



УДК 574.44(470-12:212.7)

## БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЧВ ЭКОТОННЫХ СООБЩЕСТВ ТАМАРИКСОВЫХ ЗАРОСЛЕЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ

© 2011 Ясулбутаева И.В., Магомедов М.М.-Р.

Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН

В работе приведены результаты сравнительной оценки показателей биологической активности почв на основе изучения интенсивности разложения растительной органики и целлюлозы, а также потребления кислорода в зоне кустарниковых зарослей и открытой степи Западного Прикаспия. Темпы разложения растительной органики в почвах опытных участков составили 5,23 и 5,67 мг·г<sup>-1</sup>·24ч<sup>-1</sup> и не различались по участкам. Скорость разложения целлюлозы на открытом участке была выше и составила 6,02 мг·г<sup>-1</sup>·24ч<sup>-1</sup> против 4,16 мг·г<sup>-1</sup>·24ч<sup>-1</sup> в почве участка с кустарниковыми зарослями. Оценка интенсивности потребления кислорода почвами не показала существенной разницы по участкам.

In the article results of comparative estimation of soil biological activity indicators on the basis of studying intensity of vegetative organic and cellulose decomposition and also oxygen consumption in zone of shrubby thickets and open steppe of West Caspian are given. Rates of vegetative organic decomposition in soils of experience sites have made 5,23 and 5,67 mg·g<sup>-1</sup>·24 h<sup>-1</sup> and didn't differ on sites. Intensity of cellulose decomposition in open site was above and has made 6,02 mg·g<sup>-1</sup>·24 h<sup>-1</sup> against 4,16 mg·g<sup>-1</sup>·24 h<sup>-1</sup> in soil of site with shrubby thickets. The estimation of intensity soil oxygen consumption hasn't shown an essential difference on sites.

**Ключевые слова:** почвы, деструкция, растительная органика, потребление кислорода.

**Keywords:** soils, destruction, vegetative organic, cellulose, oxygen consumption.

Несмотря на многочисленные исследования отдельных биологических компонентов, тем не менее, функциональная экология аридных территорий как целостного комплекса изучена недостаточно полно. Особенно важным в этом контексте представляется изучение природно-зональной специфичности ведущих функциональных процессов в различных типах аридных зон и, в частности, процессов метаболизма, декомпозиции, которые в значительной степени влияют на потоки энергии и материи на всех трофических уровнях.

Одними из таких являются комплексы Северо-Западного Прикаспия с зарослями древовидных кустарников тамарикса (*Tamarix meyeri* Boiss, *T. ramosissima* Zedeb), выступающими мощными агентами средообразовательного процесса, влияющие на рельеф поверхности, развитие ветроэрозионных процессов, почвенно-гидрологические условия, на структуру и плотность поверхности почвогрунтов и, в конечном итоге, на структуру биогеоценозов и сам облик ландшафтов [2].

В условиях полупустынного и пустынного климата Северо-Западного Прикаспия в подкroновом пространстве этих видов формируется специфический микроклимат, отличающийся мезофильностью условий. Этому способствует зимнее перераспределение снега и его концентрация под кронами крупных кустарников, последующее вымывание солей в процессе таяния снега, низкая инсоляция поверхности, наличие плотного слоя листового опада и повышенное содержание гумуса. Они формируют сложный мозаичный экотонный рельеф с различными типами водно-солевого режима почв, структуры растительного покрова и животного населения, по видовому составу и функциональным особенностям приближающийся к степному типу.

Биологическая активность почв является интегральным показателем и одними из основных ее составляющих являются дыхание почв и интенсивность процессов деструкции. Дыхание почв, оцениваемое как потребление кислорода или продукция углекислого газа, является одним из лучших показателей процессов рециркуляции органического вещества и/или активности почв [6, 11, 12]. Декомпозиция рассматривается как закономерное свойство экосистем [3], процесс, чувствительный к изменениям в функционировании экосистемы и включающий в себя разрушение опада и перенос органического материала, питательных веществ в почву [18]. Это по существу биологический процесс [17], но в сильной степени подверженный воздействию абиотических факторов посредством их влияния на подстилочные и почвенные организмы, являющихся деструкторами. Декомпозиция растительного опада влияет на накопление органики и поступление питательных веществ в почву, поток почвенного CO<sub>2</sub> [22] и, бесспорно, ответственна за поддер-



жание плодородия и продуктивность экосистем. Скорость разложения опада, как считается, играет основную роль в оценке влияния определенных факторов на доступность питательных веществ. Например, плодородие леса, видовой состав деревьев, разнообразие видов растений влияют на доступность питательных веществ в лесной подстилке и почве, и это влияние было приписано, по крайней мере, частично, их воздействию на темпы разложения опада [19].

