

УДК 631.4

DOI: 10.19047/0136-1694-2025-122-41-61



Ссылки для цитирования:

Солодовников А.Н. Модели начального разложения хвои сосны обыкновенной в среднетаежных условиях Восточной Фенноскандии // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2025. Вып. 122. С. 41-61. DOI: 10.19047/0136-1694-2025-122-41-61

Cite this article as:

Solodovnikov A.N., Models of early destruction of Scots pine needles in the middle taiga of Eastern Fennoscandia, Dokuchaev Soil Bulletin, 2025, V. 122, pp. 41-61, DOI: 10.19047/0136-1694-2025-122-41-61

Благодарность:

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Acknowledgments:

The studies were carried out with the financial support from the federal budget funds for the fulfilment of the State assignment of the Karelian Research Centre (Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences).

Модели начального разложения хвои сосны обыкновенной в среднетаежных условиях Восточной Фенноскандии

© 2025 г. А. Н. Солодовников

*Институт леса КарНЦ РАН, Россия,
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11,
<https://orcid.org/0000-0002-4614-5710>, e-mail: solod@krc.karelia.ru.*

*Поступила в редакцию 19.04.2024, после доработки 17.08.2024,
принята к публикации 18.02.2025*

Резюме: Разложение опада хвои изучалось путем последовательной серии из трех двухгодичных опытов в сосновом лесу. Анализ показал значимое влияние погодных условий только на два первых месяца разложения хвои. Анализ динамики разложения хвои в наших экспериментах показал, что в процессе начальной деструкции хвои можно выделить три стадии разложения: быструю (первый теплый период, потери массы хвои до ~30%); умеренную (от начала первого

холодного периода до начала второго холодного периода, от ~30% до ~55% общей потери массы хвои); замедленную (от начала второго холодного периода, от ~55% общей потери массы хвои и далее). Сравнение хода разложения с асимптотической моделью показало расхождение годовой потери хвои на 10–13%. Причиной является специфичный характер разложения химических компонентов хвои, в особенности лигнина/AUR. Сделана попытка смоделировать разложение хвои на основе характера разложения различных химических компонентов хвои. Полученная модель и ее упрощенный вариант достаточно точно отражают характер разложения, однако имеют ряд существенных ограничений.

Ключевые слова: асимптотическая модель; средняя тайга; лигнин/AUR; эмпирические данные, подзолы иллювиально-железистые песчаные.

Models of early destruction of Scots pine needles in the middle taiga of Eastern Fennoscandia

© 2025 A. N. Solodovnikov

*Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences,*

*11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk 185910, Russian Federation,
<https://orcid.org/0000-0002-4614-5710>, e-mail: solod@krc.karelia.ru.*

Received 19.0.2024, Revised 17.08.2024, Accepted 18.02.2025

Abstract: Decomposition of needle litter was studied in a series of three successive two-year experiments in a pine forest. The effect of the weather conditions proved to be significant only in the first two months of needle decomposition. Analysis of the dynamics of needle degradation in our experiments shows the early needle destruction process falls into three phases: fast (the first warm period, up to ~30% needle mass loss); moderate (from the onset of the first cold period to the onset of the second cold period, ~30% to ~55% total needle mass loss); slow (from the onset of the second cold period, from ~55% total needle mass loss onward). A comparison of empirical data on degradation dynamics with the asymptotic model revealed a 10–13% misfit in annual needle loss. The reason is the specific features of decomposition of certain chemical components of needles, especially lignin/AUR. An attempt was made to simulate the destruction of needles based on the decomposition patterns of their various chemical components. The resultant model and its simplified version quite accurately reflect the destruction characteristics but have some substantial limitations.

Keywords: asymptotic model; middle taiga; lignin/AUR; empirical data, Ferric Podzols.

ВВЕДЕНИЕ

Растительный опад является важным пулом органического вещества в почве, и процесс его разложения значительно влияет на круговорот органического вещества в экосистеме. Климатический фактор оказывает сильное воздействие на процесс разложения опада, определяя гидротермический режим лесной подстилки (Meentemeyer, 1978; Swift et al., 1979). Состав опада определяет химический состав подстилки и также является одним из основных факторов, влияющих на скорость его деструкции. Опад хвои отличается от листовенного опада наличием в своем составе плохо-растворимых углеводов и лигнина, а также танинов, затрудняющих разложение (Weidenhamer et al., 1993; Poinso-Balaguer et al., 1993). Оба этих фактора ведут к специфической микробной популяции, формирующейся в зависимости от местной среды и обеспечивающей основную долю разложения посредством аэробного метаболизма. Опад, как правило, состоит из нескольких органических компонентов, скорость распада которых сильно различается (Johansson, 1995). В результате процесс деструкции опада проходит в несколько стадий, и наиболее интенсивной является начальная стадия, во время которой высвобождаются легко экстрактивные соединения, внося свой вклад в годовой оборот питательных элементов. По мере изменения субстрата подстилки скорость разложения подстилки обычно снижается (Talbot et al., 2012). Математические модели могут служить в качестве инструмента для прогнозирования или эмулировать связь между компонентами экосистемы в рамках существующего представления о них. Существует несколько математических функций, которые могут быть использованы для описания процесса потери массы подстилки. Некоторые из них описывают полное разложение субстрата, другие служат для сложных субстратов, скорость разложения которых в некоторых случаях приближается к нулю (Millar, 1974; Howard, Howard, 1974). Более сложные модели базируются на разделении субстрата на быстро/медленно разлагаемые компоненты (Kellomäki et al., 1992), на каскадном переходе опада в раз-

личные типы гумуса (Chertov et al, 2001) или непрерывном изменении качества субстрата (Ågren, Bosatta, 1996). Модели, как правило, проверяются и уточняются на основе экспериментальных данных и часто оказываются чувствительны к составу разлагаемого субстрата и региону исследований. К универсальности таких моделей ведет их большее усложнение, увеличение входящих данных. Усложнение моделей подразумевает трудности с их корректным применением, однако окупается большей точностью прогнозирования и потенциалом развития (Braakhekke et al., 2011; Chertov et al., 2017).

