

**Изменение аминокислотного состава гумусовых веществ
подзолистых почв в процессе естественного лесовосстановления
после рубок главного пользования**

© 2021. Н. Н. Бондаренко, инженер-химик,
Е. М. Лаптева, к. б. н., доцент, зав. отделом,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: BondNikropolNik@mail.ru

Проведена оценка влияния рубок главного пользования на аминокислотный состав гуминовых и фульвокислот, выделенных из верхних горизонтов подзолистых текстурно-дифференцированных почв. Идентифицированы и количественно определены аминокислотные фрагменты гидролизуемой части макромолекул гумусовых кислот почв ельника черничного и производных разновозрастных лиственных насаждений, формирующихся в процессе сукцессии на вырубках в подзоне средней тайги. Установлено, что массовая доля аминокислот в препаратах гуминовых кислот, выделенных из подзолистых горизонтов почв вырубок, существенно выше по сравнению с почвой ненарушенного рубками ельника черничного. Для фульвокислот возрастание в составе их гидролизатов доли аминокислот отмечено в образцах почв из органогенных горизонтов только на начальных этапах лесовосстановления. Выявлены закономерности изменения содержания и соотношения различных групп аминокислот (кислые, основные, нейтральные полярные и неполярные) на разных этапах восстановления древесной растительности после сплошнолесосечных рубок ельников черничных.

Ключевые слова: вырубки, разновозрастные лиственные насаждения, подзолистые почвы, гуминовые кислоты, фульвокислоты, аминокислотный состав.

**Changes in the amino acid composition
of humic substances of podzolic soils during forest
regeneration after harvest cutting**

© 2021. N. N. Bondarenko ORCID: 0000-0001-5609-3283
E. M. Lapteva ORCID: 0000-0002-9396-7979
Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of RAS,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: BondNikropolNik@mail.ru

We studied how cuttings affects the amino acid composition of humic and fulvic acids isolated from the upper horizons of podzolic texture-differentiated soils. Amino acid fragments of the hydrolyzable part of humic acid macromolecules were identified and quantified in soils of spruce bilberry forest and different aged deciduous forests, forming during the post-cutting succession in the middle taiga subzone. We found that mass fraction of amino acids in the humic acids isolated from podzolic horizons of cutting places was higher than that in the intact bilberry spruce forest. In fulvic acids, an increase of the proportion of amino acids was found in the organogenic horizons only at the initial stages of reforestation. The regularities of changes in the amino acid composition of humic substances in the relative molar fractions of identified amino acid groups (acidic, basic, neutral polar and nonpolar) were revealed at different stages of the reforestation after cuttings of blueberry spruce forests. Initial stages of forest regeneration are characterized by a decrease in the ratio of hydroxyamino acids to heterocyclic acids, which indicates a depressed state of the zoomicrobial complex as a result of contemporary waterlogging of podzolic soils. Fulvic acids react most sensitively to changes in the synthesis and destruction of soil organic matter under forest regeneration through a change of species, which is characterized by the largest shifts in the ratio of the molar fractions of both individual amino acids and amino acid groups in the composition of their hydrolysates as a whole.

Keywords: cuttings, different aged deciduous forests, podzolic soils, humic acid, fulvic acids, amino acid composition.

Гумус и гумусовые вещества являются важнейшими профилообразующими компонентами почв наземных экосистем [1, 2]. Строение и свойства гуминовых (ГК) и фульвокислот (ФК) тесно связаны с количеством и качеством поступающего растительного опада, условиями его минерализации и гумификации [3–5]. Общее количество и соотношение аминокислот (АК) в составе ГК и ФК характеризует степень полимеризации почвенного органического вещества (ПОВ), отражая разные уровни биологической активности почв [2]. В связи с этим АК состав гумусовых кислот может быть использован в качестве маркера, свидетельствующего об изменениях параметров окружающей среды под влиянием природных и антропогенных факторов [6].

Одним из основных антропогенных факторов трансформации таёжных экосистем, в том числе лесных почв, являются рубки главного пользования. В процессе естественного лесовосстановления на вырубках формируются вторичные листовые насаждения из берёзы и осины, наблюдается временное переувлажнение почв, меняются их физико-химические свойства, состав ПОВ [7–9] и его водорастворимых компонентов [10]. Изменение температурного режима почв на вырубках, качества и количества растительного опада [11] находят своё отражение в изменении почвенного микробного комплекса [12] и, соответственно, в условиях образования и трансформации гумусовых веществ.