Целью работы была сравнительная оценка одних из широко используемых показателей биологической активности почв: деструктивной активности почв на основе изучения интенсивности разложения растительной органики и целлюлозы, а также дыхания почв в верхнем (как наиболее активном) гумусо-аккумулятивном горизонте кустарниковых зарослей и открытой степи района п. Старый Терек.

**Материал и методика.** В качестве опытных участков нами были выбраны два соседствующих комплекса северной приморской равнины Дагестана, участки которые в данной работе именуется также в соответствии с нумерацией:

- 1) эфемерово-солянково-полынный открытый комплекс;
- 2) эфемерово-злаково-разнотравный комплекс под пологом тамариковых зарослей.

Согласно почвенному картированию [1] исследуемые природные комплексы расположены на солончаках с распространенными на них примитивно неустойчивыми солянковыми и полынно-солянковыми группировками [4].

Для оценки скорости декомпозиции использовалось два метода: экспозиции в почве проб фильтровальной бумаги и мешочков с сеном, которые довольно часто применяются в исследованиях для оценки почвенной активности, оборота веществ, потока энергии и т.д. [7, 14, 20, 23]. Метод экспозиции в почве проб фильтровальной бумаги применяется для оценки скорости разложения целлюлозы, содержащейся в больших количествах в любом растительном материале (в некоторых случаях до 50% [16]) и служит индикатором активности целлюлозолитических микроорганизмов конкретных типов почв. Деструкция стандартного, однородного материала позволяет сравнивать между собой по способности утилизации растительного материала различные почвы. Метод экспозиции проб мешков с сеном используется для оценки скорости декомпозиции растительной органики и позволяет оценить деструктивную активность всего почвенного эдафона.

Метод основан на том, что мешки из нейлоновой сетки, в которые помещено определенное количество растительного материала, закладываются в почву на определенный период, после которого, определяется убыток массы растительного материала за конкретный промежуток времени. Скорость разложения рассчитывалась как суточная потеря массы с одного грамма образца ( $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}\cdot 24\text{ч}^{-1}$ ). Достоверность статистической разницы определялась с помощью t-критерия Стьюдента (программа STATISTICA, версия 6.1).

От размера ячеек сетки зависит доступность растительного материала для почвенных организмов. Ячейки размером  $2\times 2$  мм ограничивают доступ крупных видов почвенной фауны, а также предотвращают выпадение из мешков мелких фрагментов фитомассы [9].

Дыхание почв, отражающий его респираторный потенциал, оценивалось как количество потребляемого кислорода на грамм сухой массы в час ( $\text{мкл O}_2\cdot\text{ч}^{-1}\cdot\text{г}^{-1}$ ). Измерения проводились в лабораторных условиях на волюметрическом респирометре с колбами объемом 25 мл согласно методике респирометрии [15] в трех температурных режимах:  $6^\circ\text{C}$ ,  $16^\circ\text{C}$  и  $26^\circ\text{C}$  при влажности 60 % от полной влагоемкости почвы, общепринятой в подобного рода исследованиях [8, 13, 21]. Предварительно очищенная от корней и прочих растительных материалов почва была просеяна и находилась в морозильной камере. Почвы, в которых производились измерения, были проанализированы на влажность, общую влагоемкость, содержание органики стандартными методами. Впоследствии образцы почвы были акклиматизированы к соответствующей температуре и влажности в течение одного дня до фактических измерений.

#### **Результаты и обсуждение.**

Деструктивная активность почв. Результаты исследований деструктивной активности почв представлены в таблице 1. Пробы сена и фильтровальной бумаги находились в почвах опытных участков в период с мая по сентябрь 2009 года, продолжительность экспозиции всех образцов составила 127 суток.