В настоящее время изучение процесса разложения опада продолжает оставаться актуальным (Chae et al., 2019; Bonanomi et al., 2023; Надпорожская и др., 2024). Современные модели процессов разложения органического вещества в лесной подстилке эволюционируют в результате подходов, основанных на оптимизированных жизненных стратегиях микроорганизмов, в качестве альтернативной схемы параметризации для моделей (Manzoni et al., 2023; Chakrawal et al., 2024), а также охватывая комплементарные аспекты, такие как взаимодействие с ризосферой (Chertov et al., 2022), вклад грибной некромассы (See et al., 2021), или входят составной частью в модели почвенного дыхания (Fasaeyan et al., 2024).

В нашем эксперименте мы хотели установить особенности разложения хвои сосны обыкновенной, а также возможность применения математических моделей разложения подстилки в среднетаежных условиях восточной Фенноскандии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Пробная площадь расположена на территории Государственного природного заповедника “Кивач” в среднетаежной подзоне Республики Карелия. Климатический режим региона исследований умеренно холодный и влажный, переходный от морского к континентальному. Размер пробной площади 50 × 80 м (0.4 га). Преобладающим растительным сообществом на данной территории является сосновый лес (*Pinus sylvestris* L.), преимущественно брусничного типа. Возраст 190 лет; состав древостоя 10С; средняя высота 23.1 м; средний диаметр ствола 31.0 см. запас фитомассы

древостоя 182.1 т/га; класс бонитета III,4. Почвы – подзолы иллювиально-железистые, песчаные (Ferric Podzols (WRB)), подстилаемые груботекстурным материнским материалом, которые являются довольно типичными для этого региона. Разложение хвои проводилось методом закладки мешочков с хвоей (Berg, Ågren, 1984). Мешочки (10 × 10 см) выполнены из сетки неокрашенного полиэфирного волокна, отверстия 1 × 1 мм. Вес хвои в каждом мешочке 3.5 г. Мешочки с воздушно просушенной хвоей закладывались вне проекции крон между OF и OH горизонтами подстилки. Проводилось три двухгодичных серии опыта с закладкой образцов в начале вегетационного периода в 2017, 2018, 2019 гг. Отборы образцов проводились в двадцатикратной повторности. В первый после закладки образцов вегетационный период отборы проводились ежемесячно, в последующие годы опыта: в начале и в конце вегетационного периода. Содержание лигнина определяли методом Класона в модификации Комарова, что часто помечается в литературе как гравиметрический лигнин (AUR), целлюлозы – методом Кюршнера и Хоффера, содержание экстрагированных этиловым спиртом веществ – гравиметрическим методом (данные были получены с использованием оборудования ЦКП “Аналитическая лаборатория” ИЛ КарНЦ РАН). Статистическая обработка данных проведена с использованием пакетов программ Statistica 10, Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Три года, являющиеся начальными для трех двухгодичных серий измерений, были контрастными по влажностно-температурным погодным условиям. Мониторинг температуры воздуха показал, что за период измерений наиболее холодным был февраль 2018 г. (–19 °С), а наиболее теплым – июль того же года (+19 °С). Средняя температура воздуха за летний период 2017, 2018 и 2019 гг. составила 15.3 °С, 17.1 °С и 15 °С. Наибольшее количество осадков выпало в летний период 2017 г. (230 ± 35 мм) и 2018 г. (205 ± 30 мм), наименьшее – в 2019 г. (106 ± 20 мм). Объем почвенных вод в целом согласуется с объемом выпавших осадков. Средняя температура в нижней части лесной подстилки в эти же периоды составила 13.1 °С, 14.1 °С и 12.8 °С соответственно.

Показатели среднегодовой температуры (МАТ) и среднегодовых осадков (МАР) также наглядно показывают различие погодных условий в годы проведения экспериментов (рис. 1).

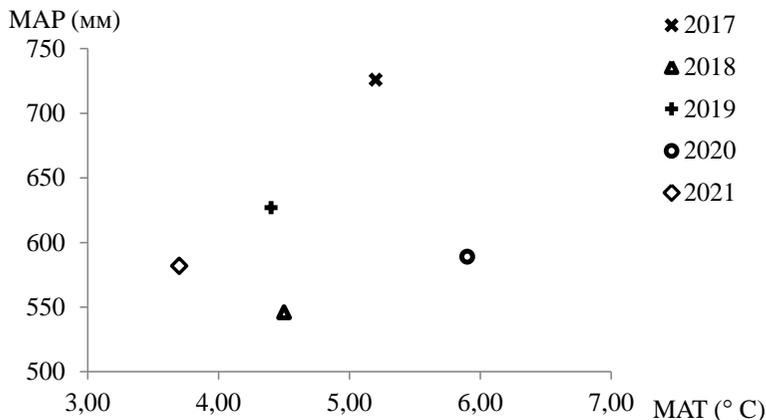


Рис. 1. Показатели среднегодовой температуры (МАТ) и среднегодовых осадков (МАР).