Цель данного исследования – определить особенности изменения аминокислотного состава гидролизатов гумусовых кислот, выделенных из подзолистых почв, на разных стадиях естественного лесовосстановления после рубок главного пользования.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили на территории Республики Коми (Усть-Куломский район). Объектами исследования послужили подзолистые текстурно-дифференцированные почвы на крупнопылеватых покровных суглинках спелого ельника черничного (ПП-1) и производных фитоценозов – листовенно-елового молодняка (ПП-2) и средневозрастного березняка разнотравного (ПП-3), сформировавшихся после сплошнелесосечных рубок, проведённых в зимний период 2001/2002 и 1969/1970 гг. соответственно. Подробное описание ключевых участков приведено в работе [13].

Препараты ГК и ФК выделяли из образцов верхних горизонтов почв – лесной подстилки (горизонт O) и осветлённого элювиального горизонта (EL), отобранных из опорных разрезов в 2007 г. Препараты получали путём двукратной экстракции воздушно-сухих навесок почв смесью 0,1 моль/дм³ NaOH и 0,1 моль/дм³ Na₄P₂O₇ [4]. Для коагуляции коллоидных частиц использовали насыщенный раствор Na₂SO₄ (20% от объёма экстракта), с дальнейшим центрифугированием в течение 2 ч при 5000 об./мин. Осаждение ГК проводили путём подкисления экстракта раствором 1 моль/дм³ H₂SO₄, ФК очищали на активированном угле, обессоливание проводили пропусканием через катионит КУ-2 в Н⁺-форме. Зольность препаратов ГК определяли прокаливанием до постоянной массы при 550 °С, влажность – по обратному набору веса предварительно высушенных навесок ГК и ФК. Аминокислотный состав ГК и ФК исследовали после гидролиза препаратов раствором HCl с молярной концентрацией 6 моль/дм³ при соотношении 1 : 200 (масса : объём) в течение 24 суток при температуре 110 °С. Количественное содержание АК в гидролизатах измеряли на аминокислотном анализаторе Amino Acid Analyzer T 339 (Microtechna Praha). Элементный состав гумусовых кислот определяли на CHNS-O-элементном анализаторе EA-1110 (Carlo Erba) в ЦКП «Хроматография» Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Результаты и обсуждение

Формирование после рубок главного пользования листовых и листовенно-хвойных фитоценозов оказывает существенное влияние на качественный и количественный состав растительных остатков, скорость их разложения и аккумуляцию органического вещества в органогенных горизонтах почв [14]. Состав древостоя (присутствие листовых пород), условия его произрастания и возраст насаждений определяют активность почвенных микробных комплексов, участвующих в трансформации растительного опада [15]. Более высокое содержание азота в опаде листовых пород [11, 16] обуславливает возрастание его содержания в элементном составе гумусовых кислот почв. Массовая доля азота в составе препаратов ГК, выделенных из органогенного и минерального горизонтов почвы ельника черничного (ПП-1), близка. В препаратах ФК доля азота в минеральном горизонте возрастает по сравнению с горизонтом лесной

Таблица 1 / Table 1

Общее содержание азота и массовая доля аминокислот в составе гумусовых веществ почв ельника черничного (ПП-1), лиственного молодняка, сформировавшегося на вырубке 2001/2002 гг. (ПП-2), лиственно-хвойного насаждения, сформировавшегося на вырубке 1969/1970 гг. (ПП-3)
 Total content of nitrogen and weight percentage of amino acids in humic acids of soils of bilberry spruce forest (S-1), deciduous forest formed after cutting of 2001–2002 years (S-2), mixed forest formed after cutting of 1969–1970 years (S-3)

