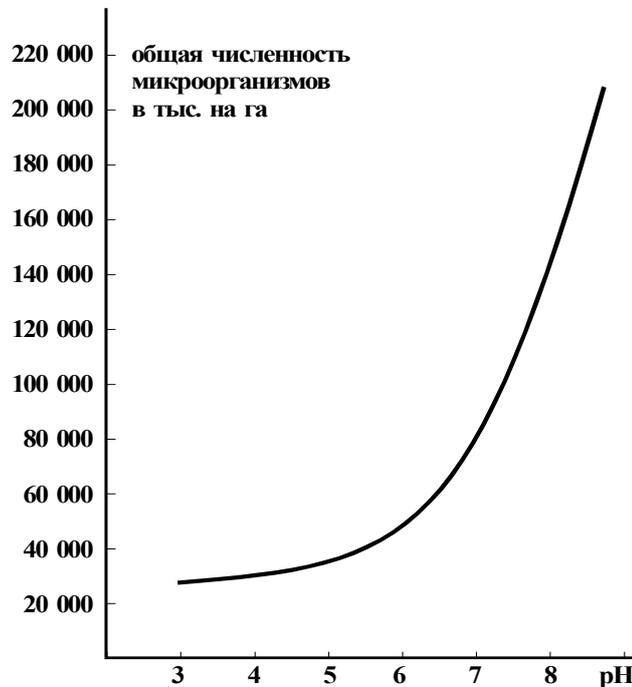


Рисунок 2.11. - Зависимость общей численности микроорганизмов (тыс. на 1 га) от реакции среды (pH)

Всесторонний анализ зависимости мощности напочвенного горизонта от pH подстилки или верхних горизонтов почв (рис.2.12) позволил установить, что связь достаточно сложная.

Выделяются три области с различными запасами подстилки: область с максимальными запасами подстилки > 200 ц/га (pH 3,5-5,8), с запасами

подстилки 60-200 ц/га (рН 4,0-7,0) и с минимальными запасами подстилки < 60 ц/га (рН 4,5-8,5).

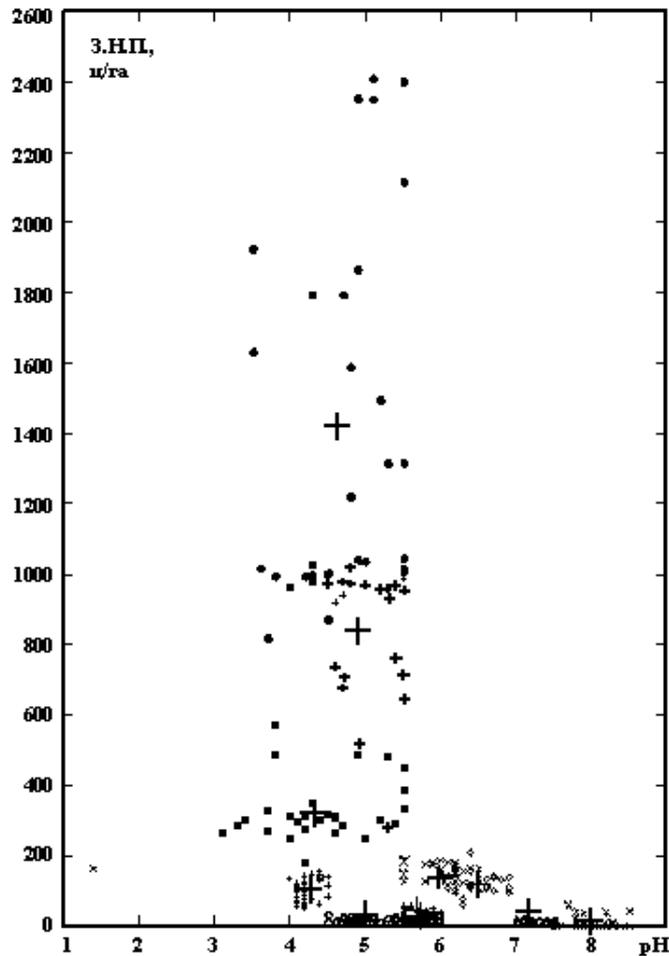


Рисунок 2.12. - Зависимость запасов подстилки (з.н.п., ц/га) от рН подстилки или верхнего горизонта почв (рН)

#### 2.2.4. Зависимость мощности напочвенного органогенного горизонта от гидроклиматических факторов

Данные о влиянии условий увлажнения на скорость биохимических реакций имеются в работах М.М. Кононовой, П.А. Костычева [197, 199], Greaves J. a Carter E. [420].

При низких значениях влажности педобиота проявляет слабую биохимическую активность. Оптимальная влажность для большинства микроорганизмов-

редуцентов составляет 60-80% от полной влагоемкости. Дальнейшее ее повышение снижает активность редуцентов.

Зависимость интенсивности основных процессов (аммонификации, нитрификации и фиксации атмосферного азота) от значения влажности почв, протекающих под непосредственным влиянием микроорганизмов-редуцентов, иллюстрируется данными Greaves J. и Carter E. [402], полученными для 22 почв. На рис.2.13 приведены данные в относительных величинах к оптимальным показателям интенсивности процессов.

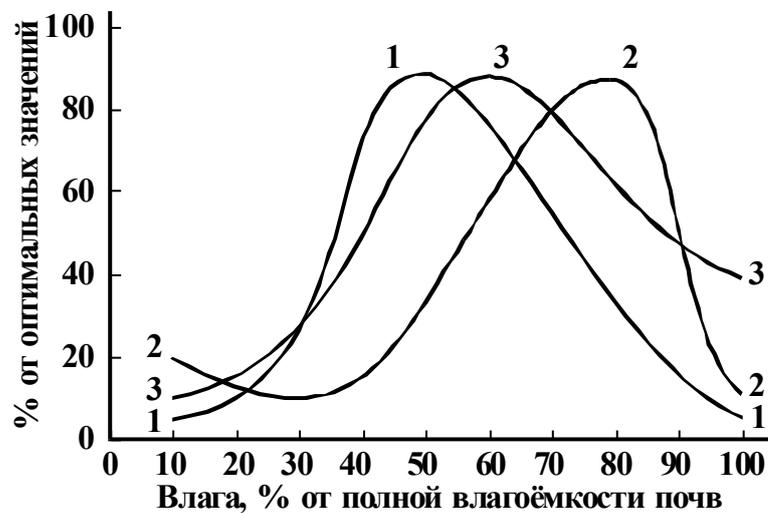


Рисунок 2.13. - Зависимость интенсивности основных процессов от влагоемкости почвы: 1-аммонификация, 2 – нитрификация, 3 – фиксация атмосферного азота [402]

Атмосферное увлажнение обычно характеризуют коэффициентом увлажнения ( $K_u$ ) – отношение годовой суммы осадков к годовой испаряемости [292].

Для исследования зависимости мощности органо профиля от условий увлажнения часть данных получена нами по Агроклиматической карте суши [1], другая – путем вычисления отношения годовой суммы осадков к годовой испаряемости по Атласу теплового баланса [14]. Всего получены данные по 330 пунктам с известной мощностью органогенного горизонта. Величина коэффициента увлажнения в известных точках варьирует в пределах от 0,1 до 3,5 (Приложение 9).

Зависимость запасов подстилки от атмосферного увлажнения ( $K_u$ ) показана нами на графике (рис.2.14).

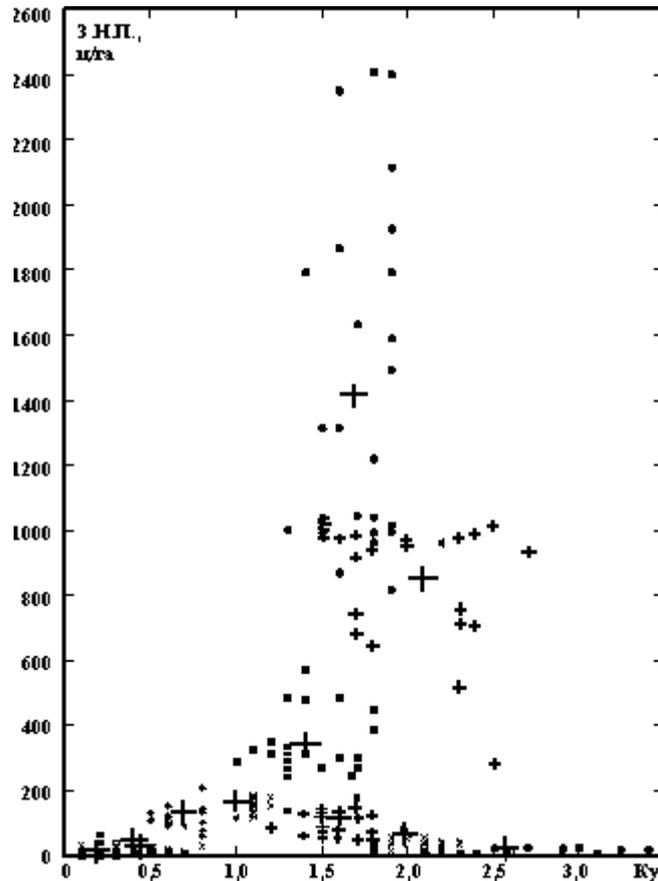


Рисунок 2.14. - Зависимость запасов подстилки (з.н.п., ц/га) от условий увлажнения ( $K_u$ )

В ходе исследований установлено, что зависимость запасов подстилки от атмосферного увлажнения достаточно сложная. Выделяются несколько областей с различными запасами подстилки: область с запасами подстилки  $> 1100$  ц/а ( $K_u$  1,4-2,0), 400-1100 ц/га ( $K_u$  1,3-2,4), 60-400 ц /га ( $K_u$  0,5-1,7),  $< 60$  (при всех значениях  $K_u$ ).

Определенно можно сказать, что максимальные запасы подстилки накапливаются при избыточном увлажнении ( $K_u$  1,5-2,0). Однако, то, что при этих значениях атмосферного увлажнения формируются практически все запасы подстилки, говорит о том, что атмосферное увлажнение не является решающим фактором для процессов деструкции органического вещества подстилки.

### 2.2.5. Влияние условий аэрации (окислительно-восстановительного потенциала (ОВП)) на формирование почвенных органогенных горизонтов

Одним из важнейших внешних факторов, оказывающих влияние на биохимическую активность педобиоты, большинство исследователей считают условия аэрации, т.е. наличие свободного доступа кислорода, в результате чего процессы биохимического разложения происходят очень интенсивно. Анаэробные редуценты существуют при отсутствии доступа кислорода. Биохимические реакции, происходящие при этом, замедлены. Для этого вида разложения характерны процессы брожения (гниения), в результате интенсивность деструкции растительных остатков сильно замедляется [370] (рис.2.15).



Рисунок 2.15. - Зависимость скорости разложения от условий аэрации [370]

Ухудшение аэрации в результате повышения влажности почвы ведет к снижению окислительно-восстановительного потенциала (ОВП). Окислительный почвенный режим оказывает положительное влияние на деятельность редуцентов, интенсивность минерализации мертвого органического вещества очень высока. Восстановительный почвенный режим свойственен переувлажненным почвам с недостатком кислорода. В них деятельность подстилочной фауны заторможена,

замедлено размножение микроорганизмов, отвечающих за минерализацию органического вещества.

Величина окислительно-восстановительного потенциала для зональных почвенных типов получена нами по литературным источникам [292] (Приложение 10). Из-за недостаточности данных по условиям аэрации (ОВП) нами получены показатели рН для 120 пунктов с известными запасами подстилки. Величина ОВП на суше варьирует от 200 до 750 мВ.

В ходе исследований установлено, что сложная зависимость отмечается для запасов подстилки более 349 ц/га, что свидетельствует о том, что недостаток свободного доступа кислорода препятствует активной деятельности, что приводит к накоплению трудноразлагаемого опада северной и среднетаежной зоны в виде подстилки. Биологическая активность процессов трансформации в растительных сообществах со значительной мощностью органогенного горизонта резко снижена, что определяется лимитирующим влиянием условий аэрации.

### **2.3. Линейный регрессионный анализ как инструмент для прогнозирования мощности напочвенных органогенных горизонтов**

Прогнозные оценки мощности органогенного профиля касаются наиболее распространенных показателей факторов, влияющих на формирование запасов подстилки (величина наземного опада О.н, ц/га; сумма активных температур,  $K_u$ , коэффициент увлажнения;  $S_{>10\text{ }^\circ\text{C}}$ ; реакция среды, рН).

Для прогнозирования запасов подстилки нами проведен линейный регрессионный анализ с помощью программы MATHCAD. С этой целью построены уравнения линейной регрессии, задающие прогноз значений органопрофиля от влияющих факторов.

Значения запасов подстилки в 330 пунктах суши откладывались на вертикальную ось всех графиков. На горизонтальную ось наносились значения

экологических факторов (величина наземного опада О.н, ц/га; сумма активных температур,  $S_{>10}^{\circ\text{C}}$ ; коэффициент увлажнения,  $K_u$ ; реакция среды, рН).

Графические линейные регрессионные зависимости мощности органогенного горизонта от почвенно-климатических факторов имеют следующий вид:

$$Y = 37,5 - 0,16 X, \quad Y - \text{подстилка}, \quad X - \text{О.н. (приложение 11);}$$

$$Y = 49,6 - 0,006 X, \quad Y - \text{подстилка}, \quad X - S_{>10}^{\circ\text{C}} \text{ (приложение 11);}$$

$$Y = 5,9 + 16,3 X, \quad Y - \text{подстилка}, \quad X - K_u \text{ (приложение 11);}$$

$$Y = 109,8 - 14,6 X, \quad Y - \text{подстилка}, \quad X - \text{рН (рис.2.17).}$$

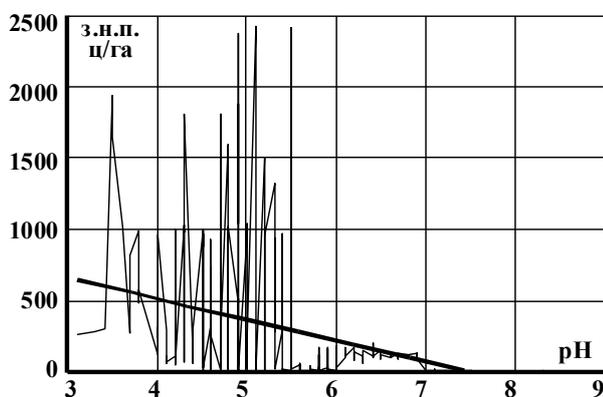


Рисунок 2.16. - Пример линейного регрессионного анализа для зависимости: запасы подстилки (з.н.п., ц/га) – реакция почвенного раствора (рН)

На графике выделены две линии: пунктирная и сплошная. Первая отражает распределение пунктов с определенными запасами подстилки относительно основных экологических факторов (величина наземного опада О.н, ц/га; сумма активных температур,  $S_{>10}^{\circ\text{C}}$ ; коэффициент увлажнения,  $K_u$ ; реакция среды, рН), вторая – отражает ту же зависимость, но описываемую уравнением линейной регрессии.

С помощью построенных уравнений линейной регрессии нами рассчитаны запасы подстилки для пунктов, расположенных на внутренних плато Пиренейского полуострова с  $K_u = 0,2-0,3$  (коричневые почвы). Они составляют для  $K_u = 0,25$ :  $Y = 5,9 + 16,3 X = 10$  т/га.

В связи со сложным характером взаимосвязи между рассматриваемыми параметрами предпочтение в будущем следует отдавать более сложным регрессионным зависимостям.

#### **2.4. Зависимость мощности органогенного профиля от взаимовлияния почвенно-климатических факторов**

Несмотря на наличие значительных материалов по мощности органогенного профиля на суше, их зависимость от взаимовлияния почвенно-климатических факторов в литературе специально не рассматривалась, за исключением данных по влиянию тепла и влаги на интенсивность деятельности редуцентов и формирование подстилки. Выявление зависимости между биологическими, климатическими и другими факторами и органопрофилем представляет теоретический и практический интерес, т.к. помогает определить параметры, необходимые для типизации экологических ниш для решения вопросов потенциальной устойчивости и типов функционирования экосистем.

Нами выделены следующие варианты взаимовлияний:

Наземный опад – теплообеспеченность (Приложение 12);

Наземный опад – условия увлажнения (Приложение 13);

Наземный опад – рН подстилки или верхних горизонтов почв (Приложение 14);

Наземный опад – условия аэрации или ОВП (Приложение 15);

Теплообеспеченность и условия увлажнения (Приложение 20);

Теплообеспеченность и реакция среды (Приложение 21);

Теплообеспеченность и условия аэрации (Приложение 18);

Реакция среды – условия увлажнения (Приложение 17);

Реакция среды – условия аэрации (Приложение 19);

Условия увлажнения – условия аэрации (Приложение 16).

Зависимость формирования напочвенных органогенных горизонтов от взаимовлияния экологических факторов рассмотрено с помощью метода изолиний.

Схема построения изолиний на графиках следующая: сначала отмечались точки (330 пунктов), для которых известны значения рассматриваемых факторов. Затем плавными кривыми линиями – изолиниями соединялись соседние точки, в которых значения запасов подстилки лежат в определенных пределах. На заключительном этапе определялось среднее медианное для каждой изолинии.

Затем построены кривые изменения запасов подстилки, которые пересекаются с изолиниями, проходя через точку, соответствующую среднему медианному значению. Они позволяют судить о степени зависимости формирования напочвенных органогенных горизонтов от взаимовлияния нескольких факторов.

Несмотря на то, что выбранные варианты взаимовлияния почвенно-климатических факторов на формирования напочвенных органогенных горизонтов признаны важными, наибольшее значение на запасы подстилки оказывают гидротермические условия. Гидротермические условия определяют интенсивность процессов почвообразования и определяют характер трансформации и накопления органического вещества в почве.

Для характеристики зависимости формирования запасов подстилки от атмосферного увлажнения и теплообеспеченности в наших исследованиях используется коэффициент увлажнения ( $K_u$ ) Высоцкого-Иванова, показывающий отношение суммы осадков ( $Q$ , мм) к испаряемости ( $V$ , мм) за тот же период ( $K=Q/V$ ). Часть данных по коэффициенту увлажнения получена нами по Агроклиматической карте суши, другая – путем вычисления отношения годовой суммы осадков к испаряемости по Атласу теплового баланса земного шара [50, 51, 52, 53]. Сумма активных температур получена по Агроклиматической карте [1, 14]. Всего получены данные по 330 пунктам с известными запасами подстилки и войлока.

Полученная графическая зависимость (рис.2.17) показывает, что минимальный органогенный горизонт (2,6 ц/а) формируется в условиях недостаточного увлажнения (0,1) и высокой теплообеспеченности (2800-8600 °С). Это объясняется тем, что в таких условиях имеется незначительный наземный опад, который практически полностью подвергается деструкции благодаря высокой активности педобиоты.

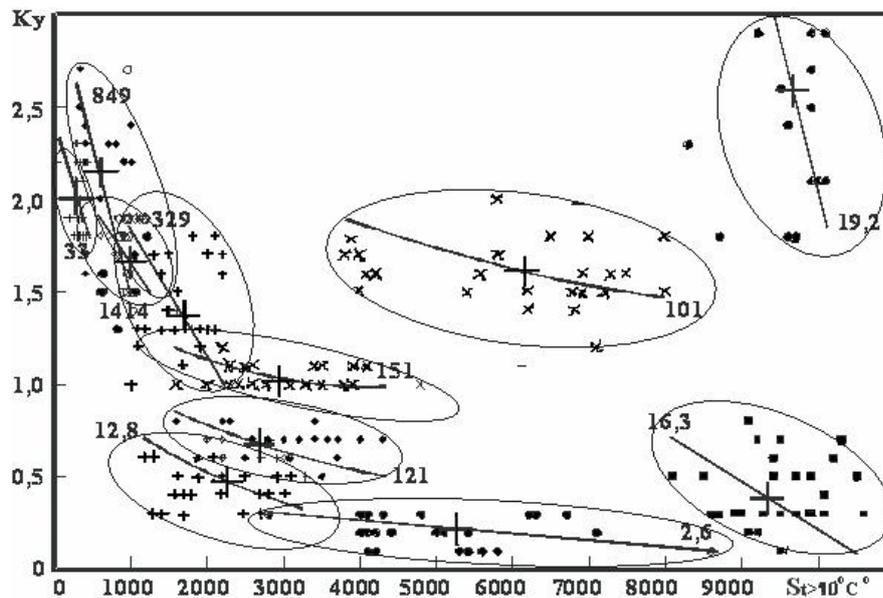


Рисунок 2.17. - Зависимость запасов подстилки (среднее значение) от взаимовлияния суммы активных температур выше 10 °С ( $S_{t>10^{\circ}\text{C}}$ ) и условий увлажнения ( $K_u$ )

Установлено, что увеличение запасов подстилки до 121-151 ц/га происходит при снижении теплообеспеченности (1600-4800 °С) и достаточном увлажнении (0,8-1,0). В таких условиях деятельность микроорганизмов приобретает сезонный характер: в летний период интенсивность разложения растительных остатков максимальна, зимой - минимальна, из-за снижения интенсивности деятельности редуцентов и преобладания в опаде трудноразлагаемых растительных остатков. Поэтому, учитывая, что наземный опад значителен для умеренных широт, происходит увеличение мощности органогенного горизонта.

Показано, что дальнейшее снижение теплообеспеченности (800-1600 °С) и избыточное увлажнение приводит к формированию запасов подстилки 329-848 ц/га. Это обусловлено и тем, что длительный зимний период ограничивает активность подстилочной фауны, как непосредственно, так и при низком испарении через увлажнение. Это приводит к значительным показателям запасов подстилки, даже при минимальном количестве растительных остатков. Выяснено, что максимально мощный органогенный горизонт, характеризующийся изолинией 1414 ц/га, формируется в условиях низкой теплообеспеченности (600-1200 °С) и длительного переувлажнения ( $>1,0$ ). Интенсивность деятельности редуцентов в таких условиях снижена, численность аэробной педофауны невелика, поэтому практически весь наземный опад подвергается консервации в виде мортмассы подстилки.

Для пунктов, объединенных изолинией с запасами подстилки 19,2-101 ц/га показано, что соотношение избыточного увлажнения ( $>1,0$ ) и высокой теплообеспеченности (6200-10100 °С) приводит к формированию маломощного органопрофиля. В таких условиях интенсивность деятельности педобиоты очень высока, разложение растительных остатков происходит в течение всего года, а практически весь наземный опад подвергается деструкции. В свою очередь, пункты с запасами подстилки, характеризующиеся изолинией 33 ц/га, формируются в условиях недостатка тепла (50-4000 °С), вода большую часть года находится в твердом состоянии. Низкая мощность органопрофиля объясняется суровыми арктическими условиями и минимальной величиной наземного опада.

Показанная зависимость формирования органогенного горизонта от взаимовлияния теплообеспеченности и условий увлажнения позволяет считать ее важнейшим климатическим фактором, влияющим на формирование органопрофиля подстилки.

## Выводы по разделу 2

1. Проведенный морфологический анализ позволил выделить основные почвенно-климатические факторы, влияющие на формирование напочвенных органогенных горизонтов почвенно-фитоценологических экосистем. К ним относят: величину наземного опада (О.н., ц/га), его химический состав, численность и специализацию беспозвоночных животных-консументов и микроорганизмов-редуцентов, теплообеспеченность (сумма активных температур, продолжительность вегетационного периода), условия увлажнения ( $K_u$ ) и степень аэрации (ОВП, мВ), реакцию среды подстилки или верхних горизонтов почв (рН).

Следует отметить, что выбор этих факторов объясняется тем, что они оказывают наибольшее влияние на процессы разложения-минерализации органического вещества подстилки. Так, наземный опад является источником мертвого органического вещества, почвенная фауна (беспозвоночные животные и микроорганизмы) разлагают и минерализуют органическое вещество. В свою очередь, интенсивность деятельности беспозвоночных животных и микроорганизмов зависит от гидроклиматических условий и степени аэрации.

2. Проведена комплексная оценка параметров напочвенного органогенного горизонта и почвенно-климатических факторов, влияющих на его формирование и развитие в основных экосистемах суши, создана информационная база данных. Показано, что зависимость запасов подстилки от факторов среды имеет сложный характер: запасы подстилки характеризуются максимальными величинами в таежных экосистемах и небольшой мощностью подстилки во влажных тропиках при избыточном увлажнении и минимальными показателями – в пустынях тропического пояса при недостаточном увлажнении. Количественная зависимость запасов подстилки от условий увлажнения  $K_u$  и реакции почвенного раствора (рН) отражает характер взаимосвязи, когда в условиях достаточного и избыточного увлажнения ( $> 1$ ) и кислой реакции среды (3,5-5,5) формируются запасы подстилки выше 200 т/га, а минимальные запасы подстилки – при значительной инвариантности по градиенту факторов.

3. Анализ созданной базы данных служит основой для выбора приоритетных методических приемов, определения типов экологических ниш, решения научной проблемы, поставленной в работе.

### **ГЛАВА 3. ЗОНАЛЬНЫЙ ХАРАКТЕР РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НАПОЧВЕННЫХ ОРГАНОГЕННЫХ ГОРИЗОНТОВ ПОЧВЕННО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМ**

#### **3.1. Понятие «экологической ниши».**

##### **Методика определения экологических ниш ареалов**

На верхнем уровне ландшафтной иерархии приоритетом исследования являются зональные экосистемы и их границы, как фрагменты наиболее чувствительные к воздействию почвенно-климатических факторов.

Представление о климатических нишах основных зональных типов растительного и почвенного покрова всегда оставалось в центре развития теории зональности, начиная с классических работ А. Гумбольдта, В.В. Докучаева, В. Кеппена, Л.С. Берга и др. К настоящему времени оно воплотилось в ставшее традиционным понятие биоклиматических закономерностей строения географической оболочки с экологической интерпретацией этого понятия [93, 104]. В плане нашего исследования особый интерес представляют фундаментальные работы В.Р. Волобуева [75, 76, 77, 78], в которых разработана глобальная биоклиматическая система почвенного покрова и предложены соответствующие методы эколого-генетического анализа. Таким образом, под региональной биоклиматической системой нами понимается упорядоченная совокупность пространственных связей почвенно-фитоценологического покрова с ландшафтно-литогенными факторами. Элементами системы являются климатические ниши напочвенных органогенных горизонтов, распределенные по гидротермическим градиентам и представляющие собой пространственный, согласно Ю. Одуму [252], а также ресурсный, по Ю.М. Свиричеву [331] аспекты экологической ниши.

Если органогенный горизонт (подстилку) рассматривать как относительно самостоятельный природный объект, то совокупность внешних факторов,

влияющих на его развитие, можно трактовать как определенную «экологическую нишу», т.е. условия, в которых он существует. То есть через характеристику подстилок можно раскрывать условия функционирования экосистемы. Тогда экосистемы, соответственно, можно представить как определенные сочетания экологических ниш различной структуры, сложности и устойчивости во времени и пространстве. Поскольку в нашем исследовании для характеристики формирования почвенного органогенного горизонта в ареалах суши, практически совпадающими с природными зонами и основными типами растительности, используются почвенно-климатические факторы, нами используется термин «экологическая ниша ареала».

Следуя определению Ю.М. Свирежева [331, 332], мы рассматриваем экологическую нишу как определенную область некоторого пространства жизненно необходимых факторов среды, или как зону потребления в пространстве параметров данного ресурса (тепла, влаги, минеральных веществ), оказывающих влияние на формирование запасов подстилки в экосистемах суши.

Для характеристики экологических ниш в исследовании предложено использовать понятия, отражающие свойства экологических ниш ареалов:

– стабильность функционирования (устойчивость) – способность подстилки сохранять свою качественную определенность в том или ином диапазоне параметра географической среды;

– упругость – способность подстилки возвращаться в исходное состояние при любых воздействиях факторов, сохранять взаимосвязи внутри системы, способность компенсировать влияние факторов;

– пластичность – способности системы (подстилки) изменяться под воздействием внешних факторов и через определенное время возвращаться в исходное состояние;

– резистентность (инерционность) – способность подстилки под воздействием факторов изменяться в пределах, принятых для данного ареала.

Считается, что связь фактора и явления значима, если она  $> 1$ . Градации фактора с наибольшими значениями коэффициентов образуют некоторый

экологический оптимум ниши, остальные же градации относятся к ее «размытой» (косвенной) части. Согласно интерпретации равновесных отношений в биосфере [301, 302, 303, 304], экологический оптимум ниши характеризует некоторую статистическую норму того или иного ресурса (в нашем случае) целого ряда параметров для данного ареала, и эта норма должна отвечать требованию равновесия. Следовательно, можно полагать, что в пределах своего экологического оптимума экосистема находится в достаточно равновесном состоянии, а «размытые» части экологической ниши характеризуют определенные отклонения от равновесия, и в этом отношении они представляют прогнозный интерес как значения вероятностных будущих «нормальных» состояний экосистемы при сдвиге того или иного параметра.

Таким образом, экологическая ниша представляет собой канал связи от фактора к явлению (напочвенные органогенные горизонты – почвенно-климатические факторы).

Экологические ниши природных объектов характеризуют горизонтальные связи экосистем с помощью пересечения или различия рассматриваемых комплексных или геокомпонентных единиц, а также их включения друг в друга по тому или иному набору почвенно-климатических признаков. Иными словами территориальная организация пространства познается через взаимосвязи его элементов (напочвенные органогенные горизонты) с факторами среды (почвенно-климатическими факторами), что соответствует, согласно Ю. Одуму [252], фундаментальным принципам современной экологии.

В исследовании предлагается выразить меру стабильности функционирования экосистем через объем и мощность экологических ниш напочвенных органогенных горизонтов, если каждую нишу представить в виде определенного вектора строки, описывающего смену вероятностей состояний системы по градиенту данного экологического фактора [187]. В основе этого метода лежат известные представления об экологической нише объекта в виде некоторой области на кривой распределения его состояний в данном экологическом пространстве [252, 331]. Ю.А. Свирежев [330] предложил использовать в качестве

критерия ширины ниши среднее квадратичное отклонение. Однако этот способ применим лишь там, где имеется полная информация о распределении явления по градиенту фактора, и при наличии достаточно однородной выборочной совокупности. Такие условия не соблюдаются по выборкам наших данных по основным почвенно-климатическим параметрам, поэтому было необходимо найти иные способы количественной оценки экологических ниш ареалов с известными запасами подстилки.

Для оценки экологических ниш нами предложены методические приемы, позволяющие решить следующие задачи:

- определить экологические ниши ареалов, используя данные дисперсионного анализа;
- определить тип функционирования подстилки каждого ареала;
- выяснить прогнозное значение устойчивости по всем показателям для каждого ареала;
- типизировать экологические ниши ареалов по соотношению подстилка-фактор среды.

Еще раз подчеркнем, что стабильность объекта (подстилки) необходимо рассматривать по отношению к конкретному почвенно-климатическому фактору или группе факторов, ибо только в этом случае понятие устойчивости приобретает содержательный смысл.

Для определения параметров экологических ниш подстилки с позиций стабильности их функционирования использовалась малая выборка данных по запасам подстилки, состоящая из 330 точек.

Влияние почвенно-климатических факторов на формирование и варьирование запасов подстилки в экосистемах суши подтверждено результатами дисперсионного и корреляционного анализа (табл.3.1).

Параметры факторов, полученные в результате использования математических методов, показывают степень влияния градиента фактора (в %) на формирование запасов подстилки в ареале.

**Факторы, оказывающие влияние на формирование и варьирование запасов подстилки (получены по результатам корреляционного и дисперсионного анализа)**

<i>Ареал</i>	<i>Факторы, оказывающие влияние на формирование подстилки, рассчитанные по результатам корреляционного анализа, %</i>	<i>Факторы, оказывающие влияние на варьирование подстилки, рассчитанные по результатам дисперсионного анализа, %</i>
0,3 т/га	Наземный опад-39%, Теплообеспеченность – 25 %	Наземный опад – 97 %
1,3 т/га	Наземный опад-1%, Теплообеспеченность – 37 %	Наземный опад-6%, Теплообеспеченность – 36 %, Ку – 14 %, рН – 2 %
1,6 т/га	Наземный опад-42%, рН – 3%	Наземный опад – 67%, Ку – 31%
1,9 т/га	Наземный опад-44 %, Ку-7%, рН – 9%	Теплообеспеченность – 5 %, Ку-52%
3,3 т/га	Наземный опад – 24% Теплообеспеченность – 7%	Наземный опад – 13%, Ку – 2 %
10 т/га	Наземный опад – 5%, рН – 33 %	рН – 12%
12 т/га	Наземный опад – 5%, Температура – 40%, Ку –5%, рН – 4%	Наземный опад – 58%, Температура – 13%, рН – 21%
15 т/га	Наземный опад – 1%	Наземный опад – 37%
33 т/га	Наземный опад – 14%, Температура – 8%, Ку -5%, рН – 24%	Наземный опад – 4 %, Температура – 21 %, Ку -14 %, рН – 52%
85 т/га	Наземный опад – 39%, Температура – 0,6%	Наземный опад – 16 % Температура – 6%, Ку – 2%
141 т/га	Наземный опад – 11%, Ку – 18%, рН – 28%	Температура – 3%

Учитывая, что рассмотрение экологических ниш проводится относительно почвенно-климатических факторов (величина наземного опада, теплообеспеченность, условия увлажнения, реакция среды), предложено

в исследовании нишу по сумме активных температур, условиям увлажнения и рН среды называть *климатической* (температурной), нишу по количеству наземного опада – *биологической*.

При рассмотрении экологических ниш мы предполагаем принципиально новую трактовку понятия ниши в каждом конкретном случае. Гидротермические ниши ареалов, а, следовательно, растительности и почв характеризуют вероятности распределения различных состояний этих природных компонентов в пространстве значений сумм активных температур выше 10 °С и условий увлажнения. Таким образом, подстилка выступает в качестве явления А, факторы – в роли фактора В, и парциальные связи между ними носят причинно-следственный характер. По структуре самой ниши оцениваются, как будет показано ниже, стабильность функционирования подстилки, а также возможные сдвиги состояний подстилки при заданном тренде того или иного фактора.

Для определения объема и мощности экологических ниш ареалов с известными запасами подстилки мы выразили объем экологической ниши ареала или явления (V, безразм. вел.) через количество градаций фактора, охваченное данной нишей, т.е. через число значимых позиций ее вектора-столбца в матрице частных коэффициентов связи.

Мощность ниши (P, отн. вел.) определяли как максимальное значение нормированной частоты (вероятности), которое соответствует экологическому оптимуму явлений по данному фактору, или адаптивному центру, по терминологии Р. Уиттекера [372]. Параметр P находится по матрице нормированных частных коэффициентов связи.

Первый признак ниши указывает на ширину области гомеостазиса, т.е. на диапазон, который занимает данный объект в пространстве значений фактора, а второй – на степень сосредоточенности объекта в той градации фактора, где объект встречается с наибольшей вероятностью, и которую мы принимаем для него оптимальной. В целом устойчивость ареала в данном фазовом пространстве экологической ниши должна быть тем выше, чем больше объем ниши и чем меньше относительна частота (мощность) ее оптимальной градации.

Параметры  $V$  и  $P$  в своей совокупности по существу адекватны более строгому определению емкости ниши как площади, описываемой кривой распределения плотности потребления объектом данного ресурса, т.е. функции потребления [331].

Для выяснения типов экологических ниш использован информационно-статистический метод оценки межкомпонентной сопряженности явления (запасов подстилки в ареалах) и различных факторов [64].

1. Определяем количество интервалов, на которые разбиваются все значения запасов подстилки рассматриваемого ареала с помощью выражения, принятого в теории вероятностей:  $K = 1 + 3,2 \lg N$ , где  $N$  – количество точек в ареале. Количество интервалов в каждом ареале при  $N = 30$  равно 5.

2. Построение матриц совместной встречаемости явления  $A$  (запасов подстилки) в различных интервалах с градациями факторов – О.н. (величина наземного опада, ц/га),  $S_{>10^{\circ}\text{C}}$ ,  $K_u$ , рН). Определение возможных комбинаций запасов подстилки ( $A$ ) с градациями фактора ( $B$ ).

3. Вычисление вероятностей (частот) совместной встречаемости  $P_{ij}$ , где  $i$  – повторность явления  $A$ , а  $j$  – повторность градаций фактора  $B$ .

4. Определение суммарных частот встречаемости запасов подстилки ( $A$ ) при различных градациях факторов ( $B$ ) в каждом интервале – путем сложения по столбцам. Определение суммарных значений одной градации фактора для всего ареала – путем сложения по строкам.

5. Определение условных вероятностей ( $P_{a_i}/P_{b_j}$ ) того, что запасы подстилки в каждом интервале имеют определенные значения при конкретных градациях фактора.

6. Для каждого интервала запасов подстилки в ареале и конкретных градаций фактора определяем коэффициент связи  $C_{a_i}/C_{b_j}$ . Коэффициент связи  $> 1$  показывает, что между запасами подстилки и фактором связь значима.

7. Количество коэффициентов связи  $> 1$  характеризует объем экологической ниши ареала ( $V$ , безразм. вел). Объем ниши ( $V$ ) показывает какое количество градаций фактора оказывает существенное влияние на запасы подстилки в ареале.

8. Для определения мощности ниши ( $P$ , отн. вел) рассчитаны нормированные частные коэффициенты связи для каждой градации фактора в каждом интервале запасов подстилки по формуле  $C = a_i/b_j / C(a_i/Cb_j)$ . Мощность ниши ( $P$ , отн. вел.) определяется как максимальное значение нормированной частоты в каждом интервале ареала.

Проведенный анализ позволил описать экологические ниши основных ареалов в поле биологических (величина наземного опада) и климатических (теплообеспеченность, увлажнение, pH среды) факторов по параметрам:

- интервалы запасов подстилки в ареалах (подареалы);
- объем ниши по каждому градиенту фактора;
- мощность ниши по каждому градиенту фактора;
- градации фактора, влияющие на запасы подстилки в каждом подареале (Приложение 33, 34, 35, 36, 37, 39, 40).

Для основных ареалов описаны климатическая и биологическая ниши, выделены экологические оптимумы (подареалы, где запасы подстилки максимально зависят от фактора среды). Предложено оценивать экологические ниши по четырехбалльной шкале: минимальная стабильность функционирования подстилки характеризуется значительным количеством экологических оптимумов по каждому фактору, максимальным объемом, минимальной мощностью (1 балл), максимальная – отсутствием (или минимальным количеством) экологических оптимумов, минимальным объемом и максимальной мощностью (4 балла).

Для того чтобы представить изменение запасов подстилки в пределах ареала в пространстве значений того или иного фактора, мощность и объем экологических ниш, рассчитанные с помощью информационно-статистического метода, описаны и визуализированы с помощью графиков и объемных гистограмм – «стягивающих» поверхностей для каждого из 11 ареалов (рис.3.1, 3.2).

Графически парциальные модели экологических ниш ареалов с различной мощностью напочвенного горизонта, кроме кривых распределения, представлены в виде отдельных гистограмм блок-диаграмм «стягивающих поверхностей» (рис.3.2). Во всех представленных случаях по одной из горизонтальных осей

откладывается объем ниши (в нашем случае не превышает 7 градаций фактора), а по вертикальной оси – ее мощность (нормированная частота экологического фактора).

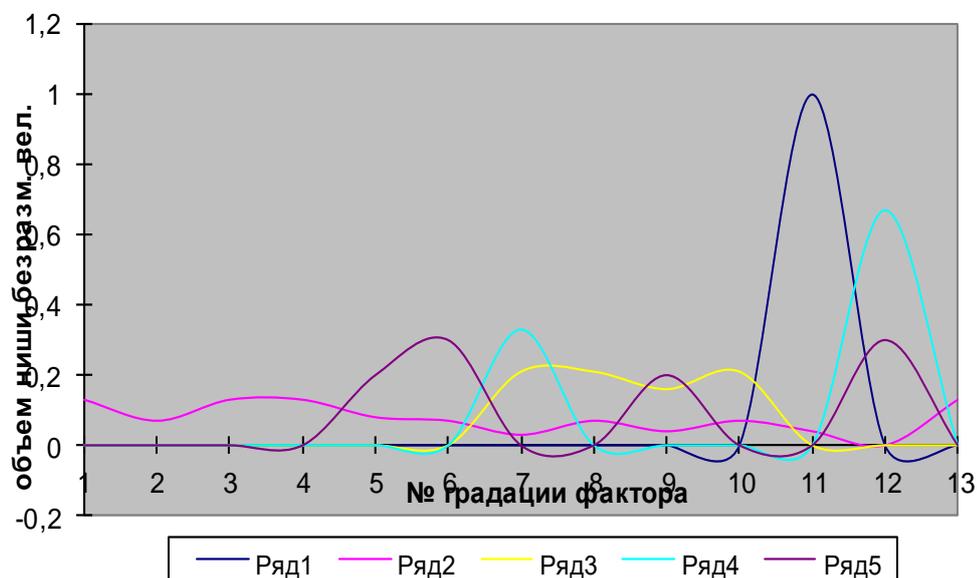


Рисунок 3.1. - Пример экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органического горизонта 33 т/га в поле теплообеспеченности. Условные обозначения: ряды – интервалы запасов подстилки в ареале: ряд 1 – 13,9-22,5 т/га; 2 – 22,5-31,1 т/га; 3 ряд – 31,1-39,7 т/га; 4 ряд – 39,7 – 48, 3 т/га; 48, 3- 57,0 т/га; градации фактора: 1 – 1000°, 2 – 1100°, 3 – 1200°, 4 – 1300°, 5 – 1400°, 6 – 1500°, 7 – 1600°, 8 – 1700°, 9 – 1800°, 10 – 1900°, 11-2000°, 12-2100°, 13-2200°

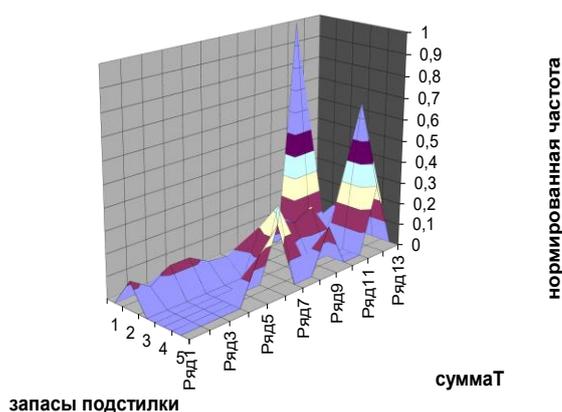


Рисунок 3.2. - Пример экологической ниши ареала с мощностью напочвенного горизонта 33 т/га в поле теплообеспеченности – «стягивающая поверхность». Условные обозначения: ряды – интервалы запасов подстилки в ареале: ряд 1 – 13,9-22,5 т/га; 2 – 22,5-31,1 т/га; 3 ряд – 31,1-39,7 т/га; 4 ряд – 39,7 – 48, 3 т/га; 48, 3- 57,0 т/га; градации фактора: 1 – 1000°, 2 – 1100°, 3 – 1200°, 4 – 1300°, 5 – 1400°, 6 – 1500°, 7 – 1600°, 8 – 1700°, 9 – 1800°, 10 – 1900°, 11-2000°, 12-2100°, 13-2200°

Объем экологической ниши ареала или явления ( $V$ , безразм. вел.) выражен через количество градаций фактора, охваченное данной нишей, т.е. через число значимых позиций ее вектора-столбца в матрице частных коэффициентов связи и откладывался на горизонтальной оси графика. Мощность ниши ( $P$ , отн. вел.) определена как максимальное значение нормированной частоты (вероятности), которое соответствует экологическому оптимуму явлений по данному фактору – на вертикальной оси графика. Первый признак ниши указывает на ширину области гомеостазиса, т.е. на диапазон, который занимает данный объект в пространстве значений фактора, а второй – на степень сосредоточенности объекта в той градации фактора, где объект встречается с наибольшей вероятностью, и которую мы принимаем для него оптимальной.

Таким образом, на каждой гистограмме или диаграмме все ниши в горизонтальной плоскости имеют единый нуль отсчета независимо от того, какое место они занимают в пространстве значений данного экологического фактора, что позволяет сравнивать их не только по мощности, но и по объему.

На заключительном этапе произведена типизация ниш по типу функционирования, определены параметры объема и мощности ниши, определены экосистемы с разнокачественными экологическими нишами и разными уровнями пластичности, резистентности и устойчивости.

## **3.2. Характеристика экологических ниш различных почвенно-ценотических систем**

### **3.2.1. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного горизонта 0,3 т/га**

Ареал пустынных сообществ имеет широкую пространственную протяженность, поэтому в него входят растительные сообщества, формирующиеся под влиянием различных климатических факторов

и существенно отличающиеся качественными и количественными показателями подстилки.

Анализ данных по запасам мертвых растительных остатков на поверхности почвы показал, что существует три зоны данных, характеризующих подстилку ареала. Градации запасов отмерших и опавших частей пустынных растений первой зоны варьируют от 0,02 до 0,06 т/га и включает в себя четырнадцать пунктов с известными запасами подстилки. Вторая зона - восемь пунктов с запасами органического вещества 0,4-0,5 т/га. Третья зона аномальных точек представляет собой 8 пунктов с количеством мертвых растительных остатков, превышающих 1,1 т/га (градации 1,1-6,0 т/га).

Для каждой зоны нами определены мощность и объем экологической ниши, которые позволят определить стабильность функционирования подстилки ареала в целом и отдельных его зон (табл.3.2, 3.3, 3.4).

Таблица 3.2

### Мощность и объем экологической ниши ареала с запасами подстилки

#### 0,3 т/га (1 зона)

<i>Экологическая ниша</i>	<i>Наземный опад (0,02-0,06 т/га)</i>	<i>Температура (0,02- 0,06 т/га)</i>	<i>Условия увлажнения (0,09-0,1 т/га)</i>	<i>pH среды (0,06-0,09; 0, 09-0,1 т/га)</i>
V	3	4	2	3
P	0,32	0,2	0,5	0,33; 0,5

Таблица 3.3

### Мощность и объем экологической ниши ареала с запасами подстилки

#### 0,3 т/га (2 зона)

<i>Экологическая ниша</i>	<i>Наземный опад (0,4-5,1 т/га)</i>	<i>Температура (0,4-5,1 т/га)</i>	<i>Условия увлажнения (0,4-5,1 т/га)</i>	<i>pH среды (0,4-5,1 т/га)</i>
V	2	4	2	3
P	0,38	0,25	0,57	0,25

**Мощность и объем экологической ниши ареала с запасами подстилки  
0,3 т/га (аномальные точки)**

Экологическая ниша	Наземный опад (1,1-2,1; 3,1-4,1; 5,1-6,1 т/га)	Температура	Условия увлажнения	pH среды (1,1-2,1; 3,1-4,1; 5,1-6,1 т/га)
V	2	1	1	12
P	0,5	0,5-1	0,71-0,83	0,5-0,75

Анализ данных, полученных в результате использования информационно – статистического метода для каждой зоны, показал, что данные объема и мощности ниши отличаются незначительно. Первая зона ареала с градациями по мертвым растительным остаткам от 0,02 до 0,05 т/га характеризуется объемом ниши 2-4 по всем показателям, что определяет широту области гомеостаза и мощностью ниши 0,2-0,5 (рис.3.3, 3.4). Это определяет степень сосредоточенности объекта в той градации фактора, где объект встречается с наибольшей частотой вероятности. Объем и мощность экологической ниши второй зоны (0,4-5,1 т/га) находится в тех же пределах, что позволяет рассматривать их совместно и подтверждает правильность объединения пунктов с известными запасами подстилки в пределах рассматриваемого ареала.

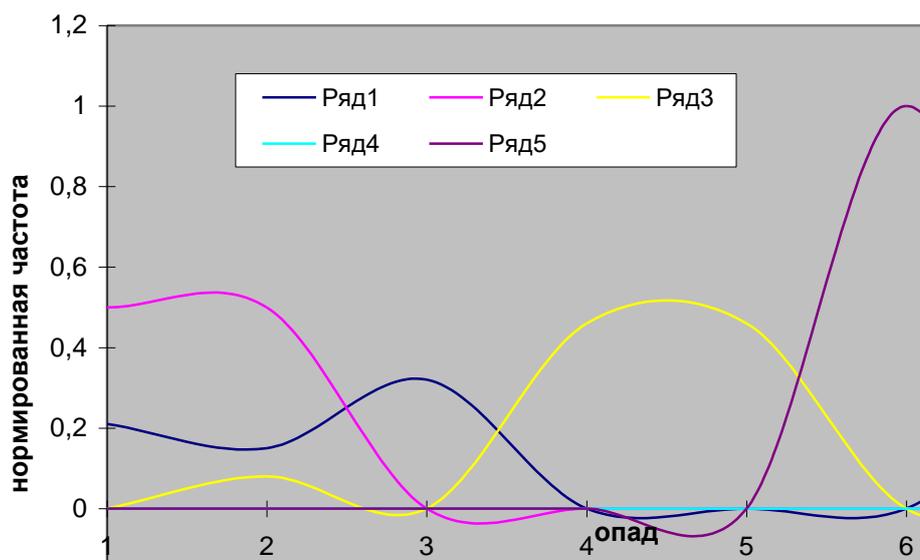


Рисунок 3.3. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 0,3 т/га  
в поле величины наземного опада

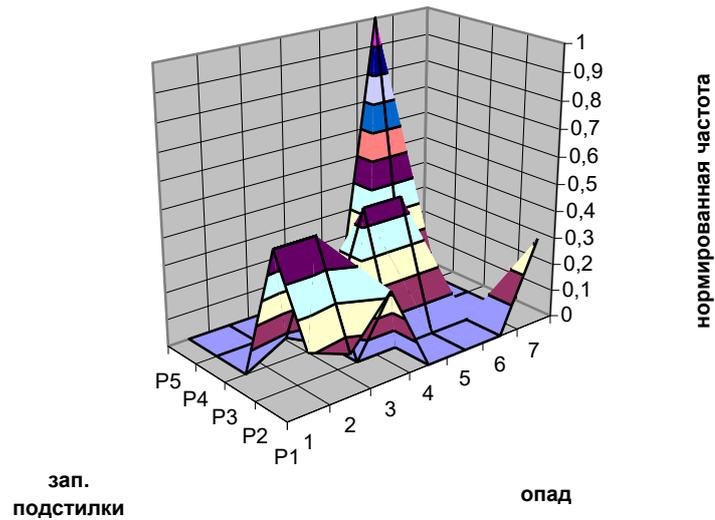


Рисунок 3.4. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 0,3 т/га в поле величины наземного опада

Подареал с аномальными точками отличается от первых двух показателями объема и мощности по рН среды (рис.3.5, 3.6), что подтверждает выделение этой зоны по градациям количества мертвых растительных остатков от 1,1 до 6,1 т/га. Значения узкой экологической ниши по климатическим и экологическим факторам в первых двух зонах характеризуются минимальным объемом и наименьшей мощностью. Структура ниши ареала означает, что пространственное распространение объекта не зависит от факторов географической среды, значительная роль в формировании экологической ниши ареала принадлежит «информационному шуму».

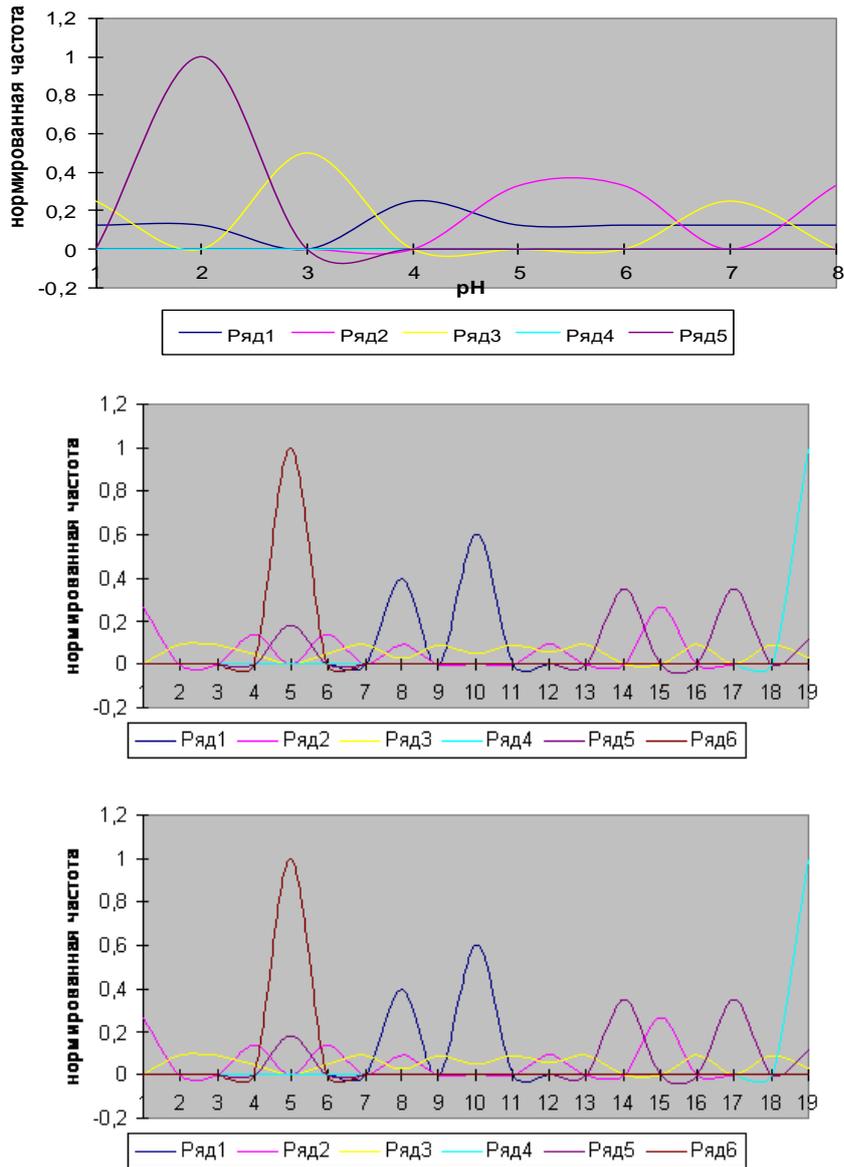


Рисунок 3.5. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 0,3 т/га в поле величины рН

Значения узкой экологической ниши по климатическим и экологическим факторам в первых двух зонах характеризуются минимальным объемом и наименьшей мощностью. Структура ниши ареала означает, что пространственное распространение объекта не зависит от почвенно-климатических факторов, значительная роль в формировании экологической ниши ареала принадлежит «информационному шуму» – косвенным факторам.

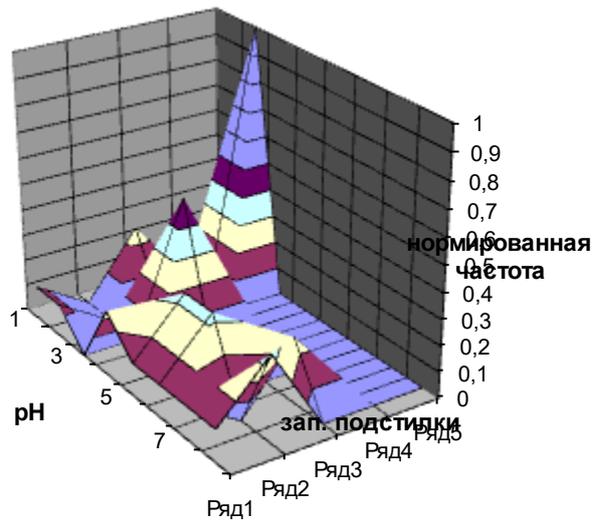


Рисунок 3.6. - «Стягивающая» поверхность ареала с запасами подстилки 0,3 т/га в поле рН

Эти выводы подтверждаются тем, кривые распределения подстилки по градиентам факторов носят сложный характер: связь парциальной структуры экологической ниши ареала с его устойчивостью в пространстве значений рассматриваемых факторов характеризуется узкой климатической нишей с большим объемом и минимальной мощностью и имеет четко выраженный единственный пик экологического оптимума. Этот фактор свидетельствует о том, что варьирование запасов мертвых растительных остатков в ареале практически полностью зависит от количества наземного опада, гидроклиматических условий и реакции среды.

В зоне с аномальными точками ареал по градиенту фактора рН среды может варьировать своими структурными переменными без качественных преобразований в максимально широком диапазоне градаций фактора, поэтому он наиболее толерантен к его изменениям. В самой нише все градации рН относительно равновероятны, что указывает на высокоразвитые механизмы адаптации ареала к этому фактору.

В третьей зоне кривая распределения запасов подстилки по градиенту фактора (рН) характеризуется наличием “провалов” и вторичных оптимумов, что позволяет утверждать о наличии какого-то неучтенного фактора, способного

имитировать экологическую ситуацию, подобную той, которую создает рассматриваемый фактор в зоне основного оптимума.

По этой причине изменения рН среды не вызывают резкой ответной реакции в структуре и функционировании экосистемы. Наглядным примером генетической неоднородности данной выборочной совокупности пунктов с известными запасами подстилки служит многовершинный график кривой распределения подстилки по градиенту фактора (рН).

Экологические ниши ареала по градиентам теплообеспеченности и условий увлажнения отражены в приложении 33.

Неоднородность ареала со средним значением запасов мертвых растительных остатков 0,3 т/га определяет нестабильность функционирования подстилки, причем в районе туранских пустынь (зона с аномальными запасами подстилки) она значительно выше, чем в районе пустынь внутритропического пояса.

### **3.2.2. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного горизонта 1,3 т/га**

Дисперсионный анализ показал, что на формирование на поверхности почвы органогенного горизонта (степного войлока) в значительной мере оказывают влияние несколько факторов: величина наземного опада, гидротермические условия, реакция среды. Поэтому для определения стабильности функционирования подстилки ареала необходимо выяснить объем и мощность экологической ниши по градиентам климатических и биотических факторов.

Результаты расчетов параметров климатической и биологической ниши отражены в таблице 3.5.

Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 1,3 т/га по рассмотренным градиентам факторов отличается довольно широким уровнем

гомеостазиса, т.к. диапазон, который занимает экосистема в пространстве значений фактора, варьирует от 2 до 7, и низким уровнем сосредоточенности точек с известными запасами подстилки в той градации фактора (1,5-1,8 т/га), где ареал встречается с наибольшей вероятностью. Так, оптимальной градацией величины наземного опада являются показатели запасов мертвых растительных остатков, равные 12-15, 15-18 ц/га (рис.3.7, 3.8). В этом случае, распределение нормированной частоты имеет максимальные для этого ареала показатели, т.е. объем ниши стремится к максимуму, а мощность ниши очень узкая.

Таблица 3.5

**Мощность и объем экологической ниши ареала  
с запасами подстилки 1,3 т/га**

<i>Экологическая ниша</i>	<i>Наземный опад (1,2-1,5; 1,5-1,8 т/га)</i>	<i>Температура (1,5-1,8 т/га)</i>	<i>Условия увлажнения (0,6-0,9; 1,2-1,5; 1,5-1,8 т/га)</i>	<i>pH среды (0,6-0,9; 1,5- 1,8 т/га)</i>
V	4	7	2	3
P	0,33; 0,28	0,18	0,64; 0,58; 0,39	0,35; 0,4

Четко выраженный единственный пик экологического оптимума на кривой распределения явления подтверждает тот факт, что состояние объекта почти полностью определяется данным биологическим фактором. Отсюда – преимущественно резистентный характер устойчивости объекта на фоне низких запасов гомеостатичности.

В поле суммы активных температур выше 10 °С экологическая ниша ареала – широкая и маломощная (рис.3.8).

Несмотря на то, что термический фактор не является определяющим в целом для объекта, т.к. большая часть кривых имеет две и более вершин, что позволяет говорить о влиянии других факторов, для градации степного войлока 1,5-1,8 ц/га именно этот фактор лимитирует накопление мертвых растительных остатков на поверхности почвы.

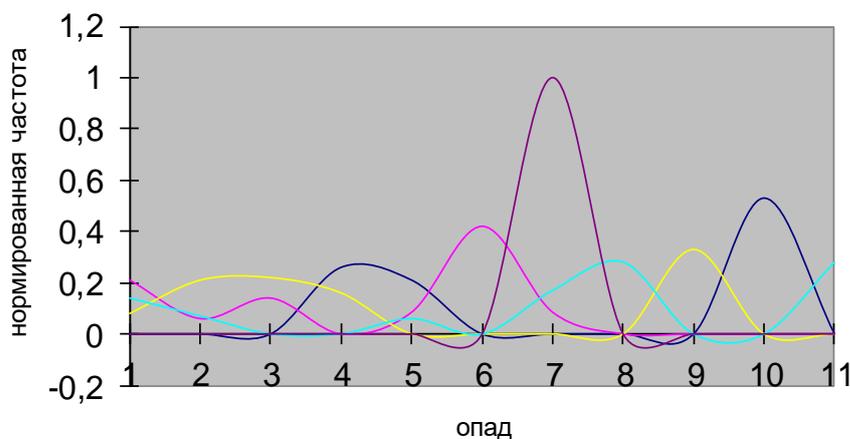


Рисунок 3.7. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 1,3 т/га в поле суммы активных температур  $> 10^{\circ}\text{C}$

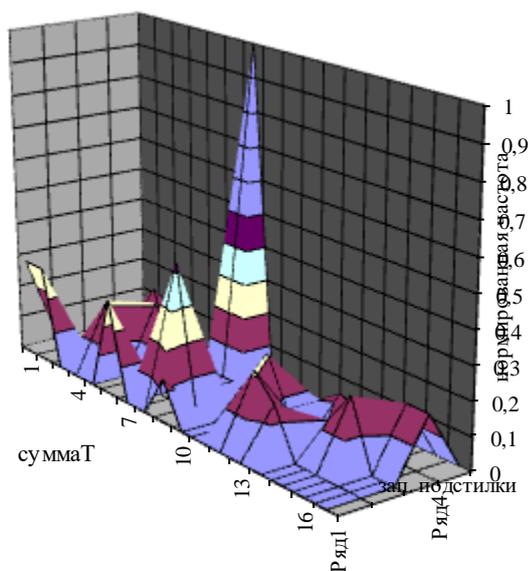


Рисунок 3.8. - «Стягивающая» поверхность ареала с запасами подстилки 1,3 т/га в поле суммы активных температур  $> 10^{\circ}\text{C}$

Графические модели экологической ниши в поле условий увлажнения и реакции среды (рис.3.9) показывают сложный характер устойчивости ареала с запасами подстилки 1,3 т/га: кривые имеют одну или несколько вершин, имеются провалы и вторичные оптимумы.

Это свидетельствует о наличии неучтенного фактора, способного имитировать ситуацию, аналогичную той, которую создают рассматриваемые

факторы в зоне основного оптимума, а также указывает на генетическую неоднородность данной выборочной совокупности точек с известными запасами степного войлока.

Наличие дополнительных связей (или связей-дублеров) позволяет подстилке мягко реагировать на внешние сигналы, обеспечивая тем самым высокую пластичность ареала, в то же время стабильность функционирования подстилки ареала и ее характер имеет сложный характер и слабо предсказуема по причине низкой избирательности его реакции на разнокачественные сигналы.

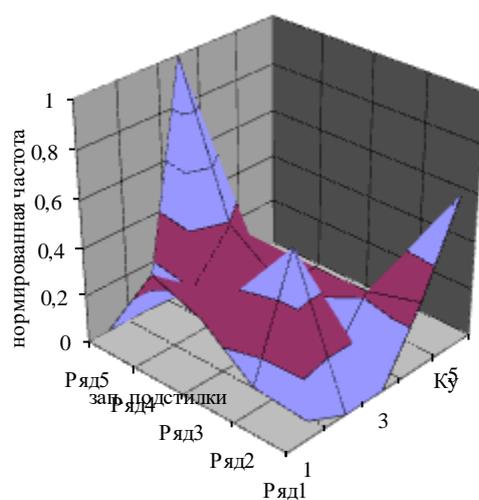


Рисунок 3.9.а – «Стягивающая» поверхность ареала с запасами подстилки 1,3 т/га в поле условий увлажнения (Ку)

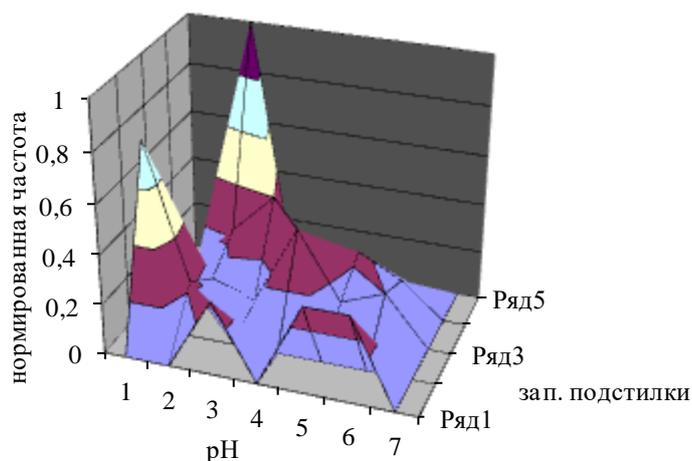


Рисунок 3.9.б – «Стягивающая» поверхность ареала с запасами подстилки 1,3 т/га в поле рН

### 3.2.3. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 1,6 т/га

Показано, что наибольшее влияние на формирование запасов подстилки (степного войлока) в ареале оказывают несколько факторов, среди которых: биологические (величина наземного опада), климатические (теплообеспеченность и условия увлажнения), косвенные (рН среды).

Поскольку стабильность функционирования подстилки основных географических ареалов мы представляем через объем и мощность экологической ниши, нами были рассчитаны параметры V и P применительно к ареалу с запасами подстилки 1,6 т/га (табл.3.6).

Для рассматриваемого ареала характерна значительная широтная протяженность занимаемых географических территорий, которые характеризуются различными климатическими условиями, т.е. на региональном уровне мы столкнулись с высокой дискретностью географического пространства и с большим территориальным многообразием экосистемы.

Таблица 3.6

#### Мощность и объем экологической (климатической и биологической) ниши ареала с запасами подстилки 1,6 т/га

<i>Экологическая ниша</i>	<i>Наземный опад (0,9-1,4 т/га)</i>	<i>Температура (0,9-1,4 т/га)</i>	<i>Условия увлажнения (1,4-1,9 т/га)</i>	<i>рН среды (1,4-1,9т/га)</i>
V	9	8	2	2
P	0,12	0,13	0,93	0,58

Поскольку в таких случаях использование глобальных биоклиматических связей становится малоэффективным из-за того, что они лишены необходимого пространственного разрешения, не позволяющим вскрыть внутрорегиональную мозаику климатических ниш, и поэтому не могут помочь в выявлении механизмов

типов функционирования подстилки и разнообразного отклика на фоновые (глобальные) воздействия среды.

Известно, что экосистемы обладают определенной индивидуальностью и особыми пространственными отношениями – топологическими свойствами позиционности, поэтому «... один и тот же процесс может в двух соседних местах вести себя по-разному» [295].

Выявленные в процессе анализа ареалов различия внутри исследуемой зоны позволили провести анализ биологической ниши (без использования климатических параметров) ареала для зоны сухих саванн и для зоны влажных саванн.

Полученные данные показали, что различия в количественных показателях мощности и объема биологической ниши ареала с запасами подстилки 1,6 т/га незначительны, поэтому климатическая ниша была рассчитана для экосистемы в целом.

По наземному опаду ареал характеризуется чрезвычайно широкой биологической нишей (рис.3.10, 3.11), при которой объект чрезвычайно стабилен, т.е. обладает максимально возможной гомеостатичностью.

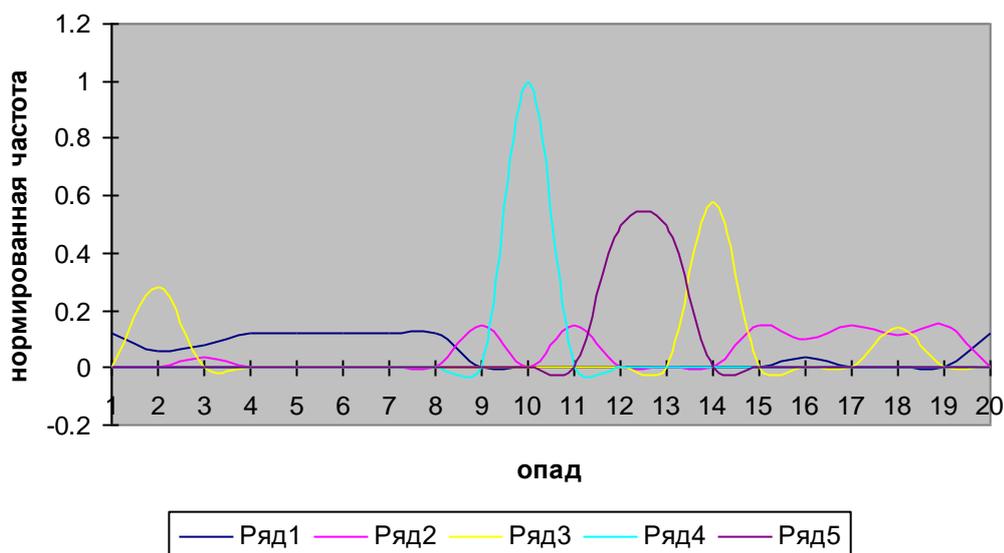


Рисунок 3.10. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 1,6 т/га в поле величины наземного опада

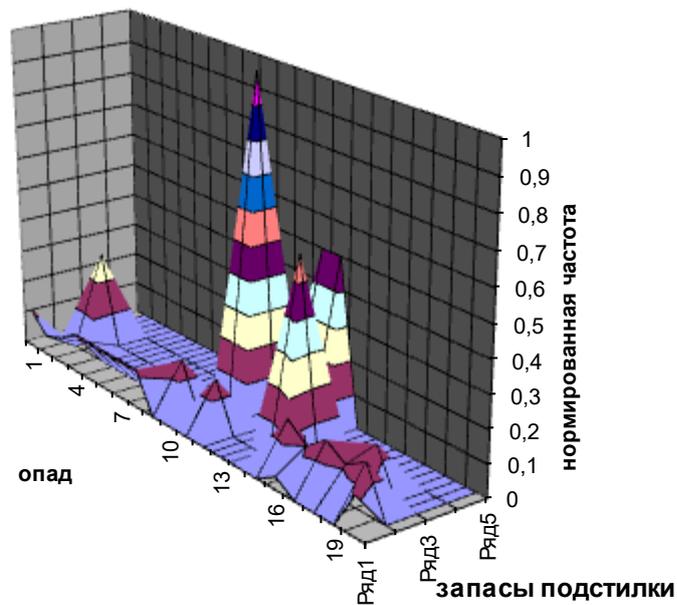


Рисунок 3.11. - «Стягивающая» поверхность в поле величины наземного опада в ареале с запасами подстилки 1,6 т/га

Именно этот показатель обеспечивает ему высокую инерционность или буферность с элементами пластичности. Запасы подстилки в ареале могут варьировать своими структурными переменными без качественных преобразований в максимально широком диапазоне градаций фактора.

Подстилке нет необходимости перестраиваться сколько-нибудь существенно при изменениях фактора в пределах данного диапазона. Таким образом, наземный опад не является фактором, лимитирующим накопление подстилки в ареале саванн.

Для того чтобы представить себе связь парциальной структуры климатической ниши ареала с его устойчивостью в пространстве термического фактора рассмотрим графики (рис.3.12, 3.13).

Климатическая ниша ареала показывает, что пространственное распределение подстилки ареала находится в максимально возможной функциональной зависимости от теплообеспеченности при незначительном влиянии информационного «шума». Четко выраженные пики экологического оптимума на кривой распределения явления по градиенту фактора наглядно подтверждает этот факт.

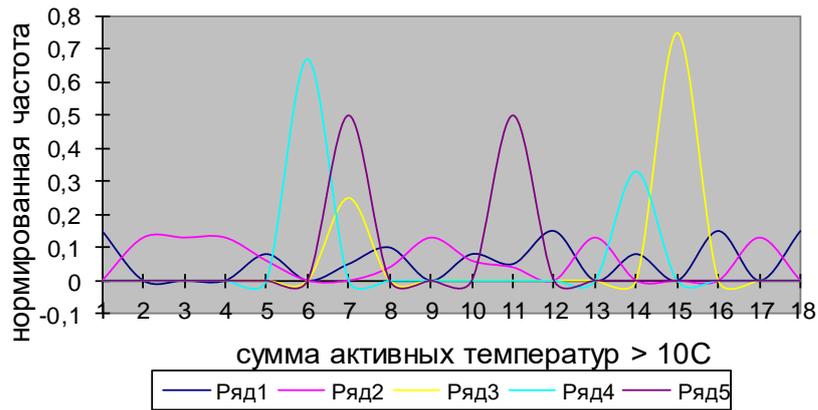


Рисунок 3.12. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 1,6 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

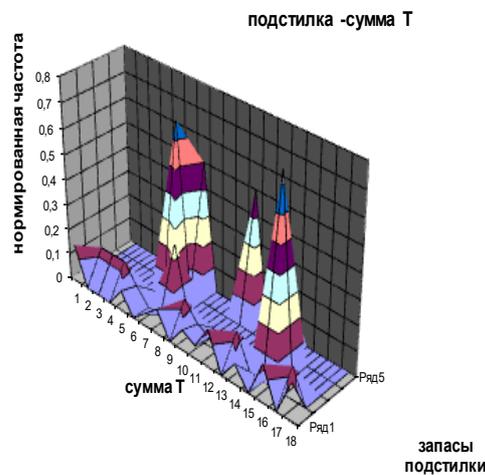


Рисунок 3.13. - «Стягивающая поверхность» экологической ниши ареала с запасами подстилки 1,6 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

Состояние ареала практически целиком определяется данным фактором и отличается высокой пространственной упорядоченностью, отсюда преимущественно инерционный характер устойчивости экосистемы на фоне низких запасов его гомеостатичности.

Стабильность подстилки ареала носит ярко выраженный избирательный характер: запасы подстилки весьма чувствительны к изменениям определяющего, в этом случае, термического фактора, и почти не реагируют на изменение других сигналов.

По условиям увлажнения климатическая ниша (рис.3.14, 3.15) характеризуется многовершинностью кривой распределения явления

по градиенту фактора, что указывает на генетическую неоднородность ареала, на присутствие различных экотопов, по-разному реагирующих на изменения среды.

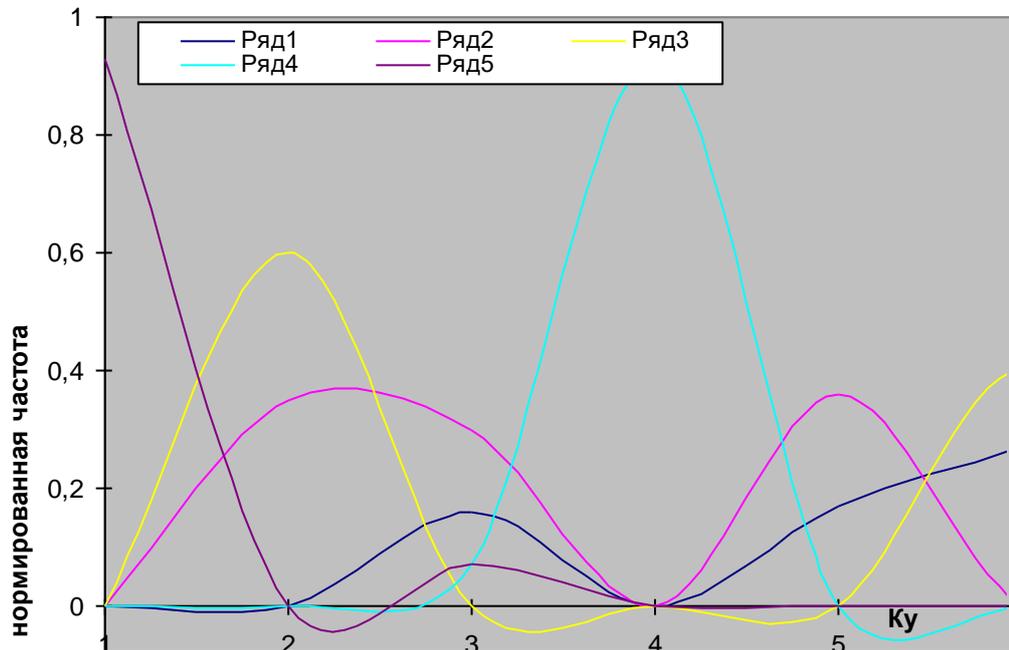


Рисунок 3.14. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 1,6 т/га в поле коэффициента увлажнения

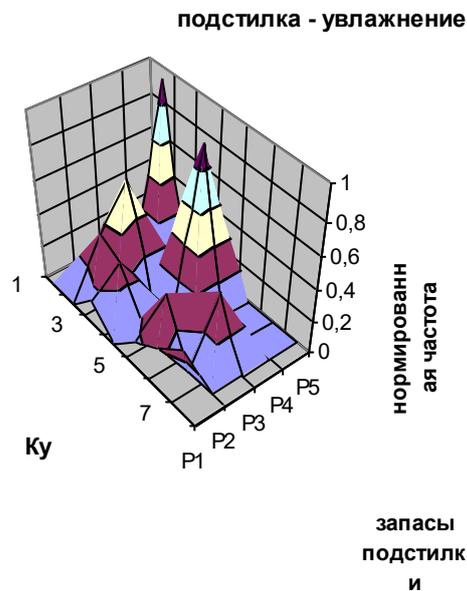


Рисунок 3.15. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 1,6 т/га в поле условий увлажнения

Обладая чрезвычайно узкой климатической нишей в поле увлажнения и высокой концентрацией своих состояний в области экологического оптимума, ареал быстро выходит из равновесия даже при незначительном тренде гидротермического фактора. В пределах гидротермического поля ареал проявляет свойства упругости.

Графическая парциальная модель в поле параметра рН (реакции почвенного раствора) (рис.3.16, 3.17) выглядит следующим образом: распределение объекта по градиенту фактора имеет несколько «вершин» и «провалов», на периферии появляется несколько вторичных экологических оптимумов, четко прослеживается влияние неучтенных факторов.

Исходя из вышеперечисленного можно сделать вывод, что изменение показателей рН в ареале не вызывает ответной реакции в структуре, функционировании и формировании подстилки, т.е. данный фактор не является ведущим для ареала с запасами подстилки 16,3 ц/га.

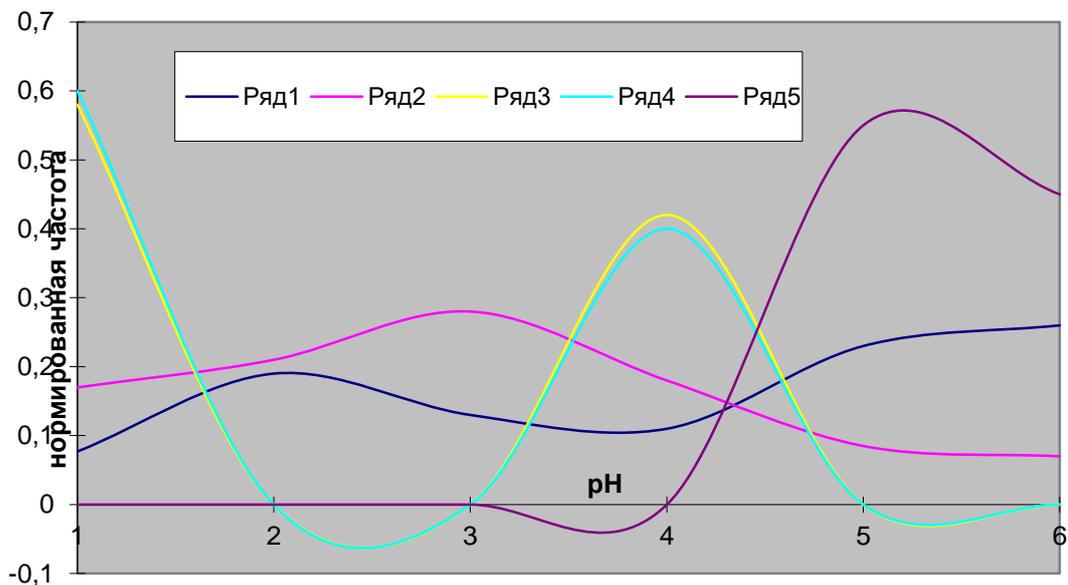


Рисунок 3.16. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 1,6 т/га в поле показателя реакции среды (рН подстилки или верхних горизонтов почв)

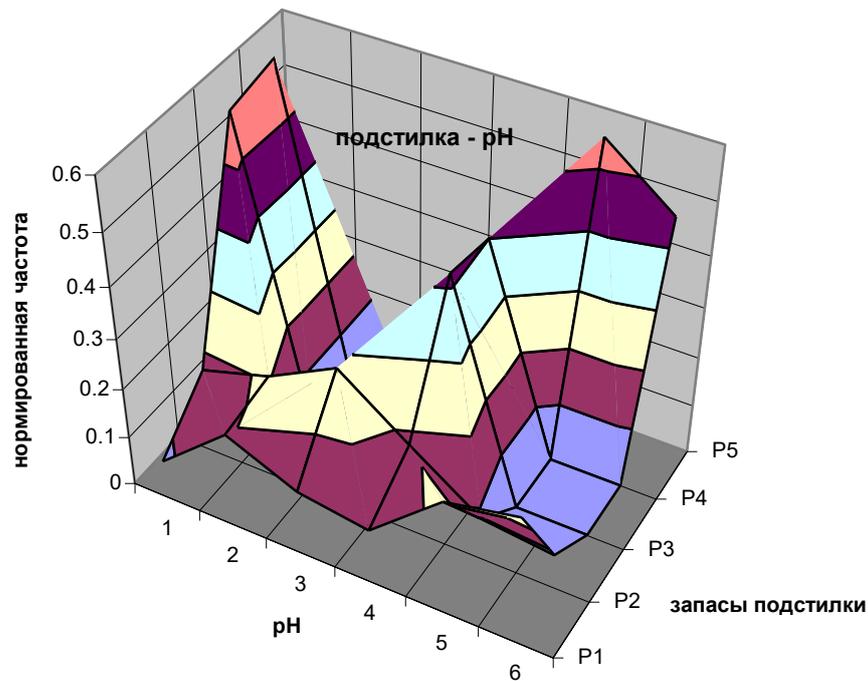


Рисунок 3.17. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 1,6 т/га в поле показателя рН среды

Следует отметить, что фактором, оказывающим наибольшее влияние на варьирование подстилки в ареале, является теплообеспеченность, а параметры экологической ниши, определяемые условиями увлажнения, реакцией среды, величиной наземного опада, характеризуют высокую пластичность объекта по отношению к данным факторам.

### 3.2.4. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 1,9 т/га

Динамика процессов, происходящих в сообществах тропической и субтропической зон, существенно отличается от динамики сообществ других природных зон. Это обусловлено рядом особенностей: структурой и составом жизненных форм, сложностью, многоярусностью структуры лесных сообществ, высоким уровнем теплообеспеченности и быстротой разложения органического вещества.

Для того чтобы представить связь экологической ниши и того или иного явления с его устойчивостью в пространстве соответствующего значения фактора, рассмотрим результаты расчета объема и мощности ниши ареала с запасами подстилки 1,9 т/га (табл.3.7).

Биологическая ниша ареала представляет собой узкую нишу в градации запасов подстилки 1,0-1,5 т/га, характеризующуюся значительным объемом, т.е. ширина уровня гомеостаза достаточно широка, но степень сосредоточенности объекта в градации фактора, которую мы принимаем для него оптимальной – очень низкая.

Таблица 3.7

**Параметры экологической ниши ареала  
с запасами подстилки 1,9 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Наземный опад (1,0-1, 5 т/га)</i>	<i>Температура (1,0-1,5; 1,5-2,0; 2,5- 3,0 т/га)</i>	<i>Условия увлажнения (1,0-1,5; 2,5-3,0 т/га)</i>	<i>pH среды (1,0-1,5; 2,5-3,0 т/га)</i>
Объем	9	3	5	5
Мощность	0,12	0,3; 0,43	0,19;0,27	0,24;0,3

В поле величины наземного опада (рис. 3.18, 3.19) каждая градация фактора, за исключением оптимальной, имеет несколько вершин и значительное количество оптимумов.

Это указывает на сложность зависимости подстилки от фактора, с одной стороны, с другой стороны подтверждает данные о том, что наземный опад является показателем, лимитирующим накопление мертвых растительных остатков в ареале для определенных градации фактора (1,0-1,5 т/га).

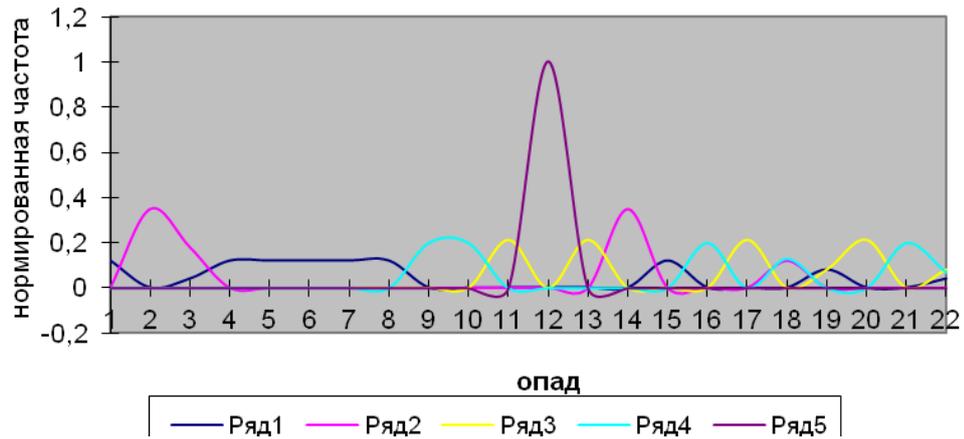


Рисунок 3.18. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 1,9 т/га в поле величины наземного опада

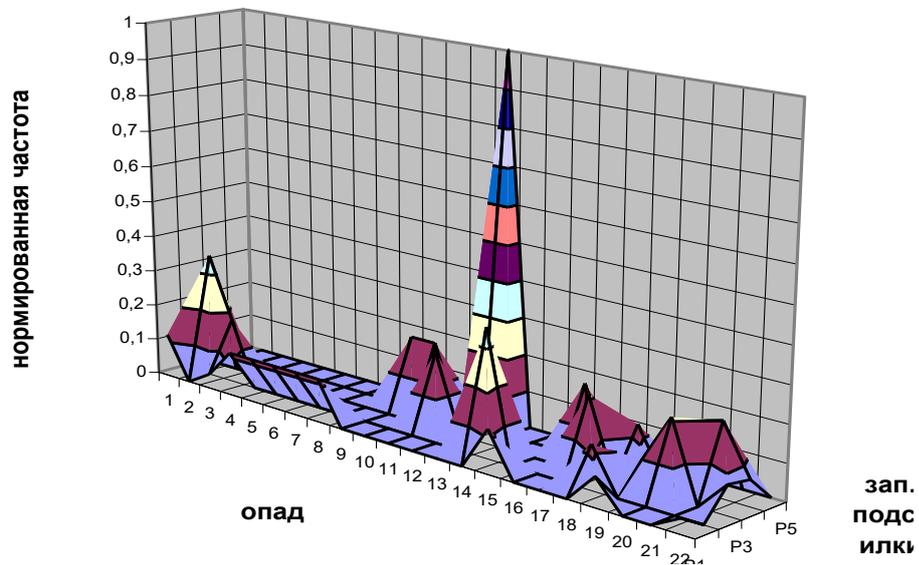


Рисунок 3.19. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 1,9 т/га в поле величины наземного опада

Зависимость запасов подстилки от температуры (рис.3.20, 3.21), влажности (рис.3.22, 3.23) и реакции среды (рис.3.24, 3.25) имеют схожий сложный и неоднозначный характер: для всех факторов оптимальным является градация запасов подстилки 1,0-1,5 т/га, состояние ниши отличается стремлением объема к максимуму (3-5) и мощности к минимуму (0,19-0,43), для кривых распределения характерно наличие нескольких оптимумов и провалов.

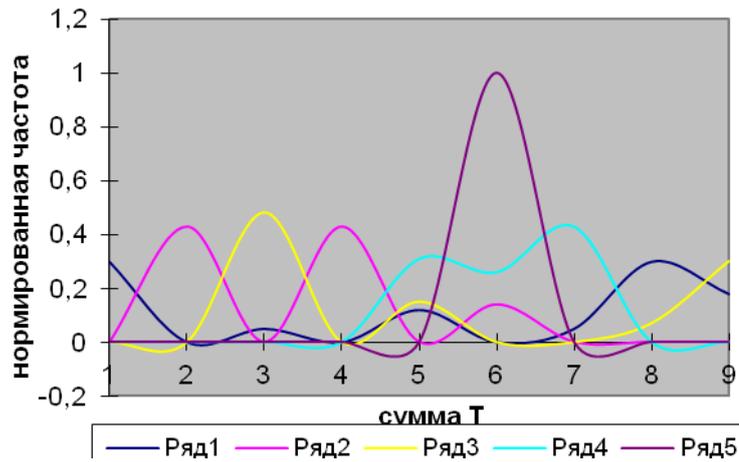


Рисунок 3.20. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 1,9 т/га в поле суммы активных температур

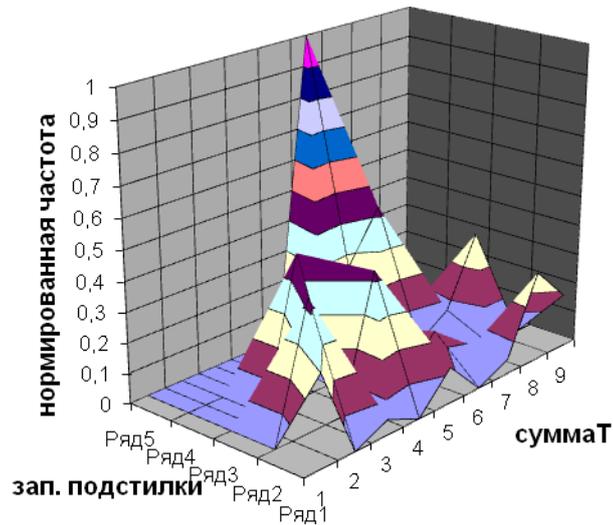


Рисунок 3.21. – «Стягивающая» поверхность ареала с запасами подстилки 1,9 т/га в поле суммы активных температур

Такой характер ниши в поле как суммы активных температур выше 10 °С, коэффициента увлажнения, так и реакции среды позволяет полагать, что рассматриваемые факторы не являются ведущими или единственно значимыми для объекта, реализация состояний которого может определяться также другими факторами.

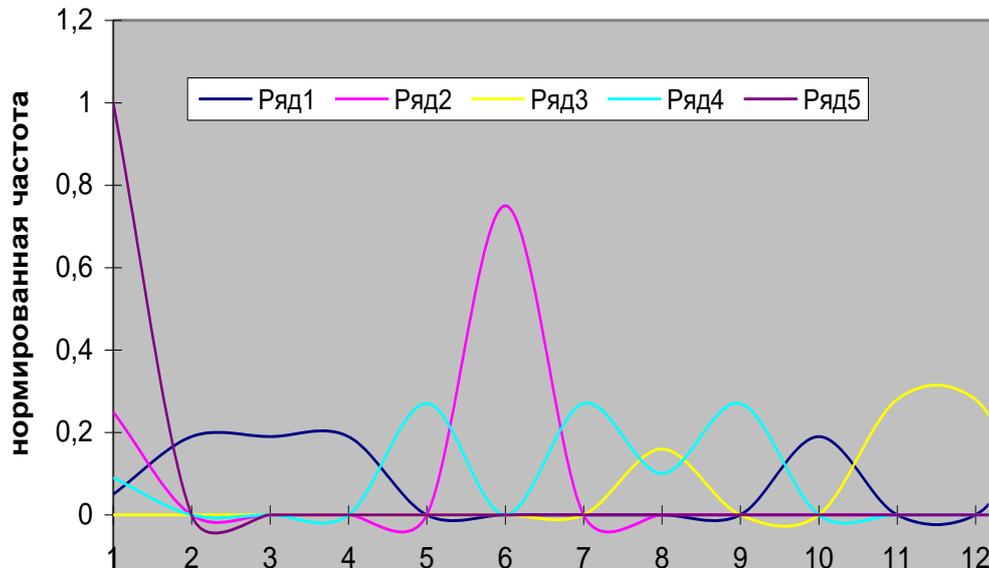


Рисунок 3.22. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 1,9 т/га в поле условий увлажнения

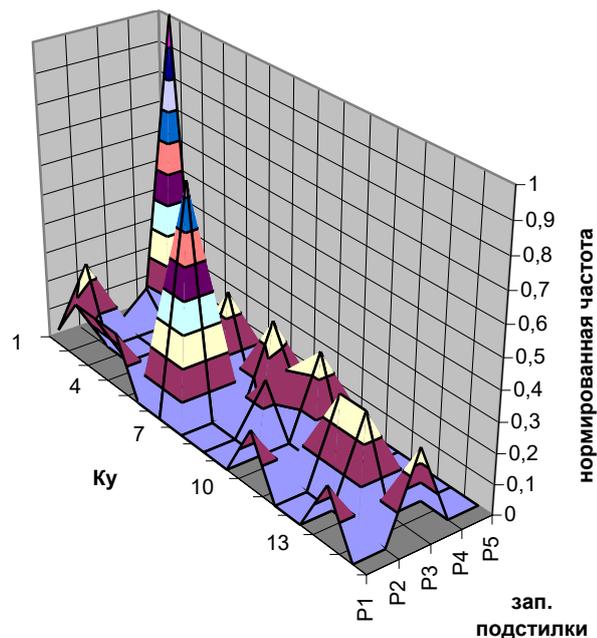


Рисунок 3.23. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 1,9 т/га в поле условий увлажнения

Особенно ярко это выражено в поле температурного фактора и реакции среды, где имеются нескольких вторичных оптимумов на периферии кривой распределения. В этом случае давление неучтенного фактора обеспечивается отсутствием жестких структурных связей в объекте, позволяющим ареалу мягко реагировать на внешние воздействия.

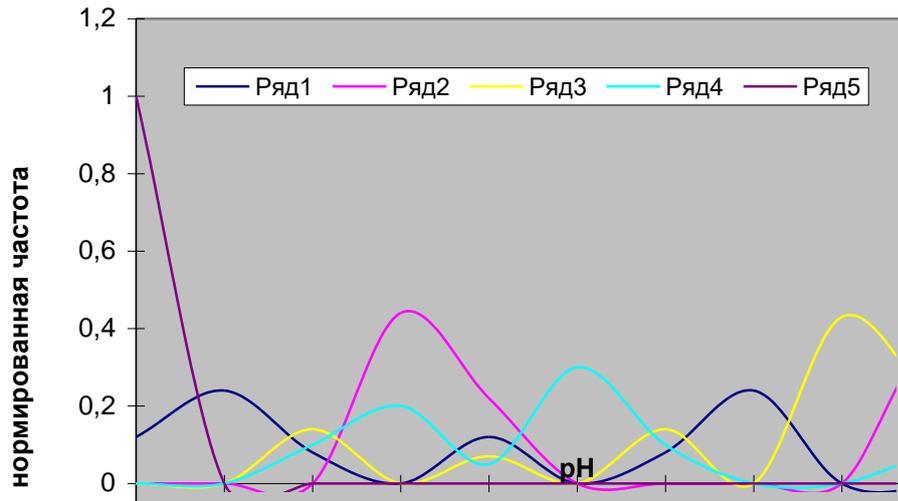


Рисунок 3.24. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 1,9 т/га в поле величины рН

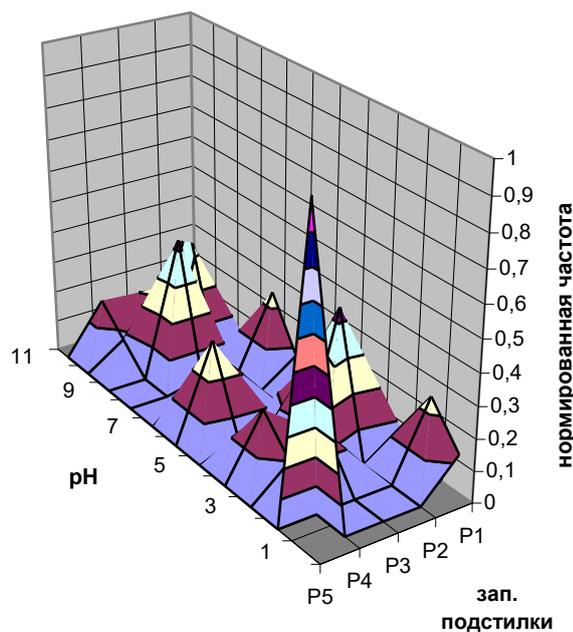


Рисунок 3.25. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 1,9 т/га в поле величины реакции среды

Кривая распределения подстилки по градиенту температурного фактора показывает наличие четко выраженного экологического оптимума, вследствие чего состояние подстилки ареала почти целиком определяется данными геофизическими ресурсами и отличается высокой пространственно упорядоченностью, на основании чего можно предполагать выработку в самом

объекте достаточно жестких и функциональных связей. Однако резистентный характер функционирования объекта на фоне общих низких запасов его гомеостатичности носит ярко выраженный избирательных характер: запасы подстилки будет реагировать на изменение условий увлажнения и почти не реагировать на другие сигналы.