Fig. 1. Mean annual temperature (MAT) and mean annual precipitation (MAP).

Потеря массы хвои по отношению к начальной за вегетационный период первого года опытов в среднем достигла $31.5 \pm 3.5\%$, за первый год составила $44.0 \pm 1.4\%$, за два года $58.9 \pm 6.5\%$. Эти данные довольно близко соответствуют результатам разложения хвои, полученным в шведском и французском экспериментах (Berg, Ekbohm, 1991; Couîteaux et al., 1998).

Наибольшие значимые различия в скорости разложения (до 6% от начальной массы) отмечены лишь в первые два месяца между опытами 2017 и 2018 гг., что вполне объясняется контрастными погодными условиями в эти месяцы в сочетании с наиболее интенсивной скоростью разложения. Далее, вплоть до двух лет, наблюдаемые различия не выходили за пределы погрешности опыта и не могут считаться значимыми, что подтверждает тезис

об отсутствии влияния флуктуации погодных условий на более поздние стадии разложения.

Известно, что на начальных стадиях скорость разложения опада зависит от химического состава подстилки. В наших опытах разложение происходило на одних и тех же площадках, таким образом, начальные условия всех опытов были одинаковыми (таб. 1).

Таблица 1. Химические показатели подстилки соснового древостоя
Table 1. Chemical parameters of pine stand litter

Горизонт	Мощность, см	рН (Н ₂ О)	С	Н	С/Н
			%	%	
OL	0–2	4.4 ± 0.1	49.3 ± 1.8	0.9 ± 0.1	53.9 ± 3.3
OF	2–4	4.2 ± 0.2	49.4 ± 1.7	1 ± 0.1	47.8 ± 6
OH	4–6	4.2 ± 0.2	26.8 ± 10.4	0.46 ± 0.05	52.5 ± 5.6

Достаточно традиционным уравнением, описывающим деструкцию сосновой хвои, является асимптотическая модель (Berg, Ekbohm, 1991), которая, в свою очередь, базируется на модели, предложенной Howard, Howard (Howard, Howard, 1974), являясь ее упрощенным вариантом:

$$M_L = m(1 - e^{-k t/m}), \quad (1)$$

где M_L – общая потеря массы (%), m – асимптотическое (предельное) значение потери массы (%), t – время (дни опыта), k – начальная скорость разложения (% в день).

Эта модель базируется на наблюдении за разложением некоторых типов хвойной подстилки, где результатом являлся остаток, скорость деструкции которого приближалась к нулю.

Используя параметры $m = 58.9$ и $k = 0.46$, мы получили довольно близкое соответствие расчетной кривой с данными экспериментов (рис. 2). Однако на графике ясно видно, что расчетная модель завышает величину годовой деструкции хвои примерно на 10–13%, и это подтверждается всеми тремя сериями опытов.

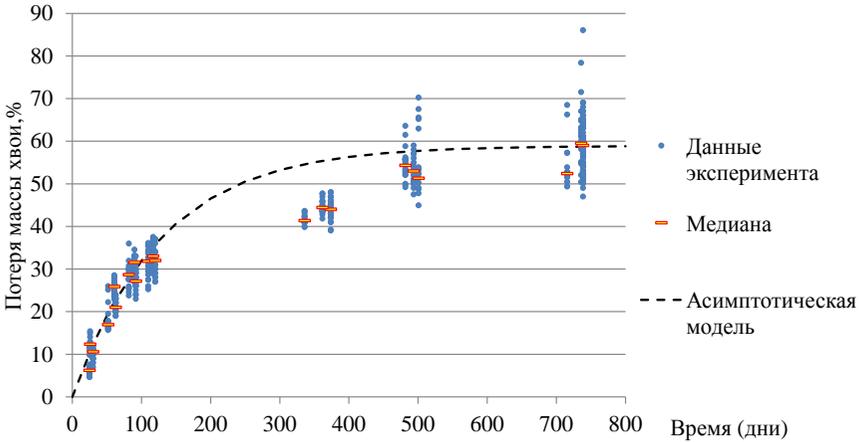


Рис. 2. Сравнение данных эксперимента с асимптотической регрессионной моделью.

Fig. 2. Comparison of experimental data with asymptotic regression model.

Анализ динамики разложения хвои в наших экспериментах показал, что в процессе начальной деструкции хвои можно выделить три стадии разложения: быструю (первый теплый период, потери массы хвои до ~30%); умеренную (от начала первого холодного периода до начала второго холодного периода, от ~30% до ~55% общей потери массы хвои); замедленную (от начала второго холодного периода, от ~55% общей потери массы хвои и далее).

Данные, полученные в результате химического анализа, показали различия в характере деструкции разных компонентов хвои. Взяв за основу подход, учитывающий отличающиеся скорости распада разных компонентов (Coûteaux et al., 1998), сделана попытка смоделировать деструкцию каждого компонента и эмулировать общую потерю массы хвои на основе суммы полученных моделей:

$$M_L = M^{AUR} + M^{Cel} + M^{Exr} + M^{Hem}, \quad (2)$$

где слагаемые представляют собой потерю массы компонентов: M^{AUR} – лигнина/AUR; M^{Cel} – целлюлозы; M^{Extr} – экстрактивных веществ; M^{Hem} – гемицеллюлозы + зольных веществ.