Таблица 1

**Интенсивность разложения растительной органики и целлюлозы в почвах  
опытных участков в естественных условиях степной зоны Дагестана**

Природный комплекс	Сено			Фильтровальная бумага		
	Кол-во проб (шт)	Средняя скорость разложения (мг·г <sup>-1</sup> ·24ч <sup>-1</sup> ) X ± Sx	Коэффициент вариации V (%)	Кол-во проб (шт)	Средняя скорость разложения (мг·г <sup>-1</sup> ·24ч <sup>-1</sup> ) X ± Sx	Коэффициент вариации, V (%)
1. эфемерово-солянково-попынный, открытый комплекс	19	5,23 ± 0,12	10,32	25	6,02 ± 0,33	27,74
2. эфемерово-злаково-разнотравный, с кустарниковыми зарослями	29	5,67 ± 0,17	16,40	22	4,16 ± 0,42	46,88

Полученные данные показали, что темпы разложения растительной органики в почвах опытных участков не отличаются при  $p < 0,05$  для t-критерия, составив 5,23 и 5,67 мг·г<sup>-1</sup>·24ч<sup>-1</sup> соответственно для первого и второго природных комплексов (табл.1). Несколько иная картина получена по декомпозиции фильтровальной бумаги. Как видно из таблицы, скорость разложения целлюлозы на открытом участке была выше и составила 6,02 мг·г<sup>-1</sup>·24ч<sup>-1</sup> против 4,16 мг·г<sup>-1</sup>·24ч<sup>-1</sup> в почве участка с кустарниковыми зарослями ( $p < 0,05$  для t-критерия).

В период экспозиции проб уровень влажности почв подвергался естественным колебаниям, характерным для исследуемой зоны. Для первого опытного участка ежемесячные значения абсолютной влажности почв колебались от 4% до 20%, тогда как для второго участка, с кустарниковыми зарослями, эти значения были в границах 3-12%, что, очевидно, обусловлено быстрым использованием почвенной влаги кустарниковыми зарослями и бурно растущими здесь видами растений. Почвы обоих опытных участков схожи по значениям общей влагоемкости. Относительная (по влагоемкости) влажность почв участка открытой степи, таким образом, была выше и колебалась от 14% до 74%, тогда как для почв кустарниковых зарослей она составляла от 9% до 40%. Влажность почвы первого опытного участка (открытой степи) была выше и ближе к ее оптимальному значению, что отразилось в более высоких темпах разложения целлюлозы, чем в почвах с кустарниковыми зарослями. Количество воды как процент общей влагоемкости почвы влияет как на разложение сена, так и на деструкцию фильтровальной бумаги, однако, во втором случае это влияние более значительно, что отмечалось нами ранее [5]. При колебаниях влажности в природе случаи пересыхания почв и их затопления, как правило, отмечаются неоднократно, в результате чего изменяется активность микроорганизмов и других деструкторов, что в целом сказывается на скорости деструкционных процессов.

Полученные значения темпов разложения органики согласуются с аналогичными результатами по деструкции органики в степной почве в естественных условиях, которые были получены ранее [4]. Почвы опытных участков можно отнести к категории средней активности по деструкции растительной органики, придерживаясь характеристики процессов декомпозиции фитоорганики по данным интенсивности разложения сена в естественных условиях в Дагестане [5].

*Дыхание почв.* Результаты респирометрии почв представлены ниже, в таблице 2. Так как потребление кислорода при 6 °С не отмечалось в почвах обоих опытных участков, в таблице приведены данные только по двум температурам.

Темпы потребления кислорода в режиме 16 °С не были достаточно интенсивны и составили всего 0,9314 и 0,9907 мкл O<sub>2</sub> ·ч<sup>-1</sup>·г<sup>-1</sup> (сух. массы почвы) соответственно в почвах первого и второго опытных участков (табл. 2). Активность почв при 26 °С была выше: 2,3001 мкл O<sub>2</sub> ·ч<sup>-1</sup>·г<sup>-1</sup> (сух. массы) в почвах открытого комплекса и 2,3579 мкл O<sub>2</sub> ·ч<sup>-1</sup>·г<sup>-1</sup> (сух. массы) в почвах с кустарниковыми зарослями (табл. 2). Очевидно, что температурный режим в 26 °С близок к оптимальному и является приближенным к естественному режиму вегетационного периода исследуемого района.