### 3.2.5. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 3,3 т/га

Ареал арктических тундр с запасами мертвых растительных остатков 3,3 т/га отличается от остальных экосистем суши суровыми гидротермическими условиями, особой структурой биомассы и наземных частей, формирующих подстилку.

Параметры экологической ниши ареала с запасами подстилки 3,3 т/га, рассчитанные нами с помощью информационно-статистического метода, позволяют оценить степень влияния биологических и климатических факторов на формирование органогенного горизонта в ареале, а также оценить объем и мощность ниши с точки зрения устойчивости (табл.3.8).

Таблица 3.8

#### Параметры экологической ниши ареала с запасами подстилки 3,3 т/га

Параметры ниши	Наземный опад (градация 0,9-1,9 т/га)	Температура (градация 2,9-3,9 т/га)	Коэффициент увлажнения (градация 2,9-3,9; 4,9- 5,9 т/га)	pH среды (градация 0,9-1,9; 2,9-3,9 т/га)
V	3	7	3	4
P	0,6	0,21	0,34; 0,61	0,34; 0,33

Кривая распределения подстилки по градиенту таких факторов как величина наземного опада, сумма активных температур выше 10 °С и реакция

среды (рН) носят схожий характер и характеризуются незначительным объемом и узкой мощностью (рис.3.26, 3.27, приложение 34).

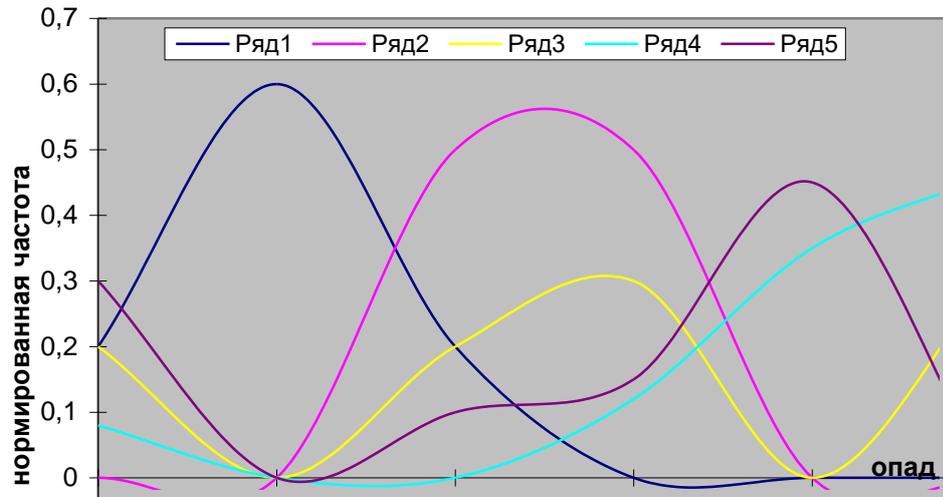


Рисунок 3.26. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 3,3 т/га в поле величины наземного опада

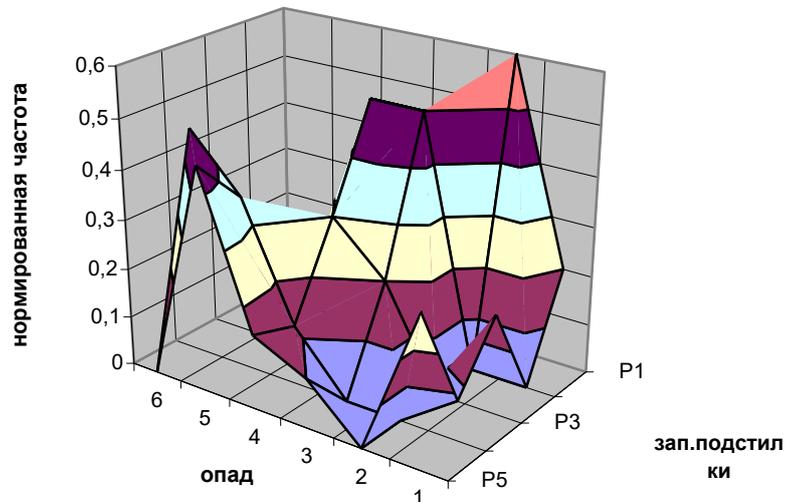


Рисунок 3.27. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 3,3 т/га в поле величины наземного опада

Узкая и маломощная экологическая ниша, свойственная арктическим тундрам, позволяет предположить, что рассматриваемые факторы не являются определяющими для объекта, и на формирование подстилки и устойчивость ареала оказывают факторы, не учтенные на этих графиках.

Особенно ярко это предположение подтверждается в тех случаях, где графики имеют несколько оптимумов в близости границ кривых распределения: изменения величины наземного опада, температурного градиента и реакции среды не вызывают резкой ответной реакции, т.к. она «смазана» информационным шумом и тем, что существуют факторы, способные создать подобные экологические условия. Именно наличие связей-дублеров позволяет экосистеме более мягко реагировать на внешние сигналы, связанные с изменением количества опада, температурного фона и кислотности среды.

Наличие многовершинности кривой распределения свойственно только полю подстилка – условия увлажнения (рис.3.28, 3.29), что свидетельствует о наличии в ареале нескольких экотопов по-разному реагирующих на изменения среды и воздействие внешних факторов.

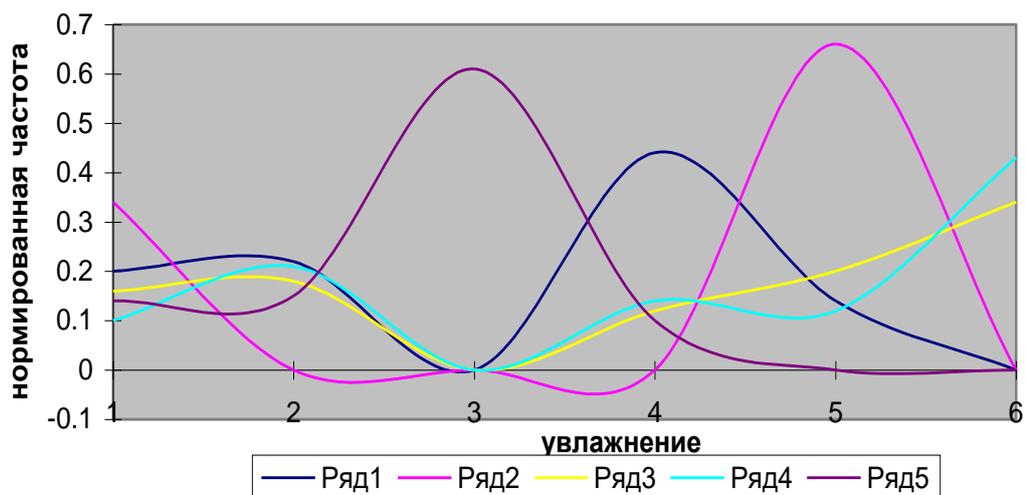


Рисунок 3.28. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 3,3 т/га в поле условий увлажнения

Объем ниши здесь существенно увеличивается по сравнению с полем подстилка-опад (условия увлажнения, реакция среды), а мощность ниши по-прежнему остается очень узкой. В этом случае область гомеостазиса, т.е. диапазон, который занимает объект в пространстве значений фактора, существенно увеличивается, а степень сосредоточенности объекта в данной градации фактора остается по-прежнему очень низкой.

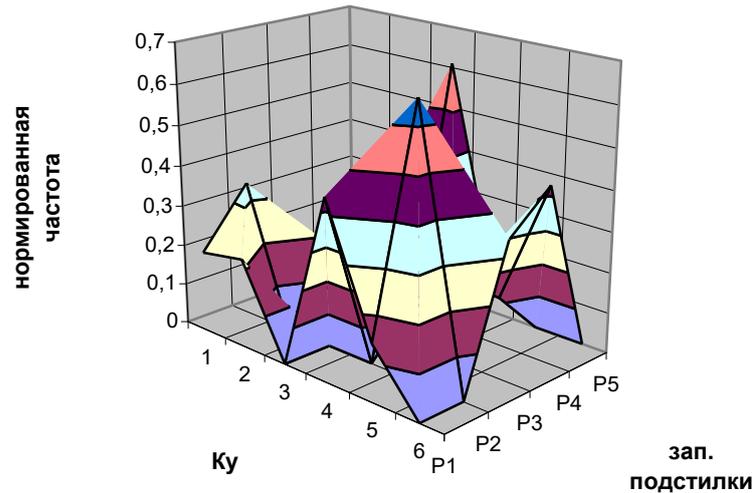


Рисунок 3.29. - Стягивающая поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 3,3 т/га в поле условий увлажнения

В целом функционирование подстилки ареала в данном фазовом пространстве экологической ниши отличается нестабильностью, что обусловлено сложным характером зависимости подстилки от градиентов влияющих факторов.

### 3.2.6. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 10 т/га

Несмотря на чрезвычайно быстро идущие процессы минерализации растительных остатков в зоне субтропических влажных лесов, здесь имеет место накопление на поверхности почвы органогенного горизонта, состоящего из мертвых растительных остатков. Учитывая сложный характер влияния климатических, биологических и косвенных условий на формирование подстилки, необходимо определить градации экологической ниши подстилки ареала, оказывающие решающее значение на функционирование экосистемы в целом.

Для этого нами с помощью информационно-статистического метода рассчитаны параметры экологической ниши (табл.3.9).

**Параметры экологической ниши ареала с запасами подстилки  
10 т/га**

<i>Параметры ниши</i>	<i>Наземный опад (градация 11,4-13,4 т/га)</i>	<i>Температура (градация 7,4-9,4; 11,4-13,4 т/га)</i>	<i>Коэффициент увлажнения (градация 5,4-7,4; 11,4-13,4 т/га)</i>	<i>pH среды (градация 7,4-9,4 т/га)</i>
V	8	7	4	4
P	0,24	0,2; 0,24	0,4; 0,3	0,36

Кривые распределения запасов подстилки по градиенту величины наземного опада и температурному градиенту (рис.3.30, 3.31; приложение 35) имеют схожий характер и представляют собой многовершинные кривые, определяющие широкую и маломощную экологическую нишу ( $V = 8, P = 0,24$ ).

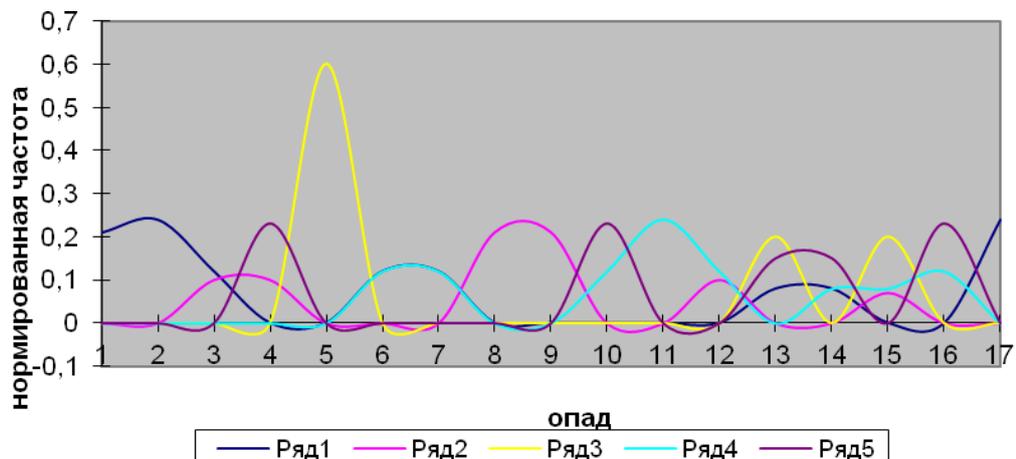


Рисунок 3.30. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 10 т/га в поле величины наземного опада

При такой структуре подстилка наиболее стабильна, т.е. обладает максимально возможной гомеостатичностью, что обеспечивает ей высокую резистентность с элементами пластичности. Подстилка ареала может варьировать своими структурными переменными без качественных преобразований в максимально широком диапазоне градаций фактора, поэтому он наиболее невосприимчив к его изменениям.

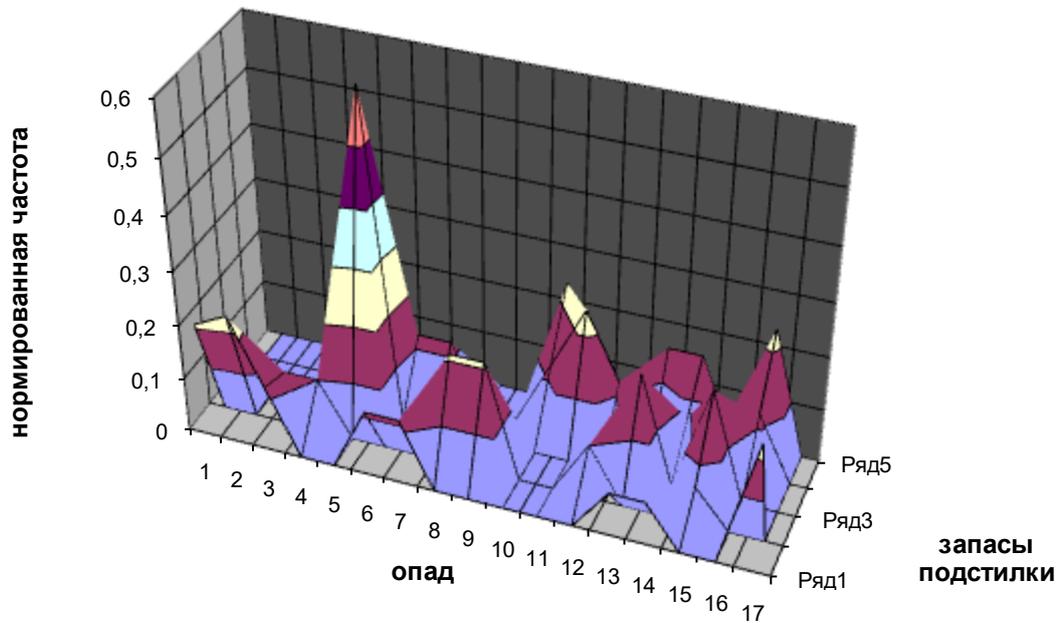


Рисунок 3.31. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 10 т/га в поле величины наземного опада

Необходимо чрезвычайно мощное внешнее воздействие, чтобы вывести экосистему за пределы гомеостаза. В самой же нише все градации фактора относительно равны, что указывает на высоко развитые механизмы адаптации. Таким образом, ареалу нет необходимости перестраиваться сколько-нибудь существенно при изменениях фактора в пределах данного диапазона.

Второй случай дают относительно широкие и маломощные ниши (объем – 4, мощность 0,3-0,4), свойственные субтропическим влажным лесам, в поле, как условий увлажнения, так и реакции среды (рис.3.32,3.33; приложение 35).

В этом случае можно полагать, что рассматриваемые факторы не оказывают решающего значения для экосистемы, реализация состояний которой зависит от других факторов. Это подтверждается тем, что кривые распределения явления по градиенту фактора имеют оптимумы и провалы на периферии поля. Наличие оптимумов – явный признак влияния неучтенного фактора, способного оказывать воздействие на формирование запасов подстилки в ареале.

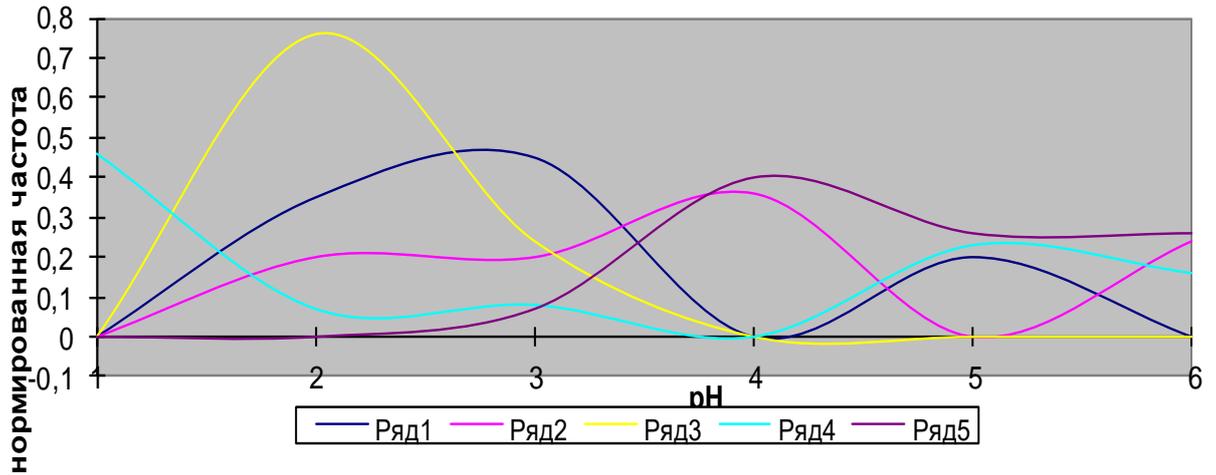


Рисунок 3.32. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 10 т/га в поле показателя реакции среды (рН)

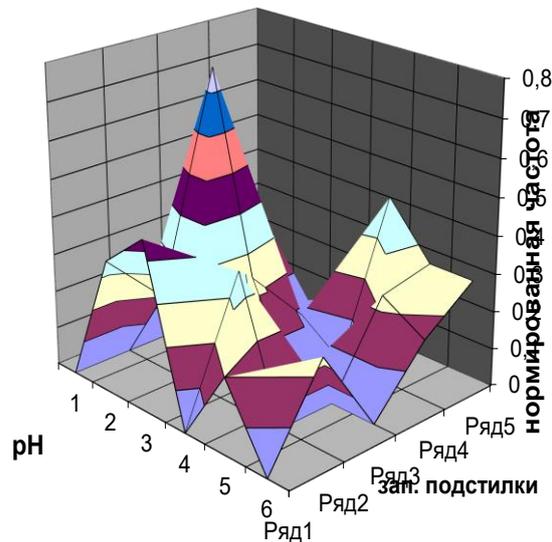


Рисунок 3.33. - Стягивающая поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 10 т/га в поле показателя реакции среды (рН)

Именно по этой причине изменения данных факторов не вызывают ответной реакции в функционировании экосистемы, т.е. наличие схожих связей в объекте определяет высокую пластичность подстилки ареала. В то же время ареал характеризуется низкой избирательностью реакции на различные сигналы внешней среды, что обуславливает сложный характер функционирования подстилки и экосистемы в целом.

### 3.2.7. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 12 т/га

Биологический круговорот сообществ степной зоны отличается тем, что органическое вещество не удерживается в них на столь длительное время, как в лесах, а факторы, оказывающие влияние на формирование органогенных горизонтов, позволяют оценить объем и мощность экологической ниши подстилки (табл.3.10).

Таблица 3.10

#### Мощность и объем экологической ниши ареала с запасами подстилки 12 т/га

<i>Экологическая ниша</i>	<i>Наземный опад (9,2-12,2; 12,2-15,2 т/га)</i>	<i>Температура (12,2-15,2 т/га)</i>	<i>Условия увлажнения (9,2-12,2 т/га)</i>	<i>pH среды (9,2-12,2 т/га)</i>
V	11	8	3	6
P	0,12	0,14	0,39	1

Объем экологической ниши подстилки относительно величины наземного опада – 11 – отражает область гомеостазиса, т.е. данный объект занимает значительный объем в пространстве значений фактора (рис.3.34, 3.35).

Мощность – 0,12 – является минимальной, что указывает на то, что подстилка встречается с наибольшей вероятностью в этой градации фактора. Значительная потенциальная устойчивость объекта в пространстве подстилка-наземный опад подтверждается большим объемом ниши и наименьшей относительной частотой ее оптимальной градации.

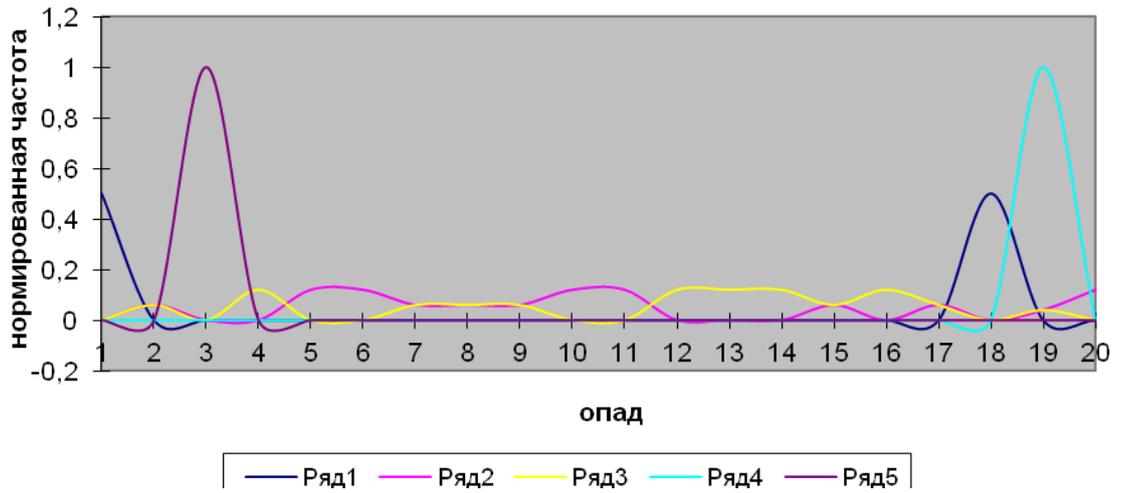


Рисунок 3.34. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 12 т/га в поле величины наземного опада

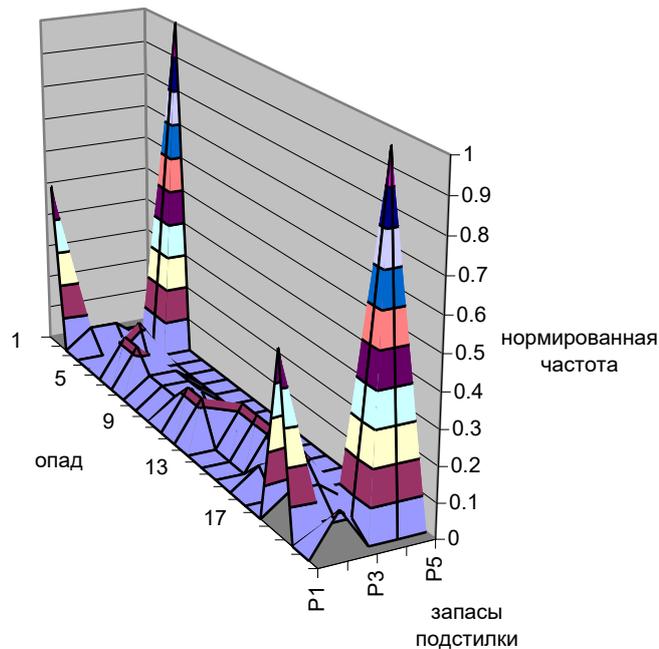


Рисунок 3.35. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 12 т/га в поле величины наземного опада

Кривая распределения запасов подстилки относительно величины наземного опада характеризуется горизонтальной протяженностью с несколькими оптимумами на периферии графика.

Схожие параметры экологической ниши (объем – максимальный, мощность – минимальная) присущи полю суммы активных температур выше 10 °С, условий увлажнения и реакции среды (приложение 36).

Во всех случаях кривые в большей или меньшей степени расположены вдоль оси абсцисс, не превышая показателя Р, имеют несколько оптимумов на границах ареала, которые придают пластичность объекту относительно внешних воздействий.

Именно такая структура экологической ниши подстилки определяют высокую стабильность функционирования объекта, обладающего кроме пластичности, максимально возможной гомеостатичностью, что определяет высокую буферность ареала. Подстилка может изменять свои структурные переменные без качественных преобразований в максимально широком диапазоне градаций фактора, поэтому экосистема практически не замечает этих изменений. Для того, чтобы вывести объект за пределы гомеостаза необходим чрезвычайно сильный внешний сигнал. В экологической нише подстилки практически все градации фактора практически равновероятны, что указывает на высокоразвитые механизмы адаптации объекта к данным факторам, поэтому подстилке нет необходимости перестраивать структуру и функционирование системы при изменениях фактора в пределах данного диапазона.

### **3.2.8. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 15 т/га**

В ареале широколиственных лесов, так же как и в хвойнотаежной зоне далеко не все отмирающие и возвращаемые в почву с ежегодным опадом растительные остатки минерализуются в тот же год. Значительная их часть надолго сохраняется в лесной подстилке, подвергается медленной минерализации и гумификации и удерживает в связанном состоянии химические элементы.

Нами рассчитаны мощность и объем экологической ниши подстилки ареала, используя данные о факторах, оказывающих наибольшее влияние на формирование и варьирование запасов подстилки в ареале (табл.3.11).

Таблица 3.11

**Мощность и объем экологической ниши ареала  
с запасами подстилки 15 т/га**

<i>Экологическая ниша</i>	<i>Наземный опад (11,8-13,2 т/га)</i>	<i>Температура (11,8-13,2 т/га)</i>	<i>Условия увлажнения (14,6-16,0 т/га)</i>	<i>pH среды (11,8-13,2 т/га)</i>
V	6	7	2	7
P	0,27	0,16	0,53	0,32

Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 15 т/га в поле градаций величины наземного опада, суммы активных температур выше 10 °С, рН среды характеризуется значительным объемом ниши ( $V = 6 - 7$ ) и малой мощностью ниши ( $P = 0,16 - 0,32$ ) (приложение 37).

Широкая парциальная ниша, свойственная широколиственным лесам, предполагает высокую стабильность функционирования подстилки (буферность), так как в этом случае, чем выше объем ниши, тем меньше относительная частота (мощность) ее оптимальной градации. Можно предположить, что значения наземного опада, теплообеспеченности и реакции среды не является фактором, имеющим первостепенное и единственное значение для подстилки ареала, реализация состояний которого может быть определена другими экологическими факторами.

Особенности распределения кривых в поле значений факторов позволяют отметить расположение кривых параллельно оси абсцисс, минимальное количество оптимумов и провалов, отсутствие превышений кривых относительно максимума нормированной частоты позволяет утверждать, что функционирование подстилки имеет пластичный характер, позволяющей мягко реагировать на определенный фактор, т.к. у экосистемы имеются дополнительные ресурсы, обеспечиваемые другими факторами.

Экологическая ниша подстилки экосистемы в поле значений коэффициента увлажнения (рис.3.36., 3.37.) имеет сложный характер и характеризуется минимальным для этого ареала объемом ниши и минимальной частотой ее оптимальной градации.

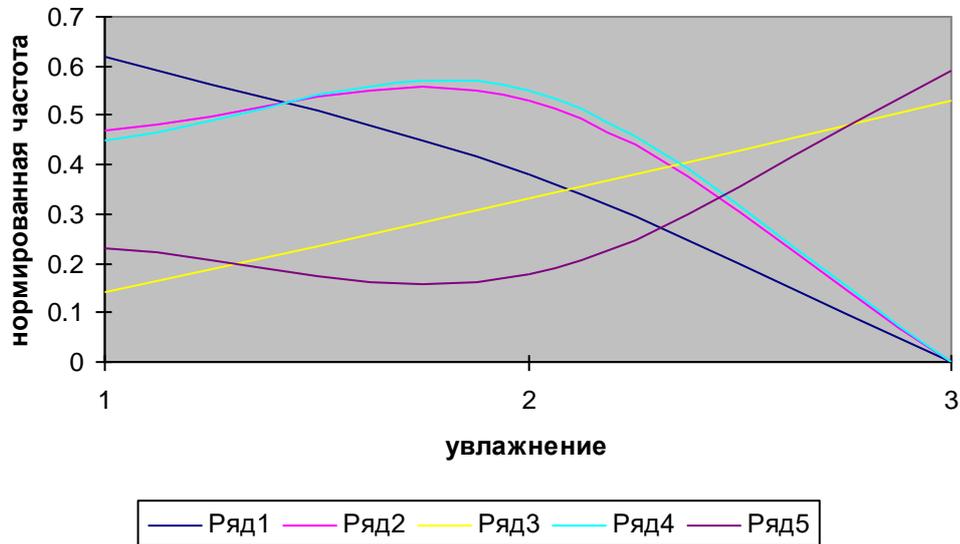


Рисунок 3.36. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 15 т/га в поле условий увлажнения (Ку)

Узкая климатическая ниша и сравнительно высокая концентрация своих состояний в области экологического оптимума, подстилка быстро выходит из состояния равновесия даже при незначительном тренде условий увлажнения. В пределах ниши могут проявляться свойства упругости объекта.

Такие высокочувствительные фрагменты природно-территориальной мозаики должны использоваться как индикаторы ландшафтно-экологических перестроек при фоновых сдвигах климатической системы.

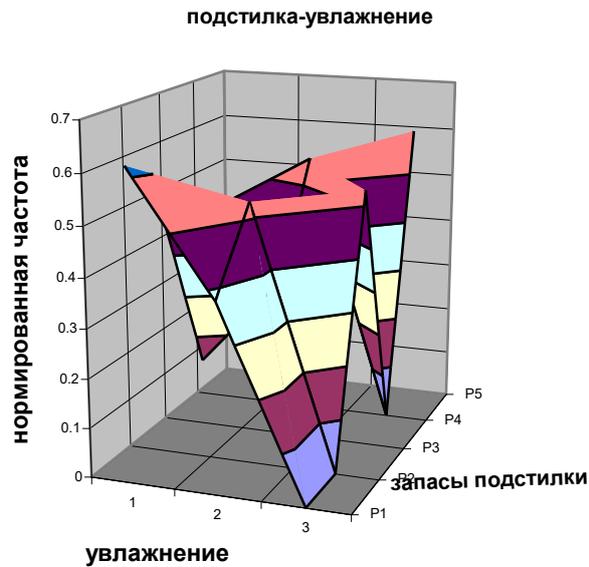


Рисунок 3.37. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 15 т/га в поле условий увлажнения ( $K_u$ )

### **3.2.9. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органического горизонта 33 т/га**

Функционирование подстилки рассматривалось нами по отношению к нескольким факторам, полученным по результатам дисперсионного анализа. Дисперсионный анализ показал, что наибольшее влияние на варьирование подстилки в ареале с запасами подстилки 33 т/га (северная, средняя и южная тайга) оказывает несколько факторов: величина наземного опада, температура, условия увлажнения, реакция среды.

Для того чтобы определить потенциальную устойчивость ареала нами рассчитаны объемы ниши и мощность ниши (P) по каждому фактору (V).

Обобщенные расчетные данные по объему и мощности экологической ниши ареала с запасами подстилки 33 т/га по отношению к группе факторов, оказывающих наибольшее влияние на варьирование запасов подстилки, приведены в таблице 3.11.

**Параметры экологической ниши ареала  
с запасами подстилки 33 т/га**

<i>Параметры ниши</i>	<i>Наземный опад (градация 22,5-31,1 т/га)</i>	<i>Температура (градация 22,5-31,1 т/га)</i>	<i>Коэффициент увлажнения (градация 22,5-33,1 т/га)</i>	<i>pH среды (градация 21,2 т/га)</i>
V	8	5	9	14
P	0,13	0,24	0,13	0,09

Биологическая ниша подстилки рассмотрена относительно величины наземного опада в ареале, т.к. растительные остатки опада формируют органическое вещество подстилки. В рассматриваемом ареале биологическая ниша широкая и маломощная в поле показателей величины опада (приложение 38).

Здесь можно полагать, что рассматриваемый фактор не является ведущим и тем более единственно значимым для ареала, реализация состояний которого может определяться другими факторами. Это подтверждается тем, что в распределении объекта по градиенту фактору имеются «провалы», с появлением одного или нескольких вторичных экологических оптимумов на периферии кривой распределения. Отсюда высокая пластичность объекта по отношению к данному фактору, связанная с возможностью использования ресурсов, обеспечиваемых другими параметрами.

Наиболее часто стабильность подстилки рассматривается по отношению к гидротермическому фактору. В нашем случае нами использовались данные по условиям увлажнения (коэффициент увлажнения Высоцкого-Будыко) и сумма активных температур выше 10 °С, полученные по экспертным источникам. Именно эти параметры непосредственно используются в палеопрогнозных расчетах и оказывают, как было показано, наиболее эффективное воздействие на формирование подстилки в экосистемах суши.

Термическая (температурная) ниша в ареале с запасами подстилки 33 т/га характеризуется максимальным объемом и минимальной мощностью ниши,

размытостью по градиенту фактора, наличием нескольких вторичных экологических оптимумов (рис.3.38, 3.39, приложение 38). Поэтому функционирование подстилки ареала носит очень сложный характер, что обеспечивается отсутствием жестких структурных и функциональных связей в объекте, при наличии связей-дублеров, позволяющих объекту мягко реагировать на внешние сигналы.

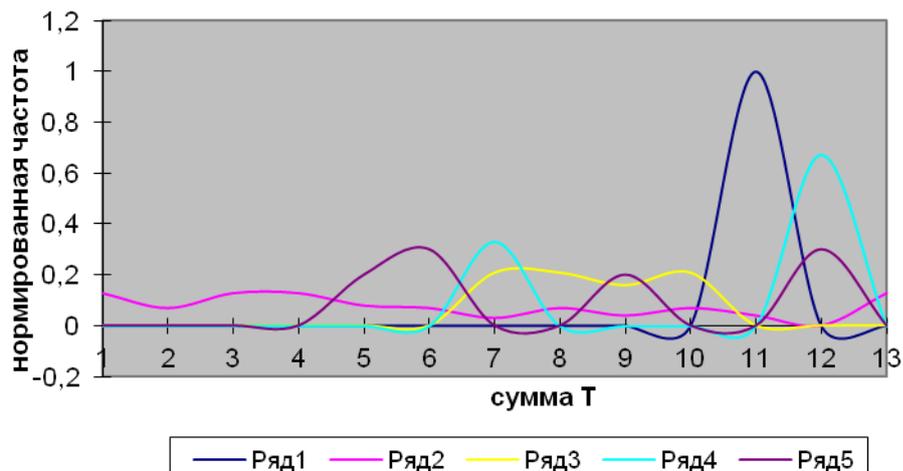


Рисунок 3.38. Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 33 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

Дисперсионный анализ показал, что наиболее значимым фактором, оказывающим влияние на варьирование запасов подстилки в ареале с запасами подстилки 33 т/га является реакция среды (рН). Тип функционирования подстилки рассматривалась по отношению к рН среды, данные по которой были получены из литературных источников.

Экологическая ниша подстилки по параметру рН представляет собой узкую нишу при большой ее мощности, когда объем ниши стремится к минимуму, а мощность – к максимуму (приложение 38).

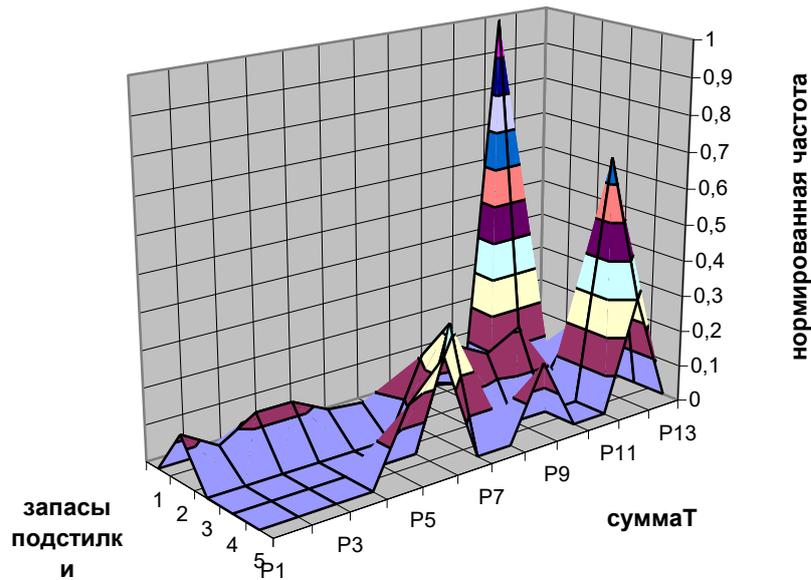


Рисунок 3.39. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 33 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

Такая структура ниши означает, что пространственное распределение подстилки находится в максимально возможной функциональной зависимости от данного гидротермического фактора, при незначительном влиянии информационного «шума» четко выраженный единственный пик экологического оптимума на кривой распределения по градиенту фактора – наглядное тому подтверждение. Состояние экосистемы почти целиком определяется данными почвенно-климатическими факторами и отличается высокой пространственной упорядоченностью, на основании чего можно предполагать выработку в самом объекте достаточно жестких структурных и функциональных связей. Отсюда – преимущественно инерционный (резистентный) характер устойчивости объекта на фоне общих запасов его гомеостатичности. При этом сама устойчивость таких объектов должна носить ярко выраженный избирательный характер. Они будут весьма чувствительны к изменениям определяющего их гидротермического фактора, но могут слабо (или почти не) реагировать на другие геофизические сигналы. Четко выраженная причинно-следственная связь существенно облегчает прогнозную оценку поведения подстилки при внешнем воздействии.

Таким образом, экологическая ниша подстилки ареала, рассмотренная относительно четырех факторов, полученных с помощью дисперсионного

анализа, характеризуется сложным характером: одновременно стабильным буферным и пластичным. Распределение подстилки по градиенту факторов указывает на генетическую неоднородность данной выборочной совокупности, на присутствие в ней различных растительных формаций (экотопов), по-разному реагирующих на изменения среды. Поэтому в ближайшем будущем возникает целесообразность выделения новых таксономических единиц объекта.

### **3.2.10. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 85 т/га**

Динамика хвойных лесов и кустарничковых тундр с запасами подстилки 85 т/га имеют схожие черты, однако особенности формирования подстилки тундровых экосистемах имеют несколько существенных отличий. Так, параметры экологической ниши тундр существенно отличаются от объема и мощности ниши хвойнотаежных лесов (табл.3.12).

Таблица 3.12

#### **Параметры экологической ниши ареала с запасами подстилки 85 т/га**

<i>Параметры ниши</i>	<i>Наземный опад (градация 92,3-99,3 т/га)</i>	<i>Температура (градация 92,3-99,3 т/га)</i>	<i>Коэффициент увлажнения (градация 92,3-99,3 т/га)</i>	<i>pH среды (градация 92,3-99,3 т/га)</i>
V	4	5	5	5
P	0,2	0,8	0,17	0,15

Кривые распределения подстилки по градиенту наземного опада, гидротермического фактора, реакции среды указывают на наличие нескольких оптимумов и провалов, но в целом характеризуются широким объемом с невысокой частотой ее оптимальной градации (рис.3.40, 3.41; приложение 39).

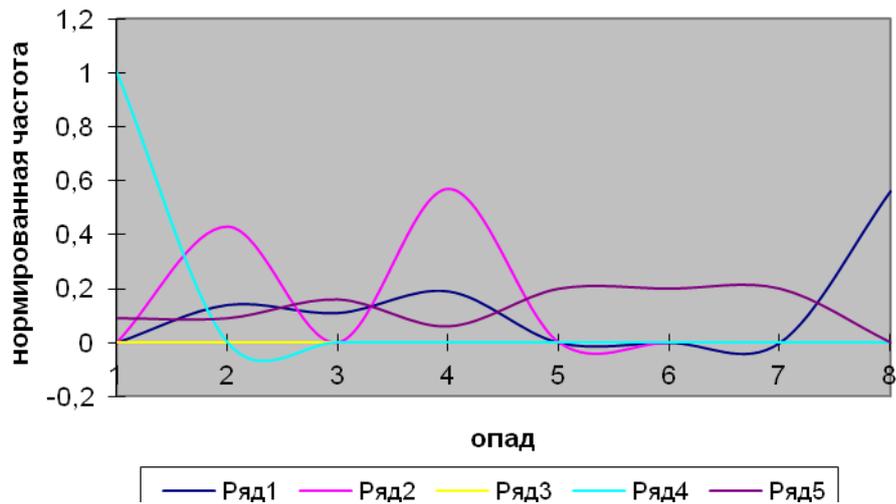


Рисунок 3.40. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 85 т/га в поле величины наземного опада

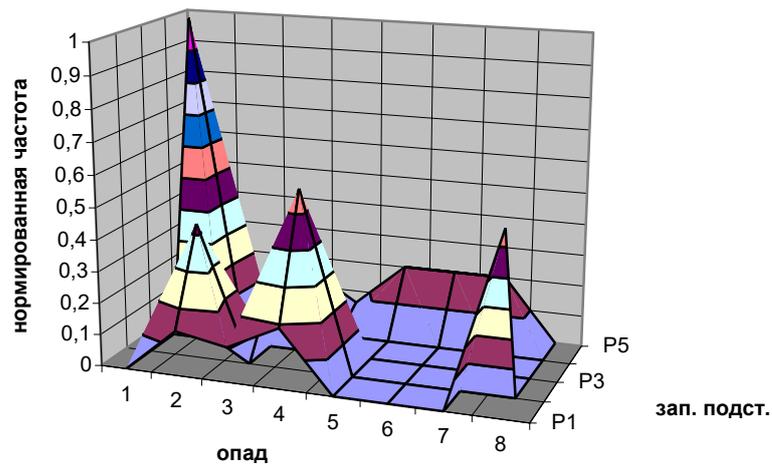


Рисунок 3.41. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 85 т/га в поле величины наземного опада

Наличие провалов и дополнительных оптимумов придает объекту высокую пластичность, т.к. «давление» неучтенных факторов способно сымитировать экологическую ситуацию, которую создает рассматриваемый фактор в зоне основного оптимума.

Присутствие у кривых распределения двух или многих вершин указывает на неоднородность ареала и присутствие в нем совокупностей точек иначе реагирующих на внешние воздействия.

Экологическая ниша подстилка ареала достаточно широкая, но основные состояния объекта сосредоточены в узкой части экологического оптимума. Данный тип экологической ниши относительно факторов, оказывающих наибольшее влияние на формирование запасов подстилки, отличается слабо выраженным значением экологического оптимума со средними значениями объема самой ниши. В этом случае резистентная стабильность объекта резко ослаблена, однако при воздействии внешних сигналов он способен поддерживать свое состояние за счет проявления пластичности, реже – упругости. Подстилка ареала обладает большим запасом гомеостатичности и достаточно высокой потенциальной устойчивостью.

### **3.2.11. Характеристика экологической ниши ареала с мощностью напочвенного органогенного горизонта 141 т/га**

Несмотря на то, что географически болота Западной Сибири расположены в зоне хвойнотаежных лесов, пункты с запасами подстилки, относящиеся к этой зоне, отнесены к отдельному ареалу, который рассматривается нами как интразональный (неплакорный) тип.

Параметры экологической ниши ареала рассчитаны с помощью информационно-статистического метода (табл.3.13).

Экологическая ниша ареала имеет четко выраженный широкий объем ( $V = 11$ ), что указывает на то, что область гомеостазиса ареала максимальная на суше. В тоже время мощность ниши характеризуется минимальными показателями ( $P = 0,08-0,28$ ), определяющими низкую сосредоточенность объекта в пространстве значений фактора, где объект встречается с наибольшей вероятностью и которую мы принимаем для него оптимальной.

**Параметры экологической ниши ареала с запасами подстилки  
141,4 т/га**

Параметры ниши	Наземный опад (градация 81,9-114,9 т/га)	Температура (градация 81,9-114,9 т/га)	Коэффициент увлажнения (градация 81,9-114,9 т/га)	pH среды (градация 92,3-99,3 т/га)
V	11	11	3	8
P	0,08	0,08	0,28	0,11

Кривые распределения подстилки по градиенту факторов (величина наземного опада, гидротермические условия, реакция среды) отличаются широким распространением вдоль оси абсцисс, наличием значительного числа «неглубоких провалов» и невысоких оптимумов (рис.3.42, 3.43; приложение 40).

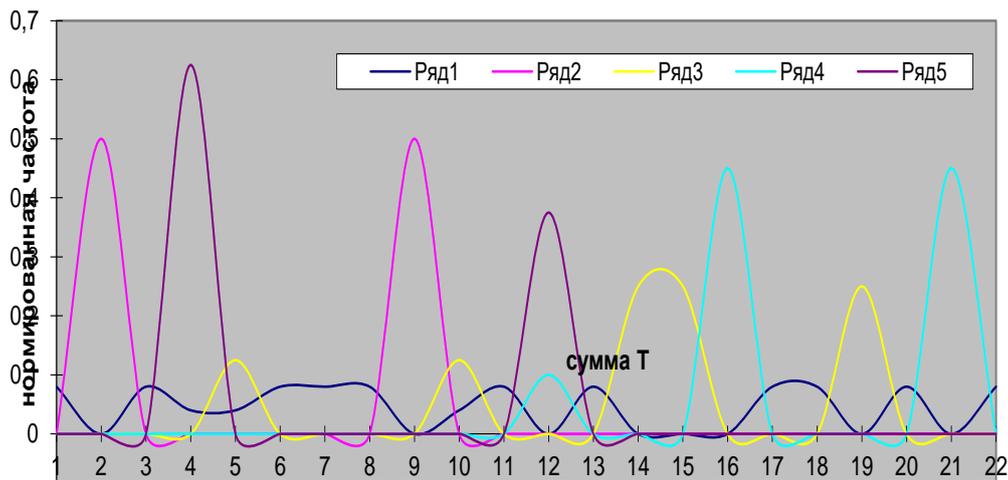


Рисунок 3.42. - Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 141 т/га  
в поле суммы активных температур выше 10 °С

Именно этот факт, а также отсутствие жестких структурных и функциональных связей в ареале, позволяют считать, что существует множество неучтенных факторов, которые помогают сгладить негативные воздействия внешней среды за счет использования дополнительных ресурсов, отсюда — высокая пластичность устойчивости объекта.

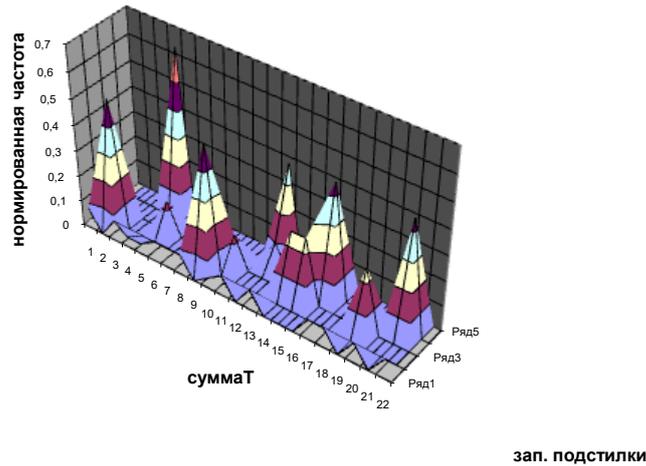


Рисунок 3.43. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 141 т/га в поле теплообеспеченности

Объем ниши, стремящийся к максимуму и мощность ниши, стремящейся к минимуму, определяют структуру ниши как гомеостатичную, высоко инерционную, пластичную. Параметры подстилки ареала могут без качественных преобразований варьировать в широких пределах, поэтому объект наиболее индифферентен к их изменениям. Чтобы вывести объект за пределы гомеостазиса, необходимы чрезвычайно сильные внешние воздействия. В пределах экологической ниши ареала все градации фактора достаточно равновероятны, что дает возможность подстилки не перестраиваться при изменениях фактора в пределах данного диапазона и подтверждает наличие механизмов адаптации.

### 3.3. Типизация экологических ниш основных почвенно-фитоценологических экосистем

Проведенная типизация экологических ниш мезомасштабных единиц ареалов с позиций потенциальной устойчивости напочвенных органических горизонтов имеет общее структурно-функциональное значение для природных

экосистем, поскольку отражает зонально-региональные контрасты в уровнях развития их адаптивной структуры.

Придавая более широкий смысл известному тезису Р. Уиттекера [372], а также, следуя основным положениям современной науки, можно сказать, что природные экосистемы эволюционируют в направлении дифференциации их почвенно-климатических и биологических ниш и в направлении рассеивания их адаптивных центров в пространстве ниши [236]. Оба процесса ведут к общему повышению устойчивости экосистем к внешним воздействиям, в том числе к изменениям климата. В данном случае эволюция трактуется как форма адаптации.

В решении проблемы устойчивости экосистем к внешним воздействиям: как естественным (прежде всего, климатическим), так и антропогенным, – немаловажную роль могут играть сохранение подстилки и других органогенных горизонтов.

Как было отмечено выше, графически парциальные модели экологических ниш ареалов представлены в виде объемных гистограмм и блок-диаграмм «стягивающих» поверхностей. В обоих случаях по одной из горизонтальных осей откладывается объем ниши (в нашем случае он не превышает градаций фактора), а по вертикальной оси – ее мощность (нормированная частота экологического оптимума). Таким образом, на каждой гистограмме или диаграмме все ниши в горизонтальной плоскости имеют единый нуль отсчета независимо от того, какое место они занимают в пространстве значений данного экологического фактора, что позволяет сравнивать их не только по мощности, но и по объему.

На объемной гистограмме каждому объекту отвечает один столбец, который занимает позицию, численно равную соответствующему объему ниши, и который по высоте равняется ее мощности. Следовательно, позиция и высота столбца позволяют оценить как возможный характер устойчивости объекта (резистентный, устойчивый и пластичный), так и ее относительную величину. Используя параметры  $V$  и  $P$ , различные сочетания их максимальных, минимальных и средних значений, можно провести своего рода типизацию экологических ниш любого объекта. Однако отсутствие надежной статистической связи между

параметрами  $V$  и  $P$  говорит об их определенной взаимозависимости и необходимости учета одновременно обоих признаков ниш при их типизации. Эту ситуацию помогают вскрыть и описать объемные гистограммы (рис.3.44).

Теоретически можно предположить четыре сочетания альтернативных состояний ниши:

А)  $V = \max, P = \min$ ;

Б)  $V = \min, P = \max$ ;

В)  $V = \max, P = \max$ ;

Г)  $V = \min, P = \min$ .

Однако для зонально-региональных единиц напочвенных органогенных горизонтов выражены только два первых (экстремальных) типа, между тем как в остальных случаях параметры  $V$  и  $P$  достигают лишь некоторых средних значений. Ниже приводится характеристика этих типов, с указанием значений  $V$  и  $P$  с соответствующей оценкой устойчивости экосистем. Типы ниш перечислены в порядке возрастания стабильности функционирования.

Определены и типизированы четыре типа экологических ниш, различающихся по объему и мощности: 1 тип –  $V (0,1-0,2), P (0,9-1,0)$ ; 2 тип –  $V (0,3-0,5), P (0,6-0,8)$ ; 3 тип –  $V (0,5-0,7), P (0,4-0,6)$ , 4 тип –  $V (0,7-0,9), P (0,1-0,4)$ , позволившие причислить подстилку к определенному классу по каждому градиенту фактора и охарактеризовать тип функционирования экосистемы.

I тип.  $V (0,1-0,2), P (0,9-1,0)$ . Абсолютно минимальная устойчивость подстилки – как резистентная, так и упругая. Обладая чрезвычайно узкой экологической нишей и весьма высокой концентрацией своих состояний в области экологического оптимума, подстилка быстро выходит из состояния равновесия даже при незначительном изменении фактора.

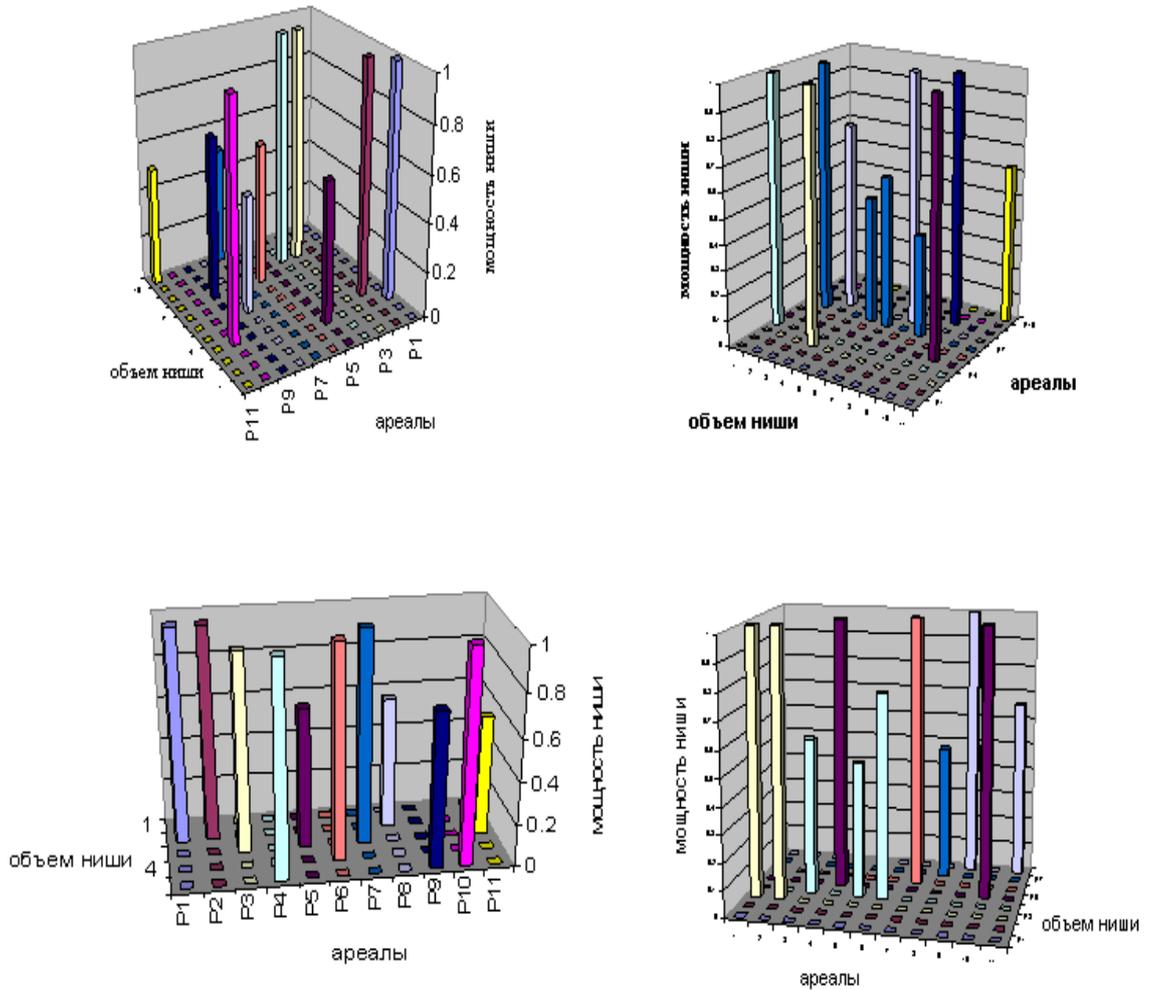


Рисунок 3.44. - Экологические ниши: 1-по величине наземного опада, 2 – по теплообеспеченности (сумма активных температур выше 10 °С), 3 – по условиям увлажнения (Ку), 4 – по реакции среды подстилки или верхних горизонтов почв

Такие экосистемы с высокочувствительной подстилкой могут использоваться как первоочередные индикаторы ландшафтно-экологических перестроек при фоновых сдвигах климатической системы.

Среди ареалов с различными запасами подстилки примеры экологических ниш первого типа по *величине наземного опада* дают:

- подареал с запасами подстилки 22,5-31,1; 31,1-39,7 т/га (ареал тайги);
- подареал с запасами подстилки 6,2-9,2; 15,2-18,2; 18,1-21,2 т/га (ареал луговых степей);
- подареал с запасами подстилки 85,3-92,3 т/га (кустарничковые тундры);

- подареал с запасами подстилки 2,-2,9 га (саванны);
- подареал с запасами подстилки 3,0-3,5 т/га (сухие степи);
- подареал с запасами подстилки 0,164-0,2 т/га (пустыни).

По *термическим условиям* нишу первого типа имеют:

- подареал с запасами подстилки 13,9-22,5; 39,7-48,3 т/га (тайга);
- подареал с запасами подстилки 6,9-9,2; 15,2-18,2; 18,2-19,1 т/га (луговые степи);
- подареал с запасами подстилки 81,9-114,9 т/га (болота Западной Сибири);
- подареал с запасами подстилки 85,3-92,3 т/га (кустарничковые тундры);
- подареал с запасами подстилки 3,0-3,5 т/га (влажные тропические леса);
- подареал с запасами подстилки 0,164-0,2 т/га (пустыни).

По *условиям увлажнения* экологические ниши не выделены.

По фактору *pH среды* следующие подареалы имеют ниши данного типа:

- подареал с запасами подстилки 13,9-22,5; 39,7-48,3; 48,3-57,0 т/га (тайга);
- подареал с запасами подстилки 15,2-18,2 т/га; 18,2-21,2 т/га (лесостепи);
- подареал с запасами подстилки 180,9-213,9; 213,9-246,9 т/га (болота Западной Сибири);
- подареал с запасами подстилки 9,4-11,4 т/га (субтропические влажные леса);
- подареал с запасами подстилки 85,3-92,3 т/га (кустарничковые тундры);
- подареал с запасами подстилки 3,0-3,5 т/га (влажные тропические леса);
- подареал с запасами подстилки 0,02-0,056; 0,164-0,2 т/га (пустыни).

Таким образом, можно полагать, что подареалы и градации фактора среды, которые находятся в пределах экологического оптимума, отражают снижение стабильности функционирования подстилки и экосистемы в целом.

II тип. V (0,3-0,5), P (0,6-0,8). Ниша этого типа достаточно широка, но основные состояния подстилки сосредоточены в узкой части экологического оптимума, поэтому резистентность слабая. Подстилка может сохранить свою качественную определенность при различных условиях за счет упругости вблизи экологического оптимума и, в меньшей степени, пластичности в диапазоне размытых ветвей ниши. В целом такая подстилка характеризуется незначительным

количеством экологических оптимумов, что повышает стабильность функционирования подстилки.

Среди ареалов с различными запасами подстилки к данному типу экологических ниш *по величине наземного опада* относятся:

- подареал с запасами подстилки 64,3-71,3; 71,3-78,3 т/га (кустарничковые тундры);
- подареал с запасами подстилки 0,6-0,9 т/га (саванны).

Среди основных ареалов нами не выделен подинтервал, для которого лимитирующим фактором является теплообеспеченность ( $S_{>10\text{ }^{\circ}\text{C}}$ ). Возможно использование таких параметров, как средние июльские температуры, радиационный баланс сухости позволят выявить узкие пропускные каналы экологических ниш.

По *условиям увлажнения* нами выделены следующие интервалы:

- подареал с запасами подстилки 12,2-15,2 т/га (лесостепи);
- подареал с запасами подстилки 11,8-13,2; 13,2-14,6; 16,0-17,4; 17,4-18,8 т/га (широколиственные леса);
- подареал с запасами подстилки 147,9-180,9; 213,9-246,9 т/га (болота Западной Сибири);
- подареал с запасами подстилки 7,4-9,4 т/га (субтропические леса);
- подареал с запасами подстилки 4,9-5,9 т/га (арктические тундры).

По фактору «кислотность почвенного раствора» выделены следующие подареалы:

- подареал с запасами подстилки 1,9-2,4; 2,4-2,9; 2,9-3,4 т/га (саванны);
- подареал с запасами подстилки 0,9-1,2 т/га (сухие степи);
- подареал с запасами подстилки 1,9-2,9; 4,9-5,9 т/га (арктическая тундра);
- подареал с запасами подстилки 0,092-0,128 т/га (пустыни).

Экологические ниши второго типа для экосистем суши наиболее малочисленны. Показатели климатических и биологических ниш некоторых ареалов находятся в пограничном состоянии с другими нишами, что встречается почти во всех основных экосистемах.

III тип V (0,5-0,7), P (0,4-0,6). Данный тип отличается от предыдущего сочетанием слабо выраженного экологического оптимума со средними значениями объема самой ниши. В этом случае резистентность подстилки также резко ослаблена, однако при изменении условий он способен поддерживать свое состояние за счет проявления пластичности и, гораздо меньше – упругости. Такая подстилка обладает повышенным запасом гомеостатичности и стабильности.

Третий тип экологической ниши подстилки представлен достаточно широко. По наземному опаду выделены:

– подареал с запасами подстилки 0,9-1,9 т/га;

По температурному градиенту подареалы не выделены.

По условиям увлажнения в данный тип ниши входят:

– подареал с запасами подстилки 14,6-16,0 т/га (широколиственные леса);

– подареал с запасами подстилки 5,4-7,4; 13,4-15,4 т/га (субтропические леса);

– подареал с запасами подстилки 2,9-3,9; 4,9-5,9 т/га (арктические тундры);

– подареал с запасами подстилки 0,056-0,092 т/га (пустыни).

По зависимости подстилка-pH среды к третьему типу отнесены:

– подареал с запасами подстилки 7,4-9,4; 11,4-13,4; 13,4-15,4 т/га (субтропические влажные леса);

– подареал с запасами подстилки 0,6-0,9; 1,5-1,8 т/га (сухие степи);

– подареал с запасами подстилки 0,9-1,9; 2,9-3,9 4,9-5,9 т/га (арктические тундры).

IV тип. V (0,6-0,9), P (0,1-0,4). При такой структуре экологической ниши подстилка наиболее стабильна, т.е. обладает максимально возможной гомеостатичностью, что обеспечивает ей высокую инерционность (резистентность), или буферность.

Подстилка может варьировать своими структурными переменными без качественных преобразований в максимально широком диапазоне градаций фактора, поэтому она наиболее толерантна к изменениям климатических и биологических градиентов. Необходимы чрезвычайно сильные изменения

факторов внешней среды, чтобы вывести подстилку 4 типа за пределы области гомеостаза. В самой же нише все градации фактора относительно равновероятны, что указывает на высокоразвитые механизмы адаптации подстилки к данному фактору. Подстилке нет необходимости перестраиваться сколько-нибудь существенно при изменениях фактора в пределах данного диапазона.

По наземному опад не выделено ниш данного типа.

К четвертому типу *температурной* ниши отнесен:

– подареал с запасами подстилки 22,5-31,1 т/га (тайга).

По условиям увлажнения:

– подареал с запасами подстилки 9,2-12,2 т/га (лесостепи).

По *реакции среды*:

– подареал с запасами подстилки 9,2-12,2 т/га (лесостепи);

– подареал с запасами подстилки 11,8-13,2 т/га (широколиственные леса);

– подареал с запасами подстилки 1,4-1,9 т/га (саванны).

По параметру *V* (объем) третий тип экологической ниши приближается к четвертому типу, сохраняя, однако, высокую вероятность экологического оптимума, что означает определенное снижение резистентности и усиление упруго-пластичных свойств.

Схематичное представление о взаимном пересечении, «перекрытии» экологических ниш ареалов с известными запасами подстилки отражено на рис. 3.45.

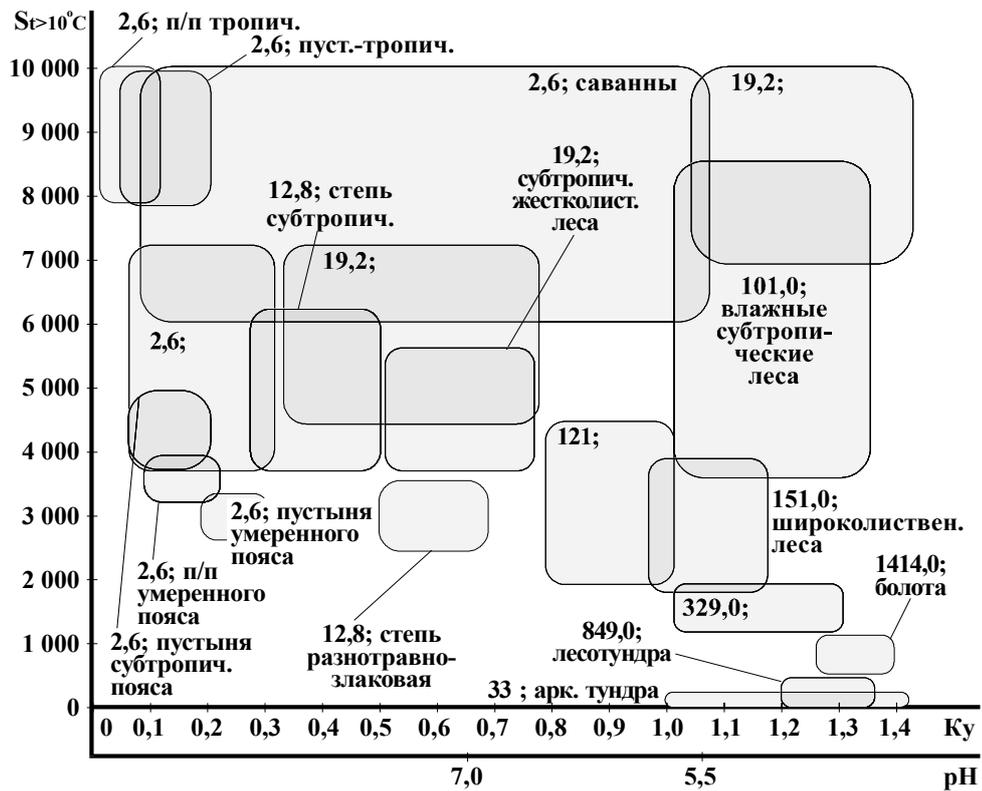


Рисунок 3.45. - Характеристика экологических ниш ареалов с известными запасами подстилки относительно суммы активных температур выше  $10^{\circ}\text{C}$ , коэффициента увлажнения и реакции среды

В целом же экологические ниши дифференцируются в первую очередь по своему объему, т.е. по ширине диапазона гидротермического пространства, в пределах которого данный ареал способен сохранить свою качественную определенность. Особенно это касается ниш с экстремальным характером потенциально устойчивости – первого и четвертого типов. Для промежуточных типов – второго и третьего – мощность ниши является не менее мощным диагностическим признаком, чем объем, поэтому они выделяются по указанным выше сочетаниям параметров объема и мощности.

### Выводы по разделу 3

1. Для решения задачи, поставленной в работе, использован информационно-статистический метод оценки межкомпонентной сопряженности явления и различных факторов, определены и типизированы четыре типа экологических ниш, различающихся по объему и мощности.

2. Для основных почвенно-фитоценологических экосистем описаны климатические и биологическая ниши, выделены экологические оптимумы (подареалы, где запасы подстилки максимально зависят от фактора среды).

3. Для визуализации изменений мощности напочвенного органогенного горизонта в пределах ареала в пространстве значений того или иного фактора, мощность и объем экологических ниш, рассчитанные с помощью информационно-статистического метода, описаны с помощью графиков и объемных гистограмм – «стягивающих» поверхностей для каждого из 11 ареалов.

4. Сформулирована и обоснована классификация типов экологических ниш напочвенного органогенного горизонта различных экосистем. Определены и типизированы четыре типа альтернативных состояния ниши напочвенного органогенного горизонта, различающиеся по объему и мощности.

## **ГЛАВА 4. ТИПИЗАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ЭКОСИСТЕМ НА ОСНОВЕ ОЦЕНКИ ВЗАИМОСВЯЗИ ХАРАКТЕРИСТИК МОЩНОСТИ НАПОЧВЕННОГО ОРГАНОГЕННОГО ГОРИЗОНТА И ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ**

### **4.1. Исходные материалы и методика исследования зонально-региональных особенностей распределения почвенных органогенных горизонтов в экосистемах суши**

Для выделения закономерностей распределения запасов подстилки в экосистемах суши разработана многоуровневая методика. Она позволяет решить поставленную задачу, используя экспертные данные и математические методы (корреляционный, дисперсионный, регрессионный анализ).

Предложенная нами методика состоит из следующих этапов:

1. Используя данные о пунктах с различными запасами лесной подстилки и степного войлока, полученные из собственных материалов автора и материалов экспертов – ведущих ученых географов, экологов, почвоведов построен ранжированный ряд и выделены 11 градаций запасов подстилки.

2. С помощью таксономического метода подтверждено разделение пунктов с известными запасами подстилки на ареалы. Определены правила для решения задачи разделения пунктов на ареалы. Произведен выбор наиболее информативного и наглядного графика для разделения пунктов на ареалы. Для обеспечения представительности выборок используется способ рандомизации.

3. Рассчитаны оценки среднего значения запасов подстилки и влияющих факторов.

4. Определены оценки дисперсии, позволяющие судить о компактности ареалов. В качестве оценок среднего использованы оценки среднего арифметического. Определены оценки средних значений запасов подстилки и факторов, влияющих на формирование подстилки.

5. Определена компактность ареалов. В неплотных ареалах выделены экстремальные точки, для чего произведена выбраковка точек в ареалах.

6. Произведена проверка нормальности распределения величин в выборках на основе критерия Уилка-Шапиро.

7. Описаны условия формирования, основные и диагностические свойства ареалов по следующей схеме:

- характеристика запасов подстилки в ареале, рассчитанная величина средних запасов подстилки;

- географическое положение ареала;

- условия формирования, основные и диагностические свойства ареала;

- растительность ареала, показатели малого биологического круговорота (биомасса, опад, прирост);

- фауна ареала, количественные и качественные показатели, роль в разложении наземного опада;

- результаты корреляционного и дисперсионного анализа, выводы о влиянии факторов на результирующий признак;

- экологические условия и границы ареала;

- особенности формирования подстилки в ареале.

8. Проведен анализ данных в ареалах с помощью корреляционного и дисперсионного анализа с целью проверки обоснованности влияния экологических факторов на запасы лесной подстилки и степного войлока.

Для выявления роли отдельных факторов в варьировании запасов подстилки и степного войлока в ареалах нами проведен дисперсионный анализ, позволяющий выделить из общей вариабельности результирующего признака (запасов подстилки) в ареале той части, которая определяется влиянием учитываемых и случайных факторов. Дисперсионный анализ проведен для однофакторного неравномерного комплекса. В качестве факторов с различным числом градаций и различным числом повторностей запасов подстилки при каждой градации фактора последовательно взяты: величина наземного опада, сумма активных температур выше 10 °С, коэффициент увлажнения и реакция

среды.

Определены общие дисперсии  $Q_t$ , характеризующие варьирование запасов подстилки относительно средних показателей в ареалах, вызванных влиянием на них как изучаемых факторов, так и случайных величин. Определены случайные дисперсии  $Q_w$ , а также дисперсии варьирования средних  $Q_a$  по градациям фактора на запасы лесной подстилки в ареалах [116].

10. Определение количественной зависимости между значениями переменных и запасами подстилки осуществлено с помощью регрессионного анализа. Проведение регрессионного анализа необходимо для прогнозирования запасов лесной подстилки и степного войлока в тех ареалах, где такие данные отсутствуют.

Регрессионный анализ проводится в следующей последовательности:

а) На первом шаге в каждом ареале для запасов подстилки и отдельно для каждого из влияющих факторов построены эмпирические (на основе выборочных данных) линии регрессии с целью проверки: являются ли регрессионные зависимости  $\Pi : (O.H.)$ ,  $\Pi : (S_{>10^\circ C})$ ,  $\Pi : (K_y)$ ,  $\Pi : (pH)$  – линейными (величины  $\Pi$  – условные средние, полученные по различным градациям факторов в ареалах).

Проведенный анализ показал, что все линии регрессии (линии связи) являются криволинейными.

б) На втором шаге найдены уравнения регрессии, описывающие зависимости между переменными при корреляционном характере связи. Оценены параметры уравнений регрессии с использованием способа наименьших квадратов [116].

в) На третьем этапе проведена проверка полученных уравнений регрессии для оценки прогноза значений запасов подстилки в каждом ареале.

Получены модели взаимосвязи климатических, биологических и косвенных факторов и запасов подстилки. Наличие такой связи дает возможность предсказывать значение подстилки в каждом из 11 ареалов по конкретным значениям влияющих факторов.

11. Для целей выяснения зональных закономерностей распределения запасов подстилки на суше нами произведена генерализация пунктов

с известными запасами подстилки в таксоны и составление картосхемы распределения запасов лесной подстилки и степного войлока.

Для решения задачи экологического прогнозирования устойчивости экосистем и отдельных участков суши важно оценить запасы подстилки в различных растительных сообществах, провести типизацию ареалов и таксонов, определить их экологические ниши, выяснить количественные зависимости между запасами подстилки и влияющими факторами. Впервые удалось разделить поверхность суши на ареалы и таксоны, исходя из параметров запасов подстилки и формирующих почвенно-климатических факторов.

Выделены зональные закономерности распределения запасов подстилки в экосистемах суши, которые позволяют решить поставленную в исследовании задачу, используя подстилку как индикатор устойчивости почвенно-фитоценологических экосистем.

#### **4.2. Методика разделения пунктов с известными запасами подстилки на ареалы**

Нами произведено разделение 330 пунктов с известными запасами лесной подстилки и степного войлока на ареалы с помощью ранжированного ряда. Выделены следующие градации:  $>0,6$ ;  $0,6 - 1,2$ ;  $1,3 - 1,6$ ;  $,7 - 2,6$ ;  $2,7 - 6,0$ ;  $6,0 - 12,3$ ;  $12 - 14$ ;  $14 - 21$ ;  $25 - 47$ ;  $52 - 97$ ;  $97 - 225$  т/га.

Произведено подтверждение разбивки пунктов на ареалы с помощью таксономического метода. Задачу разделения пунктов на ареалы относят к задачам таксономии: множество выборочных данных, характеризующих пункты с различными запасами подстилки и сопряженными значениями влияющих факторов с помощью определенных правил нужно разделить на ареалы.

В качестве правил выбраны следующие:

1. Ареал должен представлять собой относительно плотное по сравнению с другими областями пространства, скопление точек, определяющее запасы

подстилки в различных пунктах в зависимости от влияющих факторов: величины наземного опада, суммы активных температур, коэффициентов увлажнения и рН среды. Все другие области пространства должны содержать либо мало точек, либо не содержать их вовсе; в первом случае точки могут быть отнесены к экстремальным, требующим отдельного подробного рассмотрения. Для количественной характеристики выделенного выше понятия плотности необходимо получить как средние значения запасов подстилки и влияющих факторов по выделенным ареалам, так и значение дисперсий, характеризующих насколько близко относительно центра (среднего показателя) расположены в пространстве точки ареала: чем плотное, компактнее ареал, тем меньше должны быть дисперсии.

2. Ареалы должны быть отделимы друг от друга – они могут быть относительно близки друг к другу или разделены широкими участками пустого пространства.

Для разделения множества точек на ареалы, исходя из приведенных выше правил, в процессе разделения ареалов помимо требований о близости точек внутри ареалов, плотности и удаления их друг от друга, принят вариант разделения ареалов с одинаковым числом точек в каждом ( $N=30$ ). Это правило осуществлялось путем анализа графиков зависимостей запасов подстилки от влияющих факторов. Затем определялся наиболее информативный и наглядный для разделения на ареалы график. В качестве такого графика выбран график, отражающий зависимость запасов подстилки от коэффициента увлажнения, т.к. особенности распределения 330 точек на плоскости «запасы подстилки – коэффициент увлажнения» позволяют наиболее наглядно выделить ареалы (рис.4.1), а также график «запасы подстилки – величина наземного опада» (рис.4.2).

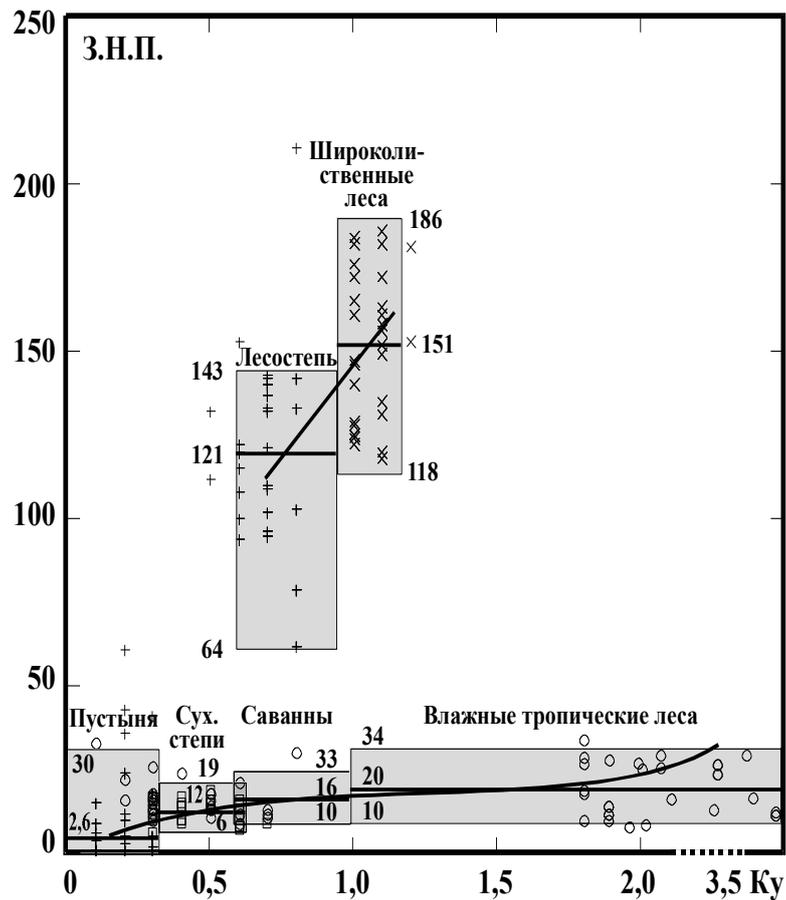


Рисунок 4.1. - Зависимость запасов подстилки (з.н.п., ц/га) от условий увлажнения (Ку)

Первые 120 точек распределились относительно оси абсцисс, что позволяет выделить ареалы по значениям плотности и разделенности друг от друга. Относительно оси ординат выделить ареалы из этих 120 точек невозможно. Остальные 210 точек распределились относительно оси ординат, что позволяет выделить оставшиеся ареалы.

В процессе классификации возникает ситуация связанная с тем, что 60 пунктов с запасами подстилки 11,9-21,1 т/га невозможно разделить на отдельные ареалы в плоскости «запасы подстилки-наземный опад» относительно оси ординат, так как точки расположены очень компактно (рис.4.2).

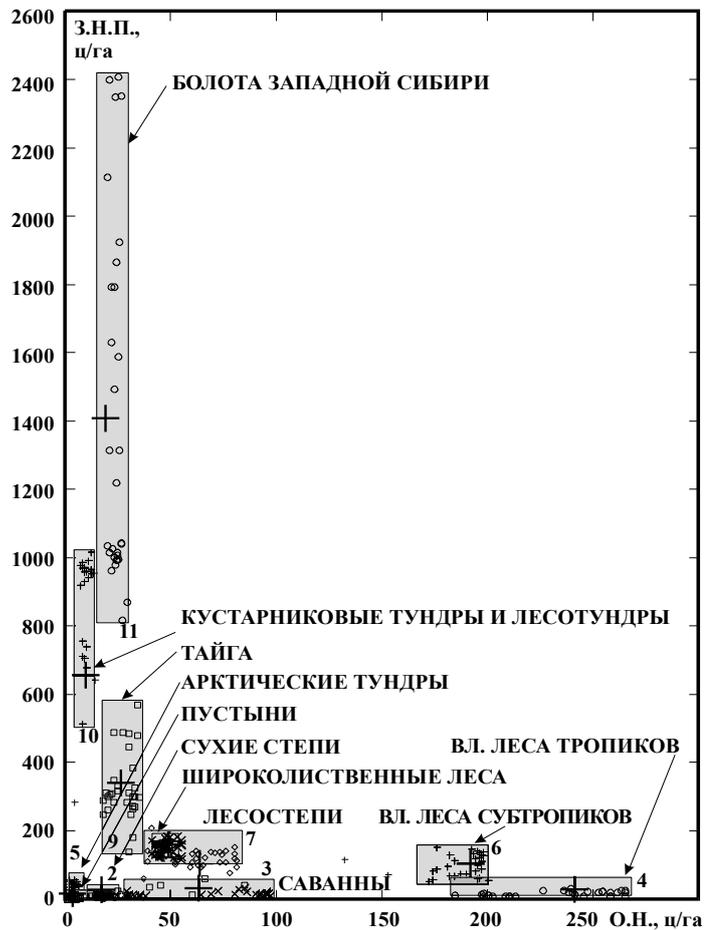


Рисунок 4.2. - Разделение 330 точек с известными запасами подстилки на ареалы в плоскости: запасы подстилки (з.н.п., ц/га) – величина наземного опада (О.н., ц/га)

В связи с этим рассмотрены варианты классификации в плоскостях «запасы подстилки – сумма активных температур», «запасы подстилки – реакция среды». Целесообразнее всего оказалась классификация этих ареалов в плоскости «запасы подстилки – теплообеспеченность (сумма активных температур)» (рис.4.3), что позволило разделить эти 60 точек на два ареала.

Поскольку выборки данных в ареалах должны служить источником информации о запасах подстилки и влияющих факторах, их взаимодействии, важно, чтобы они (выборки) правильно отражали свойства результирующего признака – запасов подстилки и факторов. Для этого выборки должны быть репрезентативны (представительны). Способом обеспечения представительности выборок является их рандомизация, т.е. случайность отбора данных в выборках.

Случайность данных в выборках обеспечивалась путем использования случайных чисел [116].

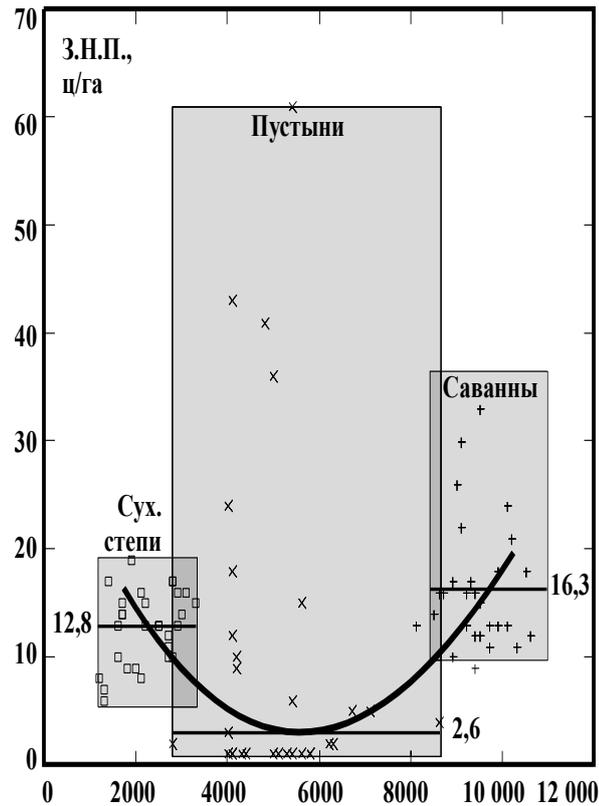


Рисунок 4.3. - Разделение 330 точек с известными запасами подстилки на ареалы в плоскости: запасы подстилки (з.н.п., ц/га) – теплообеспеченность ( $S_{t>10} \text{ } ^\circ\text{C}$ )

Для каждого из ареалов определены оценки среднего значения запасов подстилки и влияющих факторов, определены оценки дисперсии (средних квадратов отклонений случайных величин – запасов подстилки и влияющих факторов от оценок среднего в ареале), позволяющие судить о компактности ареалов.

В качестве оценок среднего использованы оценки среднего арифметического. Проведенный анализ ошибок среднего (возникающих за счет того, что оценка среднего получена по выборке из конечного числа данных), позволил сделать вывод о том, что полученные оценки среднего с малой погрешностью характеризуют истинное среднее значение.

Определены границы интервалов, позволяющие утверждать, что истинные средние значения в 95% случаев попадут в этот интервал, соответственно

и выборочные средние (оценки среднего) находятся в этом доверительном интервале.

Компактность (плотность) ареалов оценивалась нами как соотношение оценок дисперсий запасов подстилки и того влияющего фактора, в плоскости которого осуществлялось разделение на ареалы.

Анализ компактности показал, что три ареала являются неплотными. Это ареалы с запасами подстилки: 0,02-0,6; 0,6-1,2; 51,4-96,5 т/га; точки с запасами подстилки в них сильно разбросаны относительно своего центра (среднего). В этих ареалах предложено выделять т.н. экстремальные точки. Для их выделения и подтверждения того факта, что они отличаются от основной массы значений запасов подстилки, проведена выбраковка точек в ареалах. Правила, оправдывающие выбраковку, построены применительно к случаю, когда выборка данных (запасы подстилки или влияющих факторов в ареале) описывается нормальным (близким к нему) законом распределения [116].

Для всех ареалов проверено допущение о нормальности распределения величин в выборках, характеризующих как запасы подстилки, так и влияющие факторы. Необходимость такой проверки связана также с тем, что все последующие математические операции – корреляционный анализ, показывающий насколько обоснован выбор факторов; дисперсионный анализ, показывающий насколько варьирование экологических факторов в ареале сказывается на варьировании запасов подстилки и регрессионный анализ, позволяющий прогнозировать запасы подстилки – требуют нормальности распределения значений в выборках.

Проверка гипотезы о нормальности распределения значений в выборках проводилась на основе критерия Уилка-Шапиро [116], специально приспособленного для случая, когда объем выборки не превышает  $N < 50$ . Результаты проверки показали, что, рискуя ошибиться в 10% случаев, можно утверждать, что все выборки распределены нормально. Это подтверждается и с помощью коэффициента вариации (табл.4.1).

### Показатели плотности основных ареалов

<i>Ареалы запасы подстилки, ц/га)</i>	<i>Факторы</i>	<i>Компактность</i>	<i>Коэффициент вариации, %</i>	<i>Оценка медианы</i>
2,6	Запасы подстилки, ц\га	1,1	68	0,55
	Наземный опад, ц\га		58	2
	Сумма активных температур, °С		26	5050
	Коэффициент увлажнения		44	0,2
	Реакция среды		5	8,2
12,8	Запасы подстилки, ц\га	1,3	26	13
	Наземный опад, ц\га		16	17,5
	Сумма активных температур, °С		27	2200
	Коэффициент увлажнения		27	0,4
	Реакция среды		3	7,2
16,3	Запасы подстилки, ц\га	0,04	36	15,5
	Наземный опад, ц\га		44	76
	Сумма активных температур, °С		6	9450
	Коэффициент увлажнения		42	0,35
	Реакция среды		3	5,8
19,2	Запасы подстилки, ц\га	0,08	38	20
	Наземный опад, ц\га		11	240,5
	Сумма активных температур, °С		25	9800
	Коэффициент увлажнения		44	2,65
	Реакция среды		6	4,9
33	Запасы подстилки, ц\га	147,5	46	35,5
	Наземный опад, ц\га		38	3
	Сумма активных температур, °С		26	345
	Коэффициент увлажнения		9	2
	Реакция среды		3	5,7
101,3	Запасы подстилки, ц\га	4,43	31	100
	Наземный опад, ц\га		8	192,5
	Сумма активных температур, °С		20	6350
	Коэффициент увлажнения		10	1,6
	Реакция среды		4	4,2

<i>Ареалы запасы подстилки, ц\га)</i>	<i>Факторы</i>	<i>Компактность</i>	<i>Коэффициент вариации, %</i>	<i>Оценка медианы</i>
121	Запасы подстилки, ц\га	4,0	22	120,5
	Наземный опад, ц\га		21	64,5
	Сумма активных температур, °С		26	2550
	Коэффициент увлажнения		12	0,7
	Реакция среды		5	6,4
151	Запасы подстилки, ц\га	22	25	152,5
	Наземный опад, ц\га		10	47
	Сумма активных температур, °С		27	2600
	Коэффициент увлажнения		6	1,05
	Реакция среды		15	6,05
329	Запасы подстилки, ц\га	306	29	305
	Наземный опад, ц\га		20	30
	Сумма активных температур, °С		22	1600
	Коэффициент увлажнения		15	1,3
	Реакция среды		16	4,4
849	Запасы подстилки, ц\га	4337	17	952
	Наземный опад, ц\га		24	9
	Сумма активных температур, °С		39	600
	Коэффициент увлажнения		15	2,2
	Реакция среды		7	5
1414	Запасы подстилки, ц\га	54435	36	1134
	Наземный опад, ц\га		10	24
	Сумма активных температур, °С		16	961
	Коэффициент увлажнения		10	1,75
	Реакция среды		14	4,8

В исследовании для характеристики основных почвенно-фитоценоотических экосистем используются показатели среднего арифметического значения запасов подстилки (табл.4.2).

### Характеристика запасов подстилки в ареалах

<i>Пределы колебаний запасов подстилки в ареале, т/га</i>	<i>Оценка среднего арифметического, т/га</i>	<i>Оценка медианы, т/га</i>
0,02-0,6	0,3	0,06
0,6-1,2	1,3	1,3
1,3- 1,6	1,7	1,6
1,7-2,6	2,0	20
2,7-6,0	3,3	3,6
6,0-12,3	10	10
12-14	12	12
14-21	15	15,3
25-47	33	31
52-97	85	95
97-225	141	113

### 4.3. Характеристика условий формирования, основных и диагностических свойств ареалов с различными запасами напочвенной подстилки

В основу методического подхода, позволяющего охарактеризовать каждый из выделенных нами ареалов, положены данные о вариабельности запасов подстилки (полученные по экспертным материалам), географическом расположении ареала и его границах, по особенностям малого биологического круговорота, биомассе и численности редуцентов. Для выделенных ареалов проведен корреляционный, дисперсионный и регрессионный анализ, каждый из которых позволяет решить задачу определения степени зависимости запасов подстилки от влияния экологических (биологических, климатических, косвенных) факторов.

Рассмотрим условия формирования, основные и диагностические свойства на примере ареала с запасами подстилки 0,3 т/га (приложение 22).

Ареал включает в себя 30 пунктов с экспертными значениями запасов подстилки от 0 до 6 т/га (рис.4.4). Рассчитанное нами среднее значение запасов подстилки составляет 0,3 т/га.

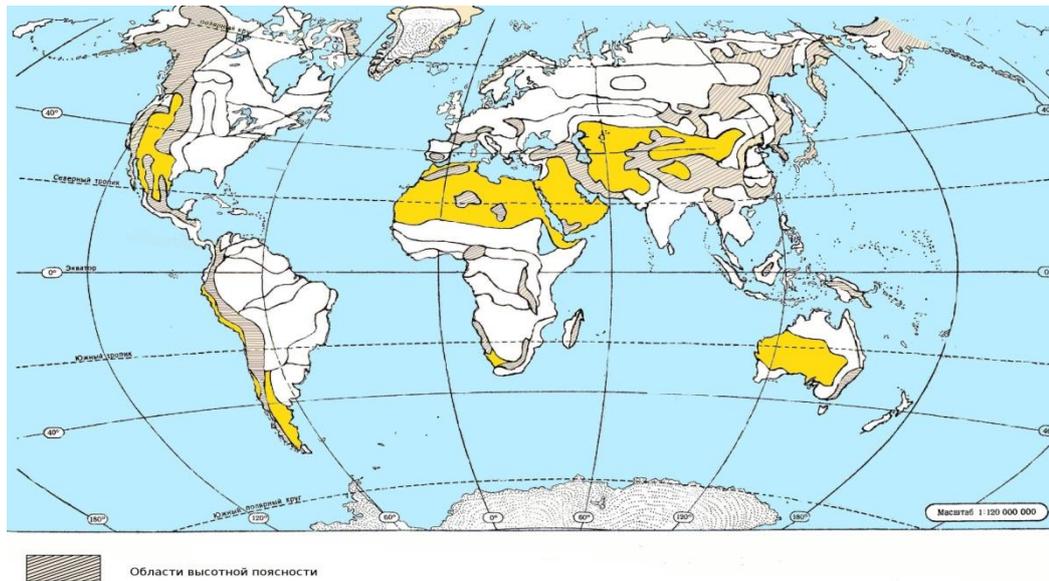


Рисунок 4.4. - Ареал с запасами подстилки 0,3 т/га

В пустынной зоне отмершие части растений (листья, однолетние побеги, многолетние отмершие части и т.п.) быстро подвергаются мацерации и минерализации. Поэтому они редко образуют на поверхности слой, подобный степному войлоку или лесной подстилке, за исключением тугаев, где наблюдается накопление слоя лесной подстилки (до 1-1,5 см, редко больше) и некоторых саксаульников. В саксаульниках Казахстана накапливается на почве 6,4 т/га мертвого саксаула, разложение этого материала идет очень медленно:

Общее количество мертвых растительных остатков составило в туранговом тугае 6 т/га, в ивовом тугае – 4 т/га, т.е. было в пять раз меньше, чем в лиственных (дубравы, березняки) лесах средней полосы европейской части СССР [145].

По классификации Л.Г. Богатырева, А.Д. Флесса [43] подстилка в ареале характеризуется: по количеству горизонтов как примитивная, по мощности –

маломощная (<10 см), по величине подстильно-опадного коэффициента (ПОК) – неразложенная.

Ареал расположен в умеренном, субтропическом и тропическом поясах на бурых и серо-бурых, светло-каштановых почвах, солонцах полупустыни, солончаках полупустынной и пустынной зон и охватывает обширные пространства суши на всех материках.

Ареал с запасами подстилки 0,3 т/га расположен на юге Монголии, занимает Такла-Макан, Алашань, Джунгарскую равнину, некоторые части плато Ордос, Казахский мелокосопочник. На подгорных равнинах Монгольского и Восточного Тянь-Шаня, Куньлуня и Гобийского Алтая распространены каменистые пустыни. Ареал охватывает межгорные котловины Гобийского Алтая, Восточного Тянь-Шаня и Алтынтага.

В Северной Америке ареал занимает низовья р. Рио-Гранде, плато Эдуардос, плато Колорадо, распространяясь до северной окраины Передового хребта (42° с.ш.-27° с.ш.).

В Южной Америке ареал представлен внутриматериковыми полупустынями и пустынями на межандийских плоскогорьях Центральных Анд между 15-28° ю.ш. и береговыми пустынями на западе тропического леса, протягивающиеся от 5° до 28° ю.ш. вдоль побережья.

В Африке ареал с запасами подстилки 0,3 т/га расположен во внутренних районах Атласа и вдоль ливийско-гвинейского побережья; зона пустынь протягивается широкой полосой через всю Африку и переднюю Азию. Широтные границы этой зоны нечеткие.

В Австралии ареал с запасами подстилки 0,3 т/га простирается с северо-запада на юго-восток через Западно-Австралийское плоскогорье и Центральную низменность.

Ареал формируется в условиях сухого и резко континентального климата. Испаряемость превышает сумму годовых осадков на порядок, причем значительная часть этих осадков выпадает в виде снега, который перераспределяется микрорельефом и низкорослой кустарничковой

растительностью, создающими комплексность и пятнистость почв, по характеру их увлажненности.

Континентальный тип климата характеризуется жарким сухим летом и холодной, с отрицательными температурами, зимой, в течение которой почвы ежегодно промерзают. Основными фоновыми почвами, как было сказано выше, являются бурые полупустынные, серо-бурые пустынные и песчаные пустынные.

Часть ареала, расположенного на аридных, тропических и субтропических почвах образуются в условиях высоких температур в течение всего года, постоянного дефицита влаги, скудной растительности и преобладания физического выветривания, характерного для пустынного почвообразования.

Зона ареала, расположенная в поясе субтропических пустынных степей, характеризуется континентальным климатом, сухим и жарким, но в отличие от зоны бурых полупустынных и серо-бурых пустынных контрастность гидротермических условий не приводит к формированию коркового пористого и подкоркового слоеватого горизонтов. Осадки выпадают преимущественно в зимне-весенний и осенний периоды. Условия формирования, основные и диагностические особенности ареала с запасами подстилки 0,3 т/га приведены в таблице 4.3.