Лигнин/AUR является одним из самых трудноразагаемых компонентов хвои. Его доля в начальной массе хвои составляла $32.3 \pm 1.6\%$. В процессе анализа деструкции AUR отмечены довольно сильные отличия в характере разложения, по сравнению с другими экспериментами (Berg, Ekbohm, 1991; Couëtaux et al., 1998), заключающиеся в неравномерности начального процесса разложения. Исходя из экспериментальных данных, можно предположить, что на начальном этапе процесс имеет быстрые и замедленные периоды, приходящиеся на теплое и холодное время года соответственно, причем с каждым годом скорость разложения лигнина в быструю фазы уменьшается, нивелируя разницу между фазами (рис. 3). Для простоты расчетов и ввиду краткости каждого периода предположим, что в рамках каждого из этих периодов скорость разложения близка к линейной. Таким образом, уравнение, описывающее разложение лигнина:

$$M^{AUR} = A_i^{AUR} + B_{i+1}^{AUR}(t-t_i), \quad (3)$$

где t – количество дней опыта; t_i – день окончания предыдущего теплового/холодного периода; A_i^{AUR} – суммарная потеря лигнина на момент окончания предыдущего теплового/холодного периода; B_{i+1}^{AUR} – скорость потери лигнина в текущий период. Для четырех теплых/холодных периодов за начальные 2 года опыта наши значения B^{AUR} составили: $B_1^{AUR} = 0.05$; $B_2^{AUR} = 0.005$; $B_3^{AUR} = 0.035$; $B_4^{AUR} = 0.005$.

Подобный характер распада лигнина/AUR позволяет классифицировать исследованный нами процесс разложения скорее как трехэтапную модель разложения, предложенную Berg, McClaugherty (2020). В этой модели ранняя стадия длится, как правило, до потери 25–30% накопленной массы в подстилке из хвои сосны. Происходит деструкция водорастворимых веществ и незкранированной целлюлозы/гемицеллюлозы. На уровне растительных клеток полимеры лигнина, целлюлозы и гемицеллюлозы структурно организованы, причем основная часть целлюлозы и

гемицеллюлозы находится в первичной клеточной стенке, тогда как лигнин распределен во вторичной стенке и в средней ламели (Eriksson et al., 1990). В результате распределения в клеточной стенке происходит разделение углеводов на те, которые не лигнифицированы, и те, которые заключены в лигнин. Микроорганизмы, не являющиеся лигнинолитами, могут разлагать только первые. Когда легкорастворимые вещества и неэкранированная целлюлоза разлагаются, остается только лигнифицированная целлюлоза и лигнин, а также вновь образованные стабильные продукты. Таким образом, на следующей стадии деградация лигнина определяет скорость разложения подстилки. Последней стадией считается близкое к гумусу состояние (humus-near stage) в которой суммарная потеря массы достигает своего предела, и скорость разложения приближается к нулю. В предыдущей двухэтапной модели не существовало ранней стадии, и в разложении только что выпавшей подстилки доминировало разложение лигнина/AUR.

В нашем исследовании после 120 дней сравнение потери массы компонентов хвои с потерей общей массы показало наибольшее значение коэффициента корреляции для целлюлозы (0.55), тогда как корреляция с лигнином/AUR (0.1) имела наименьшее значение. После 500 дней опыта корреляция лигнина/AUR (0.88) была максимальной среди компонентов и превысила значения корреляции целлюлозы (0.7). Коэффициенты корреляции между потерей массы хвои и всех компонент стабильно росли с увеличением времени опыта. Это подтверждает тезис, что оставшиеся после быстрой в первой стадии потери вещества, как правило, лигнифицированы (т. е. имеют высокую степень интеграции с лигнином), и их распад на более поздних стадиях регулируется распадом лигнина.

Целлюлоза является одним из основных компонентов растений и также входит в состав хвои. Начальная доля в массе хвои $25.4 \pm 0.9\%$. Полученные данные показывают, что характер убывания целлюлозы в составе хвои отличается от общепринятой экспоненциальной модели и скорее близок к логарифмическому (рис. 4). Полученное на основе данных уравнение:

$$M^{Cel} = C^{Cel} \ln(t) + D^{Cel}, \quad (4)$$

где t – количество дней опыта; C^{Cel} , D^{Cel} поправочные коэффициенты, (в нашем исследовании: $C^{Cel} = 4.24$; $D^{Cel} = -8.34$).

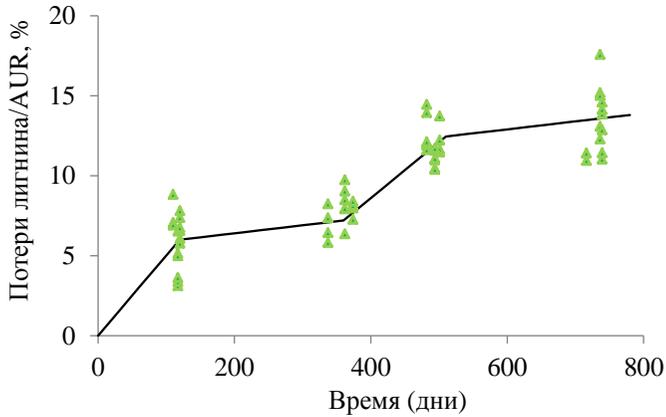


Рис. 3. Потеря массы лигнина/AUR (в % от начальной массы хвои).
Fig. 3. Lignin/AUR mass loss (in % of initial needle mass).