Участок Site	Горизонт Horizon	$\omega(N_{\text{общ}})$, %±Δ Total nitro- gen content, %±Δ	Массовая доля АК в сухом веществе $\omega_c(\text{АК})$, % Weight percentage of amino acids in dry matter $\omega_c(\text{AA})$, %	Массовая доля азота идентифицированных АК от общего азота $\omega_{\text{АК}}(\text{N})$, % / Nitrogen weight percentage of identified amino acids from total nitrogen content $\omega_{\text{AA}}(\text{N})$, %
Гуминовые кислоты / Humic acids				
ПП-1	O	2,80±0,19	11,2	67,1
S-1	EL[e]	2,82±0,19	3,7	21,1
ПП-2	O	3,38±0,23	12,2	57,5
S-2	EL[e],hi,g	4,34±0,29	17,3	60,2
ПП-3	O	3,26±0,22	11,1	53,0
S-3	EL	4,76±0,32	16,8	56,8
Фульвокислоты / Fulvic acids				
ПП-1	O	0,88±0,16	3,8	31,8
S-1	EL[e]	1,81±0,33	5,0	25,0
ПП-2	O	1,75±0,32	4,6	37,1
S-2	EL[e],hi,g	1,00±0,18	1,8	25,0
ПП-3	O	0,88±0,16	2,0	33,1
S-3	EL	1,49±0,27	4,7	43,6

подстилки (табл. 1). На вырубках отмечено возрастание массовой доли азота в структуре ГК, выделенных из органогенных и минеральных горизонтов, по сравнению с аналогичными горизонтами почвы ельника черничного (ПП-1) (в 1,2 раза в лесной подстилке и от 1,5 до 1,7 раза в минеральных горизонтах). Для ФК увеличение доли азота (в 2,0 раза) в составе их макромолекул выявлено только в гидролизатах препаратов, выделенных из органогенного горизонта молодого лиственно-хвойного насаждения, в минеральном горизонте по сравнению с аналогичным горизонтом контрольного участка она снижается.

В целом, ГК по сравнению с ФК характеризуются более высоким содержанием АК (табл. 1), что соответствует данным литературы [2, 6, 17]. В лесных подстилках почв вырубок доля АК в гидролизуемой части макромолекул ГК сопоставима с таковой в ельнике черничном. В минеральных горизонтах почвы участков ПП-2 и ПП-3 она выше по сравнению с почвой участка ПП-1 в 4,7 и 4,5 раза соответственно. В отличие от контрольного участка, на вырубках отмечено возрастание массовой доли АК в составе гидролизатов ГК при переходе от органогенного к минеральному горизонту. На первых этапах лесовосстановления это может быть связано со снижением микробиологиче-

ской активности почв в условиях возрастания поверхностного увлажнения почв (временного заболачивания) после сведения древесной растительности [12], на более поздних – со сменой хвойного опада на лиственный [11, 14], а также возможным изменением структуры микробных сообществ.

Отличительной чертой ГК почв вырубок является, помимо их обогащения азотом, изменение соотношения в органогенном и минеральном горизонтах доли азота АК в составе общего азота ГК. Как видно из данных таблицы 1, при сравнительно близких величинах массовой доли азота в ГК органогенного (2,80±0,19%) и минерального (2,82±0,19%) горизонтов ельника черничного, они в 3,2 раза отличаются по величине показателя $\omega_{\text{АК}}(\text{N})$ (массовая доля азота идентифицированных АК от общего азота). В почвах вырубок этот показатель находится примерно на одном уровне – 53,0–60,2%. Резкое возрастание показателя $\omega_{\text{АК}}(\text{N})$ в минеральных горизонтах почв вырубок свидетельствует о значительном увеличении аминокислотных фрагментов в периферической части макромолекул ГК и, соответственно, изменении в структуре и активности почвенного зоомикробного комплекса.

Для ФК увеличение массовой доли АК в составе гидролизатов характерно только для

органогенного горизонта молодого лиственнично-хвойного насаждения (ПП-2), экологические условия формирования которого наиболее существенно изменены после сведения древесной растительности. Однако и на участке ПП-3, где происходит последовательное восстановление древостоя через формирование лиственнично-хвойного сообщества, параметры обеспеченности азотом ФК и доля в его составе азота идентифицированных АК не соответствуют почве участка ПП-1, что свидетельствует о сохранении спустя 37–38 лет после проведения рубок главного пользования дисбаланса в процессах поступления растительного опада и его трансформации, с одной стороны, и процесса формирования и функционирования почвенной микробиоты – с другой.