Таблица 4.3

**Условия формирования, основные и диагностические особенности  
ареала с запасами подстилки 0,3 т/га**

<i>Аридные тропические и субтропические почвы</i>	<i>Преимущественно в аридных и семиаридных тропических областях; в условиях средиземноморского типа климата</i>
Рельеф	Равнины морских аккумуляций (редко глинистые) аллювиальные и древнеаллювиальные отложения; коренные песчаные и супесчаные и переветренные отложения
Ку, ТВР, осадки	Менее 1; непромывной (аридный); 50-250 мм в год
Растительность	Сообщества семейства Hammada, Artemisia
pH	8,4-8,9

<i>Аридные тропические и субтропические почвы</i>	<i>Преимущественно в аридных и семиаридных тропических областях; в условиях средиземноморского типа климата</i>
Аридные почвы суббореальных полупустынь и пустынь	Евразия (Средняя и Центральная Азия), Северная Америка, Патагония
Рельеф	Древние равнины морской аккумуляции, холмистые денудационно-эрозионные равнины), третичные плато морской аккумуляции, карбонатно-гипсоносные породы, высокие террасы рек, древнеаллювиальные им денудационно-эрозионные равнины
Ку, ТВР, осадки	0,1-0,3, аридный (непромывной)100-200 мм,
pH	7,4-7,6 книзу 8,0-8,5 (9,5)
Растительность	Водоросли, лишайники, полынь, биюргун, галофиты
Почвы субтропических пустынных степей и эфемеровых полупустынь	Евразия: Тянь-Шань, Памиро-алай, Копетдаг, Закавказье, передняя Азия, Пакистан, Китай; Северная Америка – Скалистые горы; Южная Америка – Аргентина у подножья Анд
Рельеф	Подгорные наклонные равнины, холмистые предгорья (зона “адыров”) и склоны гор
Ку, ТВР, осадки	Менее 1, непромывной, 170-600 мм
Растительность	Осочково-мятликовая с полынью, разнотравно-осочково-мятликовая с эфемероидами, эфемеро-пырейно-разнотравная
pH	От нейтрального до слабощелочного
Гумус, %	0,5-1,5

А.И. Перельман [261] рассматривает климат пустынь как результат деградации (иссушения) различных климатов, в котором сохраняется режим атмосферных осадков исходного климата. Общим для всех пустынь является малое абсолютное количество осадков. Пустыни – это экосистемы с малой биологической информацией, ослабленными биотическими и водными связями, но с интенсивными прямыми воздушными связями. Все это уменьшает централизацию, упорядоченность и самоорганизацию, устойчивость биогеоценоза.

Для пустынь характерны своеобразные саксауловые леса, травянистые, кустарниковые и полукустарниковые сообщества. Это позволяет рассматривать различные пустыни как результат уменьшения биомассы (Б) и прироста (П)

(деградации) лесов, степей, лугов и саванн. Пустынная деградация связана не только с иссушением климата, но и с похолоданием (полярные пустыни) и засолением (солонцы и солончаки в степях).

Биомасса в пустынях обычно составляет 10-15 ц/га, но достигает и 300 ц/га (больше, чем в черноземных степях). Ежегодная продукция чаще всего колеблется в пределах 5-15 ц/га, возрастая до 50 ц/га в саксауловых пустынях. Соотношение между Б и П меняется сильно. По величине К одни пустыни близки к саваннам, другие – к лесам, третьи – к степям и т.д. Возможно, пустынная деградация уменьшая биомассу и ежегодную продукцию, не влияет на соотношение между ними – величину К.

Основной источник запасов подстилки – наземный опад в ареале очень мал, изменяется в пределах 0,02-6 т/га [19, 21, 22, 308]. Невысокие показатели опада (до 10 ц/га) обеспечиваются за счет эфемерово-кустарничковых пустынь и полупустынь. Показатели наземного опада свыше 10 ц/га отмечаются (за счет мертвых растительных остатков) в тугаях и саксаульников. В таблице 4.4 приведены некоторые показатели биологического круговорота, уточненные нами по 30 сообществам исследуемого ареала. Для обобщения данных в целом по суше в таблице приведен индекс соотношения подстилка/наземный опад, именуемый в литературе подстильно-опадным коэффициентом (ПОК).

По абсолютному количеству растительного опада и отношению опада к биомассе пустыни не отличаются от других типов экосистем (например, в эфемерово-полынных пустынях масса опада такая же, как в лесах). Специфична для пустынь ничтожная роль в биомассе зеленых однолетних органов растений.

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала  
с запасами подстилки 0,3 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц/га [22]	12
Наземные части, ц/га [22]	1,5
Наземные части, % [22]	13
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	3,6
Индекс соотношения подстилка/наземный опад, ПОК	0,7

В резкоокислительной среде пустынь разложение их остатков протекает интенсивно, органические вещества быстро минерализуются и гумус почти не накапливается. Эти пустыни отличаются от черноземных степей, лесов и тундры. Древесные остатки, наоборот, сохраняются долго, консервируясь в сухом климате, но не гумифицируясь.

В ареале отмечаются относительно высокие показатели численности редуцентов: зоомасса беспозвоночных животных – 2,2 ц/га, биомасса микроорганизмов – 10,0 ц/га (табл.4.5).

Качественный состав микроорганизмов характеризуется высокой численностью актиномицетов, отвечающих за разложение и минерализацию органического вещества, поступающего с растительными остатками наземного опада.

Благодаря качественному и количественному составу микроорганизмов отмечается высокая скорость разложения растительных остатков. Это объясняется ограниченным периодом вегетации, обусловленным высокой теплообеспеченностью и недостаточным увлажнением. Именно в это период деятельность редуцентов активизируется, и большая часть растительных остатков подвергается разложению.

**Показатели содержания основных групп микроорганизмов  
в ареале с запасами подстилки 0,3 т/га [238]**

<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Количество микроорганизмов, в тыс. на 1 га</i>				
	<i>Общее число</i>	<i>Неспорообразующие бактерии</i>	<i>Бациллы</i>	<i>Актиномицеты</i>	<i>Грибы</i>
2,6	218500	101500	38700	77500	1000

Для выявления зависимости запасов подстилки от основных факторов нами проведен корреляционный анализ (табл.4.6).

Таблица 4.6

**Результаты корреляционного анализа**

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ку</i>	<i>pH</i>
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	0,39	1	0	0	0
Температура	0,25	0,27	1	0	0
Ку	-0,19	0,05	0,18	1	0
pH	-0,32	0,23	-0,19	0,2	1

Анализ коэффициентов корреляции (табл.4.6) показал, что существует прямая зависимость запасов подстилки от величины наземного опада (39%) и температуры (25%) и обратная – от коэффициента увлажнения (19%) и pH среды (0,32%).

Количество наземного опада находится в зависимости от температуры (27%), коэффициента увлажнения (5%) и pH среды (23%), что позволяет сделать вывод о том, что аридные условия (высокие температуры, недостаток увлажнения, щелочная реакция среды) затормаживают рост растений,

обуславливая низкие показатели наземного опада – основного источника органического вещества подстилки.

Для выявления биологических и климатических факторов, оказывающих наибольшее влияние на варьирование запасов подстилке в ареале, нами проведен дисперсионный анализ (табл.4.7).

Результаты дисперсионного анализа показывают, что изменение запасов подстилки в ареале на 97% зависит от изменения величины наземного опада.

Таблица 4.7

### Результаты дисперсионного анализа

<i>Источник варьирования</i>	<i>Степень влияния на основной результирующий признак – запасы подстилки</i>
Наземный опад	0,97 (97%)
$S_{t>10} \text{ } ^\circ\text{C}$	0
Ky	0
pH	0

Регрессионный анализ позволил получить уравнения прямой регрессионной связи между запасами подстилки (y) и отдельно каждым влияющим фактором (x=О.н.,  $S_{t>10} \text{ } ^\circ\text{C}$ , Ky, pH). Для уменьшения ошибки прогноза получены уравнения криволинейной регрессионной связи (рис.4.5).

Уравнения прямой регрессионной связи имеют следующий вид:

$$y = 0,39 + 0,13x \text{ для } x = \text{О.н.}, y = 0,25 + 0,0001x \text{ для } x = S_{t>10} \text{ } ^\circ\text{C},$$

$$y = 0,92 - 1,17x \text{ для } x = \text{Ky}, y = 4,12 - 0,42x \text{ для } x = \text{pH}.$$

Ошибки прогноза для этих уравнений лежат в пределах 30%.

Уравнения криволинейной регрессионной связи имеют вид:

$$y = -0,37 + 0,73x - 0,09x^2 \text{ для } x = \text{О.н.},$$

$$y = -1,33 + 0,0006x - 0,0004x^2 \text{ для } x = S_{t>10} \text{ } ^\circ\text{C},$$

$$y = 2,15 - 6,4x + 39,3x^2 \text{ для } x = \text{Ky},$$

$$y = -23,8 - 6,6x - 44x^2 \text{ для } x = \text{pH}.$$

Ошибки прогноза лежат в пределах 20-25%. Представление уравнения регрессионной связи в виде выражения ( $x = \rho H$ ):

$$y = -0,003 + 950x - 118,4x^2 + 4,9x^3 \text{ ошибку прогноза не уменьшает.}$$

Географию ареала с запасами подстилки 0,3 т/га определяет недостаточность увлажнения при высокой теплообеспеченности: коэффициент увлажнения 0,2 и ниже, при высоких запасах тепла – сумма активных температур – выше 8000 °С.

Отличительной особенностью климата Центральной Азии является исключительная засушливость: количество осадков 100-200 мм/год при испаряемости 200-300 мм/год, а также высокие температуры в течение всего года.

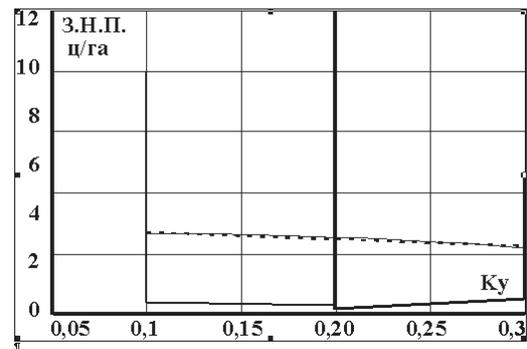
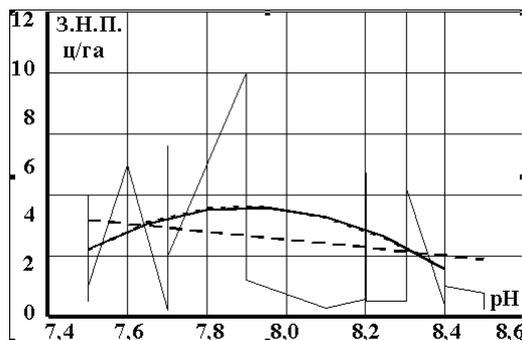
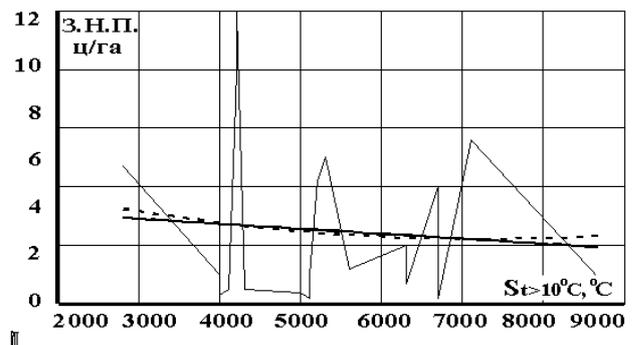
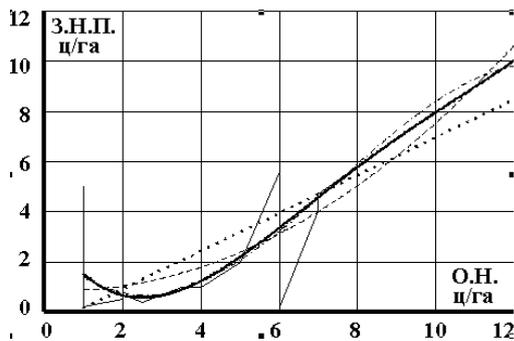


Рисунок 4.5. - Регрессионная связь на примере ареала с запасами подстилки 0,3 т/га

Образование пустынь на западе Мексики обязано холодному Калифорнийскому течению, опусканию над ним воздушных масс, перемещающихся по восточной периферии Северо-Тихоокеанского максимума. Нагревающийся при опускании воздух располагается выше холодного слоя, благодаря чему возникает устойчивая

стратификация атмосферы, исключая восходящие воздушные токи, образование облачности и выпадение атмосферных осадков.

В Южной Америке суточные амплитуды температур достигают 30 °С, за год сюда поступает 300-500 мм осадков (на юге – менее 150 мм), постоянны очень сухие ветры. Все это создает условия для интенсивного физического выветривания и дефляции.

В Австралийской части ареала при годовых нормах осадков, почти нигде не опускающихся ниже 200-250 мм/год, резкая недостаточность увлажнения связана с их интенсивным испарением (200-300 мм/год).

География территорий ареала с запасами подстилки 0,3 т/га, расположенных в жарком внутритропическом поясе, определяется количеством доступной влаги и продолжительностью ее поступления при высоких запасах тепла.

Границы ареала проходят вдоль изолинии  $K_u$  0,3. Недостаточное поступление осадков, высокая испаряемость резко снижает их эффективность для вегетации растений, что приводит к разреживанию растительного покрова, опустыниванию, низким показателям наземного опада. Наряду с аридными условиями наличие щелочной реакции среды приводит к подавлению растительности. Ограниченный период вегетации растений приводит к тому, что деятельность редуцентов, которые характеризуются высокой численностью, интенсивна в течение очень короткого периода. Поэтому практически весь незначительный наземный опад подвергается разложению, а запасы подстилки в ареале – минимальные на суше.

Продвижению ареала на север препятствует недостаточное увлажнение, поэтому увеличение количества доступной влаги приводит к увеличению количества наземного опада и запасов подстилки в пограничных ареалах. Ареал граничит на севере с ареалом с большими запасами подстилки, который расположен в зоне степей умеренного климатического пояса. Граница обусловлена увеличением опада, снижением численности редуцентов.

На юге ареал граничит с местностью с большими запасами подстилки, расположенной в зоне влажных лесов тропического, субэкваториального

и экваториального поясов. Граница обусловлена увеличением опада и доли надземных частей в нем.

Процессы почвообразования и формирования подстилки в субтропических пустынях протекают в условиях крайнего недостатка влаги и избытка тепла. По направлению к югу сухость климата все более нарастает. В связи с этим, от северной части (эфемерово-полукустарничковые субтропические пустыни) к южной (лишайниково-полукустарничковые пустыни), падает продуктивность органической массы и отмечается сужение биологического круговорота.

Динамика органического вещества в сообществах пустынной зоны (полных и солянковых пустынь, такыров, саксаульников и тугаев) имеет свои специфические особенности благодаря преобладающему участию в них растений особой жизненной формы – полукустарничков, а также в отдельных случаях большой роли эфемеров.

Таким образом, в пустынях малый биологический круговорот протекает быстро, зеленая органическая масса мала, органические вещества или минерализуются или консервируются, но практически не гумифицируются. Преобладающая часть живого вещества сосредоточена под землей. В связи с особенностями гидротермического режима субтропических пустынь процессы разложения протекают чрезвычайно интенсивно. Большая часть растительных остатков мацерируется.

Условия формирования, основные и диагностические свойства для выделенных ареалов приведены в приложениях 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32.

#### **4.4. Зональные закономерности распределения запасов напочвенной подстилки в почвенно-фитоценологических экосистемах суши**

Закономерности распределения почв на Земном шаре являются основой научной систематики и составления классификаций. Проблема классификации

является одной из наиболее сложных теоретических проблем большинства естественных наук. В полной мере это относится к тем наукам (почвоведение, география, биология, лесоведение, экология, рациональное природопользование), которые занимаются вопросами формирования и распространения подстилки (ветоши). Более того, разработка классификации особенно трудна в связи со специфическими чертами генезиса, состава и свойств напочвенных органогенных горизонтов как совершенно особого природного тела. Среди этих особенностей выделяют, прежде всего, следующие:

- органо-минеральный состав напочвенных органогенных горизонтов, формирующихся в результате взаимодействия живых организмов и их метаболитов;
- широкая суточная, сезонная, годовая и вековая динамика почвенных процессов и свойств напочвенных органогенных горизонтов;
- высокая пространственная по (горизонтали) вариабельность измеряемых свойств напочвенных органогенных горизонтов;
- пространственная непрерывность покрова, занятого подстилкой или степным войлоком;
- воздействие производственной деятельности человека на природный почвенный покров и подстилку, как часть почвы, и формирование в разной степени антропогенно измененных подстилок;
- неоднозначность реакции подстилки на антропогенные воздействия в связи с разнообразием условий, видов и технологий землепользования;
- относительная молодость науки о напочвенных органогенных горизонтах и длительная разобщенность национальных научных школ.

Отмеченные особенности напочвенных органогенных горизонтов требуют выработки особых принципов классификации, отличных от принципов классификаций мира живых микроорганизмов, минералов, горных пород.

Напочвенный органогенный горизонт, по современным представлениям, – это биокосная, многофазная, полидисперсная, многокомпонентная, гетерохронная, термодинамически открытая природная система. Указанные характеристики подстилки обуславливают высокое разнообразие ее

морфологических, химических, физических и биологических свойств. Кроме того, взаимодействие факторов подстилкообразования, свойств подстилки, происходит во времени, что определяет динамику подстилки, существование процессов, формирующих подстилку.

Глобальные климатические закономерности строения и формирования подстилки проявляются в горизонтальной и вертикальной зональности, свойственной почвенному покрову, т.к. мы рассматриваем подстилку, в том числе и как подсистему более крупной системы – почвы. Горизонтальная зональность выражается в образовании ограниченного числа географических полосчатых ареалов макроструктур почвенного покрова с известными запасами подстилки на равнинах. В зависимости от гидротермических условий ареалы имеют широтное или меридиональное простираие. В областях влажного и очень сухого климата смена ареалов обусловлена изменением термического фактора. В умеренно влажных областях причиной смены ареалов является степень увлажнения. Если возрастания температуры и сухости климата совпадают, происходит быстрая смена ареалов на небольшом протяжении и образуется целый широтно-зональный спектр (например, ареал Западно-Сибирской низменности). Когда увлажнение изменяется в другом направлении по сравнению с термическими условиями, то ареалы теряют широтно-полосчатую форму и приобретают во многих случаях меридиональное направление (например, южная половина Северной Америки).

Биоклиматическая фаціальность вызвана изменением степени увлажнения и континентальности климата, определяемыми макроструктурными регионами на континенте (по отношению к океанам, горам и др.). Это приводит к радикальному осложнению горизонтальной зональности вплоть до формирования особых типов подстилки и индивидуальных закономерностей их распределения.

Для горных систем данные по запасам подстилки практически полностью отсутствуют, поэтому невозможно сделать выводы о том, насколько выражена вертикальная зональность подстилки.

В целях приведения ареалов, растительности и почв к единому таксономическому рангу и выяснения зональных закономерностей распределения подстилки, проведено объединение ареалов в более высокоранговые группировки, с учетом их принадлежности как к природной зоне (подзоне), так и к типу местоположения. В результате получены три типологических группы ареалов. Эти таксономические единицы являются весьма информативными, поскольку они выделяются по двум независимым друг от друга признакам: зонально-типологическому и морфогенетическому.

Каждая типологическая группа экосистем диагностируется входением в ту или иную природную зону (подзону) и типом местоположения, а также производным от этих исходных признаков свойством – соотношением факторов «литоморфность-гидроморфность». Последний отображает конкурентные отношения двух ведущих ландшафтообразующих свойств эдафотопов, которые замещают друг друга при смене типов мезоположений. В итоге удалось кратко охарактеризовать наиболее важные черты каждой типологической группы экосистем и сблизить ранги рассматриваемых нами ландшафтных единиц с единицами растительного и почвенного покровов. В результате нами выделены три таксона с различной мощностью напочвенного горизонта (рис.4.6).

- таксон с мощностью напочвенного горизонта  $< 6$  т/га;
- таксон с мощностью напочвенного горизонта 6-20 т/га;
- таксон с мощностью напочвенного горизонта  $> 20$  т/га.

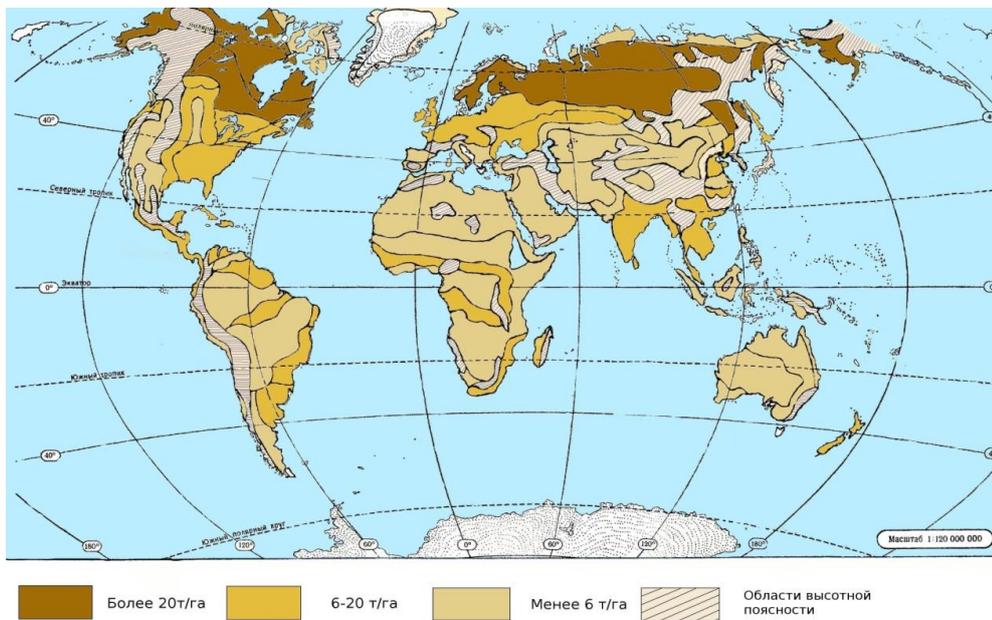


Рисунок 4.6. - Генерализованные закономерности распределения запасов подстилки на территории суши

Таксон с мощностью напочвенного горизонта  $< 6$  т/га имеет экологическую нишу с границами, определяемыми теплообеспечением  $300-2000$  °С/год суммы активных температур и коэффициентом увлажнения  $> 2$  или  $R/Lr > 1$ . Границы таксона обусловлены следующими факторами:

- промерзание и позднее оттаивание почв при наличии вечной мерзлоты, а также высокая водоудерживающая способность мохового покрова способствует длительному переувлажнению верхних горизонтов почв. При значительном наземном опаде это вызывает развитие анаэробных условий и способствует угнетению или полному исчезновению аэробных редуцентов, что приводит к накоплению значительной части растительных остатков;

- промытость почв приводит к низкому содержанию оснований (Na, K, Ca, Mg) в растительном опаде, присутствие в нем органических кислот и кислых выделений корневой системы мхов обеспечивают постоянную кислую реакцию в подстилке и верхних горизонтах почв, которая наряду с низкими температурами подавляет деятельность редуцентов. Таким образом, поле с запасами подстилки  $> 200$  ц/га не распространяется за пределы pH среды 3,0-5,5.

Поле с мощностью напочвенного горизонта  $> 20$  т/га включает в себя:

1. Кустарничковую тундру и лесотундру с мощностью напочвенного горизонта 12,1-101,7 (ср.84,9) т/га с границами, определяемыми суммой активных температур 300-500 °С/год. Такая теплообеспеченность (средняя температура самого теплого месяца 11-14 °С) приводит к росту запасов подстилки. Длительный зимний период сильно ограничивает деятельность подстилочных редуцентов. Поэтому, даже при относительно невысоком наземном опаде (9 ц/га) это приводит к тому, что значительная его часть накапливается в виде подстилки.

2. Тайгу с мощностью напочвенного горизонта 24,9-57 (ср.32,9) т/га с границами, определяемыми суммой активных температур 800-1200 °С/год. Максимальная теплообеспеченность в пределах рассматриваемого таксона достигается в тайге (средняя температура самого теплого месяца 16-18 °С), что приводит к развитию хвойных, хвойно-широколиственных, смешанных лесов. Количество наземного опада увеличивается до 18-34 ц/га. Интенсивность деятельности редуцентов, скорость разложения и минерализации наземного опада увеличивается, что приводит к снижению запасов подстилки. Однако наличие в составе растительных остатков трудноразлагаемых веществ, а также наличие мерзлоты, кислая реакция среды и анаэробные условия, ограничивают деятельность редуцентов. Это приводит к тому, что значительная часть наземного опада накапливается в виде подстилки.

3. Лесоболотную растительность с мощностью напочвенного горизонта 81,9-255,4 (141,4) т/га с границами, определяемыми суммой активных температур 500-1000 °С/год. На пониженных территориях Западно-Сибирской низменности теплообеспеченность несколько снижается по сравнению с тайгой (средняя температура самого теплого месяца 14-16 °С), что приводит к росту запасов подстилки. Однако развитие здесь мохово-кустарничковой растительности приводит к подкислению почвенного раствора благодаря кислым выделениям мхов, что наряду с низкими температурами, мерзлотой, избыточным увлажнением, восстановительным почвенным режимом приводит к подавлению деятельности напочвенных редуцентов. Интенсивность их деятельности очень мала, скорость разложения тоже, поэтому значительная часть наземного опада (25 ц/га) подвергается консервации в виде максимальных запасов подстилки.

Все эти зоны переувлажнены  $K_u > 1,0$ ,  $R/Lr$  1,5-2,5. Границы, определяемые рН среды – 3,0-5,5.

Таксон с мощностью напочвенного горизонта 6-20 т/га имеет экологическую нишу с границами, определяемыми теплообеспечением 200-4500 °С/год. Границы, связанные с увлажнением определяются  $K_u$  0,8-1,1 в период вегетации. Поле с запасами подстилки 60-200 ц/га не распространяется за пределы рН среды 5,5-7,0. Деятельность редуцентов в таких условиях носит сезонный характер: в летний период интенсивность разложения растительных остатков максимальны, зимой – минимальна из-за снижения интенсивности деятельности редуцентов и скорости разложения наземного опада. Исключение составляют субтропические муссонные леса ( $t$  4000-8000 °С/год,  $K_u$  1,0-2,0, рН 4,5-5,5).

Поле с мощностью напочвенного горизонта 6-20 т/га включает в себя:

- широколиственные леса умеренного пояса с мощностью напочвенного горизонта 11,8-18,6 (ср.15,1) т/га с границами, определяемыми суммой активных температур 2000-4000° С/год при  $K_u$  не ниже 1,0;

- лесостепи с запасами подстилки 5,4-15,3 (ср.12,1) т/га с границами, определяемыми суммой активных температур 2000-4500°С/год,  $K_u$  1,0-0,8, индексом сухости 1,5-1,0. границы, определяемые рН среды – 5,5-7,0.

Соотношение тепла и влаги в таксоне (умеренный пояс) с запасами подстилки 5,4-18,6 т/га оптимально, т.е. при высокой теплообеспеченности здесь отмечается достаточное увлажнение, что способствует сезонной активности деятельности редуцентов. Накоплению в виде подстилки подвергаются, в основном, растительные остатки, поступающие в опад зимой, т.н. «осенне-весенний» опад (слабо разлагающиеся древесные части, многолетние растения), поэтому скорость деструкции неодинакова в разные сезоны: максимальна в летний период (однолетние растения), минимальна – в зимний.

Таксон с запасами подстилки  $< 6$  т/га имеет экологическую нишу в аридном климате, в жарком гумидном климате и в высоких широтах (выше северного полярного круга).

В аридном климате таксон формируется в условиях крайне недостаточного увлажнения и высокой теплообеспеченности. Диапазон сумм активных температур

от 2500 до 10000 °C/год и выше. Границы, определяемые увлажнением  $K_u$  0,8-0,1 и  $R/Lr > 1,5$ . Границы определяются также рН среды от 4,5 среды и выше. Благодаря высокой численности редуцентов разложению и минерализации подвергается практически весь наземный опад.

К аридной части поля с мощностью напочвенного горизонта  $< 6$  т/га относятся следующие растительные типы:

1. – степь типичная с мощностью напочвенного горизонта 0,6-1,9 т/га с границами, определяемыми увлажнением  $K_u$  0,8-0,5,  $R/Lr$  1-1,5;

– степь засушливая с мощностью напочвенного горизонта 0,6-1,9 т/га с границами, определяемыми увлажнением  $K_u$  0,5-0,3,  $R/Lr$  1,5-2,0;

– степь субтропическая с мощностью напочвенного горизонта 0,6-1,9 т/га с границами, определяемыми увлажнением  $K_u$  0,5-0,3,  $R/Lr$  1,5-2,0.

Формирование подстилки в таксоне происходит в условиях изменения увлажнения до  $K_u$  0,3-0,6 и широком диапазоне температур. Такая мощность напочвенного горизонта характерна для зоны сухих степей, где наземный опад увеличивается от 14-20 ц/га по сравнению с пустынями ( $> 10$  ц/га). Поэтому, несмотря на активную деятельность редуцентов, часть наземного опада накапливается в виде подстилки.

2. – полупустыни умеренного пояса с мощностью напочвенного горизонта 0-6 т/га с границами, определяемыми увлажнением  $K_u$  0,3-0,2,  $R/Lr$  2-3;

– полупустыни субтропического пояса с мощностью напочвенного горизонта 0-6 т/га с границами, определяемыми увлажнением  $K_u$  0,3-0,1,  $R/Lr$  2,5-3,0;

– пустыни умеренного пояса с мощностью напочвенного горизонта 0-6 т/га с границами, определяемыми увлажнением  $K_u$  0,3-0,2,  $R/Lr$  2,5-3,0;

– пустыни субтропического пояса с мощностью напочвенного горизонта 0-6 т/га с границами, определяемыми увлажнением  $K_u$  0,2-0,1,  $R/Lr$  3,0;

– пустыни тропического пояса с мощностью напочвенного горизонта 0-6 т/га с границами, определяемыми увлажнением  $K_u$  0,1 и ниже,  $R/Lr$  3,0. Граница, определяемая рН среды для этих растительных типов  $> 7,0$ .

В этой части таксона (в пустынях и полупустынях) в условиях недостаточного увлажнения ( $K_u$  0,0-0,1) и высокой теплообеспеченности (2000-1000 °C/год) формируются минимальные запасы подстилки 0,01-6

(ср.0,3) т/га. Для этих ареалов характерно развитие пустынных сообществ с минимальным наземным опадом, поэтому активная деятельность редуцентов разлагает и минерализует практически все растительные остатки.

В высоких широтах (выше Северного Полярного круга) границы поля с запасами подстилки определяются теплообеспеченностью ниже 300 °С/год, радиационным балансом от +20 до – 10 ккал/см х год, температурой самого теплого месяца от < 5 до 14 °С. Низкая численность редуцентов, ограниченность периода их жизнедеятельности, незначительный опад, то, что вода большую часть года находится в твердом состоянии – эти суровые арктические условия приводят к низкой интенсивности деятельности редуцентов и невысоким запасам подстилки.

К этой части поля с мощностью напочвенного горизонта 0-60 ц/га относятся следующие растительные типы:

– типичная тундра с мощностью напочвенного горизонта 1,3-5,9 (ср.3,3) т/га с границами, определяемыми теплообеспеченности: сумма активных температур < 300 °С/год, R 5-15 ккал/см в год, температура самого теплого месяца 5-6 °С;

– полярные пустыни с мощностью напочвенного горизонта 1,3-5,9 (ср.3,3) ц/га с границами, определяемыми теплообеспеченностью: сумма активных температур < 300 °С/год, температура самого теплого месяца < 5 °С, отрицательный радиационный баланс -10...+5 ккал/см в год.

В жарком гумидном климате высоких широт поле с запасами подстилки не имеет ограничения из-за избытка тепла, остальные границы экологической ниши связаны с увлажнением  $K_u > 1,0$ ,  $R/Lr$  2,5-3,5. Деятельность редуцентов очень интенсивна, поэтому разложению и минерализации подвергается практически весь наземный опад.

К этой части поля с мощностью напочвенного горизонта 0-60 ц/га относятся:

– тропические леса с мощностью напочвенного горизонта 1,0-3,4 (ср.1,9) т/га с границами, определяемыми теплообеспеченностью > 7500 °С/год и увлажненностью не ниже  $K_u > 1,0$ ;

– саванны с мощностью напочвенного горизонта 1,0-3,3 (ср.1,6) т/га с границами, определяемыми теплообеспеченностью 6000-10000 °С/год и увлажненностью: в опустыненной саванне –  $K_u$  – 0,1-0,2, в типичной – 0,2-0,5, во влажной – 0,5-1,0.

Дальнейшее увеличение запасов подстилки до 1,0-3,4 т/га отмечается при увеличении  $K_u$  от 0,6-1,0 до  $>1,0$  во влажных тропических лесах.

В ареалах внутритропического пояса с мощностью напочвенного горизонта 1,0-3,4 т/га увеличение запасов подстилки происходит за счет увеличения количества наземного опада, который достигает здесь максимальных величин (265 ц/га). Однако активная деятельность редуцентов разлагает и минерализует значительную часть растительных остатков, поэтому запасы подстилки не превышают 10-34 ц/га.

Таким образом, запасы подстилки находятся в теснейшей зависимости от совокупного тепла и влаги. На этом фоне выделяются интразональные типы ландшафтов, где наряду с указанными факторами можно особенно четко проследить влияние третьего определяющего подстилку фактора – анаэробнозиса, формирующегося в условиях низких температур, избыточного увлажнения, недостатка свободного доступа кислорода и водоупора вечной или многолетней мерзлоты.

Это относится, прежде всего, к таксону с мощностью напочвенного горизонта  $> 20$  т/га, к той его части, где накапливаются максимальные запасы подстилки на суше – на пониженных территориях Западно-Сибирской низменности. Недостаток свободного доступа кислорода наряду с низкой теплообеспеченностью, переувлажнением, водоупором вечной мерзлоты приводит к подавлению деятельности аэробных напочвенных редуцентов, отвечающих за разложение растительных остатков. Поэтому скорость разложения-минерализации наземного опада здесь очень мала, что приводит к тому, что большая его часть подвергается консервации в виде значительных запасов подстилки.

Зональные закономерности распределения запасов подстилки на суше отражены на рис.4.7.

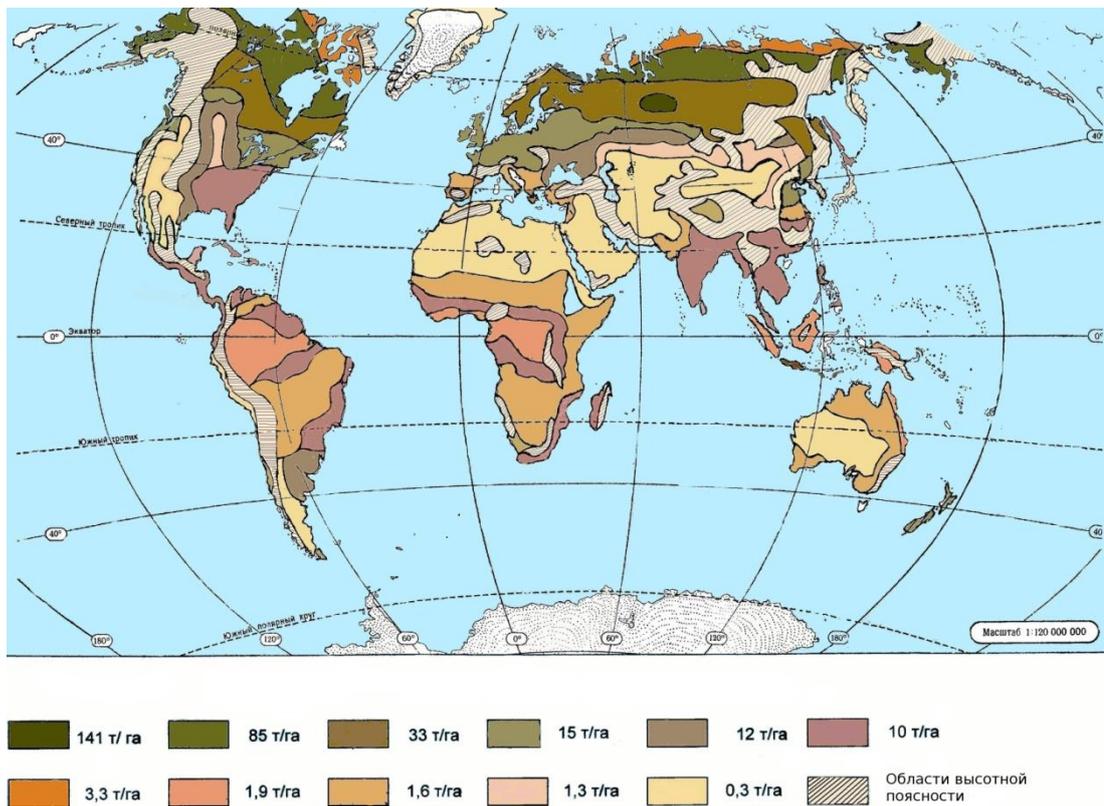


Рисунок 4.7. - Зональные закономерности распределения запасов подстилки в основных ареалах

Установлено, что наибольшая мощность напочвенного органического горизонта (24,9-255,4 т/га) накапливается в высоких широтах в бореальном и субарктическом поясах (тайга, лесотундра, кустарничковые тундры, болота Западной Сибири), что обусловлено тем, что длительный зимний период сильно ограничивает деятельность напочвенных редуцентов, как непосредственно, так и при низком испарении через переувлажнение и создание анаэробных условий, кислой среды и трудно разлагаемого опада таежной и тундровой растительности. Все это, даже при относительно невысоком наземном опаде приводит к значительным запасам подстилки.

Там, где на пониженных территориях Западно-Сибирской низменности возникает постоянное заболачивание, деятельность редуцентов снижается еще больше и запасы подстилки достигают максимальных значений для суши (96,5-255,4 т/га).

Наибольшая для лесных сообществ мощность напочвенного горизонта (24,9-47,0 т/га) формируется в хвойных лесах северной, средней и южной тайги, что также связано со слабой интенсивностью процессов разложения-минерализации.

Показано, что в субтропическом и умеренных поясах с появлением сезонности и увеличением сумм активных температур за год до 8000-2000 °С запасы подстилки составляют 5,9-21,1 т/га. Несмотря на значительные, для умеренных широт, показатели наземного опада (46-191 ц/га), часть растительных остатков («летний опад») подвергается разложению и минерализации, а другая («весенне-осенний») – накоплению в виде подстилки.

Минимальная мощность напочвенного органогенного горизонта (<6,0 т/га) формируется, с одной стороны, в северных широтах (арктические тундры и полярные пустыни), с другой, в южных (пустыни, влажные тропики, часть умеренного пояса в зоне сухих степей).

Во внутритропическом пространстве, где сумма активных температур за год выше 8000 °С/год, независимо от величины опада активная деятельность редуцентов разлагает и минерализует практически все наземные остатки. Поэтому запасы подстилки здесь везде минимальны (0,02-2,6 т/га).

Выяснено, что в арктических тундрах низкая теплообеспеченность ( $S_{>10^{\circ}\text{C}}$  менее 300 °С за год и средняя температура самого теплого месяца ниже 6 °С) обуславливают низкую активность редуцентов, поэтому мощность напочвенного горизонта здесь минимальна (2,7-5,9 т/га), как и во внутритропическом пространстве суши. Причина этого - в крайне незначительных величинах наземного опада и в суровых арктических условиях. Очевидно, также часть растительных остатков выносятся постоянными ветрами за пределы зоны.

## Выводы по разделу 4

1. Для решения поставленной в работе научной проблемы в исследовании выявлены и сформулированы зонально-региональные закономерности распределения запасов напочвенных органогенных горизонтов в основных экосистемах суши с помощью комплекса методических приемов. Выделены 11 градаций запасов подстилки:  $>0,6$ ;  $0,6 - 1,2$ ;  $1,3 - 1,6$ ;  $1,7 - 2,6$ ;  $2,7 - 6,0$ ;  $6,1 - 12$ ;  $13 - 14$ ;  $15 - 21$ ;  $22 - 47$ ;  $48 - 97$ ;  $98 - 225$  т/га.

2. Для повышения точности произведено подтверждение разделения пунктов с различной мощностью подстилки таксономическим методом, где способом обеспечения представительности выборок является их рандомизация на высоком масштабном уровне для основных типов растительности. Для всех ареалов проверено допущение о нормальности распределения величин в выборках на основе критерия Уилки-Шапиро, характеризующих как запасы подстилки, так и влияющие факторы.

3. Для каждого ареала дана морфологическая характеристика органогенного горизонта: мощность, структура, плотность; приведены условия формирования органопрофиля, данные по величине наземного опада, биомассе беспозвоночных животных и зоомассе микроорганизмов, соотношение подстилка-опад (подстильно-опадный коэффициент, ПОК, годы), позволяющие судить о скорости процессов разложения и минерализации мертвых растительных остатков. Определены границы ареалов, описанные изотермами и изогиями. Определены общие дисперсии, построены регрессионные модели, проведен статистический анализ.

4. Получены уравнения регрессии, которые приведены при описании основных почвенно-фитоценологических систем; они дают возможность прогнозировать мощность органопрофиля в каждом из одиннадцати ареалов по конкретным значениям влияющих факторов.

## **ГЛАВА 5. ПОСТРОЕНИЕ ШКАЛЫ ИНДИКАЦИИ УСТОЙЧИВОСТИ ПОЧВЕННО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМ НА ОСНОВЕ НАИБОЛЕЕ ИНФОРМАТИВНЫХ ПАРАМЕТРОВ НАПОЧВЕННЫХ ОРГАНОГЕННЫХ ГОРИЗОНТОВ**

### **5.1. Функционирование экосистем как объект ландшафтно-экологического прогнозирования**

Функционирование почвенно-фитоценотических экосистем является объектом физико-экологического направления и в самом широком понимании представляет собой совокупность всех процессов вещественно-энергетического обмена косной и живой материи в гео-(эко-)системах [9, 10, 11]. Все эти процессы объединены общим понятием малого биологического круговорота (метаболизма), где в центре внимания находится живое вещество. При данном подходе приоритетным является изучение параметров энерго- и массообмена в экосистеме между нею и абиотической средой, а также анализ информационных воздействий, формирующих структуру экосистемы [358].

Малый биологический круговорот системы как процесс обновления и поддержания массы ее живого вещества осуществляется путем взаимодействия двух противоположных процессов [175]: анаболизма (создания органического вещества путем ассимиляции минеральных веществ с помощью фотосинтеза) и катаболизма (разложения сложных органических соединений на простые минеральные). Структуры функционирующей экосистемы можно представить в виде соотношений трех фазовых составляющих интегральной экомассы: живой биомассы, некромассы и минеральной массы. Последовательное превращение этих масс друг в друга и есть процесс функционирования экосистемы в самом общем виде [175].

Продолжительность эволюционных преобразований экосистемы, как правило, много больше прогнозного периода, между тем как этот период можно считать

достаточно соразмерным с характерным временем функционирования системы [365]. Последнее непосредственно связано с метаболизмом экосистемы и в масштабе большого биологического круговорота [261] охватывает период времени, необходимый для полного цикла превращений вещества.

Однако этот период слишком велик, поскольку процесс минерализации органического вещества, формирующий иллювиально-метаморфические горизонты почвы, измеряется геологическими масштабами времени. В прогнозном аспекте гораздо полезнее оперировать характерным временем малого биологического круговорота, ограниченного не вполне замкнутым балансом самого органического вещества в системе и состоящего из двух взаимно противоположных ветвей – восходящей биопродукционной (автотрофного биогенеза) и нисходящей детритной [122, 123.261].

Таким образом, при эколого-географическом прогнозировании на первые несколько десятков лет с точки зрения времени восстановления объектов первостепенное внимание должно быть уделено не структурной эволюции экосистем, а направленной их смене функционирования. Соответственно, один из подходов к функциональной экстраполяции, по терминологии А.Ю. Ретеюма [313], опирается на выявленную систему связей параметров малого биологического круговорота с факторами среды.

По мере нарастания климатических изменений экосистема переходит от прежнего стационарного или периодического режима функционирования к переменному режиму, который характеризуется либо потерями, либо накоплением органического вещества – в зависимости от нового соотношения его продуцирования и разложения [360]. Прежняя сбалансированность биокруговорота нарушается, и экосистема вынуждена замыкать круговорот на новом уровне метаболизма, который будет отвечать уже качественно иной почвенно-фитоценотической структуре – вплоть до другого зонального типа. Механизм смены этих структур состоит в том, что климатические сдвиги вызывают изменения конкурентоспособности отдельных представителей биоты, и это

происходит особенно быстро в зонах контактов ареалов принципиально различных семейств экосистем [160].

Первым сигналом необратимых структурно-функциональных преобразований биотического ядра экосистемы под влиянием внешнего возмущения является, вероятно, нарушение прежнего уровня сбалансированности потоков тепла, влаги и химических элементов, т.е. появление признаков разомкнутости вещественно-энергетических потоков. Согласно расчетам В.Г. Горшкова [101, 102] для глобального уровня биосферы, изменение чистой продуктивности на 25% уже приводит к заметному размыканию биологического круговорота. Система переходит из прежнего относительно равновесного состояния в неравновесный стационарный режим, который может иметь вид определенного скачка и даже катастрофы для прежних элементов системы [330]. Скачкообразный переход означает нарушение скоррелированности составных частей сообщества. Усиление взаимного перекрытия их экологических ниш и, как следствие, обострение конкурентных отношений между ними, ведущее к потере экосистемой прежней устойчивости [102]. В первую очередь происходит торможение роста растительных индивидов – одного из самых энергоемких физиологических процессов. Отключение роста расширяет энергетические возможности перестройки всего процесса функционирования и делает, по-видимому, более пластичной саму экосистему.

Таким образом, ясно, что параметры нисходящей ветви биологического круговорота: мощность и масса напочвенного органогенного горизонта, а также коэффициент годичной деструкции надземной фитомассы, – представляют собой показатели, которые позволяют судить о степени сбалансированности процессов, протекающих в экосистемах, а количественные и качественные показатели – об устойчивости экосистем.

## 5.2. Методика диагностики экосистем по сбалансированности процессов обмена вещества и энергии

Соотношение процессов обмена вещества и энергии в экосистемах, роль напочвенного органического горизонта в функционировании экосистем признана ведущими исследователями.

В настоящее время имеются разрозненные данные о возможности влияния параметров малого биологического круговорота, в том числе метаболизма на устойчивость и инвариантность экосистем, а имеющиеся методики не позволяют оценить степень влияния мощности органофилии на их устойчивость.

Для решения задач, поставленных в исследовании, предложено использовать следующие методические приемы:

1. Изучение экспертных данных по малому биологическому круговороту в наземных экосистемах. Создание геоинформационной базы данных.

2. Выделение основных параметров структурно-функциональной организации почвенно-фитоценологических экосистем, которые могут быть описаны количественными и качественными показателями.

3. Анализ зависимости запасов напочвенной подстилки от скорости высвобождения химических веществ. Разработана методика. Для наглядного отражения взаимозависимостей приведены графики. Предложена шкала диагностики экосистем по этим показателям.

4. Используя экспертные данные ведущих ученых-экологов, почвоведов, биологов рассчитаны: показатели отношения первичной продукции к общей живой фитомассе ( $V_{\text{перв}}/V_{\text{об}}$ ); отношение годовой продукции зеленой части к живой наземной фитомассе ( $K_{\text{об}}$ ). Для наглядного отражения взаимозависимостей приведены графики. Предложена шкала диагностики экосистем по этим показателям.

5. Выявление корреляций между коэффициентом годичной деструкции ( $K_{\text{гд}}$ ), подстильно-опадным коэффициентом (ПОК) и мощностью напочвенного

органогенного горизонта в основных экосистемах суши. Создание шкалы устойчивости по этим параметрам.

6. Создание шкалы диагностики с использованием расчетных данных по детритной ветви (катаболизму) в экосистемах.

Данные по малому биологическому круговороту, показатели детритной ветви биогеохимического круговорота, расчетные параметры, включая подстилочно-опадный коэффициент, обобщены в геоинформационной базе данных. Анализ данных сводной таблицы позволил разработать шкалу параметров, позволяющую прогнозировать устойчивость экосистемы, используя в качестве индикатора устойчивости – мортмассу подстилки (или степной ветоши).

### **5.3. Биогеохимическая группа функционирования экосистем как объект ландшафтно-экологического прогнозирования**

Для характеристики автотрофного биогенеза (восходящей ветви круговорота) и детритной ветви биогеохимического круговорота наиболее существенны количественные характеристики оценки биологической продуктивности. Живое вещество обладает способностью к воспроизводству, накоплению и сохранению (на период той или иной длительности), поэтому для анализа метаболизма могут быть использованы показатели фитомассы и годичной продукции.

Данные, полученные по литературным источникам [26, 27] позволили установить, что для основных экосистем, отмечается значительная вариабельность запасов фитомассы на единицу площади. При этом от полярного пояса к бореальному, суббореальному, далее к субтропическому и, наконец, к тропическому разница между минимальными и максимальными величинами запасов фитомассы типов растительности возрастает, абсолютные значения максимальных показателей увеличиваются, минимальных же – падают. Описанное явление связано, с одной стороны, с изменением от высоких к низким широтам, получаемых энергетических ресурсов, в условиях различной

обеспеченности влагой, и, с другой – с генетическими особенностями эдификаторов, слагающих растительные сообщества, и, прежде всего, жизненными формами растений.

В отношении интразональных типов почвенно-растительных формаций, эти закономерности выступают столь же отчетливо, но осложняются в связи с наложением дополнительных факторов (геохимическая соподчиненность ландшафтов, влекущая перераспределение, как энергетических ресурсов, так и элементов питания, анаэробнозис, засоление и др.). Так, например, в семиаридных и аридных областях пойменные биогеоценозы всегда отличаются особенно высокими показателями запасов фитомассы, а засоленные и солонцеватые – низкими.

Для оценки запасов фитомассы и прироста использовались данные по соответствующим типам почвенно-растительных формаций, полученные по почвенным картам и картам растительности континентов Физико-географического атласа [12]. Полученные данные объединены в таблице 5.1, которые в свою очередь были сгруппированы по ареалам с известными запасами подстилки.

В таблице приведены расчетные данные по отношению первичной продукции к общей живой фитомассе ( $V_{\text{перв}}$ ) и отношению годовой продукции зеленой части к живой надземной фитомассе ( $K_{\text{гд}}$  – годичный оборот фитомассы), необходимые для решения задачи, поставленной в исследовании.

Показатели запасов фитомассы и годичной продукции приведены на восстановленный растительный покров суши, т.е. без поправки в соответствии с теми же показателями для сельскохозяйственных угодий, вырубок и т.п., так как ставилась цель оценить потенциальные биологические ресурсы планеты.

**Показатели запасов фитомассы и первичной продукции  
для основных ареалов**

<i>Ареал с известными запасами подстилки, ц/га</i>	<i>Общ. жив. фитомасса, т/га (по эксп. данным)</i>	<i>Перв. прод. (прирост), ц/га (по экспертн. данным)</i>	<i>Отн. перв. прод. к общ. жив. фитомассе, <math>V_{перв}</math> ц/га</i>	<i>Общ. жив. надз. фитомасса, т/га (по экспертным данным)</i>	<i>Год. прод. зел. части (прирост зел. части), ц/га (по эксп. данным)</i>	<i>Отношение год. прод. зел. части к жив. над. фит. <math>K_{зд}</math>, т/га</i>
2,6	15,75	5,25	0,31	16,7	3,36	0,2
12,8	21,5	7	0,33	10,4	4,1	0,4
16,3	132,5	14	0,11	83	32,3	0,3
19,2	390	28,5	0,07	460	216,2	0,47
33	17,1	1,75	0,1	10	2,8	0,28
101	415	20	0,05	318	149,3	0,47
121	22,5	10,5	0,47	33,4	21	0,63
151	335	12	0,03	38	14,4	0,38
329	170	6,5	0,04	120,2	51,3	0,43
849	112,5	6,5	0,04	88,6	40,4	0,46
1414	28	3,5	0,13	144,5	104,7	0,72

Суммарные запасы суши Земли оцениваются в  $2405,5 \times 10^9$  тонн, из этого количества главная доля приходится на тропический пояс – более 56% фитомассы. Это объясняется тем, что площадь тропического пояса занимает почти 42% от площади суши, и почти половина занята высокопродуктивными тропическим лесами гумидных тропических областей (ареал с запасами подстилки 19,2 ц/га).

Второе место принадлежит бореальному поясу (18% от общих запасов фитомассы) – ареалы с запасами подстилки 12,15, 33 т/га, далее идет субтропический пояс (ареал с запасами подстилки 10 т/га) – около 14%, суббореальный (ареал с запасами подстилки 85 т/га) – около 12% и последнее место занимает полярный пояс (ареал с запасами подстилки 3,3 т/га) - менее 1%. При этом характерно, что площади бореального, суббореального и субтропического

поясов примерно равны. Различия же в запасах фитомассы обусловлены главным образом степенью покрытия территории лесными формациями, которая в бореальном поясе наибольшая.

В пределах термических поясов прослеживается стремительное падение суммарных запасов фитомассы от гумидных к семиаридным и аридным климатическим областям, несмотря на то, что площади последних могут быть и большими, нежели площади гумидных областей. Вместе с тем показатели запасов фитомассы на единицу площади только гумидных областей, представленных преимущественно лесными типами, в направлении от северных к южным широтам увеличиваются. Это определяет рост тех же показателей в том же направлении (от суббореального пояса к субтропическому), взятых для термических поясов в целом.

Таким образом, распределение запасов фитомассы на суше Земли определяются лесными типами почвенно-растительных формаций (рис.5.1).

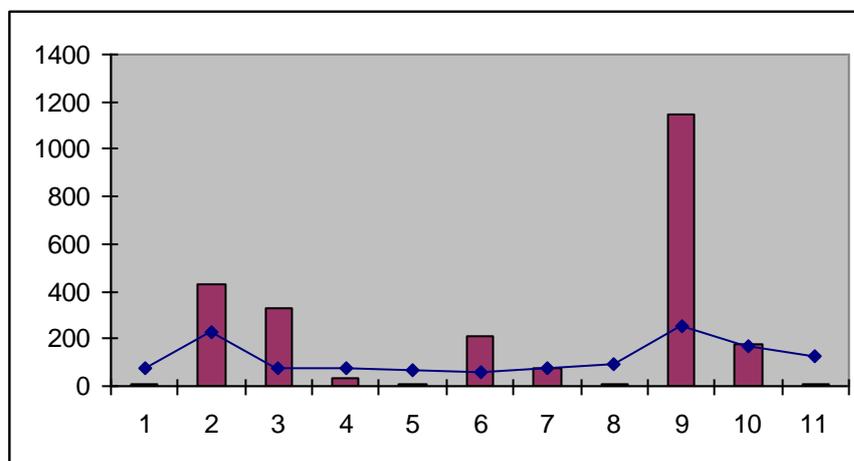


Рисунок 5.1. - Распределение запасов фитомассы на суше Земли [19].

Условные обозначения: ось абсцисс – климатические пояса (1-полярный, 2 – бореальный, 3 – суббореальный гумидный, 4 – суббореальный семиаридный, 5 – суббореальный аридный, 6 – субтропический гумидный, 7 – субтропический семиаридный, 8 – субтропический аридный, 9 – тропический гумидный, 10 – тропический семиаридный, 11 – тропический аридный), по оси ординат – запасы фитомассы в 10<sup>9</sup>т

Распределение годичной продукции, то есть прироста в основных почвенно-растительных формациях отражают зональную закономерность распределения мощности напочвенного органического горизонта в экосистемах суши и показывают теснейшую связь с факторами климата. Эти связи неоднократно анализировались в литературе [50, 51, 52, 53]. Экспертные данные позволили сделать выводы о соотношении продукции фитомассы и учета конкретных условий обитания тех или иных фитоценозов в отношении притока тепла ( $R$  ккал/см<sup>2</sup> в год) и увлажнения (индекс сухости  $R/Lr$ ). Выяснилось, что увеличение тепловых ресурсов особенно сказывается на повышении продукции при величинах  $R < 35-40$  ккал/см<sup>2</sup> в год (области, лежащие к северу от средне-таежной подзоны). При значениях  $R > 35-40$  ккал/см<sup>2</sup> в год основная роль принадлежит влаге. При этом годичная продукция зональных почвенно-растительных формаций достигает максимума в областях, где  $R < 35-40$  ккал/см<sup>2</sup> в год, при значениях индекса сухости более 1 (в северной тайге равном 1,2, в тундре 1,5), а в областях, где  $R/Lr$  35-40 ккал/см<sup>2</sup> в год, при значениях индекса сухости менее 1 (в субтропическом поясе при индексе сухости равном 0,7, а в тропическом-0,5).

Таким образом, в зональном ряду от тундры до пустыни с севера на юг наблюдается резкое увеличение годовой первичной продукции с максимумом в луговой степи и ее резкое снижение в аридной зоне.

Отношение  $V_{перв}/V_{об}$  (отношение чистой первичной продукции экосистемы как надземной, так и подземной к общей живой фитомассе) наиболее широко используется при изучении структурно-функциональной организации природных экосистем и по существу является показателем их почвенно-фитоценотического ядра. Аналогичную роль играет и  $K_{гд}$ . Оба эти параметра служат мерами начальной обеспеченности продвижения органического вещества и энергии по всей трофической цепи, и, следовательно, являются показателями «работы» растительного вещества по стабильному функционированию экосистем.

Отношение чистой первичной продукции экосистемы как надземной, так и подземной к общей живой фитомассе ( $V_{перв}/V_{об}$ ) имеет четко выраженный максимум

в ареале луговых степей (0,47) и постепенно снижается в зональных ландшафтах до 0,31, в интразональных (болота Западной Сибири) – до 0,13 (рис.5.2).

Именно луговые степи характеризуются максимальной величиной первичной продукции на суше, что определяет, с одной стороны, эффективность использования фитоценозом ресурсов среды, а с другой – затраты энергии на биологические процессы в почвах. Эта энергия участвует в процессах синтеза и разложения, а также закрепляется в приросте органического вещества. Таким образом, функционирование ареала с запасами подстилки 12 т/га по показателю  $V_{перв}/V_{об}$  можно считать устойчивым.

Закономерное снижение показателя  $V_{перв}/V_{об}$  от луговых степей умеренного пояса к лесным экосистемам бореального пояса до 0,04 нарушается в болотах Западно-Сибирской низменности, что обусловлено, в первую очередь, невысокими показателями общей живой фитомассы и достаточно высокими цифрами первичной продукции, вполне сравнимой с такими же показателями в тропических и полярных пустынях.

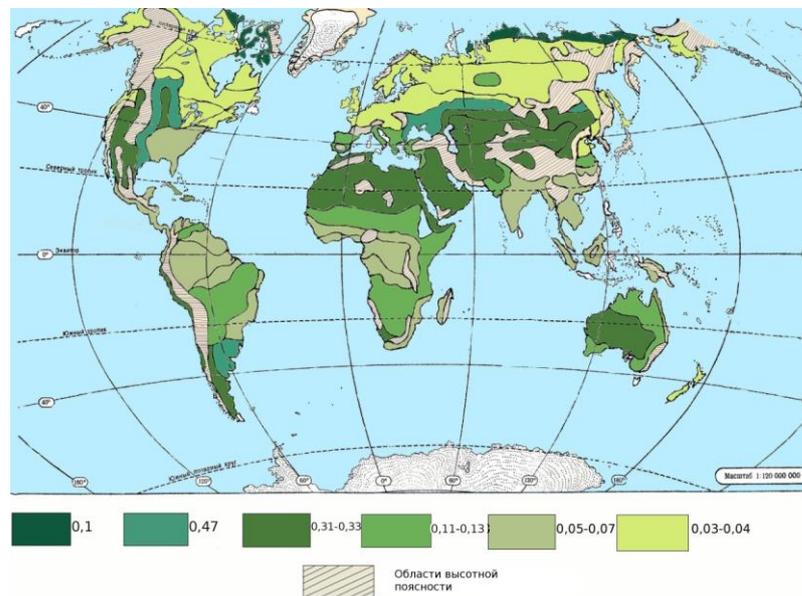


Рисунок 5.2. - Отношение чистой первичной продукции экосистемы как надземной, так и подземной к общей живой фитомассе ( $V_{перв}/V_{об}$ ) в основных ареалах

Автотрофный биогенез (или анаболизм) характеризуется минимальными показателями в сообществах тропических влажных лесов и саванн, несмотря на максимальную на суше величину общей живой фитомассы и первичного прироста.

Отношение первичной продукции к общей живой фитомассе в ареалах с известными запасами подстилки (рис.5.3) отражает прямо пропорциональную зависимость питания растений от скорости и разложения органики в луговых экосистемах и хвойнолесных биогеоценозах и сложную зависимость в ареалах, расположенных в полярных областях и внутритропическом пространстве, т.к. показатели живой фитомассы и прироста варьируют от минимальных до максимальных величин.

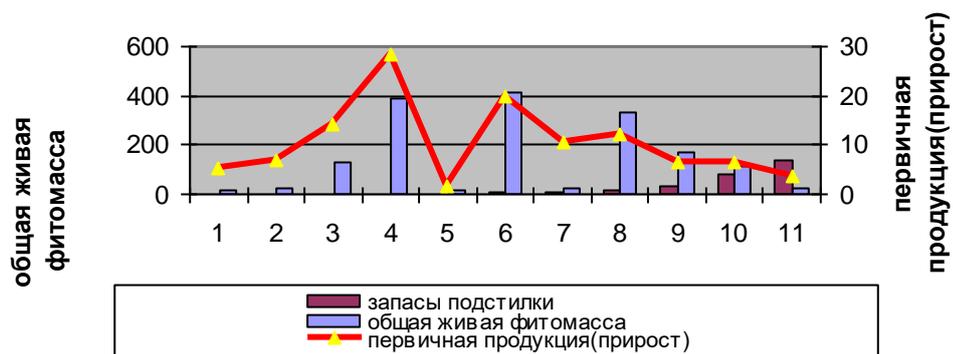


Рисунок 5.3. - Показатели общей живой фитомассы и первичной продукции (прироста) в основных ареалах (1- 0,3 т/га, 2 -1,3 т/га, 3 -1,6 т/га, 4 – 1,9т/га; 5 – 3,3 т/га, 6 - 10 т/га, 7 -12 т/га, 8 – 15 т/га, 9 – 33 т/га, 10 – 85 т/га, 11 – 141 т/га)

Поскольку анаболизм, который характеризовался нами как отношение прироста к общей живой фитомассе (рис.5.4), играет ключевую роль в малом биологическом круговороте, это позволяет сделать вывод о том, что величина показателя  $V_{перв}/V_{об}$  может служить одним из числовых факторов в шкале диагностики устойчивости экосистем.

Отношение годовой продукции зеленой части к живой надземной фитомассе ( $K_{гд}$ ), характеризующее нисходящую ветвь или катаболизм экосистем является

наиболее узким пропускным каналом метаболизма и играет ключевую роль в малом биологическом круговороте, определяя, в конечном итоге, его интенсивность.

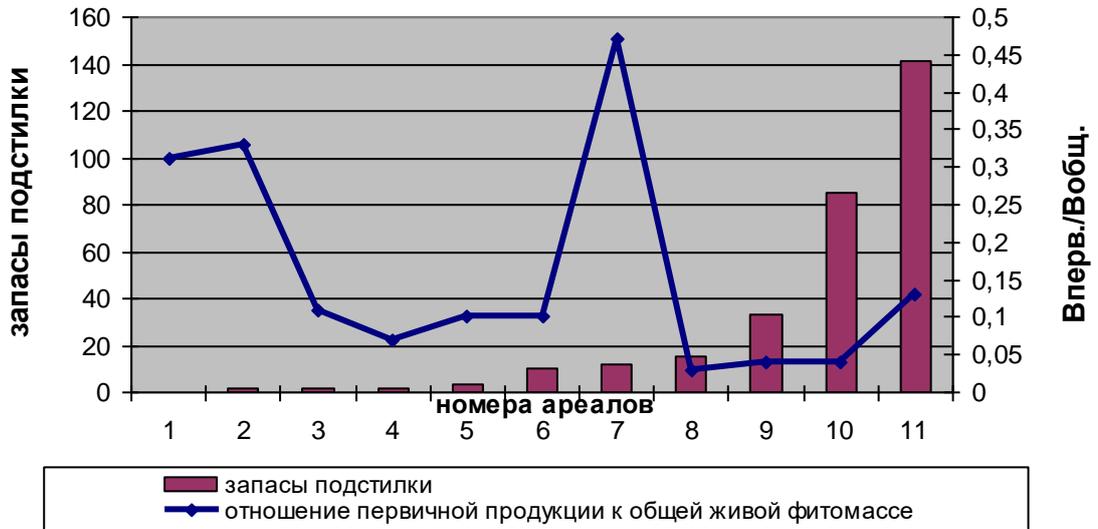


Рисунок 5.4. - Зависимость мощности напочвенных горизонтов от соотношения  $V_{\text{перв.}}/V_{\text{общ.}}$  в основных ареалах (1- 0,3 т/га, 2 - 1,3 т/га, 3 - 1,6 т/га, 4 - 1,9 т/га; 5 - 3,3 т/га, 6 - 10 т/га, 7 - 12 т/га, 8 - 15 т/га, 9 - 33 т/га, 10 - 85 т/га, 11 - 141 т/га)

Полученные данные по общей живой надземной фитомассе, годовой продукции зеленой части и коэффициенту годичной деструкции для ареалов с известными запасами подстилки (рис.5.5; 5.6) позволили сделать следующие выводы о прямо пропорциональной зависимости отношения годовой продукции зеленой части к живой надземной фитомассе.

Если в хвойнолесных биогеоценозах (ареалы с запасами подстилки 151-1414 ц/га) годичный прирост зеленой массы прямо пропорционален параметру  $K_{\text{гд}}$  и характеризуется показателями от 0,38 до 0,72, то в полярных экосистемах  $K_{\text{гд}}$  вполне сравним с показателями биологической продуктивности и скорости деструкции с тропическими пустынями (0,2).

Поскольку лес функционирует как детритная экосистема [252], показатель коэффициента годичной деструкции может считаться показателем интенсивности биологического круговорота, а полученная нами пропорциональная связь между приростом и  $K_{\text{гд}}$  указывает на то, что питание растений находится в прямой зависимости от характера и скорости разложения мертвых растительных остатков. Косвенным подтверждением ведущей регулирующей роли детритной ветви

в метаболизме хвойнолесных экосистем, как зональных, так и интразональных, является то, что максимальный размах параметра  $K_{гд}$  между биогеоценозами лежит в пределах 0,1-0,3, между тем, как вариации ежегодного прироста зеленой массы, идущей в опад, не превышают 2-6-кратных значений.

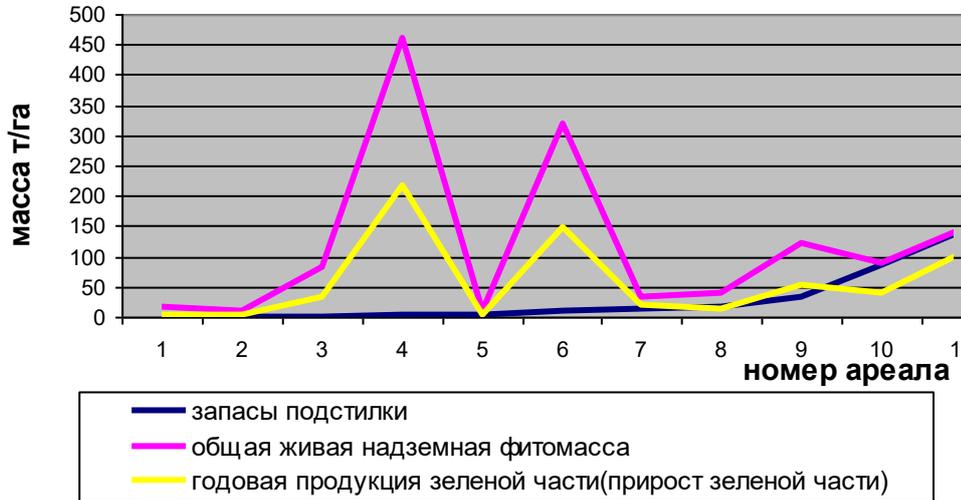


Рисунок 5.5. - Показатели общей живой надземной фитомассы и годовой продукции зеленой части в основных ареалах (1- 0,3 т/га, 2 - 1,3 т/га, 3 - 1,6 т/га, 4 - 1,9 т/га; 5 - 3,3 т/га, 6 - 10 т/га, 7 - 12 т/га, 8 - 15 т/га, 9 - 33 т/га, 10 - 85 т/га, 11 - 141 т/га)

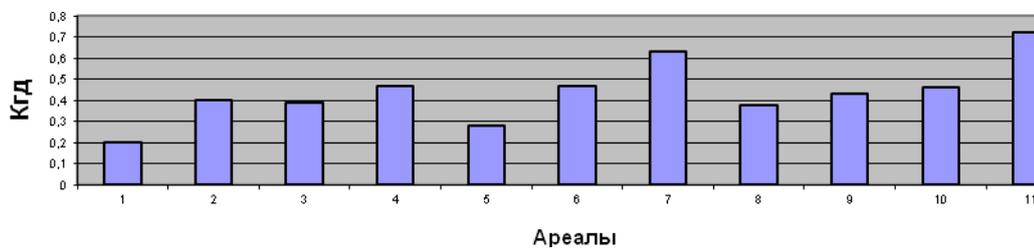


Рисунок 5.6. - Зависимость запасов подстилки от коэффициента годичной деструкции ( $K_{гд}$ ). (1 - 0,3 т/га, 2 - 1,3 т/га, 3 - 1,6 т/га, 4 - 1,9 т/га; 5 - 3,3 т/га, 6 - 10 т/га, 7 - 12 т/га, 8 - 15 т/га, 9 - 33 т/га, 10 - 85 т/га, 11 - 141 т/га)

Однако, как и при анализе восходящей ветви малого биологического круговорота, ясно, что максимальное значение коэффициента деструкции в умеренном поясе приходится на луговые и черноземные степи ареала с запасами подстилки 12 т/га, что указывает на сбалансированность процессов анаболизма/катаболизма в биогеоценозе и высокую устойчивость экосистемы (рис.5.7).

В тоже время  $K_{гд}$  снижается от влажных тропических и субтропических лесов к полярным и тропическим пустыням за счет возрастания скорости разложения и минерализации растительных остатков.

Важная и во многом приоритетная роль деструктивной ветви в малом биологическом круговороте обусловлена тем, что у природных экосистем выработан механизм отставания процесса полной гетеротрофной утилизации и разложения продуктов автотрофного метаболизма от процессов их созидания, поэтому количественные показатели нисходящей ветви круговорота могут служить показателями, являющимися диагностическим признаками устойчивости экосистем.

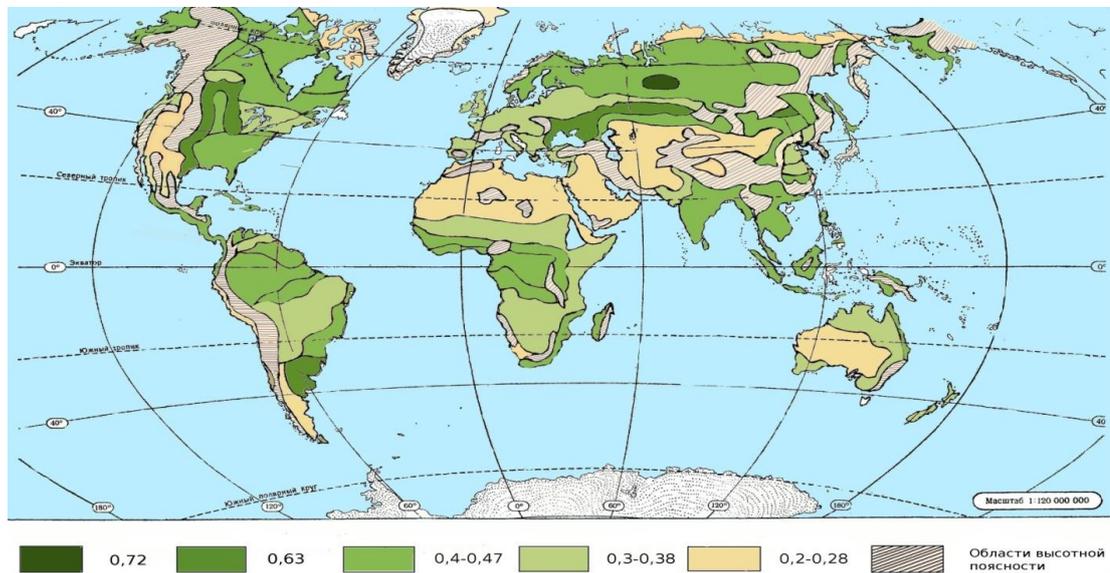


Рисунок 5.7. - Показатель  $K_{гд}$  в основных ареалах

Для унификации данных по биологической продуктивности и данных по соотношению ветвей анаболизма и катаболизма была принята 7-балльная шкала устойчивости. Каждый балл этой шкалы имеет определенные количественные значения по всем признакам метаболизма (табл.5.2, 5.3).

**Шкала стабильности функционирования экосистем  
по параметрам биологической продуктивности и показателям  
малого биологического круговорота**

<i>Стабильность функционирования, баллы</i>	<i>Общ.жив. фитомасса т/га</i>	<i>Перв. продукция (прирост) ц/га</i>	<i>Отношение перв.продукции к общ. живой фитомассе ц/га</i>	<i>Общая живая надз. фитомасса т/га</i>	<i>Год. прод. зел.части (прирост зел.части) ц/га</i>	<i>Отношение год.продукции зел. части к живой надз.фитомассе, К<sub>зд</sub>, т/га. Интенсивность биологического круговорота</i>	<i>Ареал с известными запасами подстилки, т/га</i>
1	15,75	5,25	0,31	16,7	3,36	0,2 сильно заторможенный	0,3
	17,1	1,75	0,1	10	2,8	0,28 замедленный	1,2
2	132,5	14	0,11	83	32,3	0,3 интенсивный	1,6
3	335	12	0,03	38	14,4	0,38 сл.интенсивный	1,9
4	21,5	7	0,33	10,4	4,1	0,4 сильно заторможенный	3,3
5	170	6,5	0,04	120,2	51,3	0,43 заторможенный	10
	112,5	6,5	0,04	88,6	40,4	0,46 застойный	12
6	390	28,5	0,07	460	216,2	0,47оч. интенсивный	15
	415	20	0,05	318	149,3	0,47 сл.интенсивный	33
7	22,5	10,5	0,47	33,4	21	0,63 интенсивный	85
	28	3,5	0,13	144,5	104,7	0,72 кр.застойный	141

На основе этой шкалы каждый ареал может быть описан системой числовых показателей. Используя один или несколько показателей шкалы устойчивости по метаболизму, можно прогнозировать устойчивость основных типов

растительности. Таким образом, основные ареалы можно выстроить в ряд по возрастающей степени устойчивости.

В целом, данные по сбалансированности процессов обмена вещества и энергии в экосистемах коррелируют с параметрами устойчивости, рассчитанными относительно экологических ниш, дополняя их и объясняя появление вторичных оптимумов, «провалов» и эффект информационных «шумов».

Таблица 5.3

**Характеристика ареалов по диагностическим признакам  
малого биологического круговорота ( $V_{перв}/V_{об}$ ,  $K_{гд}$ )**

<i>Устойчивость, баллы</i>	<i>Запасы подстилки, т/га</i>	<i>Основные растительные сообщества ареала</i>
1	0,3	Пустыни и полупустыни умеренного, тропического и субтропического пояса
	3,3	Арктические тундры
2	1,6	Саванны
3	15	Широколиственные леса
4	1,3	Сухие степи
5	85	Кустарничковые тундры и лесотундры
6	33	Тайга
	1,9	Влажные тропические леса
	10	Субтропические леса
7	12	Остепненные луга, травяные степи
	141	Болота Западной Сибири

## **5.4. Диагностика функционирования экосистем по интенсивности процессов трансформации органического вещества напочвенных органогенных горизонтов основных почвенно-фитоценологических экосистем**

### **5.4.1. Методика использования подстильно-опадного коэффициента для прогнозирования типов функционирования экосистем**

Для выяснения типа функционирования экосистемы и прогнозирования изменений ее состояний используются показатели биогеохимического круговорота в экосистемах суши, которые можно оценить с помощью системы вещественно-энергетических параметров, отражающих процессы накопления мертвых растительных остатков и их трансформации.

Скорость разложения мертвого органического вещества подстилки и войлока может служить критерием, определяющим устойчивость экосистемы и позволяющим использовать качественные и количественные показатели малого биологического круговорота для создания унифицированной шкалы диагностики устойчивости.

В некоторых исследованиях для характеристики детритной ветви круговорота используются данные по величине подстильно-опадного коэффициента (отношение массы лесной подстилки или степного войлока к величине наземного опада) [26, 27, 190]. Этот индекс выражается в числах лет, необходимых для накопления массы лесной подстилки (или ветоши) при имеющихся скоростях ежегодного поступления в опад и последующего разложения органического вещества.

Подстильно-опадный коэффициент (далее – ПОК) используется при изучении структурно-функциональной организации природных экосистем и по существу является показателем экологической эффективности их почвенно-фитоценологического ядра. Этот параметр служит мерой начальной обеспеченности продвижения органического вещества (и энергии) по всей трофической цепи,

и, следовательно, является показателем работы растительного вещества по устойчивому функционированию экосистемы.

В нашем исследовании использовался вариант расчета ПОК по Н.И. Базилевич, Л.Е. Родину [26, 27], т.к. он позволяет использовать имеющиеся данные по запасам подстилки и величине наземного опада в 330 пунктах.

Для определения интенсивности процессов трансформации (разложения) органического вещества подстилки и других органогенных горизонтов в ареалах с известными запасами подстилки, как критерия устойчивости экосистем, нами предложена методика, позволяющая оценить интенсивность разложения мертвых растительных остатков, содержащихся в подстилке ареалов, и предложить таблицу оценки стабильности ареалов по величине подстильно-опадного коэффициента. Предложенные методические приемы позволяют решить поставленную задачу, используя экспертные данные и математические методы.

Предложенные методические приемы предполагают:

1. Используя данные о пунктах с различными запасами лесной подстилки (степного войлока) и величине наземного опада в них, полученные из материалов экспертов – ведущих ученых экологов, биологов, почвоведов создать базу данных и произвести расчет подстильно-опадного коэффициента (годы).

2. Построить кривую зависимости запасов подстилки от величины подстильно-опадного коэффициента, позволяющую оценить степень влияния интенсивности разложения мертвых растительных остатков на формирование органогенных горизонтов.

3. Дать характеристику интенсивности разложения мертвых растительных остатков в ареалах в зависимости от условий их географического расположения.

4. Создать таблицу оценки стабильности функционирования подстилки основных ареалов, используя данные по величине подстильно-опадного коэффициента в экосистемах с известными запасами подстилки.

В основе разработанной методики используются данные по запасам подстилки и величине наземного опада в 330 пунктах, расположенных

в различных экосистемах земного шара. Они получены по материалам ведущих исследователей и собственным материалам автора. Для этих же пунктов произведен расчет подстильно-опадного коэффициента.

#### 5.4.2. Характеристика типов функционирования экосистем по подстильно-опадному коэффициенту

Кривые распределения запасов подстилки от величины подстильно-опадного коэффициента отражают запасы подстилки или ветоши (на оси абсцисс), выраженные в ц/га и величину подстильно-опадного коэффициента, выраженную в количестве лет (рис.6.1).

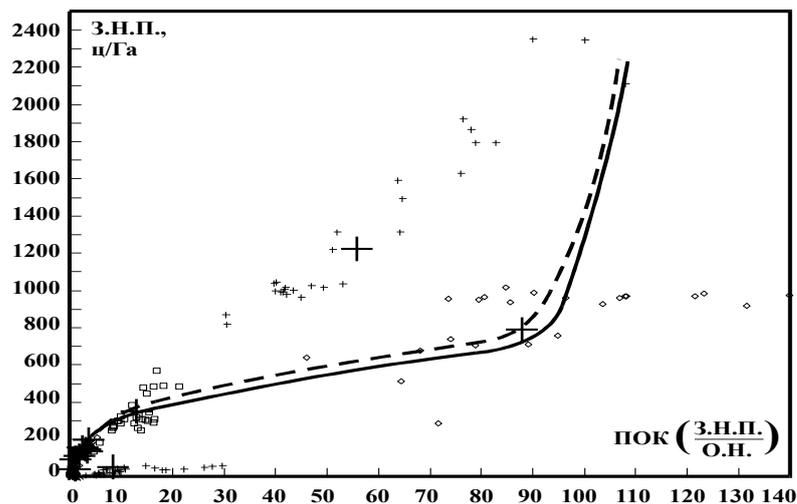


Рисунок 6.1. - Зависимость запасов подстилки (З.н.п., ц/га) от величины подстильно-опадного коэффициента (ПОК)

Результаты расчетов, анализ карты и кривых распределения показал, что наибольшая величина этого индекса для зональных плакорных сообществ характеризует кустарничковые тундры – 92 (в интразональных сообществах лесных сфагновых болот указанное соотношение превышает 100), потом идут сосняки южной тайги – 17, 15, 10, соответственно, в березняках – 7, в широколиственных лесах – 34, в степях – 1 – 1,5, в субтропических лесах – 0,7,

а во влажных тропических лесах выражается ничтожной величиной – 0,1 (рис.6.2).

Минимальная интенсивность разложения растительных остатков отмечается в ареале кустарничковых тундр и лесотундр с запасами подстилки 12,1-101,7 (ср.85) т/га. Незначительная величина наземного опада (9 ц/га) наряду с невысокой теплообеспеченностью (сумма активных температур 300-500 °С/год, средняя температура самого теплого месяца 11-14 °С) ограничивают деятельность редуцентов и приводят к ослаблению интенсивности разложения мертвых растительных остатков, замедленному освобождению вещества и энергии.

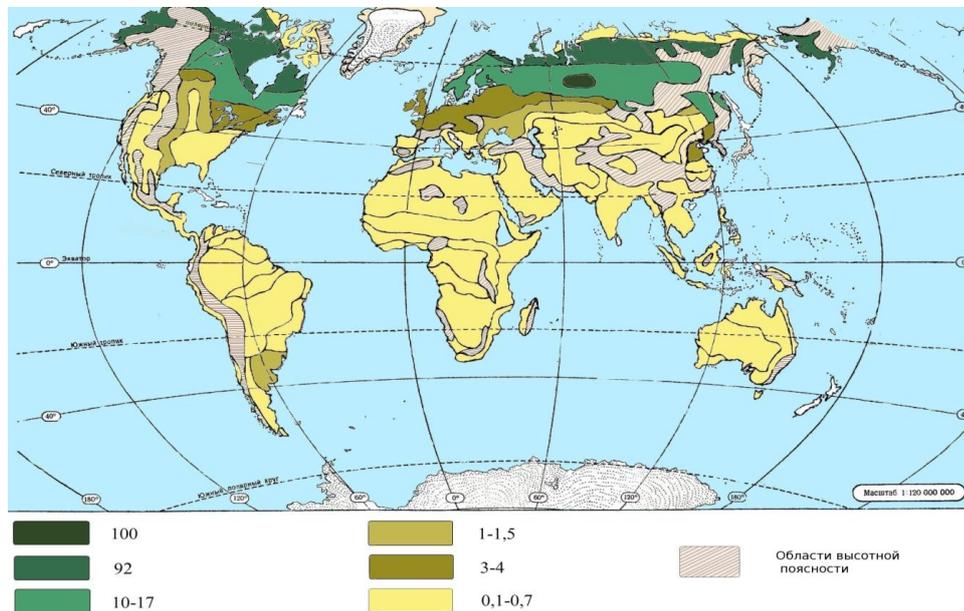


Рисунок 6.2. - Величина подстильно-опадного коэффициента в основных ареалах

В интразональных сообществах (сфагновые болота) интенсивность разложения растительных остатков снижается до минимальных величин (100), следствием чего являются максимальные запасы подстилки на суше.

Таким образом, уровень стабильности подстилки ареалов кустарничковых тундр и сфагновых болот Западной Сибири можно считать очень низким, т.к. для того, чтобы сформировать мощный органогенный горизонт понадобится от 92 до 100 лет, а скорость продвижения вещества и энергии по трофической цепи будет замедленной.

Скорость разложения растительных остатков в ареале с запасами подстилки 33 т/га зависит, в первую очередь, от массы и состава опада. По некоторым данным [28], общие потери массы подстилки при разложении в сообществах средней тайги равны 29-32%, северной тайги – 20-25%. Для этого ареала характерен замедленный тип разложения-минерализации растительного опада, что обусловлено относительно большой ролью сосущих корней в подстилке и их физиологической активностью при низких положительных температурах.

Устойчивость (стабильность) хвойных экосистем к условиям Севера в значительной мере определяется своеобразной ролью лесной подстилки. Большие запасы элементов питания и энергии в ней, в несколько раз превышающие ежегодную потребность фитоценоза, очевидно, необходимы для успешного функционирования еловых и сосновых экосистем в суровых арктических условиях.

Интенсивность разложения растительных остатков (от 3-4 до 1, 5) отмечается для ареала широколиственных лесов с запасами подстилки 15 т/га и зоны лесостепей с запасами подстилки 12 т/га.

Соотношение тепла и влаги в ареалах с запасами подстилки 5,4-18,6 т/га оптимально для сезонной активности редуцентов, благодаря достаточно длительному периоду биологической активности. Накоплению в виде подстилки подвергаются в основном растительные остатки, поступающие в опад зимой, т.н. «осенне-весенний» опад (слабо разлагающиеся древесные части, многолетние растения), поэтому скорость разложения и минерализации наземного опада неодинакова в разные сезоны: максимальна в летний период (однолетние растения), минимальна – в зимний. Эти положения свидетельствуют о том, что интенсивность разложения меняется в течение всего года в зависимости от сочетания климатических (гидротермический фактор) и косвенных (деятельность редуцентов) параметров.

Надо учитывать также, что лесостепь, по мнению многих исследователей, по своему богатству, разнообразию и устойчивости следует признать наиболее сложившимся и древним зональным типом, степные и лесные сообщества – дериватами лесостепи, не успевшими еще дифференцироваться в достаточной

степени в силу возраста и условия. Будучи ареной длительных и конкурентных отношений древесно-лесных и травянисто-степных сообществ, лесостепь прошла достаточно длительный путь с выработкой определенных механизмов устойчивости.

Это позволяет сделать вывод о том, что при «сезонной» интенсивности разложения растительных остатков ареал характеризуется высокой устойчивостью.

Максимальная интенсивность разложения мертвого органического вещества (менее 1) отмечена в ареалах с запасами подстилки  $< 60$  ц/га, которые расположены в аридном климате, в жарком гумидном климате и в высоких широтах (выше Северного полярного круга).

В аридном климате (степи типичная, засушливая, субтропическая; полупустыни и пустыни умеренного, субтропического и тропического поясов) высокие величины ПОК определяются тем, что в условиях крайне недостаточного увлажнения, высокой теплообеспеченности, короткого периода биологической активности активная деятельность редуцентов подвергает разложению и минерализации практически весь незначительный наземный опад.

В высоких широтах (выше Северного Полярного круга) в ареале типичных тундр и полярных пустынь с запасами подстилки 33 ц/га высокие скорости разложения мертвых растительных остатков определяются суровыми арктическими условиями: теплообеспеченностью ниже 300 С/год, радиационным балансом от +20 до  $-10$  ккал/см<sup>2</sup> в год, температурой самого теплого месяца от  $< 5$  до 14 °С. Благодаря низкой численности редуцентов, ограниченности периода их жизнедеятельности наряду с незначительной величиной опада интенсивность разложения достигает максимальных величин в короткий период биологической активности, ограниченный 50 днями в году.

В жарком гумидном климате в ареалах тропических лесов и саванн с запасами подстилки 1,6 – 1,9 т/га индекс подстильно-опадного коэффициента максимальный на суше. Наиболее динамичным разложением органического вещества подстилки ареалы обязаны сочетанию гидротермических условий (ареал не имеет ограничения из-за избытка тепла, избыточному увлажнению)

и деятельности редуцентов, которые активны в течение всего года равного периода биологической активности и которые подвергают разложению и минерализации практически весь наземный опад. Следовательно, уровень устойчивости ареалов с показателем ПОК ниже 1,0, можно считать очень низким, т.к. основной энергетический и пищевой ресурс экосистемы – подстилка – очень мал и не может обеспечить высокий уровень стабильности функционирования подстилки ареала.

Для обеспечения возможности использования данных по интенсивности разложения мертвых растительных остатков, характеризующейся индексом ПОК, для диагностики стабильности экосистем данные сведены в таблицу числовых показателей. Каждый балл этой шкалы имеет определенные количественные значения подстилочно-опадного коэффициента и запасов подстилки в основных экосистемах суши (табл.6.1). На основе этой таблицы, можно определить тип функционирования экосистемы.

Таблица 6.1

**Шкала определения стабильности функционирования подстилки  
по величине подстилочно-опадного коэффициента**

<i>Балл</i>	<i>Подстилочно-опадный коэффициент, расчетная величина, годы</i>	<i>Запасы подстилки, т/га</i>
1	<1	0,3; 1,6; 1,9; 3,3
2	100	141
3	92	85
4	10-20	35
5	4-7	15
6	0,6-2,2	10
7	1,5-3,5	12

Наименьший балл –1 – характерен для экосистем, характеризующихся максимальной скоростью разложения растительных остатков (<1) и формирующихся в различных климатических условиях. Максимальная скорость трансформации

растительных остатков наблюдается в растительных сообществах полярных пустынь и пустынь внутритропического пространства, что обусловлено, в первую очередь тем, что минимальные величины наземного опада подвергаются быстрой минерализации (в пустынях умеренного, субтропического и тропического пояса – мацерации) в короткие сроки, когда климатические условия позволяют педобионтам проявлять повышенную активность.

Во влажных тропических лесах, благодаря подстилочной биоте, трансформация мертвых растительных остатков происходит в течение всего года, чему способствует высокая теплообеспеченность региона. Несмотря на максимальную величину опада практически все растительные остатки подвергаются разложению и последующей трансформации.

В биогеоценозах с высокой интенсивностью разложения мертвых растительных остатков на поверхности почвы накапливается органогенный горизонт минимальной мощности и массы, не превышающей 0,3-3,3 т/га, что снижает стабильность функционирования подстилки экосистемы в целом.

Минимальный балл отмечен также для зональных (кустарничковая тундра) и интразональных типов (сфагновые болота Западной Сибири) растительных сообществ, интенсивность разложения в которых сильно заторможена из-за неблагоприятных условий для деятельности редуцентов.

В кустарничковых тундрах и болотах Западной Сибири значительная часть растительных остатков не разлагается, а остается практически в неизменном состоянии, накапливаясь на поверхности почвы в виде мощной подстилки.

С одной стороны, наличие максимального органогенного горизонта позволяет утверждать, что стабильность подстилки ареала довольно высокая, с другой – это свидетельствует о низкой интенсивности малого биологического круговорота и слабой вовлеченности в него химических элементов подстилки, что позволяет говорить о низкой устойчивости ареала.

В целом, несмотря на мощную подстилку интенсивность разложения мертвых растительных остатков в растительных сообществах кустарничковых

тундр и болотных сообществ устойчивость ареала очень низкая, вполне сравнимая с устойчивостью экосистем тропического пояса.

Состояние ареала с запасами подстилки 33 т/га оценено баллом – 3, что обусловлено, главным образом, тем, что интенсивность разложения растительных остатков, по сравнению с лесотундрами резко увеличивается (ПОК 10-20). Благодаря увеличению количества растительных остатков, поступающих на поверхность почвы, и периода биологической активности, когда педобиота подвергается разложению наземный опад, на поверхности почвы формируется значительный органогенный горизонт (3, 3 т/га), а в почвах – гумусово-аккумулятивный горизонт, обеспечивающий устойчивость (буферность) ареала.

Средний уровень стабильности – 4 балла – отмечен для экосистем широколиственных лесов, дубрав и бучин (15 т/га), в которых сезонность деятельности редуцентов проявляется в полной мере. Благоприятные климатические условия ареала, достаточное увлажнение, близкая к нейтральной реакция среды способствуют тому, что деятельность педобиоты ограничивается периодом биологической активности (весенне-летний период), когда скорость разложения опада достигает максимальных величин. В осенне-зимний период, напротив, происходит угасание активности почвенной фауны, а интенсивность разложения растительных остатков снижается до минимальных показателей. Результатом сезонной деятельности редуцентов является формирование на поверхности почвы органогенного горизонта в виде лесной подстилки (15 т/га), обеспечивающей гомеостатичность ареала.

Интенсивность биологического круговорота и разложения растительных остатков, поступающих на поверхность почвы с опадом, в растительных сообществах субтропиков значительно меньше, чем в тропиках. Эти показатели наиболее близки к показателям для лесов умеренных широт, хотя экосистемам субтропических лесов присвоен более высокий балл стабильности – 6.

Темпы разложения растительного опада в ареале с запасами подстилки 10 т/га существенно замедлены по сравнению с влажнотропическими лесами, т.к. имеют место перерывы во время поступления опада, благодаря особенностям

гидротермического режима. Благоприятные климатические условия позволяют почвенной фауне приблизиться к сезонной деятельности, в результате чего подвергать трансформации значительную часть растительных остатков, а существенную его часть оставлять нетронутой в виде органогенного горизонта подстилки.

Максимальный уровень стабильности подстилки – 7 баллов отмечен для зоны лесостепей, в которых величина подстильно-опадного коэффициента колеблется в пределах 1,5 - 3,5. Именно в растительных сообществах луговых степей, деятельность подстилочной биоты, приобретает сезонный характер: снижается в зимний период времени и увеличивается – в летний, что обусловлено сочетанием условий теплообеспеченности и увлажнения. Благодаря сезонной интенсивности разложения мертвых растительных остатков часть наземного опада трансформируется в степной войлок, другая часть – переходит в гумусовый горизонт почвы, что позволяет говорить о наличии двойной буферной зоны (подстилка-гумус) в зоне лесостепей умеренного пояса и высокой гомеостатичности экосистемы.

Важная и во многом приоритетная роль подстилки в малом биологическом круговороте обусловлена тем, что у природных экосистем выработан «...механизм процесса полной гетеротрофной утилизации от процессов их созидания» [252]. Благодаря этому подстилка (или ветошь) и другие органо-минеральные горизонты почвы служат своего рода кладовой необходимых питательных соединений для растений, а интенсивность разложения подстилки, определяемая величиной подстильно-опадного коэффициента, может использоваться для диагностики стабильности функционирования подстилки основных ареалов. Если атмосфера и фитосреда именуется как обменный фонд экосистемы, то лесная подстилка служит ее резервным фондом, обеспечивающим стабильность функционирования экосистемы.

## **5.5. Интенсивность высвобождения химических элементов из почвенных органогенных горизонтов, как фактор, определяющий тип функционирования экосистем**

### **5.5.1. Материалы и методика оценки типа функционирования экосистем по интенсивности высвобождения химических элементов из почвенного органогенного горизонта**

Для понимания типов функционирования экосистем и пределов допустимых воздействий на них важно исследование процесса формирования в ходе эволюции устойчивых круговоротов вещества и энергии в экосистемах, поддержание в них балансных отношений, раскрытие схем, управляющих поддержанием устойчивости. Во всех этих проблемах весьма существенным может быть вклад исследователей, располагающих огромным количеством фактов, описывающих функционирование отдельных элементов экосистем, отвечающих за устойчивость, основным из которых является почвенный органогенный горизонт.

Представление о том, что экосистемы обеспечивают свое существование с помощью этих круговоротов, а почвенный органогенный горизонт является критерием устойчивости – это и есть основное содержание эволюции, в последнее время распространилось очень широко. В то же время наши знания о том, как организованы биосферные круговороты, какова роль мертвого органического вещества подстилки в устойчивости экосистем, недостаточны.