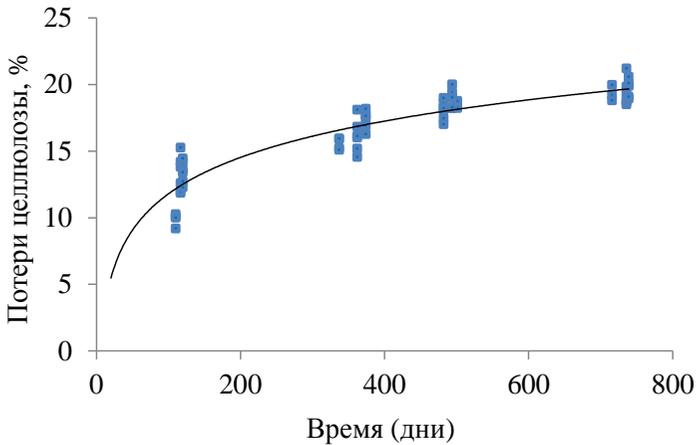


Рис. 4. Потеря массы целлюлозы (в % от начальной массы хвои).
Fig. 4. Cellulose mass loss (in % of initial needle mass).

Существенным недостатком этой и последующих логарифмических моделей является ее неприменимость в значениях t близких к нулю, однако, в нашем эксперименте для периода от месяца до двух лет она выглядит наиболее оптимальной.

Экстрактивные вещества представляют собой набор химических компонентов хвои, извлекаемых при обработке этиловым спиртом. Доля в массе хвои до разложения $22.9 \pm 1.0\%$. Согласно анализу полученных данных, убывание экстрактивных веществ в составе хвои также может носить логарифмический характер, с приведенными выше оговорками (рис. 5). Полученное на основе данных уравнение:

$$M^{Extr} = C^{Extr} \ln(t) + D^{Extr}, \quad (5)$$

где t – количество дней опыта; C^{Extr} , D^{Extr} – поправочные коэффициенты (в нашем исследовании: $C^{Extr} = 3.31$; $D^{Extr} = -4.6$).

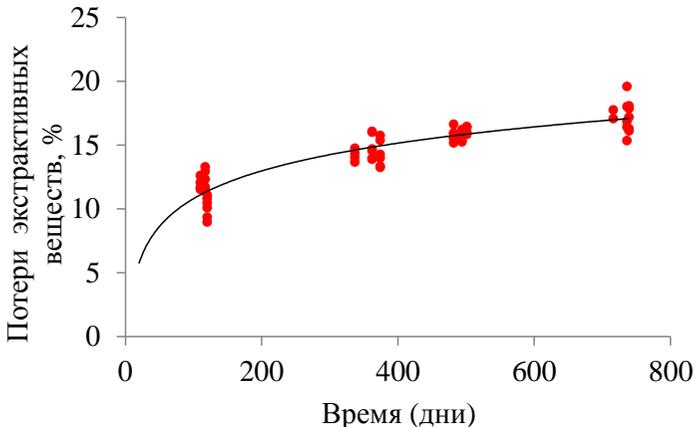


Рис. 5. Потеря массы экстрактивных веществ (в % от начальной массы хвои).

Fig. 5. Weight loss of extractive substances (in % of initial needle weight).

Величина, полученная путем вычитания трех предыдущих компонент из общей массы хвои, показывает количество, главным

образом, гемицеллюлозы, а также зольных веществ. Доля в начальной массе хвои составила $19.4 \pm 3.5\%$. Наиболее вероятно, потеря массы идет неравномерно с замедленными/убыстренными фазами (рис. 6), как и в случае лигнина, однако, по сравнению с разложением лигнина, различия между фазами более сглажены.

$$M^{Hem} = A_i^{Hem} + B_{i+1}^{Hem}(t-t_i), \quad (6)$$

где t – количество дней опыта; t_i – день окончания предыдущего теплог\холодного периода; A_i^{Hem} – суммарная потеря гемицеллюлозы на момент окончания предыдущего теплог\холодного периода; B_{i+1}^{Hem} – скорость потери гемицеллюлозы в текущий период. Для четырех теплых\холодных периодов за начальные 2 года опыта наши значения B^{Hem} составили: $B_1^{Hem} = 0.02$; $B_2^{Hem} = 0.01$; $B_3^{Hem} = 0.02$; $B_4^{Hem} = 0.005$.

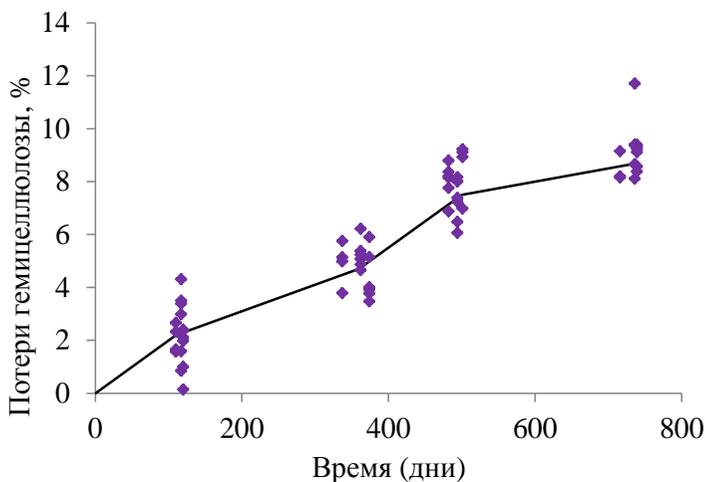


Рис. 6. Потеря массы гемицеллюлозы и зольных веществ (в % от начальной массы хвои).

Fig. 6. Weight loss of hemicellulose and ash components (in % of initial needle weight).