Таблица 2

**Интенсивность дыхания почв опытных участков при 60% относительной влажности (по влагоемкости) в температурных режимах 16°C и 26°C**

Природный комплекс	16°C			26°C		
	Кол-во проб (шт)	Потребление O <sub>2</sub> (мкл O <sub>2</sub> · ч <sup>-1</sup> · г <sup>-1</sup> (сух. массы)) X ± Sx	Козф. вариации, V (%)	Кол-во проб (шт)	Потребление O <sub>2</sub> (мкл O <sub>2</sub> · ч <sup>-1</sup> · г <sup>-1</sup> (сух. массы)) X ± Sx	Козф. вариации, V (%)
1. эфемерово-солянково-полынный, открытый комплекс	31	0,9314 ± 0,0339	20,29	30	2,3001 ± 0,0581	14,07
2. эфемерово-злаково-разнотравный, с кустарниковыми зарослями	30	0,9907 ± 0,0258	14,54	31	2,3579 ± 0,0398	9,41

Интенсивность потребления кислорода при 16 °С и при 26 °С в почве открытого комплекса не отличалась от таковой в почве с кустарниковыми зарослями ( $p < 0,05$  для t-критерия). Почвы первого и второго опытных участков схожи по количеству содержания органики и значениям общей влагоемкости. Находясь в одинаковых условиях гидротермального режима, эти почвы были одинаково активны. Очевидно, что биологическая активность исследуемых почв в естественных условиях может отличаться из-за разного уровня увлажненности, обусловленного быстрым использованием почвенной влаги кустарниковыми зарослями.

**Заключение.** В целом полученные данные показали, что интенсивность потребления кислорода и скорость деструкции фитомассы и целлюлозы в выбранных нами почвах практически не зависела от общего содержания органики в почвах. В качестве решающих факторов выступают климатические, определяющие скорости темпов декомпозиции, что также отмечалось для Дагестана и в более ранних исследованиях [10]. Биологическая активность схожих по некоторым физико-химическим параметрам почв опытных участков может различаться из-за разницы гидрорежима почв. В частности, это может быть связано с активным использованием почвенной влаги ассоциациями кустарниковых зарослей.

В естественных условиях разница влажности почв не отразилась на темпах деструкции сена. Однако более чувствительный к гидрорежиму метод экспозиции проб фильтровальной бумаги позволяет говорить об изложенном выше. Одинаковые темпы потребления кислорода почвами в стандартизированных условиях позволяют сделать аналогичные выводы. В целом же, различная организация структуры ассоциаций по жизненным формам растений на рассматриваемых участках определяет и незначительные различия в биологической активности почв посредством влияния на доступность поступающей с осадками влаги.

Для исследования состояния, активности, а также в целях мониторинга почв Дагестана более целесообразно одновременное использование методов экспозиции проб сена и фильтровальной бумаги. Интенсивность декомпозиции сена более приближена к темпам разложения натуральной органики, она не так остро реагирует на изменения влажности и другие незначительные изменения почвенных условий. Кроме того, растительная органика помимо целлюлозы содержит лигнин и другие вещества, декомпозиция которых протекает более медленно и зависит от присутствия и активности наряду с целлюлозолитическими других микроорганизмов. В свою очередь, метод respiromетрии позволяет оценить потенциал почв, оптимальные условия их функционирования, а также сравнивать активность различных типов почв.

**Благодарности.** Авторы искренне благодарны за оказанную в процессе работы помощь ведущему научному сотруднику Лаборатории экологии животных Прикаспийского института биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН к.б.н. Гасановой С.М.