В последнее десятилетие появилось множество исследований биологического круговорота в наземных экосистемах, которые рассматривают почвенный органогенный горизонт как основное депо углерода, азота и зольных элементов [57, 296]. Однако данные по количественным показателям биологического круговорота и роли в нем органического вещества подстилки разрозненные и нуждаются в систематизации и обобщении.

В первую очередь не хватает точных сведений о балансовых взаимоотношениях в этих круговоротах, без чего остается неполным понимание эволюции биосферы, в том числе роль химического состава опада и подстилки, интенсивности высвобождения химических элементов и формирование почвенных профилей с показателями, определяющими устойчивость экосистемы в целом.

Исходя из данных, приведенных в различных экспертных источниках, данные по биологическому круговороту могут использоваться для диагностики устойчивости экосистем. Такими данными являются количественные показатели, характеризующие интенсивность высвобождения химических элементов из мертвых органических остатков, т.е. отношение количества химических элементов в подстилке и в зеленой части опада.

Однако имеющиеся сведения о влиянии этих показателей на устойчивость зональных плакорных и интразональных типов растительности являются недостаточными, т.к.:

- отсутствует анализ данных по содержанию химических элементов в напочвенных органогенных горизонтах и влиянию интенсивности освобождения химических элементов на устойчивость экосистем;

- не существует методики оценки качественных и количественных показателей малого биологического круговорота для диагностики устойчивости экосистем;

- отсутствует методика, позволяющая использовать данные по количеству химических элементов, соотношению  $C/N$ , отношению углерода гуминовых кислот к углероду фульвокислот для оценки типов функционирования биогеоценозов, позволяющие в дальнейшем решать вопросы ландшафтно-экологического прогнозирования.

Разработанная нами методика оценки типа функционирования экосистемы по качественным и количественным показателям малого биологического круговорота предусматривает следующие обязательные операции:

1. Анализ экспертных данных, позволяющие выделить количественные и качественные показатели малого биологического круговорота, влияющие на тип функционирования экосистемы. Использовались экспертные данные ведущих ученых-кологов, биологов, почвоведов. Выделены следующие показатели: химический состав подстилки и опада, интенсивность высвобождения химических элементов, соотношение гуминовых и фульвокислот ( $C_{ГК}/C_{ФК}$ ), период биологической активности (ПБА, дни); интенсивность и характер биологического круговорота.

2. Характеристика морфофизиологических особенностей малого биологического круговорота в основных ареалах по следующим параметрам:

- характеристика мощности напочвенного органогенного горизонта и наземного опада в ареале и преобладающие виды растительности;
- динамика органического вещества в ареалах;
- накопление органических остатков в подстилке и их химизм;
- общие черты почвенно-биологических процессов;
- оценка характера и скорости малого биологического круговорота, а также интенсивности высвобождения химических элементов из подстилки и устойчивости ареала.

3. Создание шкалы числовых показателей, содержащих данные по количеству химических элементов в напочвенных органогенных горизонтах, опаде и почвенных профилях для диагностики типа функционирования экосистем:

- унификация количественных и качественных показателей биологического круговорота для определения типа функционирования экосистем и составление шкалы числовых показателей;
- классификации типов функционирования;
- описание количественных и качественных показателей, характеризующих каждый балл устойчивости;
- создание наглядных диагностических графических схем, отражающих показатели малого биологического круговорота в экосистемах.

Установлено, что вопросы малого биологического круговорота, интенсивности высвобождения химических элементов из мертвых растительных остатков и формирования почвенного профиля рассматривались по различным методикам. Однако эти данные не являются достаточно полными и вполне сравнимыми, т.к. объектами исследований оказывались растительные сообщества и экосистемы различных стран. Поэтому необходимо провести анализ данных по количеству химических веществ в опаде и напочвенном органогенном горизонте в основных ареалах, чтобы выявить возможность прогнозирования по ним устойчивости экосистем. Таким образом, следует считать, что мы оперируем в значительной мере выборочными данными, которые позволят оценить роль химического состава подстилок в поддержании устойчивости биогеоценозов.

#### **5.5.2. Эффективность использования количества химических элементов в напочвенном органогенном горизонте для прогнозирования функционирования экосистем**

Проведенный по литературным источникам анализ показал, что наибольшее количество химических элементов, в соответствии с максимальной величиной подстилки, содержится в органопрофиле кустарничковых тундр (ареал с запасами подстилки 85 т/га) – 4200 кг/га и сосняков и ельников средней тайги (ареал с запасами подстилки 33 т/га) – 1700 – 2200 кг/га, количество это возрастает при заболачивании (ареал с запасами подстилки 141,4 т/га) [21, 22, 23, 24].

В ареале широколиственных лесов умеренного пояса с запасами подстилки 15 т/га и зоны черноземных степей с запасами подстилки 12 т/га сумма химических элементов отличается незначительно (в пределах 800-1500 кг/га). Это объясняется тем, что хотя в лиственных лесах органогенный горизонт меньшей мощности, но зольность ее выше.

В субтропических лесах с запасами подстилки 10 т/га количество химических элементов в подстилке порядка 600 кг/га, а во влажных тропических лесах при незначительной подстилке (1,9 т/га) - менее 200 кг/га. Такого же порядка количества химических элементов в степном войлоке умеренно засушливых степей ареала с запасами подстилки 1,3 т/га. В саваннах (ареал с запасами подстилки 1,6 т/га) и сухих степях (1,3 т/га) в подстилке содержится химических элементов меньше всего – от 16 до 70 кг/га.

Данные рис.7.1 наглядно показывают, что с увеличением органического вещества опада особенно быстро нарастает количество химических элементов в ареале пустынь и сухих степей, постепенно снижаясь в ареалах саванн и влажных тропических лесов, тогда как в кустарничковых тундрах и сфагновых болотах соответствует 50-100 кг/га. Таким образом, количество химических элементов, поступающих с ежегодным опадом, обратно пропорционально массе опада.

Данные рис.7.2 отражают пропорциональную зависимость количества мертвых растительных остатков в почвенном органическом горизонте от химических элементов, т.е. при увеличении запасов подстилки количество химических элементов увеличивается.

Для расчета интенсивности высвобождения химических элементов нами использовались данные по количеству химических элементов в опаде и подстилке [21, 22, 23, 24] (рис.7.3).

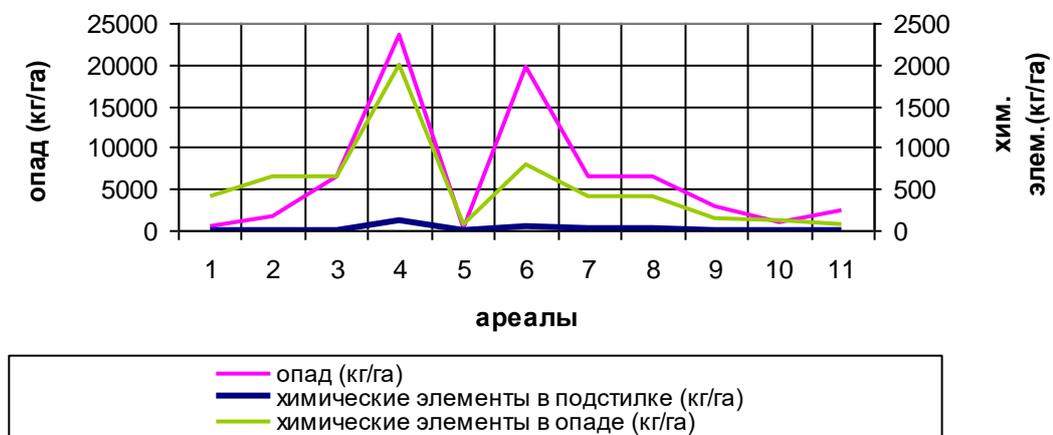


Рисунок 7.1. - Соотношение количества органического вещества опада, содержания химических элементов в опаде и в подстилке

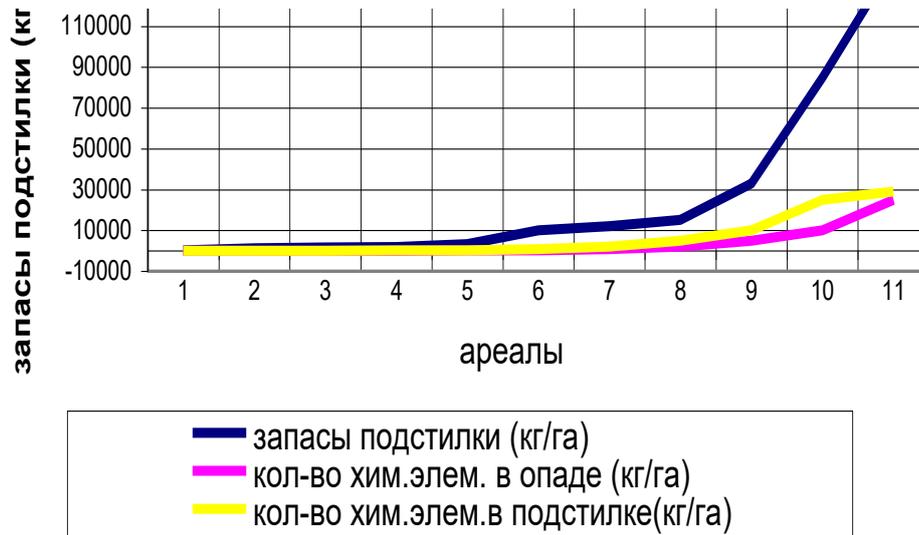


Рисунок 7.2. - Соотношение запасов подстилки, содержания химических элементов в опаде и подстилке

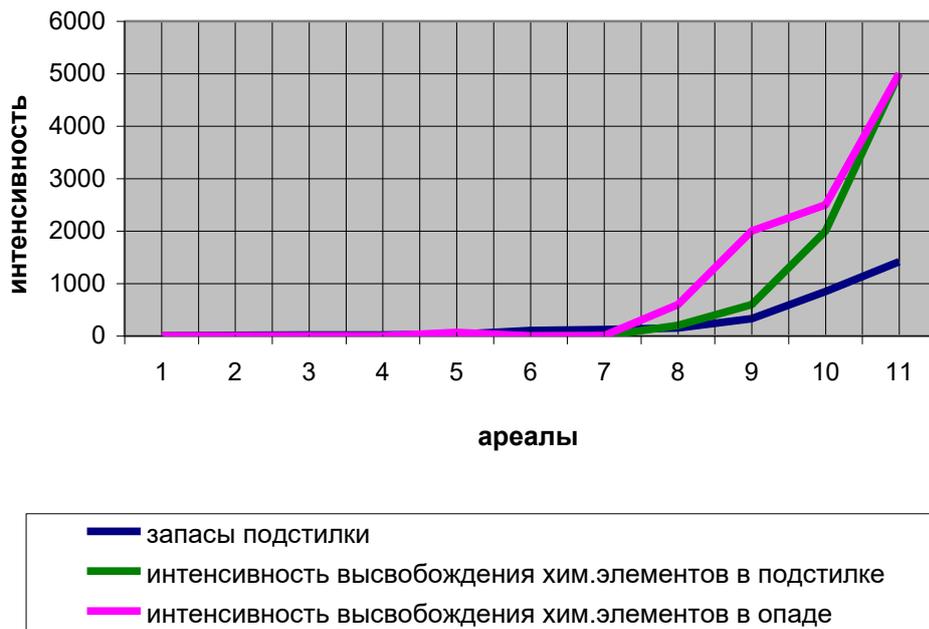


Рисунок 7.3. - Соотношение запасов подстилки и интенсивности высвобождения химических элементов из мертвых растительных остатков

Анализ данных, отражающих интенсивность высвобождения химических элементов, показывает, что основные ареалы, которым соответствуют определенные типы растительности, располагаются в следующий ряд (по нарастанию): 141,4 т/га (сфагновые болота), 85 т/га (кустарничковые тундры),

33 т/га (сосняки, ельники), 3,3 т/га (арктические тундры), 15 т/га (березняки, широколиственные леса), 12 т/га (степи), 10 т/га (субтропические леса), 1,9 т/га (влажные тропические леса), 1,6 т/га (саванны) и 0,3 т/га (пустыни) (рис.7.4).

Относительная величина интенсивности высвобождения химических элементов из мертвых растительных остатков может служить одним из количественных показателей, отражающих роль почвенного органогенного горизонта в устойчивости функционирования биогеоценозов.

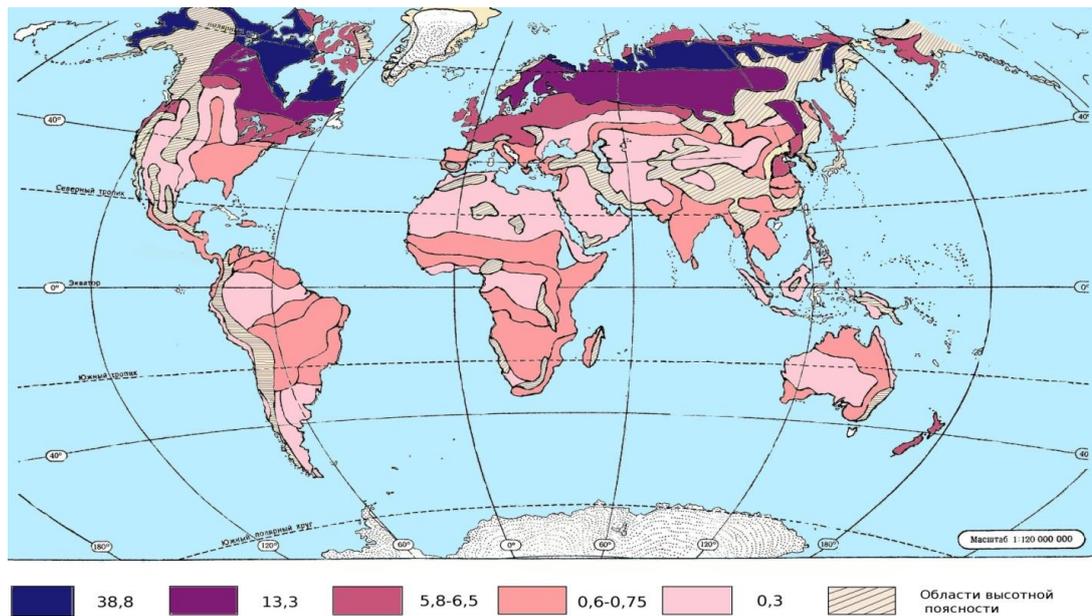


Рисунок 7.4. - Величина интенсивности высвобождения химических элементов из почвенного органогенного горизонта в основных ареалах

Именно он отражает скорость закрепления химических веществ в подстилке и возможность перемещения химических веществ по почвенному профилю.

Исходя из вышесказанного ясно, что запасы подстилки и скорость высвобождения химических элементов из мертвых растительных остатков коррелируют с данными по соотношению гуминовых и фульвокислот в почвах, т.к являются результатом высвобождения химических элементов из органического вещества подстилки.

В свою очередь, гумусное состояние почв, по Д.С. Орлову [256] является функцией периода биологической активности (ПБА) (рис.7.5).

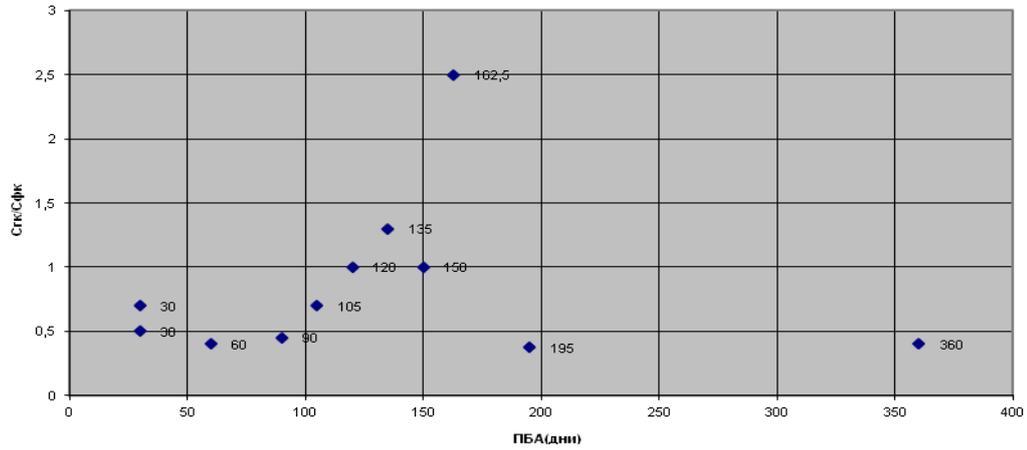


Рисунок 7.5. - Зависимость между типом гумуса и продолжительностью ПБА (по Орлову и др., 1996)

Данные по запасам подстилки в ареалах, соотношению углерода гуминовых к углероду фульвокислот и периода биологической активности, полученные по экспертным данным, приведены в таблице 7.1.

Таблица 7.1

**Показатели запасов подстилки, соотношения углерода гумусовых кислот к углероду фульвокислот и ПБА в основных ареалах**

№ п/п	Ареал, запасы подстилки, т/га	C <sub>гк</sub> /C <sub>фк</sub>	ПБА, дн.
1	0,3	0,7	0-60
2	1,3	1,0	120-180
3	1,6	0,8-1,2	60-180
4	1,9	0,3-0,5	365
5	3,3	0,5	0-60
6	10	0,25-0,5	180-210
7	12	2	150-175
8	15	0,9-1,7	125-145
9	33	0,2-0,7	70-110
10	85	0,3-0,5	30-90
11	141	0,6-0,8	90-120

Показано (табл.7.1 и рис.7.6), что минимальные запасы подстилки (0,3 т/га) и краткий период ПБА в пустынных сообществах приводит к формированию почвенных профилей с преобладанием слабоконденсированных фракций фульвокислот.

### Распределение $C_{гк}/C_{фк}$ и ПБА по ареалам

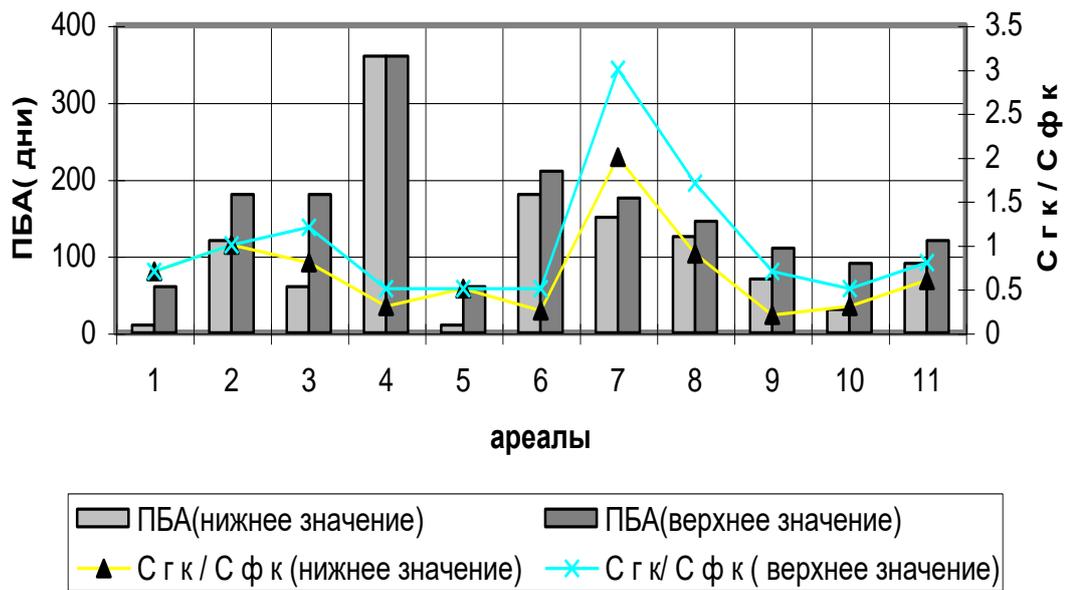


Рисунок 7.6. - Зависимость между запасами подстилки, типом гумуса и продолжительностью ПБА

Преобладание фульватного типа гумуса характерно также для ареалов влажнотропических лесов (1,9 т/га) и саванн (1,6 т/га), где период биологической активности достигает 365 дней в году.

В тоже время формирование слабоконденсированных гумусовых веществ, преимущественно группы фульвокислот, в том числе высокодисперсных, так называемых агрессивных фульвокислот характерно и для ареалов тундровой (3,3, 85 т/га) и таежной зон (33 т/га). Одной из важнейших особенностей климатических условий этих ареалов является их сезонная динамика, что вызывает соответствующие изменения в течение почвообразовательного процесса. Сезонные изменения температуры и влажности почвы определяют

динамику ее биологической активности; сезонной динамике подвержен состав почвенных растворов и характер миграции вещества в профиле почв и ландшафте; в течение года закономерно, вслед за изменениями гидротермических условий, меняются темпы и направленность процессов трансформации органического вещества.

В частности, одно из условий интенсивного гумусонакопления в черноземах ареала с запасами подстилки 12 т/га – контрастность гидротермического режима, способствующая закреплению гумусовых кислот минеральной частью почвы, определяет высокую степень устойчивости ареала луговых степей.

Ограниченность данных по содержанию C/N в профилях почв в ареалах с известными запасами подстилки не позволяет сделать выводов об имеющейся зависимости соотношения C/N в почвенном профиле от интенсивности высвобождения химических элементов. Исходя из экспертных данных, это соотношение обратно пропорционально количеству мертвых растительных остатков в экосистемах, что позволяет сделать вывод: чем выше запасы подстилки, тем большее количество химических элементов накапливается в ней и тем меньше соотношение C/N.

Анализ данных, отражающих накопление химических элементов в почвенном органогенном горизонте и наземном опаде и позволяющих оценить количественный и качественный состав химических элементов в мертвых растительных остатках, показал, что существуют несколько основополагающих зависимостей.

Максимальное количество химических элементов в подстилке соответствует минимальным показателям в опаде (ареалы с запасами подстилки 33, 85, 141,4 т/га) и расчетная величина интенсивности высвобождения химических элементов является наибольшей. Это свидетельствует о довольно высокой устойчивости ареала, т.к. значительная часть химических веществ выносится за пределы почвенного профиля, гумусовый горизонт сформирован преимущественно фульвокислотами, соотношение C/N минимальное. Этому способствует ограниченный период в течение года, когда в почве существуют

благоприятные для нормальной вегетации растений и жизнедеятельности почвенной биоты условия, т.е. температура воздуха превышает 100 °С при достаточном запасе продуктивной влаги в почве.

Невысокая стабильность подстилки характерна как для ареалов с минимальными запасами подстилки (0,3, 1,3 т/га), так и для ареалов с максимальными запасами подстилки (33, 85, 141,4 т/га), что свидетельствует о сложной взаимосвязи между мертвым органическим веществом подстилки и содержанием химических элементов в подстилке, опаде, почвенном профиле. Ведь в экосистемах с преобладанием пустынных и степных сообществ количество химических элементов в опаде во много раз превышает этот показатель в подстилке, а скорость освобождения снижается в десятки, даже сотни раз. Однако и в этом случае, стабильность функционирования биогеоценоза остается невысокой благодаря тому, что незначительное количество химических веществ очень быстро вымывается из подстилки, практически не задерживаясь в почвенном профиле. Таким образом, не создается буферной зоны химических элементов и энергии, и экосистема оказывается слабо защищенной от внешних воздействий.

Оптимальным запасом прочности обладает ареал черноземных луговых степей, в котором количество химических веществ в опаде в несколько раз ниже, чем тот же показатель в подстилке. Интенсивное высвобождение химических элементов из подстилки (низкое по сравнению с таежными ареалами и высокое по сравнению с пустынными), сезонная динамика климатических условий (ПБА – 150-175 дней) приводит к тому, что продукты гумификации, в основном, представлены высокомолекулярными перегнойными кислотами – преимущественно гуминовыми кислотами второй фракции. В ареале, таким образом, и в подстилке и благодаря выносу из нее химических элементов, гумусовом горизонте формируются буферные зоны, призванные обеспечить стабильность экосистемы в целом в случае воздействия климатических, антропогенных и других факторов.

### **5.5.3. Создание шкалы числовых показателей содержания химических элементов в напочвенном органогенном горизонте для диагностики типов функционирования экосистем**

В науке напочвенный органогенный горизонт рассматривается как самостоятельный биогоризонт, выполняющий связывающую роль между фитоценозом и почвой. Вопросы накопления и освобождения химических элементов рассматриваются в связи с рассмотрением типов биологического круговорота химических элементов и обменом между растительностью и почвой в основных типах экосистем. Как было отмечено выше, именно химический состав напочвенного органогенного горизонта позволяет сделать выводы о стабильности функционирования экосистемы, т.к. содержание химических элементов и интенсивность их высвобождения достаточно четко отражает процессы, происходящие в системах и подсистемах биогеоценозов.

Классификация типов функционирования экосистем по параметрам напочвенного органогенного горизонта еще совершенно не разработана, хотя такие попытки предпринимались [175, 176, 186, 187, 188, 189, 190]. Однако ясно, что она должна строиться на ряде признаков, характеризующих как зональные особенности биогеоценозов, количественно выражающиеся в величине биомассы и ее динамике (величинах продукции и деструкции), так и геохимические характерные свойства напочвенного органогенного горизонта.

Для классификационных единиц различной значимости приняты различные сочетания диагностических признаков.

В целях некоторой унификации всего разнообразия сообществ по рассмотренным признакам принята шестибалльная шкала. Каждый балл этой шкалы имеет определенные количественные значения по всем признакам биологического круговорота основных экосистем суши (табл.7.2). На основе этой шкалы, используя один параметр или различные сочетания параметров, можно определить тип функционирования экосистемы.

**Шкала типов функционирования экосистем по количеству химических элементов и интенсивности их высвобождения**

<i>Тип функционирования (устойчивость)</i>	<i>Количество химических элементов в подстилке, кг/га</i>	<i>Количество химических элементов в опаде, кг/га</i>	<i>Интенсивность высвобождения химических элементов</i>	<i>Отношение годовой продукции зеленой части к живой надземной фитомассе, <math>K_{зд}</math></i>
1	235	894	0,3	0,2
	250	38	6,5	0,28
2	38	60	0,6	0,3
3	1750	300	5,8	0,38
4	1800	135	13	0,43
	4200	108	38,8	0,46
5	200	720	0,3	0,47
	600	800	0,75	0,47
6	200	650	0,3	0,63

Установлено, что наименьший балл – 1 – характерен для экосистем, напочвенный органогенный горизонт которых содержит 235 кг/га химических веществ, в то время как в опаде содержится более 894 кг/га. Интенсивность высвобождения химических элементов составляет 0,3. Чрезвычайно малая гумусность находится в полном соответствии, с одной стороны, с малой массой опада (до 1,0-1,2 т/га), с другой – с характером разложения растительных остатков, преимущественно их мацерацией, но не гумификацией. Быстрое сгорание отмершего органического вещества опада, а также относительная обогащенность его щелочами обуславливают образование слабоконденсированных, дисперсных перегнойных кислот – главным образом фульвокислот. Последние полностью усредняются основаниями, освобождающимися из опада. Вместе с тем гумусовые вещества сохраняют мобильность и передвигаются на небольшую глубину в почвенном профиле.

По этим показателям к 1 баллу отнесены растительные сообщества пустынь тропического и субтропического пояса (ареал с запасами подстилки 0,3 т/га).

Биологический круговорот в сообществах пустынной зоны характеризуется компенсированностью. Благодаря особенностям продуктов разложения растительных остатков имеет место отчетливо выраженное перераспределение в почвенном профиле химических элементов, обращающихся в биологических циклах. Скорость высвобождения химических элементов по сравнению с другими ареалами, расположенными во внутритропическом пространстве, сильно заторможена. Вследствие вышперечисленного можно отметить, что на поверхности почвы в мертвом органическом веществе подстилки и опаде не создается буферной зоны, которая служит источником вещества и энергии, определяющей низкую устойчивость ареала.

К 1 типу функционирования нами отнесены напочвенные органогенные горизонты растительных сообществ высоких широт (арктические тундры с запасами подстилки 3,3 т/га), для которых характерен суженный биологический круговорот химических элементов. Это является следствием как ограниченной продуктивности, а, следовательно, поступления в опад, так и в целом невысокой зольности растений тундры. Поэтому показатели, которые характеризуют продуктивность растительных сообществ основных ареалов, могут служить для оценки типа функционирования экосистем.

Данные по периоду биологической активности (ПБА) в пределах 1 типа варьируют в довольно широких пределах от 0-60 до 20-180 дней. Это позволяет утверждать, что данный показатель не может являться определяющим (лимитирующим) для данного типа функционирования.

Низкий балл стабильности функционирования – 2 – характерен для растительных сообществ саванн и редколесий с высоким содержанием химических элементов в опаде (60 кг/га) и низким – в подстилке (38 кг/га) и интенсивностью высвобождения химических элементов 0,6.

Интенсивно протекающие процессы разложения в саваннах (ареал с мощностью напочвенного органогенного горизонта <2 т/га) на фоне

промывного режима почв сопровождаются быстрой утратой в стадии подстилки не только органических, но и минеральных веществ. Малый биологический круговорот некомпенсированный, что обусловлено химическим составом опада. Невысокая стабильность функционирования обусловлена тем, что в ареале формируется слой маломощного напочвенного органогенного горизонта, который в некоторых случаях служит единственным аккумулятивным горизонтом.

Третий тип функционирования (3 балла) характеризуется высоким содержанием химических элементов в подстилке (1750 кг/га), в то время как в опаде содержание химических элементов существенно ниже (300 кг/га). Такие показатели круговорота характерны для лиственных лесов умеренного пояса. Богатство опада основаниями обуславливают довольно интенсивное разложение опада (ПОК 4-7) и образование при гумификации в значительном количестве аккумулятивных форм гумуса. Биологический круговорот в сообществах широколиственных лесов (ареал с запасами подстилки 15 т/га) является в значительной степени недокомпенсированным.

Широкий разброс показателей, отражающих период биологической активности, не позволяет использовать этот параметр для оценки типа функционирования экосистемы.

Уровень стабильности экосистемы, оцененный 4 баллами, характеризуется высоким содержанием химических элементов в подстилке (1800-4200 кг/га) при их незначительном количестве в опаде (40-230 кг/га). Высокая интенсивность высвобождения химических элементов (13,3-38,8 кг/га) и скорость разложения мертвого органического вещества (подстилично-опадный коэффициент) указывают на то, что такой тип функционирования характерен для лесотундровых сообществ (ареал с запасами подстилки 85 ц/га) и хвойных и смешанных лесов умеренного пояса (тайги) с запасами подстилки 33 т/га.

Лесотундра и северная половина зоны хвойных лесов характеризуется некомпенсированным характером биологического круговорота и застойной интенсивностью.

Отмирающие органические остатки, поступая в почву в суровых условиях высоких широт, не сразу подвергаются разложению, а постепенно минерализуются и гумифицируются. Их химический состав также претерпевает значительные изменения. Свежий опад отличается от подстилки значительно более низким общим содержанием химических элементов и высокой интенсивностью высвобождения химических элементов.

Замедленность процессов разложения мертвых органических остатков, учитывая довольно короткий период вегетации растений и образование большого количества легко растворимых подвижных гумусовых соединений, приводит к консервации заключенных в них химических элементов и низким показателям гумусности почвы.

В южной части зоны хвойных лесов наряду с увеличением массы опада, увеличивается и поступление химических элементов. В связи с этим, а также вследствие более благоприятных климатических условий, здесь активнее протекает микробное разложение растительных остатков, более богата подстилочная фауна. В свою очередь, продукты разложения и гумификации отличаются меньшей недонасыщенностью основаниями, большей конденсированностью, сложностью и устойчивостью. Наряду с высокодисперсными фульвокислотами в составе гумуса значительная роль принадлежит бурым гуминовым кислотам. В пределах южнотаежной зоны биологический круговорот является некомпенсированным, однако, в меньшей степени, чем в северной тайге и лесотундре.

Таким образом, ареалы с запасами подстилки 85 т/га и 33 т/га (кустарничковые тундры и тайга) можно считать довольно стабильными.

Тип функционирования, оцененный 5 баллами, отмечен для тропических и субтропических лесов, где биологический круговорот протекает значительно менее интенсивно, нежели в условиях умеренных широт.

Интенсивность биологического круговорота в растительных сообществах субтропиков значительно меньше, чем в тропиках. В субтропических лесах показатели биологического круговорота довольно близки к показателям умеренных широт. Хвойные субтропические леса, как и хвойные леса умеренного

пояса, довольно близки к показателям для лесов умеренных широт, они вовлекают и возвращают значительно меньше химических элементов, чем лиственные.

В условиях постоянного увлажнения это обстоятельство влечет за собой известную недоусредненность продуктов гумификации. Исключительно интенсивно протекающие процессы разложения органических остатков на фоне промывного режима почв сопровождается быстрой утратой в стадии подстилки не только органических, но и минеральных веществ, что приводит к незащищенности подстилки этих ареалов (2,0-10,0 т/га) от влияния внешних воздействий, и, следовательно, к низкому показателю стабильности.

Для сложных многоярусных сообществ лиственных лесов тропического пояса с богатым подлеском и травяным покровом, с массой ежегодного опада (70–90 ц/га) и возвращаемых с опадом химических элементов в количестве 250-350 кг/га, отношение органического вещества опада к содержащимся в нем зольным элементам, хотя и меньше, нежели в биогеоценозах хвойных лесов, но все еще достаточно велико – около 30.

Богатство опада азотом (50-90 кг/га) и основаниями, особенно кальцием (70-100 кг/га), сезонность климатических условий обуславливает довольно интенсивное его разложение и образование при гумификации в значительном количестве гуминовых кислот и устойчивых органоминеральных соединений. В связи с этим для почв лиственных лесов характерна высокая емкость обмена и значительная величина коллоидного поглощающего комплекса.

Незначительная недокомпенсированность малого биологического круговорота, довольно интенсивные процессы разложения мертвых растительных остатков наряду с высоким содержанием гуминовых кислот в почве приводит к тому, что буферные механизмы задействованы практически полностью, а экосистема характеризуется высокой стабильностью.

Максимальная степень устойчивости – 6 баллов – характерна для экосистем с компенсированным характером биологического круговорота и высокой

интенсивностью БИКа, т.е. для травяных степных сообществ (ареал с мощностью напочвенного органогенного горизонта 12 т/га).

Как по массе ежегодно отчуждаемого в опад органического вещества, так и по количеству поступающих с опадом химических элементов травяные степные сообщества, и в особенности остепненные и луга и луговые степи, занимают первое место среди других сообществ умеренных широт.

Разложение отмирающего органического вещества сопровождается образованием устойчивых синтетических форм органо-минеральных соединений. Последние обладают высокой энергией поглощения и способны удерживать сорбционными силами значительное количество элементов питания.

Благодаря богатству опада основаниями, а также в связи с тем, что в травяных степных сообществах частично имеет место разложение органических остатков до конечных простых соединений типа углекислоты, продукты гумификации полностью усреднены. Малый биологический круговорот зольных элементов и азота в степной зоне является компенсированным; формирующиеся под травяными степными сообществами почвы характеризуются ярко выраженной аккумуляцией как органических, так и минеральных веществ (и, прежде всего, таких важнейших элементов питания, как кальций, калий, фосфор и сера) в устойчивой форме. Исходя из вышесказанного, можно сделать вывод о высокой степени стабильности экосистемы, несмотря на интенсивные процессы высвобождения химических элементов. Значительное содержание химических элементов, интенсивность и сбалансированность малого биологического круговорота обуславливает высокую степень защищенности биогеоценоза за счет создания буферной зоны химических элементов в мертвых растительных остатках подстилки.

Полученные данные позволяют оценивать стабильность функционирования экосистем, используя один или несколько параметров малого биологического круговорота. Однако использование для оценки стабильности только данных по интенсивности высвобождения химических элементов или только – по ПБА невозможно, т.к. даже в пределах одного типа функционирования они могут

существенно различаться. Необходимо использовать эти параметры только в совокупности с другими факторами.

В тоже время использование показателей сбалансированности процессов вещества и энергии, подстильно-опадного коэффициента, количества химических элементов в опаде и подстилке, продуктивности основных ареалов могут использоваться для оценки стабильности функционирования экосистем как совместно, так и отдельно друг от друга.

### **Выводы по главе 5**

1. Оценка напочвенных органогенных горизонтов почвенно-фитоценологических экосистем с учетом общих закономерностей малого биологического круговорота, в частности, его детритной ветви включает: скорость высвобождения химических элементов, коэффициент годичной деструкции, величину подстильно-опадного коэффициента, скорость высвобождения химических элементов. Разработан комплекс методических приемов и геоинформационная база данных.

2. Рассчитано, что отношение первичной продукции к общей живой фитомассе в основных ареалах отражает прямо пропорциональную зависимость питания растений от скорости разложения органики в луговых экосистемах и хвойнолесных биогеоценозах и сложную зависимость в ареалах, расположенных в полярных областях и внутритропическом пространстве, т.к. показатели живой фитомассы и прироста варьируют от минимальных до максимальных величин.

3. Отношение годовой продукции зеленой части к живой надземной фитомассе ( $K_{ГД}$ ) играет ключевую роль в малом биологическом круговороте, определяя, в конечном итоге, его интенсивность. Полученные данные по общей живой надземной фитомассе, годовой продукции зеленой части и коэффициенту годичной деструкции для основных ареалов позволили сделать выводы о прямо пропорциональной зависимости отношения годовой продукции зеленой части

к живой надземной фитомассе (рис.12).

4. Показано, что наибольшая величина ПОК для зональных плакорных сообществ характеризует кустарничковые тундры – 92 (в интразональных сообществах лесных сфагновых болот указанное соотношение превышает 100), затем происходит снижение ПОК в сосняках южной тайги – 17, в березняках – 7, в широколиственных лесах – 3 – 4, в степях – 1 – 1,5, в субтропических лесах – 0,7, а во влажных тропических лесах ПОК выражается ничтожной величиной – 0,1 (рис.13).

5. Установлено, что наибольшее количество химических элементов содержится в органопродуците кустарничковых тундр (ареал с запасами подстилки 48-97 т/га) – 4200 кг/га и сосняков и ельников средней тайги (ареал с запасами подстилки 22-47 т/га) – 1700 – 2200 кг/га, количество возрастает при заболачивании (ареал с запасами подстилки 98-225 т/га). Анализ данных, отражающих интенсивность высвобождения химических элементов, показывает, что основные ареалы, располагаются в следующий ряд (по нарастанию): 98-225 т/га (сфагновые болота), 48-97 т/га (кустарничковые тундры), 22-47 т/га (сосняки, ельники), 2,7-6,0 т/га (арктические тундры), 14-21 т/га (березняки, широколиственные леса), 13–14 т/га (степи), 6-12 т/га (субтропические леса), 1,7-2,6 т/га (влажные тропические леса), 1,3-1,6 т/га (саванны) и 0,6 т/га (пустыни).

## **ГЛАВА 6. ПОСТРОЕНИЕ ШКАЛЫ ИНДИКАЦИИ УСТОЙЧИВОСТИ ПОЧВЕННО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМ НА ОСНОВЕ НАИБОЛЕЕ ИНФОРМАТИВНЫХ ПАРАМЕТРОВ НАПОЧВЕННЫХ ОРГАНОГЕННЫХ ГОРИЗОНТОВ**

### **6.1. Параметры малого биологического круговорота как основа для индикации состояния почвенно-фитоценологических групп**

Факторы формирования, дифференциации и устойчивости экосистем, и, как важнейшей их части – напочвенных органогенных горизонтов имеют не только различную энергетическую базу, но и не равноценны по ландшафтообразующей роли, продолжительности действия, охвату территории. Совокупный учет факторов пространственной дифференциации и, прежде всего, их ведущего звена, позволяет выявить экосистемы, характеризующиеся определенной зональной либо азональной (региональной) спецификой. Установление этих факторов и оценка их роли в обособлении региональных комплексов различного таксономического ранга – довольно сложная задача, поскольку все эти факторы между собой тесно взаимосвязаны и проявляются весьма своеобразно как единый экологический и физико-географический процесс.

В основу методических подходов при разработке диагностической шкалы индикации положены известные принципы самоорганизации экосистем [9, 10], поэтому представленные в данной работе ландшафтно-экологические модели можно отнести к типу самоорганизующихся моделей. В созданной нами диагностической шкале, которую можно оценить как прогнозную конструкцию, соблюдаются три условия самоорганизующихся экосистем: наличие параметров исходной организации, проявление механизмов отклонений структуры под действием внешних воздействий и переход к новой структурно-функциональной организации под действием ряда условий, обеспечивающих ее стабильность. Несмотря на то, что в самоорганизующихся системах не находят прямого

отображения механизмы функционирования экосистем, о них можно косвенно судить по дискретным входным и выходным данным метаболизма (анаболизма и катаболизм). Апостериорный характер прогноза позволяет оперировать небольшим числом наиболее информативных признаков (теплообеспеченность, наземный опад, условия увлажнения, кислотность почвенного раствора) и получать результаты с более высоким уровнем общности и достоверности.

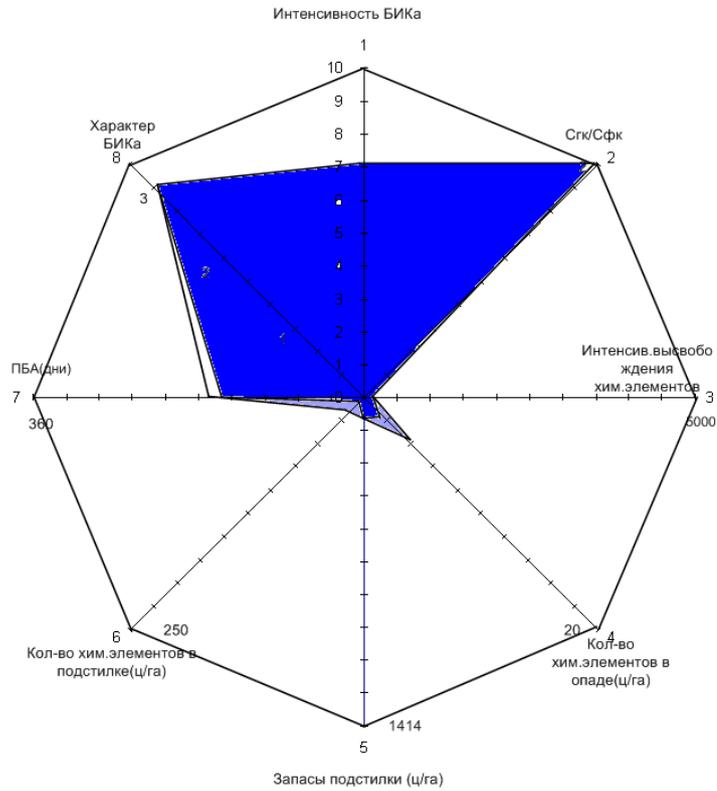
Таким образом, результатом проведенного исследования стала диагностическая шкала типов функционирования экосистем, основанная на количественных показателях почвенных органогенных горизонтов, отражающих параметры малого биологического круговорота и позволяющая провести индикацию их состояния (табл.8.1).

По ходу исследования выявлены многие специфические черты и закономерности, присущие зональным плакорным типам, а также некоторым интразональным. Может быть, рано говорить об общих закономерностях, распространяя их на всю поверхность суши. Однако проанализированный материал позволяет наметить пути к таким обобщениям. Одной из форм обобщения и анализа накопленных фактов является классификация.

Проблема классификации во всех областях естествознания является одной из важнейших. Она имеет не только теоретическое значение, но и большую практическую ценность, так как представляет ту основу, на которой могут быть разработаны научные и прикладные группировки явлений. Накопленные данные, хотя и неполные, по возможности использования параметров малого биологического круговорота позволили подойти к построению классификации экосистем по типу функционирования и индикации их состояния. Классификация экосистем, будучи разработана детально на всех ступенях иерархической лестницы, явится важным мерилем для ландшафта как самоорганизующейся (кибернетической) системы и путем для разработки мероприятий по сохранению устойчивости экосистем.

Как было отмечено выше, в основу классификации положены количественные признаки малого биологического круговорота (табл.8.1).

Пользуясь прогнозной конструкцией, составлены наглядные диагностические графические схемы, показывающие особенности каждого ареала (рис.8.1, приложение 41).



1	2	3	4	5	6	7	8
7	2	3-7	1,5-4	121	7,5-20	150-175	3

Рисунок 8.1. - Пиктограмма количества органического вещества подстилки, количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте, интенсивности освобождения химических элементов, ПБА на примере ареале с запасами подстилки 12 т/га. Усл. обозначения: 1 – интенсивность БИКа, 2 – соотношение  $C_{гк}/C_{фк}$ , 3 – интенсивность высвобождения химических элементов, 4 – количество химических элементов в опаде, ц/га, 5 – запасы подстилки, ц/га, 6 – количество химических элементов в подстилке, ц/га, 7 – ПБА, дни, 8 – характер БИКа. Цвета соответствуют баллам устойчивости

Таблица 8.1

**Диагностическая шкала типов функционирования экосистем  
по параметрам малого биологического круговорота**

Тип функционирования (устойчивость)	Запасы подстилки, т/га	ПОК	Показатели малого биологического круговорота										
			Кол-во химич. элементов в опаде, кг/га	Интенсивность выщелачивания химич. элементов	$C_{ГК}/C_{ФК}$ (отношение количества гуминовых кислот к количеству фульвокислот)	ПБА, дни	Общая живая фитомасса, т/га	Первичная продукция (прирост), ц/га	Отношение первичной продукции к общей живой фитомассе	Общая живая надземная фитомасса, т/га	Общая живая надземная фитомасса, т/га	Годовая продукция зеленой части (прирост зеленой части), ц/га	Отношение годовой продукции и зеленой части к живой надземной фитомассе
1	< 0,3	< 1	235	894	0,3	0,7	120...180	15,75	5,25	0,31	16,7	3,36	0,2
2	3,3		250	38	6,5	1,0		17,1	1,75	0,1	10	2,8	0,28
3	1,3	< 1	38	60	0,6	0,8-1,2	60-180	132,5	14	0,11	83	32,3	0,3
	1,6					0,6-0,8	90-120						
4	15	4-7	1750	300	5,8	0,3-0,5	365	335	12	0,03	38	14,4	0,38
						0,5	0-60						
						0,3-0,5	30-90						
							90						
						0,2-0,7	17-110	21,5	7	0,33	10,4	4,1	0,4

Тип функционирования (устойчивость)	Запасы подстилки, т/га	ПОК	Показатели малого биологического круговорота										
			Кол-во химич. элементов в опаде, кг/га	Интенсивность высвобождения химич. элементов	$C_{ГК} / C_{ФК}$ (отношение количества гуминовых кислот к количеству фульвокислот)	ПБА, дни	Общая живая фитомасса, т/га	Первичная продукция (прирост), ц/га	Отношение первичной продукции к общей живой фитомассе	Общая живая надземная фитомасса, т/га	Общая живая надземная фитомасса, т/га	Годовая продукция зеленой части (прирост зеленой части), ц/га	Отношение годовой продукции и зеленой части к живой надземной фитомассе
5	33	10-17	1800	135	13	0,25-0,5	180-210	170	6,5	0,04	120,2	51,3	0,43
	85	92	4200	108	38,8			112,5	6,5	0,04	88,6	40,4	0,46
6	1,9	< 0,1	200	720	0,3	0,9-1,7	125-145	390	28,5	0,07	460	216,2	0,47
	10		600	800	0,75			415	20	0,05	318	149,3	0,47
7	12	1,5-3,5	200	650	0,3	2	150-175	22,5	10,5	0,47	33,4	21	0,63
	141							28	3,5	0,13	144,5	104,7	0,72

В результате анализа параметров малого биологического круговорота в географических ареалах установлено, что наименьший балл – 1 – характерен для экосистем, подстилка которых содержит 235 кг/га химических веществ, в то время как в опаде содержится более 894 кг/га.

Интенсивность высвобождения химических элементов составляет 0,3. Чрезвычайно малая гумусность находится в полном соответствии, с одной стороны, с малой массой опада (до 1,0-1,2 т/га), с другой – с характером разложения растительных остатков, преимущественно их мацерацией, но не гумификацией. Быстрое сгорание отмершего органического вещества опада, а также относительная обогащенность его щелочами обуславливают образование слабоконденсированных, дисперсных перегнойных кислот – главным образом фульвокислот. Последние полностью усредняются основаниями, освобождающимися из опада. Вместе с тем гумусовые вещества сохраняют мобильность и передвигаются на небольшую глубину в почвенном профиле. По этим показателям к 1 баллу отнесены подстилки пустынь тропического и субтропического пояса (ареал с запасами подстилки 0,3 т/га).

Ко 2 типу функционирования отнесены области высоких широт (арктические тундры с запасами подстилки 3,3 т/га), для которых характерен суженный биологический круговорот химических элементов. Это является следствием как ограниченной продуктивности, а, следовательно, поступления в опад, так и в целом невысокой зольности растений тундры. Поэтому показатели, которые характеризуют продуктивность растительных сообществ ареалов, могут служить для оценки типа функционирования БГЦ.

Данные по периоду биологической активности (ПБА) в пределах 2 типа варьируют в довольно широких пределах от 0-60 до 20-180 дней. Это позволяет утверждать, что данный показатель не может являться определяющим (лимитирующим) для данного типа функционирования.

Низкий балл стабильности функционирования – 3 – характерен для подстилки ареала саванн и редколесий с высоким содержанием химических

элементов в опаде (60 кг/га) и низким – в подстилке (38 кг/га) и интенсивностью высвобождения химических элементов 0,6.

Интенсивно протекающие процессы разложения в саваннах (ареал с запасами подстилки <2 т/га) на фоне промывного режима почв сопровождаются быстрой утратой в стадии подстилки не только органических, но и минеральных веществ. Малый биологический круговорот некомпенсированный, что обусловлено химическим составом опада. Невысокая стабильность функционирования обусловлена тем, что в ареале формируется слой маломощной подстилки, который в некоторых случаях служит единственным аккумулятивным горизонтом.

Четвертый тип функционирования (4 балла) характеризуется высоким содержанием химических элементов в подстилке (1750 кг/га), в то время как в опаде содержание химических элементов существенно ниже (300 кг/га). Такие показатели круговорота характерны для широколиственных лесов умеренного пояса. Богатство опада основаниями обуславливают довольно интенсивное разложение опада (ПОК 4-7) и образование при гумификации в значительном количестве аккумулятивных форм гумуса. Биологический круговорот в сообществах широколиственных лесов (ареал с запасами подстилки 15 т/га) является в значительной степени недокомпенсированным.

Уровень стабильности подстилки, оцененный 5 баллами, характеризуется высоким содержанием химических элементов в подстилке (1800-4200 кг/га) при их незначительном количестве в опаде (40-230 кг/га). Высокая интенсивность высвобождения химических элементов (13,3-38,8 кг/га) и скорость разложения мертвого органического вещества (подстилично-опадный коэффициент) указывают на то, что такой тип функционирования характерен для лесотундровых сообществ (ареал с запасами подстилки 85 т/га) и хвойных и смешанных лесов умеренного пояса (тайги) с запасами подстилки 33 т/га.

Тип функционирования, оцененный 6 баллами, отмечен для зон тропических и субтропических лесов, где биологический круговорот протекает значительно менее интенсивно, нежели в условиях умеренных широт.

Интенсивность биологического круговорота в растительных сообществах субтропиков значительно меньше, чем в тропиках. В субтропических лесах показатели биологического круговорота довольно близки к показателям умеренных широт. Хвойные субтропические леса, как и хвойные леса умеренного пояса, довольно близки к показателям для лесов умеренных широт, они вовлекают и возвращают значительно меньше химических элементов, чем лиственные.

В условиях постоянного увлажнения это обстоятельство влечет за собой известную недоусредненность продуктов гумификации. Исключительно интенсивно протекающие процессы разложения органических остатков на фоне промывного режима почв сопровождается быстрой утратой в стадии подстилки не только органических, но и минеральных веществ, что приводит к незащищенности подстилки этих ареалов (2,0-10,0 т/га) от влияния внешних воздействий, и, следовательно, к низкому показателю стабильности.

Для сложных многоярусных сообществ лиственных лесов тропического пояса с богатым подлеском и травяным покровом, с массой ежегодного опада (70-90 ц/га) и возвращаемых с опадом химических элементов в количестве 250-350 кг/га, отношение органического вещества опада к содержащимся в нем зольным элементам, хотя и меньше, нежели в биогеоценозах хвойных лесов, все еще достаточно широко – около 30.

Богатство опада азотом (50-90 кг/га) и основаниями, особенно кальцием (70-100 кг/га), сезонность климатических условий обуславливает довольно интенсивное его разложение и образование при гумификации в значительном количестве гуминовых кислот и устойчивых органоминеральных соединений. В связи с этим для почв лиственных лесов характерна высокая емкость обмена и значительная величина коллоидного поглощающего комплекса.

Незначительная недокомпенсированность малого биологического круговорота, довольно интенсивные процессы разложения мертвых растительных остатков наряду с высоким содержанием гуминовых кислот в почве приводит

к тому, что буферные системы экосистемы задействованы практически полностью, а подстилка характеризуется высокой стабильностью.

Максимальная степень устойчивости – 7 баллов - характерна для экосистем с компенсированным характером биологического круговорота и высокой интенсивностью БИКа, т.е. для травяных степных сообществ (ареал с запасами подстилки 12 т/га).

Благодаря богатству опада основаниями, а также в связи с тем, что в травяных степных сообществах частично имеет место разложение органических остатков до конечных простых соединений типа углекислоты, продукты гумификации полностью усреднены. Малый биологический круговорот зольных элементов и азота в степной зоне является компенсированным; формирующиеся под травяными степными сообществами почвы характеризуются ярко выраженной аккумуляцией как органических, так и минеральных веществ (и, прежде всего, таких важнейших элементов питания, как кальций, калий, фосфор и сера) в устойчивой форме. Исходя из вышесказанного, можно сделать вывод о высокой степени стабильности ареала, несмотря на интенсивные процессы высвобождения химических элементов. Значительное содержание химических элементов, интенсивность и сбалансированность малого биологического круговорота обуславливает высокую степень защищенности экосистем за счет создания буферной зоны химических элементов в мертвых растительных остатках подстилки.

Полученные данные позволяют проводить индикацию почвенно-фитоценологических экосистем и оценивать тип функционирования экосистем, используя один или несколько параметров малого биологического круговорота. Однако использование для оценки стабильности только данных по интенсивности высвобождения химических элементов или только - по ПБА невозможно, т.к. даже в пределах одного типа функционирования они могут существенно различаться. Необходимо использовать эти параметры только в совокупности с другими факторами.

В тоже время использование показателей подстильно-опадного коэффициента, количества химических элементов в опаде и подстилке, продуктивности основных ареалов могут использоваться для оценки стабильности функционирования подстилки как совместно, так и отдельно друг от друга.

Типы функционирования подстилки основных ареалов показаны на рис.8.2.

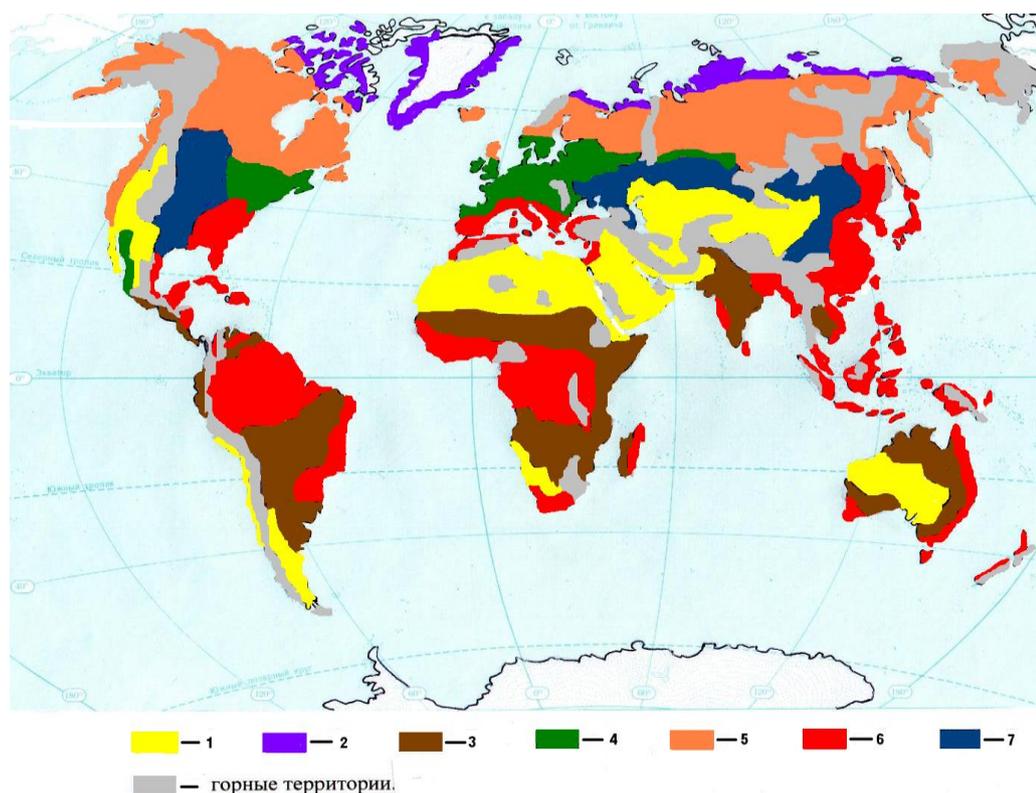


Рисунок 8.2. - Карта типов функционирования экосистем (римские цифры – баллы устойчивости, 0, 3 т/га – запасы подстилки в ареале)

Таким образом, максимальная стабильность подстилки приходится на лесостепные экосистемы (12 т/га), хвойнотаежные леса (33 т/га) и болота Западной Сибири (141 т/га), к северу и югу стабильность подстилки снижается. На севере минимум наблюдается в арктических пустынях (3,3 т/га), на юге – в пустынных сообществах (0,3 т/га). В ареалах кустарничковых тундр (85 т/га) – на севере, широколиственных (15 т/га) и субтропических лесов (10 т/га) – на юге уровень стабильности умеренный. Пространственная дифференциация экосистем с различными типами функционирования по диагностическим параметрам напочвенного органогенного горизонта как

вертикальной подсистемы ландшафтной сферы, как и все компоненты географической оболочки, несут на себе печать воздействия мирового закона зональности. В основе зональности находится закономерность поступления на Землю солнечной радиации, приход которой убывает от экватора к полюсам. От солнечной радиации зависит температура воздуха.

Еще более сложно распределяются на нашей планете атмосферные осадки. Они имеют, с одной стороны, зональный характер, а с другой – связаны с положением территории на западной или восточной частях континентов, а также высотой земной поверхности над уровнем океана. Совместное воздействие тепла и влаги является основным фактором, который определяет большинство физико-географических явлений, воздействуя на распределение растительности, накопление биомассы, скорости разложения органического вещества, скорости высвобождения химических веществ. Поскольку в распределении влаги и особенно тепла сохраняется поширотная ориентация, то и пространственная дифференциация экосистем, обусловленная климатом – ориентирована поширотно.

На распределение экосистем с различными типами функционирования оказывает влияние не только зональный климат, но и другие факторы – история эволюции материков, особенности пород, слагающих поверхностные горизонты, физико-химические свойства субстрата и, конечно, антропогенная составляющая. Структура поясов усложняется по мере продвижения от арктических районов к экватору. В этом направлении на фоне увеличивающегося количества солнечного тепла возрастают региональные различия в условиях увлажнения. Отсюда более пестрый характер экосистем в тропических широтах. В полярных районах при недостаточном количестве тепла и постоянном переувлажнении этого не наблюдается.

Пространственная дифференциация экосистем с различными типами функционирования отражена на «идеальном континенте» (рис.8.3).

Географическая концепция «идеального континента» заключается в следующем. Очертания такого континента имеют вид трапеции,

символизирующей неодинаковое распределение суши на разных широтах в северном и южном полушариях.

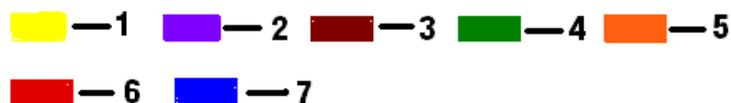
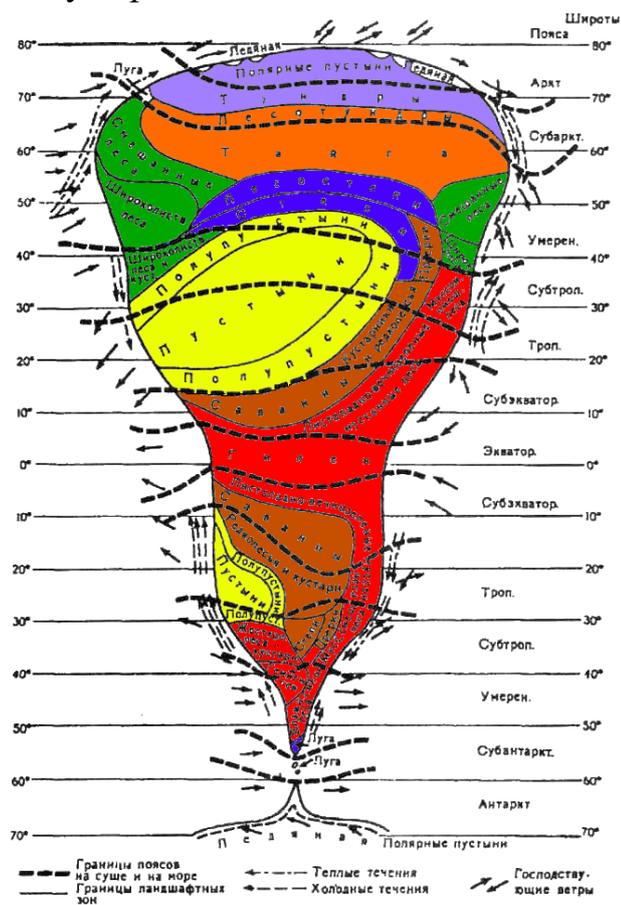


Рисунок 8.3. - Распределение экосистем с различными типами функционирования. Условные обозначения: цифры – баллы устойчивости

К области экваториальных влажных тропических лесов (балл устойчивости – 6) с обеих сторон примыкают районы с относительно ясно выраженным сухим временем года, то есть районы летне-зеленых влажных лесов, сухих листопадных лесов и саванн (балл устойчивости – 3). На восточной стороне идеального континента – отчасти под влиянием теплых морских течений – развиты так называемые муссонные леса (балл устойчивости – 3).

Близ северного и южного тропиков проходят пояса субтропических полупустынь и пустынь (балл устойчивости – 2). Центральные участки пустынь

находятся не только внутри такого континента, но и достигают его западной стороны, где в их формировании принимают участие холодные морские течения. Севернее (а в южном полушарии соответственно южнее) пустыни через полупустыни переходят в степи, распространение которых в разных полушариях весьма различно. Еще дальше от экватора, по мере увеличения количества осадков, растительный покров снова становится более пышным. На западной стороне идеального континента образуются области, заселённые жестколистными растениями. Расположенная севернее зона летне-зеленых лиственных лесов умеренных широт (балл устойчивости – 4) в центре континента прерывается, но хвойные леса и тундры (балл устойчивости – 5) образуют сплошные пояса.

Таким образом, на «идеальном континенте» широтное простираение типов экосистем с различными типами функционирования в соответствующем масштабе отражает реальные соотношения занимаемых ими территорий.

Для ареалов, формирующихся под влиянием различных биологических, климатических, косвенных, антропогенных факторов и характеризующихся различными показателями и сочетаниями диагностических признаков, тип функционирования (уровень устойчивости), выраженной в баллах, может иметь одинаковое значение. Поэтому особенно важно при решении задачи построения прогнозных конструкций устойчивости почвенно-фитоценологических экосистем использовать максимальное количество показателей, отражающих роль напочвенного органогенного горизонта в малом биологическом круговороте.

## **6.2. Сравнительная характеристика диагностики устойчивости экосистем на примере почвенно-фитоценологических экосистем России**

Индикация экосистем разных типов на основе диагностических параметров напочвенных органогенных горизонтов позволяет решить несколько практических вопросов. Во-первых, оценить возможность применения результатов диагностики для решения прикладных задач, сравнив их с результатами полевых исследований

и экспертными данными и разработав оценочные карты. Во-вторых, дать оценку влиянию факторов внешней среды на почвенный органогенный горизонт и сформулировать практические рекомендации по использованию диагностической шкалы для решения практических задач.

Сходство предложенной в работе методики с существующими состоит в том, что авторы исследований проводили балльную оценку устойчивости, основное различие – в том, что в качестве индикаторов диагностики состояния экосистем используются различные показатели: А.А. Тишков с сотрудниками [362] использует данные по биомассе живого вещества, определяя потенциальную устойчивость, Б.И. Кочуров с сотрудниками [195] вводит понятие «экологической напряженности», основываясь на интегральном районировании систем взаимодействия общества и природы, в настоящем исследовании используются параметры почвенного органогенного горизонта.

В контексте определения потенциальной устойчивости сотрудниками Института географии РАН разработаны теоретические основы качественной и полуколичественной оценки устойчивости сложных систем, которые изложены в Web-атласе «Россия как система» [362]. В общем виде в работе показано, что жизнеспособность систем определяется тремя группами ее параметров – объемом (массой вещества системы), продуктивностью (скоростью самовоспроизводства вещества системы) и структурной гармоничностью. Применительно к экологическим системам количественное измерение первых двух групп параметров хорошо отработано классической биогеографией. Методы расчета структурной гармоничности экосистем (третья компонента) разработаны и изложены в «Атласе биологического разнообразия Европейской России и сопредельных территорий» [362].

Уровень потенциальной устойчивости коренных экосистем России, то есть уровень устойчивости экосистем до их трансформации человеком, показан на рис.9.1.

Максимум устойчивости по А.А. Тишкову приходится на лесостепь Европейской России, Предуралья и среднюю тайгу Сибири, к северу и к югу

устойчивость систем снижается. Минимум в России наблюдается в арктических пустынях. Так, как в Россию заходит лишь самый край туранских пустынь, уровень их устойчивости еще достаточно высок.

На карте видно, что в регионах с наиболее благоприятными (комфортными) условиями жизни человека и хозяйственного развития практически исчерпаны возможности развития за счет ресурсов природной среды. Это не может не вызывать серьезных опасений, т.к. социум находится в зоне максимального снижения устойчивости экосистем. Снижение устойчивости повышает его уязвимость к антропогенной трансформации, что крайне опасно для сохранения здоровья населения России в целом.

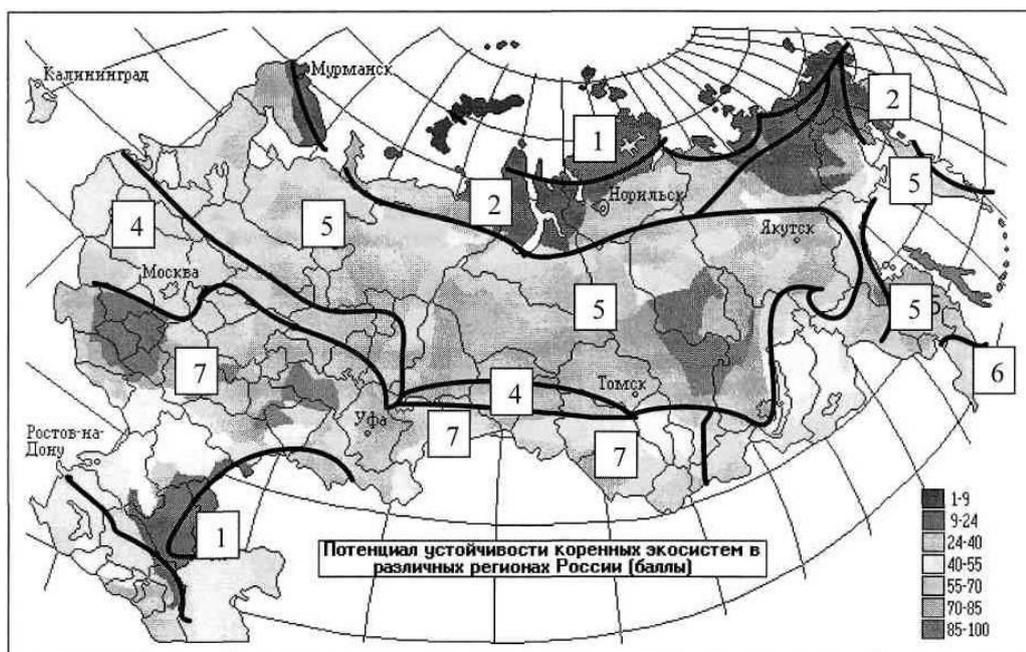


Рисунок 9.1. - Оценочная карта потенциальной устойчивости коренных экосистем в различных регионах России (баллы) (по А.А. Тишкову, 1995).

Цифры – баллы устойчивости по параметрам почвенных органогенных горизонтов

На карту потенциальной устойчивости экосистем наложена карта устойчивости экосистем по диагностическим параметрам почвенных органогенных горизонтов. Видно, что результаты, полученные в работе, сравнимы с результатами, приведенными на карте потенциальной устойчивости. Для территории Российской Федерации характерны: минимальная устойчивость в зоне арктических пустынь и пустынь умеренного пояса, максимальная – в зоне

лесостепей. Это дает основания утверждать, что использованные показатели устойчивости позволяют проводить диагностику, а шкала числовых показателей – индикацию почвенно-фитоценологических экосистем.

Б.И. Кочуров с сотрудниками [195] для характеристики устойчивости экосистем России использует термин «экологическая ситуация», под которым понимает пространственно-временное сочетание различных, в том числе позитивных и негативных с точки зрения проживания и состояния человека условий и факторов, создающих определенную экологическую обстановку на определенной территории разной степени благополучия или неблагополучия. Под выявлением экологических ситуаций подразумевается: установление перечня (набора) экологических проблем; пространственная локализация экологических проблем; определение комбинации (сочетания) экологических проблем и отнесение выявленного ареала к той или иной степени остроты экологической ситуации. Таким образом, процесс выявления и картографирования экологических проблем и ситуаций в данных работах взаимосвязан и неделим.

На основе соблюдения принципов системности, антропоцентричности и проблемности сотрудниками Института географии РАН было проведено районирование России по степени экологической напряженности, что представляет собой интегральное районирования систем взаимодействия общества и природы. При осуществлении районирования особое внимание было уделено учету современной хозяйственной обстановки. Установление экологической напряженности проводилось на основе выявления степени изменения окружающей природной среды. В результате была составлена карта экологической напряженности [195], которая отражает остроту экологической ситуации на территории России. На данную карту были нанесены результаты оценки устойчивости наземного варианта ландшафтной сферы, приведенные в данном исследовании по параметрам почвенных органогенных горизонтов (рис.9.2).

Как видно из рис.9.2, данные карты экологической напряженности коррелируют с данными, полученными по результатам анализа показателей

напочвенных органогенных горизонтов. Так, в результате анализа параметров малого биологического круговорота в основных экосистемах установлено, что наименьший балл – 1 – характерен для экосистем пустынь и полупустынь (запасы напочвенной подстилки 0, 3 т/га). Это обусловлено условиями тепло- и влагообеспеченности, интенсивностью высвобождения химических элементов, характером разложения растительных остатков (мацерация). По условиям тепло- и влагообеспеченности, интенсивностью высвобождения химических элементов, характером разложения растительных остатков (мацерация). По карте Б.И. Кочурова [195] для зоны пустынь отмечена критическая ситуация, что соответствует высокой экологической напряженности.

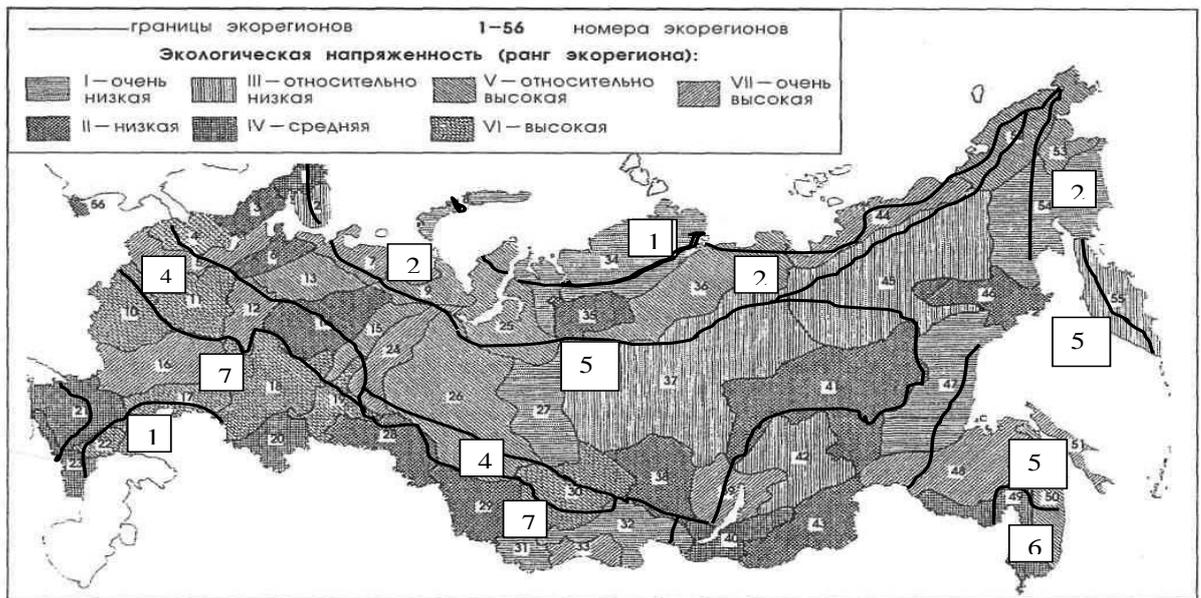


Рисунок 9.2. - Оценочная карта экологической напряженности (по Б.И. Кочурову, 2003.).  
Условные обозначения: цифры – баллы устойчивости по параметрам напочвенных органогенных горизонтов

Ко 2 типу функционирования отнесены области высоких широт (арктические тундры с запасами подстилки 3,3 т/га), для которых характерен суженный биологический круговорот химических элементов. Это является следствием как ограниченной продуктивности, а, следовательно, поступления в опад, так и в целом невысокой зольности растений тундры. Поэтому показатели, которые характеризуют продуктивность растительных сообществ основных

экосистем, могут служить для оценки типа функционирования экосистем. Для этого вида экосистем характерна относительно высокая и очень высокая экологическая напряженность (критическая ситуация). Низкий балл стабильности функционирования – 3, который характерен для подстилки ареала саванн и редколесий, на территории Российской Федерации не представлен.

Четвертый тип функционирования (4 балла) характерен для сообществ широколиственных лесов (ареал с запасами подстилки 15 т/га), что по терминологии Б.И. Кочурова [195] соответствует низким показателям экологической напряженности (напряженная ситуация).

Уровень стабильности, оцененный 5 баллами, характерен для лесотундровых сообществ (ареал с запасами подстилки 85 т/га) и хвойных и смешанных лесов умеренного пояса (тайги) с запасами подстилки 33 т/га. По карте экологической напряженности для данного вида экосистем характерна относительно низкая степень напряженности (конфликтная ситуация).

Тип функционирования, оцененный 6 баллами, отмечен для зон тропических и субтропических лесов (Приморье, Уссурийская тайга), для которых характерны высокая скорость накопления и разложения органического вещества. По Б.И. Кочурову для этих экосистем характерна относительно низкая экологическая напряженность (удовлетворительная ситуация).

Максимальная степень устойчивости – 7 баллов – характерна для почвенно-фитоценологических экосистем с компенсированным характером биологического круговорота и высокой интенсивностью биологического круговорота, т.е. для травяных степных сообществ (запасы подстилки 12 т/га). По Б.И. Кочурову для лесостепей отмечен очень низкий уровень экологической напряженности (удовлетворительная ситуация).

Таким образом, данные, полученные по материалам А.А. Тишкова и Б.И. Кочурова, коррелируют с данными, полученными в исследовании, дополняя и обогащая друг друга, позволяя определять устойчивость экосистем, используя как количественные параметры: масса вещества системы, продуктивность, структурная гармоничность [362], параметры интегрального районирования

систем взаимодействия общества и природы [195], так и показатели малого биологического круговорота [262, 274, 278].

В настоящее время ведущими исследовательскими институтами накоплено значительное количество материалов по оценке малого биологического круговорота в экосистемах по скорости деструкционных процессов, что позволяет провести корреляции между данными, полученными в диссертационной работе и результатами полевых исследований. Это подтверждает практическую значимость шкалы диагностики почвенно-фитоценологических экосистем.

Для примера рассмотрим ландшафт тайги Западной Сибири с запасами подстилки 85 т/га. По шкале диагностики уровень стабильности экосистемы оценен в 5 баллов. Напочвенный органогенный горизонт характеризуется высоким содержанием химических элементов в подстилке (1800-4200 кг/га) при их незначительном количестве в опаде (40-230 кг/га). Низкая интенсивность высвобождения химических элементов (13,3-38,8 кг/га) и скорости разложения мертвого органического вещества (подстилично-опадный коэффициент) указывают на замедленную скорость процессов метаболизма, низкую скорость накопления живой надземной фитомассы и трансформации растительного вещества на фоне вечной мерзлоты.

Данные выводы совпадают с экспериментальными исследованиями сотрудников Института почвоведения и агрохимии СО РАН [13, 15, 20], которые, опираясь на труды А.А. Титляновой [360], на протяжении нескольких десятков лет изучают особенности деструкционного процесса, характерного для тайги Западной Сибири (определение биотического круговорота и составляющих его блоков, потоков, звеньев и путей).

В работах Степановой В.А. с сотрудниками [20] для определения характера и скорости разложения отдельных торфообразователей применялся метод закладки растительности в торф. Скорость разложения изучалась у четырех видов кустарничков, трех видов трав, пяти видов сфагновых мхов и двух видов гипновых на болотах различной трофности. Объектами исследований являлись

экосистемы пяти болот на территории Западной Сибири, расположенные в зоне лесотундры и в подзонах средней и южной тайги (табл.9.1).

Изучение параметров продуктивности растительного покрова экосистемы лесостепного рьяма показало, что значения запасов растительного вещества и первичной продукции снижаются по сравнению с верховыми болотами средней и южной тайги.

Таблица 9.1

**Распределение запасов торфа на верховых болотах лесостепной  
зоны Новосибирской области [20]**

<i>Объекты исследования</i>	<i>Площадь, га</i>	<i>Средняя мощность торфа, м</i>	<i>Объем торфа, тыс. м<sup>3</sup></i>	<i>Запасы торфа, тыс. т</i>
Бородинский рям	739,8	1,25	9248	961,8
Убинский рям	464,0	1,23	5707	593,5
Николаевский рям	240,5	2,28	5483	570,3

Рям в лесостепи отличается от таежных верховых болот в распределении подземного растительного вещества по слоям: запас фитомассы и первичная продукция возрастают в слое 20-30 см. Общий запас мортмассы в сосново-кустарничково-сфагновом фитоценозе в лесостепи примерно в 2 раза ниже по сравнению с таежной зоной, а количество подстилки – более чем в 4 раза. Эти данные, свидетельствуют о высокой скорости минерализации верхнего слоя торфа и растительных остатков на поверхности почвы и в верхней части профиля, что подтверждает данные, полученные для данного типа ландшафта [20].

Е.К. Паршина, Е.В. Миляева [15] приводят данные по скорости разложения растительных остатков на болотах. В болотных комплексах южной тайги быстрее разлагаются сосудистые растения, медленнее сфагновые и зеленые мхи. Фракция листьев трав и кустарничков, которая составляет около 10% от общей продукции, почти полностью разрушается в течение первого вегетационного сезона.

Разложение растительных остатков на болотах происходит в теплое время года, когда уровень болотных вод снижается, и кислород свободно проникает в верхнюю часть торфяного горизонта.

Основными торфообразователями на болотах верхового типа являются сфагновые мхи. В средней тайге по истечению двух лет после отмирания сфагновый очес в ряме и на грядах потерял от 20 до 40% исходной массы, в топяных и мочажинных экосистемах по истечению двух лет после отмирания очеса мхов потери веса составили 20%.

Легче других растений подвергались разложению ветошь и корневища вахты трехлистной (*Menyanthes trifoliata*) и морошки (*Rubus chamaemorus*). Через два года после отмирания опад этих растений разложился на 80%. По скорости разложения фракции растительного вещества исследователи делят на три группы:

– быстро разлагающиеся (потери за два года от 50% и больше). Группа включает ветошь, корни, корневища вахты и морошки, подстильно-опадный коэффициент – 85;

– средне разлагающиеся (потери за два года от 30 до 50%). В группу входят листья и корни кустарничков, ветошь, корни, корневища осок и шейхцерии, сфагновые мхи, доминирующие в моховом покрове в рямах и на грядах (*Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*), подстильно-опадный коэффициент – 92;

– медленно разлагающиеся (потери за два года не больше 30%). В эту группу входят стволы кустарничков, узлы кущения, корневища и корни пушицы, сфагновые мхи, доминирующие в топяных и мочажинных сообществах (*S. balticum*, *S. papillosum*, *S. lindbergii*); подстильно-опадный коэффициент – 100.

Скорость разложения (подстильно-опадный коэффициент) определяется типом экосистемы, видом растения и фракцией растительного вещества и подтверждает данные диагностической шкалы [20].

Третья группа исследователей [13] провела оценку составляющих продукционно-деструкционного процесса с учетом интенсивности высвобождения химических элементов в болотных экосистемах средней тайги

Западной Сибири в зависимости от типа экосистемы и топографии. Район исследований охватывал подзону средней тайги. Исследования проводились на ключевом участке, расположенном в междуречье Оби и Иртыша в окрестности г. Ханты-Мансийска. На ключевом участке было выбрано олиготрофное грядово-мочажинное выпуклое болото и заложены следующие пробные площадки: гряда, олиготрофная мочажина (ОМ), мезотрофная топь (ММ) и ряд (рис.9.3).

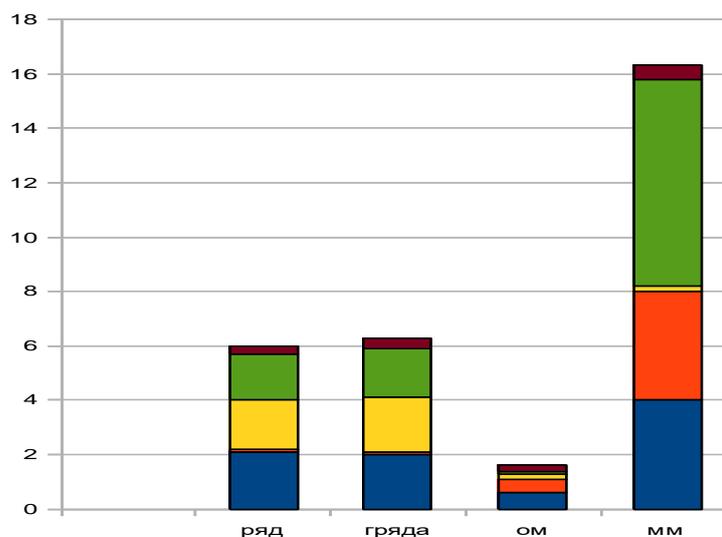


Рисунок 9.3. - Потери химических элементов при разложении. Условные обозначения:  
По горизонтали – виды экосистем, по вертикали – потери, г/м<sup>2</sup> в год;  
Цвета по возрастающей: N, P, K, Ca, Mg [15]

Эксперименты по определению скорости разложения растительных остатков доминантных видов в торфяном слое олиготрофных болотных комплексов в средней тайге велись в течение 3 лет. Для определения скорости разложения применялся метод закладки растительности в торф [10]. Особенностью биологического круговорота в болотных экосистемах является продолжительное задерживание поглощенных химических элементов в растительном веществе. По этой причине общая биомасса на единице площади в деятельном слое (до 30 см от поверхности мхов) в болотных фитоценозах в 5-14 раза больше массы прироста. Замедленность движения масс элементов в системе биологического круговорота в болотных экосистемах усиливается тем, что основная часть биомассы (около 80-90%) находится в торфе, и отмирающие части

сфагновых мхов задерживаются в толще, образуя обильную сфагновую подстилку [15].

Анализ величины и структуры общего запаса, прироста, текущего изменения и отпада фитомассы, а также потребления, закрепления и возврата элементов почвенного питания в четырех болотных экосистемах позволяет отметить ряд особенностей их формирования – фитомасса возрастает примерно в 1,5 раза. При этом количество фитомассы травостоя в ряме больше по сравнению с олиготрофной мочажинной на 25-30 %. С улучшением экологических условий ускоряется процесс развития травостоя, текущего прироста, текущего изменения запаса и отпада фитомассы, раньше начинается распад и все эти процессы протекают гораздо интенсивнее. Во всех экосистемах болот количество химических элементов в мертвом органическом веществе больше, чем в живой биомассе. Заторможенность биологического круговорота элементов усиливается по мере увеличения обводненности и уменьшения трофности. Так, наиболее заторможен круговорот в наиболее бедных и обводненных экосистемах. Наиболее активно круговорот веществ в фитоценозе осуществляется в мезотрофной топи, что связано с большим притоком питательных элементов и кислорода. Анализ величины и структуры общего запаса, прироста фитомассы, а также потребления, закрепления и возврата элементов питания в разных экосистемах позволяет отметить ряд особенностей их формирования.

В процессе биологического круговорота сумма питательных элементов в фитомассе различается в 1,5 раза, в чистой первичной продукции – примерно в 4 раза, в процессе разложения – в 4,7 раза, в процессе ретранслокации – в 2 раза и зависят от типа экосистемы [15]. Расчетные данные по скорости высвобождения химических элементов, полученные группой исследователей из Новосибирска экспериментальным методом, подтверждают данные шкалы индикации наземного варианта ландшафтной сферы и могут служить основой для диагностики экосистем Западной Сибири.

## Выводы по разделу 6

1. Создана диагностическая шкала, позволяющая оценить тип функционирования экосистемы по одному или нескольким параметрам почвенного органогенного горизонта.

2. Пользуясь диагностической шкалой параметров малого биологического круговорота, составлены наглядные картосхемы (пиктограммы), отражающие особенности функционирования экосистем в зависимости от параметров почвенного органогенного горизонта и факторов внешней среды.

3. Приведены картосхемы распределения экосистем с различными типами функционирования по параметрам почвенных органогенных горизонтов, включая «идеальный материк».

4. Показано, что закономерности распределения экосистем с различными типами функционирования могут быть описаны по параметрам почвенных органогенных горизонтов и имеют зональный характер. Показано, что на севере минимум наблюдается в арктических пустынях, на юге - в пустынных сообществах. В ареалах кустарничковых степей на севере, хвойнотаежных и субтропических лесов на юге уровень устойчивости умеренный.

5. Показано, что методы определения устойчивости почвенно-фитоценологических экосистем, предложенные в работе, коррелируют с методами, используемыми для определения потенциальной устойчивости и экологической напряженности (на примере территории Российской Федерации), а проверка полученных результатов диагностики на примере аazonального типа экосистем показало, что данные сравнимы и достоверны.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Органогенный горизонт – центральный биогенный объект в определенной почвенно-фитоценотической экосистеме, развитие и функционирование которого определяется рядом почвенно-климатических факторов (величиной наземного опада, теплообеспеченностью, условиями увлажнения, реакцией почвенного раствора).

1. Напочвенный органогенный горизонт - центральный биогенный объект в определенной почвенно-фитоценотической экосистеме, развитие и функционирование которого определяется рядом почвенно-климатических факторов (величиной наземного опада, теплообеспеченностью, условиями увлажнения, реакцией раствора) и совокупность которых трактуется как экологическая ниша. Создана геоинформационная база данных, отражающая мощность напочвенного органогенного горизонта, количество наземного опада (О.н., ц/га), зоомассу и численность редуцентов, реакцию почвенного раствора (рН), окислительно-восстановительный потенциал (ОВП, мВ), показатели теплообеспеченности ( $S_{t>10^{\circ}C}$ ), условия увлажнения ( $K_u$ ) в 330 пикетах основных почвенно-фитоценотических экосистем суши Земли.

2. Разработана и предложена для использования методология, включающая систему методических приемов: методика выяснения зависимости между запасами подстилки и почвенно-климатическими факторами; методика типизации параметров экологических ниш основных ареалов; методика использования параметров малого биологического круговорота для прогнозирования типов функционирования экосистем, включающая: методику использования величины подстильно-опадного коэффициента, коэффициента годичной деструкции, количества химических элементов в опаде и подстилке и интенсивность их высвобождения; методика индикации почвенно-фитоценотических экосистем на основе параметров детритной ветви малого биологического круговорота.

3. Зависимость запасов подстилки от почвенно-климатических факторов среды

имеет сложный характер: запасы увеличиваются при повышении температуры и количества наземного опада; запасы подстилки при избыточном увлажнении характеризуются как максимальными величинами в таежных экосистемах, так и небольшой мощностью подстилки во влажных тропиках, минимальные показатели отмечены для пустынных экосистем тропического пояса при недостаточном увлажнении, низких величинах наземного опада, высокой теплообеспеченности.

4. Для характеристики особенностей функционирования экосистем разработана классификация типов экологических ниш подстилки. Определены четыре типа альтернативных состояний ниш напочвенного органогенного горизонта, различающиеся по объему и мощности: 1 тип, характерный для пустынь тропического и экваториального поясов с запасами подстилки менее 0,3 т/га, пустынь арктического пояса с запасами подстилки 3,3 т/га; 2 тип – V, включающий в себя широколиственные леса с запасами подстилки 15 т/га, саванны и редколесья с запасами подстилки 16 т/га; 3 тип, к которому отнесены кустарничковые степи и лесотундры с запасами подстилки 85 т/га, хвойные и смешанные леса умеренного пояса (тайги) с запасами подстилки 33 т/га и субтропические леса с запасами подстилки 10,0 т/га 4 тип, характерный для лесостепных экосистем с запасами напочвенной подстилки 12,1 т/га.

5. Наиболее информативными параметрами нисходящей ветви биологического круговорота являются: отношение прироста ( $V_{\text{перв}}$ ) к общей живой фитомассе ( $V_{\text{об}}$ ), скорость высвобождения химических элементов, коэффициент годичной деструкции ( $K_{\text{ГД}}$ ), величина подстильно-опадного коэффициента (ПОК), качественно-количественные показатели которых позволяют судить о степени сбалансированности процессов накопления и разложения, отмеченных в основных почвенно-фитоценологических экосистемах и отражающих их устойчивость в пространстве и во времени.

6. Деструктивная ветвь малого биологического круговорота оценивается путем учета коэффициента годичной деструкции, величины подстильно-опадного коэффициента и скорости высвобождения химических элементов и др.

Предложена шкала индикации экосистем суши, включающая семь типов экосистем, различающихся между собой по характеру функционирования и уровню стабильности. К первому типу отнесены подстилки пустынь тропического и субтропического поясов с запасами подстилки 0,3 т/га; замыкают ряд экосистемы травяных степных сообществ с запасами подстилки 12 т/га с компенсированным характером биологического круговорота и его высокой биологической интенсивностью.

**СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ**

1. Агроклиматический атлас Мира / Отв.ред. И.А. Гольцберг. – М. : Мысль, 1981. – 260 с.
2. Александрова, И.В. О физиологической активности органического вещества специфической и индивидуальной природы / И.В. Александрова // Почвоведение. – 1983. – № 1. – С.157-162.
3. Александрова, В.Д. Опыт определения надземной и подземной массы растительности в тундре / В.Д. Александрова. – Ботанический журнал. – 1958. – № 13. – С.15-26.
4. Александрова, Л.Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации / Л.Н. Александрова – Л.: Наука, 1980. – 128 с.
5. Анализ чувствительности системы почва-растительность к изменениям параметров круговорота углеродов на основе математической модели // Почвоведение. – 1993. – № 109. – С.325-238.
6. Антипова, Т.И. Экологические принципы агромелиорации / Т.И. Антипова, Решеткина Н.И. // Вестник РАСХН. – 1995. – № 3. – С.54-62.
7. Аристовская, Т.В. Численность, биомасса и продуктивность почвенных бактерий / Т.В. Аристовская. – Л. : Наука, 1975. – 155 с.
8. Аренс, Х. Многомерный дисперсионный анализ / Х. Аренс, Ю. Лейтер – М. : Финансы и статистика, 1985. – 367 с.
9. Арманд, А.Д. Информационные модели природных комплексов / А.Д. Арманд – М. : Наука, 1975. – 198 с.
10. Арманд, А.Д. Механизмы устойчивости геосистем: запас устойчивости и критические состояния / А.Д. Арманд – М. : Наука, 1993. – 234 с.
11. Арманд, А.Д. Триггерные геосистемы / А.Д. Арманд, М.А. Ведюшкин – М. : Ин-т географии АН СССР. – 1999. – № 3. – С.22-28.
12. Атлас теплового баланса Земного шара / Под ред. М.И. Будыко. – М. : Наука, 1963. – 258 с.

13. Афифи, А. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ / А. Афифи, С. Эйзен. – М. : Мир, 1982. – 322 с.
14. Бабьева, И.П. Микроорганизмы / И.П. Бабьева, Г.М. Зенова. – М. : Наука, 1984. – 145 с.
15. Базилевич, Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии / Н.И.Базилевич. – М. : Наука, 1993. – 226 с.
16. Базилевич, Н.И. Динамика биоты в экосистемах Центральной лесостепи / Н.И. Базилевич. – М. : АН СССР, Институт географии. – 1986. – 257 с.
17. Базилевич, Н.И. Структура и функционирование экосистем южной тайги Валдая / Н.И. Базилевич. – М. : АН СССР, 1986. – 289 с.
18. Базилевич, Н.И. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем / Н.И. Базилевич. – М. : АН СССР, 1986. – 358 с.
19. Базилевич, Н.И. Продуктивность растительного покрова Земли, общие закономерности размещения и связь с факторами климата / Н.И. Базилевич, А.В. Дроздов, Л.Е. Родин // Общая биология. – 1968. – том 29. – 156 с.
20. Базилевич, Н.И. Географические аспекты изучения биопродуктивности / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин. – Материалы 5 съезда Географического общества СССР. – Л. : Наука, 1970. – С.69-81.
21. Базилевич, Н.И. Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин. // Общие теоретические проблемы биопродуктивности. – Л. : Наука, 1969. – 67 с.
22. Базилевич, Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин. - М. : Наука, 1965. – 210 с.
23. Базилевич, Н.И. Методы изучения биокруговорота в различных природных зонах / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин. – М. : Мысль, 1978. – 322 с.
24. Базилевич, Н.И. Обмен минеральными элементами в различных типах степей и лугов на черноземных, каштановых почвах и солонцах / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин // Проблемы почвоведения. – Изд-во АН СССР. – 1962. – С.19-32.

25. Базилевич, Н.И. Особенности малого круговорота в различных почвенно-растительных зонах / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин. – М. : Наука, 1962. – 234 с.
26. Базилевич, Н.И. Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах (по материалам СССР) / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин. // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. – Л. : Наука, 1971. – С.85-97.
27. Базилевич, Н.И. Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности земли / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. – Л. : Наука, 1969. – С.213-254.
28. Базилевич, Н.И. Устойчивость и динамичность биогеоценозов. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем / Н.И. Базилевич, О.С. Гребенщиков, А.А. Тишков. – М. : Наука, 1986. – 321 с.
29. Базилевич, Н.И. Особенности биогеохимии некоторых лесных ландшафтов различных термических поясов / Н.И. Базилевич, Т.Е. Шитикова // Почвоведение. – 1989 – № 7. – С.76-83.
30. Бельгард, А.Л. Биогеоценологические принципы степного лесоведения / А.Л. Бельгард – М. : Наука, 1980. – 176 с.
31. Бганцова, В.А. Влияние рекреационного лесопользования на почву / В.А. Бганцова. – М.: – Наука, 1996. – 186 с.
32. Бобкова, К.С. Биологическая продуктивность лесов европейского Северо-Востока / К.С. Бобкова. - Л. : Наука, 1987. – 196 с.
33. Бобкова, К.С. Роль лесной подстилки в функционировании хвойных экосистем Европейского Севера / К.С. Бобкова. – М. : Наука, 2004. – 239 с.
34. Богатырев, Л.Г. Образование подстилок – один из важнейших процессов в лесных экосистемах / Л.Г. Богатырев // Почвоведение. – 1996. – № 4. – С.1187-1196.
35. Богатырев, Л.Г. Образование подстилок – один из важнейших процессов в лесных экосистемах – Л.Г. Богатырев // Почвоведение. – 1996. – № 4. – С.45-53.
36. Богатырев, Л.Г. О классификации лесных подстилок / Л.Г. Богатырев // Почвоведение. – 1990. – № 3. – С.78-82.