Таким образом, подставляя уравнения компонент (4–6) в общее уравнение (2) потери массы хвои, получим следующее уравнение:

$$M_L = \frac{(C^{Cel} + C^{Extr}) \ln(t) + (B_{i+1}^{AUR} + B_{i+1}^{Hem})(t - t_i) + (D^{Cel} + D^{Extr})}{(A_i^{AUR} + A_i^{Hem})} + \quad (7)$$

Полученная модель, назовем ее ступенчатой, по характеру разложения AUR (рис. 7), очень хорошо отражает потерю массы хвои в период от месяца до двух лет с начала разложения, однако довольно сложна для применения. Основываясь на этой модели, можно спрогнозировать характер убывания всех компонентов хвои (рис. 7).

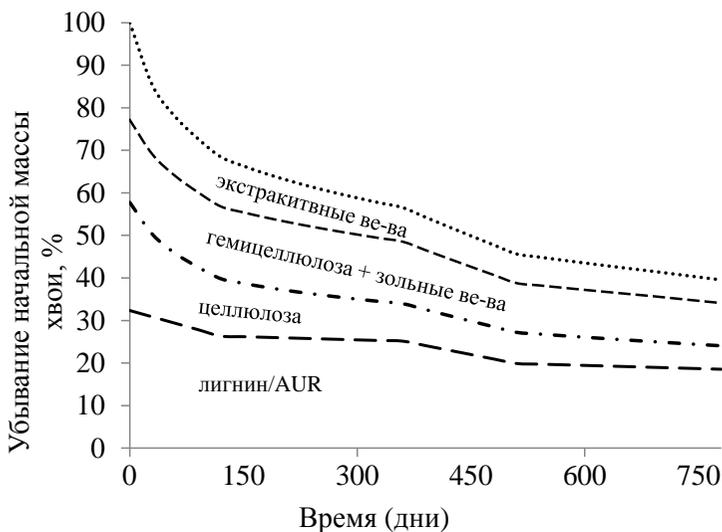


Рис. 7. Убывание основных органических компонентов в разлагающейся хвое (в % от начальной массы).

Fig. 7. Decrease of main organic components during the pine needles decomposing process (in % of initial mass).

Упрощая модель (7), предположим, что деструкция лигнина и гемицеллюлозы также подчиняется логарифмической зависимости:

$$M^{AUR} = C^{AUR} \ln(t) + D^{AUR}, \quad (8)$$

$$M^{Hem} = C^{Hem} \ln(t) + D^{Hem}, \quad (9)$$

где C^{AUR} , D^{AUR} , C^{Hem} , D^{Hem} – поправочные коэффициенты.

Таким образом, подставляя уравнения (4), (5), (8), (9) в уравнение (2) получаем следующее уравнение:

$$M_L = (C^{Cel} + C^{Extr} + C^{AUR} + C^{Hem}) \ln(t) + (D^{Cel} + D^{Extr} + D^{AUR} + D^{Hem}). \quad (10)$$

Заменяв сумму коэффициентов на некие общие коэффициенты C и D , можно получить:

$$M_L = C \ln(t) + D. \quad (11)$$

Для нашей модели получены коэффициенты $C = 14.39$; $D = -36.93$ которые дают вполне приемлемый результат (рис. 8).

Полученная логарифмическая модель (11) является довольно простой для применения, по сравнению с моделью (7), однако все еще дает погрешность в 5% в вычислении годовой потери массы хвои. Отсутствие физического объяснения и необходимость подбора или расчета эмпирических коэффициентов C и D можно отнести к числу основных недостатков. Можно лишь предположить, что коэффициенты k и m из уравнения (1) в той или иной форме присутствуют как в C , так и в D .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Потеря массы хвои по отношению к начальной за вегетационный период первого года опытов в среднем достигла

$31.5 \pm 3.5\%$, за первый год составила $44.0 \pm 1.4\%$, за два года – $58.9 \pm 6.5\%$.

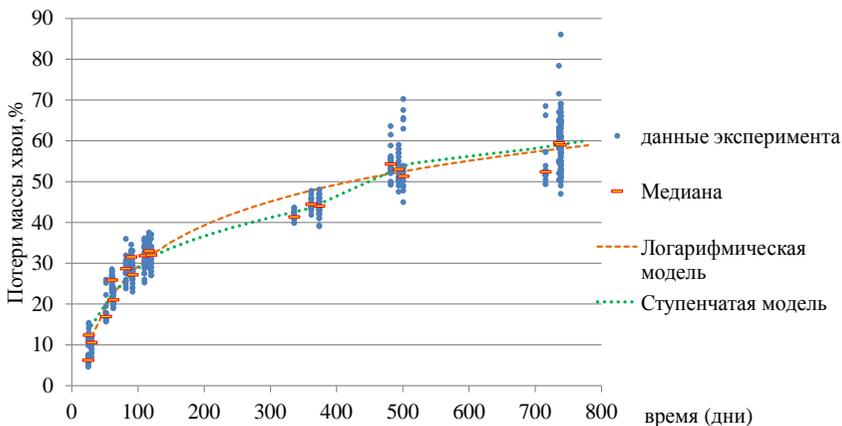


Рис. 8. Сравнение данных эксперимента с логарифмической и ступенчатой моделями.

Fig. 8. Comparison of experimental data with the logarithmic and the step models.