### Библиографический список

1. Баламирзоев М.А., Мирзоев Э.М.-Р., Аджиев А.М., Муфараджев К.Г. Почвы Дагестана. Экологические аспекты их рационального использования. – Махачкала: Дагестанское книжное издательство, 2008. – 336 с.
2. Братков В.В., Гаджибеков М.И., Атаев З.В. Изменчивость климата и динамика полупустынных ландшафтов Северо-Западного Прикаспия. // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2008. № 4. – С. 89-106.
3. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 742 с.
4. Чиликина Л.Н., Шифферс Е.В. Карта растительности Дагестанской АССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 96 с.
5. Ясулбутаева И.В., Фишер З., Магомедов М.-Р.Д. Деструктивная активность различных типов почв Дагестана. // Проблемы региональной экологии, 2007. – № 6 (1). – С. 68-74.
6. Anderson T.H. Physiological analysis of microbial communities in soil: applications and limitations. In: "Beyond the Biomass: Compositional and Functional Analysis of Microbial Communities in Soil" (Eds K. Ritz, J. Dighton, K.E.Giller) // Wiley Publishing: Chichester, 1994. – P. 67-76.
7. Andreyashkina N.I., Peshova N.V. On assessing decomposition rates of plant debris and standard cellulose samples in Tundra communities. // Russian. J. Ecol., 2001. – V. 32, № 1. – P. 52-55.
8. Dilly O. Microbial respiratory quotient during basal metabolism and after glucose amendment in soils and litter. // Soil Biology and Biochemistry, 2001. – № 33. – P. 117-127.
9. Dziadowiec H. Rozkład ściółki w wybranych ekosystemach leśnych (mineralizacja, uwalnianie składników pokarmowych, humifikacja), [Decomposition of litter, in chosen forest ecosystems (mineralization, releasing nutrients, humification)] Rozprawy, Uniwersytet Mikołaja Kopernika, Toruń., 1990. – 133 pp.
10. Fischer Z., Niewinna M., Yasulbutaeva I. Intensity of organic matter decomposition in various landscapes of Caucasus (Daghestan). // Pol. J. Ecol., 2006. – V. 54, №1. – P.105-116.
11. Graham M.H., Haynes R.J. Organic matter status and the size, activity and metabolic diversity of the soil microflora as indicators of the success of rehabilitation of mined sand dunes. // Biology and Fertility of Soils, 2004. – № 39. – P. 429-437.
12. Gray T.R.G., Williams S.T. Microbial productivity in soil. In: Microbes and biological productivity (Eds Hughes D.E., Rose A.H.). // University Publishing: Cambridge, 1971. – P. 255-280.
13. Ilstedt U., Nordgren A., Malmer A. Optimum soil water for soil respiration before and after amendment with glucose in humid tropical Acrisols and a boreal mor layer. // Soil Biology and Biochemistry, 2000. – № 32. – P. 1591-1599.
14. Jakubczyk H. Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula valley. III. Decomposition rate of organic matter and microbiological activity. // Ecol. pol., 1971. – V.19, №9. – P. 121-128.
15. Klekowski R.Z. Cartesian diver microrespirometry for terrestrial animals. In: Grodzinski W., Klekowski R.Z., Duncan A. (ed.). Methods for ecological bioenergetics. // Oxford: Blackwell Sci.Publ., 1975. – P. 201-211.
16. Kononova M. Substancje organiczne gleby, ich budowa, właściwości I metody badań. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa, 1968. – 391 pp.
17. Lavelle P., Blanchart E., Martin A., Martin S., Spain A., Toutain F., Barois I. and Schaefer R. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. // Biotropica, 1993. – V. 26. – P. 130-150.
18. Mesquita R. de C.G., Workman S.W., Neely C.L. Slow litter decomposition in a Cecropia-dominated secondary forest of central Amazonia. // Soil Biol. Biochem., 1998. – V.30. – P.167-175.
19. Prescott C. E. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? // Forest Ecology and Management, 2005. – V. 220. – P. 66-74.
20. Schädler M., Brandl R. Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? // Soil Biol. Biochem., 2005. – V. 37. – P. 329-337.
21. Vanhala P. Seasonal variation in the soil respiration rate in coniferous forest soils. // Soil Biology and Biochemistry, 2002. – № 34. – P. 1375-1379.
22. Wardle D. A., Nilsson M.-C., Zackrisson O., Gallet C. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. // Soil Biol. Biochem., 2003. – V.35. – P. 827-835.
23. Wiegert R. G., Evans F. C. Primary production and the disappearance of dead vegetation on a field in south-eastern Michigan. // Ecology, 1964. – V. 45. – P. 49-63.