37. Богатырев, Л.Г. О некоторых географических закономерностях формирования подстилок в лесных экосистемах / Л.Г. Богатырев // Почвоведение. – 1993. – № 5. – С.34-49.
38. Богатырев, Л.Г. Подстилки – вероятность эволюции в условиях изменяющегося климата / Л.Г. Богатырев // Вестник МГУ. Сер. Почвоведение. – 1994. – № 2. – С.52-69.
39. Богатырев, Л.Г. Опыт использования картографического метода в изучении баланса углерода / Л.Г. Богатырев, М.В. Куншуакова // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение. – 1994. – № 3. – С.35-43.
40. Богатырев, Л.Г. Некоторые аспекты устойчивости лесных почв к химическому загрязнению / Л.Г. Богатырев, О.В. Семенюк // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение. – 1996. – № 2. – С.48-51.
41. Богатырев, Л.Г. Характеристика подстилок сосняков Приссурского лесного массива / Л.Г. Богатырев, Т.В. Фомина // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение. – 1991. – № 3. – С.85-93.
42. Богатырев, Л.Г. Формальные критерии для классификации лесных подстилок / Л.Г. Богатырев, Т.Г. Щенина, В.С. Дуженко // Почвоведение. – 1993. – № 12. – С.89-96.
43. Богатырев, Л.Г. О строении и классификации подстилок в лесных биогеоценозах северной тайги / Л.Г. Богатырев, А.Д. Флесс. – М. : Изд-во МГУ. – 1988. – 127 с.
44. Богатырев, Л.Г. Является ли подстилка самостоятельным биогеоценозическим телом природы? / Л.Г. Богатырев // Почвоведение. – 1990. – № 6. – С.78-86.
45. Богатырев, Л.Г. О классификации лесных подстилок / Л.Г. Богатырев // Почвоведение. – 1990а. – № 3. – С.189-197.
46. Богатырев, Л.Г. О некоторых географических закономерностях формирования подстилок в лесных экосистемах / Л.Г. Богатырев // Геогр.и природ. ресурсы. – 1996. – № 4. – С.102-111.

47. Богдановская-Гиенэф, И.Д. Природные условия и олени пастбища острова Колгуева / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Тр.Н.-иссл.инст.полярн.землед., животнов. и промысл.хоз. СССР. Оленеводство. – 1938. – № 2. – С.3-9.
48. Болотные биогеоценозы и их изменение в результате антропогенного воздействия. – Л. : Наука, 1983. – 225 с.
49. Бондаренко, Н.Ф. Моделирование продуктивности агроэкосистем / Н.Ф. Бондаренко - Л. : Гидрометеиздат, 1982. – 412 с.
50. Будыко, М.И. Климат и жизнь / М.И. Будыко. – Л. : Гидрометеиздат, 1971. – 119 с.
51. Будыко, М.И. Влияние человека на климат / М.И. Будыко. – Л. : Наука, 1972. – 126 с.
52. Будыко, М.И. Глобальные климатические катастрофы / М.И. Будыко. – М. : Наука, 1986. – 153 с.
53. Будыко, М.И. Глобальная экология / М.И. Будыко. – М. : Наука, 1977. – 198 с.
54. Будаговский, А.И. Испарения почвенной влаги / А.И. Будаговский. – М. : Наука, 1964. – 137 с.
55. Будаговский, А.И. Основы метода оценки изменений ресурсов почвенных вод и речного стока по различным сценариям изменения климата / А.И. Будаговский, О.Е. Бусарова // Водн. ресурсы. – 1991. – № 2. – С.5-16.
56. Быков, А.А., Мурзин Н.В. Прогнозирование продуктивности зерновых культур с использованием динамической модели / А.А. Быков, Н.В. Мурзин // Сибирский экологический журнал. – 1995. – № 6. – С.14-19.
57. Быстрицкая, Т.Л. Характеристика травяного яруса лесных биогеоценозов Южного Подмосковья: видовой состав, запасы и элементный состав фитомассы / Т.Л. Быстрицкая, М.П. Павлова // Проблемы окружающей среды. – 2003. – № 3. – С.34-52.
58. Ваксман, С.А. Гумус. Происхождение, химический состав и значение его в природе / С.А. Ваксман. – М. : Сельхозгиз, 1937. – 145 с.

59. Василевская, Л.С. Изменение состава и количества лесной подстилки по типам леса / Л.С. Василевская // Сб. научных работ по лесному хозяйству Белорусского НИИ лесн. хозяйства. – Минск. : Наука, 1958. – С.23-25.
60. Варшал, Г.М. Геохимическая роль гумусовых кислот в миграции элементов / Г.М. Варшал, Т.К. Велюханова, И.Я. Кощеева // Гуминовые вещества в биосфере. – М. : Наука, 1993. – 132 с.
61. Ведрова, Э.Ф. Влияние сосновых насаждений на свойства почв. Новосибирск / Э.Ф. Ведрова. – Наука, 1980. – 139 с.
62. Величко, А.А. Устойчивость ландшафтной оболочки и ее био- и георазнообразие в свете динамики широтной зональности / А.А. Величко // Изв. РАН. Сер. геогр. – 1992. – № 2. – С.89-101.
63. Вентцель, Е.С. Теории вероятностей / Е.С. Вентцель. – М. : Наука, 1969. – 576 с.
64. Вернадский, В.И. Очерки геохимии / В.И. Вернадский. – М. : Горгеонефтеиздат, 1934. – 437 с.
65. Вернадский, В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружение / В.И. Вернадский. – М. : Наука, 1965. – 379 с.
66. Виноградов, Б.В. Аэрокосмический мониторинг экосистем / Б.В. Виноградов. – М.: Наука. – 1984. – 320 с.
67. Виноградов, В.Г. Первичная продуктивность растительного покрова / В.Г. Виноградов, А.С. Мартынов, А.А. Тишков // Состояние биологических ресурсов и биоразнообразия России и ближнего Зарубежья (1988-1993 гг.): приложение к Государственному докладу о состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1993 году. – М., 1994. – 175 с.
68. Вихирева – Василькова, В.В. Надземная и подземная растительная масса некоторых кустарничковых сообществ Корякской земли / В.В. Вихирева – Василькова, В.А. Гаврилюк, В.Ф. Шамурин. – М. – Л. : Наука, 1964. – 154 с.
69. Владыченский, А.С. Изменение гумусного состояния лесных почв европейской территории и Сибири при выводе из сельскохозяйственного использования / А.С. Владыченский, В.М. Телеснина, М.В. Иванько // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17, Почвоведение. – 2006. – № 3. – С.3-10.

70. Владыченский, А.С. Органическое вещество погребенных почв троговых долин Хибинского горного массива / А.С. Владыченский, Н.О. Ковалева, Ю.М. Косарева // Вестн. Моск. ун-та. Сер.17, Почвоведение. – 2006. – № 3. – С.23–29.
71. Владыченский, А.С., Гришина Л.А. Опад и подстилка хвойных лесов Валдая / А.С. Владыченский, Л.А. Гришина // Почвы и продуктивность растительных сообществ. – М. – 1979. – № 4. – С.15-50.
72. Владыченский, А.С. Фракционный состав гумусовых кислот почв хвойных лесов Валдая / А.С. Владыченский, Л.А. Гришина // Почвы и продуктивность растительных сообществ. – М. – 1979. – № 4. – С.51-63.
73. Владыченский, А.С. О некоторых теоретических аспектах исследования лесной подстилки / А.С. Владыченский, Т.Ю. Ульянова // Лесное почвоведение в XX веке. – М. : Наука. – 2006. – С.168.
74. Владыченский, А.С. Некоторые показатели биологического круговорота и продуктивности в модельных биогеоценозах почвенных лизиметров / А.С. Владыченский, Т.Ю. Ульянова, Г.В. Золотарев // Вестн. Моск. ун-та. Сер.17, Почвоведение. – 2008. – № 7. – С.33-38.
75. Волобуев, В.Р. Система почв мира / В.Р. Волобуев. – Баку : Наука, 1973. – 255 с.
76. Волобуев В.Р. Экология почв / В.Р. Волобуев. – Баку : Наука, 1963. – 320 с.
77. Волобуев, В.Р. Введение в энергетику почвообразования / В.Р. Волобуев. – М. : Наука, 1974. – 210 с.
78. Ворошин, Л.Е. Влияние удаления лесной подстилки в сосновых лесах лесостепи Украины на водно-физические свойства почвы / Л.Е. Ворошин // Лесоведение и лесоводство. – Харьков : Изд-во Харьк. ун-та. - 1964. – С.21-30.
79. Восточноевропейские широколиственные леса / Отв. ред. О.В. Смирнова. – М. : Наука, 1994. – 164 с.
80. Высоцкий, Г.Н. Об оро - климатологических основах классификации почв / Г.Н. Высоцкий // Почвоведение. – 1906, – № 1-4. – С.17-29.

81. Гаврилов, К.А. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены / К.А. Гаврилов, В.Г. Карпов // Тр.института леса и древесины АН СССР. – 1962. – С.38-50.
82. Гаврилова, И.П. Пространственная дифференциация радиальных геохимических барьеров в почвах России / И.П. Гаврилова, М.Д. Богданова // Вестн. Моск. ун-та. Сер.5. География. – 2000. – № 1. – С.29-36.
83. Гвоздецкий, Н.А. Основные проблемы физической географии / Н.А. Гвоздецкий. – М. : МГУ, 1979. – 222 с.
84. Гельцер, А.Г. Простейшие как компонент подстилочной биоты ельников / А.Г. Гельцер. – М. : Изд-во МГУ, 1988. – 188 с.
85. Генсирук, С.А. Рациональное природопользование / С.А. Генсирук. – М. : Лесная промышленность, 1979. – 155 с.
86. Герасимов, И.П. Экологические проблемы в прошлой, настоящей и будущей географии Мира / И.П. Генсирук. – М. : Наука, 1985. – 229 с.
87. Гиляров, М.С. Зоологический метод диагностики почв / М.С. Гиляров – М. : Наука, 1965. – 203 с.
88. Гиляров, М.С. Почвенный ярус биоценозов суши / М.С. Гиляров // Успехи современной биологии. – 1968. – том 66. – вып.1.– 210 с.
89. Гиляров, М.С. Жизнь в почве / Гиляров М.С., Криволицкий Д.А. - М. : Молодая гвардия, 1985. – 354 с.
90. Гильманов, Т.Г. Построение и анализ моделей экосистем / Т.Г. Гильманов, Н.И. Базилевич // Вопросы географии. – М. – 1986. – С.33-50.
91. Глазовская, М.А. Почвы зарубежных стран / М.А. Глазовская – М. : Высшая школа, 1983. – 367 с.
92. Глазовская, М.А. Теория геохимии ландшафтов в приложении к изучению техногенных потоков рассеяния анализу способности природных систем к самоочищению / М.А. Глазовская // Техногенные потоки вещества в ландшафтах и состояние экосистем – М. : Наука, 1981. – 330 с.
93. Глазовская, М.А. Геохимия природных и техногенных ландшафтов СССР / М.А. Глазовская. – М. : Высш.шк., 1988. – 290 с.

94. Глазовская, М.А. Почвы Мира: основные семейства и типы почв / М.А. Глазовская. – М. : Изд-во МГУ, 1973. – 420 с.
95. Глазовская, М.А. Биогеохимическая организованность экологического пространства в природных и антропогенных ландшафтах как критерий их устойчивости / М.А. Глазовская // Изв.РАН. Сер.геогр. – 1992. – № 2. – С.33-43.
96. Глушко, Е.В. Космические методы изучения современных ландшафтов. – М. : Изд-во МГУ. – 1988. – 118 с.
97. Глазовская, М.А. Методологические основы эколого-геохимической устойчивости почв к техногенным воздействиям / М.А. Глазовская. – М. : Изд-во МГУ, 1997. – 195 с.
98. Гольцев, А.Ф. Влияние рекреации на почвенный покров буковых насаждений / А.Ф. Гольцев // Лесное хозяйство. – 1982. – № 2. – С.78-85.
99. Гортинский, Г.Б. К уточнению терминологии при изучении биологической продуктивности / Г.Б. Гортинский, А.В. Калинина, В.М. Понятовская // Проблемы биогеоценологии – М. : Наука, 1973. – 154 с.
100. Горшков, В.Г. Устойчивость биогеохимических круговоротов / В.Г. Горшков // Экология. – 1985. – № 2. – 119 с.
101. Горшков, В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни / В.Г. Горшков – М. : Изд-во ВИНТИ, 1995. – С.185.
102. Григорьев, В.Я. Прогноз дождевой эрозии тундровых почв полуострова Ямал / В.Я. Григорьев, А.Ю. Сидорчук // Почвоведение. – 1995. – № 3. – С.137-151.
103. Григорьева, Е.Е. Гумус дерново-подзолистых почв / Е.Е. Григорьева – М. : ЦИНАО, 1995. – 159 с.
104. Гришина, Л.А. Роль подстилки как генетического горизонта / Л.А. Гришина // Роль подстилки в лесных биогеоценозах – М. : Наука. – 1983. – 213 с.
105. Гришина, Л.А. Гумусообразование и гумусовое состояние почв / Л.А. Гришина – М. : Изд-во МГУ, 1986. – 239 с.
106. Гришина, Л.А. Учет биомассы и химический анализ растений Л.А. Гришина, Е.М. Самойлова. – М. : Изд-во МГУ, 1971. – 273 с.

107. Гришина, Л.А. Трансформация органического вещества почв / Л.А. Гришина, Г.Н. Копчик, М. Макаров – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 229 с.
108. Грищенко, О.М. Калорийность фитомассы растительных сообществ северного Прикаспия / О.М. Грищенко // Экология. – 1981. – № 3 – С.87-98.
109. Гусев, Е.М. Экологическая роль почвенных вод и их ресурсы / Е.М. Гусев // Водн. Ресурсы. – 1990. – № 5. – С.110-121.
110. Гусев, Е.М. Моделирование годовой динамики влагозапасов корнеобитаемого слоя почвы для агроэкосистем степной и лесостепной зон / Е.М. Гусев, О.Н. Насонова // Почвоведение. – 1996. – № 1. – С.595-563.
111. Дмитриев, Е.А. Математическая модель в почвоведении / Е.А. Дмитриев – М. : Изд-во МГУ, 1995. – 429 с.
112. Джефферс, Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии / Дж. Джефферс – М. : Мир, 1981. – 198 с.
113. Дзенс – Литовская, Н.Н. Минеральный состав растительности и почвообразование в лесах Крымских предгорий / Н.Н. Дзенс-Литовская // Вестник ЛГУ. – 1960. – № 2. – С.25-32.
114. Димо, Н.А. Земляные черви в почвах Средней Азии / Н.А. Димо // Почвоведение. – 1938. – № 4. – С.23-43.
115. Дмитриев, Е.А. Математическая статистика в почвоведении / Е.А. Дмитриев – М. : Изд-во МГУ, 1995. – 285 с.
116. Добровольский, В.В. География и палеогеография коры выветривания СССР // В.В. Добровольский. – М. : Мысль. – 1969. – 278 с.
117. Добровольский, Г.В. Функции почв в биосфере и экосистемах / Г.В. Добровольский, Е.Д. Никитин – М. : Наука, 1990. – 420 с.
118. Добровольский, Г.В. Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере / Г.В. Добровольский, И.П. Бабьева, Л.Г. Богатырев – М. : Наука, 2003. – 430 с.
119. Докучаев, В.В. Сочинения / В.В. Докучаев – М. : Изд-во АН СССР, 1949. – 1290 с.

120. Дроздов, А.В. Продуктивность зональных растительных сообществ и показатели водно-теплового режима территории / А.В. Дроздов // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. – Л. : Наука, 1969. – С.33-38.
121. Дылис, Н.В. Основы биогеоценологии / Н.В. Дылис – М. : Изд-во МГУ, 1978. – 320 с.
122. Дылис, Н.В. Лесная подстилка в биогеоценологическом освещении / Н.В. Дылис // Лесоведение. – 1985. – № 5. – С.19-29.
123. Дювиньо, П. Биосфера и место в ней человека / П. Дювиньо, М. Танг – М. : Прогресс, 1973. – 230с.
124. Дюшофур, Ф. Основы почвоведения, эволюция почв / Ф, Дюшофур – М. : Прогресс, 1970. – 420 с.
125. Дюшофур, Ф. Основы почвоведения, эволюция почв: Опыт изучения динамики почвообразования / Ф. Дюшофур – М. : Прогресс, 1970. – 250 с.
126. Дюшофур, Ф. Новые данные по гумификации в лесных почвах умеренного климата / Ф. Дюшофур // Почвоведение. – 1998. – № 7. – С.883-889.
127. Дылис, Н.В. Лесная подстилка в биогеоценологическом освещении / Н.В. Дылис – М. : Изд-во МГУ, 1988. – 219 с.
128. Елагина, И.Н. Запас подстилки в некоторых типах широколиственных лесов с.-з. Кавказа / И.Н. Елагина, Н.В. Заворыкина. – М. : Изд-во МГУ, 1945. – 175 с.
129. Емцев, В.Т. Экология анаэробных почвенных бактерий / В.Т. Емцев – М. : Наука , 1984. – 167 с.
130. Ефимова, Н.А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова / Н.А. Ефимова – Л. : Гидрометеоиздат, 1977. – 160 с.
131. Ефимова, Н.А. Изменения основных элементов климата на территории СССР в 1967-1990 гг. / Н.А. Ефимова, Л.А. Строкина, И.М. Байкова, И.В. Малкова // Метеорология и гидрология. – 1996. – 4 с.
132. Жижин, Н.П. К методике изучения рекреационной нагрузки на некоторые химические свойства почв Карпатского заповедника / Н.П. Жижин, Н.Н. Зеленский // Вестн.МГУ. Сер.17 – Почвоведение. – 1985. – № 2. – С.15-29.

133. Жижин, Н.П. К методике изучения рекреационных дигрессий лесных биогеоценозов / Н.П. Жижин, Н.Н. Зеленский // Природа и НТП. Кишинев: Штиинца, 1973. – 190 с.
134. Жижин, Н.П. Рекреативные изменения подстилки в лесах Предкарпатья / Н.П. Жижин, Н.Н. Зеленский. – М. : Наука, 1983. – 219 с.
135. Жуков, В.Т. Математико-географическое моделирование в географии / В.Т. Жуков, С.Н. Сербенюк, В.С. Тикунов – М. : Мысль, 1980. – 164 с.
136. Заварзин, Г.А. Цикл углерода в природных экосистемах России / Г.А. Заварзин // Почвоведение. – 1994. – № 7. – С.55-67.
137. Замолодчиков, Д.Г. Углеродный баланс тундровой и лесотундровой зон / Д.Г. Замолодчиков // Почвоведение. – 1994. – № 7. – С.59-67.
138. Звягинцев, Д.Г. Проблемы биохимии почв / Д.Г. Звягинцев // Вестник МГУ. Сер. Почвоведение. – 1977. – № 1. – С.31-49.
139. Звягинцев, Д.Г. Новые подходы к изучению сукцессий микроорганизмов / Д.Г. Звягинцев, Г.А. Кочкина, П.А. Кожевин – М. : Наука, 1984. – 249 с.
140. Зейдис, И.М. Общие свойства динамики экосистем / И.М. Зейдис, В.И. Кружалин // Вест. МГУ. Сер.5. География. 2001. – № 4. – С.3-8.
141. Зенова, Г.М. Актиномицеты в биогеоценозах / Г.М. Зенова – М. : Наука, 1984. – 190 с.
142. Зольников, В.Г. Почвы и природные зоны Земли / В.Г. Зольников - Л. : Наука, 1970. – 310 с.
143. Зонн, С.В. Биогеоценологические и генетические основы классификации лесных подстилок / С.В. Зонн // Роль подстилки в лесных биогеоценозах – М. : Наука, 1983. – 124 с.
144. Зонн, С.В. Введение в изучение почв субтропиков и тропиков / С.В. Зонн. – М. : Наука, 1960. – 340 с.
145. Зонн, С.В. Влияние леса на почву / С.В. Зонн – М. : Наука, 1954. – 318 с.
146. Зонн, С.В. Основы лесной биогеоценологии / С.В.Зонн – М. : Наука, 1964. – 420 с.

147. Зонн, С.В. Современные проблемы генезиса и географии почв / С.В. Зонн – М. : Наука, 1983. – 456 с.
148. Зонн, С.В., Урушадзе Т.Ф. Научные основы и методические указания к биогеоценологическому изучению почв горных лесов / С.В. Зонн, Т.Ф. Урушадзе – Тбилиси: 1974. – 264 с.
149. Зонн, С.В., Чен-Квей. Динамика разложения подстилки и сезонные изменения их зольного состава в двух типах тропических биогеоценозов / С.В. Зонн, Чен-Квей // Сообщ. лабор. лесоведения АН СССР. – 1962. – 219 с.
150. Зонн, С.В. Принципы классификации лесных почв и методы их изучения в СССР / С.В. Зонн // Почвоведение. – 1963. – № 2. – С.1-6.
151. Зонн, С.В. О некоторых итогах и перспективах изучения производительности лесных биогеоценозов / С.В. Зонн // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности – Л. : Наука, 1969. – 220с.
152. Зырин, Н.Г. Физико-химические методы исследования почв / Н.Г. Зырин – М. : Изд-во МГУ, 1980. – 350 с.
153. Иени, Г. Факторы почвообразования / Г. Иени – М. : Изд-во ин. лит-ры, 1948. – 145 с.
154. Иванов, Н.Н. Ландшафтно-климатические зоны земного шара / Н.Н. Иванов – М. : Изд-во АН СССР, 1948. – 265 с.
155. Иванов И.В. Общие закономерности развития черноземов Евразии и эволюции черноземов Зауралья / И.В. Иванов, С.С. Чернявский // Почвоведение. – 1996. – № 9. – С.1045-1055.
156. Иванова, Т.М. Прогнозирование эффективности удобрений с использованием математических моделей / Т.М. Иванова – М. : Агропромиздат, 1989. – 148 с.
157. Изменения свойств лесной подстилки в связи с рубкой леса / Отв. ред. В.Г. Чертовской – М. : Наука, 1988. – С.117-142.
158. Имшенецкий, А.А. Микробиологические процессы при высоких температурах / А.А. Имшенецкий – М. : Изд-во АН СССР, 1944. – 187 с.
159. Исаков, Ю.А. Зональные закономерности динамики экосистем / Ю.А. Исаков, Н.С. Казанская, А.А. Тишков – М. : Наука, 1986. – 247 с.

160. Исаченко, А.Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование / А.Г. Исаченко. – М. : Высш. шк., 1991. – 366 с.
161. Исаченко, А.Г., Шляпников А.А. Ландшафты / А.Г. Исаченко, А.А. Шляпников – М. : Мысль, 1989. – 475 с.
162. Казанская, Н.С. Рекреационные леса: состояние, охрана, перспективы использования / Н.С. Казанская, В.В. Ланина, Н.Н. Марфенин – М. : Лесн. Промышленность, 1977. – 219 с.
163. Казимиров, Н.Л. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии / Н.Л. Казимиров, Р.М. Морозова – Л. : Наука, 1973. – 147 с.
164. Камшилов, И.Н. Биотический круговорот / И.Н. Камшилов – М. : Наука, 1970. – 287 с.
165. Карпачевский, Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе / Л.О. Карпачевский – М. : Наука, 1977. – 429 с.
166. Карпачевский, Л.О. Лес и лесные почвы / Л.О. Карпачевский – М. : Лесная промышленность, 1981. – 365 с.
167. Карпачевский, Л.О. Подстилка - особый биогоризонт лесного биогеоценоза // Роль подстилки в лесных биогеоценозах / Л.О. Карпачевский. – М. : Наука, 1983. – С.13-34.
168. Карпачевский, Л.О. Роль растений и глобальных изменений климата в эволюции почв / Л.О. Карпачевский // Почвоведение. – 1993. – № 9. – С.123-148.
169. Карпачевский, Л.О., Морозов А.И. Вертикальное строение биогеоценозов / Л.О. Карпачевский, А.И. Морозов // Почвоведение. – 1994. – № 2. – С.119-124.
170. Карпиносова, Р.А. Дубравы лесопарковой зоны Москвы / Р.А. Карпиносова – М. : Наука, 1964. – 162 с.
171. Карта запаса живой фитомассы // Информационные ресурсы национальной стратегии и плана действий по сохранению биоразнообразия России. – 2004. – 49 с.
172. Кауричев, И.С. Опыт применения сорбционных лизиметров при изучении водной миграции веществ в подзолистых почвах европейского Севера /

- И.С. Кауричев, И.М. Яшин, А.Д. Кашански // Почвоведение. – 1986. – № 12. – С.36-51.
173. Каштанов, А.Н. Основы ландшафтно-экологического земледелия / Ф.Н. Лисецкий, Г.И. Швобс – М. : Колос, 1994. – 239 с.
174. Керженцев, А.С. Механизм пространственно-временной изменчивости почв и экосистем / А.С. Керженцев // Экология и почвы – М. : ИФПБ РАН – 1999. – Т.3. – 329 с.
175. Керженцев, А.С. Механизм функционирования экосистем как объект управления / А.А. Керженцев, Н.Н. Зеленская, Се-Чжэн // Глобальный мониторинг и Убснурская котловина: Тр.ІУ Междунар. симпоз. М. : Интеллект, 1996. – 210 с.
176. Кирюшин, В.И. Экологические основы земледелия / В.И. Кирюшин – М. : Колос, 1996. – 356 с.
177. Клейнен, Дж. Статистические модели в имитационном моделировании / Дж. Клейнен – М. : Статистика, 1978. – 355 с.
178. Клиге, Р.К. Глобальные гидроклиматические изменения / Р.К. Клиге // Глобальные и региональные изменения климата и их природные и социально-экономические последствия – М. : ГЕОС, 2000. – 234 с.
179. Ковда, В.А. Биогеохимия почвенного покрова / В.А. Ковда – М. : Наука, 1988. – 327 с.
180. Ковда, В.А. Биосфера, почвы и их использование / В.А. Ковда // Почвоведение. – 1975. – № 1. – С.58-67.
181. Ковда, В.А. Основы учения о почвах / В.А. Ковда – М. : Наука, 1973. – 450 с.
182. Ковда, В.А. Почвенный покров, его улучшение, использование и охрана / В.А. Ковда – М. : Наука, 1981. – 325 с.
183. Ковда, В.А. Основы учения о почвах: общая теория почвообразовательного процесса / В.А. Ковда – М. : Наука, 1973. – 430 с.
184. Козловский, Ф.И., Денисенко Е.А., Люри Д.И. Влияние изменений климата на растительные и почвенные ресурсы России / Ф.И. Козловский, Е.А. Денисенко, Д.И. Люри // Региональные аспекты развития России в условиях

- глобальных изменений природной среды и климата – М. : НЦ ЭНАС, 2001. – 236 с.
185. Коломыц, Э.Г. Теоретико-множественное моделирование высокогорных экосистем / Э.Г. Коломыц // Тр. Геофиз.ин-та. – 1983. – Вып.52. – С.265-274.
186. Коломыц, Э.Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды / Э.Г. Коломыц – М. : Наука, 2003. – 488 с.
187. Коломыц, Э.Г. Организация и устойчивость хвойнолесных экосистем и ее антропогенных изменений / Э.Г. Коломыц // Тр. Геофиз.ин-та. – 1984. – вып.58. – С.12-27.
188. Коломыц, Э.Г. Полиморфизм ландшафтно-зональных экосистем / Э.Г. Коломыц // Пушкино : ОНТИ ПНЦ РАН, 1998. – 233 с.
189. Коломыц, Э.Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды / Э.Г. Коломыц – М. : Наука, 2003. – 563 с.
190. Коломыц, Э.Г. Экосистемы хвойного леса на зональной границе. Организация, устойчивость, антропогенная динамика // Э.Г. Коломыц, В.П. Юнина, М.В. Сидоренко – Нижний Новгород: Ин-т экологии Волж.бассейна РАН, 1993. – 357 с.
191. Колосов, В.А. Глобально-региональные взаимозависимости / В.А. Колосов, Г.В. Сдасюк // Глобальные изменения и региональные взаимосвязи – М. : Ин-т географии АН СССР, 1992. – 236 с.
192. Копчик, Г.Н. Буферность лесных подстилок к атмосферным кислотным осадкам / Г.Н. Копчик, Е.Д. Силаева // Почвоведение. – 1995. – № 8. – 443 с.
193. Котляков, В.М. Избранные сочинения / В.М. Котляков – М. : Наука, 2001. – С.298.
194. Кочуров, Б.И. Оценка антропогенного изменения почвенно-геохимического потенциала для целей прогнозирования природоохранных проблем / Б.И. Кочуров // Географическое прогнозирование и природоохранные проблемы – М. : Ин-т географии АН СССР. – 1988. – 315 с.

195. Козловская, Л.С. Биохимическое воздействие почвенных беспозвоночных на растительные остатки / Л.С. Козловская, И.Б. Арчагова, Н.Н. Ракова – М. : Наука, 1983. – 257 с.
196. Кононова, М.М. Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения / М.М. Кононова – М. : Наука, 1963. – 235 с.
197. Корнев, В.П. Биохимическая и ферментативная активность подстилок сосновых насаждений / В.П. Корнев // Почвоведение. – 1962. – № 11. – С.46-58.
198. Костычев, П.А. Почвы черноземной области России, их происхождение, состав и свойства / П.А. Костычев – М.- Л. : Сельхозгиз, 1940. – 210 с.
199. Кошельков, С.П. О формировании и подразделении подстилок в хвойных южнотаежных лесах / С.П. Кошельков // Почвоведение. – 1961. – № 10. – С.77-89.
200. Крапивин, В.Ф. Математическое моделирование глобальных биосферных процессов / В.Ф. Крапивин, Ю.М. Свирежев, А.М. Тарко. – М. : Наука, 1982. – 329 с.
201. Кренке, А.Н. Глобальные изменения природной среды и климата: Основные сценарии и региональные проявления / А.Н. Кренке, А.Н. Золотокрылин. – М. : ИЦ ЭНАС, 2001. – 412 с.
202. Красильников, Н.А. Влияние разлагающихся корней на состав микрофлоры почвы / Н.А. Красильников, Н.И. Никитина // Почвоведение. – 1985. – № 2, С.32-46.
203. Кравков, С.П. О растворимых в воде продуктах разложения органического вещества / С.П. Кравков // Материалы по изучению русских почв. – 1906. – вып.16. – 120 с.
204. Кравков, С.П. Исследования в области изучения роли мертвого растительного покрова в почвообразовании / С.П. Кравков. – СПб. – 1911. – 126 с.
205. Кремер, А.М. Опыт формализации прикладной классификации почв / А.М. Кремер // Почвоведение. – 1961. – № 8. – С.67-82.
206. Крупеников, И.А. История почвоведения / И.А. Крупеников – М.: Наука, 1981. – 234 с.
207. Крутько, В.И. Модель динамики средообразующих факторов / В.И. Крутько, С.А. Пегов, Д.М. Хомяков – М. : ВНИИ систем. исслед., 1982. – 120 с.

208. Кудеяров, В.Н. Выделение углекислого газа почвенным покровом России / В.Н. Кудеяров // Почвоведение. – 1994. – № 7. – С.75-86.
209. Кузьмина, М.С. Торфяники Западной Сибири / М.С. Кузьмина – Новосибирск: Наука, 1967. – 312 с.
210. Кузнецова, С.А. Влияние мощности и состава подстилки на травяно-кустарничковый ярус в рекреационных сосняках лесостепи / С.А. Кузнецова – М. : Наука, 1983. – 174 с.
211. Кудеяров, В.Н. Оценка дыхания почв России / В.Н. Кудеяров, Ф.И. Касимов, Н.Ф. Деева // Почвоведение. – 1995. – № 1. – С.134-147.
212. Кудряшова, И.В. Разложение хвойного опада в двух типах коренных таежных лесов и на гарях / И.В. Кудряшова, А.Ф. Полякова // Круговорот химических веществ в лесу – М. : Наука, 1982. – 254 с.
213. Кузнецов, М.С. Эрозия и охрана почв / М.С. Кузнецов, Г.П. Глазунов – М. : Изд-во МГУ, 1996. – 234 с.
214. Кузьмин, А.В. Информационная подсистема пространственно-временного анализа динамики лесных экосистем / А.В. Кузьмин, О.В. Олейник, Л.И. Кузьмина // Методы и средства вычислительного эксперимента. – Апатиты – 1990. – 198 с.
215. Кузьмин, А.В., Олейник О.В., Олейник А.Г. Алгоритм оценки многолетней реакции лесных экосистем на изменение параметров окружающей среды / А.В. Кузьмин, О.В. Олейник, А.Г. Олейник // Вычислительный эксперимент в задачах прогнозирования. Апатиты – 1994. – 231 с.
216. Кулагина, М.А. Биологическая продуктивность сосняков и круговорот макроэлементов /М.А. Кулагина // Продуктивность сосновых лесов – М. : Наука, 1978. – 128 с.
217. Куликов, А.И. Закономерности дифференциации свойств почв мерзлотного парагена вдоль высотного градиента / А.И. Куликов, Н.В. Иванов // География и природные ресурсы. – 2000. – С.3-5.
218. Куражсковский, Ю.Н. Основные проблемы и методы природопользования. / Ю.Н. Куражсковский – М. : Наука, 1968. – 554 с.

219. Курчева, Г.Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков / Г.Ф. Курчева – М. : Наука, 1971. – 223 с.
220. Курчева, Г.Ф. Сравнительная скорость разложения опада разных древесных пород в лесах южного приморья / Г.Ф. Курчева // Экология и продуктивность лесных биогеоценозов - Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР – 1979. – 187 с.
221. Кылли, Р.К. Педоэкологический анализ фитопродуктивности растительных потоков веществ и гумусного состояния почв в естественных и культурных экосистемах / Р.К. Кылли – Тарту : Наука, 1987. – 145 с.
222. Къедар, М.М. Превращение соединений в подстилке различных лесных биогеоценозах при длительной инкубации М.М. Къедар // Почвоведение. – 1984. – № 5. – С.236-254.
223. Лапко, А.В. Обучающиеся системы обработки информации и принятия решений / А.В. Лапко, С.В. Крохов, С. Ченцов – Новосибирск : Наука, 1996. – 198 с.
224. Лархер, В. Экология растений / В. Лархер – М. : Мир, 1978. – 326 с.
225. Логофет, Д.О. Концепции устойчивости биологических систем / Д.О. Логофет, Ю.М. Свирежев // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем – Л. : Гидрометеиздат, 1983. – 266 с.
226. Лукина, Е.И. О значении органических веществ индивидуальной природы в почвенном питании растений / Е.И. Лукина // Вестник ЛГУ. Сер.биол. – Л. – 1984. – С.28-43.
227. Малянов, А.П. Состав, строение, мощность лесной подстилки / А.П. Малянов // Уч. зап.Саратовского Гос. Ун-та. Геолого-почв. серия. – 1937. – Вып.1. – С.23-41.
228. Марченко, А.И. Об изучении запасов растительной массы в ельниках-зеленомошниках северной тайги / А.И. Марченко, Е.М. Карлов // Ботанический журнал. – 1962. – № 8. – С.50-58.
229. Математическое моделирование почвенных процессов – М. : Изд-во МГУ, 1987. – 378 с.
230. Мильков, Ф.Н. Генезис и генетические ряды ландшафтных комплексов / Ф.Н. Мильков // Землеведение. – 1977. – Т.12. – С.5-11.

231. Мильков, Ф.Н. Физическая география: современное состояние, закономерности, проблемы / Ф.Н. Мильков. – М. : Наука, 1990. – 195 с.
232. Мильков, Ф.Н. Физическая география: учение о ландшафте и географическая зональность / Ф.Н. Мильков. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1986. – 328 с.
233. Миньковский, Г.М. Морфоструктурные подходы к типизации органофильных почв / Г.М. Миньковский, С.А. Шоба // Почвоведение. – 1995. – № 10. – С.1271-1283.
234. Мирчинк, Т.Г. Почвенная микология / Т.Г. Мирчинк - М. : Изд-во МГУ, 1976.- 345 с.
235. Михайлов, Н.И. Физико-географическое районирование / Н.И. Михайлов. – Изд-во Моск. Ун-та, 1985. – 184 с.
236. Мишустин, Е.Н. Ассоциации почвенных микроорганизмов / Е.Н. Мишустин – М. : Наука, 1975. – 234 с.
237. Мишустин, Е.Н. Микроорганизмы и плодородие почвы / Е.Н. Мишустин – М. : Изд-во АН СССР, 1956. – 212 с.
238. Молчанов, А.А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах / А.А. Молчанов – М. : Наука, 1952. – 268 с.
239. Морозова, Р.М. Состав подстилок сосновых лесов / Р.М. Морозова, Т.А. Кокунова // Почвы Карелии и вопросы их мелиорации – Петрозаводск – 1982. – С.22-29.
240. Морозов, А.И. О методах математического моделирования динамики гумуса / А.И. Морозов, Е.М. Самойлова // Почвоведение – 1993. – № 6. – С.112-136.
241. Никонов, В.В. Запасы и состав подстилки вторичных лесов на северном пределе произрастания / В.В. Никонов // Почвоведение. – 1986. – № 6. – С.61-65.
242. Новосельцев, В.Н. Теория управления и биосистемы. Анализ сохранительных свойств / В.Н. Новосельцев – М. : Наука, 1977. – 232 с.
243. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум – М. : Мир, 1975. – 467 с.
244. Органическое вещество и плодородие почвы - М. : ТСХА , 1983. - 228 с.

245. Органическое вещество почвы и методы его исследования – Л. : Наука, 1990. – 324 с.
246. Орлов, Д.С. Трансформация органического вещества в гумусе / Д.С. Орлов // Почвоведение. – 1994. – № 7. – С.24-32.
247. Орлов, Д.С. Органическое вещество почв Российской Федерации / Д.С. Орлов, О.Н. Бирюкова, Н.И. Суханова – М. : Наука, 1996. – 365 с.
248. Орлов, Д.С. Методика по изучению содержания и состава гумуса в почвах / Д.С. Орлов – М. : Изд-во МГУ, 1968. – 345 с.
249. Пегов, С.А. Моделирование глобальных природных процессов / С.А. Пегов, В.Н. Крутько, Г.Л. Мельникова // Вопр. географии. – М. : Мысль, 1986. – 285 с.
250. Попова, Н.В., Трифонова, Т.А. Использование диагностической шкалы параметров детритной ветви малого биологического круговорота для прогнозирования устойчивости основных почвенно-фитоценоотических экосистем // Тезисы докладов IX Международной научно-практической конференции «Экология речных бассейнов», Суздаль, 2018.
251. Попова, Н.В., Трифонова, Т.А. Некоторые подходы к моделированию экологических ниш напочвенного органогенного горизонта в основных почвенно-фитоценоотических экосистемах // Проблемы региональной экологии, №2, 2018.
252. Попова, Н.В., Трифонова, Т.А. Особенности формирования и функционирования напочвенного органогенного горизонта почвенно-фитоценоотических экосистем зонального и аazonального типов // Проблемы региональной экологии, №2, 2018.
253. Попова, Н.В. Параметры детритной ветви малого биологического круговорота как основа для определения устойчивости почвенно-фитоценоотических экосистем с различными запасами подстилки // Проблемы региональной экологии, №4, 2017.
254. Попова, Н.В. Рациональное природопользование напочвенным органогенным горизонтом как основа для сохранения устойчивости урбанизированных территорий // Экология урбанизированных территорий, №3, 2017.

255. Попова, Н.В. Типизация экосистем на основе оценки взаимосвязи комплекса характеристик мощности напочвенного органогенного горизонта и почвенно-климатических факторов//Проблемы региональной экологии, №1,2017.
256. Попова, Н.В. Использование напочвенного органогенного горизонта как буферной системы в биогеоценозах урбанизированных территорий // Экология урбанизированных территорий, №3, 2016.
257. Попова, Н.В. Характеристика условий формирования, основных и диагностических свойств напочвенного органогенного горизонта на примере ареала с запасами подстилки 0,3 т/га//Проблемы региональной экологии, №6, 2016.
258. Попова, Н.В. О роли литогенной основы в развитии природно-территориальных комплексов // Экология урбанизированных территорий, №4, 2016.
259. Попова, Н.В. Экологическая роль литогенной основы в дифференциации ландшафтной сферы и формировании напочвенных органогенных горизонтов / Н.В. Попова, В.Б.Михно // Вестник РУДН. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». – Москва, 2012. - №1. – С. 99-101.
260. Попова, Н.В. Роль литогенной основы в формировании напочвенных органогенных горизонтов ландшафтной сферы / Н.В. Попова, В.Б.Михно // Проблемы региональной экологии. – Москва, 2012. – №2. – С.14-18
261. Попова, Н.В. Напочвенные органогенные горизонты как индикатор пространственной дифференциации и состояния ландшафтной сферы / Н.В. Попова, В.Б.Михно // Проблемы региональной экологии. – Москва, 2012. - №3. – С.29-32.
262. Попова, Н.В. Оптимизация ландшафтно-экологической обстановки с использованием метода индикации наземного варианта ландшафтной сферы / Н.В. Попова, В.Б.Михно // Вестник Воронежского гос. Университета. Сер.: География. Геоэкология. - Воронеж, 2012. - № 1. - С.21-29.
263. Попова, Н.В. Напочвенные органогенные горизонты как индикатор пространственной дифференциации и состояния ландшафтной сферы /

- Н.В. Попова, В.Б.Михно // Вестник Воронежского гос. Университета. Сер.: География. Геоэкология. - Воронеж, 2012 . - № 1 . - С.29-35.
264. Попова, Н.В. Исследования Н.И.Базилевич как предтеча географических закономерностей распределения запасов подстилки и использования данных по запасам подстилки для диагностики типов функционирования экосистем / Н.В.Попова // Проблемы региональной экологии. – Москва, 2011. - №1. - С. 121-126.
265. Попова, Н.В. Эколого-географические особенности формирования напочвенных органогенных горизонтов в экосистемах основных биогеографических зон Мира / Н.В.Попова // Проблемы региональной экологии. - Москва, 2010. - №1. - С.95-102.
266. Попова, Н.В. Шкала оценки параметров малого биологического круговорота в экосистемах основных биогеографических зон мира / Н.В.Попова // Вестник РУДН. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». - Москва, 2010. - №3. - С.35-41.
267. Попова, Н.В. Структурно-функциональная роль подстилки и экологические условия ее формирования в экосистемах / Н.В.Попова // Вестник РУДН. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». – Москва, 2009. - №1. - С.21-24.
268. Попова, Н.В. Параметры малого биологического круговорота как основа для прогнозирования типов функционирования экосистем / Н.В.Попова // Проблемы региональной экологии. – Москва, 2009. - №2. – С.32-37.
269. Попова, Н.В. Экологические ниши напочвенных органогенных горизонтов в основных биогеографических зонах Мира / Н.В.Попова // Проблемы региональной экологии. – Москва, 2009. - №4. – С. 92-96.
270. Попова, Н.В. Зонально-региональные закономерности распределения напочвенных органогенных горизонтов в экосистемах суши / Н.В.Попова // Проблемы региональной экологии. – Москва, 2009. - №6. - С. 88-91.
271. Попова, Н.В. Особенности влияния экологических факторов на формирование напочвенных органогенных горизонтов в основных экосистемах суши / Н.В.Попова // Проблемы региональной экологии. – Москва, 2009. - №6.

- С. 192-197.

272. Попова, Н.В. Параметры малого биологического круговорота как основа для моделирования типов функционирования экосистем / Н.В.Попова // Вестник РУДН. Серия “Экология и безопасность жизнедеятельности”. – Москва, 2008. - №4. - С.10-16.

273. Попова, Н.В. Методы определения скорости высвобождения химических веществ из подстилки / Н.В.Попова // Вестник РУДН. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». - Москва, 2007. - №1(15). С.19-26.

274. Попова, Н.В. Шкала оценки малого биологического круговорота как основа для прогнозирования типов функционирования экосистем основных биогеографических зон мира / Н.В.Попова // Вестник РУДН. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». - Москва, 2007. - №1(15). – С.27-31.

275. Попова, Н.В. Зависимость запасов напочвенной подстилки от термических условий / Н.В.Попова, О.П, Добродеев // Почвоведение - Москва, 2000. - №12. - С.1437-1438.

276. Попова, Н.В., Трифонова Т.А. Мониторинг устойчивости экосистем по параметрам напочвенного органогенного горизонта, Восьмая Международная ландшафтная конференция «Современное ландшафтно-экологическое состояние и проблемы оптимизации природной среды регионов», Воронеж, апрель, 2018.

277. Попова, Н.В. Диагностические особенности использования напочвенного органогенного горизонта для оценки устойчивости экосистем после принятия решения о рекультивации полигонов ТКО / Н.В. Попова / Конференция Комиссии по экологии и охране окружающей среды ОП РФ «Год Экологии в России: основные проблемы сферы обращения с отходами и пути их реализации», март, 2017.

278. Попова, Н.В., Трифонова, Т.А. Использование для оценки состояния экосистем параметров напочвенного органогенного горизонта /Н.В.Попова, Т.А. Трифонова / Первый Рязанский международный экологический форум «Здоровая окружающая среда – основа безопасности регионов», 11-13 мая 2017 г.

279. Попова, Н.В. Индикация состояния ландшафтной сферы по параметрам

напочвенных органогенных горизонтов / Н.В. Попова, В.Б.Михно // Тезисы ежегодной всероссийской научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования». - Эл. версия издания: <http://web-local.rudn.ru/web-local/prep/rj/index.php?id=270&p=10512> – Москва, 2012.- С.469-472 (Вклад автора 80%).

280. Попова, Н.В. Использование инновационных подходов в эколого-правовом воспитании подрастающего поколения в условиях непрерывного образования / Н.В. Попова, И.В. Щепеткина // Подготовка инновационных кадров для рынка труда в условиях непрерывного образования: материалы Международной научно-практической конференции. – Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. экон. ун-т, 2012. – С.197-203. (Вклад автора 50%).

281. Попова, Н.В. Диагностические параметры напочвенных органогенных горизонтов ландшафтной сферы как основа пространственной дифференциации экосистем с различными типами функционирования / Н.В. Попова, В.Б.Михно // Экономика природопользования. – Москва, 2012. - №1. – С. 59-62 (Вклад автора 70%).

282. Попова, Н.В. Пространственная дифференциация экосистем по диагностическим параметрам напочвенных органогенных горизонтов / Н.В. Попова – М. : ИД «Камертон». — ISBN 978-5-904142-05-6.- 2012.- 254 с.

283. Попова, Н.В. Закономерности распределения запасов напочвенных органогенных горизонтов / Н.В. Попова – Saarbrucken: ИД «LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co». – ISBN 978-3-8473-9041- 1.- 2012.- 189 с.

284. Попова, Н.В. Пространственная дифференциация экосистем с различными типами функционирования по диагностическим параметрам напочвенных органогенных горизонтов / Н.В.Попова // Тезисы докладов международной конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования». Москва, 2011. - С.160-163.

285. Попова, Н.В. Оценка малого биологического круговорота экосистем по параметрам напочвенного органогенного горизонта для решения проблемы устойчивого развития / Н.В.Попова // Экономика природопользования. – Москва,

2010. - №3. – С.25-33.

286. Попова, Н.В. Эколого-географические особенности формирования и распределения почвенных органогенных горизонтов в экосистемах основных биогеографических зон Мира / Н.В.Попова // Тезисы докладов международной конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования». Москва, 2010. - С.222-224.

287. Попова, Н.В. Эколого-географические особенности формирования и распределения почвенных органогенных горизонтов в экосистемах основных биогеографических зон Мира / Н.В.Попова // В сб. научных трудов «Актуальные проблемы экологии и природопользования». - Москва. – ИПЦ «Луч». - 2010. - С.222-224.

288. Попова, Н.В. О роли и значении типов функционирования экосистем в устойчивом развитии территории и сохранении биологического разнообразия / Н.В.Попова // Экономика природопользования. - Москва, 2009. - №6. - С.89-95.

289. Попова, Н.В. Географические закономерности распределения запасов подстилки и экологическая роль почвенного органогенного горизонта для диагностики функционирования экосистем / Н.В.Попова // Тезисы докладов Международной конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования». - Москва, 2009. - С.35-37.

290. Попова, Н.В. Использование данных по скорости освобождения химических элементов для диагностики стабильности функционирования экосистем / Н.В.Попова // Экономика природопользования. – Москва, 2008. - №5. - С.45-52.

291. Попова, Н.В. Экологические ниши ареала как часть биоклиматической системы / Н.В.Попова // Экономика природопользования. - Москва, 2007. - №3. - С.104-110.

292. Попова, Н.В. Методы использования данных по скорости освобождения химических элементов из подстилки для диагностики устойчивости экосистем / Н.В.Попова // Экологические системы и приборы. – Москва, 2007. - №4. - С.16-21.

293. Попова, Н.В. Диагностика устойчивости экосистем по интенсивности процессов трансформации органического вещества подстилки и других

органогенных горизонтов / Н.В.Попова // Экологические системы и приборы. – Москва, 2007. - №5. - С.3-8.

294. Попова, Н.В. Анализ зависимости запасов подстилки от экологических факторов / Н.В.Попова // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. – Москва, 2007. - №6. - С.93-99.

295. Попова, Н.В. Диагностика устойчивости экосистем с помощью системы числовых показателей / Н.В.Попова // Экономика природопользования. – Москва, 2006. - №1. - С.45-49.

296. Попова, Н.В. Методика диагностики устойчивости экосистем по качественным и количественным параметрам органогенных горизонтов / Н.В.Попова // Проблемы окружающей среды и рационального природопользования. – Москва, 2006. - №10. - С.85-88.

297. Попова, Н.В. Методика определения экологических ниш ареалов с позиций их потенциальной устойчивости / Н.В.Попова // Проблемы окружающей среды и рационального природопользования. - Москва, 2006. - №10. - С.77-81.

298. Попова, Н.В. Зависимость запасов напочвенной подстилки от величины наземного опада и скорости его разложения – как индикатор функционирования экосистем / Н.В.Попова // Экономика природопользования. – Москва, 2005. - №2. - С.105-110.

299. Попова, Н.В. Экологические основы рационального природопользования напочвенной подстилкой / Н.В.Попова // Экологические системы и приборы.- Москва, 2005. - №3.- С.6-8.

300. Попова, Н.В. Влияние тепла и влаги как исходных данных малого биологического круговорота на формирование запасов напочвенной подстилки / Н.В.Попова // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. - Москва, 2005. - №4. - С.91-99.

301. Попова, Н.В. Методика исследования зонально-региональных особенностей распределения запасов подстилки в экосистемах суши / Н.В.Попова // Проблемы окружающей среды и рационального природопользования.- Москва, 2005. - №10. – С.35-38.

302. Попова, Н.В. Зонально-региональные особенности распределения запасов подстилки на территории суши / Н.В.Попова // Экономика природопользования. – Москва, 2005. - №6. - С.73-79.
303. Попова, Н.В. Экологические основы рационального природопользования / Н.В.Попова // Экономика природопользования. – Москва, 2004. - №5. - С.39-41.
304. Попова, Н.В. Влияние экологических факторов на напочвенную подстилку / Н.В.Попова // Экономика природопользования. – Москва, 2004. - №10. - С.44-49.
305. Попова, Н.В. Влияние напочвенной подстилки на сохранение природных экосистем / Н.В.Попова // Экономика природопользования. - Москва, 2004. - №10. - С.49-54.
306. Попова, Н.В. Методика выделения географических закономерностей распределения запасов напочвенной подстилки для рационального природопользования / Н.В.Попова // Экономика природопользования. - Москва, 2000. - №3. - С.23-26.
307. Попова, Н.В. Рациональное природопользование напочвенными подстилками. Влияние напочвенных подстилок на сохранение природных экосистем / Н.В. Попова // Экономика природопользования. – Москва, 1999. - № 5. - С.75-78.
308. Попова, Н.В., Добродеев О.П. Анализ ландшафтов суши по распределению запасов напочвенной подстилки в них /Н.В.Попова, О.П.Добродеев // Тезисы докладов 6 Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование.» Пущино, 1999. С.89-90 .
309. Попова, Н.В. К вопросу определения географических закономерностей распределения запасов напочвенной подстилки на поверхности суши / Н.В.Попова // Тезисы докладов на 4 Пущинской конференции молодых ученых, секция «Экология». – Пущино,1999.-С.13-14.
310. Попова, Н.В. Зависимость запасов напочвенной подстилки от факторов, влияющих на ее накопление / Н.В.Попова // Тезисы докладов на 4 Пущинской конференции молодых ученых, секция «Экология». – Пущино, 1999. - С.13-17.
311. Попова, Н.В. Анализ взаимовлияния экологических факторов на запасы

напочвенной подстилки / Н.В.Попова // Тезисы докладов 4 Пушкинской школы молодых ученых, секция «Математическая и вычислительная биология». – Пушкино, 1999.- С.16-17.

312. Попова, Н.В. Об одном подходе к решению проблемы выявления географических закономерностей распространения мертвого органического вещества / Н.В.Попова // Тезисы докладов 8-й Всероссийской конференции «Математические методы распознавания образов». - Пушкино, 1997. - С.203-204.

313. Пристова, Т. Характеристика наземного опада растений и лесной подстилки в лиственно-хвойном насаждении / Т. Пристова // Почвоведение. – 2005. – № 4. – С.1134-1143.

314. Пузаченко, Ю.Г. Принципы информационного анализа // Статистические методы исследования геосистем. /Ю.Г. Пузаченко - Владивосток: Тихоокеан. Ин-т географии ДВНЦ АН СССР, 1976. – 234 с.

315. Пузаченко, Ю.Г. Концепция равновесных отношений в геосферно-биосферной системе и реализации программы «Глобальные изменения» / Ю.Г. Пузаченко // Глобальные проблемы современности и комплексное землеведение. – Л. : Географ. о-во СССР, 1988. – 348 с.

316. Ремезов, Н.П. О методике изучения биологического круговорота в лесу / Н.П. Ремезов // Почвоведение. – 1959. – № 1. – С.39-46.

317. Ретеюм, Ю.Л. Региональное развитие в свете концепции нуклеарных геосистем / Ю.Л. Ретеюм // Новые концепции в географии и прогнозирование – М. : Наука, 1993. – 267 с.

318. Робертс, Ф.С. Дискретные математические модели с приложениями к социальным, биологическим и экологическим задачам / Ф.С. Робертс – М. : Наука, 1986. – 436 с.

319. Родин, Л.Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара / Л.Е. Родин, Н.И. Базилевич – М. : Наука, 1965. – 334 с.

320. Розанов, Б.Г. Биологический круговорот элементов питания бамбука в тропических лесах Бирмы / Б.Г. Розанов, И.М. Розанова // Ботанический журнал. – 1964. – № 3. – С.39-47.
321. Рыбалкина, А.В. Микрофлора тундровых, подзолистых и черноземных почв / А.В. Рыбалкина – М. : Изд-во АН СССР, 1957. – 245 с.
322. Сапожников, А.П. Лесная подстилка – номенклатура, классификация и индексация / А.П. Сапожников // Почвоведение. – 1984. – № 5. – С.67-74.
323. Сапожников, А.П. Об использовании признаков лесной подстилки в оценке гумусного состояния почв / А.П. Сапожников // Почвоведение. – 1987. – № 9. – С.39-45.
324. Сапожников, А.П. Лесная подстилка – номенклатура, классификация, индексация / А.П. Сапожников // Почвоведение. – 1984. – № 5. – С.96-105.
325. Сапожников, А.П. Об использовании признаков лесной подстилки в оценке гумусного состояния почв / А.П. Сапожников // Почвоведение. – 1996. – № 4 – С.512-516.
326. Светлосанов, В.А. Трудности и успехи в исследовании устойчивости гео- и экосистем / В.А. Светлосанов – Вестн. МГУ. – Сер.5. – География. – 1977. – № 4. – С.342-345.
327. Свирежев, Ю.М. Нелинейные волны. Диссипативные структуры и катастрофы в экологии / Ю.М. Свирежев – М. : Наука, 1987. – 156 с.
328. Свирежев, Ю.М. Устойчивость биологических сообществ / Ю.М. Свирежев, Д.О. Логофет – М. : Наука, 1978. – 567 с.
329. Смирнов, В.Н. Особенности почвенных съемок для лесохозяйственных целей / В.Н. Смирнов – М. : Изд-во АН СССР, 1950. – 347 с.
330. Семенова-Тян-Шанская, А.М. Динамика разложения и накопления мертвых растительных остатков в лугово-степных и луговых ценозах / А.М. Семенова-Тян-Шанская – Ботанический журнал. – Т.45. – 1960. – №19. – С.15-36.
331. Скулкин, С. Формирование структуры лесной растительности в гидротермическом пространстве / С. Скулкин – Экология. – 1979. – № 6. – С.25-37.

332. Смирнова, К.М. Потребление и круговорот элементов питания в березовом лесу / К.М. Смирнова, Г.А. Городенцева Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1958. – № 13. – С.54-68.
333. Снакин, В.В. Анализ круговорота химических элементов в системе почварастение / В.В. Снакин – М. : Наука, 1961. – 226 с.
334. Соколов, И.А. Почвообразование и выветривание на основных породах в условиях холодного гумидного климата / И.А. Соколов, Б.П. Градусов // Почвоведение. – 1978. – № 2. – С.41-46.
335. Солнцев, Н.А. Природный ландшафт и некоторые его общие закономерности / Н.А. Солнцев // Труды Всесоюзн. Геогр. Съезда. –Т.1. – 1948. – С.258-269.
336. Соммерс, У.Т. Устойчивое развитие бореальных лесов: роль глобальных изменений, нарушений и оценка риска / У.Т. Соммерс // Устойчивое развитие бореальных лесов – М. : Федерал. Служба лесн. хоз-ва, 1997. – 335 с.
337. Сочава, В.Б. Естественные кормовые угодия тундровой зоны Якутии / В.Б. Сочава // Сов.оленеводство. 1933. – № 3. – С.23-45.
338. Сочава, В.Б. Кормовое значение растений Крайнего Севера / В.Б. Сочава – Сов.бот. – 1933. – № 1. – С.29-35.
339. Сочава, В.Б. Определение некоторых понятий и терминов физической географии // Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск. 1963. – Вып. 3. – С.50-59.
340. Спиридонов, В.Н. Изменение запасов лесной подстилки / В.Н. Спиридонов – Лесное хозяйство. – 1976. – № 10. – С.49-56.
341. Стародубцева, Н.И. Мощность лесной подстилки в сосняках Джабык-Карагайского бора / Н.И. Стародубцева, Е.А. Жучков, А.С. Степанов – М. : Наука, 2001. – 532 с.
342. Степанов, И.Н. Химические свойства лесной подстилки как основного фактора естественного лесовозобновления / И.Н. Степанов // Тр. по лесному опытному делу. Центральная лесная опытная станция – М. – 1929. – Вып.2. – 230 с.
343. Степанов, Н.Н. Процесс минерализации опадающей листвы и хвои деревьев и кустарников / Н.Н. Степанов // Почвоведение. – 1940. – № 9 – С.15-34.

344. Страхов, Н.М. Основы теории литогенеза / Н.М. Страхов – М. : Изд-во АН СССР, 1960. – 325 с.
345. Страхов, Н.М. Типы литогенеза и их эволюция в истории Земли / Н.М. Страхов. – М. : Изд-во АН СССР. – 1963. – 535 с.
346. Стриганова, Б.Р. Питание почвенных сапрофагов / Б.Р. Стриганова – М. : Наука, 1980. – 431 с.
347. Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере / Г.В. Добровольский, И.П. Бабьева, Л.Г. Богатырев и др. / Отв. ред. Г.В. Добровольский. – М. : Наука, 1980. – 554 с.
348. Сукачев, В.Н. Основы лесной биогеоценологии / В.Н. Сукачев – М. : Наука, 1964. – 556 с.
349. Сукачев, В.Н. Методические указания к изучению типов леса / В.Н. Сукачев, С.В. Зонн, Г.П. Мотовилов – М. : Изд-во АН СССР, 1957. – 256 с.
350. Тарасашвили, Н.Г. Лесные подстилки елово-пихтовых насаждений восточной Грузии / Н.Г. Тарасашвили // Труды Института леса АН Груз. ССР. – 1962. – С.32-45.
351. Тарасашвили, Н.Г. Елово-пихтовые насаждения восточной Грузии / Н.Г. Тарасашвили // Труды Института леса АН Груз. ССР. – 1962. – С.32-45.
352. Тарко, А.М. Глобальные модели биосферных процессов / А.М. Тарко – М. : Наука, 1982. – 367 с.
353. Таргульян, В.О. Почва как компонент природных экосистем: Изучение ее истории, современной динамики и антропогенных изменений / В.О. Таргульян, А.А. Роде, Е.А. Дмитриев // Материалы Сов.-Амер. симпоз. по биосфер. заповедникам – М. – 1976. – С.432.
354. Тейт, Р. Органическое вещество почвы / Р. Тейт – М. : Мир, 1991. – 390 с.
355. Теоретические основы и опыт экологического мониторинга / Отв. ред. В.Е. Соколов, Н.И. Базилевич. – М. : Наука, 1983. – 430 с.
356. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Об элементарных биохронологических подразделениях биосферы / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.Н. Тюрюканов // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1966. – Т.71. – Вып.1. – С.56.

357. Титлянова, А.А. Системное описание круговорота веществ. Основные понятие и количественные параметры / А.А. Титлянова // Экология. – 1984. – № 1. – С.36-65.
358. Титлянова, А.А. Режимы биологического круговорота / А.А. Титлянова, М.А. Тесаржева – М. – Новосибирск : Наука, 1991. – 458 с.
359. Тишков, А.А. Подходы к исследованиям динамики биоты как объекта географического прогнозирования / А.А. Тишков // Географическое прогнозирование и природоохранные проблемы – М. : Ин-т географии АН СССР. – 1979. – С.390.
360. Тишков, А.А. Фитогенные механизмы устойчивости наземных экосистем // Факторы и механизмы устойчивости геоэкосистем. – М. : Ин-т географии АН СССР, 1988. – 450 с.
361. Томмэ, М.Ф. Минеральный состав кормов / М.Ф. Томмэ – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1948. – 320 с.
362. Травлеев, А.П. К материалам морфологической классификации лесных подстилок в искусственных лесах степной зоны УССР / А.П. Травлеев – Матер. к науч. итог.конф. Днепропетровского гос. ун-та. Днепропетровск. – 1961. – С.12-19.
363. Трофимов, А.М. Вопросы методологии современной географии / А.М. Трофимов, Н.М. Солодухо. – Казань : Изд-во Казан.ун-та, 1986. – 512 с.
364. Трофимов, А.М. Пути прогнозирования развития геосистем / А.М. Трофимов // Новые концепции в географии и прогнозирование – М. : Наука, 1993. – 278 с.
365. Трофимов, С.Я. Об изучении органического вещества почв таежно-лесных экосистем / С.Я. Трофимов, Е.И. Дорофеева – 1994. – № 2. – С.78-83.
366. Тыртиков, А.П. Динамика растительного покрова и развитие вечной мерзлоты в Западной Сибири / А.П. Тыртиков – М. : Наука, 1974. – 340 с.
367. Тюрюканов, И.Н. Об изучении скорости биогенного круговорота химических элементов в биогеоценозах / И.Н. Тюрюканов, В.В. Снакин. – М. : Наука, 1976. – 289 с.
368. Тюрин, И.В. К характеристике типов гумуса лесных почв / И.В. Тюрин // Почвоведение. – 1983. - №1. – С.56-68.

369. Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под ред. В.А. Алексеева, Р.А. Бердси – Красноярск: Экос. – 1994. – 198 с.
370. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттеккер – М. : Прогресс, 1980. – 237 с.
371. Уоддингтон, К. Основные биологические концепции / К. Уоддингтон – М. : Мир, 1970. – 239 с.
372. Урсула, А.Д. Природа информации / А.Д. Урсула – М. : Политиздат, 1968. – 349 с.
373. Успенский, В.А. Баланс углерода в биосфере в связи с вопросом распределения углерода в земной коре / В.А. Успенский – Л. : Госторптехиздат, 1956. – 287 с.
374. Устойчивость геосистем / Под ред. Арманд М. : Наука, 1986. – 354 с.
375. Утехин, В.Д. Первичная продуктивность лесостепных экосистем / В.Д. Утехин – М. : Наука. – 1977. – 432 с.
376. Утенкова, А.П. Некоторые материалы по изучению лесорастительных свойств почв дубняков и ельников Беловежской пуцци / А.П. Утенкова // Почвоведение. – 1962. – № 6. – С.348-365.
377. Ушаков, И.А. Основные принципы и методы теории надежности / И.А. Ушаков // Вопросы философии. – 1967. – № 6. – С.43-49.
378. Чинаев, И.П. Самонастраивающиеся системы: справочник / И.П. Чинаев – Киев: Наук.думка, 1969. – 345 с.
379. Хильми, Г.Ф. Теоретическая биогеофизика леса / Г.Ф. Хильми – М. : Наука, 1957. – 543 с.
380. Хайретдинов, А.В. Динамика подстилки в лесных культурах, используемых для рекреации / А.В. Хайретдинов, С.И. Конашова // Лесное хозяйство. – 1990. – № 9. – С.45-65.
381. Хомяков, Д.М. Информационные технологии и математическое моделирование в задачах природопользования / Д.М. Хомяков, Р.А. Искандерян – М. : Геос., 1997. – 238 с.

382. Хомяков, Д.М. Моделирование влияния антропогенных и метеорологических факторов на агроценозы / Д.М. Хомяков, П.М. Хомяков - М. : Изд-во МГУ, 1995. – 347 с.
383. Хомяков, Д.М. Основы системного анализа / Д.М. Хомяков, П.М. Хомяков – М. : Изд-во мех-мат.ф-та МГУ, 1996. – 552 с.
384. Фатеева, Н.М. Биохимические и биогеохимические ассоциации элементов в лесных подстилках / Н.М. Фатеева // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение. – 1978. – № 4. – С.34-39.
385. Франс, Дж. Математические модели в сельском хозяйстве / Дж. Франс, Х.М. Торнли – М. : Агропромиздат, 1987. – 176 с.
386. Фридланд, В.М. Почвенная карта РСФСР. / В.М. Фридланд – Масштаб 1:2 500 000. М. : ГУГК. – 1998. – С.2.
387. Фуряев, В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования / В.В. Фуряев – Новосибирск : Наука, 1996. – 325 с.
388. Чертов, О.Г. Почвенно-экологическая структура, динамика, оценка и оптимизация лесных земель / О.Г. Чертов – Тарту, 1977. – .342 с.
389. Чертов, О.Г. Экология лесных земель / О.Г. Чертов – Л. : Наука, 1981. – 234 с.
390. Шишов, Л.Л. Генетическая классификация почв СССР / Л.Л. Шишов, И.А. Соколов // Почвоведение. – 1989. – № 4. – С.112-120.
391. Штепа, Б.Г. Системные исследования в мелиорации / Б.Г. Штепа – М. : Агропромиздат., 1984. – 431 с.
392. Шульгин, А.М. Климат почвы и его регулирование / А.М. Шульгин. – М. : Наука, 1967. – 445 с.
393. Шумаков, В.С. Методические рекомендации по определению запасов лесной подстилки и ее зольности при лесоводственных исследованиях / В.С. Шумаков – М. : Наука, 1979. – 235 с.
394. Шумаков, В.С. Место лесных подстилок в мире растительных войлоков / В.С. Шумаков // Роль подстилки в лесных биогеоценозах – М. : Наука, 1983. – 112 с.
395. Эшби, У.Р. Введение в кибернетику / У.Р. Эшби – М. :Изд-во иностр.лит., 1959. – 223 с.

396. Юркевич, И.Д. Лесная подстилка и ее роль в хвойных биогеоценозах рекреационных лесов Белоруссии / И.Д. Юркевич – М. : Наука, 1983. – 329 с.
397. Якименко, Е.Ю. Сравнительная характеристика почвообразования в луговых и лесных биогеоценозах / Е.Ю. Якименко – М. : Наука, 1989. – 213 с.
398. Якуба, М.С. Интенсивность биокруговорота веществ в дубравах байрака «Глубокий» степного Приднепровья / М.С. Якуба – М. : Наука, 2004. – 5 с.
399. Якуба, М.С. Особенности процессов формирования и трансформации подстилки в биогеоценозах Присамарья днепровского / М.С. Якуба – М. : Наука, 2001. – 129 с.
400. Яшин, И.М. Педогенные функции воднорастворимых органических веществ в таежных ландшафтах / И.М. Яшин, И.С. Кауричев // Почвоведение. – 1992. – № 10. – С.29-35.
401. Anonymous. Research of management of alpin-subalpin shep rangers / Anonymous. - Ann.Rept. -1955. – 234 p.
402. Bartolholomev, W.V. Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in Jangambi / W.V. Bartolholomev, J. Meyer // Publ.Inst. Nat.Etude Agron.Congo Belge. – 1953. – 221 p.
403. Berg, B. Changes in organic chemical components of needle liter during decomposition in Scots pine forest / B. Berg // Can. J. Bot. – 1982. – 321 p.
404. Berzelius, J. Lehbuch der chemie / J. Berzelius – Dresden u. Leipzig – 1839. – 332 p.
405. Bliss, L.C. A comparasion of plant development in microenviroments of arctic and alpine tundras / L.C. Bliss // Ecolog.Monogr. – 1956. – 234 p.
406. Blumer, W. Policyclic aromatic hydro-carbons in sails of a mountain valley: correlation with highway traffie and cancer inciedence / W. Blumer, T. Ruch // Envirion Sci. Technol. – 1977. – № 11. – P.1082-1084.
407. Bohn, H.L. Estimate of organic carbon in world soils / H.L. Bohn // Soil. Sci. – 1976. – № 40. – P.461-469.
408. Bormann, F.N. Effect of boreal forest vegetation on global climate / F.N. Bormann, D. Polland, S.L. Thompson // Nature. – 1992. – Vol.359. – P.234.

409. Bornebush, C.H. Det.forst. for sogsvaes Danmark / C.H. Bornebush – 1930. – № 11. – P.1-35.
410. Dahl, E. Impact of climatic change ecosystems (with emphasis on boreal and arctic / alpine areas) / E Dahl // Trondheim: NINA and DN. – 1993. – 332 p.
411. Chandler, R. F. The amounts of mineral nutrient of freshly fallen leaf litters in hardwood forests of Central New York / R. F. Chandler // Journ. Amer. Soc. Agron. – 1941. – 123 p.
412. Ebermayer, E. Die gesemte Lehre von der Waldstreu / E. Ebermayer – Berlin. – 1876. – 321 p.
413. Edwards, R.I. Quantitative observations on epidendric lichens used as food carbou / R.I. Edwards, J. Soos, R.W. Ritsey // Ecology. – 1960. – № 3. – P.125-132.
414. Erdtman, G. Worpsturde-Wabamum.-Abhandl.naturuviss / G. Erdtman. – Vereihs Bremen. – 1931. – 192p .
415. Evans, F.C. Ecosystem as basic unit of ecology / F.C. Evans // Science. – 1956. – 411 p.
416. Garret, S.D. Ecological groups of soil fungi / S.D. Garret // New Phytol. – 1951. – Vol.50. – P.149-166.
417. Goodfellow, M., Cross T. Actinomisetas / M. Goodfellow, T. Cross // Biology of plant liter decomposition. – 1974. – 127p.
418. Greaves, J. Influence of moistire on the bacterial activitties on the soil / J. Greaves, E. Carter // Soil.Sci. – 1920. – Vol.10. – 361 p.
419. Hites, R.A. Sedimentary polycyclic aromatic hydrocarbons: The historical record / R.A. Hites, R.E. Laflamme, J.W. Farrington // Science – 1977. – Vol.198. – P.829-831.
420. Impact of climatic change on natural ecjsystems (with emphasis on boreal and arctic/ alpine areas) / Ed. : J.I. Holten, G.Paulsen, W.S.Oechel. Trondheim: NINA and DN. – 1993. – 189 p.
421. Loub, W. Die mikrolialgische Charahterisierung von Bodentypen-Bodenkultur / W. Loub – 1960. – Bd.11. – 321 p.

422. Kubiena, W.L. Animal activity in soil a decisive in establishment of humus form / W.L. Kubiena // Soil Zoology.proc.Unav.Nottinham, 2<sup>nd</sup> Easter School Agric Sci. – 1995. – 326 p.
423. Holling, C.S. Resiliense and stability of ecological / C.S. Holling // Ann.Rew.of Ecology and Systematics. – Vol.4. – 1973. – 236 p.
424. Mason, C.F. Mollusca / Mason, C.F. // Biology of plant litter decomposition – N.Y., – 1974. – 218 p.
425. Mulder, G.L. Die Chemie der Ackerkrume / G.L. Mulder – Berlin. – 1861. – 110 p.
426. Nye, P.H. The mineral composition of some shrubs and trees in Ghana. Journ / P.H Nye // West African Sci. Assoc. – 1958. – № 4. – 143 p.
427. Nye, P.N.The relation importance of fallows and soils in storing plant nutrients in Ghana / P.N. Nye // Jort. of West African Sci.Assoc. – 1958. – № 4. – 321 p.
428. Nye, P.H. Organic material and nutrient cycles under moist tropical forest / P.H. Nye // Plant. a. Soil. – 1961. – № 13. – 115 p.
429. Oden, S.Die Huminsawren.Kolloidchemische Beih / S.Oden // Huminsauren. Leipzeg. – 1919. – 117 p.
430. Ogawa, H.K. Prerliminary survey on the vegetftion of Thailand / H.K. Ogawa, K. Yoda, T.A. Kira // Nature a. Life in South – East Asia. – 1961. – № 1. – 331 p.
431. Orians, G.S. Diversity, stability and maturity in naturalecosystems / G.S.-Orians // Unifying Con cepts in Ecology – 1975. – 165 p.
432. Ovington, J.D. The volatille matter, organic carbon and nitrogen contents of tree species grown in close stands. New Phytol / J.D. Ovington – 1957. – 121 p.
433. Ovington, J.D. The circulation of minerals in plantations of Pinus sylvestris / J.D. Ovington // Ann.Bot. 1959. – 189 p.
434. Ovington, J.D. The calcium and magnesium contents of tree species grown in close stands. New Phytol / J.D. Ovington – 1959. – 226 p.
435. Ovington, J.D. Mineral content of plantations of Pinus sulvestris / J.D. Ovington // Ann.Bot. – 1959. – 226 p.
436. Ovington, J.D. The sodium.potassium and phosphorus contents of tre species grown in close stands. / J.D. Ovington. Madgwick H.A // Nes Phytol. – 1958. – 225 p.

437. Pearsall, W.H. Production ecology. Standing crops of natural vegetation in sub – arctic / W.H. Pearsall, P.J. Newbould // Journ.of Ecol. – 1956. – 287 p.
438. Richards, P.W. The tropical rain forest.-An ecological study / P.W. Richards – 1952. – 268 p.
439. Tansley, A.G. The use and abuse if vegetational concepts and terms / A.G. Tansley // Ecology. – 1935. – 267 p.
440. Vallentyne, J.R. Geochemistryof carbony olrates / J.R. Vallentyne // Organic Geochemistry – 1963. – 235 p.
441. Sposito, G. Chemical equilibria and kineties in soils / G. Sposito // Oxford Univ.press. – 1994. – 267 p.
442. Waren Wilson, J. Arctic plant growth. / J. Waren Wilson // Advancement Sci./ – 1957. – 256 p.
443. Waksman, S. Influence and moistire upun nature and extend of decomposition of plant residues by micro-organisms / S. Waksman, F. Geretsen // Ecology. – 1933. – №12. – 332p.
444. Wallerius, J. Agricultural fundamenta chemical / J. Wallerius // История агрокультуры // 1940. – 432 p.
445. Wilde, S.A. Humus classificftion on a genetic basis / S.A. Wild // Soil.Sci. – № 1. – P.1-12.
446. Witkamp, M. The rolt of arthropods and microflora in breakdown of White Oak Litter / M .Witkamp, D. Grosley // Pedobiologia. – 1966. – Bd.6. – P.293-303.
447. Whitby, K.M. Heavy metal pollution in the Sudbury mining and smelting region of Canada / K.M. Whitby, T.C. Hutchinson // Environ .Conserv. – 1976. – Vol.14. – P.47 – 57.
448. Zaidellman, F.R. Recular features of resent in soils under reclamation and problems of soil optimization, degradation and concervation / F.R. Zaidellman // Problems of anthropogenic soil formation: Moscow Intern. Conf. – 1997. – P.111-130.

**Мощность почвенного органогенного горизонта  
(з.н.п., ц/га)**

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
15,8	Березняк северной тайги	Шибарева С.В., 2004
46,2	Бруснично-лишайниковый сосняк северной тайги	Шибарева С.В., 2004
23	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004
26	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004
46	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004
42	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004
56	Смешанные леса	Шибарева С.В., 2004
16	Лесостепь	Шибарева С.В., 2004
18	Лесостепь	Шибарева С.В., 2004
47,8	Смешанные леса	Шибарева С.В., 2004
0,3	Устюрт	Родин, 1961
0,2	Сирийская пустыня	Родин, Базилевич, 1965
0,5	древняя дельта Аму-Дарьи	Тот же
0,4	предгорья Копет-Дага	Родин, 1962
5,0	подгорная равнина Копет-Дага	Тот же
0,2	Западная Туркмения	Рачковская, 1956
12	древняя дельта Аму-Дарьи	Родин, Базилевич, 1965
44	Там же	Тот же
58	Там же	Тот же
0,5	юго-западная Туркмения	Рачковская, 1956
5,6	Сирийская пустыня	Родин, 1961
0,6	Там же	Тот же
4,2	предгорья Копет-Дага	Родин, Базилевич, 1956
1,2	Там же	Тот же
10,0	древняя дельта Аму-Дарьи	Тот же

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
16,0	дельта Аму-Дарьи	Родин, 1962
8,0	Туркмения	Рачковская, 1956
24,0	дельта Аму-Дарьи	Родин, 1962
1,0	Туркмения	Рачковская, 1956
4,7	США	Родин, 1962
4,0	Там же	Тот же
4,0	Южная Америка	Тот же
2,0	Сирия	Родин,Базилевич, 1956
0,7	Аравийский полуостров	Родин, 1963
40	Средняя Азия	Родин,Базилевич, 1965
0,8	Индостан	Родин, 1961
0,5	Средняя Азия	Тот же
1,0	юго-западная Туркмения	Рачковская, 1956
35	Средняя Азия	Родин,Базилевич, 1956
60	Там же	Тот же
9	Русская равнина	Родин, 1962
8	Казахстан	Тот же
6	Западная Сибирь	Тот же
10	Алтайский край	Тот же
11	США	Ovington a.oth., 1962
10	Там же	Тот же
9	Алтайский край	Базилевич, 1962
14	Там же	Тот же
15	США	Ovington a.oth., 1962
16	Там же	Тот же
13	Там же	Тот же
7	Западная Сибирь	Базилевич, 1962
14,5	Сосняк Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
18,8	Лиственничник Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
14	Кедровник Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
10	Ельник Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
9	Пихтарник Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
5	Осиново-березовый лес Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
6	Осиново-березовый лес Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
40	Ельник (Звенигородская биостанция МГУ)	Подвезенная М.А., 2005
30	Ельник (Звенигородская биостанция МГУ)	Подвезенная М.А., 2005
3	Ельник (Звенигородская биостанция МГУ)	Подвезенная М.А., 2005
143	Ельник (Звенигородская биостанция МГУ)	Подвезенная М.А., 2005
2	Ельник (Звенигородская биостанция МГУ)	Подвезенная М.А., 2005
36	Ельник (Звенигородская биостанция МГУ)	Подвезенная М.А., 2005
16,4	Терраса р.Качи (Красноярск)	Мухортова Л.В., 1999
18,1	Терраса р.Качи (Красноярск)	Мухортова Л.В., 1999
19	Терраса р.Качи (Красноярск)	Мухортова Л.В., 1999
11,3	Терраса р.Качи (Красноярск)	Мухортова Л.В., 1999
7,4	Терраса р.Качи (Красноярск)	Мухортова Л.В., 1999
4	Терраса р.Качи (Красноярск)	Мухортова Л.В., 1999
16	США	Ovington a.oth., 1962
15	Казахстан	Базилевич, 1962
14	США	Ovington a.oth., 1962
17	Западная Сибирь	Тот же
8	Алтайский край	Тот же
19	Казахстан	Тот же
13	Русская равнина	Тот же
13	Западная Сибирь	Тот же
17	Алтайский край	Тот же
15	Там же	Тот же

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
13	Там же	Тот же
16	Там же	Тот же
10	Там же	Тот же
12	Причерноморская низменность	Родин, 1962
13	Казахстан	Базилевич, 1962
13	Там же	Тот же
14	Западная Сибирь	Тот же
13	Гана	Родин,Базилевич, 1965
16	Таиланд	Ogawa a.oth., 1961
16	Бразильское плоскогорье	Тот же
18	Индостан	Prakash a oth., 1961
11	ЮАР	Тот же
24	Юго-Восточная Азия	Тот же
13	Австралия	Ogawa a.oth., 1961
33	Индостан	Prakash a oth., 1961
30	Автралия	Тот же
16	долина Нигера, Белого Нила и озера Чад	Тот же
13	Сенегал	Тот же
11	Эфиопское нагорье	Тот же
18	Юго-Восточная Азия	Тот же
26	Коста-Рика	Тот же
12	Панама	Тот же
17	Центральная Африка	Ogawa a.oth., 1961
18	Гватемала	Prakash a oth., 1961
10	Австралия	Тот же
11	Судан	Тот же
12	подгорная равнина Гималаев	Тот же
17	Австралия	Тот же

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
13	Судан	Тот же
14	подгорная равнина Гималаев	Ogawa a.oth., 1961
12	Австралия	Prakash a oth., 1961
9	Юго-Восточная Азия	Тот же
21	долина Нигера	Тот же
16	Австралия	Ogawa a.oth., 1961
13	Индостан	Тот же
15	Там же	Тот же
29	Гана	Родин, Базилевич, 1965
10	Там же	Те же
34	Там же	Те же
10	Конго	Те же
14	Там же	Те же
12	Там же	Те же
14	Там же	Те же
18	Китай	Родин, Базилевич, 1962
19	Бразилия	Те же
27	Таиланд	Те же
26	Там же	Те же
29	Бирма	Те же
23	Там же	Те же
22	Там же	Те же
23	Пуэрто-Рико	Те же
29	Юго-Восточная Азия	Родин, Базилевич, 1965
10	Суматра	Те же
12	Тот же	Те же
12	Шри-Ланка	Те же
78,1	Ельник сфагновый (Западная Сибирь)	Шибарева, 2004

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
42,0	Ельник зеленомошник (Западная Сибирь)	Шибарева,2004
44,2	Лиственничник кустарничково-зеленомошный (Западная Сибирь)	Шибарева, 2004
45,1	Лиственничник кустарничково-лишайниковый (Западная Сибирь)	Шибарева, 2004
19,3	Сосняк чернично-зеленомошный(Западная Сибирь)	Шибарева, 2004
15,4	Сосняк лишайнико-зеленомошный (Западная Сибирь)	Шибарева, 2004
62	Западная Сибирь (Западная Сибирь)	Те же
96	Там же	Те же
95	Там же	Те же
133	США	Ovington a.oth., 1962
137	Там же	Тот же
132	Русская равнина	Родин, Базилевич, 1965
133	Алтай	Тот же
115	Среднерусская возвышенность	Тот же
143	Алтайский край	Тот же
108	Барабинская лесостепь	Родин, Базилевич, 1962
103	Уфимское плато	Тот же
100	Ставропольская возвышенность	Тот же
140	Маньчжурия	Родин, Базилевич, 1968
140	Там же	Тот же
153	Там же	Тот же
142	США	Ovington a.oth., 1962
110	Там же	Тот же
121	Среднерусская возвышенность	Родин, Базилевич, 1965
112	Приуралье	Те же
211	США	Ovington a.oth., 1962
132	Там же	Тот же

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
110	Там же	Тот же
109	Там же	Тот же
14,5	Сихотэ-Алинь (Ур. “Ясная”)	Смирнова, 1997
11,9	Сихотэ-Алинь (Ур. “Ясная”)	Смирнова, 1997
17,8	Сихотэ-Алинь (Ур. “Ясная”)	Смирнова, 1997
18,0	Сихотэ-Алинь (Ур. “Ключ Кабаний”)	Смирнова, 1997
10,5	Сихотэ-Алинь (Ур. “Ключ Кабаний”)	Смирнова, 1997
21,9	Сихотэ-Алинь (Ур. “Ключ Кабаний”)	Смирнова, 1997
94	Центральная Маньчжурия	Родин, Базилевич, 1968
79	Красноярский край	Родин, Базилевич, 1965
133	Средняя Сибирь	Те же
102	Там же	Те же
122	Зауралье	Те же
142	Южный Урал	Тот же
135	Воронежская обл.	Ремезов и др., 1959
128	Там же	Тот же
152	Воронежская обл.	Ремезов и др., 1959
156	Крым	Тот же
161	Там же	Тот же
184	Там же	Chandler, 1941
140	Мордовия	Ремезов и др, 1959
158	Центральная Россия	Тот же
172	П-ов Камчатка	Chandler, 1941
163	Япония	Тот же
161	побережье Тихого океана	Тот же
131	Там же	Тот же
125	Новая Зеландия	Тот же
182	Там же	Тот же

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
129	Московская область	Родин, Базилевич, 1965
292	Карелия	Ремезов, 1959
313	Там же	Тот же
249	Там же	Тот же
307	Кольский п-ов	Пьявченко, 1960
350	Онежско-Печорский район	Тот же
286	Там же	Тот же
264	Западная Сибирь	Ремезов, 1959
303	Там же	Тот же
309	долина р.Маккензи	Ovington a oth., 1957
490	Западная Сибирь	Тот же
286	Англия	Ebermayer, 1876
139	Там же	Тот же
183	Бавария	Тот же
250	Кольский п-ов	Пашевников, 1957
320	Мордовский заповедник	Тот же
488	Белоруссия	Утенкова, 1962
334	Кольский п-ов	Ремезов, 1959
486	Архангельская обл.	Тот же
265	Вологодская обл.	Тот же
312	Великолукская обл.	Тот же
271	Там же	Тот же
482	Там же	Тот же
570	Там же	Тот же
274	Там же	Тот же
448	Германия	Ebermayer, 1876
327	Вологодская обл.	Паршевников, 1957
302	Бавария	Ehwards, 1960

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
298	Там же	Тот же
386	Орловская обл.	Пьявченко, 1960
302	п-ов Лабрадор	Ovington a.oth., 1959
52	о.Новая Земля	Родин, Базилевич, 1965
0	Там же	Те же
26	Там же	Те же
124	Бельгия	Тот же
0	Там же	Те же
0	Там же	Те же
931	Там же	Те же
171	Там же	Те же
286	Там же	Те же
1017	Там же	Томмэ, 1948
172	Там же	Тот же
16,3	Березняк ирисово-разнотравный	Шибарева, 2004
19,1	Березняк разнотравный	Шибарева, 2004
6,0	Луг	Шибарева, 2004
3,0	Луговая степь	Шибарева, 2004
2,5	Настоящая степь	Шибарева, 2004
1,5	Сухая степь	Шибарева, 2004
680	Полярный Урал	Сочава, 1933
992	Северная Якутия	Тот же
708	Тикси	Тот же
514	Архангельская обл.	Богдановская-Гиенэф, 1938
978	п-ов Канин	Тот же
962	Там же	Тот же
740	о.Колгуев	Вихирева-Василькова, 1964
973	Анадырская низменность	Тот же

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
785	п-ов Ямал	Тот же
712	Земля Франца-Иосифа	Александрова, 1958
986	Там же	Тот же
920	п-ов Аляска	Тот же
960	Там же	Тот же
970	Там же	Тот же
941	Там же	Тот же
952	Там же	Тот же
967	Там же	Тот же
956	там же	Тот же
643	п-ов Канин	Томмэ,1948
971	Земля Франца - Иосифа	Александрова, 1958
996	Зап.-Сибирская низменность	Гаврилов, Карпов, 1962
998	Там же	Те же
1000	Там же	Те же
1045	Там же	Те же
1036	Там же	Родин, Базилевич, 1969
1316	Там же	Те же
1495	Там же	Те же
1028	Там же	Те же
1042	Там же	Те же
1223	Там же	Те же
1820	Там же	Те же
1796	Там же	Те же
1867	Там же	Гаврилов, Карпов, 1962
2350	Там же	Те же
2410	Там же	Те же
2554	Там же	Те же

<i>З.н.п.,,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
2115	Там же	Те же
1028	Там же	Те же
965	Там же	Те же
995	Там же	Те же
1117	Там же	Родин, Базилевич, 1968
1925	Там же	Те же
819	Там же	Те же
1634	Там же	Те же
973	Там же	Те же
981	Там же	Те же
1017	Там же	Те же
1592	Там же	Те же
2402	Там же	Те же
118	шт.Нью-Йорк	Ebermayer, 1876
125	Там же	Тот же
149	побережье Тихого океана	Chandler, 1941
186	Бавария	Ремезов и др, 1959
147	Азербайджан	Дзенс-Литовская, 1960
165	Там же	Тот же
182	Там же	Тот же
122	Новая Зеландия	Chandler, 1941
146	Центральная Европа	Тот же
120	Валенсия	Смирнова,Городенцева, 1958
172	Бельгия	Тот же
153	Германия	Тот же
176	Загреб	Тот же

**Величина наземного опада (О.н., ц/га) в пунктах с известными запасами  
напочвенной подстилки  
(з.н.п., ц/га)**

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
0,3	1,0	0,3	Устюрт	Родин, 1961
0,2	6,0	0,03	Сирийская пустыня	Родин,Базилевич, 1965
0,5	2,0	0,2	древняя дельта Аму-Дарьи	Тот же
0,4	2,5	0,1	предгорья Копет-Дага	Родин, 1962
5,0	1,0	5	подгорная равнина Копет-Дага	Тот же
0,2	1,0	0,2	Западная Туркмения	Рачковская,1956
12	14,0	0,9	древняя дельта Аму-Дарьи	Родин, Базилевич, 1965
44	48	0,9	Там же	Тот же
58	61	0,9	Там же	Тот же
0,5	2,0	2,5	юго-западная Туркмения	Рачковская,1956
5,6	6,0	0,9	Сирийская пустыня	Родин,1961
0,6	1,0	0,6	Там же	Тот же
4,2	6,0	0,7	предгорья Копет-Дага	Родин, Базилевич, 1956
1,2	2,0	0,6	Там же	Тот же
10,0	12,0	0,9	древняя дельта Аму-Дарьи	Тот же
16,0	19	0,9	дельта Аму-Дарьи	Родин, 1962
8,0	10	0,8	Туркмения	Рачковская, 1956
24,0	25	0,9	дельта Аму-Дарьи	Родин, 1962
1,0	4,0	0,2	Туркмения	Рачковская, 1956
4,7	7,0	0,6	США	Родин, 1962
4,0	7,0	0,5	Там же	Тот же
4,0	6,0	0,8	Южная Америка	Тот же
2,0	5,0	0,4	Сирия	Родин,Базилевич, 1956
0,7	2,0	0,3	Аравийский полуостров	Родин, 1963

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
40	46	0,9	Средняя Азия	Родин, Базилевич, 1965
0,8	2,0	0,4	Индостан	Родин, 1961
0,5	2,0	0,2	Средняя Азия	Тот же
1,0	3,5	0,2	юго-западная Туркмения	Рачковская, 1956
35	42	0,9	Средняя Азия	Родин, Базилевич, 1956
60	68	0,9	Там же	Тот же
9	14	0,6	Русская равнина	Родин, 1962
8	23	0,3	Казахстан	Тот же
6	18	0,3	Западная Сибирь	Тот же
10	18	0,5	Алтайский край	Тот же
11	20	0,5	США	Ovington a.oth., 1962
10	19	0,5	Там же	Тот же
9	15	0,6	Алтайский край	Базилевич, 1962
14	15	0,9	Там же	Тот же
15	20	0,7	США	Ovington a.oth., 1962
16	15	0,9	Там же	Тот же
13	17	0,7	Там же	Тот же
7	17	0,3	Западная Сибирь	Базилевич, 1962
17	21	0,8	Центральный Казахстан	Тот же
16	26	0,8	США	Ovington a.oth., 1962
15	20	0,7	Казахстан	Базилевич, 1962
14	16	0,8	США	Ovington a.oth., 1962
17	15	1,1	Западная Сибирь	Тот же
8	18	0,4	Алтайский край	Тот же
19	18	1,1	Казахстан	Тот же
13	20	0,6	Русская равнина	Тот же
13	22	0,6	Западная Сибирь	Тот же
17	14	1,2	Алтайский край	Тот же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
15	16	0,9	Там же	Тот же
13	15	0,9	Там же	Тот же
16	14	1,1	Там же	Тот же
10	16	0,5	Там же	Тот же
12	15	0,7	Причерноморская низменность	Родин, 1962
13	15	0,8	Казахстан	Базилевич, 1962
13	15	0,8	Там же	Тот же
14	15	0,9	Западная Сибирь	Тот же
13	64	0,2	Гана	Родин, Базилевич, 1965
16	69	0,2	Таиланд	Ogawa a.oth., 1961
16	95	0,1	Бразильское плоскогорье	Тот же
18	90	0,2	Индостан	Prakash a oth., 1961
11	30	0,3	ЮАР	Тот же
24	29	0,8	Юго-Восточная Азия	Тот же
13	32	0,3	Австралия	Ogawa a.oth., 1961
33	85	0,3	Индостан	Prakash a oth., 1961
30	82	0,3	Австралия	Тот же
16	80	0,2	долина Нигера, Белого Нила и озера Чад	Тот же
13	35	0,4	Сенегал	Тот же
11	38	0,3	Эфиопское нагорье	Тот же
18	95	0,1	Юго-Восточная Азия	Тот же
26	72	0,3	Коста-Рика	Тот же
12	30	0,4	Панама	Тот же
17	93	0,1	Центральная Африка	Ogawa a.oth., 1961
18	96	0,1	Гватемала	Prakash a oth., 1961
10	28	0,3	Австралия	Тот же
11	97	0,1	Судан	Тот же
12	29	0,4	подгорная равнина Гималаев	Тот же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
17	92	0,1	Австралия	Тот же
13	92	0,1	Судан	Тот же
14	92	0,1	подгорная равнина Гималаев	Ogawa a.oth., 1961
12	33	0,3	Австралия	Prakash a oth., 1961
9	35	0,2	Юго-Восточная Азия	Тот же
21	95	0,2	долина Нигера	Тот же
16	95	0,4	Австралия	Ogawa a.oth., 1961
13	30	0,5	Индостан	Тот же
15	30	0,1	Там же	Тот же
29	263	0,09	Гана	Родин,Базилевич, 1965
10	265	0,1	Там же	Те же
34	239	0,03	Там же	Те же
10	245	0,07	Конго	Те же
14	200	0,05	Там же	Те же
12	198	0,06	Там же	Те же
14	184	0,08	Там же	Те же
18	197	0,09	Китай	Родин, Базилевич, 1962
19	198	0,1	Бразилия	Те же
27	226	0,1	Таиланд	Те же
26	254	0,09	Там же	Те же
29	265	0,08	Бирма	Те же
23	258	0,08	Там же	Те же
22	252	0,1	Там же	Те же
23	244	0,04	Пуэрто-Рико	Те же
29	236	0,05	Юго-Восточная Азия	Родин, Базилевич, 1965
10	210	0,05	Суматра	Те же
12	210	0,04	Тот же	Те же
12	208	0,08	Шри-Ланка	Те же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
10	202	0,1	Панама	Те же
22	238	0,1	Куба	Те же
25	247	0,03	Антильские острова	Те же
26	254	0,1	Амазонская низменность	Родин, Базилевич, 1962
11	258	0,03	Там же	Те же
26	254	0,08	Гвианское плоскогорье	Те же
11	258	0,08	Колумбия	Те же
22	261	0,05	Индия	Те же
21	265	0,07	Новая Гвинея	Те же
11	213	5	острова Меланезии	Те же
17	241	9	Соломоновы острова	Те же
22	4	7	о.Корнуолис	Wilson, 1957
38	4	7	Швеция	Те же
43	6	4	Норвегия	Те же
42	6	6	ПойнтБероу, Аляска	Те же
19	4	6	Там же	Те же
20	3	6	Там же	Те же
15	2,5	8	Там же	Те же
13	2	14	Там же	Те же
17	2	10	Там же	Те же
59	4	5	Там же	Те же
43	4	18	Там же	Persall a. Newbould, 1957
17	3	22	п-ов Лабрадор	Тот же
36	2	9	США	Тот же
44	2	8	Там же	Hastieh, 1951
46	5	16	Там же	Тот же
35	4	29	США, Вайоминг	Bliss, 1956
49	3	27	Там же	Тот же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
59	2	6	США	Тот же
55	2	10	Там же	Тот же
38	6	26	о-ов Б. Ляховский	Родин, Базилевич, 1965
53	5	5	горы Медисин-Боу, США	Persall a. Newbould, 1957
52	2	18	Там же	Тот же
10	2	3	гора Вашингтон	Bliss, 1956
37	2	9	Там же	Тот же
9	3	7	Там же	Тот же
29	3	8	Там же	Тот же
23	3	4	Там же	Тот же
26	3	9	Там же	Тот же
14	3	0,3	о-в Б. Ляховский	Родин, Базилевич, 1965
29	3	0,3	Там же	Те же
54	172	0,3	о-в Кюсю	Парфенова, 1941
69	184	0,4	Там же	Тот же
90	197	0,4	Там же	Тот же
133	193	0,2	о-в Сикоку	Тот же
112	197	0,5	Там же	Тот же
57	200	0,3	п-ов Корея	Ogawa a.oth., 1961
124	196	0,3	о-в Сикоку	Тот же
71	182	0,3	о-в Кюсю	Тот же
90	176	0,5	восточный Китай	Нуе, 1958
59	174	0,4	дельта Чжуцзяна	Тот же
98	181	0,5	Там же	Тот же
83	194	0,8	долина Чэнду	Тот же
132	182	0,6	юго-восточный Китай	Тот же
153	176	0,4	Там же	Тот же
142	195	0,5	п-ов Корея	Тот же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
102	195	0,5	Там же	Тот же
83	174	0,6	Юго-Восточная Азия	Ogawa a.oth., 1961
115	184	0,3	Там же	Тот же
137	196	0,5	Там же	Тот же
63	196	0,6	Флорида	Нуе, 1958
128	198	0,3	г.Аппалачи	Тот же
139	198	1	пойма Миссисипи	Тот же
75	187	1	внутренняя часть Береговых равнин	Тот же
149	149	1	равнина Пидмонт	Тот же
121	121	1	южные склоны Аппалачей	Тот же
130	130	1	Парагвай	Ogawa a.oth., 1961
76	76	1	Там же	Тот же
118	118	1,6	долина р.Параны	Тот же
62	62	2,2	Там же	Тот же
120	80	1,5	Русская равнина	Родин, Базилевич, 1965
62	37	1,3	Западная Сибирь	Те же
96	64	2,2	Там же	Те же
95	59	1,8	Там же	Те же
133	60	1,8	США	Ovington a.oth., 1962
137	71	1,6	Там же	Тот же
132	74	1,2	Русская равнина	Родин, Базилевич, 1965
133	80	3,5	Алтай	Тот же
115	81	1,8	Среднерусская возвышенность	Тот же
143	39	1,9	Алтайский край	Тот же
108	60	1,8	Барабинская лесостепь	Родин, Базилевич, 1962
103	52	2,0	Уфимское плато	Тот же
100	65	1,8	Ставропольская возвышенность	Тот же
140	69	1,8	Маньчжурия	Родин, Базилевич, 1968