Отмечено влияние погодных условий только на два первых месяца разложения хвои. Проведенный опыт показал отличия в процессе разложения хвои сосны от значений, полученных с помощью асимптотической модели. Причиной являются различия в характере разложения химических компонентов и особенно лигнина/AUR от описанного в существующих исследованиях деструкции хвои сосны обыкновенной, что, вероятно, является следствием региональных особенностей подстилки. Предложены новые математические модели, целиком основанные на эмпирических данных. Следует понимать ограниченность применения полученных моделей, как в рамках разлагаемого субстрата, так и во временных рамках. Представленные модели основаны на двухгодичных экспериментах, их применимость дальше данного срока вызывает определенные вопросы и возможно наилучшим выходом будет ее замена на асимптотическую модель (1) по истечении двухгодич-

ного периода. Также модели не применимы при значениях $t < 30$. Тем не менее, для периода от месяца до двух лет данные модели выглядят оптимальными, и в зависимости от строгости требований к результату расчетов потери массы хвои желательно применение логарифмической или ступенчатой модели для указанного периода разложения вплоть до пересечения значений с асимптотической моделью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Надпорожская М.А., Быховец С.С., Низамутдинов Т.И., Моргунов Е.Н., Абакумов Е.В.* Анализ динамики запасов органического вещества в пахотных почвах Ямала: вычислительные эксперименты с моделью ROMUL // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2024. Вып. 120. С. 48–83. DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2024-120-48-83>.
2. *Ågren G., Bosatta E.* Theoretical Ecosystem Ecology. Understanding Element Cycling. Cambridge University Press, 1996. 234 p.
3. *Berg B., Ågren G.I.* Decomposition of needle litter and its organic chemical components: theory and field experiments. Long-term decomposition in a Scots pine forest. III // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. No. 12. P. 2880–2888.
4. *Berg B., Ekbohm G.* Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VII // Can. J. Bot. 1991. Vol. 69. No. 7. P. 1449–1456.
5. *Berg B., McLaugherty C.* Plant litter. Springer, 2020. 332 p.
6. *Bonanomi G., Motti R., De Marco A., Idbella M.* Temperature sensitivity and decomposition rate of 101 leaf litter types from Mediterranean ecosystems // Science of The Total Environment. 2023. Vol. 894. No. 165026.
7. *Braakhekke, M., Beer C., Hoosbeek M., Reichstein M., Kruijt B., Schrumppf M., Kabat P.* SOMPROF: A vertically explicit soil organic matter model // Ecological Modelling. 2011. Vol. 222. No. 10. P. 1712–1730.
8. *Chae M., Choi H, Lee H., Cha S., Yang C., Shim K.* Effect of Litter Quality on Needle Decomposition for Four Pine Species in Korea // Forests. 2019. Vol. 10. No. 5:371.
9. *Chakrawal A., Lindahl B.D., Manzoni S.* Modelling optimal ligninolytic activity during plant litter decomposition // New Phytologist. 2024. Vol. 243. No. 3. P. 866–880.
10. *Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E., Shashkov M.* Romul_Hum – A model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II.

Parameterisation of the soil food web biota activity // *Ecological Modelling*. 2017. Vol. 345. P. 125–139.

11. *Chertov O., Komarov A., Nadporozhskaya M., Bykhovets S., Zudin S.* ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling // *Ecological Modelling*. 2001. Vol. 138(1–3). P. 289–308.

12. *Chertov O., Kuzyakov Y., Pripulina I., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P.* Modelling the rhizosphere priming effect in combination with soil food webs to quantify interaction between living plant, soil biota and soil organic matter // *Plants*. 2022. Vol. 11. No. 19:2605.

13. *Coûteaux M.M., McTiernan K.B., Berg B., Szuberla D., Dardenne P., Bottner P.* Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles at different stages of decomposition // *Soil Biology and Biochemistry*. 1998. Vol. 30. No. 5. P. 583–595.

14. *Eriksson K.-E., Blanchette R., Ander P.* Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components. Springer, 1990. 407 p.

15. *Fasaeiyan N., Jung S., Boudreault R., Arenson L., Maghoul P.* A review on mathematical modeling of microbial and plant induced permafrost carbon feedback // *Science of The Total Environment*. Elsevier, 2024. No. 173144.

16. *Howard P.J.A., Howard D.M.* Microbial Decomposition of Tree and Shrub Leaf Litter. 1. Weight Loss and Chemical Composition of Decomposing Litter // *Oikos*. 1974. Vol. 25. No. 3. 341 p.

17. *Johansson M.-B.* The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests // *Forestry: An International Journal of Forest Research*. 1995. Vol. 68. No. 1. P. 49–62.

18. *Kellomäki S., Väisänen H., Hänninen H., Kolström i., Lauhanen R., Mattila U. Pajari B.* SIMA: a model for forest succession based on the carbon and nitrogen cycles with application to silvicultural management of the forest ecosystem. *Silva Carelica*. 1992. Vol. 22. 85 p.

19. *Manzoni S., Chakrawal A., Ledder G.* Decomposition rate as an emergent property of optimal microbial foraging // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2023. Vol. 11. No. 1094269.

20. *Meentemeyer V.* Macroclimate and Lignin Control of Litter Decomposition Rates // *Ecology*. 1978. Vol. 59. No 3. P. 465–472.

21. *Millar C.* Decomposition of coniferous leaf litter // *Biology of plant litter decomposition*. 1974. Vol. 1. P. 105–128.

22. *Poinsot-Balaguer N., Racon L., Sadaka N., Le Petit J.* Effects of tannin compounds on two species of Collembola // *European Journal of Soil Biology (France)*. 1993. Vol. 29. No. 1. P. 13–16.