## Bibliography

1. Balamirzoev M. A, Mirzoev E.M.-R., Adzhiev A.M., Mufaradzhev K.G. Soils of Dagestan. Ecological aspects of rational use. Makhachkala: «Dagestan book publishing house», 2008. – 336 p.
2. Bratkov V.V., Gadzhibekov M.I., Ataev Z.V. Variability of the climate and dynamics of semidesert landscapes on the Northwestern coast of the Caspian sea. // Proceedings of Daghestan State Pedagogical University. Natural and Exact Sciences. – 2008. № 4. – 3. 89-106.
3. Odum E. Fundamentals of ecology. M: The World, 1975. – 742 p.
4. Chilikina L.N., Shiffers E.V. Map of vegetation Dagestan ASSR. M. – L.: Publishing house AS of USSR, 1962. – 96 p.
5. Yasulbutaeva I. V, Fisher Z., Magomedov M.-R. D. Destructive activity of various types soils of Dagestan. // Problems of regional ecology. 2007. № 6 (1). P. 68-74.
6. Anderson T.H. Physiological analysis of microbial communities in soil: applications and limitations. In: “Beyond the Biomass: Compositional and Functional Analysis of Microbial Communities in Soil”( Eds K. Ritz, J. Dighton, K.E.Giller) // Wiley Publishing: Chichester, 1994. – P. 67-76.
7. Andreyashkina N.I., Peshova N.V. On assessing decomposition rates of plant debris and standard cellulose samples in Tundra communities. // Russian. J. Ecol., 2001. – V. 32, № 1. – P. 52-55.
8. Dilly O. Microbial respiratory quotient during basal metabolism and after glucose amendment in soils and litter. // Soil Biology and Biochemistry, 2001. – № 33. – P. 117-127.
9. Dziadowiec H. Rozkład ściółki w wybranych ekosystemach leśnych (mineralizacja, uwalnianie składników pokarmowych, humifikacja), [Decomposition of litter, in chosen forest ecosystems (mineralization, releasing nutrients, humification)] Rozprawy, Uniwersytet Mikołaja Kopernika, Toruń., 1990. – 133 pp.
10. Fischer Z., Niewinna M., Yasulbutaeva I. Intensity of organic matter decomposition in various landscapes of Caucasus (Daghestan). // Pol. J. Ecol., 2006. – V. 54, №1. – P. 105-116.
11. Graham M.H., Haynes R.J. Organic matter status and the size, activity and metabolic diversity of the soil microflora as indicators of the success of rehabilitation of mined sand dunes. // Biology and Fertility of Soils, 2004. – № 39. – P. 429-437.
12. Gray T.R.G., Williams S.T. Microbial productivity in soil. In: Microbes and biological productivity ( Eds Hughes D.E., Rose A.H.). // University Publishing: Cambridge, 1971. – P. 255-280.
13. Ilstedt U., Nordgren A., Malmer A. Optimum soil water for soil respiration before and after amendment with glucose in humid tropical Acrisols and a boreal mor layer. // Soil Biology and Biochemistry, 2000. – № 32. – P. 1591-1599.
14. Jakubczyk H. Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula valley. III. Decomposition rate of organic matter and microbiological activity. // Ecol. pol., 1971. – V.19, №9. – P. 121-128.
15. Klekowski R.Z. Cartesian diver microrespirometry for terrestrial animals. In: Grodzinski W., Klekowski R.Z., Duncan A. (ed.). Methods for ecological bioenergetics. // Oxford: Blackwell Sci.Publ., 1975. – P. 201-211.
16. Kononova M. Substancje organiczne gleby, ich budowa, właściwości I metody badań. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa, 1968. – 391 pp.
17. Lavelle P., Blanchart E., Martin A., Martin S., Spain A., Toutain F., Barois I. and Schaefer R. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. // Biotropica, 1993. – V. 26. – P. 130-150.
18. Mesquita R. de C.G., Workman S.W., Neely C.L. Slow litter decomposition in a Cecropia-dominated secondary forest of central Amazonia. // Soil Biol. Biochem., 1998. – V.30. – P. 167-175.
19. Prescott C. E. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? // Forest Ecology and Management, 2005. – V. 220. – P. 66-74.
20. Schädler M., Brandl R. Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? // Soil Biol. Biochem., 2005. – V. 37. – P. 329-337.
21. Vanhala P. Seasonal variation in the soil respiration rate in coniferous forest soils. // Soil Biology and Biochemistry, 2002. – № 34. – P. 1375-1379.
22. Wardle D. A., Nilsson M.-C., Zackrisson O., Gallet C. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. // Soil Biol. Biochem., 2003. – V.35. – P. 827-835.
23. Wiegert R. G., Evans F. C. Primary production and the disappearance of dead vegetation on a field in south-eastern Michigan. // Ecology, 1964. – V. 45. – P. 49-63.