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
140	73	1,8	Там же	Тот же
153	80	1,4	Там же	Тот же
142	76	1,8	США	Ovington a.oth., 1962
110	73	2,8	Там же	Тот же
121	62	4,8	Среднерусская возвышенность	Родин, Базилевич, 1965
112	39	2,8	Приуралье	Те же
211	41	2,0	США	Ovington a.oth., 1962
132	48	1,8	Там же	Тот же
110	52	1,1	Там же	Тот же
109	76	1,1	Там же	Тот же
94	81	2,1	Центральная Маньчжурия	Родин, Базилевич, 1968
79	78	1,6	Красноярский край	Родин, Базилевич, 1965
133	63	1,8	Средняя Сибирь	Те же
102	63	2,2	Там же	Те же
122	66	4,2	Зауралье	Те же
142	62	4	Южный Урал	Тот же
135	41	2,1	Воронежская обл.	Ремезов и др., 1959
128	42	2,2	Там же	Тот же
118	55	3,4	шт.Нью-Йорк	Ebermayer, 1876
125	55	3,8	Там же	Тот же
149	43	3,6	побережье Тихого океана	Chandler, 1941
186	48	3,6	Бавария	Ремезов и др, 1959
147	46	4,1	Азербайджан	Дзенс-Литовская, 1960
165	43	2,7	Там же	Тот же
182	49	3,6	Там же	Тот же
122	45	2,3	Новая Зеландия	Chandler, 1941
146	47	3,1	Центральная Европа	Тот же
120	51	2,8	Валенсия	Смирнова, Городецкая, 1958

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
172	55	3,7	Бельгия	Тот же
153	53	2,3	Германия	Тот же
176	48	3,8	Загреб	Тот же
124	44	3,4	Бельгия	Тот же
181	47	3,8	Там же	Тот же
152	43	2,8	Воронежская обл.	Ремезов и др., 1959
156	42	3,4	Крым	Тот же
161	55	2,7	Там же	Тот же
184	53	2,8	Там же	Chandler, 1941
140	51	4,1	Мордовия	Ремезов и др, 1959
158	55	3,8	Центральная Россия	Тот же
172	41	2,3	п-ов Камчатка	Chandler, 1941
163	42	2,8	Япония	Тот же
161	48	2,8	побережье Тихого океана	Тот же
131	46	3,8	Там же	Тот же
125	44	2,8	Новая Зеландия	Тот же
182	49	1,5	Там же	Тот же
129	45	1,6	Московская область	Родин, Базилевич, 1965
292	18	1,5	Карелия	Ремезов, 1959
313	19	1,4	Там же	Тот же
249	18	1,3	Там же	Тот же
307	21	1,2	Кольский п-ов	Пьявченко, 1960
350	23	1,3	Онежско-Печорский район	Тот же
286	23	1,5	Там же	Тот же
264	20	1,5	Западная Сибирь	Ремезов, 1959
303	20	1,8	Там же	Тот же
309	22	1,8	долина р.Маккензи	Ovington a oth., 1957
490	27	4,5	Западная Сибирь	Тот же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
286	29	5,8	Англия	Ebermayer, 1876
139	30	8,3	Там же	Тот же
183	32	12,8	Бавария	Тот же
250	31	21,5	Кольский п-ов	Пашевников, 1957
320	25	13,3	Мордовский заповедник	Тот же
488	23	16,2	Белоруссия	Утенкова, 1962
334	25	8,2	Кольский п-ов	Ремезов, 1959
486	30	10,4	Архангельская обл.	Тот же
265	32	8,2	Вологодская обл.	Тот же
312	30	13,2	Великолукская обл.	Тот же
271	33	16,1	Там же	Тот же
482	34	8,5	Там же	Тот же
570	34	14,8	Там же	Тот же
274	32	9,8	Там же	Тот же
448	30	9,1	Германия	Ebermayer, 1876
327	33	8,5	Вологодская обл.	Паршевников, 1957
302	33	11,4	Бавария	Ehwards, 1960
298	35	9,3	Там же	Тот же
386	32		Орловская обл.	Пьявченко, 1960
302	32		п-ов Лабрадор	Ovington a.oth., 1959
52	1	52	о.Новая Земля	Родин, Базилевич, 1965
0	0	0	Там же	Те же
26	1	26	Там же	Те же
0	0	0	Там же	Те же
0	0	0	Там же	Те же
931	9	104	Там же	Те же
171	3	57	Там же	Те же
286	4	71,5	Там же	Те же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1017	12	84,7	Там же	Томмэ, 1948
172	3	57	Там же	Тот же
680	10	68	Полярный Урал	Сочава, 1933
992	11	90	Северная Якутия	Тот же
708	9	78,6	Тикси	Тот же
514	8	74,2	Архангельская обл.	Богдановская-Гиенэф, 1938
978	7	139	п-ов Канин	Тот же
962	10	96,2	Там же	Тот же
740	10	74	о.Колгуев	Вихирева-Василькова, 1964
973	9	108	Анадырская низменность	Тот же
785	8	98	п-ов Ямал	Тот же
712	8	88	Земля Франца-Иосифа	Александрова, 1958
986	8	123	Там же	Тот же
920	7	131	п-ов Аляска	Тот же
960	9	106	Там же	Тот же
970	9	107	Там же	Тот же
941	11	85,5	Там же	Тот же
952	12	79	Там же	Тот же
967	12	80	Там же	Тот же
956	13	70,5	там же	Тот же
643	4	167	п-ов Канин	Томмэ, 1948
971	8	121	Земля Франца-Иосифа	Александрова, 1958
996	24,3	40	Зап.-Сибирская низменность	Гаврилов, Карпов, 1962
998	25	39	Там же	Те же
1000	23,2	40	Там же	Те же
1045	26,1	40	Там же	Те же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>О.н., ц/га</i>	<i>ПОК</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1036	19,6	52	Там же	Родин, Базилевич, 1969
1316	20,5	64	Там же	Те же
1495	25,4	59	Там же	Те же
1028	23,2	48	Там же	Те же
1042	26,3	39	Там же	Те же
1223	24,0	58	Там же	Те же
1820	22,8	79	Там же	Те же
1796	21,7	78	Там же	Те же
1867	24,0	74	Там же	Гаврилов, Карпов, 1962
2350	23,5	100	Там же	Те же
2410	24,9	98	Там же	Те же
2554	26,2	98	Там же	Те же
2115	20,8	100	Там же	Те же
2402	19,6	122	Там же	Те же
1008	24,2	40	Там же	Те же
1028	22,0	46,4	Там же	Те же
965	21,5	45,9	Там же	Те же
995	24,1	41	Там же	Те же
1117	24,3	46	Там же	Родин, Базилевич, 1968
1925	25,2	77	Там же	Те же
819	21,5	35	Там же	Те же
1634	26,9	60,7	Там же	Те же
973	20,7	41	Там же	Те же
981	23,4	41	Там же	Те же
1017	28,9	38	Там же	Те же
1592	25,0	63,6	Там же	Те же

**Значения зоомассы беспозвоночных животных (ц/га)  
для пунктов с известными запасами напочвенной подстилки  
(з.н.п., ц/га) [141]**

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Зоомасса беспозвоночных животных, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>
0,3	2,2	Устюрт
0,2	2,2	Сирийская пустыня
0,5	2,2	древняя дельта Аму-Дарьи
0,4	2,2	предгорья Копет-Дага
5,0	2,2	подгорная равнина Копет-Дага
0,2	2,2	Западная Туркмения
12	2,2	древняя дельта Аму-Дарьи
44	2,2	Там же
58	2,2	Там же
0,5	2,2	юго-западная Туркмения
5,6	2,2	Сирийская пустыня
0,6	2,2	Там же
4,2	2,2	предгорья Копет-Дага
1,2	2,2	Там же
10,0	2,2	древняя дельта Аму-Дарьи
16,0	2,2	дельта Аму-Дарьи
8,0	2,2	Туркмения
24,0	2,2	дельта Аму-Дарьи
1,0	2,2	Туркмения
4,7	2,2	США
4,0	2,2	Там же
4,0	2,2	Южная Америка
2,0	2,2	Сирия
0,7	2,2	Аравийский полуостров

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Зоомасса беспозвоночных животных,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>
40	2,2	Средняя Азия
0,8	2,2	Индостан
0,5	2,2	Средняя Азия
1,0	2,2	Юго-западная Туркмения
35	2,2	Средняя Азия
60	2,2	Там же
120	14,4	Русская равнина
62	14,4	Западная Сибирь
96	14,4	Там же
95	14,4	Там же
133	14,4	США
137	14,4	Там же
132	14,4	Русская равнина
133	14,4	Алтай
115	14,4	Среднерусская возвышенность
143	14,4	Алтайский край
108	14,4	Барабинская лесостепь
103	14,4	Уфимское плато
100	14,4	Ставропольская возвышенность
140	14,4	Маньчжурия
140	14,4	Там же
153	14,4	Там же
142	14,4	США
110	14,4	Там же
121	14,4	Среднерусская возвышенность
112	14,4	Приуралье
211	14,4	США
132	14,4	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Зоомасса беспозвоночных животных,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>
110	14,4	Там же
109	14,4	Там же
94	14,4	Центральная Маньчжурия
79	14,4	Красноярский край
133	14,4	Средняя Сибирь
102	14,4	Там же
122	14,4	Зауралье
142	14,4	Южный Урал
135	9,0	Воронежская обл.
128	9,0	Там же
118	9,0	шт.Нью-Йорк
125	9,0	Там же
149	9,0	побережье Тихого океана
186	9,0	Бавария
147	9,0	Азербайджан
165	9,0	Там же
182	9,0	Там же
122	9,0	Новая Зеландия
146	9,0	Центральная Европа
120	9,0	Валенсия
172	9,0	Бельгия
153	9,0	Германия
176	9,0	Загреб
124	9,0	Бельгия
181	9,0	Там же
152	9,0	Воронежская обл.
156	9,0	Крым
161	9,0	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Зоомасса беспозвоночных животных,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>
184	9,0	Там же
140	9,0	Мордовия
158	9,0	Центральная Россия
172	9,0	п-ов Камчатка
163	9,0	Япония
161	9,0	побережье Тихого океана
131	9,0	Там же
125	9,0	Там же
182	9,0	Новая Зеландия
129	9,0	Московская область
292	3,6	Карелия
313	3,6	Там же
249	3,6	Там же
307	3,6	Кольский п-ов
350	3,6	Онежско-Печорский район
286	3,6	Там же
264	3,6	Западная Сибирь
303	3,6	Там же
309	3,6	долина р.Маккензи
490	3,6	Западная Сибирь
286	3,6	Англия
139	3,6	Там же
183	3,6	Бавария
250	3,6	Кольский п-ов
320	3,6	Мордовский заповедник
488	3,6	Белоруссия
334	3,6	Кольский п-ов
486	3,6	Архангельская обл.

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Зоомасса беспозвоночных животных,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>
265	3,6	Вологодская обл.
312	3,6	Великолукская обл.
271	3,6	Там же
482	3,6	Там же
570	3,6	Там же
274	3,6	Там же
448	3,6	Германия
327	3,6	Вологодская обл.
302	3,6	Бавария
298	3,6	Там же
386	3,6	Орловская обл.
302	3,6	п-ов Лабрадор
52	0,1	о.Новая Земля
0	0,1	Там же
26	0,1	Там же
0	0,1	Там же
0	0,1	Там же
931	0,1	Там же
171	0,1	Там же
286	0,1	Там же
1017	0,1	Там же
172	0,1	Там же
680	0,1	Полярный Урал
992	0,1	Северная Якутия
708	0,1	Тикси
514	0,1	Архангельская обл.
978	0,1	п-ов Канин
962	0,1	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Зоомасса беспозвоночных животных,ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>
740	0,1	о.Колгуев
973	0,1	Анадырская низменность
785	0,1	п-ов Ямал
712	0,1	Земля Франца-Иосифа
986	0,1	Там же
920	0,1	п-ов Аляска
960	0,1	Там же
970	0,1	Там же
941	0,1	Там же
952	0,1	Там же
967	0,1	Там же
956	0,1	Там же
643	0,1	п-ов Канин
971	0,1	Земля Франца-Иосифа

**Численность микроорганизмов – редуцентов (тыс.на 1 га)****для пунктов с известными запасами подстилки****(з.н.п., ц/га) [118]**

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Численность микроорганизмов – редуцентов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
0,3	218500	Устюрт
0,2	218500	Сирийская пустыня
0,5	218500	древняя дельта Аму-Дарьи
0,4	218500	предгорья Копет-Дага
5,0	218500	подгорная равнина Копет-Дага
0,2	218500	Западная Туркмения
12	218500	древняя дельта Аму-Дарьи
44	218500	Там же
58	218500	Там же
0,5	218500	юго-западная Туркмения
5,6	218500	Сирийская пустыня
0,6	218500	Там же
4,2	218500	предгорья Копет-Дага
1,2	218500	Там же
10,0	218500	древняя дельта Аму-Дарьи
16,0	218500	дельта Аму-Дарьи
8,0	218500	Туркмения
24,0	218500	дельта Аму-Дарьи
1,0	218500	Туркмения
4,7	218500	США
4,0	218500	Там же
4,0	218500	Южная Америка
2,0	218500	Сирия
0,7	218500	Аравийский полуостров

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Численность микроорганизмов – редуцентов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
40	218500	Средняя Азия
0,8	218500	Индостан
0,5	218500	Средняя Азия
1,0	218500	юго-западная Туркмения
35	218500	Средняя Азия
60	218500	Там же
120	99460	Русская равнина
62	99460	Западная Сибирь
96	99460	Там же
95	99460	Там же
133	99460	США
137	99460	Там же
132	99460	Русская равнина
133	99460	Алтай
115	99460	Среднерусская возвышенность
143	99460	Алтайский край
108	99460	Барабинская лесостепь
103	99460	Уфимское плато
100	99460	Ставропольская возвышенность
140	99460	Маньчжурия
140	99460	Там же
153	99460	Там же
142	99460	США
110	99460	Там же
121	99460	Среднерусская возвышенность
112	99460	Приуралье
211	99460	США
132	99460	Там же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Численность микроорганизмов – редуцентов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
110	99460	Там же
109	99460	Там же
94	99460	Центральная Маньчжурия
79	99460	Красноярский край
133	99460	Средняя Сибирь
102	99460	Там же
122	99460	Зауралье
142	99460	Южный Урал
135	54450	Воронежская обл.
128	54450	Там же
118	54450	шт.Нью-Йорк
125	54450	Там же
149	54450	побережье Тихого океана
186	54450	Бавария
147	54450	Азербайджан
165	54450	Там же
182	54450	Там же
122	54450	Новая Зеландия
146	54450	Центральная Европа
120	54450	Валенсия
172	54450	Бельгия
153	54450	Германия
176	54450	Загреб
124	54450	Бельгия
181	54450	Там же
152	54450	Воронежская обл.
156	54450	Крым
161	54450	Там же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Численность микроорганизмов – редуцентов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
184	54450	Там же
140	54450	Мордовия
158	54450	Центральная Россия
172	54450	п-ов Камчатка
163	54450	Япония
161	54450	побережье Тихого океана
131	54450	Там же
125	54450	Там же
182	54450	Новая Зеландия
129	54450	Московская область
292	32480	Карелия
313	32480	Там же
249	32480	Там же
307	32480	Кольский п-ов
350	32480	Онежско-Печорский район
286	32480	Там же
264	32480	Западная Сибирь
303	32480	Там же
309	32480	долина р.Маккензи
490	32480	Западная Сибирь
286	32480	Англия
139	32480	Там же
183	32480	Бавария
250	32480	Кольский п-ов
320	32480	Мордовский заповедник
488	32480	Белоруссия
334	32480	Кольский п-ов
486	32480	Архангельская обл.

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Численность микроорганизмов – редуцентов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
265	32480	Вологодская обл.
312	32480	Великолукская обл.
271	32480	Там же
482	32480	Там же
570	32480	Там же
274	32480	Там же
448	32480	Германия
327	32480	Вологодская обл.
302	32480	Бавария
298	32480	Там же
386	32480	Орловская обл.
302	32480	п-ов Лабрадор
52	42800	о.Новая Земля
0	42800	Там же
26	42800	Там же
0	42800	Там же
0	42800	Там же
931	42800	Там же
171	42800	Там же
286	42800	Там же
1017	42800	Там же
172	42800	Там же
680	42800	Полярный Урал
992	42800	Северная Якутия
708	42800	Тикси
514	42800	Архангельская обл.
978	42800	п-ов Канин
962	42800	Там же

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Численность микроорганизмов – редуцентов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
740	42800	о.Колгуев
973	42800	Анадырская низменность
785	42800	п-ов Ямал
712	42800	Земля Франца-Иосифа
986	42800	Там же
920	42800	п-ов Аляска
960	42800	Там же
970	42800	Там же
941	42800	Там же
952	42800	Там же
967	42800	Там же
956	42800	Там же
643	42800	п-ов Канин
971	42800	Земля Франца-Иосифа

**Численность бацилл (тыс. на 1 га) для пунктов с известными  
запасами подстилки (з.н.п., ц/га) [118]**

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Численность бацилл в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
0,3	38700	Устюрт
0,2	38700	Сирийская пустыня
0,5	38700	древняя дельта Аму-Дарьи
0,4	38700	предгорья Копет-Дага
5,0	38700	подгорная равнина Копет-Дага
0,2	38700	Западная Туркмения
12	38700	древняя дельта Аму-Дарьи
44	38700	Там же
58	38700	Там же
0,5	38700	юго-западная Туркмения
5,6	38700	Сирийская пустыня
0,6	38700	Там же
4,2	38700	предгорья Копет-Дага
1,2	38700	Там же
10,0	38700	древняя дельта Аму-Дарьи
16,0	38700	дельта Аму-Дарьи
8,0	38700	Туркмения
24,0	38700	дельта Аму-Дарьи
1,0	38700	Туркмения
4,7	38700	США
4,0	38700	Там же
4,0	38700	Южная Америка
2,0	38700	Сирия
0,7	38700	Аравийский полуостров
40	38700	Средняя Азия

<i>З.п., ц/га</i>	<i>Численность бацилл в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
0,8	38700	Индостан
0,5	38700	Средняя Азия
1,0	38700	юго-западная Туркмения
35	38700	Средняя Азия
60	38700	Средняя Азия
120	20700	Русская равнина
62	20700	Западная Сибирь
96	20700	Там же
95	20700	Там же
133	20700	США
137	20700	Там же
132	20700	Русская равнина
133	20700	Алтай
115	20700	Среднерусская возвышенность
143	20700	Алтайский край
108	20700	Барабинская лесостепь
103	20700	Уфимское плато
100	20700	Ставропольская возвышенность
140	20700	Маньчжурия
140	20700	Там же
153	20700	Там же
142	20700	США
110	20700	Там же
121	20700	Среднерусская возвышенность
112	20700	Приуралье
211	20700	США
132	20700	Там же
110	20700	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Численность бацилл в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
109	20700	Там же
94	20700	Центральная Маньчжурия
79	20700	Красноярский край
133	20700	Средняя Сибирь
102	20700	Там же
122	20700	Зауралье
142	20700	Южный Урал
135	11250	Воронежская обл.
128	11250	Там же
118	11250	шт.Нью - Йорк
125	11250	Там же
149	11250	побережье Тихого океана
186	11250	Бавария
147	11250	Азербайджан
165	11250	Там же
182	11250	Там же
122	11250	Новая Зеландия
146	11250	Центральная Европа
120	11250	Валенсия
172	11250	Бельгия
153	11250	Германия
176	11250	Загреб
124	11250	Бельгия
181	11250	Там же
152	11250	Воронежская обл.
156	11250	Крым
161	11250	Там же
184	11250	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Численность бацилл в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
140	11250	Мордовия
158	11250	Центральная Россия
172	11250	п-ов Камчатка
163	11250	Япония
161	11250	побережье Тихого океана
131	11250	Там же
125	11250	Там же
182	11250	Новая Зеландия
129	11250	Московская область
292	3960	Карелия
313	3960	Там же
249	3960	Там же
307	3960	Кольский п-ов
350	3960	Онежско-Печорский район
286	3960	Там же
264	3960	Западная Сибирь
303	3960	Там же
309	3960	долина р.Маккензи
490	3960	Западная Сибирь
286	3960	Англия
139	3960	Там же
183	3960	Бавария
250	3960	Кольский п-ов
320	3960	Мордовский заповедник
488	3960	Белоруссия
334	3960	Кольский п-ов
486	3960	Архангельская обл.
265	3960	Вологодская обл.

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Численность бацилл в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
312	3960	Великолукская обл.
271	3960	Там же
482	3960	Там же
570	3960	Там же
274	3960	Там же
448	3960	Германия
327	3960	Вологодская обл.
302	3960	Бавария
298	3960	Там же
386	3960	Орловская обл.
302	3960	п-ов Лабрадор
52	260	о.Новая Земля
0	260	Там же
26	260	Там же
0	260	Там же
0	260	Там же
931	260	Там же
171	260	Там же
286	260	Там же
1017	260	Там же
172	260	Там же
680	260	Полярный Урал
992	260	Северная Якутия
708	260	Тикси
514	260	Архангельская обл.
978	260	п-ов Канин
962	260	Там же
740	260	о.Колгуев

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Численность бацилл в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
973	260	Анадырская низменность
785	260	п-ов Ямал
712	260	Земля Франца-Иосифа
986	260	Там же
920	260	п-ов Аляска
960	260	Там же
970	260	Там же
941	260	Там же
952	260	Там же
967	260	Там же
956	260	Там же
643	260	п-ов Канин
971	260	Земля Франца-Иосифа

**Численность актиномицетов (в тыс. на 1 га) для пунктов  
с известными запасами подстилки  
(з.н.п., ц/га) [118]**

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>Численность актиномицетов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
0,3	77500	Устюрт
0,2	77500	Сирийская пустыня
0,5	77500	древняя дельта Аму-Дарьи
0,4	77500	предгорья Копет-Дага
5,0	77500	подгорная равнина Копет-Дага
0,2	77500	Западная Туркмения
12	77500	древняя дельта Аму-Дарьи
44	77500	Там же
58	77500	Там же
0,5	77500	юго-западная Туркмения
5,6	77500	Сирийская пустыня
0,6	77500	Там же
4,2	77500	предгорья Копет-Дага
1,2	77500	Там же
10,0	77500	древняя дельта Аму-Дарьи
16,0	77500	дельта Аму-Дарьи
8,0	77500	Туркмения
24,0	77500	дельта Аму-Дарьи
1,0	77500	Туркмения
4,7	77500	США
4,0	77500	Там же
4,0	77500	Южная Америка
2,0	77500	Сирия
0,7	77500	Аравийский полуостров

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Численность актиномицетов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
40	77500	Средняя Азия
0,8	77500	Индостан
0,5	77500	Средняя Азия
1,0	77500	юго-западная Туркмения
35	77500	Средняя Азия
60	77500	Там же
120	36000	Русская равнина
62	36000	Западная Сибирь
96	36000	Там же
95	36000	Там же
133	36000	США
137	36000	Там же
132	36000	Русская равнина
133	36000	Алтай
115	36000	Среднерусская возвышенность
161	19500	побережье Тихого океана
131	19500	Там же
125	19500	Там же
182	19500	Новая Зеландия
129	19500	Московская область
292	2700	Карелия
313	2700	Там же
249	2700	Там же
307	2700	Кольский п-ов
350	2700	Онежско-Печорский район
286	2700	Там же
264	2700	Западная Сибирь
303	2700	Там же

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Численность актиномицетов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
309	2700	долина р.Маккензи
490	2700	Западная Сибирь
286	2700	Англия
139	2700	Там же
183	2700	Бавария
250	2700	Кольский п-ов
320	2700	Мордовский заповедник
488	2700	Белоруссия
334	2700	Кольский п-ов
486	2700	Архангельская обл.
265	2700	Вологодская обл.
312	2700	Великолукская обл.
271	2700	Там же
482	2700	Там же
570	2700	Там же
274	2700	Там же
448	2700	Германия
327	2700	Вологодская обл.
302	2700	Бавария
298	2700	Там же
386	2700	Орловская обл.
302	2700	п-ов Лабрадор
52	600	о.Новая Земля
0	600	Там же
26	600	Там же
0	600	Там же
0	600	Там же
931	600	Там же

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Численность актиномицетов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
171	600	Там же
286	600	Там же
1017	600	Там же
172	600	Там же
680	600	Полярный Урал
143	36000	Алтайский край
108	36000	Барабинская лесостепь
103	36000	Уфимское плато
100	36000	Ставропольская возвышенность
140	36000	Маньчжурия
140	36000	Там же
153	36000	Там же
142	36000	США
110	36000	Там же
121	36000	Среднерусская возвышенность
112	36000	Приуралье
211	36000	США
132	36000	Там же
110	36000	Там же
109	36000	Там же
94	36000	Центральная Маньчжурия
79	36000	Красноярский край
133	36000	Средняя Сибирь
102	36000	Там же
122	36000	Зауралье
142	36000	Южный Урал
135	19500	Воронежская обл.
128	19500	Там же

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Численность актиномицетов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
118	19500	шт. Нью-Йорк
125	19500	Там же
149	19500	побережье Тихого океана
186	19500	Бавария
147	19500	Азербайджан
165	19500	Там же
182	19500	Там же
122	19500	Новая Зеландия
146	19500	Центральная Европа
120	19500	Валенсия
172	19500	Бельгия
153	19500	Германия
176	19500	Загреб
124	19500	Бельгия
181	19500	Там же
152	19500	Воронежская обл.
156	19500	Крым
161	19500	Там же
184	19500	Там же
140	19500	Мордовия
158	19500	Центральная Россия
172	19500	п-ов Камчатка
163	19500	Япония
992	600	Северная Якутия
708	600	Тикси
514	600	Архангельская обл.
978	600	п-ов Канин
962	600	Там же

<i>З.н.п.,ц/га</i>	<i>Численность актиномицетов в тыс. на 1 га</i>	<i>Местонахождение</i>
740	600	о.Колгуев
973	600	Анадырская низменность
785	600	п-ов Ямал
712	600	Земля Франца-Иосифа
986	600	Там же
920	600	п-ов Аляска
960	600	Там же
970	600	Там же
941	600	Там же
952	600	Там же
967	960	Там же
956	960	Там же
643	960	п-ов Канин
971	960	Земля Франца-Иосифа

**Значения сумм активных температур выше 10 °С ( $S_{t>10\text{ °С}}$ , С)**

**для пунктов с известными запасами подстилки**

**(з.п., ц/га)**

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
7	2050	Западная Сибирь
17	2880	Центральный Казахстан
16	2900	США
15	3700	Казахстан
14	5800	США
17	1900	Западная Сибирь
8	1200	Алтайский край
19	2900	Казахстан
13	2500	Русская равнина
13	1600	Западная Сибирь
17	1400	Алтайский край
15	2200	Там же
13	2200	Там же
16	2100	Там же
10	2700	Там же
12	3200	Причерноморская низменность
13	2500	Казахстан
13	2500	Там же
14	1700	Западная Сибирь
13	10100	Гана
16	8600	Таиланд
16	9200	Бразильское плоскогорье
18	9900	Индостан
11	9700	ЮАР

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
24	10050	Юго-Восточная Азия
13	8100	Австралия
33	9500	Индостан
30	9100	Австралия
16	9400	долина Нигера, Белого Нила и озера Чад
13	9200	Сенегал
11	9700	Эфиопское нагорье
18	10050	Юго-Восточная Азия
26	9100	Коста-Рика
12	10050	Панама
17	8900	Центральная Африка
18	9900	Гватемала
10	8900	Австралия
11	10030	Судан
12	9500	подгорная равнина Гималаев
17	9300	Австралия
13	9900	Судан
14	8500	подгорная равнина Гималаев
12	9400	Австралия
9	9100	Юго-Восточная Азия
21	10020	долина Нигера
16	8700	Австралия
13	9700	Индостан
15	9500	Там же
29	9600	Гана
10	9600	Там же
34	9700	Там же
10	10000	Конго

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
14	10100	Там же
12	10100	Там же
14	8700	Там же
18	8700	Китай
19	9700	Бразилия
27	9700	Таиланд
26	9900	Там же
29	10100	Бирма
23	10100	Там же
22	10100	Там же
23	9200	Пуэрто-Рико
29	9900	Юго-Восточная Азия
10	9600	Суматра
12	9900	Тот же
12	9900	Шри-Ланка
10	8300	Панама
22	9600	Куба
25	9600	Антильские острова
26	9800	Амазонская низменность
11	9200	Там же
26	9850	Гвианское плоскогорье
11	9900	Колумбия
22	9250	Индия
21	9900	Новая Гвинея
11	10050	острова Меланезии
17	9500	Соломоновы острова
22	120	о.Корнуолис
38	260	Швеция

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
43	300	Норвегия
42	320	Пойнт Бероу, Аляска
19	350	Там же
20	350	Там же
15	390	Там же
13	320	Там же
17	320	Там же
59	320	Там же
43	350	Там же
17	360	п-ов Лабрадор
36	300	США
44	310	Там же
46	390	Там же
35	290	США, Вайоминг
49	320	Там же
59	350	США
55	370	Там же
38	220	о-ов Б.Ляховский
53	340	горы Медисин-Боу, США
52	340	Там же
10	380	гора Вашингтон
37	380	Там же
9	400	Там же
29	400	Там же
23	400	Там же
26	400	Там же
14	50	о-в Б.Ляховский
29	50	Там же

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
54	5400	о-в Кюсю
69	5400	Там же
90	5400	Там же
133	4100	о-в Сикоку
112	4200	Там же
57	3800	п-ов Корея
124	5800	о-в Сикоку
71	5800	о-в Кюсю
90	6200	Восточный Китай
59	7500	дельта Чжуцзяна
98	7500	Там же
83	7100	долина Чэнду
132	4000	юго-восточный Китай
153	4000	Там же
142	6800	п-ов Корея
102	6900	Там же
83	5600	Юго-Восточная Азия
115	5600	Там же
137	5600	Там же
63	8000	Флорида
128	7100	г.Аппалачи
139	7300	пойма Миссисипи
75	6900	внутренняя часть Береговых равнин
149	8100	равнина Пидмонт
121	6900	южные склоны Аппалачей
130	6200	Парагвай
76	6500	Там же
118	6900	долина р.Параны

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
62	6800	Там же
120	2500	Русская равнина
62	2200	Западная Сибирь
96	2000	Там же
95	2000	Там же
133	4000	США
137	4300	Там же
132	2100	Русская равнина
133	2300	Алтай
115	3050	Среднерусская возвышенность
143	2600	Алтайский край
108	2200	Барабинская лесостепь
103	2300	Уфимское плато
100	3700	Ставропольская возвышенность
140	2800	Маньчжурия
140	3000	Там же
153	3100	Там же
142	3600	США
110	3700	Там же
121	2200	Среднерусская возвышенность
112	3500	Приуралье
211	3400	США
132	3400	Там же
110	3200	Там же
109	3200	Там же
94	1900	Центральная Маньчжурия
79	1600	Красноярский край
133	2050	Средняя Сибирь

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
102	2200	Там же
122	2020	Зауралье
142	2300	Южный Урал
135	4050	Воронежская обл.
128	4800	Там же
118	2500	шт.Нью-Йорк
125	2600	Там же
149	3800	побережье Тихого океана
186	2800	Бавария
147	3800	Азербайджан
165	3800	Там же
182	3800	Там же
122	2200	Новая Зеландия
146	3200	Центральная Европа
120	4000	Валенсия
172	2400	Бельгия
153	2200	Германия
176	2400	Загреб
124	2600	Бельгия
181	2200	Там же
152	2800	Воронежская обл.
156	3700	Крым
161	3700	Там же
184	3500	Там же
140	2900	Мордовия
158	2500	Центральная Россия
172	3500	п-ов Камчатка
163	2800	Япония

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
161	4100	побережье Тихого океана
131	3100	Там же
125	3900	Новая Зеландия
182	2050	Там же
129	2050	Московская область
292	950	Карелия
313	1000	Там же
249	1000	Там же
307	600	Кольский п-ов
350	940	Онежско-Печорский район
286	940	Там же
264	1200	Западная Сибирь
303	1080	Там же
309	1800	долина р.Маккензи
490	1800	Западная Сибирь
286	2050	Англия
139	2000	Там же
183	2300	Бавария
250	900	Кольский п-ов
320	1600	Мордовский заповедник
488	2500	Белоруссия
334	880	Кольский п-ов
486	1200	Архангельская обл.
265	1300	Вологодская обл.
312	1600	Великолукская обл.
271	1500	Там же
482	1600	Там же
570	1500	Там же

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
274	1600	Там же
448	2100	Германия
327	1700	Вологодская обл.
302	2200	Бавария
298	2200	Там же
386	2300	Орловская обл.
302	800	п-ов Лабрадор
52	50	о.Новая Земля
0	50	Там же
26	50	Там же
0	50	Там же
0	50	Там же
931	50	Там же
171	50	Там же
286	50	Там же
1017	50	Там же
172	50	Там же
680	200	Полярный Урал
992	950	Северная Якутия
708	400	Тикси
514	800	Архангельская обл.
978	150	п-ов Канин
962	150	Там же
740	150	о.Колгуев
973	150	Анадырская низменность
785	150	п-ов Ямал
712	70	Земля Франца-Иосифа
986	70	Там же

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
920	650	п-ов Аляска
960	650	Там же
970	320	Там же
941	670	Там же
952	670	Там же
967	670	Там же
956	850	там же
643	180	п-ов Канин
971	50	Земля Франца-Иосифа
996	1000	Западно-Сибирская низменность
998	1200	Там же
1000	1200	Там же
1045	1200	Там же
1036	600	Там же
1316	800	Там же
1495	900	Там же
1028	900	Там же
1042	900	Там же
1223	900	Там же
1820	950	Там же
1796	950	Там же
1867	950	Там же
2350	950	Там же
2410	950	Там же
2554	950	Там же
2115	800	Там же
2402	800	Там же
1008	1100	Там же

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
1028	1000	Там же
965	1200	Там же
995	1200	Там же
1117	1000	Там же
1925	1000	Там же
819	1100	Там же
1634	1100	Там же
973	950	Там же
981	950	Там же
1017	950	Там же
1592	1200	Там же
1028	1000	Там же
965	1200	Там же
995	1200	Там же
1117	1000	Там же
1925	1000	Там же
819	1100	Там же
1634	1100	Там же
973	950	Там же
981	950	Там же
1017	950	Там же
1592	1200	Там же

## Значения рН подстилки и верхних горизонтов почв (рН)

для пунктов с известными запасами подстилки

(з.п., ц/га) [140]

<i>З.п., ц/га</i>	<i>рН подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
0,3	7,5-8,5	Устюрт
0,2	7,5-8,5	Сирийская пустыня
0,5	7,5-8,5	древняя дельта Аму-Дарьи
0,4	7,5-8,5	предгорья Копет-Дага
5,0	7,5-8,5	подгорная равнина Копет-Дага
0,2	7,5-8,5	Западная Туркмения
12	7,5-8,5	древняя дельта Аму-Дарьи
44	7,5-8,5	Там же
58	7,5-8,5	Там же
0,5	7,5-8,5	юго-западная Туркмения
5,6	7,5-8,5	Сирийская пустыня
0,6	7,5-8,5	Там же
4,2	7,5-8,5	предгорья Копет-Дага
1,2	7,5-8,5	Там же
10,0	7,5-8,5	древняя дельта Аму-Дарьи
16,0	7,5-8,5	дельта Аму-Дарьи
8,0	7,5-8,5	Туркмения
24,0	7,5-8,5	дельта Аму-Дарьи
1,0	7,5-8,5	Туркмения
4,7	7,5-8,5	США
4,0	7,5-8,5	США
4,0	7,5-8,5	Южная Америка
2,0	7,5-8,5	Сирия
0,7	7,5-8,5	Аравийский полуостров

<i>З.п., ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
40	7,5-8,5	Средняя Азия
0,8	7,5-8,5	Индостан
0,5	7,5-8,5	Средняя Азия
1,0	7,5-8,5	юго-западная Туркмения
35	7,5-8,5	Средняя Азия
60	7,5-8,5	Средняя Азия
9	7,0-8,0	Русская равнина
8	7,0-8,0	Казахстан
6	7,0-8,0	Западная Сибирь
10	7,0-8,0	Алтайский край
11	7,0-8,0	США
10	7,0-8,0	Там же
9	7,0-8,0	Алтайский край
14	7,0-8,0	Там же
15	7,0-8,0	США
16	7,0-8,0	Там же
13	7,0-8,0	Там же
7	7,0-8,0	Западная Сибирь
17	7,0-8,0	Центральный Казахстан
16	7,0-8,0	США
15	7,0-8,0	Казахстан
14	7,0-8,0	США
17	7,0-8,0	Западная Сибирь
8	7,0-8,0	Алтайский край
19	7,0-8,0	Казахстан
13	7,0-8,0	Русская равнина
13	7,0-8,0	Западная Сибирь
17	7,0-8,0	Алтайский край

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
15	7,0-8,0	Там же
13	7,0-8,0	Там же
16	7,0-8,0	Там же
10	7,0-8,0	Там же
12	7,0-8,0	Причерноморская низменность
13	7,0-8,0	Казахстан
13	7,0-8,0	Там же
14	7,0-8,0	Западная Сибирь
13	5,5-6,0	Гана
16	5,5-6,0	Таиланд
16	5,5-6,0	Бразильское плоскогорье
18	5,5-6,0	Индостан
11	5,5-6,0	ЮАР
24	5,5-6,0	Юго-Восточная Азия
13	5,5-6,0	Австралия
33	5,5-6,0	Индостан
30	5,5-6,0	Австралия
16	5,5-6,0	долина Нигера,Белого Нила и озера Чад
13	5,5-6,0	Сенегал
11	5,5-6,0	Эфиопское нагорье
18	5,5-6,0	Юго-Восточная Азия
26	5,5-6,0	Коста-Рика
12	5,5-6,0	Панама
17	5,5-6,0	Центральная Африка
18	5,5-6,0	Гватемала
10	5,5-6,0	Австралия
11	5,5-6,0	Судан
12	5,5-6,0	подгорная равнина Гималаев

<i>З.п., ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
17	5,5-6,0	Австралия
13	5,5-6,0	Судан
14	5,5-6,0	подгорная равнина Гималаев
12	5,5-6,0	Австралия
9	5,5-6,0	Юго-Восточная Азия
21	5,5-6,0	долина Нигера
16	5,5-6,0	Австралия
13	5,5-6,0	Индостан
15	5,5-6,0	Там же
29	4,5-5,5	Гана
10	4,5-5,5	Там же
34	4,5-5,5	Там же
10	4,5-5,5	Конго
14	4,5-5,5	Там же
12	4,5-5,5	Там же
14	4,5-5,5	Там же
18	4,5-5,5	Китай
19	4,5-5,5	Бразилия
27	4,5-5,5	Таиланд
26	4,5-5,5	Там же
29	4,5-5,5	Бирма
23	4,5-5,5	Там же
22	4,5-5,5	Там же
23	4,5-5,5	Пуэрто-Рико
29	4,5-5,5	Юго-Восточная Азия
10	4,5-5,5	Суматра
12	4,5-5,5	Тот же
12	4,5-5,5	Шри-Ланка

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
10	4,5-5,5	Панама
22	4,5-5,5	Куба
25	4,5-5,5	Антильские острова
26	4,5-5,5	Амазонская низменность
11	4,5-5,5	Там же
26	4,5-5,5	Гвианское плоскогорье
11	4,5-5,5	Колумбия
22	4,5-5,5	Индия
21	4,5-5,5	Новая Гвинея
11	4,5-5,5	острова Меланезии
17	4,5-5,5	Соломоновы острова
22	6,0-7,5	о.Корнуолис
38	6,0-7,5	Швеция
43	6,0-7,5	Норвегия
42	6,0-7,5	Пойнт Бероу, Аляска
19	6,0-7,5	Там же
20	6,0-7,5	Там же
15	6,0-7,5	Там же
13	6,0-7,5	Там же
17	6,0-7,5	Там же
59	6,0-7,5	Там же
43	6,0-7,5	Там же
17	6,0-7,5	п-ов Лабрадор
36	6,0-7,5	США
44	6,0-7,5	Там же
46	6,0-7,5	Там же
35	6,0-7,5	США, Вайоминг
49	6,0-7,5	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
59	6,0-7,5	США
55	6,0-7,5	Там же
38	6,0-7,5	о-ов Б. Ляховский
53	6,0-7,5	горы Медисин-Боу, США
52	6,0-7,5	Там же
10	6,0-7,5	гора Вашингтон
37	6,0-7,5	Там же
9	6,0-7,5	Там же
29	6,0-7,5	Там же
23	6,0-7,5	Там же
26	6,0-7,5	Там же
14	6,0-7,5	о-в Б.Ляховский
29	6,0-7,5	Там же
54	4,0-4,5	о-в Кюсю
69	4,0-4,5	Там же
90	4,0-4,5	Там же
133	4,0-4,5	о-в Сикоку
112	4,0-4,5	Там же
57	4,0-4,5	п-ов Корея
124	4,0-4,5	о-в Сикоку
71	4,0-4,5	о-в Кюсю
90	4,0-4,5	Восточный Китай
59	4,0-4,5	дельта Чжуцзяна
98	4,0-4,5	Там же
83	4,0-4,5	долина Чэнду
132	4,0-4,5	юго-восточный Китай
153	4,0-4,5	Там же
142	4,5-4,5	п-ов Корея

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
102	4,0-4,5	Там же
83	4,0-4,5	Юго-Восточная Азия
115	4,0-4,5	Там же
137	4,0-4,5	Там же
63	4,0-4,5	Флорида
128	4,0-4,5	г.Аппалачи
139	4,0-4,5	пойма Миссисипи
75	4,0-4,5	внутренняя часть Береговых равнин
149	4,0-4,5	равнина Пидмонт
121	4,0-4,5	южные склоны Аппалачей
130	4,0-4,5	Парагвай
76	4,0-4,5	Там же
118	4,0-4,5	долина р.Параны
62	4,0-4,5	Там же
120	6,0-7,0	Русская равнина
62	6,0-7,0	Западная Сибирь
96	6,0-7,0	Там же
95	6,0-7,0	Там же
133	6,0-7,0	США
137	6,0-7,0	Там же
132	6,0-7,0	Русская равнина
133	6,0-7,0	Алтай
115	6,0-7,0	Среднерусская возвышенность
143	6,0-7,0	Алтайский край
108	6,0-7,0	Барабинская лесостепь
103	6,0-7,0	Уфимское плато
100	6,0-7,0	Ставропольская возвышенность
140	6,0-7,0	Маньчжурия

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
140	6,0-7,0	Там же
153	6,0-7,0	Там же
142	6,0-7,0	США
110	6,0-7,0	Там же
121	6,0-7,0	Среднерусская возвышенность
112	6,0-7,0	Приуралье
211	6,0-7,0	США
132	6,0-7,0	Там же
110	6,0-7,0	Там же
109	6,0-7,0	Там же
94	6,0-7,0	Центральная Маньчжурия
79	6,0-7,0	Красноярский край
133	6,0-7,0	Средняя Сибирь
102	6,0-7,0	Там же
122	6,0-7,0	Зауралье
142	6,0-7,0	Южный Урал
135	5,0-6,0	Воронежская обл.
128	5,0-6,0	Там же
118	5,0-6,0	шт.Нью-Йорк
125	5,0-6,0	Там же
149	5,0-6,0	побережье Тихого океана
186	5,0-6,0	Бавария
147	5,0-6,0	Азербайджан
165	5,0-6,0	Там же
182	5,0-6,0	Там же
122	5,0-6,0	Новая Зеландия
146	5,0-6,0	Центральная Европа
120	5,0-6,0	Валенсия

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
172	5,0-6,0	Бельгия
153	5,0-6,0	Германия
176	5,0-6,0	Загреб
124	5,0-6,0	Бельгия
181	5,0-6,0	Там же
152	5,0-6,0	Воронежская обл.
156	5,0-6,0	Крым
161	5,0-6,0	Там же
184	5,0-6,0	Там же
140	5,0-6,0	Мордовия
158	5,0-6,0	Центральная Россия
172	5,0-6,0	п-ов Камчатка
163	5,0-6,0	Япония
161	5,0-6,0	побережье Тихого океана
131	5,0-6,0	Там же
125	5,0-6,0	Новая Зеландия
182	5,0-6,0	Там же
129	5,0-6,0	Московская область
292	3,0-5,5	Карелия
313	3,0-5,5	Там же
249	3,0-5,5	Там же
307	3,0-5,5	Кольский п-ов
350	3,0-5,5	Онежско-Печорский район
286	3,0-5,5	Там же
264	3,0-5,5	Западная Сибирь
303	3,0-5,5	Там же
309	3,0-5,5	долина р.Маккензи
490	3,0-5,5	Западная Сибирь

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
286	3,0-5,5	Англия
139	3,0-5,5	Там же
183	3,0-5,5	Бавария
250	3,0-5,5	Кольский п-ов
320	3,0-5,5	Мордовский заповедник
488	3,0-5,5	Белоруссия
334	3,0-5,5	Кольский п-ов
486	3,0-5,5	Архангельская обл.
265	3,0-5,5	Вологодская обл.
312	3,0-5,5	Великолукская обл.
271	3,0-5,5	Там же
482	3,0-5,5	Там же
570	3,0-5,5	Там же
274	3,0-5,5	Там же
448	3,0-5,5	Германия
327	3,0-5,5	Вологодская обл.
302	3,0-5,5	Бавария
298	3,0-5,5	Там же
386	3,0-5,5	Орловская обл.
302	3,0-5,5	п-ов Лабрадор
52	3,5-5,5	о.Новая Земля
0	3,5-5,5	Там же
26	3,5-5,5	Там же
0	3,5-5,5	Там же
0	3,5-5,5	Там же
931	3,5-5,5	Там же
171	3,5-5,5	Там же
286	3,5-5,5	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
1017	3,5-5,5	Там же
172	3,5-5,5	Там же
680	3,5-5,5	Полярный Урал
992	3,5-5,5	Северная Якутия
708	3,5-5,5	Тикси
514	3,5-5,5	Архангельская обл.
978	3,5-5,5	п-ов Канин
962	3,5-5,5	Там же
740	3,5-5,5	о.Колгуев
973	3,5-5,5	Анадырская низменность
785	3,5-5,5	п-ов Ямал
712	3,5-5,5	Земля Франца-Иосифа
986	3,5-5,5	Там же
920	3,5-5,5	п-ов Аляска
960	3,5-5,5	Там же
970	3,5-5,5	Там же
941	3,5-5,5	Там же
952	3,5-5,5	Там же
967	3,5-5,5	Там же
956	3,5-5,5	там же
643	3,5-5,5	п-ов Канин
971	3,5-5,5	Земля Франца-Иосифа
996	3,5-5,5	Западно-Сибирская низменность
998	3,5-5,5	Там же
1000	3,5-5,5	Там же
1045	3,5-5,5	Там же
1036	3,5-5,5	Там же
1316	3,5-5,5	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>pH подстилки или верхних горизонтов почв</i>	<i>Местонахождение</i>
1495	3,5-5,5	Там же
1028	3,5-5,5	Там же
1042	3,5-5,5	Там же
1223	3,5-5,5	Там же
1820	3,5-5,5	Там же
1796	3,5-5,5	Там же
1867	3,5-5,5	Там же
2350	3,5-5,5	Там же
2410	3,5-5,5	Там же
2554	3,5-5,5	Там же
2115	3,5-5,5	Там же
2402	3,5-5,5	Там же
1008	3,5-5,5	Там же
1028	3,5-5,5	Там же
965	3,5-5,5	Там же
995	3,5-5,5	Там же
1117	3,5-5,5	Там же
1925	3,5-5,5	Там же
819	3,5-5,5	Там же
1634	3,5-5,5	Там же
973	3,5-5,5	Там же
981	3,5-5,5	Там же
1017	3,5-5,5	Там же
1592	3,5-5,5	Там же

**Значения коэффициента атмосферного увлажнения ( $K_u$ ) для пунктов  
с известными запасами подстилки  
(з.н.п., ц/га)**

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i><math>K_u</math></i>	<i>Местонахождение</i>
0,3	0,2	Устюрт
0,2	0,2	Сирийская пустыня
0,5	0,1	древняя дельта Аму-Дарьи
0,4	0,1	предгорья Копет-Дага
5,0	0,1	подгорная равнина Копет-Дага
0,2	0,2	Западная Туркмения
12	0,2	древняя дельта Аму-Дарьи
44	0,2	Там же
58	0,1	Там же
0,5	0,2	юго-западная Туркмения
5,6	0,1	Сирийская пустыня
0,6	0,1	Там же
4,2	0,1	предгорья Копет-Дага
1,2	0,1	Там же
10,0	0,2	древняя дельта Аму-Дарьи
16,0	0,1	дельта Аму-Дарьи
8,0	0,1	Туркмения
24,0	0,2	дельта Аму-Дарьи
1,0	0,2	Туркмения
4,7	0,3	США
4,0	0,1	США
4,0	0,3	Южная Америка
2,0	0,1	Сирия
0,7	0,1	Аравийский полуостров

<i>З.п., ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
40	0,3	Средняя Азия
0,8	0,3	Индостан
0,5	0,3	Средняя Азия
1,0	0,3	юго-западная Туркмения
35	0,2	Средняя Азия
60	0,2	Средняя Азия
9	0,7	Русская равнина
8	0,6	Казахстан
6	0,3	Западная Сибирь
10	0,4	Алтайский край
11	0,6	США
10	0,3	Там же
9	0,4	Алтайский край
14	0,4	Там же
15	0,5	США
16	0,5	Там же
13	0,6	Там же
7	0,3	Западная Сибирь
17	0,5	Центральный Казахстан
16	0,3	США
15	0,4	Казахстан
14	0,6	США
17	0,5	Западная Сибирь
8	0,5	Алтайский край
19	0,5	Казахстан
13	0,5	Русская равнина
13	0,3	Западная Сибирь
17	0,4	Алтайский край

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
15	0,6	Там же
13	0,6	Там же
16	0,6	Там же
10	0,4	Там же
12	0,3	Причерноморская низменность
13	0,3	Казахстан
13	0,3	Там же
14	0,4	Западная Сибирь
13	0,3	Гана
16	0,3	Таиланд
16	0,2	Бразильское плоскогорье
18	0,5	Индостан
11	0,4	ЮАР
24	0,4	Юго-Восточная Азия
13	0,5	Австралия
33	0,7	Индостан
30	0,3	Австралия
16	0,5	долина Нигера, Белого Нила и озера Чад
13	0,3	Сенегал
11	0,3	Эфиопское нагорье
18	0,5	Юго-Восточная Азия
26	0,5	Коста-Рика
12	0,3	Панама
17	0,7	Центральная Африка
18	0,7	Гватемала
10	0,3	Австралия
11	0,5	Судан
12	0,5	подгорная равнина Гималаев

<i>З.п., ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
17	0,6	Австралия
13	0,6	Судан
14	0,6	подгорная равнина Гималаев
12	0,3	Австралия
9	0,3	Юго-Восточная Азия
21	0,3	долина Нигера
16	0,3	Австралия
13	0,3	Индостан
15	0,3	Там же
29	1,8	Гана
10	1,8	Там же
34	1,8	Там же
10	2,1	Конго
14	2,1	Там же
12	2,1	Там же
14	2,1	Там же
18	1,8	Китай
19	1,8	Бразилия
27	1,8	Таиланд
26	2,5	Там же
29	2,7	Бирма
23	2,7	Там же
22	3,0	Там же
23	2,9	Пуэрто-Рико
29	3,0	Юго-Восточная Азия
10	2,4	Суматра
12	3,1	Тот же
12	2,1	Шри-Ланка

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
10	2,3	Панама
22	3,4	Куба
25	2,7	Антильские острова
26	2,9	Амазонская низменность
11	3,1	Там же
26	2,9	Гвианское плоскогорье
11	3,1	Колумбия
22	3,4	Индия
21	3,5	Новая Гвинея
11	3,9	острова Меланезии
17	2,6	Соломоновы острова
22	2,2	о.Корнуолис
38	1,8	Швеция
43	2,1	Норвегия
42	1,9	Пойнт Бероу, Аляска
19	2,2	Там же
20	2,2	Там же
15	1,8	Там же
13	2,1	Там же
17	2,1	Там же
59	2,1	Там же
43	1,8	Там же
17	1,9	п-ов Лабрадор
36	2,2	США
44	2,3	Там же
46	2,2	Там же
35	2,3	США, Вайоминг
49	1,8	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
59	1,8	США
55	1,9	Там же
38	1,9	о-ов Б. Ляховский
53	2,0	горы Медисин-Боу, США
52	2,0	Там же
10	2,1	гора Вашингтон
37	2,1	Там же
9	1,8	Там же
29	1,8	Там же
23	1,8	Там же
26	1,8	Там же
14	2,2	о-в Б. Ляховский
29	2,2	Там же
54	1,5	О-в Кюсю
69	1,5	Там же
90	1,5	Там же
133	1,6	о-в Сикоку
112	1,6	Там же
57	1,7	п-ов Корея
124	1,7	о-в Сикоку
71	2,0	о-в Кюсю
90	1,5	Восточный Китай
59	1,6	дельта Чжуцзяна
98	1,6	Там же
83	1,2	долина Чэнду
132	1,5	юго-восточный Китай
153	1,7	Там же
142	1,5	п-ов Корея

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
102	1,6	Там же
83	1,6	Юго-Восточная Азия
115	1,6	Там же
137	1,8	Там же
63	1,8	Флорида
128	1,8	г.Аппалачи
139	1,6	пойма Миссисипи
75	1,5	внутренняя часть Береговых равнин
149	1,5	равнина Пидмонт
121	1,5	южные склоны Аппалачей
130	1,4	Парагвай
76	1,8	Там же
118	1,6	долина р.Параны
62	1,4	Там же
120	0,6	Русская равнина
62	0,8	Западная Сибирь
96	0,7	Там же
95	0,7	Там же
133	0,7	США
137	0,7	Там же
132	0,5	Русская равнина
133	0,8	Алтай
115	0,6	Среднерусская возвышенность
143	0,7	Алтайский край
108	0,6	Барабинская лесостепь
103	0,8	Уфимское плато
100	0,6	Ставропольская возвышенность
140	0,7	Маньчжурия

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
140	0,7	Там же
153	0,6	Там же
142	0,7	США
110	0,7	Там же
121	0,7	Среднерусская возвышенность
112	0,5	Приуралье
211	0,8	США
132	0,7	Там же
110	0,7	Там же
109	0,7	Там же
94	0,6	Центральная Маньчжурия
79	0,8	Красноярский край
133	0,7	Средняя Сибирь
102	0,7	Там же
122	0,6	Зауралье
142	0,8	Южный Урал
135	0,8	Воронежская обл.
128	1,1	Там же
118	1,0	шт.Нью-Йорк
125	1,0	Там же
149	1,1	побережье Тихого океана
186	1,1	Бавария
147	1,0	Азербайджан
165	1,0	Там же
182	1,0	Там же
122	1,1	Новая Зеландия
146	1,1	Центральная Европа
120	1,0	Валенсия

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
172	1,2	Бельгия
153	1,0	Германия
176	1,0	Загреб
124	1,2	Бельгия
181	1,2	Там же
152	1,1	Воронежская обл.
156	1,1	Крым
161	1,1	Там же
184	1,0	Там же
140	1,0	Мордовия
158	1,1	Центральная Россия
172	1,1	п-ов Камчатка
163	1,0	Япония
161	1,1	побережье Тихого океана
131	1,1	Там же
125	1,1	Новая Зеландия
182	1,0	Там же
129	1,0	Московская область
292	1,2	Карелия
313	1,8	Там же
249	1,4	Там же
307	1,3	Кольский п-ов
350	1,3	Онежско-Печорский район
286	1,4	Там же
264	1,5	Западная Сибирь
303	1,7	Там же
309	1,6	долина р.Маккензи
490	1,8	Западная Сибирь

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
286	1,3	Англия
139	1,3	Там же
183	1,3	Бавария
250	1,3	Кольский п-ов
320	1,2	Мордовский заповедник
488	1,4	Белоруссия
334	1,3	Кольский п-ов
486	1,3	Архангельская обл.
265	1,3	Вологодская обл.
312	1,0	Великолукская обл.
271	1,3	Там же
482	1,6	Там же
570	1,6	Там же
274	1,6	Там же
448	1,3	Германия
327	1,7	Вологодская обл.
302	1,7	Бавария
298	1,7	Там же
386	1,3	Орловская обл.
302	1,3	п-ов Лабрадор
52	2,4	о.Новая Земля
0	2,4	Там же
26	1,6	Там же
0	1,6	Там же
0	1,5	Там же
931	2,7	Там же
171	2,7	Там же
286	2,5	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
1017	2,5	Там же
172	1,7	Там же
680	1,7	Полярный Урал
992	2,4	Северная Якутия
708	2,4	Тикси
514	2,3	Архангельская обл.
978	2,2	п-овКанин
962	2,2	Там же
740	1,7	о.Колгуев
973	1,6	Анадырская низменность
785	2,3	п-ов Ямал
712	1,7	Земля Франца-Иосифа
986	1,7	Там же
920	2,2	п-ов Аляска
960	2,2	Там же
970	2,2	Там же
941	2,2	Там же
952	2,2	Там же
967	2,2	Там же
956	2,2	там же
643	1,8	п-ов Канин
971	1,8	Земля Франца-Иосифа
996	1,5	Западно-Сибирская низменность
998	1,9	Там же
1000	1,9	Там же
1045	1,9	Там же
1036	1,5	Там же
1316	1,5	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>Ку</i>	<i>Местонахождение</i>
1495	1,5	Там же
1028	1,9	Там же
1042	1,9	Там же
1223	1,9	Там же
1820	1,9	Там же
1796	1,4	Там же
1867	1,6	Там же
2350	1,6	Там же
2410	1,6	Там же
2554	1,6	Там же
2115	1,9	Там же
2402	1,9	Там же
1008	1,5	Там же
1028	1,5	Там же
965	1,8	Там же
995	1,8	Там же
1117	1,9	Там же
1925	1,9	Там же
819	1,9	Там же
1634	1,9	Там же
973	1,6	Там же
981	1,6	Там же
1017	1,6	Там же
1592	1,9	Там же

**Величина окислительно-восстановительного потенциала (ОВП, мВ)****для пунктов с известными запасами подстилки****(з.н.п., ц/га) [140]**

<i>З.н.п., ц/га</i>	<i>ОВП, мВ</i>	<i>Местонахождение</i>
0,3	350-450	Устюрт
0,2	350-450	Сирийская пустыня
0,5	350-450	древняя дельта Аму-Дарьи
0,4	350-450	предгорья Копет-Дага
5,0	350-450	подгорная равнина Копет-Дага
0,2	350-450	Западная Туркмения
12	350-450	древняя дельта Аму-Дарьи
44	350-450	Там же
58	350-450	Там же
0,5	350-450	юго-западная Туркмения
5,6	350-450	Сирийская пустыня
0,6	350-450	Там же
4,2	350-450	предгорья Копет-Дага
1,2	350-450	Там же
10,0	350-450	древняя дельта Аму-Дарьи
16,0	350-450	дельта Аму-Дарьи
8,0	350-450	Туркмения
24,0	350-450	дельта Аму-Дарьи
1,0	350-450	Туркмения
4,7	350-450	США
4,0	350-450	США
4,0	350-450	Южная Америка
2,0	350-450	Сирия
0,7	350-450	Аравийский полуостров

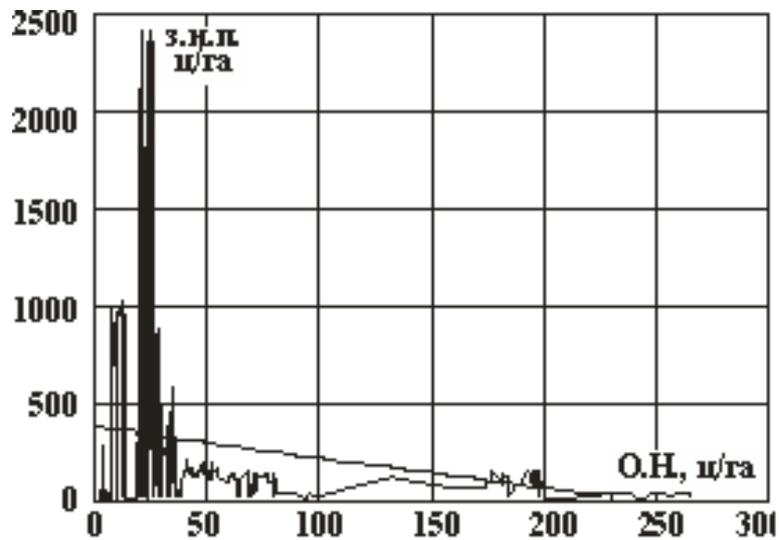
<i>З.п., ц/га</i>	<i>ОВП, мВ</i>	<i>Местонахождение</i>
40	350-450	Средняя Азия
0,8	350-450	Индостан
0,5	350-450	Средняя Азия
1,0	350-450	юго-западная Туркмения
35	350-450	Средняя Азия
60	350-450	Средняя Азия
120	400-600	Русская равнина
62	400-600	Западная Сибирь
96	400-600	Там же
95	400-600	Там же
133	400-600	США
137	400-600	Там же
132	400-600	Русская равнина
133	400-600	Алтай
115	400-600	Среднерусская возвышенность
143	400-600	Алтайский край
108	400-600	Барабинская лесостепь
103	400-600	Уфимское плато
100	400-600	Ставропольская возвышенность
140	400-600	Маньчжурия
140	400-600	Там же
153	400-600	Там же
142	400-600	США
110	400-600	Там же
121	400-600	Среднерусская возвышенность
112	400-600	Приуралье
211	400-600	США
132	400-600	Там же

<i>З.п., ц/га</i>	<i>ОВП, мВ</i>	<i>Местонахождение</i>
110	400-600	Там же
109	400-600	Там же
94	400-600	Центральная Маньчжурия
79	400-600	Красноярский край
133	400-600	Средняя Сибирь
102	400-600	Там же
122	400-600	Зауралье
142	400-600	Южный Урал
292	550-750	Карелия
313	550-750	Там же
249	550-750	Там же
307	550-750	Кольский п-ов
350	550-750	Онежско-Печорский район
286	550-750	Там же
264	550-750	Западная Сибирь
303	550-750	Там же
309	550-750	долина р.Маккензи
490	550-750	Западная Сибирь
286	550-750	Англия
139	550-750	Там же
183	550-750	Бавария
250	550-750	Кольский п-ов
320	550-750	Мордовский заповедник
488	550-750	Белоруссия
334	550-750	Кольский п-ов
486	550-750	Архангельская обл.
265	550-750	Вологодская обл.
312	550-750	Великолукская обл.

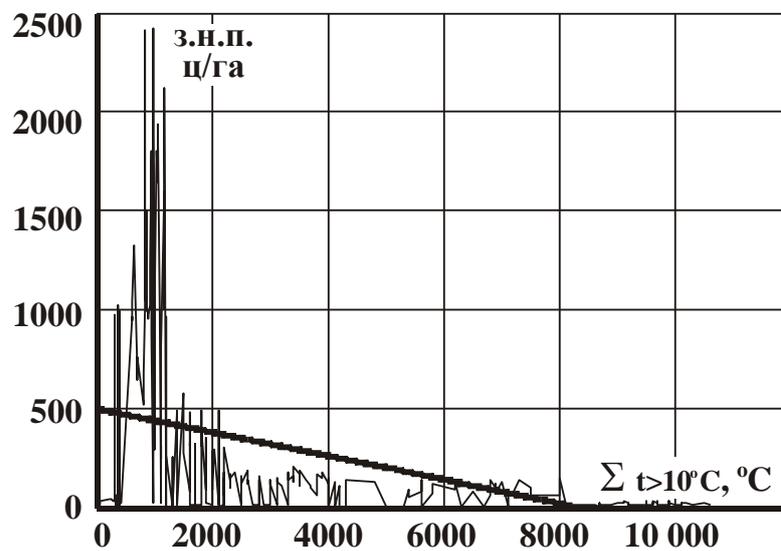
<i>З.п.,ц/га</i>	<i>ОВП, мВ</i>	<i>Местонахождение</i>
271	550-750	Там же
482	550-750	Там же
570	550-750	Там же
274	550-750	Там же
448	550-750	Германия
327	550-750	Вологодская обл.
302	550-750	Бавария
298	550-750	Там же
386	550-750	Орловская обл.
302	550-750	п-ов Лабрадор
996	100-200	Западно-Сибирская низменность
998	100-200	Там же
1000	100-200	Там же
1045	100-200	Там же
1036	100-200	Там же
1316	100-200	Там же
1495	100-200	Там же
1028	100-200	Там же
1042	100-200	Там же
1223	100-200	Там же
1820	100-200	Там же
1796	100-200	Там же
1867	100-200	Там же
2350	100-200	Там же
2410	100-200	Там же
2554	100-200	Там же
2115	100-200	Там же
2402	100-200	Там же

<i>З.п.,ц/га</i>	<i>ОВП, мВ</i>	<i>Местонахождение</i>
1008	100-200	Там же
1028	100-200	Там же
965	100-200	Там же
995	100-200	Там же
1117	100-200	Там же
1925	100-200	Там же
819	100-200	Там же
1634	100-200	Там же
973	100-200	Там же
981	100-200	Там же
1017	100-200	Там же
1592	100-200	Там же

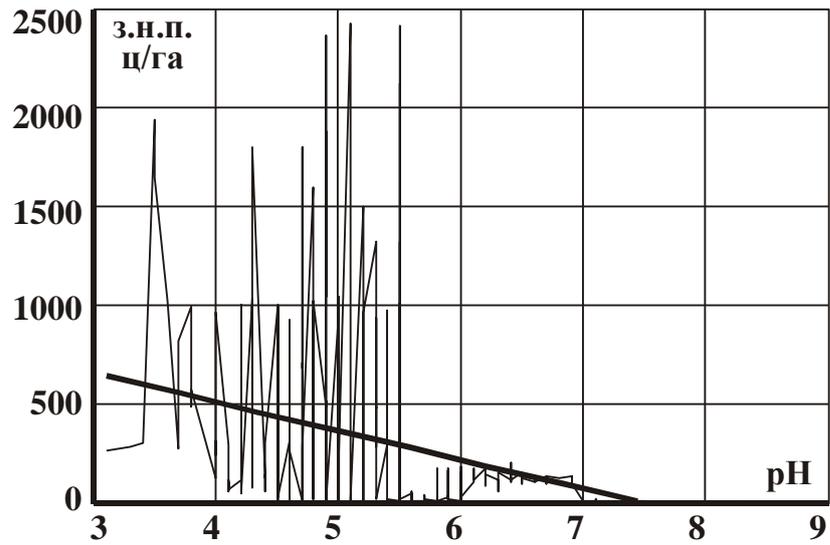
**Линейный регрессионный анализ для пунктов  
с известными запасами подстилки**



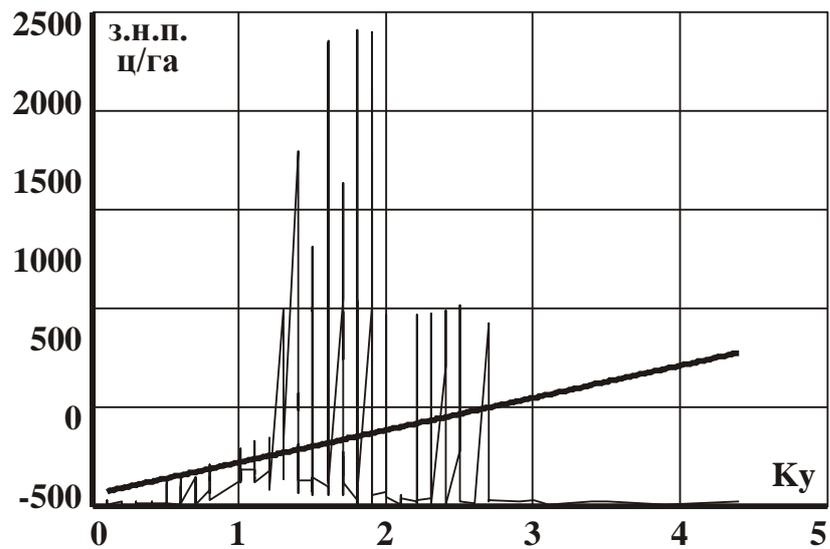
Линейный регрессионный анализ для зависимости  
запасы подстилки (з.н.п., ц/га) – наземный опад ( О.Н. , ц/га)



Линейный регрессионный анализ для зависимости запасы подстилки  
(з.н.п., ц/га) – сумма активных температур выше 10 °C ( $S_{>10^{\circ}\text{C}}$ )

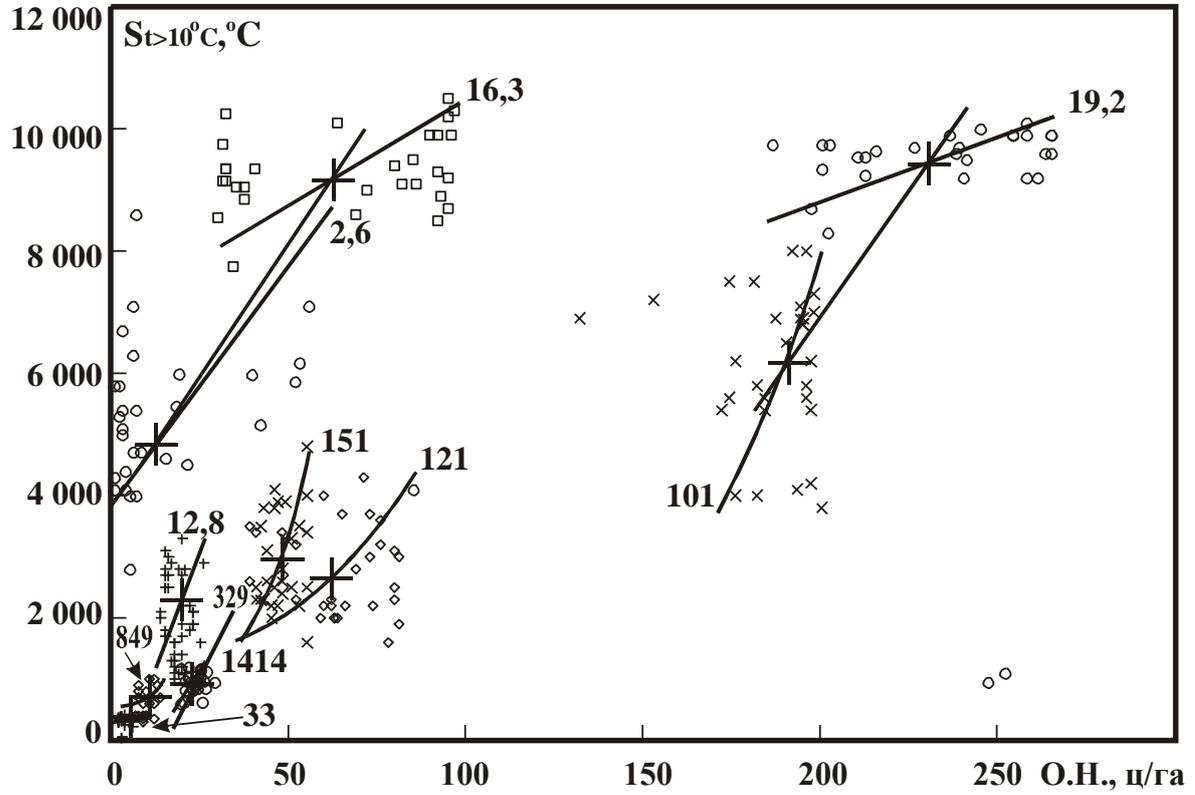


Линейный регрессионный анализ для зависимости запасы подстилки (з.н.п., ц/га) – условия увлажнения ( $K_y$ )

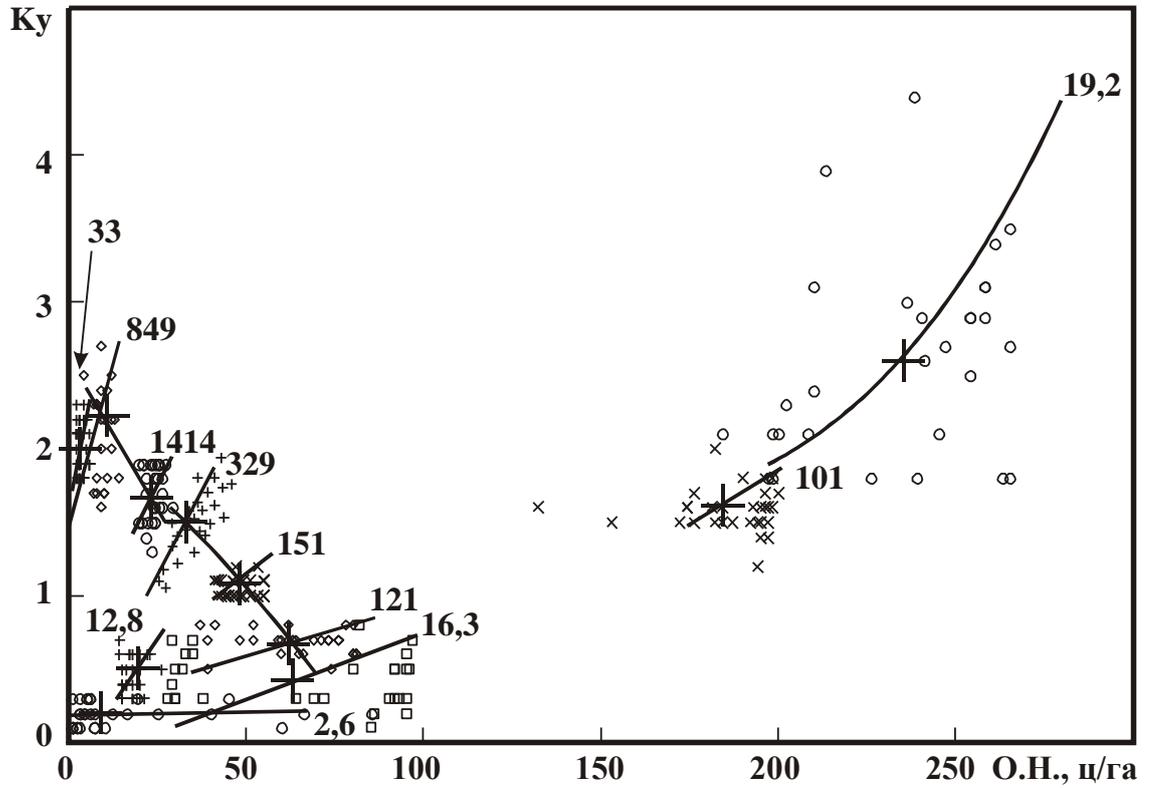


Линейный регрессионный анализ для зависимости запасы подстилки (з.н.п., ц/га) – окислительно-восстановительный потенциал (ОВП, мВ)

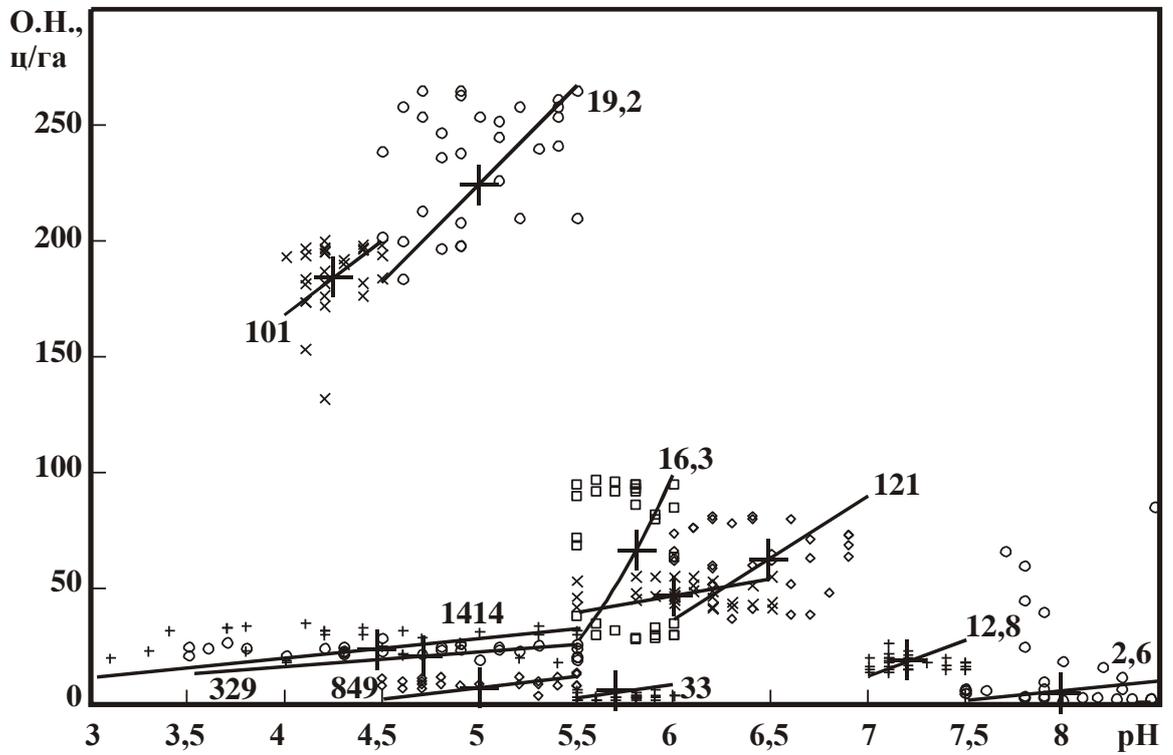
**Зависимость запасов подстилки от взаимовлияния суммы  
активных температур выше 100 °С  
и величины наземного опада (О.н., ц/га)**



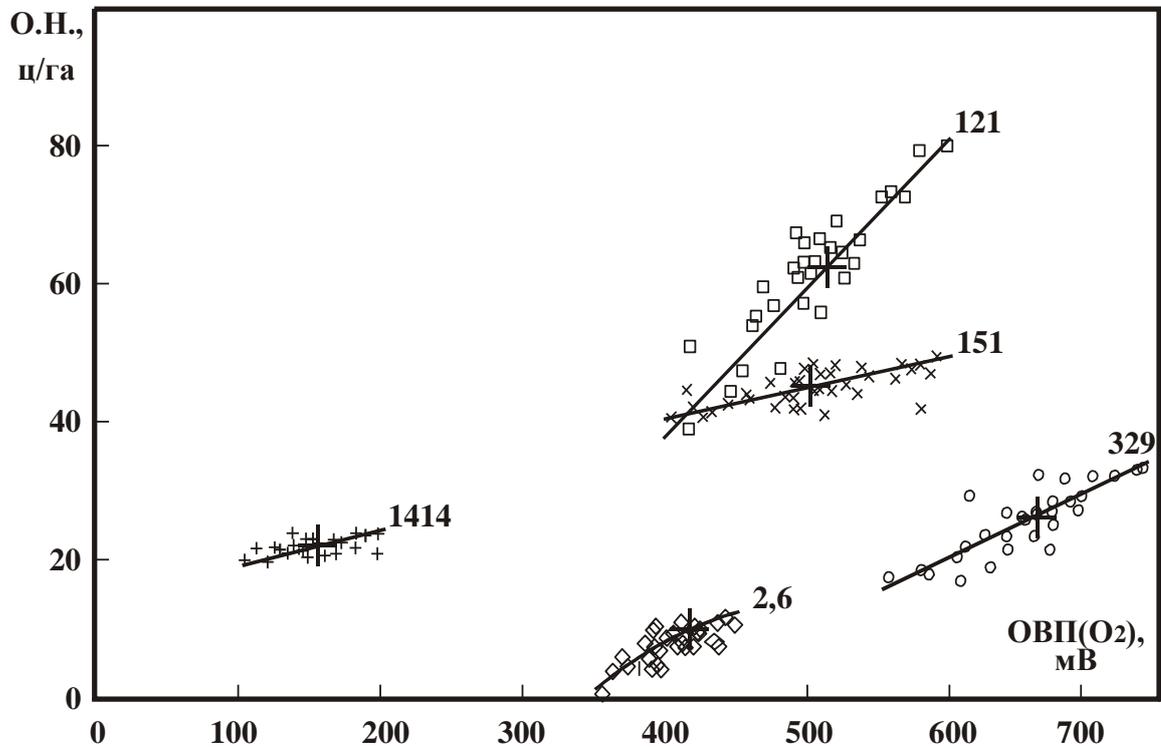
**Зависимость запасов подстилки от взаимовлияния  
условий увлажнения ( $K_u$ ) и величины наземного опада (О.н., ц/га)**



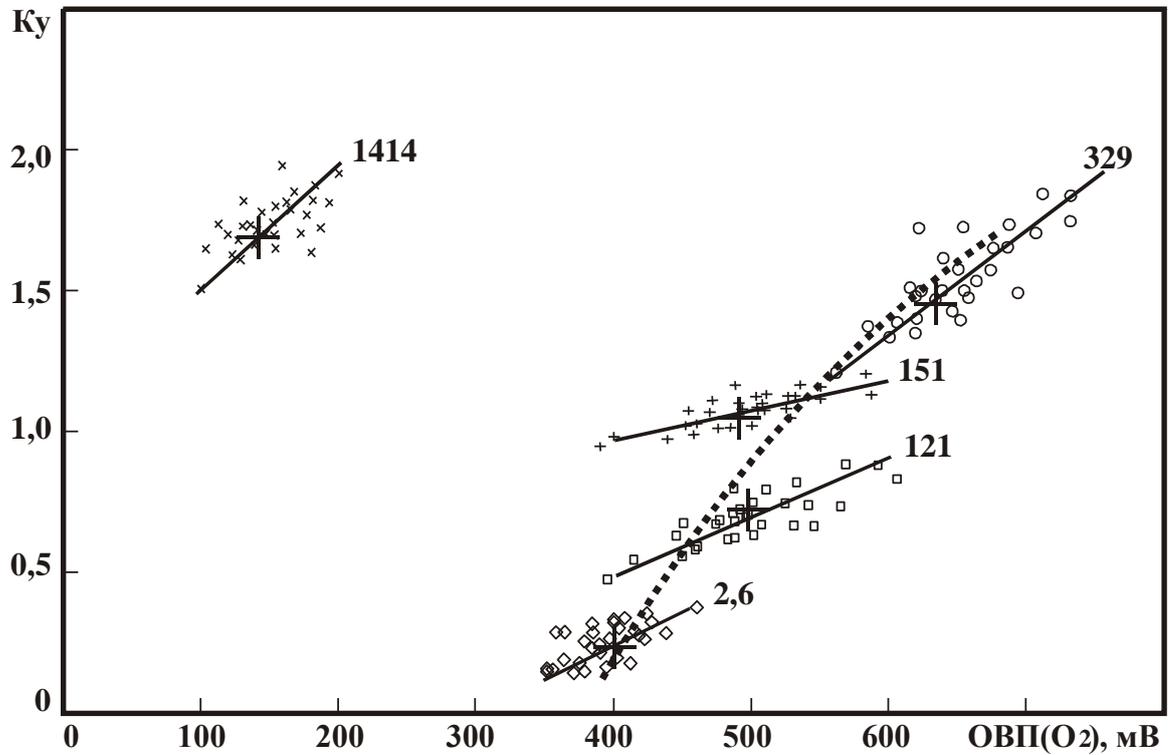
**Зависимость запасов подстилки (среднее значение) от взаимовлияния  
величины наземного опада (О.н., ц/га) и реакции среды (рН)**



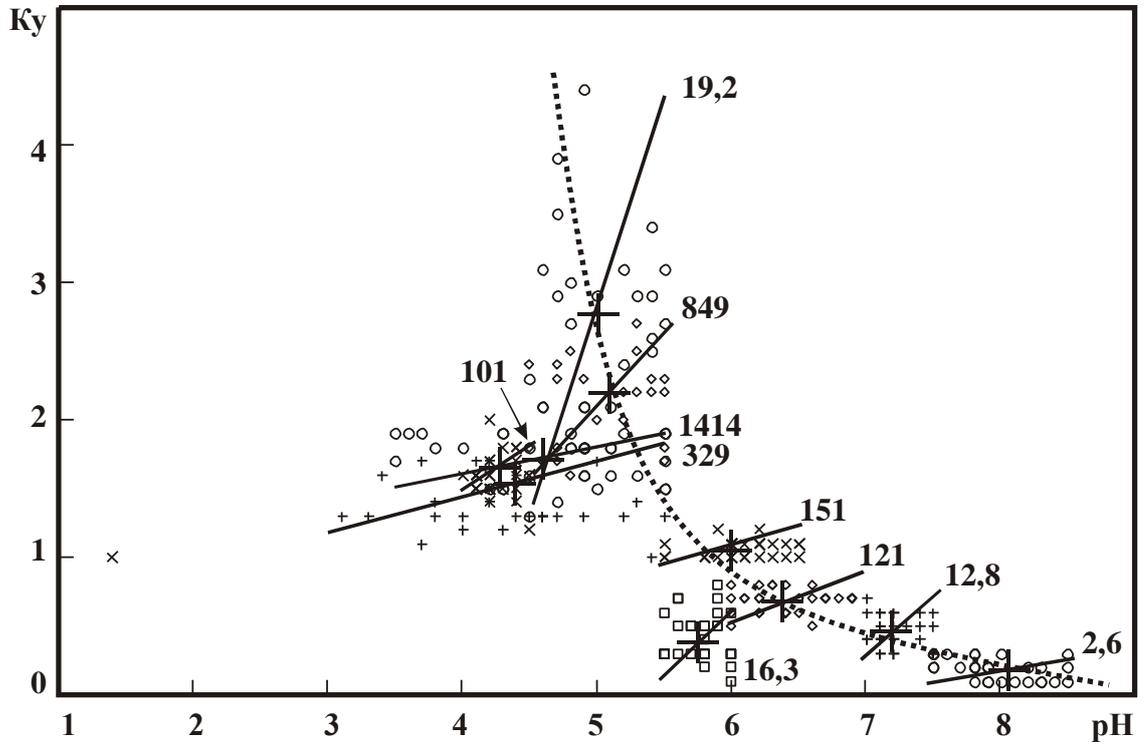
**Зависимость запасов подстилки (среднее значение)  
от взаимовлияния величины наземного опада (О.н., ц/га)  
и окислительно-восстановительного потенциала (ОВП (O<sub>2</sub>), мВ)**



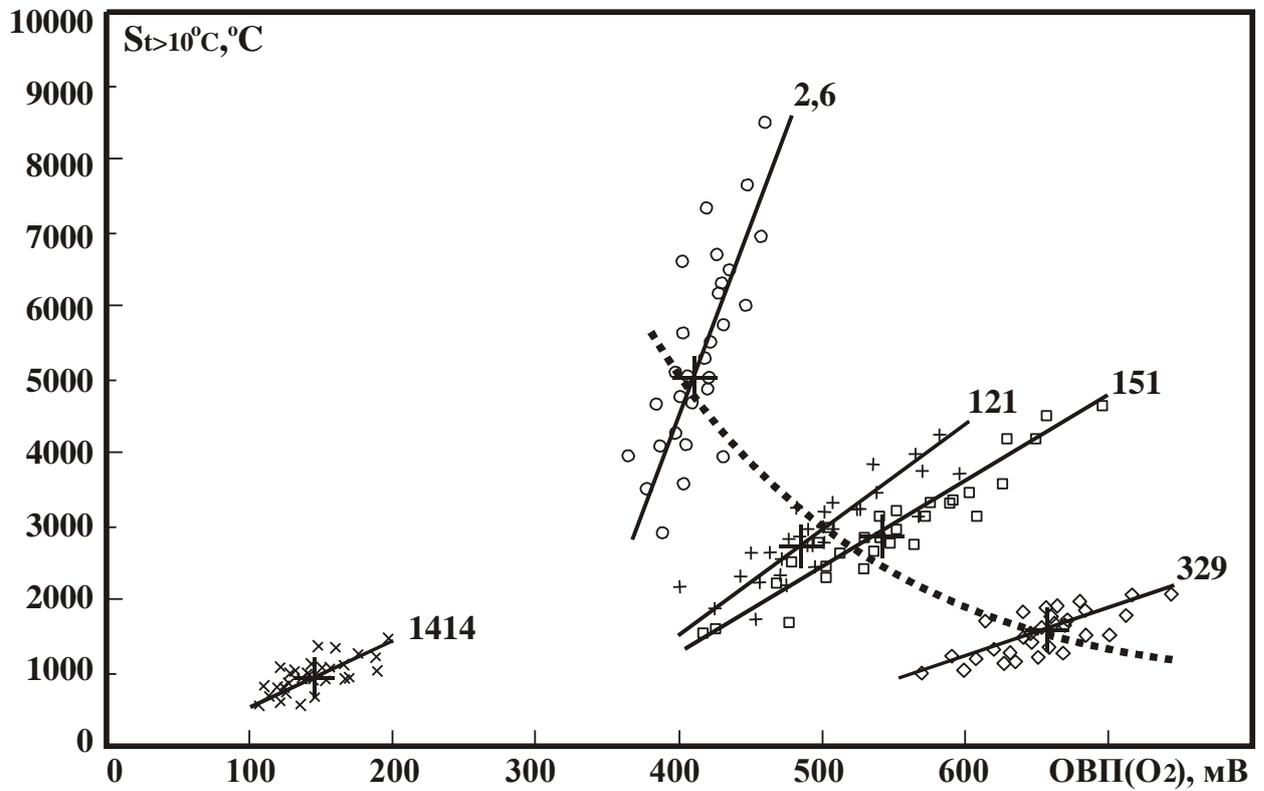
**Зависимость запасов подстилки (среднее значение)**  
**от взаимовлияния величины окислительно-восстановительного потенциала**  
**(ОВП (O<sub>2</sub>), мВ) и условий увлажнения (K<sub>y</sub>)**



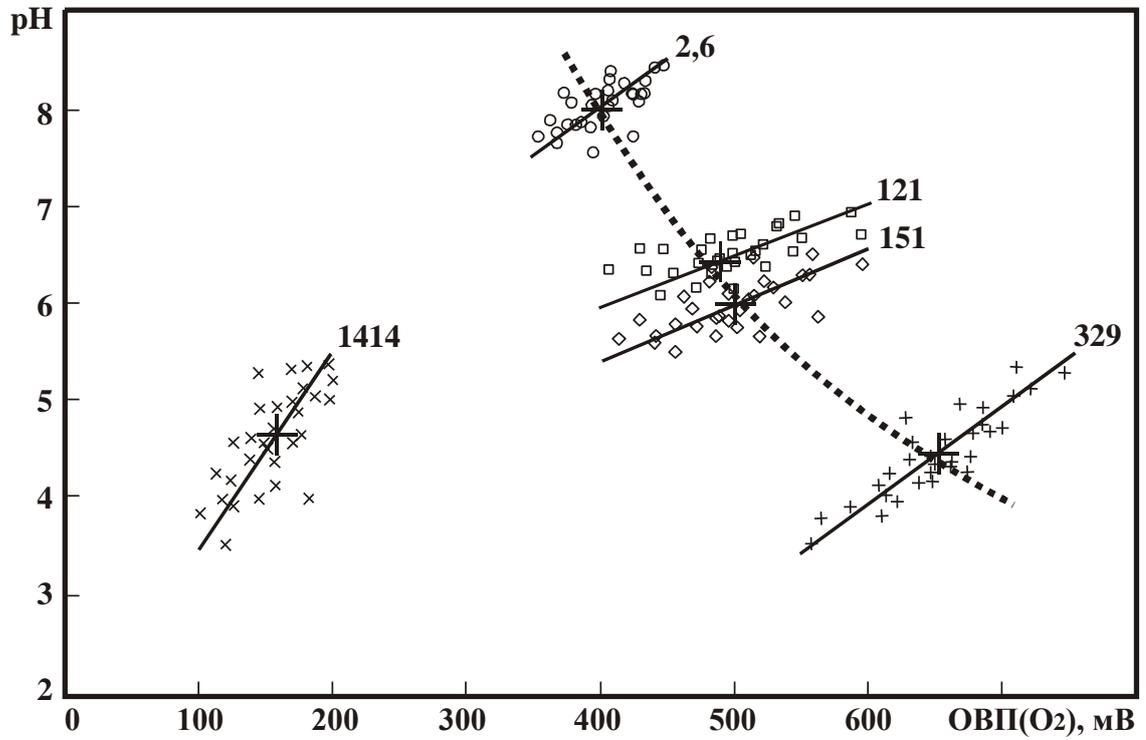
**Зависимость запасов подстилки (среднее значение) от взаимовлияния  
величины рН и условий увлажнения (Ку)**