23. *Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M.* Decomposition in terrestrial ecosystems. Oxford: Blackwell Scientific, 1979. 372 p.

24. Talbot J.M., Yelle D.J., Nowick J., Treseder K.K. Litter decay rates are determined by lignin chemistry // *Biogeochemistry*. 2012. Vol. 108. No. 1–3. P. 279–295.
25. Weidenhamer J.D., Macias F.A., Fischer N.H., Williamson G.B. Just how insoluble are monoterpenes? // *Journal of Chemical Ecology*. 1993. Vol. 19. No. 8. P. 1799–1807.

REFERENCES

1. Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Nizamutdinov T.I., Morgun E.N., Abakumov E.V., Analysis of organic matter stock dynamics in arable soils of Yamal: simulation experiments with the ROMUL model, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2024, Vol. 120, pp. 48–83, DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2024-120-48-83>.
2. Ågren G., Bosatta E., *Theoretical Ecosystem Ecology. Understanding Element Cycling*, Cambridge University Press, 1996, 234 p.
3. Berg B., Ågren G.I., Decomposition of needle litter and its organic chemical components: theory and field experiments, Long-term decomposition in a Scots pine forest. III, *Can. J. Bot.*, 1984, Vol. 62, No. 12, pp. 2880–2888.
4. Berg B., Ekbohm G., Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types, Long-term decomposition in a Scots pine forest. VII, *Can. J. Bot.*, 1991, Vol. 69, No. 7, pp. 1449–1456.
5. Berg B., McLaugherty C., *Plant litter*, Springer, 2020, 332 p.
6. Bonanomi G., Motti R., De Marco A., Idbella M., Temperature sensitivity and decomposition rate of 101 leaf litter types from Mediterranean ecosystems, *Science of The Total Environment*, 2023, Vol. 894, No. 165026.
7. Braakhekke M.C., Beer C., Hoosbeek M., Reichstein M., Kruijt B., Schrumpf M., Kabat P., SOMPROF: A vertically explicit soil organic matter model, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 10, pp. 1712–1730.
8. Chae M., Choi H., Lee H., Cha S., Yang C., Shim K., Effect of Litter Quality on Needle Decomposition for Four Pine Species in Korea, *Forests*, 2019, Vol. 10, No. 5:371.
9. Chakrawal A., Lindahl B.D., Manzoni S., Modelling optimal ligninolytic activity during plant litter decomposition, *New Phytologist*, 2024, Vol. 243, No. 3, pp. 866–880.
10. Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E., Shashkov M., Romul_Hum – A model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity, *Ecological Modelling*, 2017, Vol. 345, pp. 125–139.

11. Chertov O., Komarov A., Nadporozhskaya M., Bykhovets S., Zudin S., ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling, *Ecological Modelling*, 2001, Vol. 138(1–3), pp. 289–308.
12. Chertov O., Kuzyakov Y., Pripulina I., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Modelling the rhizosphere priming effect in combination with soil food webs to quantify interaction between living plant, soil biota and soil organic matter, *Plants*, 2022, Vol. 11, No. 19:2605.
13. Coûteaux M.M., McTiernan K.B., Berg B., Szuberla D., Dardenne P., Bottner P., Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles at different stages of decomposition, *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, Vol. 30, No. 5, pp. 583–595.
14. Eriksson K.-E., Blanchette R., Ander P., *Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components*, Springer, 1990, 407 p.
15. Fasaeyan N., Jung S., Boudreault R., Arenson L., Maghoul P., A review on mathematical modeling of microbial and plant induced permafrost carbon feedback, *Science of The Total Environment*, 2024, No. 173144.
16. Howard P.J.A., Howard D.M., Microbial Decomposition of Tree and Shrub Leaf Litter. 1. Weight Loss and Chemical Composition of Decomposing Litter, *Oikos*, 1974, Vol. 25, No. 3, 341 p.
17. Johansson M.-B., The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests, *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 1995, Vol. 68, No. 1, pp. 49–62.
18. Kellomäki S., Väisänen H., Hänninen H., Kolström i., Lauhanen R., Mattila U. Pajari B., *SIMA: a model for forest succession based on the carbon and nitrogen cycles with application to silvicultural management of the forest ecosystem*, Silva Carelica, 1992, Vol. 22, 85 p.
19. Manzoni S., Chakrawal A., Ledder G., Decomposition rate as an emergent property of optimal microbial foraging, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2023, Vol. 11, No. 1094269.
20. Meentemeyer V., Macroclimate and Lignin Control of Litter Decomposition Rates, *Ecology*, 1978, Vol. 59, No. 3, pp. 465–472.
21. Millar C., Decomposition of coniferous leaf litter, *Biology of plant litter decomposition*, 1974, Vol. 1, pp. 105–128.
22. Poinso-Balaguer N., Racon L., Sadaka N., Le Petit J., Effects of tannin compounds on two species of Collembola, *European Journal of Soil Biology (France)*, 1993, Vol. 29, No. 1, pp. 13–16.
23. Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M., *Decomposition in terrestrial ecosystems*, Oxford: Blackwell Scientific, 1979, 372 p.

24. Talbot J.M., Yelle D.J., Nowick J., Treseder K.K., Litter decay rates are determined by lignin chemistry, *Biogeochemistry*, 2012, Vol. 108, No. 1–3, pp. 279–295.
25. Weidenhamer J.D., Macias F.A., Fischer N.H., Williamson G.B., Just how insoluble are monoterpenes? *Journal of Chemical Ecology*, 1993, Vol. 19, No. 8, pp. 1799–1807.