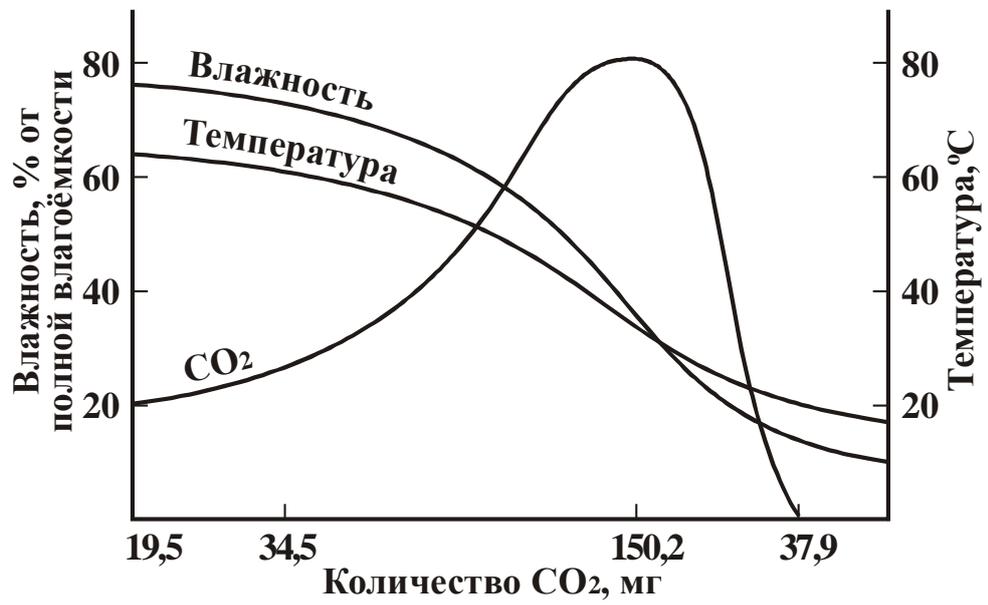
**Зависимость запасов подстилки (з.н.п., ц/га) от взаимовлияния суммы  
активных температур выше 10 °С и величины окислительно-  
восстановительного потенциала, мВ**



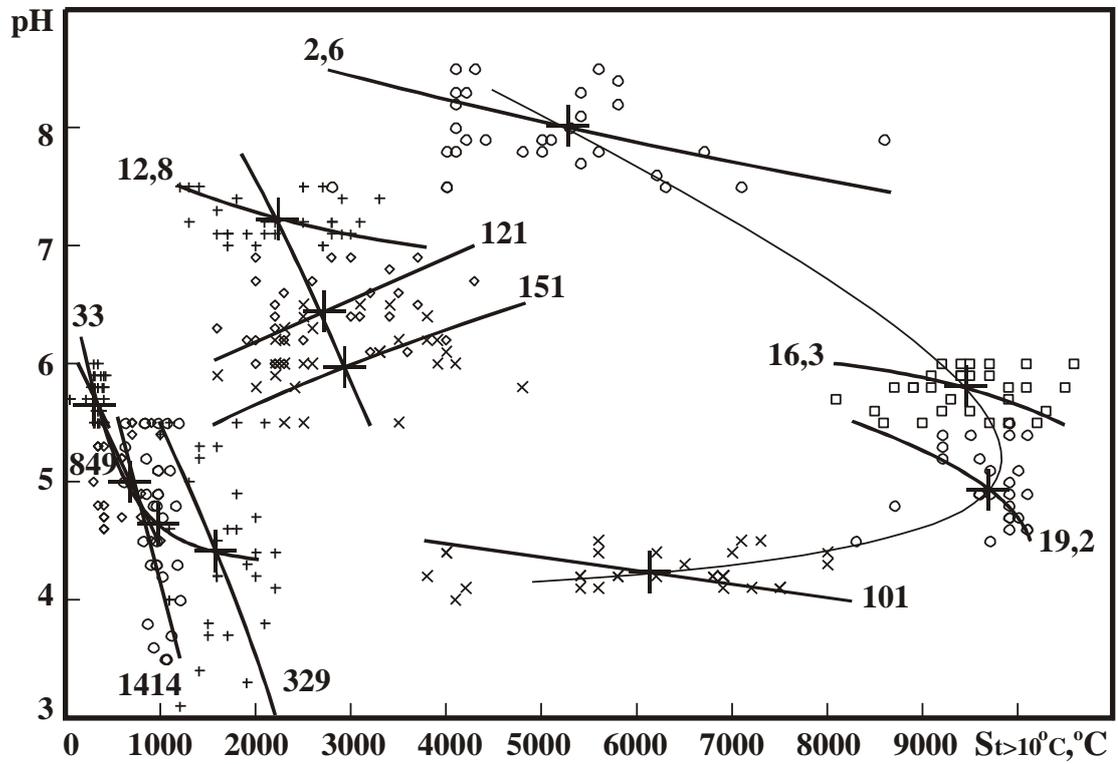
**Зависимость запасов подстилки (среднее значение) от взаимовлияния  
величины окислительно-восстановительного потенциала  
(ОВП (O<sub>2</sub>), мВ) и кислотности среды**



**Зависимость количества выделяемого почвой  $\text{CO}_2$   
от соотношения температуры и влажности [197]**



**Зависимость запасов подстилки (среднее значение) от взаимовлияния суммы активных температур выше 10 °С ( $S_{t>10\text{ °C}}$ ) и реакции среды (рН)**



**Показатели запасов напочвенной подстилки в ареале  
с з.н.п. 0,3 т/га**

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1. Биюргуновые полынные	0,3	Устюрт	Родин, 1961
2. Мятликовые полынные	0,2	Сирийская пустыня	Родин, Базилевич, 1965
3. Биюргунники	0,5	древняя дельта Аму-Дарьи	Те же
4. Эфемеровые полынные	0,4	предгорья Копет-Дага	Родин, 1962
5. Мятликово-эфемеровые полынные.	5	Подгорная равнина Копет-Дага	Те же
6. Растительность такыров	0,2	западной Туркмения	Рачковская, 1956
7. Черносаксаульники кауречниковые	12	древняя дельта Аму-Дарьи	Родин, Базилевич, 1965
8. Галофитные гребенщиковые тугаи	44	древняя дельта Аму-Дарьи	Те же
9. Тростниковые тугаи	58	дельта Аму-Дарьи	Те же
10. Полукустарничковые пустыни	0,5	юго-западная Туркмения	Рачковская, 1956
11. Мятликовые гаммадники	5,6	Сирийская пустыня	Родин, 1961
12. Лишайниково-мятликовые полынные	0,6	Сирийская пустыня	Те же
13. Мятликовые полынные	4,2	предгорья Копет-Дага	Родин, Базилевич, 1956
14. Крайне разреженные эфемеры	1,2	Копет-Даг	Родин, 1963
15. Черносаксаульники гребенщиковые	10	Древняя дельта Аму-Дарьи	Родин, Базилевич, 1956
16. Гребенщиковые тугаи	16	дельта Аму-Дарьи	Родин, 1962
17. Моховые тугаи	8	Туркмения	Рачковская, 1956
18. Туранговые тугаи, дельта Аму-Дарьи	24	дельта Аму-Дарьи	Родин, 1962
19. Полукустарничковые пустыни Туркмении	1	Туркмения	Рачковская, 1956

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
20. Полукустарничковые пустыни умеренного пояса	4,7	США	Родин, 1962
21. Полукустарничковые пустыни тропического пояса	4	Там же	Те же
22. Пустыни эфемерно-полукустарничковые	4	Южная Америка	Те же
23. Эфемерово-полукустарничковые пустыни	2	Сирия	Родин, Базилевич, 1956
24. Лишайниково-полукустарничковые пустыни	0,7	Аравийский полуостров	Родин, 1963
25. Черносаксаульники, Средняя Азия	40	Средняя Азия	Родин, Базилевич, 1965
26. Растительность солончаков	0,8	Индостан	Родин, 1961
27. Растительность солончаков	0,5	Средняя Азия	Родин, 1961
28. Водорослевые сообщества такыров	1	юго-западная Туркмения	Рачковская, 1956
29. Травяные тугаи	35	Средняя Азия	Родин, Базилевич, 1956
30. Туранговые тугаи	60	Там же	Те же

## Показатели запасов подстилки в ареале с з.н.п. 1, 3 т/га

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1. Луг	6,0	Россия	Шибарева, 2004
2. Луговая степь	3,0	Россия	Шибарева, 2004
3. Настоящая степь	2,5	Россия	Шибарева, 2004
4. Сухая степь	1,5	Россия	Шибарева, 2004
5. Кустарничковые степи	11	США	Ovington a.oth., 1962
6. Остепненные луга	10	Там же	Тот же
7. Остепненные солонцеватые луга	9	Алтайский край	Базилевич, 1962
8. Степи сухие солонцеватые	14	Там же	Те же
9. Степи умеренно-засушливые	15	США	Ovington a.oth., 1962
10. Сухие степи	16	Там же	Тот же
11. Остепненные луга	13	Там же	Тот же
12. Солонцеватые галофитные луга	7	Западная Сибирь	Базилевич, 1962
13. Умеренно-засушливые степи	17	Центральный Казахстан	Тот же
14. Степи сухие солонцеватые	16	США	Ovington a.oth., 1962
15. Сухие степи	15	Казахстан	Базилевич, 1962
16. Кустарничковые степи	14	США	Ovington a.oth., 1962
17. Кустарничковые степи	17	Там же	Тот же
18. Сухие степи	8	Западная Сибирь	Базилевич, 1962
19. Сухие степи	19	Алтайский край	Тот же
20. Сухие степи	13	Казахстан	Тот же
21. Сухие степи	13	Русская равнина	Тот же

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
22. Остепенные луга	17	Западная Сибирь	Тот же
23. Умеренно-засушливые степи	15	Алтайский край	Тот же
24. Засушливые степи	13	Там же	Тот же
25. Сухие степи	16	Там же	Тот же
26. Зона умеренно-засушливых степей	10	Там же	Тот же
27. Зона сухих степей	12	Причерноморская низменность	Родин, 1962
28. Зона сухих степей	13	Казахстан	Базилевич, 1962
29. Зона пустынных степей	13	Там же	Тот же
30. Степи сухие	14	Западная Сибирь	Тот же

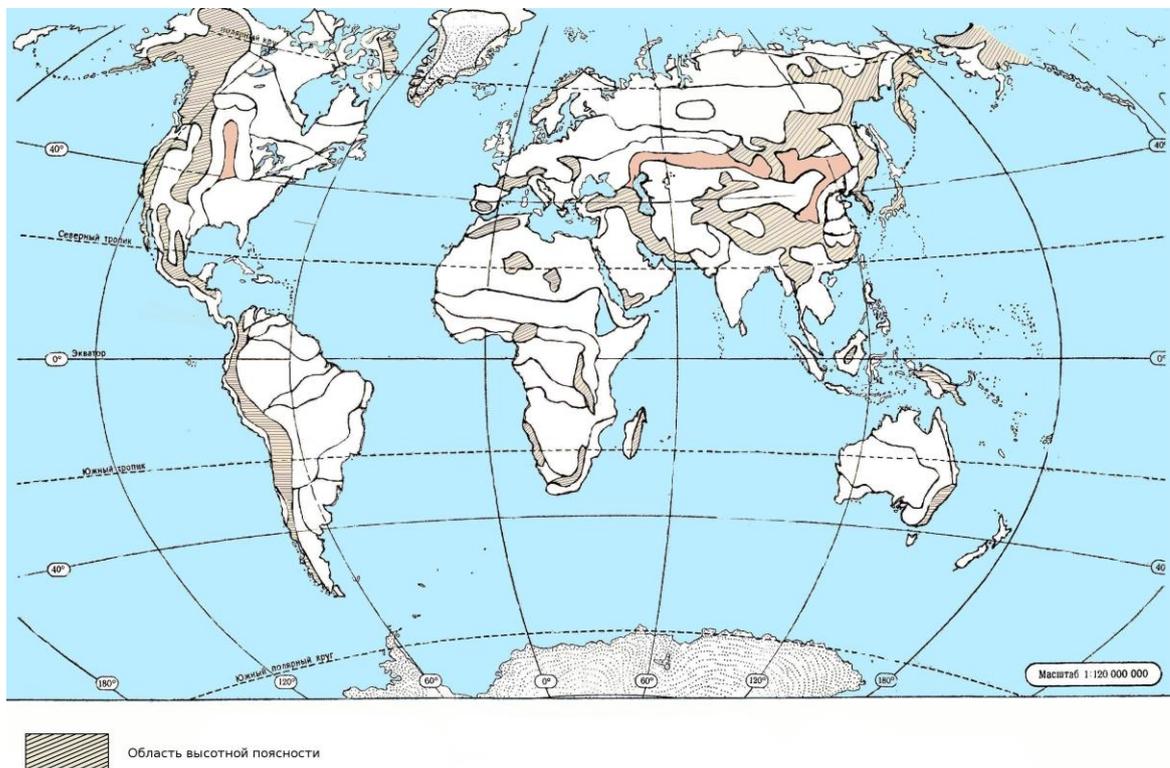


Рисунок к приложению 23. Ареал с запасами подстилки 1,3 т/га

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала  
с запасами подстилки 1,3 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц/га [22]	42-87
Наземные части, ц/га [22]	14-20
Наземные части, % [22]	23-33
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	18
Индекс соотношения подстилка/наземный опад, ПОК	0,7

**Показатели содержания основных групп микроорганизмов в ареале  
с запасами подстилки 1,3 т/га [238]**

<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Количество микроорганизмов, в тыс. на 1 га</i>				
	<i>Общее число</i>	<i>Неспорообразующие бактерии</i>	<i>Бациллы</i>	<i>Актиноми цеты</i>	<i>Грибы</i>
12,8	99460	42100	20700	36000	660

**Условия формирования, основные и диагностические свойства  
с запасами подстилки 1,3 т/га**

<i>Почвы сухих степей</i>	Евразия (Якутия, Западная Сибирь, Дальний Восток, Китай, Восточная Европа, равнина прикаспийской низменности), равнины США, и Канады, Параны, оз.Чад (Африка), Юго-Восточная Австралия. Отдельными массивами в Северном и Южном полушарии в степях, саванных и полупустынях, Западно-Сибирская низменность, центральные равнины США, Китай
<i>Рельеф</i>	Низменные древнеаллювиальные и равнины морской аккумуляции, озерные котловины, поды, лиманы и другие депрессии постгидроморфного генезиса. Денудационные и низменные равнины морской аккумуляции, сложенные карбонатными гипсосодержащими и засоленными породами
<i>Ку, ТВР, осадки</i>	Менее 1, непромывной, в отдельные годы возможно сезонное промачивание профиля, 250-400м
<i>Растительность</i>	Мелкодерновинно-злаковая, полынно-злаковая, полынь, ксерофитные кустарники, полынно-биюргуновья, влажные леса, травяно-осоковые болота, березовые колки, осинники
<i>pH</i>	От нейтрального до щелочного
<i>Гумус, %</i>	1,5-3,5, Cг/Cф >1

**Коэффициенты корреляции для ареала  
с запасами подстилки 1,3 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ky</i>	<i>pH</i>
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	0,1	1	0	0	0
Температура	0,37	0,08	1	0	0
Ky	-0,2	0,12	-0,04	1	0
pH	-0,14	-0,13	0,11	0,22	1

**Результаты дисперсионного анализа для ареала  
с запасами подстилки 1,3 т/га**

<i>Источник варьирования</i>	<i>Степень влияния на основной результирующий признак – запасы подстилки</i>
Наземный опад	0,06 (6%)
S t>10 °C	0,36 (36%)
Ky	0,14 (14%)
pH	0,02 (2%)

Уравнения криволинейной регрессионной связи имеют вид:

$$y = 26,8 - 1,6x + 0,05x^2 \text{ для } x = \text{О.н.},$$

$$y = 2,3 + 0,08x + 0,00001x^2 \text{ для } x = S_{t>10} \text{ °C},$$

$$y = - 1,5 - 71,6x - 83x^2 \text{ для } x = Ky,$$

$$y = - 1871 + 5222,2x - 36x^2 \text{ для } x = \text{pH}.$$

Ошибки прогноза лежат в пределах 18-30%. Представление уравнения регрессионной связи в виде выражения (x = pH):

$$y = 10,8 - 12x + 99,4x^2 - 127,4x^3 \text{ дает уменьшение ошибки прогноза до 15\%}.$$

## Показатели запасов подстилки в ареале с з.н.п. 1,6 ц/га

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1. Саванна	13	Гана	Родин, Базилевич, 1965
2. Саванна смешанная	16	Таиланд	Ogawa a. oth., 1961
3. Саванна смешанная	16	Куба	Тот же
4. Саванна	18	Бразильское плоскогорье	Prakash, 1961
5. Саванна сухая	11	Индостан	Ogawa a.oth., 1961
6. Саванна опустыненная	24	Там же	Тот же
7. Саванна сухая	13	ЮАР	Тот же
8. Саванна смешанная	33	Индостан	Тот же
9. Саванна смешанная	30	Юго-Восточная Азия	Тот же
10. Саванна смешанная	16	Австралия	Prakash, 1961
11. Сухая саванна	13	Индостан	Ogawa a.oth., 1961
12. Сухая саванна	11	Австралия	Prakash, 1961
13. Экваториальная саванна, долина Нигера, Белого Нила, озера Чад	18	долина Нигера, Белого Нила, озера Чад	Тот же
14. Экваториальная саванна	26	Сенегал	Тот же
15. Экваториальная саванна	12	Эфиопское нагорье	Тот же
16. Сухая саванна	17	Юго-Восточная Азия	Ogawa a.,oth., 1961
17. Саванна смешанная	18	Коста-Рика	Prakash, 1961
18. Саванна сухая	10	Панама	Тот же
19. Саванна смешанная	11	Центральная Африка	Тот же
20. Саванна сухая	12	Гватемала	Тот же
21. Саванна	17	Австралия	Тот же
22. Саванна смешанная	13	Судан	Тот же

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
23. Саванна смешанная	14	подгорная равнина Гималаев	Ogawa a.oth., 1961
24. Саванна сухая	12	Австралия	Prakash, 1961
26. Саванна	9	Юго-Восточная Азия	Тот же
27. Экваториальная саванна	21	долина Нигера	Prakash, 1961
28. Смешанная саванна	16	Австралия	Тот же
29. Сухая саванна	13	Индостан	Ogawa a.oth., 1961
30. Сухая саванна	15	Там же	Тот же

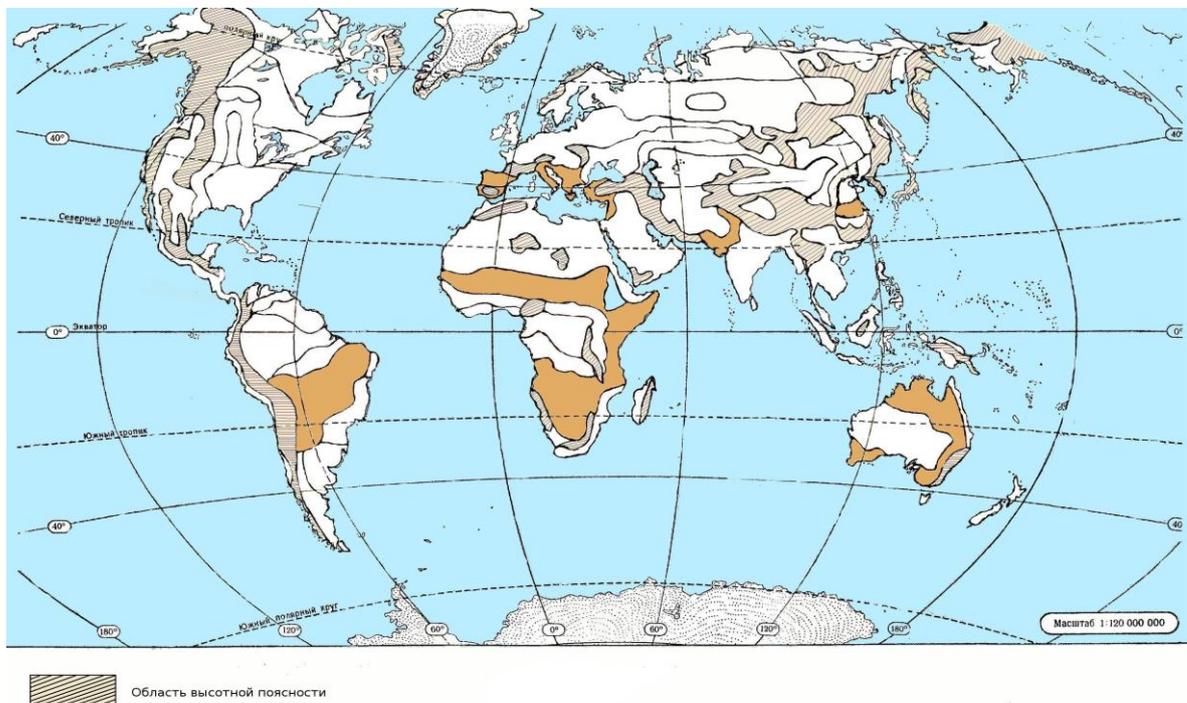


Рисунок к приложению 24. Ареал с запасами подстилки 1,6 т/га

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала  
с запасами подстилки 1,6 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц\га [22]	72-115
Наземные части, ц/га [22]	31-95
Наземные части, % [22]	44-83
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	65
Индекс соотношения подстилка/наземный опад, ПОК	0,25

**Коэффициенты корреляции для ареала  
с запасами подстилки 1,6 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ку</i>	<i>pH</i>
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	0,42	1	0	0	0
Температура	-0,04	0,01	1	0	0
Ку	-0,2	-0,1	0,1	1	0
pH	0,03	-0,2	-0,15	0,06	1

**Условия формирования, основные и диагностические свойства ареала  
с з.н.п. 1,6 т/га**

Ареал Ксерофитные леса, редколесья и вечнозеленые кустарники	Все континенты Северного и Южного полушарий (Западный Тянь-Шань, Памиро-Алай, Копетдаг, Закавказье, Кавказ, Карпаты, Атласские горы, Крым, юг Европы, Калифорния, Юго-Восточная Австралия)
Рельеф	Предгорья и низкогорья, приподнятые платообразные равнины, плакоры, пологие склоны
Ку, ТВР, осадки	Менее 1; непромывной; 250-600 мм
Растительность	Ксерофитные кустарниковые редколесья, вечнозеленые леса и кустарники, травянистые дубовые и грабовые леса
pH	Нейтральный, слабощелочной

Тропические переменнно-влажные саванные области	Зона муссонов (Африка - Гвинейская экваториальная область, Южная Америка – Бразильское и Гвианское нагорье, равнины Венесуэлы; Юго-Восточная Азия, Австралия)
Рельеф	Денудационно-эрозионные равнины, плато, древние приподнятые террасы
Ку; ТВР; осадки	0,3, 1,0, 800-1700 мм
Растительность	Муссонные леса, высокотравные саванны. Ксерофитные редколесья и кустарники
рН	Слабокислый внизу щелочной внизу
Влажно-тропические и экваториальные почвы	Гумидные тропики и экваториальный пояс Северного и Южного полушарий, субтропические и тропические области
Рельеф	Высокие эрозионно-денудационные равнины; горы и нагорья до 1500-2000 м, базальтовые плато и покровы, речные террасы, аллювиальные и озерные равнины
Ку; ТВР; осадки	Менее 1,0 , от непромывного до промывного, 400-800 и более 2000
Растительность	Вечнозеленые муссонные леса влажных и переменнно-влажных тропиков, вечнозеленые темные тропические и экваториальные леса, сухие ксерофитные леса и кустарники, сухие саванны
рН	Кислый-слабокислый, 7,5-8,0 в субтропических и тропических областях.
Гумус, %	2-8 (целина), 1,5-5,0 – пашня, фульватно-гуматный или гуматный

### Результаты дисперсионного анализа

<i>Источник варьирования</i>	<i>Степень влияния на основной результирующий признак – запасы подстилки</i>
Наземный опад	0,67 (67%)
$S_{t>10\text{ }^{\circ}\text{C}}$	0 (0%)
Ку	0,31 (31%)
рН	0 (0%)

Уравнения криволинейной регрессионной связи имеют вид:

$$y = - 3,8 + 0,69x - 0,005x^2 \text{ для } x = \text{О.н.},$$

$$y = -141,7 + 0,03x - 0,00002x^2 \text{ для } x = S_{t>10\text{ }^{\circ}\text{C}},$$

$$y = 36,5 - 96,2 + 98,4x^2 \text{ для } x = \text{Ку},$$

$$y = 427,9 - 142,2x + 12,3x^2 \text{ для } x = \text{рН}.$$

Ошибки прогноза лежат в пределах 20-30%. Представление уравнения регрессионной связи в виде выражения ( $x = \text{pH}$ ):

$y = 38 - 109,6x + 131,7x^2 - 24,6x^3$  дает уменьшение ошибки прогноза до 15%.

**Показатели запасов подстилки для ареала  
с з.н.п.1,9 т/га**

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1. Влажный тропический лес, вторичный, 50 лет	29	Гана	Родин, Базилевич, 1965
2. Влажный тропический лес, вторичный, 20 лет	10	Гана	Родин, Базилевич, 1965
3. Влажный тропический лес, вторичный, 10 лет	34	Гана	Родин, Базилевич, 1965
4. Влажный тропический лес	10	Конго	Родин, Базилевич, 1965
5. Влажный тропический лес, вторичный, 8 лет	14	Конго	Родин, Базилевич, 1965
6. Влажный тропический лес \Brachystegia\	12	Конго	Родин, Базилевич, 1965
7. Влажный тропический лес \Makrobium\	14	Конго	Родин, Базилевич, 1965
8. Влажный тропический лес, гирониеровый	18	Китай	Родин, Базилевич, 1962
9. Горный вечнозеленый лес	19	Бразилия	Родин, Базилевич, 1962
10. Умеренный вечнозеленый тропический лес	27	Таиланд	Родин, Базилевич, 1962
11. Вечнозеленый галерейный лес	26	Таиланд	Родин, Базилевич, 1962
12. Бамбуковая заросль \Dendrocalamus Erandisti\	29	Бирма	Родин, Базилевич, 1962
13. Бамбуковая заросль \Oxytenanthera abbociliata\	23	Бирма	Родин, Базилевич, 1962
14. Бамбуковая заросль \Dendrocalamus strictus\	22	Бирма	Родин, Базилевич, 1962
15. Мангрова \Phizophora mangle\	23	Пуэрто-Рико	Родин, Базилевич, 1965
16. Экваториальный влажный лес	29	Юго-Восточная Азия	Родин, Базилевич, 1965
17. Экваториальный влажный лес	10	Суматра	Родин, Базилевич, 1965
18. Экваториальный влажный лес	12	Суматра	Родин, Базилевич, 1965
19. Влажный экваториальный лес	12	Шри-Ланка	Родин, Базилевич, 1965

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
20. Тропический постоянно влажный лес	10	Панама	Родин, Базилевич, 1965
21. Тропический постоянно влажный лес	22	Куба	Родин, Базилевич, 1965
22. Тропический влажный лес,	25	Антильские острова	Родин, Базилевич, 1965
23. Экваториальный влажный лес, 50 лет	26	Амазонская низменность	Родин, Базилевич, 1965
24. Экваториальный влажный лес, 20 лет,	11	Амазонская низменность	Родин, Базилевич, 1965
25. Экваториальный влажный лес	26	Колумбия	Родин, Базилевич, 1965
26. Экваториальный влажный лес	11	Колумбия	Родин, Базилевич, 1962
27. Влажный тропический лес	22	Индия	Родин, Базилевич, 1962
28. Влажный экваториальный лес	21	Новая Гвинея	Родин, Базилевич, 1962
29. Влажный экваториальный лес	11	Соломоновы острова	Родин, Базилевич, 1962
30. Влажная экваториальная гилея	17	Соломоновы острова	Родин, Базилевич, 1962

**Условия формирования, основные и диагностические свойства ареала  
с з.н.п. 1,9 т/га**

Тропические переменновлажные саванные области	Зона муссонов (Африка – Гвинейская экваториальная область, южная Америка - Бразильское и Гвианское нагорье, равнины Венесуэллы, Юго-Восточная Азия, Австралия)
Рельеф	Денудационно-эрозионные равнины, плато, древние приподнятые террасы
Ку, ТВР, осадки	0,8-1,0; сезонно-промывной или непромывной; 1000-1700
Растительность	Муссонные леса, высокогорные саванны, ксерофитные редколесья и кустарники
pH	От 6,0 сверху до 7,0 внизу
Гумус, %	2-3, Сгк/Сфк 0,3-0,5 до 1

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала  
с запасами подстилки 1,9 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц/га [22]	275
Наземные части, ц/га [22]	263
Наземные части, % [22]	94
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	235
Индекс соотношения подстилка/наземный опад, ПОК	0,08

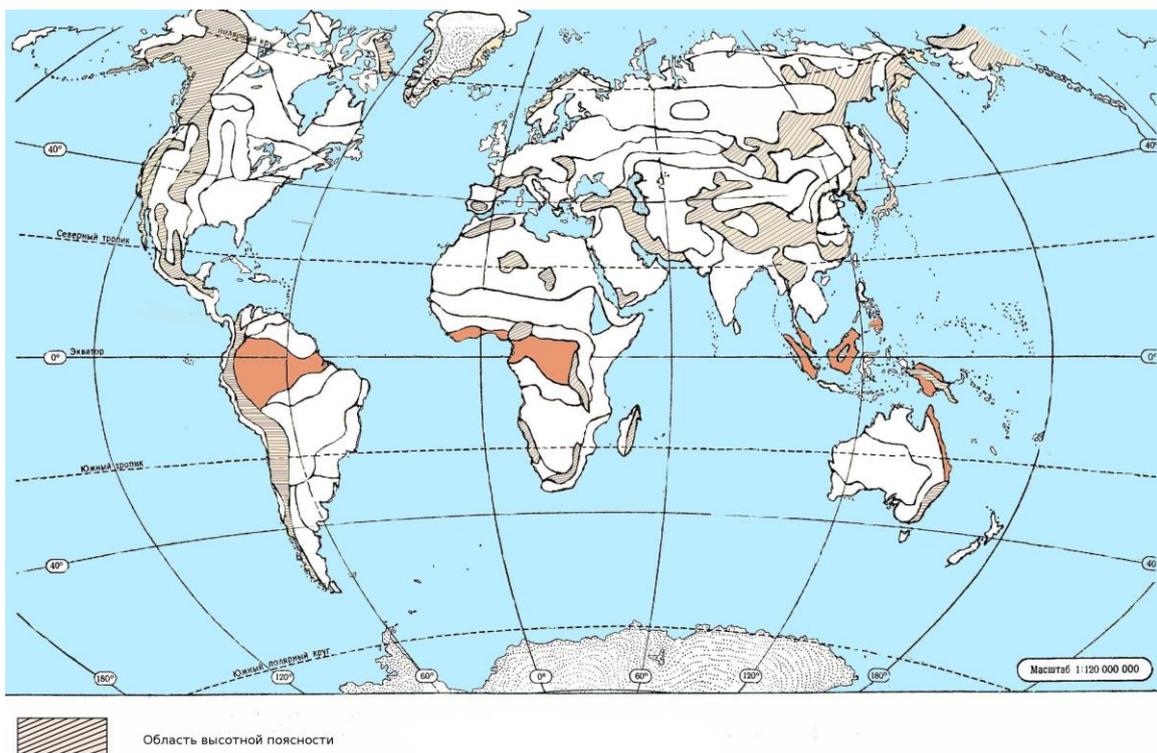


Рисунок к приложению 25. Ареал с запасами подстилки 1,9 т/га

**Коэффициенты корреляции для ареала  
с запасами подстилки 1,9 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ky</i>	<i>pH</i>
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	0,44	1	0	0	0
Температура	-0,14	-0,14	1	0	0
Ky	0,07	0,2	-0,8	1	0
pH	0,09	0,33	-0,03	0,09	1

**Результаты дисперсионного анализа**

<i>Источник варьирования</i>	<i>Степень влияния на основной результирующий признак – запасы подстилки</i>
Наземный опад	0
$S_{t>10\text{ }^{\circ}\text{C}}$	0,05 (5%)
Ky	0,52 (52%)
pH	0

Результаты дисперсионного анализа показывают, что изменение запасов подстилки в ареале на 5% зависит от изменения температуры в ареале, на 52% – от изменения влажности в ареале.

Уравнения криволинейной регрессионной связи имеют вид:

$$y = -140,4 + 1,28x - 0,0003x^2 \text{ для } x = \text{О.н.},$$

$$y = 6,4 - 0,003x - 0,000003x^2 \text{ для } x = S_{t>10\text{ }^{\circ}\text{C}},$$

$$y = 18,7 + 0,14 - 0,0009x^2 \text{ для } x = \text{Ky},$$

$$y = 121,8 - 43,4x + 4,6x^2 \text{ для } x = \text{pH}.$$

Ошибки прогноза лежат в пределах 20-30 %. Представление уравнения регрессионной связи в виде выражения ( $x = \text{Ky}$ ):

$$Y = 20,4 - 1,2x + 0,27x^2 - 0,008x^3$$

и для  $x = \text{pH}$ :

$$y = -2806 + 1725x - 350,5x^2 + 23,7x^3 \text{ дает уменьшение ошибки прогноза на 5\%}.$$

## Показатели запасов напочвенной подстилки для ареала

с з. н. п. 3,3 т/га

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1. Куртинные ивняковые щебнистые тундры с <i>Salix arctica</i>	22	о.Корнуолис	Wilson, 1957
2. Злаковое пастбище	38	Швеция	Wilson, 1957
3. Злаковое пастбище с господством <i>Carex rastrata</i>	43	Швеция	Wilson, 1957
4. Березовое редколесье из <i>Dertulatortusa</i>	42	Норвегия	Wilson, 1957
5. Болотистая низина из <i>Durontia Fisheri</i> , 1956	19	Пойнт Бероу, Аляска	Wilson, 1957
6. То же, 1957	20	Пойнт Бероу, Аляска	Wilson, 1957
7. Болото с <i>Carex ageantis</i> , 195\	15	Пойнт Бероу	Wilson, 1957
8. Луг из <i>Carex sp.</i> , 1956	13	Там же	Wilson, 1957
9. То же ,1957	17	Там же	Wilson, 1957
10. То же, 1958	59	Там же	Wilson, 1957
11. Сообщество с <i>Carex B.</i> , <i>Eriophorum viginatum ssp.</i>	43	Там же	Pearsall a.Newbould, 1957
12. Лишайниковое редколесье	17	Лабрадор	Pearsall a.Newbould, 1957
13. Влажные участки пастбищ, США	36	США	Pearsall a.Newbould, 1957
14. Торфянистые места на склонах и гребнях	44	США	Hastieh, 1951
15. Сырой луг из <i>Carex scoroloru</i>	46	США	Hastieh, 1951
16. Сообщество с <i>Carex Drummondiana</i>	35	Вайоминг\на северных склонах	Bliss, 1956
17. То же на южных склонах	49	То же на южных склонах	Bliss, 1956
18. Подушечные растения на гребнях	59	США	Bliss, 1956
19. Сообщество с <i>Carex elynoides</i>	55	США	Bliss, 1956

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц\га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
20. Сообщество с <i>Carex Drummondiana</i>	38	остров Б.Ляховский	Родин, Базилевич, 1965
21. Сообщество с <i>Sitlandio procumbens</i>	53	горы Медисин Боу, на снеговой границе	Pearsall a.Newbould, 1957
22. Сообщество с <i>Carex eloides</i>	52	Там же	Pearsall a.Newbould, 1957
23. Пустошь на северо-западном склоне, 1953	10	гора Вашингтон	Bliss, 1956
24. То же, 1955	37	Там же	Bliss, 1956
25. Пустошь на юго-восточном склоне, 1953	9	Там же	Bliss, 1956
26. То же, 1955	29	Там же	Bliss, 1956
27. Пустошь с крупными полигонами 5-10 м в поперечнике, 1954,	23	Там же	Bliss, 1956
28. То же, 1956	26	Там же	Bliss, 1956
29. Тундра кочковато-пятнисто-ожиково-злаково-моховая	14	Там же	Родин, Базилевич, 1965
30. Тундра полигональная мохово-разнотравная	29	Там же	Родин, Базилевич, 1965

### **Условия формирования, основные и диагностические свойства**

Арктические и субарктические почвы	Северное побережье Гренландии и Северной Америки, Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Северная Земля, Антарктида, побережье Камчатки и Сахалина, Скандинавии, Аляски, Исландии, Южной Гренландии
Рельеф	Денудационные равнины и равнины ледниковых аккумулятивных равнин с хорошим дренажем и затрудненным дренажем
Ку, ТВР, осадки	Более 1, мерзлотный, от 300-350 мм
Растительность	Кустарничковая тундра, лесотундра, мохово-лишайниково-кустарничковый
рН	кислый
Гумус, %	0,-1,2/3-7, 10-20 (фульвокислоты)

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала  
с запасами подстилки 3,3 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц/га [22]	9,6
Наземные части, ц/га [22]	2,7
Наземные части, % [22]	26
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	3,3
Индекс соотношения подстилка/наземный опад, ПОК	10

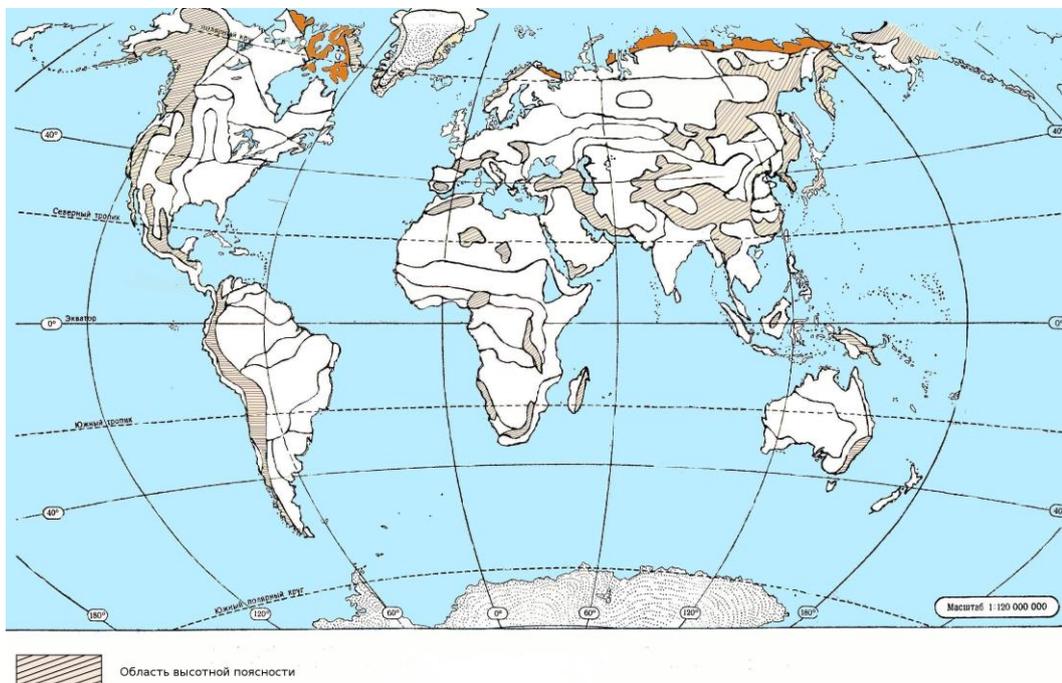


Рисунок к приложению 26. Карта ареала с запасами подстилки 3,3 т/га

**Коэффициенты корреляции для ареала  
с запасами подстилки 3,3 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ky</i>	<i>pH</i>
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	0,24	1	0	0	0
Температура	0,007	-0,12	1	0	0
Ky	-0,1	-0,02	-0,3	1	0
pH	-0,17	0,16	-0,05	0,21	1

**Результаты дисперсионного анализа для ареала 3,3 т/га**

<i>Источник варьирования</i>	<i>Степень влияния на основной результирующий признак – запасы подстилки</i>
Наземный опад	0,13 (13%)
S <sub>t&gt;10 °C</sub>	0 (0%)
Ky	0,02 (2%)
pH	0

## Показатели запасов подстилки в ареале с з.н.п. 10 т/га

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1. Субтропический лавровый лес (Distilium rasemosum), 25 лет	54	Япония, Кюсю	Парфенова, 1941
2. То же, 60 лет	69	Япония, Кюсю	Парфенова, 1941
3. Субтропический лавровый лес (Distilium rasemosum), 80-100 лет	90	Япония, Кюсю	Парфенова, 1941
4. Субтропический железняковый лес (Parrotia persica)	133	о.Сикоку	Парфенова, 1941
5. Субтропический лес	112	о.Сикоку	Парфенова, 1941
6. Вечнозеленый лес	57	полуостров Корея	Ogawa a.ath., 1961
7. Вечнозеленый лес	124	остров Сикоку	Ogawa a.ath., 1961
8. Субтропический лес	71	остров Кюсю	Ogawa a.ath., 1961
9. Субтропический лес с Sycclobalanopsis glauca	90	Восточный Китай	Ogawa a.ath., 1961
10. Субтропический вечнозеленый лес, 10 лет	59	дельта Чжуцзяна	Нье, 1958
11. То же, 20 лет	98	Там же	Нье, 1958
12. Субтропический лес	83	долина Чэнду	Нье, 1958
13. Субтропический лес	132	Юго-Восточный Китай	Нье, 1958
14. Субтропический лес	153	Юго-Восточный Китай	Нье, 1958
15. Влажный вечнозеленый лес	142	юг полуострова Корея	Нье, 1958
16. Влажный вечнозеленый лес	102	полуостров Корея	Нье, 1958
17. Восточноазиатский влажный субтропический, 25 лет	83	Восточная Азия	Ogawa a.oth., 1961
18. То же, 40 лет	115	Восточная Азия	Ogawa a.oth., 1961
19. То же, 60-80 лет	137	Восточная Азия	Ogawa a.oth., 1961

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
20. Субтропический лес с <i>Pinusechinata</i> , <i>P.virginiana</i>	63	Восточная Азия	Нye, 1958
21. Субтропический лес с <i>Pinus rigida</i>	128	Восточная Азия	Нye, 1958
22. Субтропический смешанный лес	139	пойма Миссисипи	Нye, 1958
24. Субтропический смешанный лес	75	внутренняя часть Береговых равнин	Нye, 1958
25. Субтропический лес с <i>Quercus steloata</i>	149	равнина Пидмонт	Нye, 1958
26. Широколиственный лес	121	южные склоны Аппалачей	Нye, 1958
27. Субтропический вечнозеленые леса сложного состава	130	Парагвай	Ogawa a.oth.
28. Субтропический араукариевый лес ( <i>Araucaria brasiliana</i> )	76	Парагвай	Ogawa a.oth.
29. Субтропический разреженные хвойные леса	118	долина Параны	Ogawa a.oth.
30. Субтропический вечнозеленые леса	62	долина Параны	Ogawa a.oth.

**Условия формирования, основные и диагностические свойства ареала  
с запасами подстилки 10 т/га**

Почвы влажных субтропиков и вечнозеленых лесов	В основном восточные окраины континентов (Китай, Япония, Флорида, Джорджия, Алабама, Уругвай, Юго-Восточная Австралия); западные окраины Кавказа, Аджария, Абхазия, Закавказье в Азербайджане (Ленкорань)
Рельеф	Холмистые денудационно-эрозионные равнины, предгорья, низкогорья
Ку, ТВР, осадки	Менее 1, промывной, 1500-2500 мм
Растительность	Вечнозеленые леса с примесью листопадных пород
pH	4,0-5,5 по всему профилю
Гумус, %	2-7, Сгк/Сфк 0,5-0,25

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала с запасами  
подстилки 10 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц/га [22]	210
Наземные части, ц/га [22]	197,4
Наземные части, % [22]	94
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	186

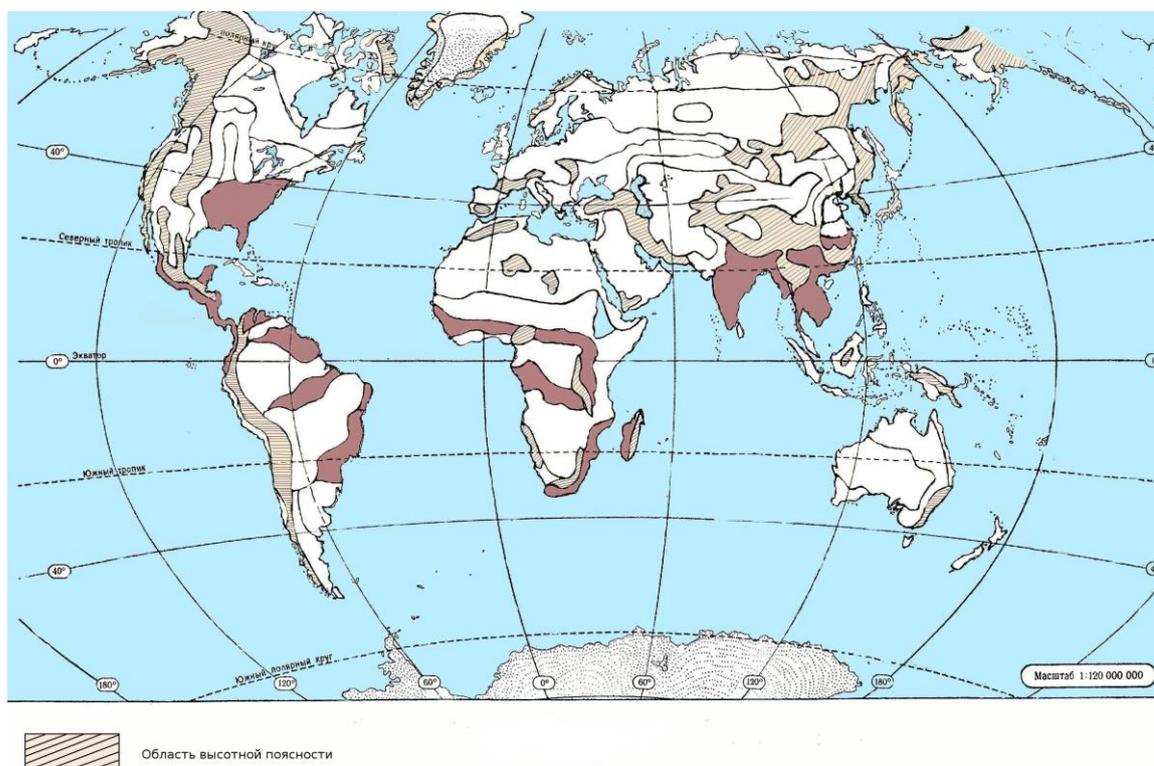


Рисунок к приложению 27. Ареал с запасами подстилки 10 т/га

**Коэффициенты корреляции для ареала  
с запасами подстилки 10 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ky</i>	<i>pH</i>
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	0,16	1	0	0	0
Температура	-0,12	-0,09	1	0	0
Ky	-0,04	0,009	-0,11	1	0
pH	0,33	0,25	-0,11	-0,03	1

### Результаты дисперсионного анализа для ареала 10 т/га

<i>Источник варьирования</i>	<i>Степень влияния на основной результирующий признак – запасы подстилки</i>
Наземный опад	0
$S_{t>10}^{\circ C}$	0
Ky	0
pH	12

Результаты дисперсионного анализа показывают, что изменение запасов подстилки в ареале на 12% определяются pH среды в ареале. Варьирование значений других факторов незначительно и не оказывает влияния на варьирование запасов подстилки в ареале.

Уравнения криволинейной регрессионной связи имеют для ареала с запасами подстилки 10 т/га следующий вид:

$$y = 707,8 - 7,6x + 0,23x^2 \text{ для } x=\text{О.н.},$$

$$y = 203,6 - 0,03x + 0,000003x^2 \text{ для } x = S_{t>10}^{\circ C},$$

$$y = - 410,5 + 694,7x - 204,5x^2 \text{ для } x = Ky,$$

$$y = 4663 - 2209x + 267x^2 \text{ для } x=\text{pH}.$$

Ошибки прогноза лежат в пределах 24-30%. Представление уравнения регрессионной связи в виде выражения (для  $x = Ky$ ):

$$y = 435,9 - 984,4x + 833,9x^2 - 217,2x^3 \text{ ошибку прогноза уменьшают на 2\%}.$$

**Показатели запасов напочвенной подстилки для ареала  
с з.н.п. 12 т/га**

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1. Лесостепь	10,6	Сихотэ-Алинь (Ур. "Благодатное")	Смирнова Е.А, 1997
2. Лесостепь	21,9	Сихотэ-Алинь (Ур. "Благодатное")	Смирнова Е.А, 1997
3. Лесостепь	20,8	Сихотэ-Алинь (Ур. "Благодатное")	Смирнова Е.А, 1997
4. Лесостепь	12,8	Сихотэ-Алинь (Ур. "Благодатное")	Смирнова Е.А, 1997
5. Лесостепь	15,4	Сихотэ-Алинь (Ур. "Благодатное")	Смирнова Е.А, 1997
6. Лесостепь	13,3	Сихотэ-Алинь (Ур. "Благодатное")	Смирнова Е.А, 1997
7. Лесостепь	19,4	Сихотэ-Алинь (Ур. "Зимовейный")	Смирнова Е.А, 1997
8. Лесостепь	16,6	Сихотэ-Алинь (Кл. "Зимовейный")	Смирнова Е.А, 1997
9. Лесостепь	26,3	Сихотэ-Алинь (Кл. "Зимовейный")	Смирнова Е.А, 1997
10. Лесостепь	17,0	Сихотэ-Алинь (Ур. "Благодатное")	Смирнова Е.А, 1997
11. Лесостепь	14,5	Сихотэ-Алинь (Ур. "Ясная")	Смирнова. Е, 1997
12. Лесостепь	11,9	Сихотэ-Алинь (Ур. "Ясная")	Смирнова. Е, 1997
13. Лесостепь	17,8	Сихотэ-Алинь (Ур. "Ясная")	Смирнова. Е, 1997
14. Лесостепь	18,0	Сихотэ-Алинь (Ур. "Ключ Кабаний")	Смирнова. Е, 1997
15. Лесостепь	10,5	Сихотэ-Алинь (Ур. "Ключ Кабаний")	Смирнова. Е, 1997
16. Лесостепь	21,9	Сихотэ-Алинь (Ур. "Ключ Кабаний")	Смирнова. Е, 1997
17. Лесостепь	142	США	Ovington a.oth., 1962

18. Разнотравная степь	110	США	Ovington a.oth., 1962
19. Лесостепь	121	Среднерусская возвышенность	Базилевич, 1965
20. Лесостепь	112	Приуралье	Базилевич, 1962
21. Лесостепь (прерии)	211	США	Ovington a.oth., 1962
22. Лесостепь	132	западная часть Центральных равнин, США	Ovington a.oth., 1962
23. Высокотравные степи	110	США	Ovington a.oth., 1962
24. Маньчжурская лесостепь	109	Центральная Маньчжурии	Базилевич, 1965
25. Степные равнины	94	Центральная Маньчжурия	Базилевич, 1965
26. Лесостепь	79	Красноярский край	Базилевич, 1965
27. Лесостепь	133	Канский лесостепной остров Средней Сибири	Базилевич, 1965
28. Лесостепь	102	Иркутско- Балаганский лесостепной остров Средней Сибири	Базилевич, 1965
29. Зауральская лесостепь	122	Приуралье	Базилевич, 1965
30. Лесостепь	142	Южный Урал	Базилевич, 1965

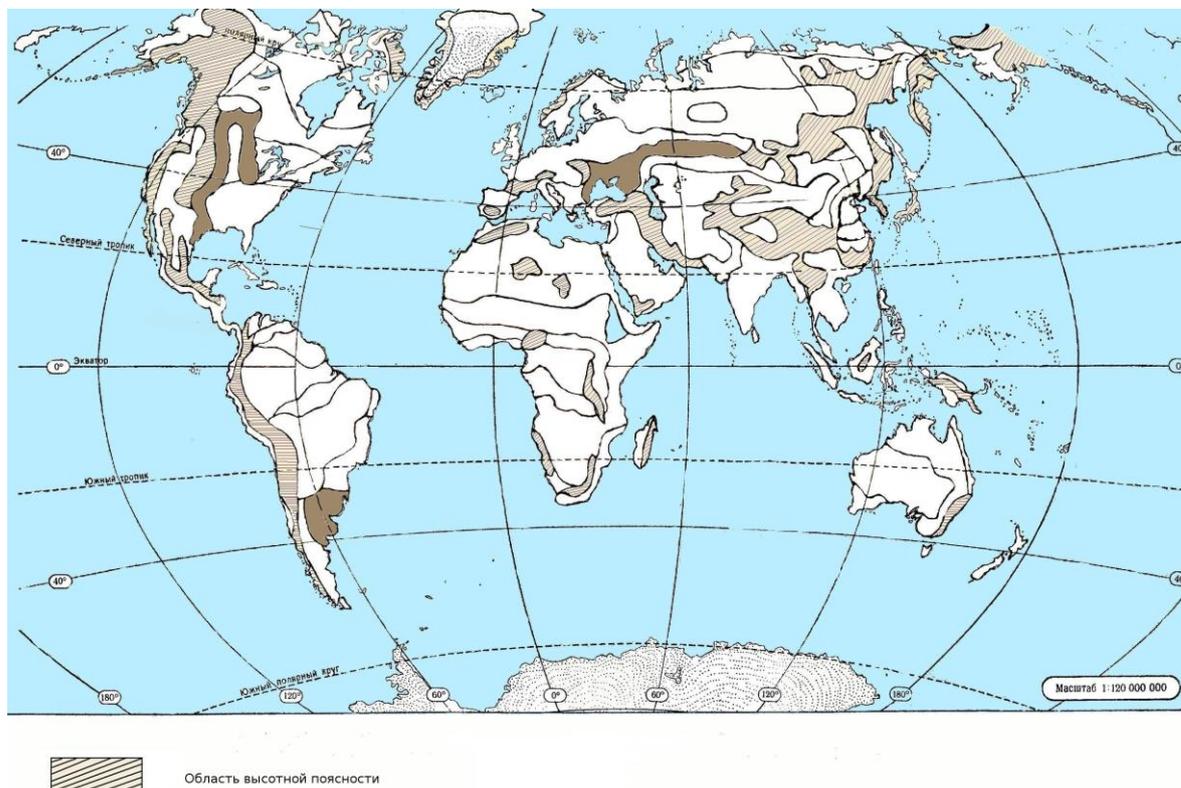


Рисунок к приложению 28. Ареал с запасами подстилки 12 т/га

### Условия формирования, основные и диагностические свойства ареала с запасами подстилки 12 т/га

Почвы лугово-злаковых степей	Евразия (от придунайских равнин до Забайкалья), Северная Америка (Великие равнины)
Рельеф	Возвышенные эрозионные равнины, слабодренированные низменности, денудационно-увалисто-холмистые равнины, древние террасы, предгорные и межгорные котловины и др
Ку, ТВР, осадки	0,6-1,2, 0,44-0,77, периодически промывной, непромывной, 450-550 мм
Растительность	остепненные луга и луговые степи в сочетании с лесами
pH	pH от нейтрального в верхней части профиля до слабощелочного внизу
Содержание гумуса	Высокое и средневысокое

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала  
с запасами подстилки 12 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц/га [22]	104-130
Наземные части, ц/га [22]	37-80
Наземные части, % [22]	36-62
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	64

**Содержание основных групп микроорганизмов в ареале  
с запасами подстилки 12 т/га [180]**

<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Количество микроорганизмов в тыс. на 1 га</i>				
	<i>Общее число</i>	<i>Неспорообразующие бактерии</i>	<i>Бациллы</i>	<i>Актиномицеты</i>	<i>Грибы</i>
121	54450	23250	11250	19500	450

**Коэффициенты корреляции для ареала с запасами подстилки 12 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ky</i>	<i>pH</i>
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	0,05	1	0	0	0
Температура	0,4	0,07	1	0	0
Ky	0,05	0,2	0,12	1	0
pH	0,04	0,14	0,29	0,09	1

**Результаты дисперсионного анализа для ареала 12 т/га**

<i>Источник варьирования</i>	<i>Степень влияния на основной результирующий признак – запасы подстилки</i>
Наземный опад	0, 58 (58%)
S <sub>t</sub> °C	0,13 (13%)
Ky	0
pH	0,21 (21%)

Уравнения криволинейной регрессионной связи имеют для ареала с запасами подстилки 12 т/га следующий вид:

$$y = 144 - 0,69X + 0,005x^2 \text{ для } x=\text{О.н.},$$

$$y = -50,5 + 0,11x - 0,00002x^2 \text{ для } x=S_{t>10} \text{ } ^\circ\text{C},$$

$$y = 111,3 - 10,9x + 4,8x^2 \text{ для } x = \text{Ку},$$

$$y = 17,8 - 519,2x + 40,5x^2 \text{ для } x=\text{рН}.$$

Ошибки прогноза лежат в пределах 20-28%.

**Показатели запасов напочвенной подстилки для ареала  
с з.н.п. 15 т/га**

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местоположение</i>	<i>Источники</i>
1. Березняк ирисово-разнотравный	16,3	Россия	Шибарева, 2004
2. Березняк разнотравный	19,1	Россия	Шибарева, 2004
3. Смешанный лес	13,2	Россия	Шибарева, 2004
4. Смешанный лес	14,6	Россия	Шибарева, 2004
5. Смешанный лес	19,9	Россия	Шибарева, 2004
6. Смешанный лес	17,2	Россия	Шибарева, 2004
6. Бучина(Fagus silvatica)	186	Бавария	Ремезов и др., 1965
7. Бучина (Fagus orientalis), 25 лет	147	Азербайджан	Дзенс-Литовская, 1960
8. То же, 40 лет	165	Там же	Тот же
9. То же, 50 лет	182	Там же	Тот же
10. Южный бук	122	Новая Зеландия	Chandler, 1941
11. Широколиственный лес	146	Центральная Европа	Тот же
12. Дубрава	120		Тот же
13. Широколиственные приатлантические леса	172	Валенсия	Смирнова, Городенцева, 1958
14. Широколиственные приатлантический леса	153	Бельгия	Те же
15. Широколиственные леса	176	Центральная Европа (Германия)	Те же
16. Широколиственные леса	124	Центральная Европа (Загреб)	Те же
17. Широколиственные приатлантические леса	181	Бельгия	Те же
18. Дубрава	152	Воронежская обл.	Ремезов и др., 1965
19. Горный грабинник	156	Крым	Тот же

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местоположение</i>	<i>Источники</i>
20. Горная дубрава	161	Там же	Тот же
21. Широколиственный кленовый лес	184	Там же	Chandler, 1941
22. Липняк осоково-снытьевый	140	Мордовия	Ремезов и др., 1959
23. Широколиственный лес	158	Центральная Россия	Тот же
24. Широколиственный лес	172	полуостров Камчатка	Ремезов и др., 1959
25. Широколиственный лес	163	Япония	Chandler, 1941
26. Широколиственный лес	161	побережье Тихого океана	Тот же
27. Широколиственный лес	131	Там же	Тот же
28. Широколиственный лес	125	Там же	Тот же
29. Бучина	182	Новая Зеландия	Тот же
30. Липняк разнотравный	129	Моск.область	Родин, Базилевич, 1956

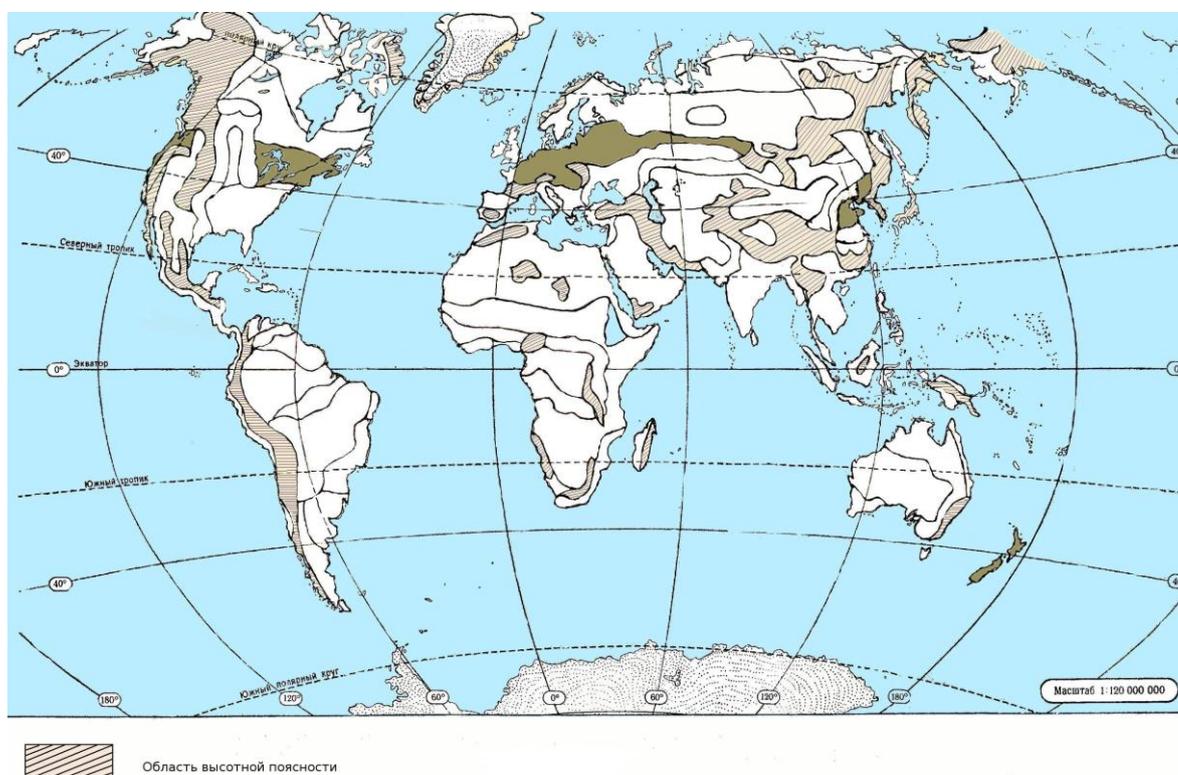


Рисунок к приложению 29. Ареал с запасами подстилки 15 т/га

**Условия формирования, основные и диагностические свойства ареала  
с запасами подстилки 15 т/га**

Почвы широколиственных лесов и лесостепей	Суббореальные внутриконтинентальные лесные и лесостепные области, Евразия (широтное простираие от Дунайских равнин до предгорий Саян), Северная Америка (субмеридионально к западу от Великих озер)
Рельеф	Повышенные хорошо дренируемые поверхности
Ку, ТВР, осадки	Равен или реже более 1, периодически промывной, 400-700 мм
Растительность	Травянистые широколиственные или мелколиственные леса
pH	3,5-5,5
Гумус, %	3-8,5, Сгк/Сфк – 0,9-1,7

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала  
с запасами подстилки 15 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц/га [22]	54
Наземные части, ц/га [22]	41
Наземные части, %	82
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	48

**Коэффициенты корреляции для ареала с запасами подстилки 15 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ку</i>	<i>pH</i>
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	0,1	1	0	0	0
Температура	-0,1	0,23	1	0	0
Ку	0,19	0,05	0,2	1	0
pH	-0,19	0,06	0,07	0,22	1

### Результаты дисперсионного анализа для ареала 15 т/га

<i>Источник варьирования</i>	<i>Степень влияния на основной результирующий признак – запасы подстилки</i>
Наземный опад	0,37 (37%)
$S_{t>10\text{ }^{\circ}\text{C}}$	0
Ky	0
pH	0

Уравнения криволинейной регрессионной связи имеют для ареала с запасами подстилки 151 ц/га следующий вид:

$$y = -305,9 + 18,6x - 0,19x^2 \text{ для } x = \text{О.н.},$$

$$y = 101,2 - 0,037 - 0,000006x^2 \text{ для } x = S_{t>10\text{ }^{\circ}\text{C}},$$

$$y = 674,8 - 1043x + 516,2x^2 \text{ для } x = \text{Ky},$$

$$y = 146,6 + 12,8 - 1,98x^2 \text{ для } x = \text{pH}.$$

Ошибки прогноза лежат в пределах 22-32%.

**Показатели запасов напочвенной подстилки для ареала  
с з.н.п. 33 т/га**

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1. Сосняк	14,5	Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
2. Лиственничник	18,8	Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
3. Кедровник	14	Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
4. Ельник	10	Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
5. Пихтарник	9	Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
6. Осиново-березовый лес	5	Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
7. Осиново-березовый лес	6	Средней Сибири	Ведрова Э.Ф., 2002
8. Ельник	40	Звенигородская биостанция МГУ	Подвезенная М.А., 2005
9. Ельник	30	Звенигородская биостанция МГУ	Подвезенная М.А., 2005
10. Ельник	3	Звенигородская биостанция МГУ	Подвезенная М.А., 2005
11. Ельник	143	Звенигородская биостанция МГУ	Подвезенная М.А., 2005
12. Ельник	2	Звенигородская биостанция МГУ	Подвезенная М.А., 2005
13. Ельник	36	Звенигородская биостанция МГУ	Подвезенная М.А., 2005
14. Ельник	13	Звенигородская биостанция МГУ	Подвезенная М.А., 2005
15. Терраса р.Качи	16,4	Красноярск	Мухортова Л.В., 1999
16. Терраса р.Качи	18,1	Красноярск	Мухортова Л.В., 1999
17. Терраса р.Качи	19	Красноярск	Мухортова Л.В., 1999
18. Терраса р.Качи	11,3	Красноярск	Мухортова Л.В., 1999
19. Терраса р.Качи	7,4	Красноярск	Мухортова Л.В., 1999
20. Терраса р.Качи	4	Красноярск	Мухортова Л.В., 1999
20. Ельникз-черничник	312	Великолукская область	Тот же

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
21. Березняк	15,8	Северная тайга	Шибарева С.В., 2004
22. Бруснично-лишайниковый сосняк северной тайги	46,2	Северная тайга	Шибарева С.В., 2004
23. Ельник	23	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004
24. Ельник	26	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004
25. Ельник	46	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004
26. Ельник	42	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004
27. Смешанные леса	56	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004
28. Лесостепь	16	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004
29. Лесостепь	18	Западная Сибирь	Шибарева С.В., 2004

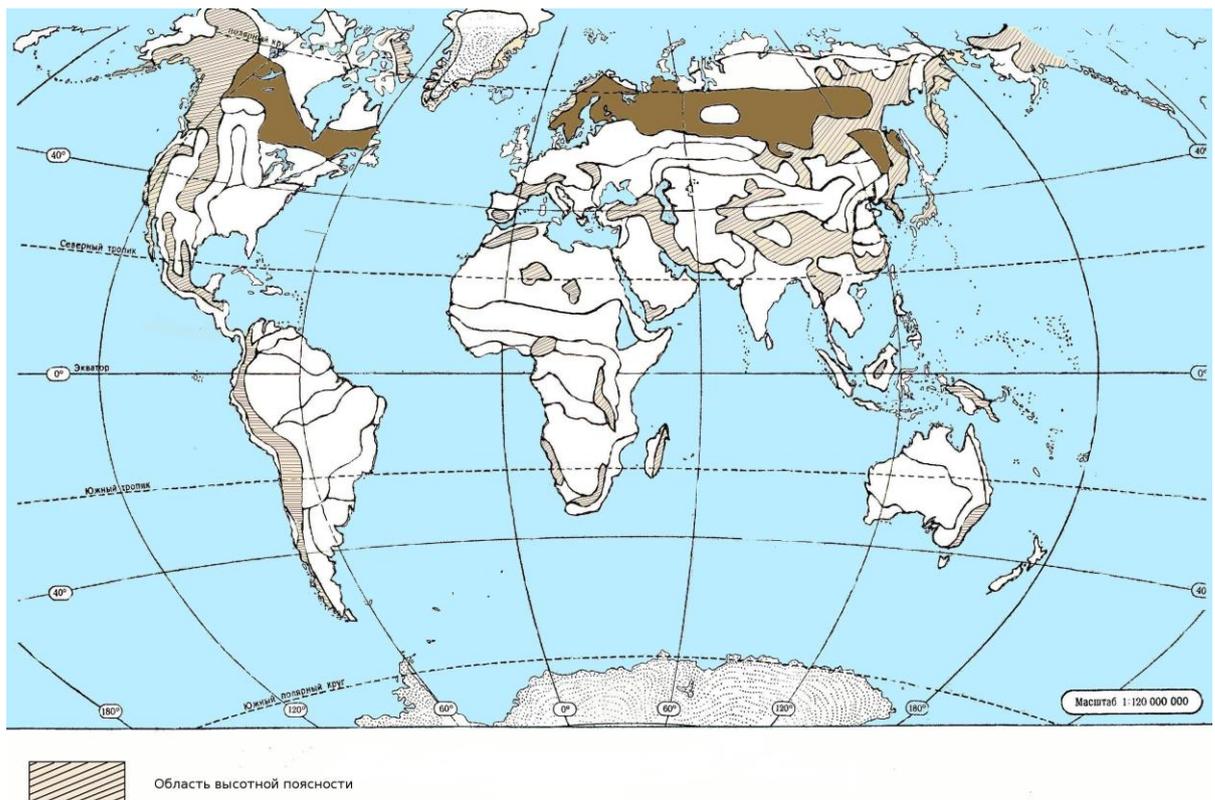


Рисунок к приложению 30. Ареал с запасами подстилки 33 т/га

**Условия формирования, основные и диагностические свойства ареала  
с запасами подстилки 33 т/га**

Почвы тайги и хвойно-широколиственных лесов (бореальные и суббореальные лесные области)	Хвойные и смешанные леса Евразии и Северной Америки, равнины Европы, Северной Америки, горы
Рельеф	Денудационные равнины и равнины ледниковых аккумуляций с хорошим дренажем, равнины, дренированные низменности, склоны.
Ку, ТВР, осадки	Менее 1, мерзлотный, промывной, 400-600 мм
Растительность	Северотаежные леса (сосна, ель), таежные леса, моховой покров, хвойные и смешанные леса, дуб, бук, граб
рН	рН кислый до сильнокислого, очень кислый 3,0-3,5
Гумус, %	От 60 в АО до 5 в Вh; Сгк/Сфк – 0,7-0,2

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала  
с запасами подстилки 33 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц/га [22]	33-55
Наземные части, ц/га [22]	18-34
Наземные части, % [22]	46-69
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	27,5

**Содержание основных групп микроорганизмов в ареале  
с запасами подстилки 33 т/га [183]**

<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Количество микроорганизмов в тыс. на 1 га</i>				
	<i>Общее число</i>	<i>Неспорообразующие бактерии</i>	<i>Бациллы</i>	<i>Актиномицеты</i>	<i>Грибы</i>
329	32480-42800	25040-40540	260-3960	600-2700	780-1400

### Коэффициенты корреляции для ареала с запасами подстилки 33 т/га

Показатели	Запасы подстилки	Наземный опад	Температура	Ky	pH
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	0,14	1	0	0	0
Температура	0,08	0,48	1	0	0
Ky	0,05	0,63	0,32	1	0
pH	0,24	0,02	0,06	0,13	1

### Результаты дисперсионного анализа для ареала 33 т/га

Источник варьирования	Степень влияния на основной результирующий признак – запасы подстилки
Наземный опад	0,04 (4%)
$S_{t>10\text{ }^{\circ}\text{C}}$	0,21 (21%)
Ky	0,134 (14 %)
pH	0,52 (52%)

Уравнения криволинейной регрессионной связи имеют для ареала с запасами подстилки 33 т/га следующий вид:

$$y = 37,5 + 20,3x - 0,34x^2 \text{ для } x = \text{О.н.},$$

$$y = - 55,4 + 0,49 - 0,0001x^2 \text{ для } x = S_{t>10\text{ }^{\circ}\text{C}},$$

$$y = 6,95 + 431,5 - 140,8x^2 \text{ для } x = \text{Ky},$$

$$y = 947,3 - 320,8 + 39,9x^2 \text{ для } x = \text{pH}.$$

Ошибки прогноза лежат в пределах 15-25 %.

**Показатели запасов напочвенной подстилки для ареала  
с з.н.п. 85 т/га**

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
Тундра кочковато-пятнисто-ожигово-злаково-кустарнич-ковая: 1. Дернина Там же Тот же	52	Новая Земля	Родин, Базилевич, 1965
2. Суглинистые пятна	0	Там же	Те же
Тундра пятнистая осоково-лишайниково-мохово-кустарничковая: 3. Кустарничково-моховые участки	26	Там же	Те же
4. Пятна выливания	0	Там же	Те же
5. Тундра горная кустарничковая	0	Там же	Те же
Тундра пятнистая осоково-лишайниково-мохово-кустарничковая: 6. Кустарничково-моховые участки	931	Там же	Те же
7. Пятна выливания	171	Там же	Те же
Тундра бугорчатая осоково-лишайниково-мохово-кустарничковая: 8. Бугорки с <i>Carex globularis</i>	286	Там же	Те же
9. Низинки с кустарничками и мхами	1017	Там же	Те же
10. Тундра с <i>Parave polare</i>	172	Там же	Томмэ, 1948
11. Тундра с <i>Erioforum</i>	680	Полярный Урал	Тот же
12. Тундра с <i>Carex stans</i>	992	северная Якутия	Сочава, 1933
13. Тундрасо <i>Stranostos commune</i>	708	Тикси	Тот же
14. Тундра с <i>Vaccinium mytillus</i>	514	Арханге-льская область	Богдановская-Гиенэф, 1938
15. Канино-Тиманская тундра с <i>Betula nana</i>	978	полуостров Канин	Тот же
16. Канино-Тиманская тундра с <i>Picea exselsa</i>	962	Там же	Тот же
17. Тундра осоково-лишайникова	740	о.Колгуев	Вихирева - Василькова, 1964
18. Тундра южная	973	Анадырская	Тот же

Сообщества	Запасы подстилки, ц/га	Местонахождение	Автор
		низменность	
19. Тундра с <i>Carex aquanties</i>	785	полуостров Ямал	Тот же
20. Тундра со <i>Stratonostos commun</i>	712	Земля Франца-Иосифа	Тот же
21. Тундра типичная	986	Там же	Александрова, 1958
22. Тундра типичная	920	полуостров Аляска	Тот же
23. Тундра с <i>Descampsia caespitosa</i>	960	Там же	Тот же
24. Тундра типичная	970	Там же	Тот же
25. Осоково-пушициевые кочкарники	941	Там же	Тот же
26. Тундра с <i>betula glanduliosa</i>	952	Тм же	Тот же
27. Тундра с <i>Cladonia r.</i>	967	Там же	Тот же
28. Тундра с <i>Cetraria cuculata</i>	956	Там же	
29. Канино-Тиманская тундра с <i>Betula pubescens</i>	643	полуостровов Канин	Томмэ, 1948
30. Тундра с <i>Salix hastata</i>	971	Земля Франца-Иосифа	Александрова, 1958

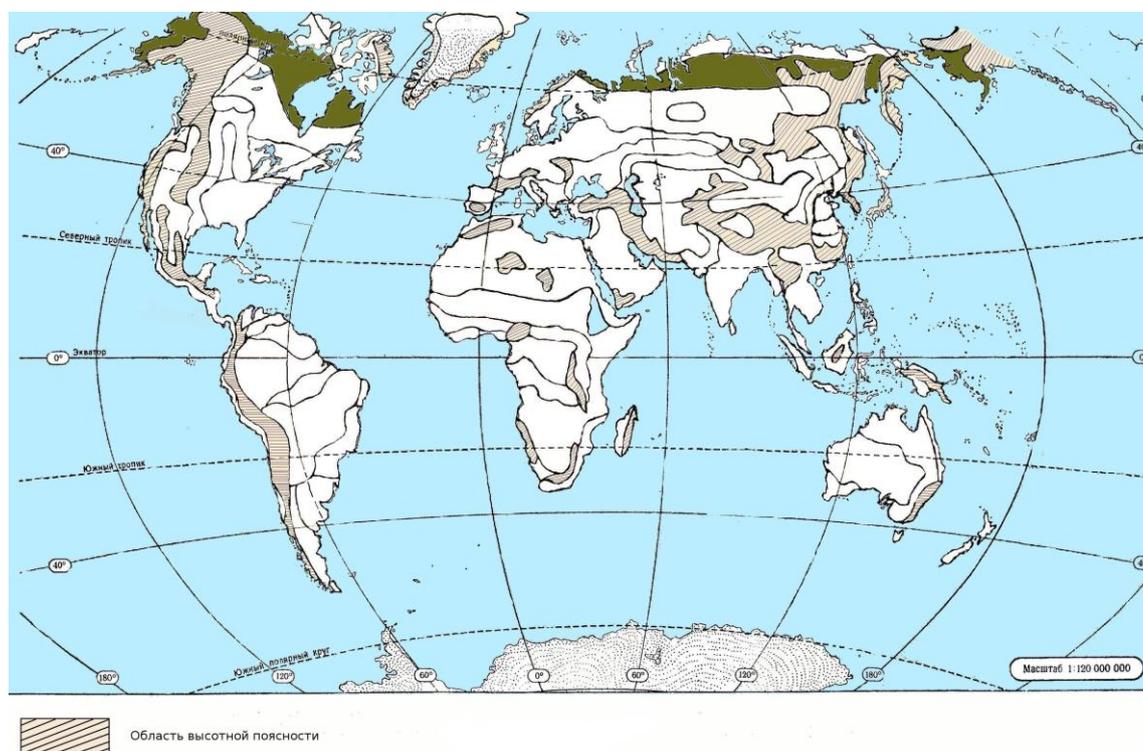


Рисунок к приложению 31. Ареал с запасами подстилки 85 т/га

**Условия формирования, основные и диагностические свойства ареала  
с запасами подстилки 85 т/га**

Тундровые и лесотундровые почвы	Евразия и Северная Америка
Рельеф	Денудационные равнины и равнины ледниковых аккумулятивных с хорошим дренажем и затрудненным дренажем
Ку, ТВР, осадки	Более 1, мерзлотный, от 300-350 мм
Растительность	Кустарничковая тундра, лесотундра, мохово-лишайниково-кустарничковый
pH	кислый
Гумус, %	3-4 фульватный, до 2, СгК/СфК – 0,3-0,5

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала  
с запасами подстилки 85 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц/га [22]	22,7
Наземные части, ц/га [22]	9,2
Наземные части, % [22]	41
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	9,5

**Содержание основных групп микроорганизмов в ареале  
с запасами подстилки 85 т/га [183]**

<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Количество микроорганизмов в тыс. на 1 га</i>				
	<i>Общее число</i>	<i>Неспорообразующие бактерии</i>	<i>Бациллы</i>	<i>Актиномицеты</i>	<i>Грибы</i>
848	42800	40540	260	600	1400

**Коэффициенты корреляции для ареала с запасами подстилки 85 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ку</i>	<i>pH</i>
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	0,39	1	0	0	0
Температура	0,006	0,39	1	0	0

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ку</i>	<i>pH</i>
Ку	-0,16	-0,13	-0,02	1	0
pH	-0,15	0,14	-0,05	0,25	1

### Результаты дисперсионного анализа для ареала 85 т/га

<i>Источник варьирования</i>	<i>Степень влияния на основной результирующий признак – запасы подстилки</i>
Наземный опад	0, 16 (16%)
$S_{t>10} \text{ } ^\circ\text{C}$	0,06 (6%)
Ку	0,02 (2%)
pH	0 (0%)

Уравнения криволинейной регрессионной связи имеют для ареала с запасами подстилки 85 т/га следующий вид:

$$y = - 570,4 + 283,3x - 13,4x^2 \text{ для } x = \text{О.н.},$$

$$y = 1262 - 1,5x + 0,001x^2 \text{ для } x = S_{t>10} \text{ } ^\circ\text{C},$$

$$y = 420,4 + 516,5x - 145,6x^2 \text{ для } x=\text{Ку},$$

$$y = 5659 - 1848x + 146,3x^2 \text{ для } x = \text{pH}.$$

Ошибки прогноза лежат в пределах 22-28%.

## Показатели запасов напочвенной подстилки для ареала с з.н.п. 141,4 т/га

<i>Сообщества</i>	<i>Запасы подстилки, ц/га</i>	<i>Местонахождение</i>	<i>Автор</i>
1. Ельник сфагновый	78,1	(Западная Сибирь)	Шибарева, 2004
2. Ельник зеленомошник	42,0	(Западная Сибирь)	Шибарева, 2004
3. Лиственничник кустарничково-зеленомошный	44,2	(Западная Сибирь)	Шибарева, 2004
4. Лиственничник кустарничково-лишайниковый	45,1	(Западная Сибирь)	Шибарева, 2004
5. Сосняк чернично-зеленомошный	19,3	(Западная Сибирь)	Шибарева, 2004
6. Сосняк лишайнико-зеленомошный	15,4	(Западная Сибирь)	Шибарева, 2004
7. Болото с Carex L., 34 года	1495	Там же	Тот же
8. Болото с Eryophorum L., 25 лет	1028	Там же	Тот же
9. Болото с Eryophorum L., 34 года	1042	Там же	Тот же
10. Болото с Eryophorum L., 59 лет	1223	Там же	Тот же
11. Сосняк сфагновый с участием Pinus silvestris	1820	Там же	Базилевич, 1962
12. Сосняк сфагново-пушицевый	1796	Там же	Тот же
13. Сосняк сфагновый, 20 лет	1867	Там же	Гаврилов, Карпов, 1962
14. Ельник сфагновый, с Ledeb palustre L., 25 лет	2350	Там же	Те же
15. Ельник сфагновый, с Ledeb palustre L., 60 лет	2410	Там же	Те же
16. Ельник сфагновый с Ledeb palustre L., 86-100 лет	2554	Там же	Те же
17. Ельник кислично-сфагновый, 25 лет	2115	Там же	Базилевич, 1962
18. Ельник кислично-сфагновый, 46 лет	2402	Там же	Тот же
19. Болото сфагновое со Scirpus L.	1008	Там же	Тот же
20. Болото с Phragmites	1028	Там же	Тот же

Сообщества	Запасы подстилки, т/га	Местонахождение	Автор
communis Trin.			
21. Болото с <i>Carex macroura</i> , 25 лет	965	Там же	Тот же
22. Болото с <i>Carex macroura</i> , 60 лет	995	Там же	Тот же
23. Болото с <i>Polytrichum communis</i>	1117	Там же	Тот же
24. То же, 25 лет	1925	Там же	Тот же
25. Болото со Sphagnales	819	Там же	Тот же
26. То же, 25 лет	1634	Там же	Тот же
27. Болото с Bryales	973	Там же	Гаврилов, Карпов, 1962
28. То же, 25 лет	981	Там же	Те же
29. То же ,42 года	1017	Там же	Те же
30. Болото с <i>Larix sibirica</i> Ledeb	1592	Там же	Базилевич, 1954

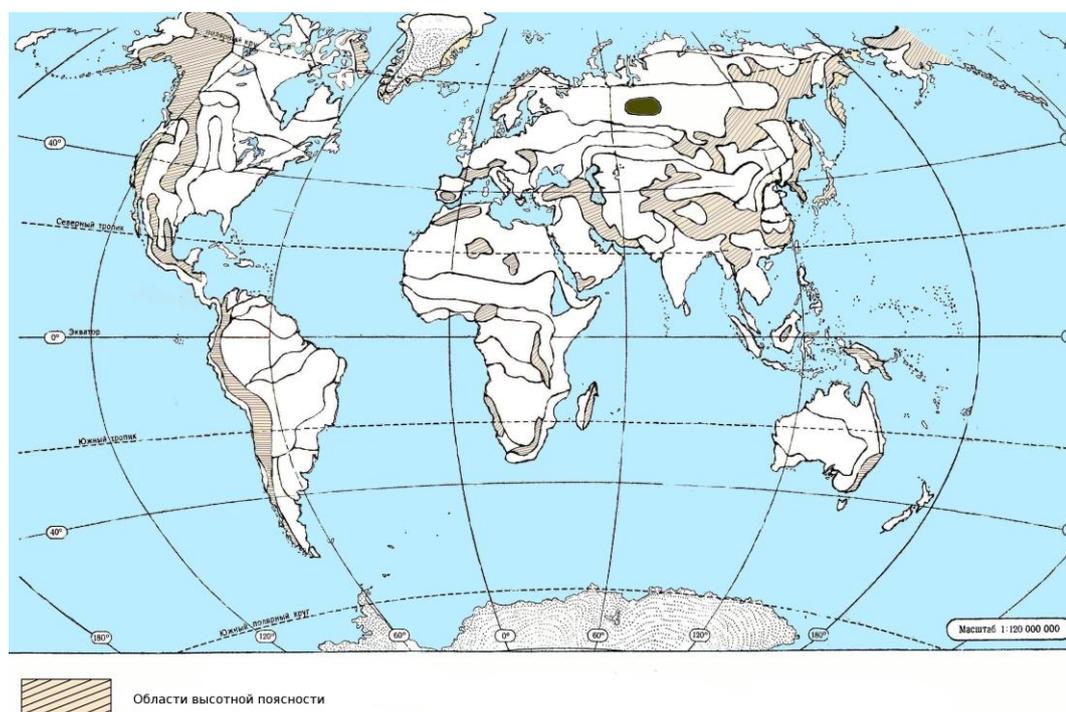


Рисунок к приложению 32. Ареал с запасами подстилки 141 т/га

**Показатели биологического круговорота в сообществах ареала  
с запасами подстилки 141,4 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Количество</i>
Опад, ц/га [22]	25
Наземные части, ц/га [22]	24,2
Наземные части, %	97
Средние значения наземного опада по ареалу, ц/га	23,6

**Содержание основных групп микроорганизмов в ареале  
с запасами подстилки 141,4 т/га [183]**

<i>Запасы подстилки ц/га</i>	<i>Количество микроорганизмов в тыс. на 1 га</i>				
	<i>Общее число</i>	<i>Неспорообразующие бактерии</i>	<i>Бациллы</i>	<i>Актиномицеты</i>	<i>Грибы</i>
1414	32480	25040	3960	2700	780

**Коэффициенты корреляции для ареала  
с запасами подстилки 141,4 т/га**

<i>Показатели</i>	<i>Запасы подстилки</i>	<i>Наземный опад</i>	<i>Температура</i>	<i>Ky</i>	<i>pH</i>
Запасы подстилки	1	0	0	0	0
Наземный опад	-0,18	1	0	0	0
Температура	0,11	0,13	1	0	0
Ky	0,18	0,09	0,38	1	0
pH	0,28	0,22	-0,35	0,13	1

**Результаты дисперсионного анализа для ареала 141,4 т/га**

<i>Источник варьирования</i>	<i>Степень влияния на основной результирующий признак - запасы подстилки</i>
Наземный опад	0
S <sub>t&gt;10 °C</sub>	0,03 (3%)
Ky	0
pH	0

Уравнения криволинейной регрессионной связи имеют для ареала с запасами подстилки 141,4 т/га следующий вид:

$$y = -2316 + 359,9x - 8,5x^2 \text{ для } x=\text{О.н.},$$

$$y = -837 + 4,7x - 0,002x^2 \text{ для } x=S_{t>10 \text{ о.с.}},$$

$$y = -3146 + 5029x - 1365x^2 \text{ для } x=\text{Ку},$$

$$y = 2486 - 723x - 103,8x^2 \text{ для } x=\text{рН}.$$

Ошибки прогноза лежат в пределах 15-28%. Представление уравнения регрессионной связи в виде кубического уравнения ошибку прогноза не уменьшают.

### Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 0,3 т/га

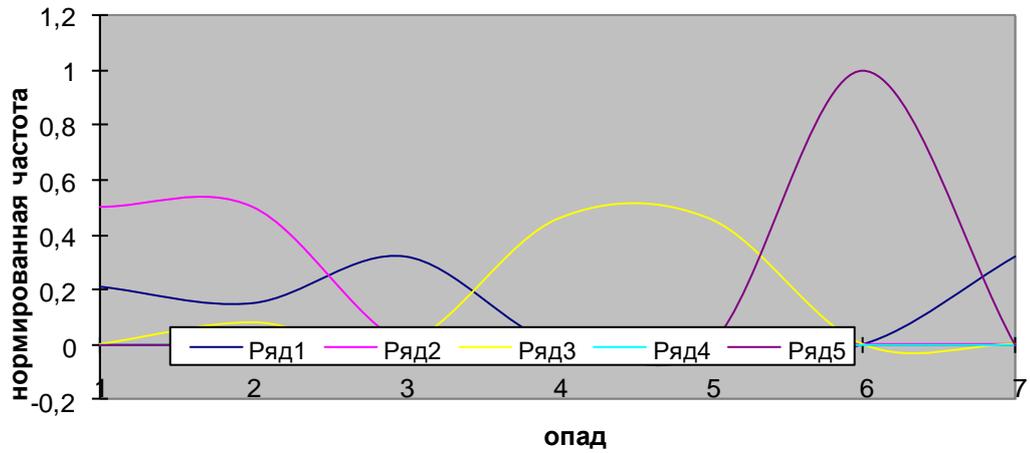


Рисунок 1. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 0,3 т/га в поле величины наземного опада

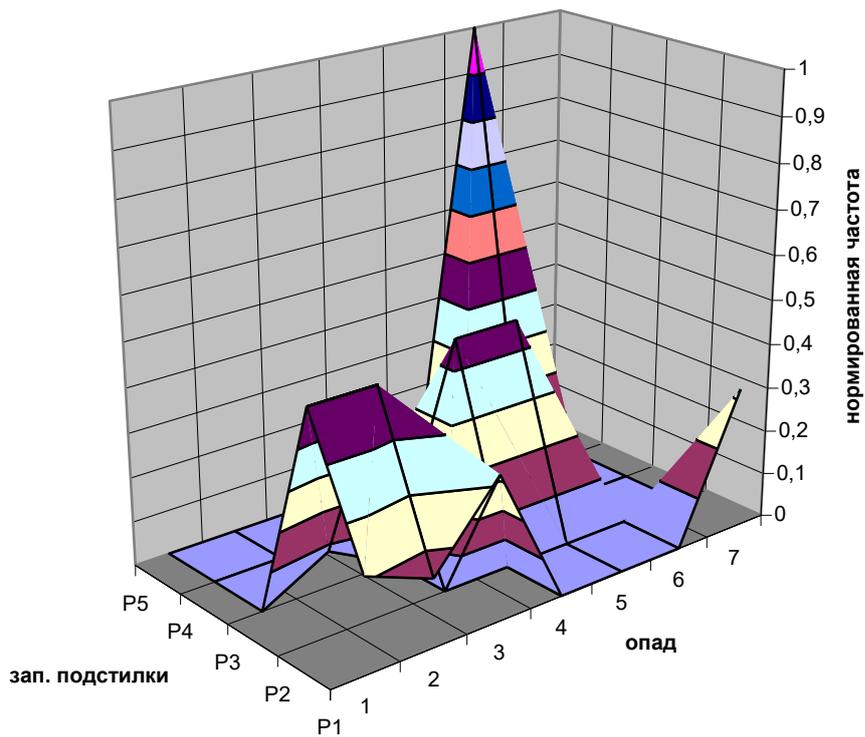


Рисунок 2. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 0,3 т/га в поле величины наземного опада

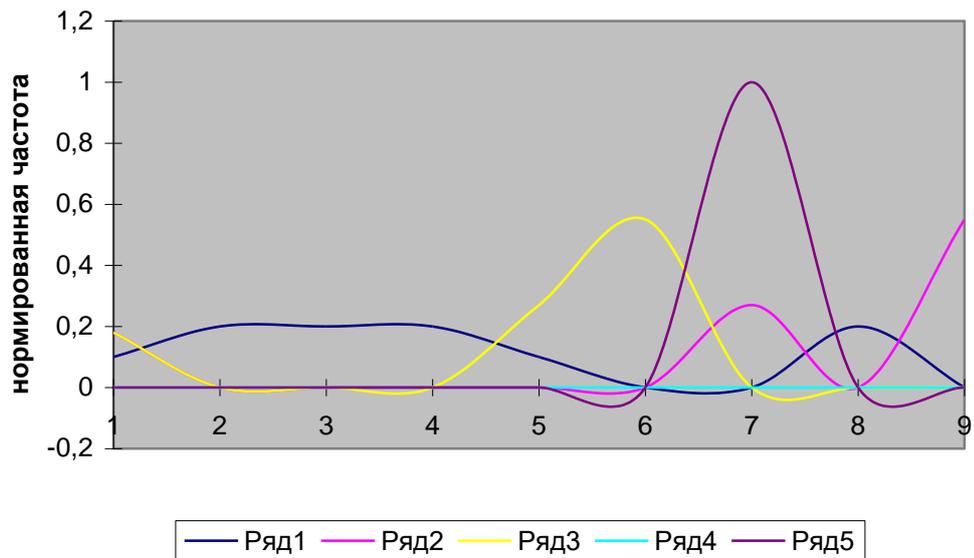


Рисунок 3. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 0,3 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

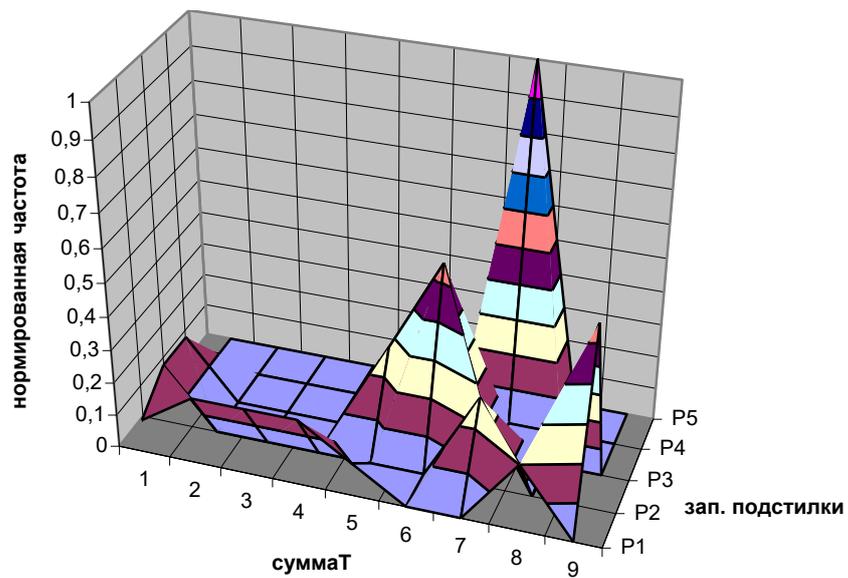


Рисунок 4. – «Стягивающая» поверхность ареала с запасами подстилки 0,3 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

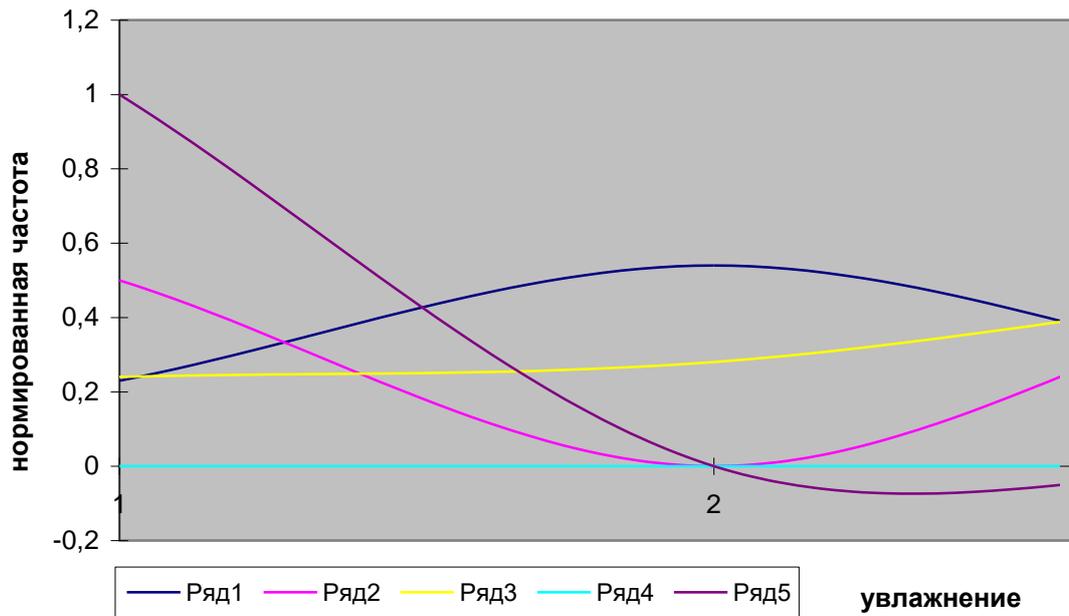


Рисунок 5. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 0,3 т/га в поле условий увлажнения

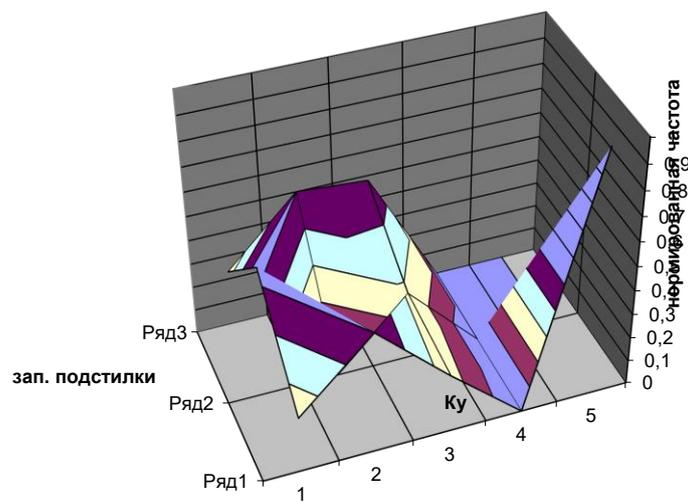


Рисунок 6. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 0,3 т/га в поле условий увлажнения

### Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 3,3 т/га

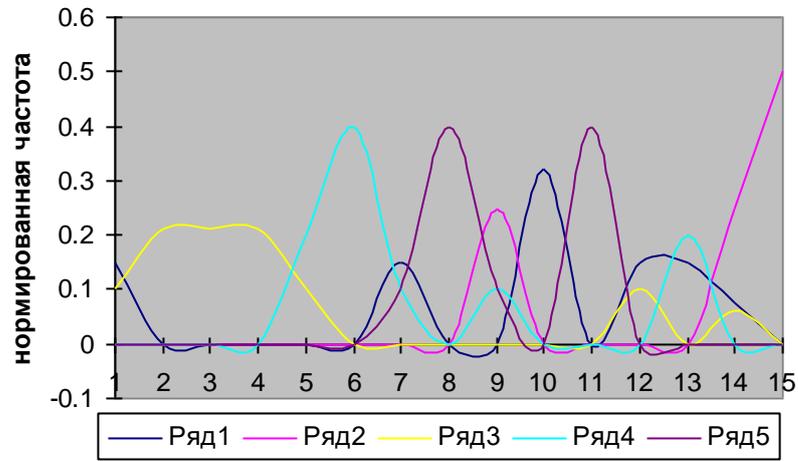


Рисунок 1. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 3,3 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

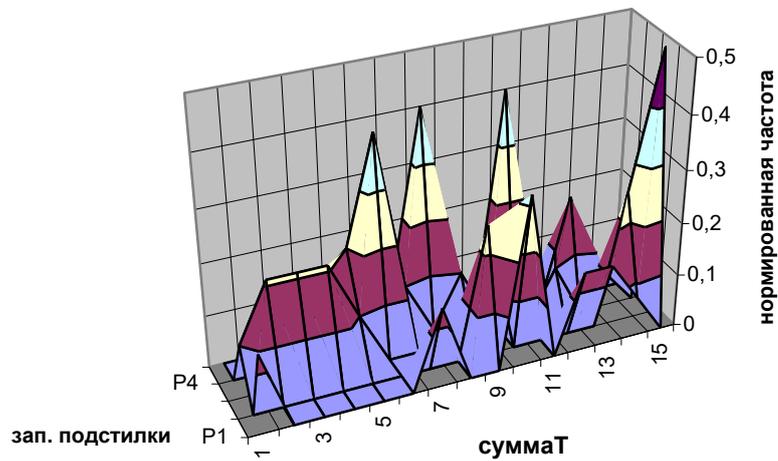


Рисунок 2. - Стягивающая поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 3,3 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

### Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 10 т/га

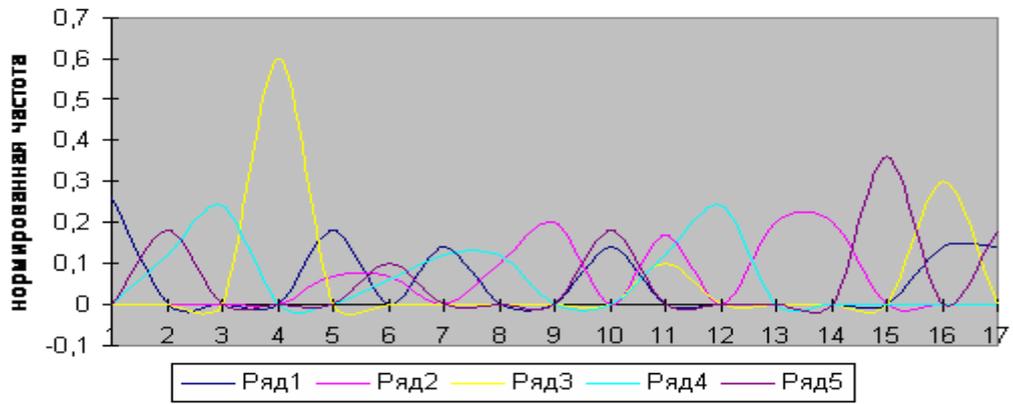


Рисунок 1. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 10 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

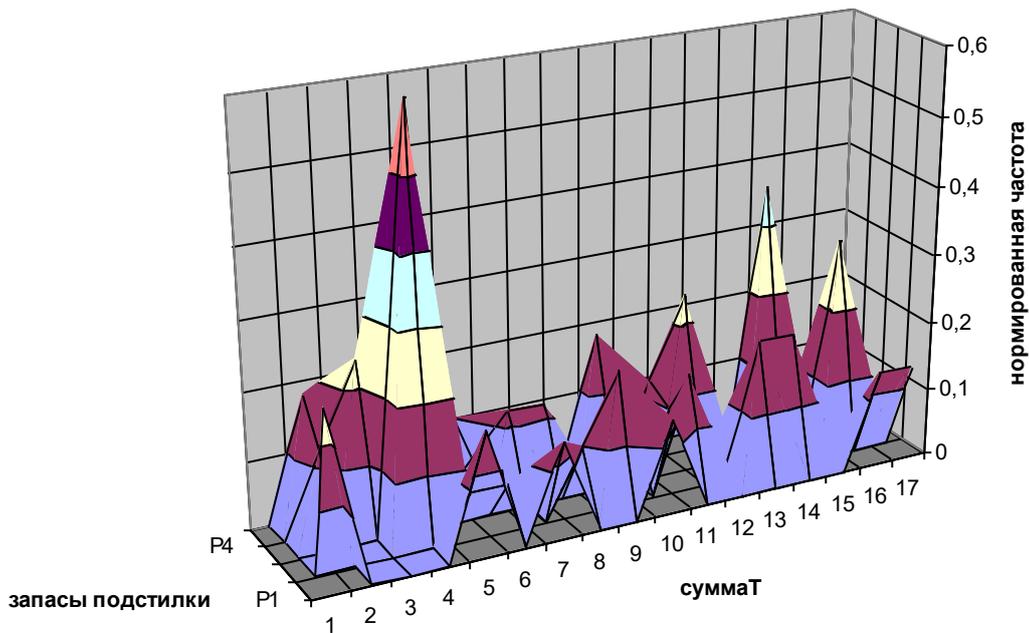


Рисунок 2. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 10 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

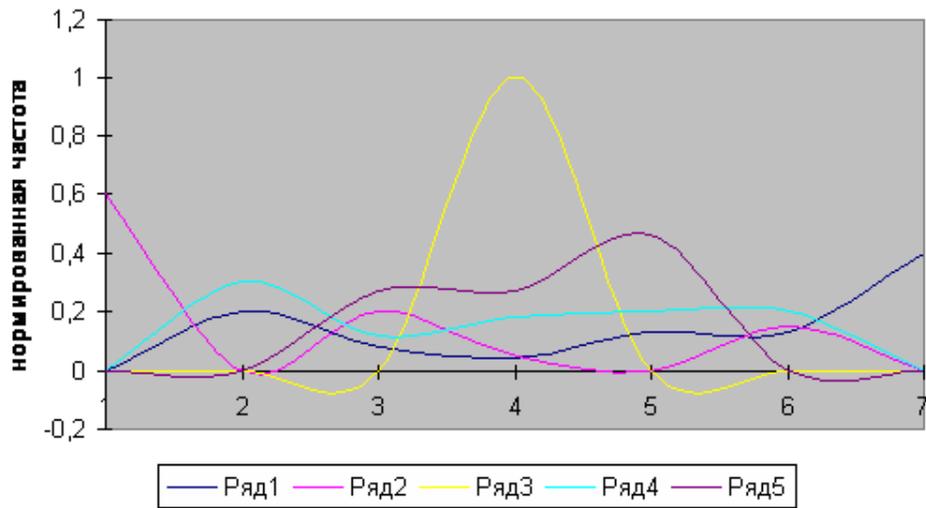


Рисунок 3. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 10 т/га в поле условий увлажнения (Ку)

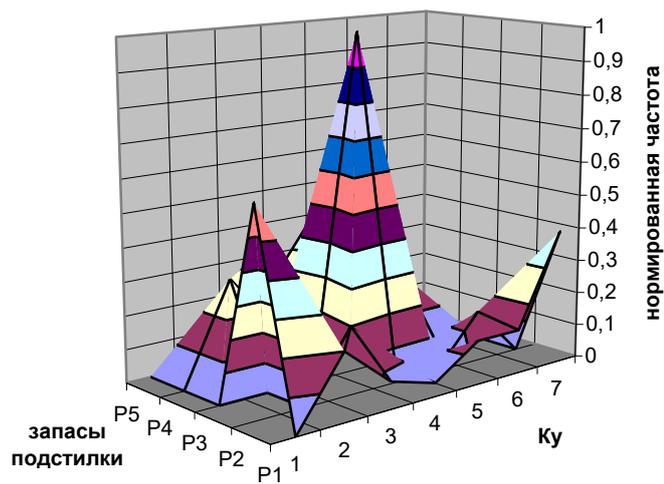


Рисунок 4. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 10 т/га в поле условий увлажнения (Ку)

### Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 12 т/га

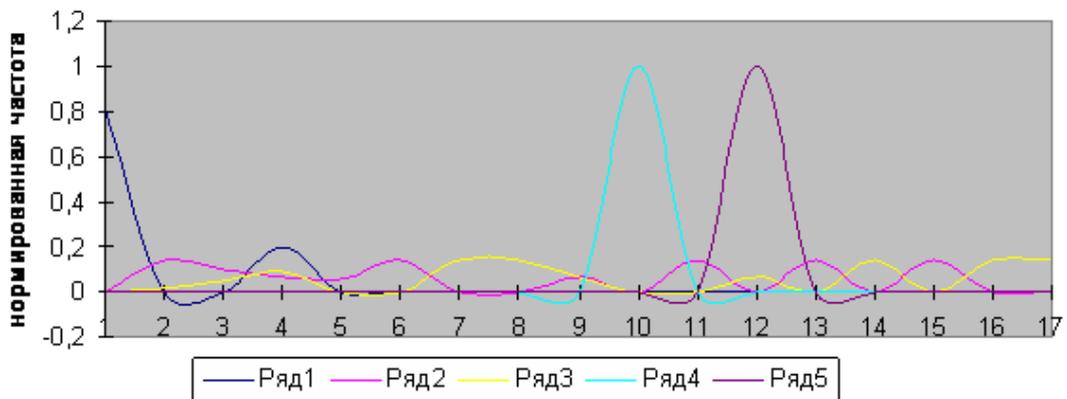


Рисунок 1. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 12 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

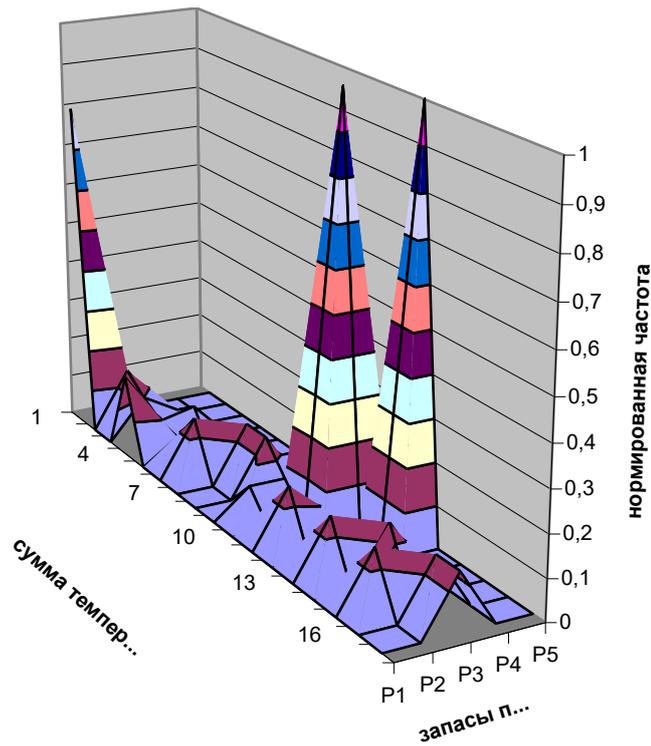


Рисунок 2. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 12 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

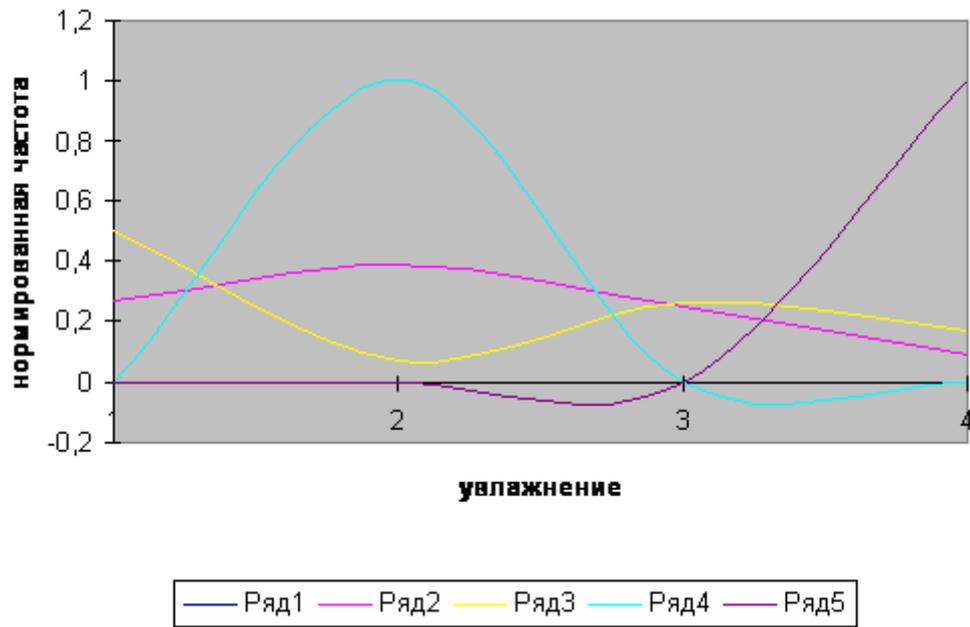


Рисунок 3. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 12 т/га в поле условий увлажнения ( $K_u$ )

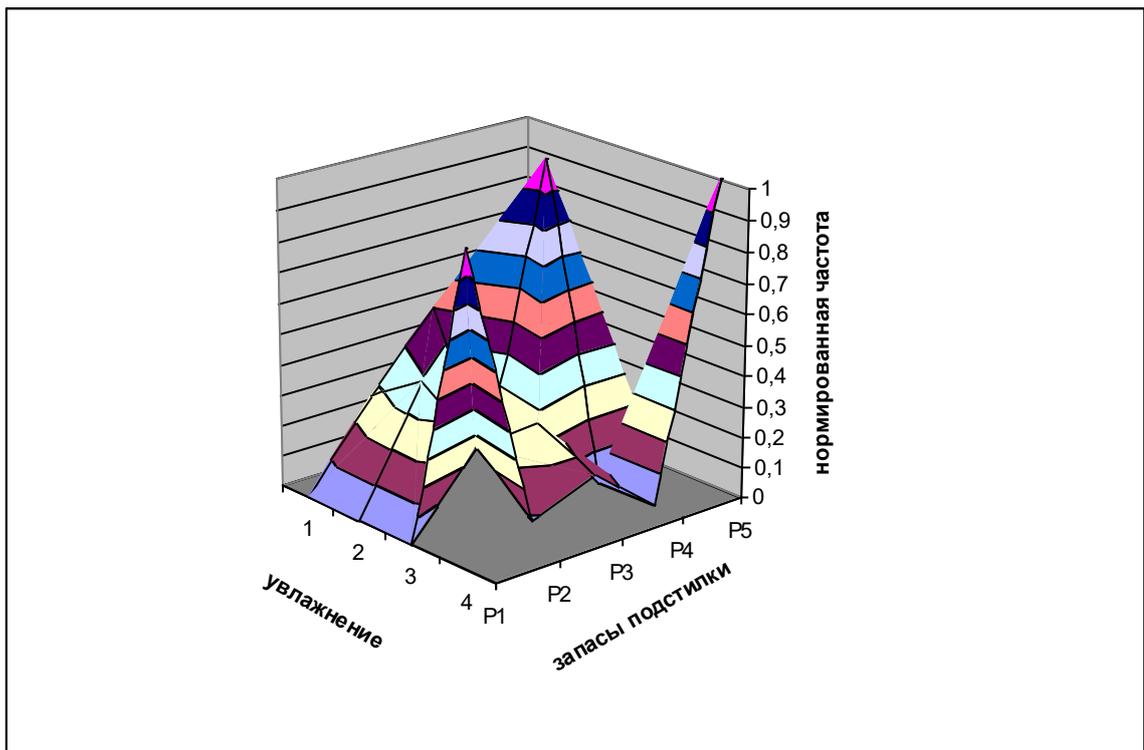


Рисунок 4. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 12 т/га в поле условий увлажнения ( $K_u$ )

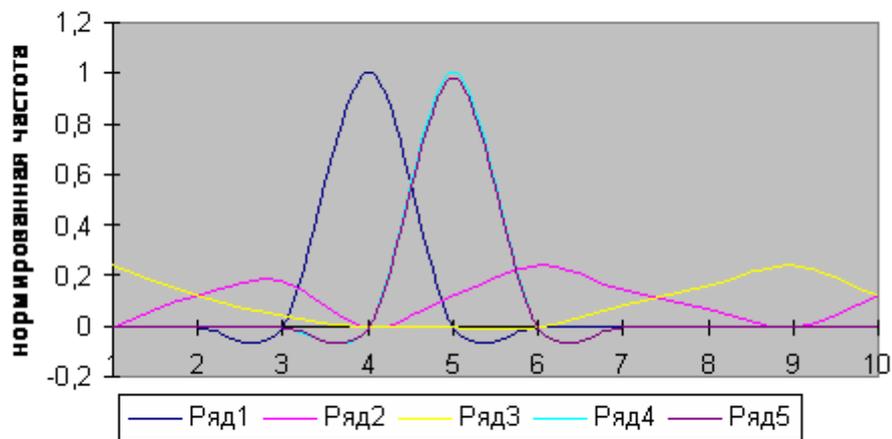


Рисунок 5. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 12 т/га в поле рН

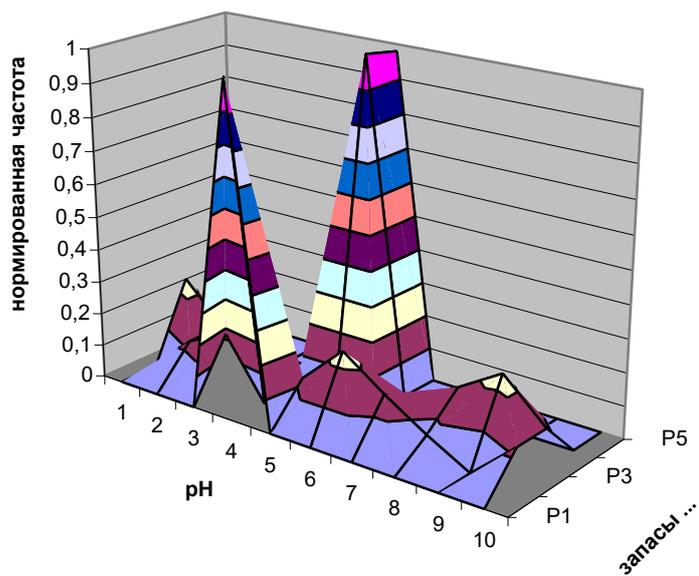


Рисунок 6. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 12 т/га в поле рН

### Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 15 т/га

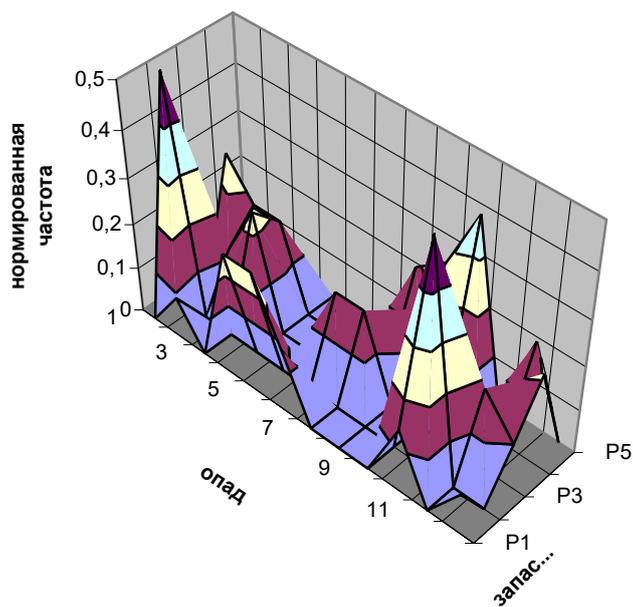
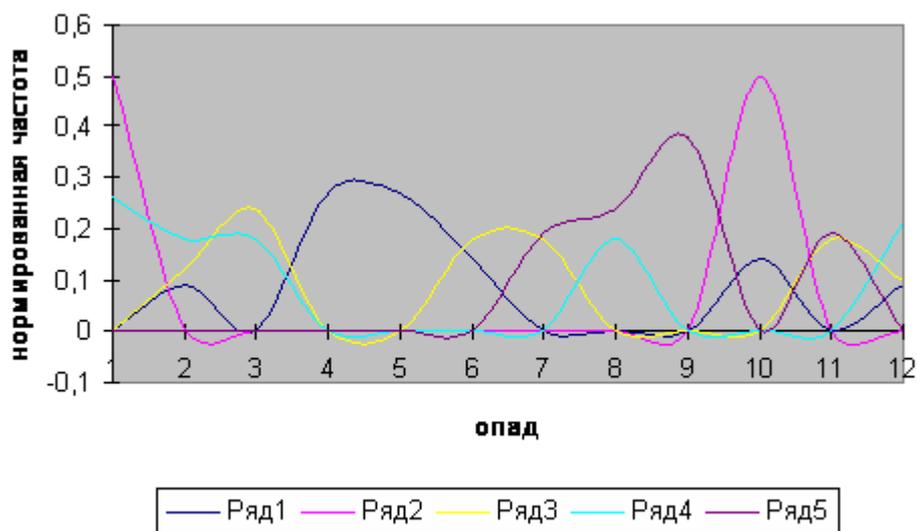


Рисунок 2. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 15 т/га в поле величины наземного опада

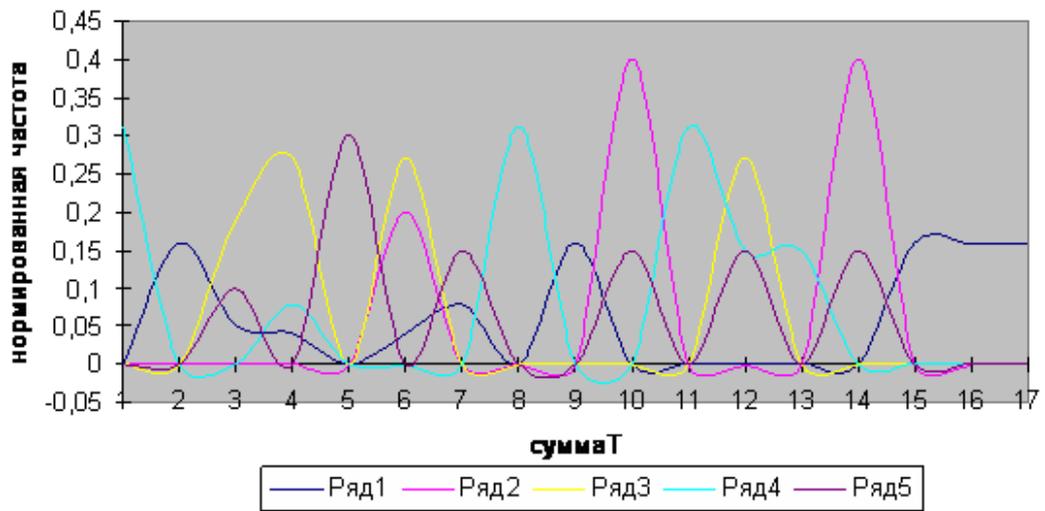


Рисунок 3. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 15 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

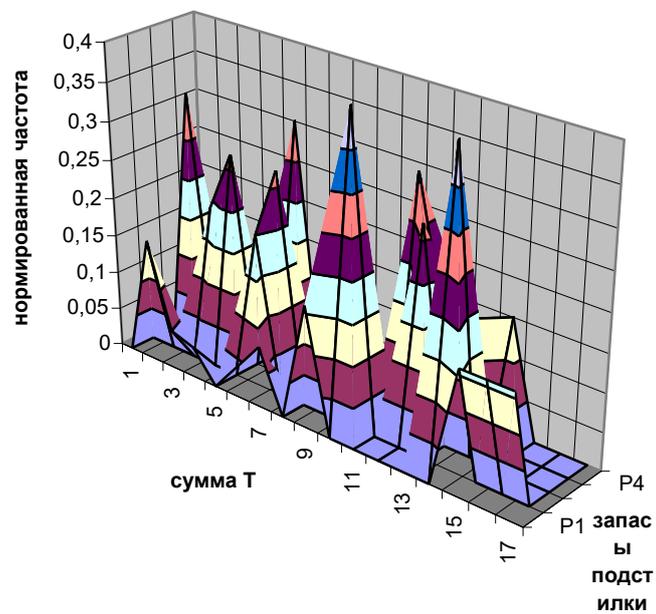


Рисунок 4. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 15 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

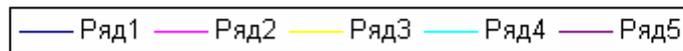
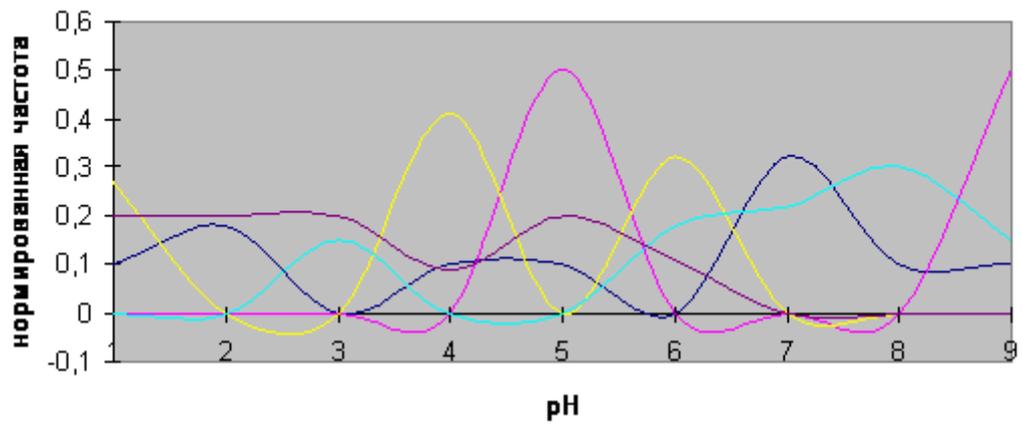


Рисунок 5. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 15 т/га в поле величины рН

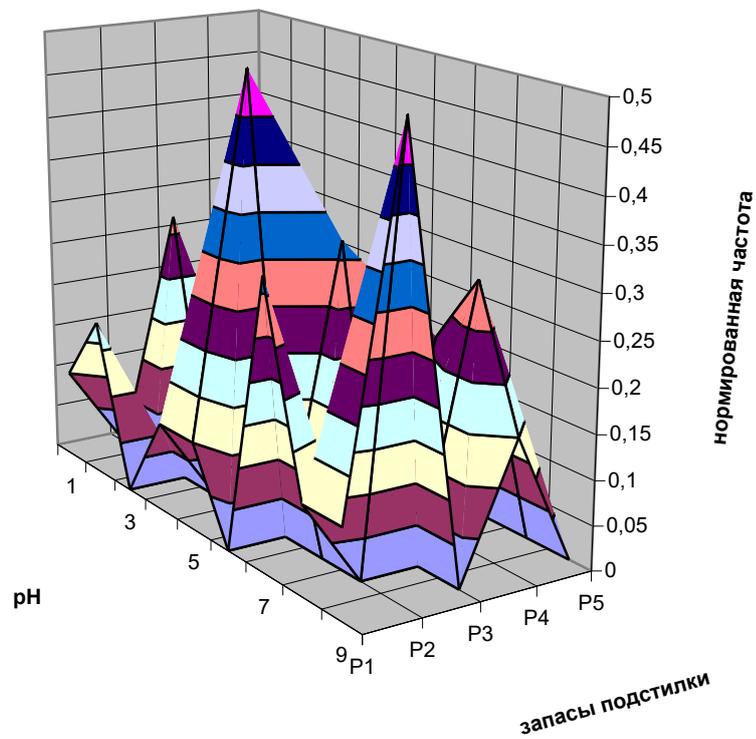


Рисунок 6. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 15 т/га в поле величины рН

### Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 33 т/га

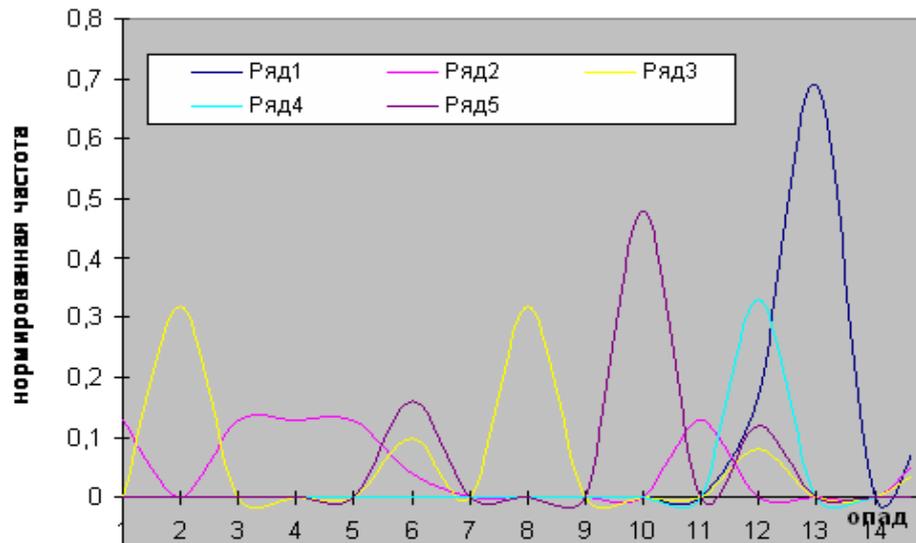


Рисунок 1. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 33 т/га в поле величины наземного опада

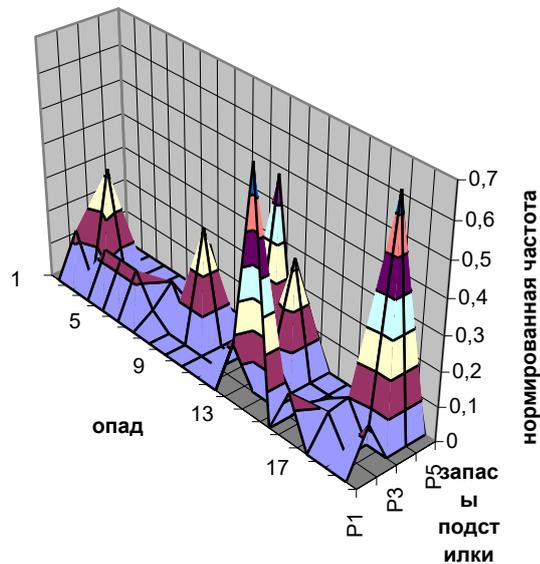


Рисунок 2. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 33 т/га в поле величины наземного опада

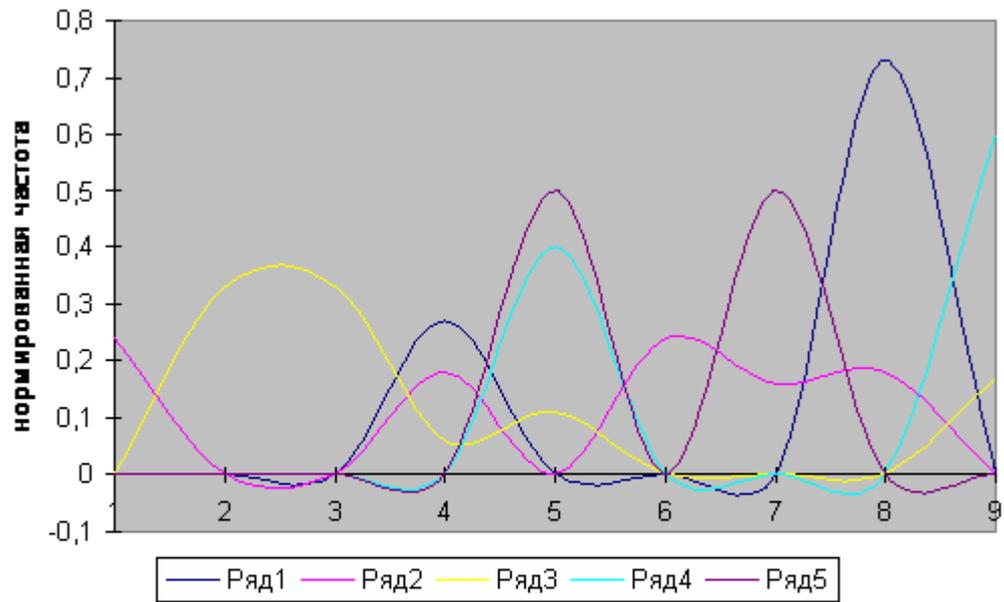


Рисунок 3. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 33 т/га в поле Ку

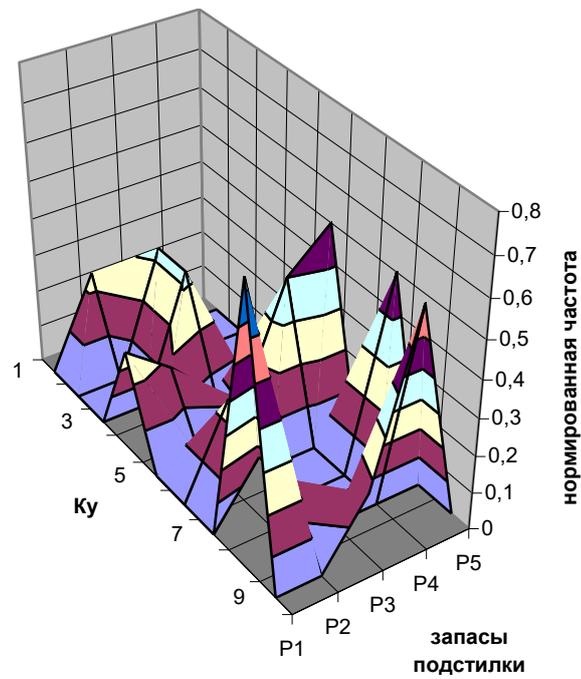


Рисунок 4. - «Стягивающая» ниша экологической ниши ареала с запасами подстилки 33 т/га в поле Ку

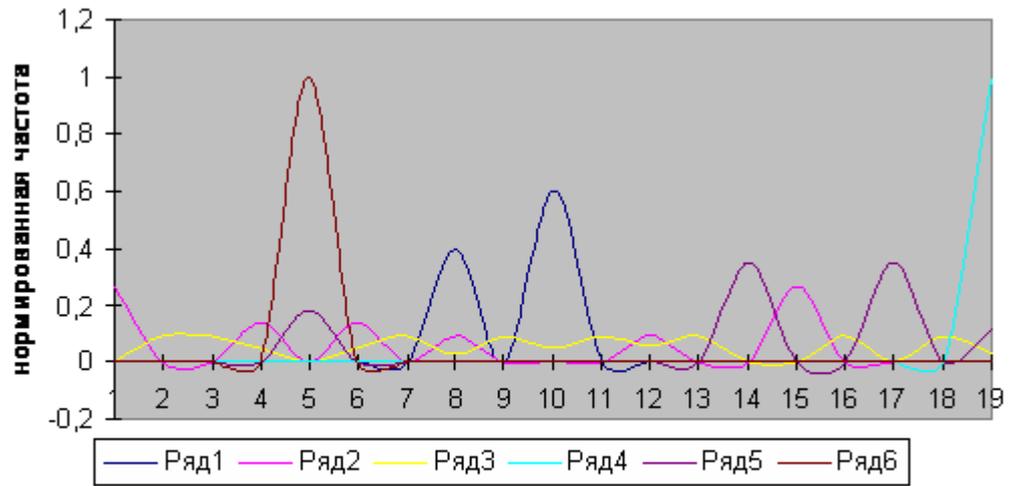


Рисунок 5. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 33 т/га в поле рН среды

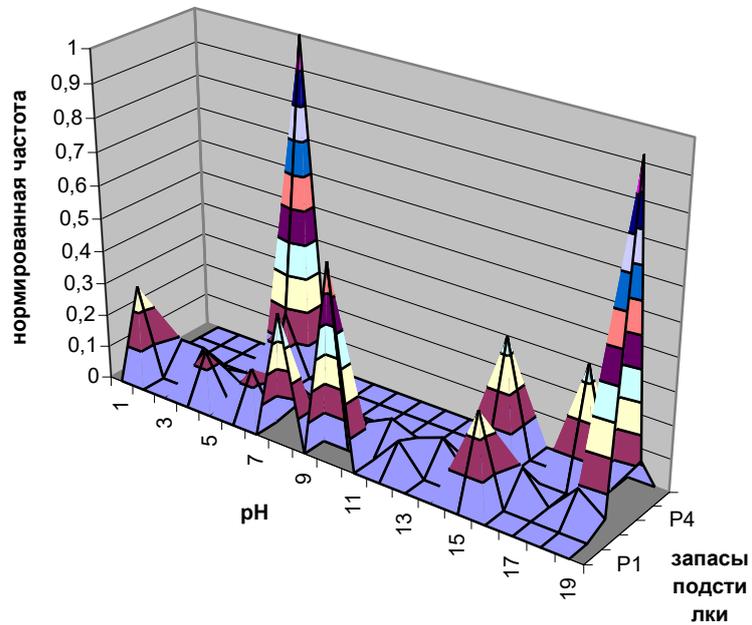


Рисунок 6. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 33 т/га в поле рН среды

### Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 85 т/га

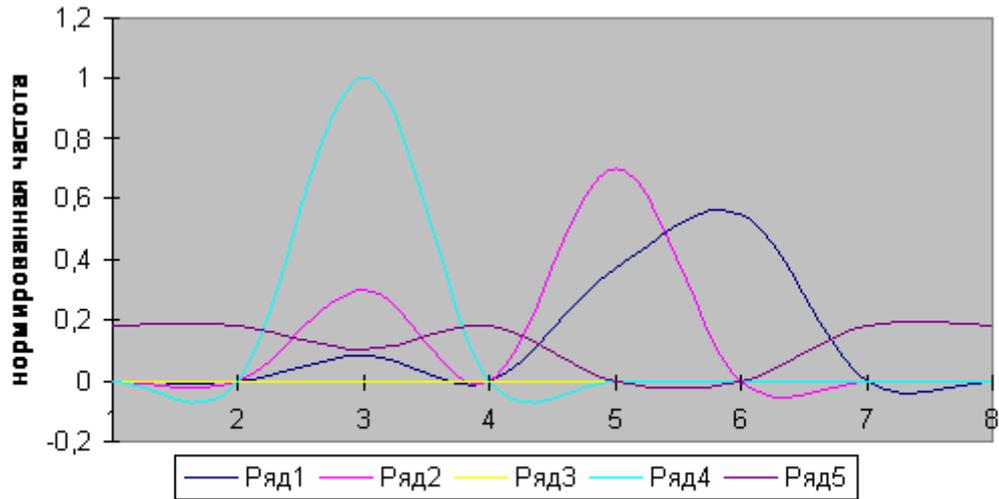


Рисунок 1. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 85 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

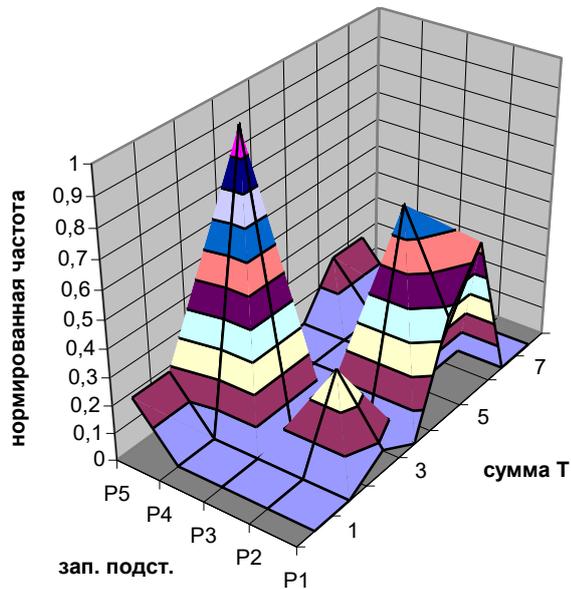


Рисунок 2. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 85 т/га в поле суммы активных температур выше 10 °С

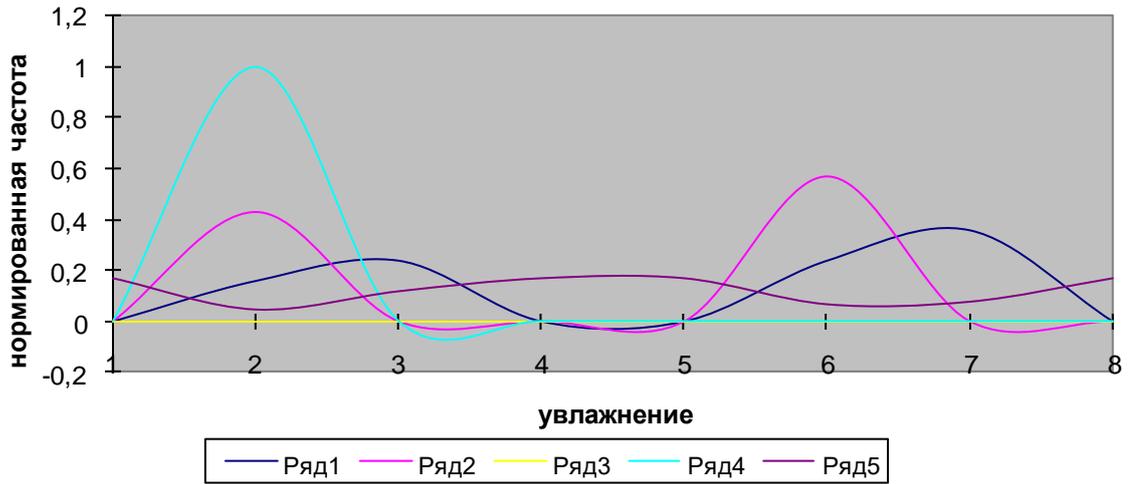


Рисунок 3. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 85 т/га в поле условий увлажнения ( $K_u$ )

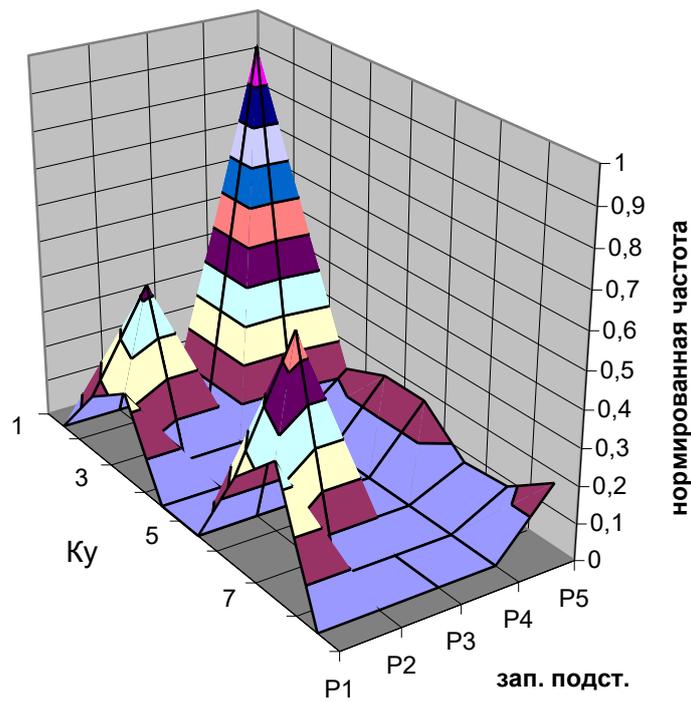


Рисунок 4. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 85 т/га в поле условий увлажнения ( $K_u$ )

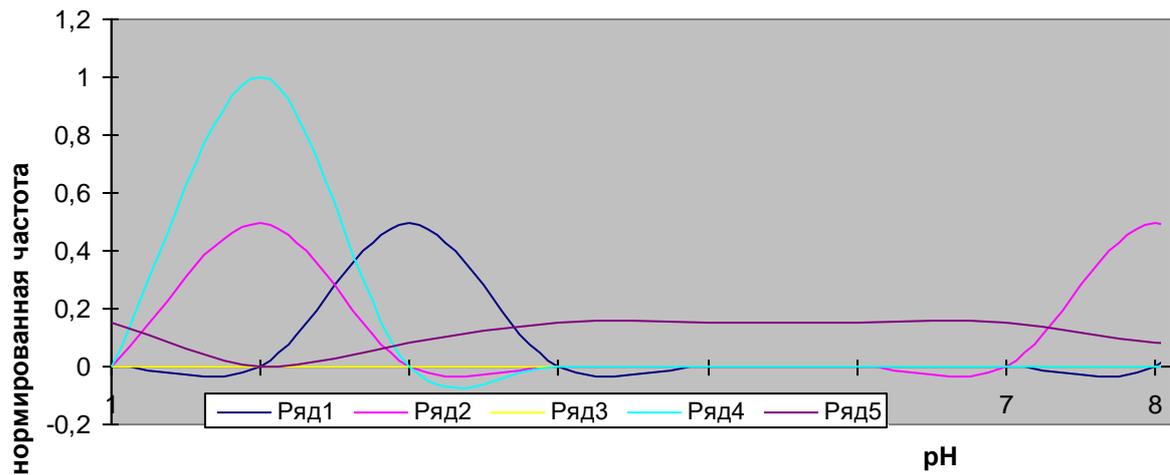


Рисунок 5. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 85 т/га в поле величины рН

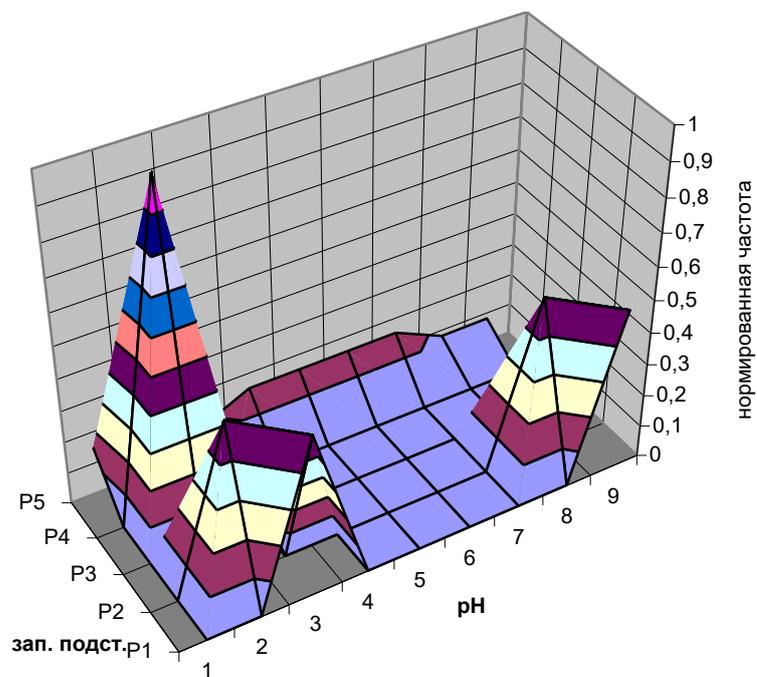


Рисунок 6. – «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 85 т/га в поле величины рН

### Экологическая ниша ареала с запасами подстилки 141 т/га

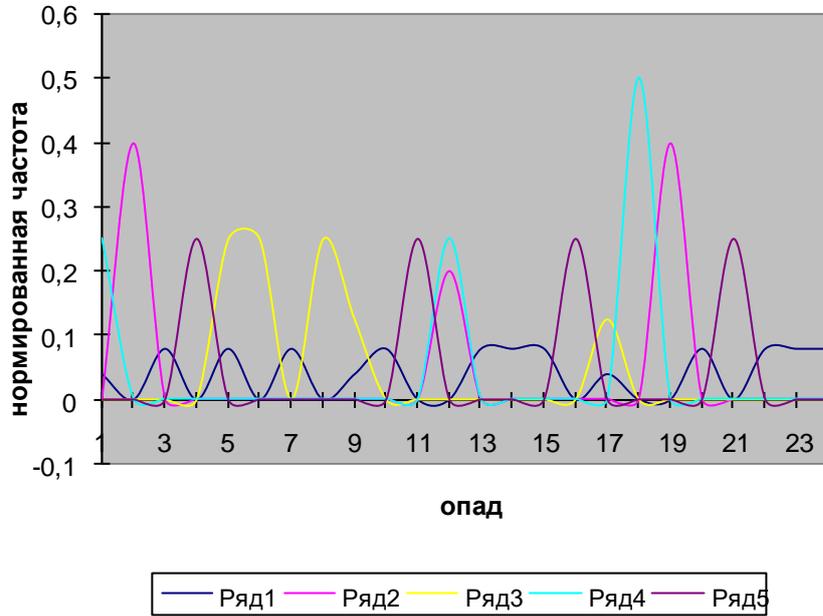


Рисунок 1. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 141 т/га в поле величины наземного опада

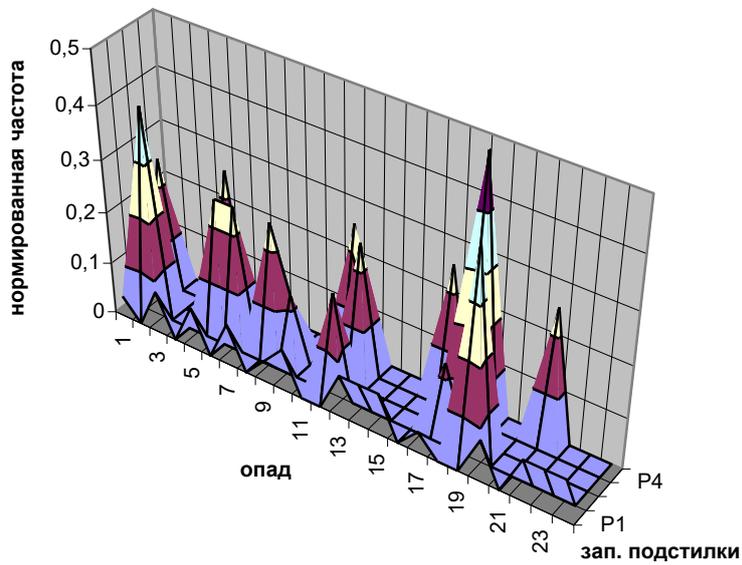


Рисунок 2. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 141 т/га в поле величины наземного опада

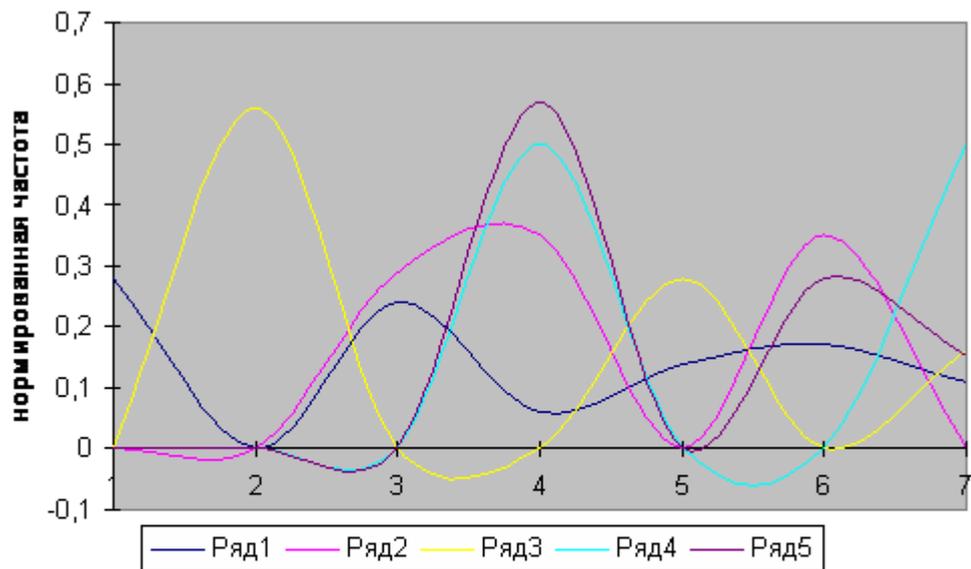


Рисунок 3. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 141 т/га в поле условий увлажнения

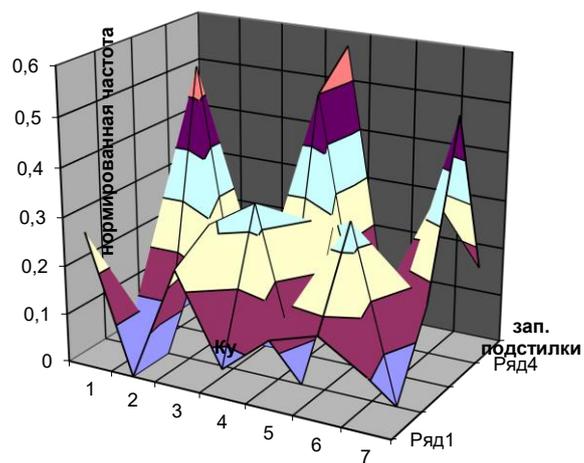


Рисунок 4. - «Стягивающая» поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 141 т/га в поле условий увлажнения

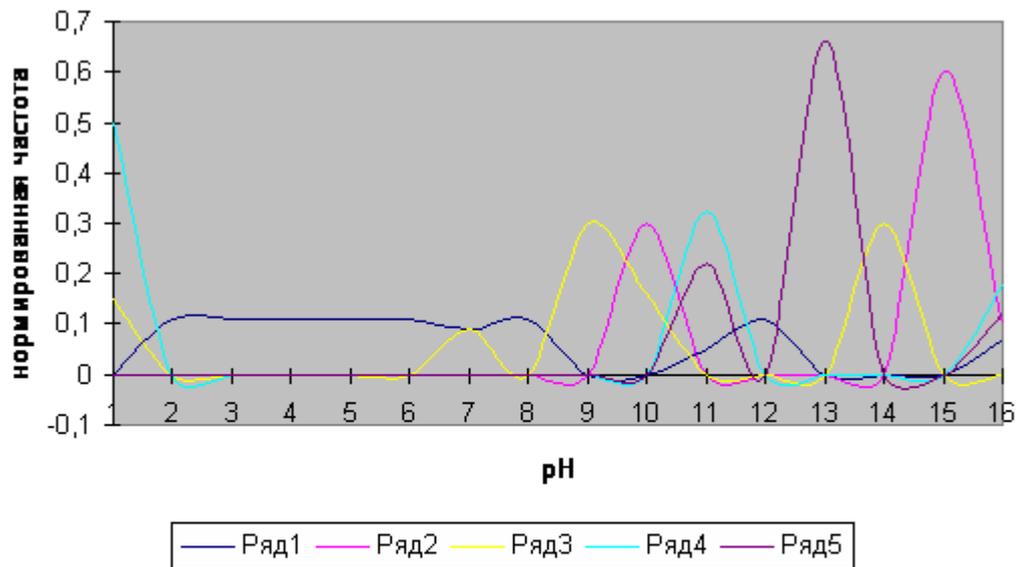


Рисунок 5. - Экологические ниши ареала с запасами подстилки 141 т/га в поле рН среды

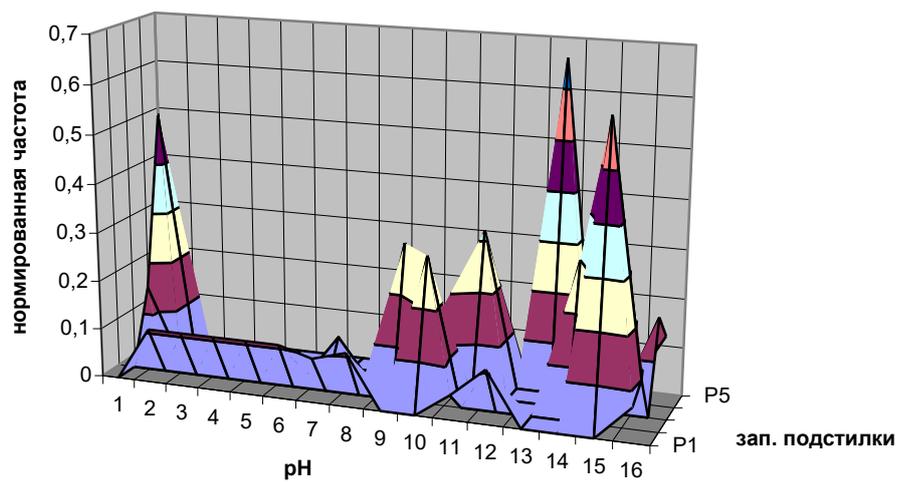
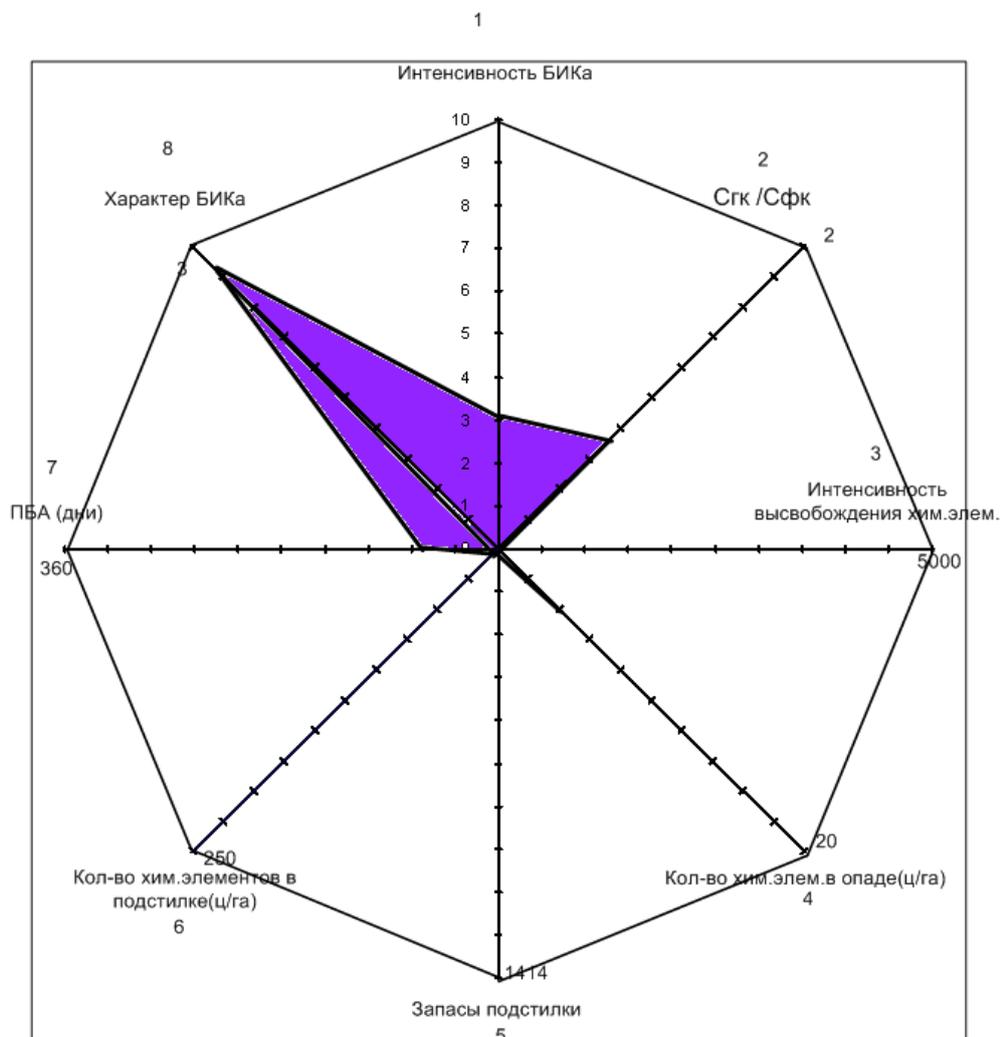


Рисунок 6. - «Стягивающая поверхность экологической ниши ареала с запасами подстилки 141 т/га в поле рН среды

**Пиктограммы количества органического вещества подстилки,  
количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте,  
интенсивности освобождения химических элементов,  
ПБА для ареалов с известными запасами подстилки**



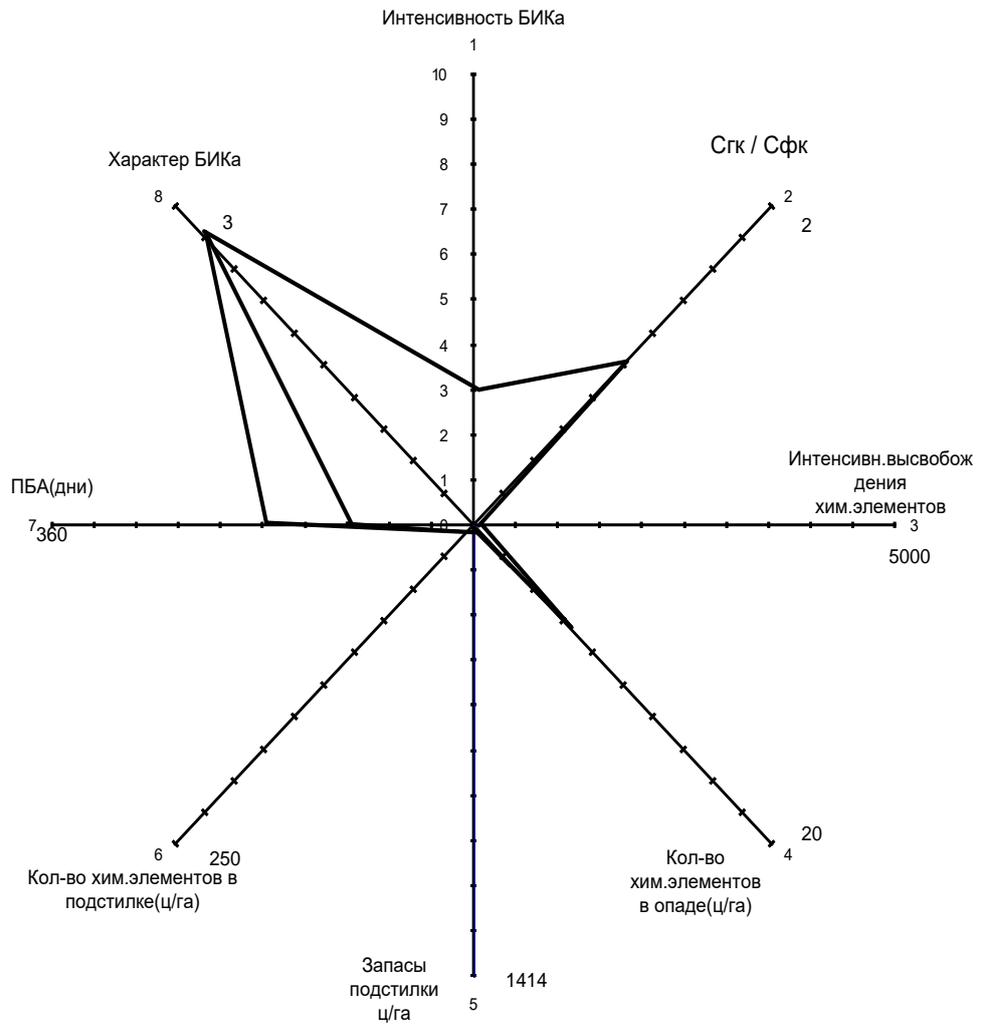
1	2	3	4	5	6	7	8
3	0,7	0,001	0,5-4	2,6	0,5	10 - 60	3

1

Рисунок 1. Пиктограмма количества органического вещества подстилки, количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте, интенсивность освобождения химических элементов, ПБА на примере ареала с запасами подстилки 0,3 т/га. Условные обозначения для графиков 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 в таблице под пиктограммой: 1 – Интенсивность БИКа (таблица 1); 2 –  $C_{TK}/C_{FK}$ ; 3 – интенсивность высвобождения химических элементов; 4 – количество химических элементов в опаде(ц/га); 5 – запасы подстилки, ц/га; 6 – количество химических элементов в подстилке, ц/га; 7- ПБА, дни

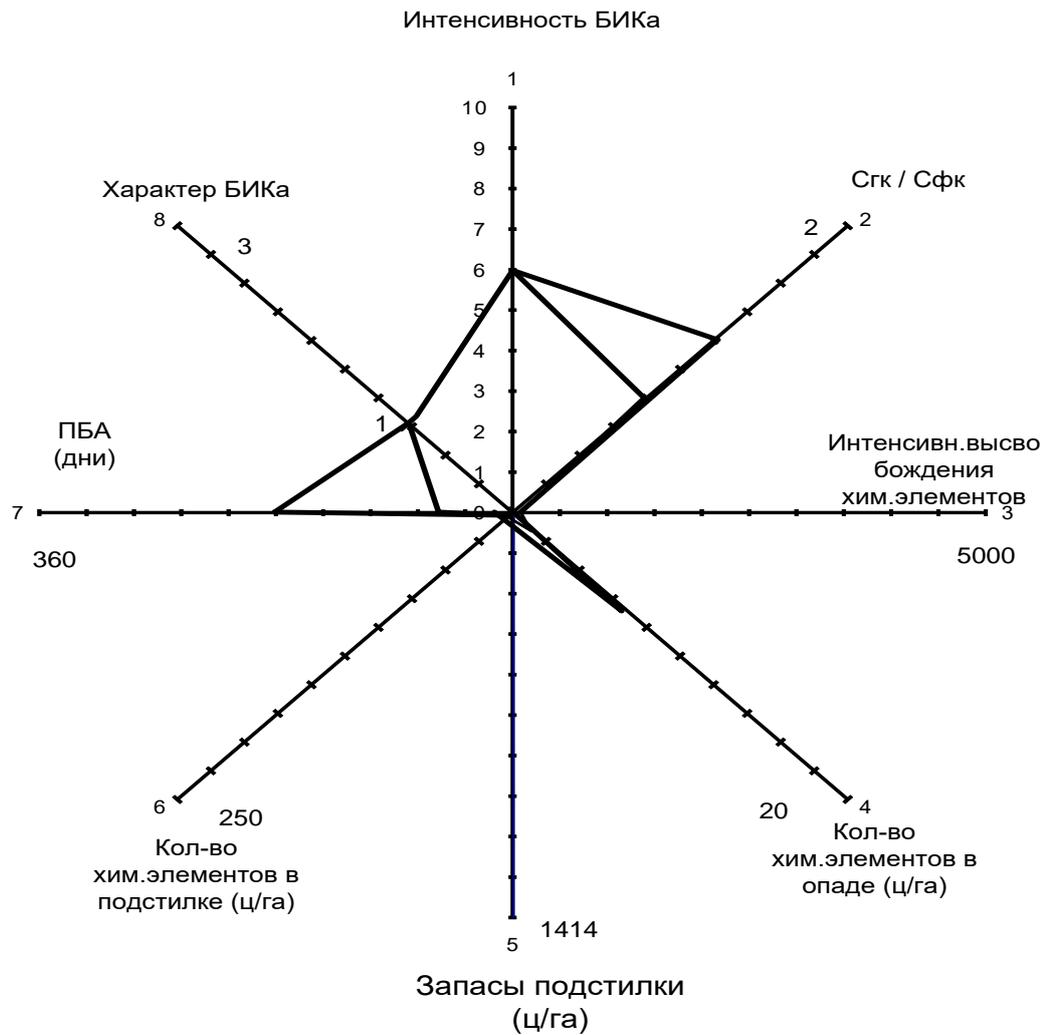
**Легенда к пиктограммам**

<i>Характер БИК</i>	<i>Интенсивность БИК</i>
3 – компенсированный	1 – крайне застойный
2 – недокомпенсированный	2 – застойный
1 – некомпенсированный	3 – сильно заторможенный
	4 – заторможенный
	5 – замедленный
	6 – слабо интенсивный
	7 – интенсивный
	8 – очень интенсивный



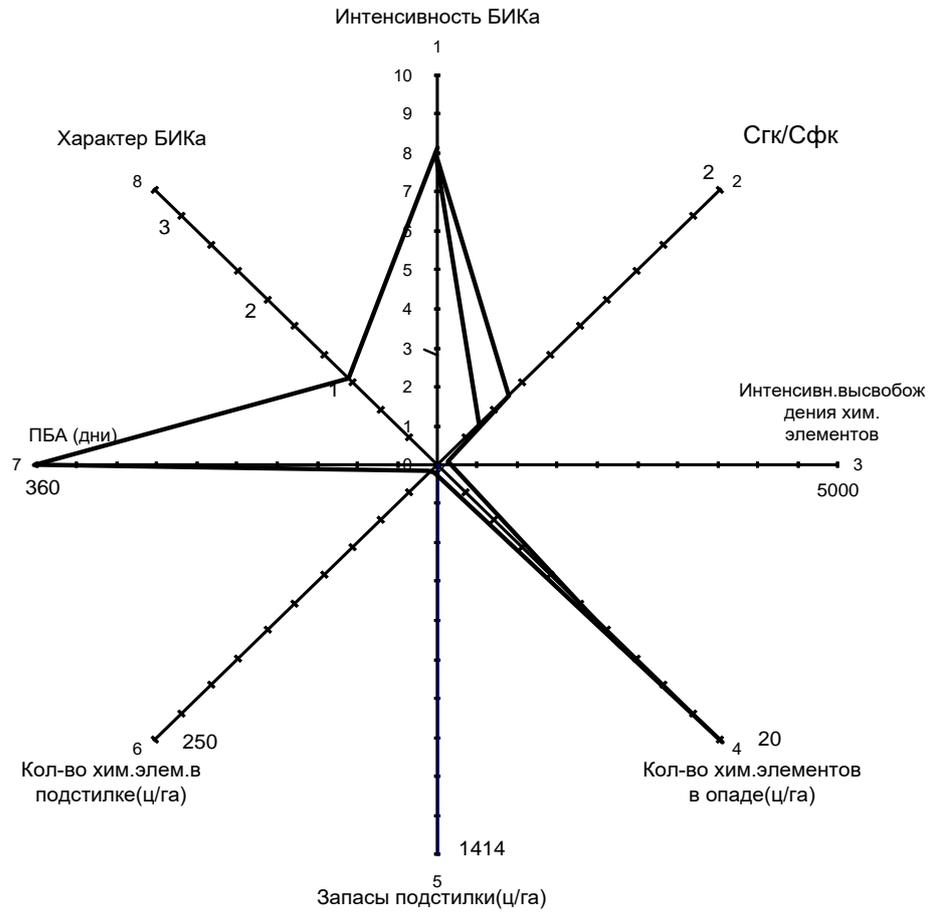
1	2	3	4	5	6	7	8
3	1	0,01	1 - 6.5	12,8	0,5	120-180	3

Рисунок 2. - Пиктограмма количества органического вещества подстилки, количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте, интенсивность освобождения химических элементов, ПБА на примере ареала с запасами подстилки 1,3 т/га



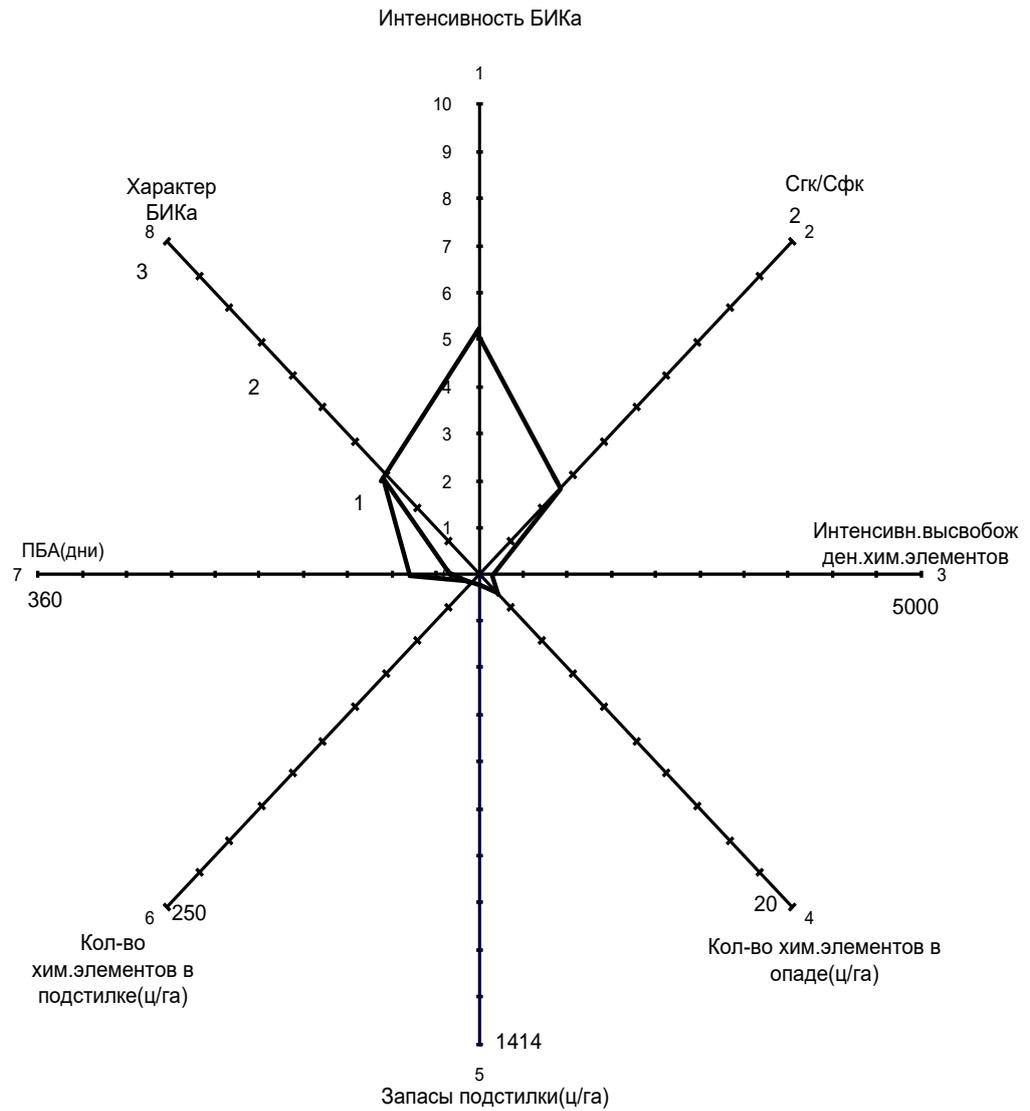
1	2	3	4	5	6	7	8
6	0,8- 1,2	0,02 - 0,03	1- 6,5	16,3	0,5- 1	60- 180	1

Рисунок 3. - Пиктограмма количества органического вещества подстилки, количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте, интенсивность освобождения химических элементов, ПБА на примере ареала с запасами подстилки 1,6 т/га



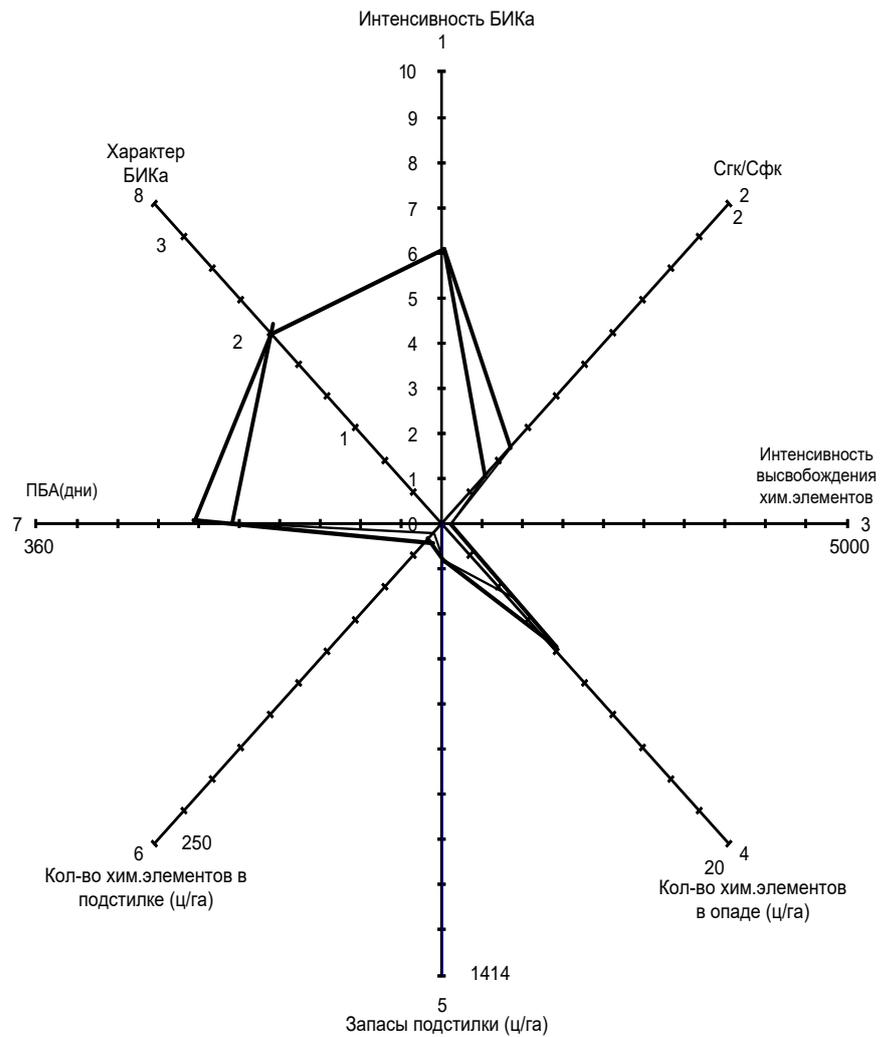
1	2	3	4	5	6	7	8
8	0,3- 0,5	0,1- 0,12	12- 20	19,2	1-2	360	1

Рисунок 4. - Пиктограмма количества органического вещества подстилки, количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте, интенсивности освобождения химических элементов, ПБА на примере ареала с запасами подстилки 1,9 т/га



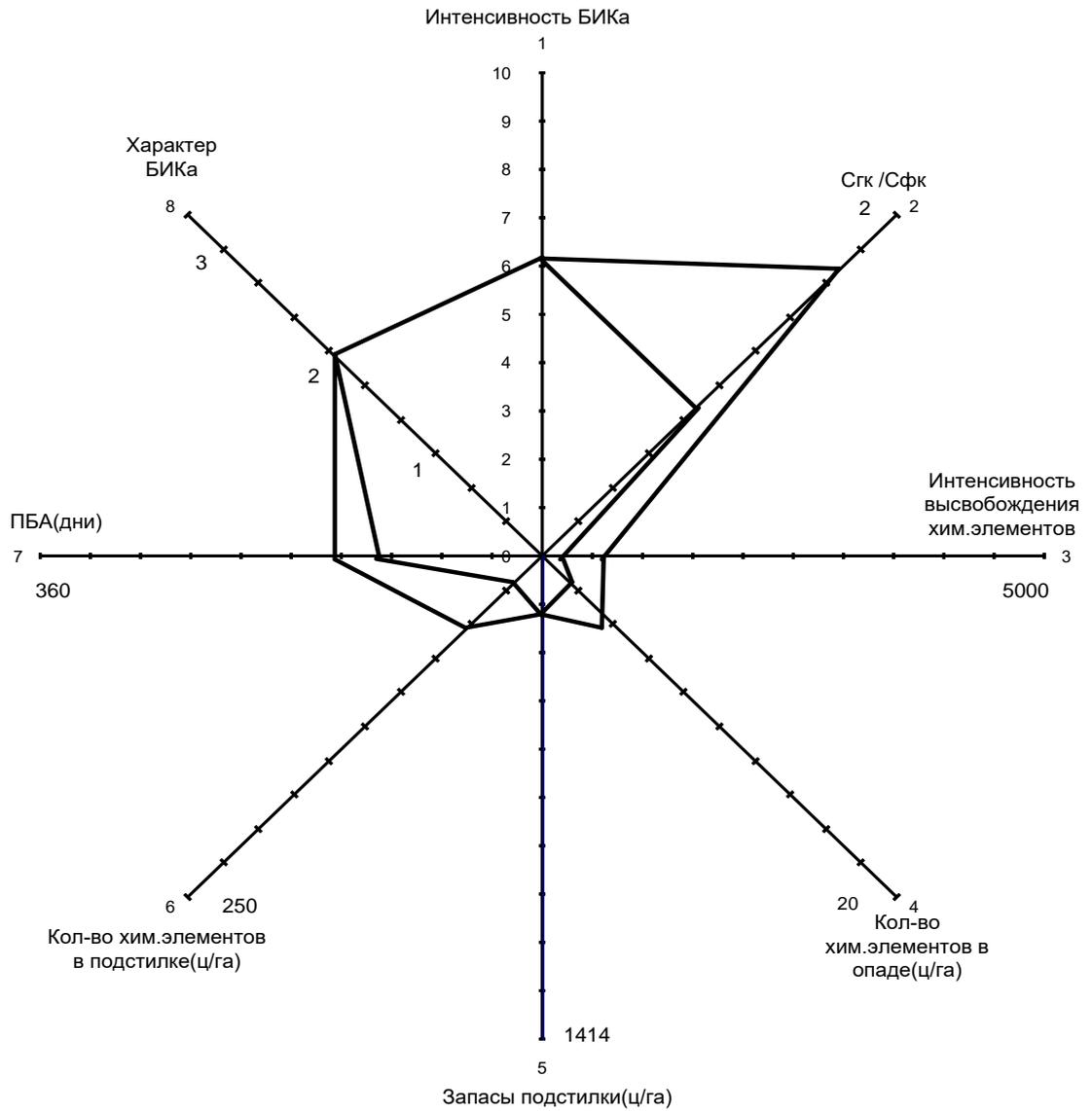
1	2	3	4	5	6	7	8
5	0,5	0,2-0,4	0,4-0,8	33	2-3	10-60	1

Рисунок 5. - Пиктограмма количества органического вещества подстилки, количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте, интенсивности освобождения химических элементов, ПБА на примере ареала с запасами подстилки 3,3 т/га



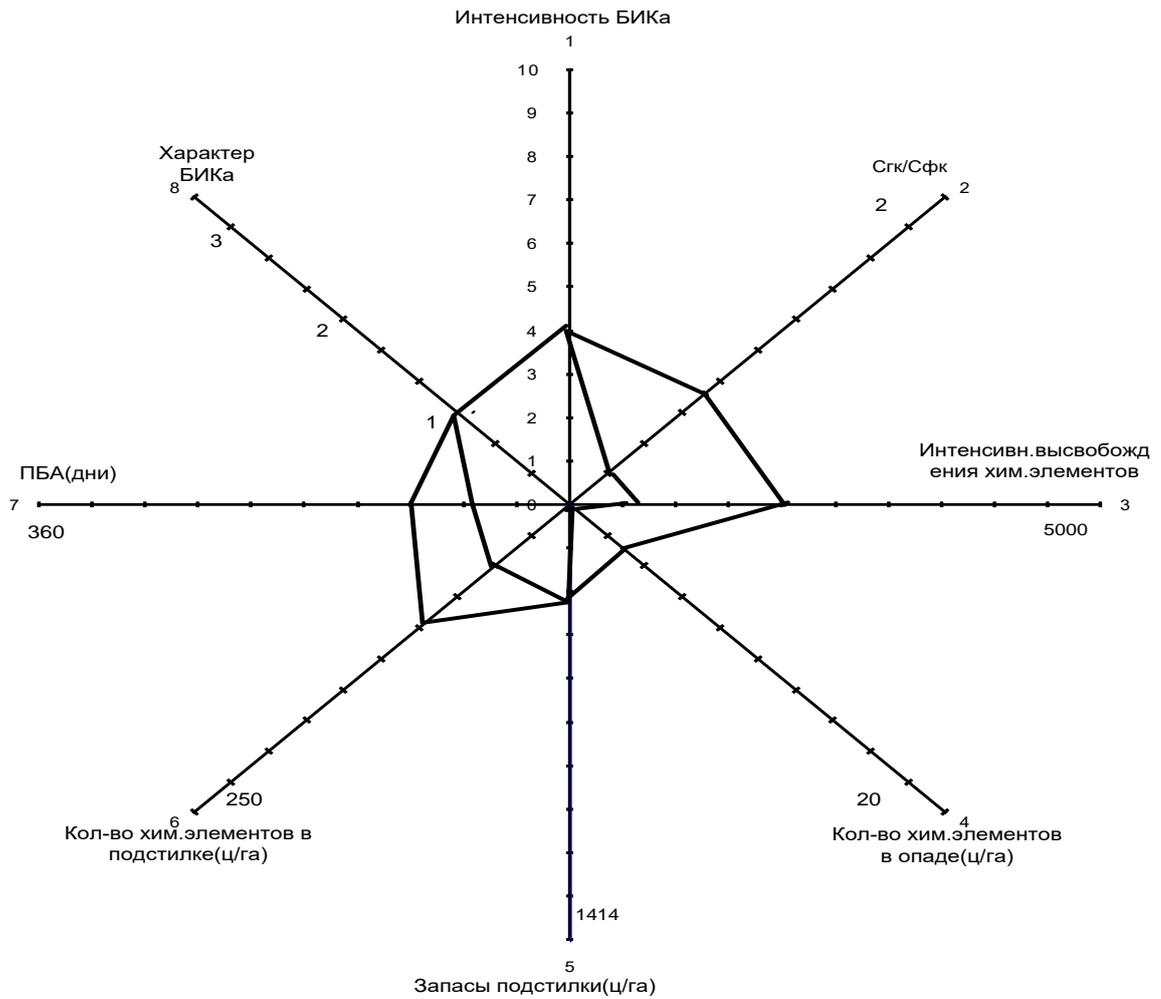
1	2	3	4	5	6	7	8
6	0,25 -0,5	1- 1,5	5-8	101	3- 7,5	180- 210	2

Рисунок 6. - Пиктограмма количества органического вещества подстилки, количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте, интенсивности освобождения химических элементов, ПБА на примере ареала с запасами подстилки 10 т/га



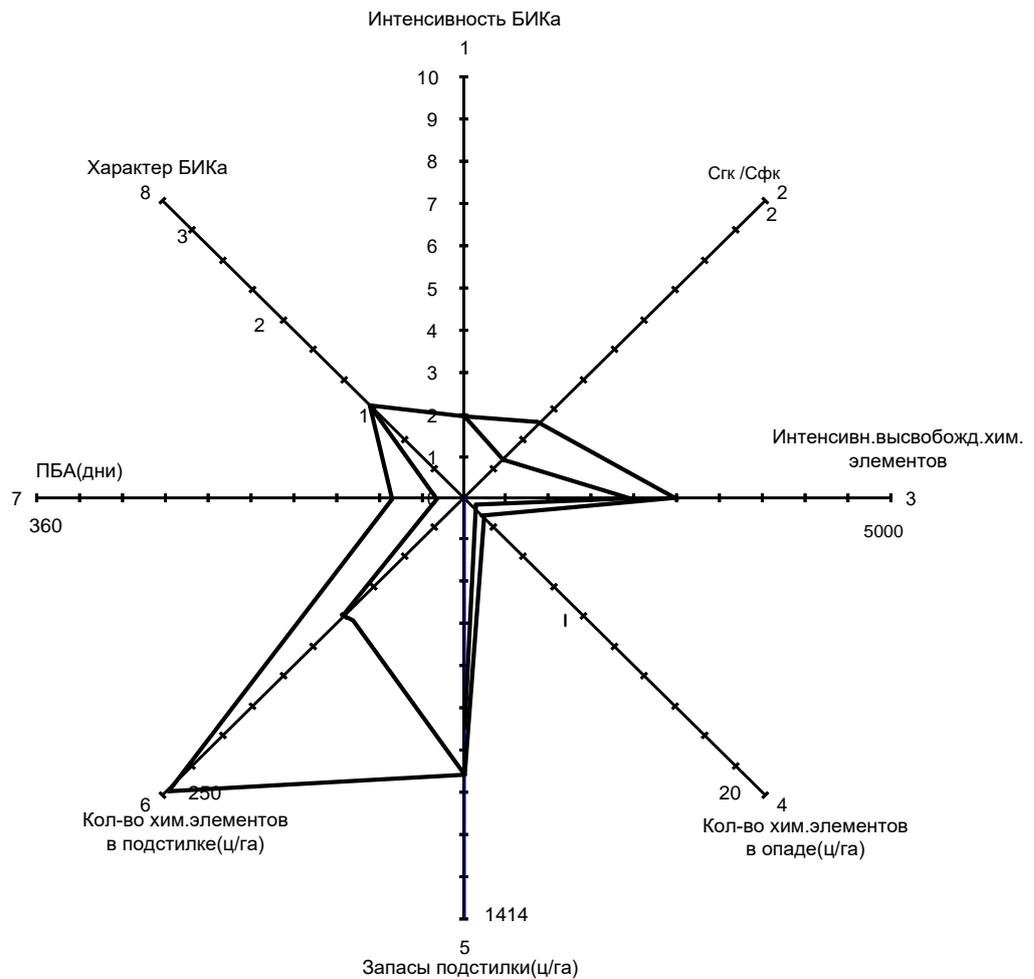
1	2	3	4	5	6	7	8
6	0,9-1,7	200-600	1,5-4	151	20-50	125-145	2

Рисунок 7. - Пиктограмма количества органического вещества подстилки, количества химических элементов в опаде и органомном горизонте, интенсивности освобождения химических элементов, ПБА на примере ареала с запасами подстилки 15 т/га



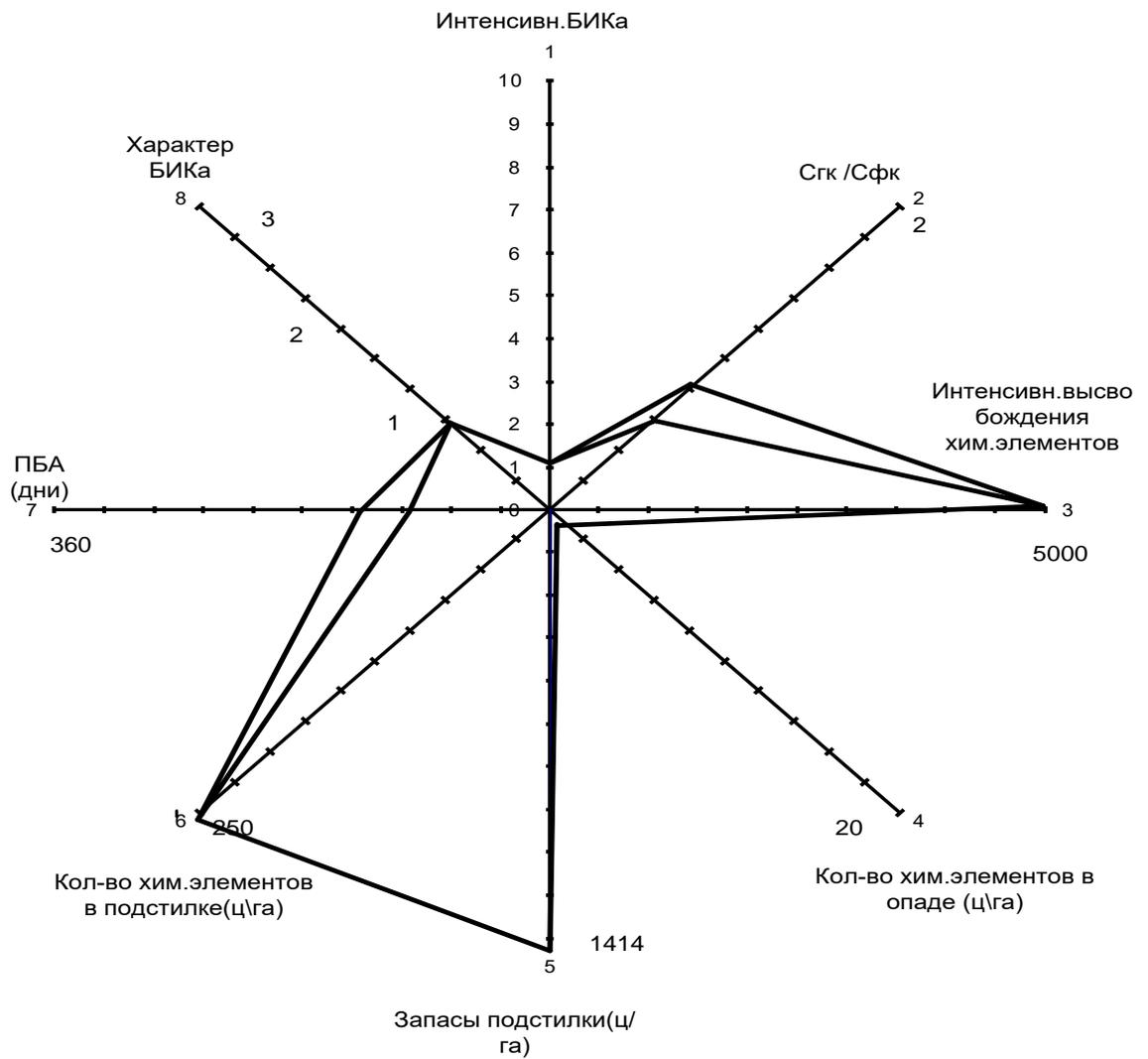
1	2	3	4	5	6	7	8
4	0,2-0,7	600-2000	0,2-1,5	329	50-100	70-110	1

Рисунок 8. - Пиктограмма количества органического вещества подстилki, количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте, интенсивности освобождения химических элементов, ПБА на примере ареала с запасами подстилki 33 т/га



1	2	3	4	5	6	7	8
2	0,3- 0,5	2000 - 2500	0,5- 1,2	849	100- 250	30- 90	1

Рисунок 9. - Пиктограмма количества органического вещества подстилки, количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте, интенсивности освобождения химических элементов, ПБА на примере ареала с запасами подстилки 85 т/га



1	2	3	4	5	6	7	8
1	0,6-0,8	5000	0,5-0,8	1414	250	90-120	1

Рисунок 10. - Пиктограмма количества органического вещества подстилки, количества химических элементов в опаде и органогенном горизонте, интенсивности освобождения химических элементов, ПБА на примере ареала с запасами подстилки 141 т/га