Аминокислотный состав гидролизатов ГК и ФК однотипен, что в принципе характерно для ГК и ФК различных типов почв [6, 18–20]. Такая же однотипность аминокислотного состава характерна для высших и низших растений и микроорганизмов [21]. В составе проанализированных нами гидролизатов идентифицировано 15 АК. Их содержание и соотношение зависит от природы гумусовой кислоты и существенно меняется в процессе восстановления древесной растительности в послерубочный период (рис.).

Основу гидролизуемой части макромолекул ГК и ФК составляют 4 АК – аспарагино-

вая, глутаминовая, глицин и аланин. Их суммарное количество в ГК варьирует от 41,9% до 45,1%, в ФК – от 44,5 до 65,9%. Следующим по содержанию компонентом в составе гидролизимой части ГК и ФК является валин. На его долю в гидролизатах ГК в зависимости от участка и горизонта приходится от 6,32 до 8,81% от суммы АК, в гидролизатах ФК – от 7,44 до 9,41%. Аспарагиновая, глутаминовая кислоты и аланин относятся к первичным АК, они синтезируются путём прямого восстановительного аминирования и всегда присутствуют в растительном белке, осуществляя первичное связывание ионов аммония [19, 21]. Все остальные АК являются продуктами биосинтеза растений и попадают в почву за счёт разложения поступающих растительных остатков [22, 23].

Наиболее чувствительными к изменению условий формирования почвенного органического вещества являются ФК (рис., В). В почве контрольного участка (ПП-1) отмечается возрастание в ФК подзолистого горизонта, по сравнению с органогенным, доли глутаминовой (в 2,4 раза) и аспарагиновой (в 1,5 раза) кислот, и снижение доли нейтральных неполярных АК – глицина (в 1,3 раза), валина (в 1,3 раза), лейцина (в 2 раза) и изолейцина (в 2,1 раз). На вырубках от начала восстановления растительного покрова (ПП-2) до формирования лиственнично-хвойного насаж-

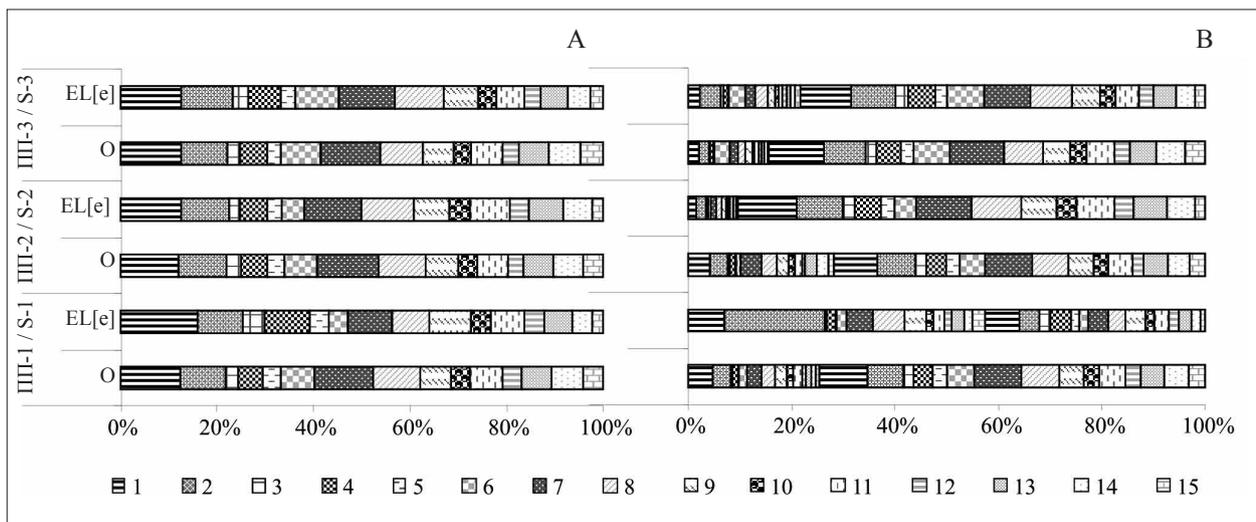


Рис. Относительное содержание аминокислот в составе гидролизатов гуминовых (А) и фульвокислот (В): ПП-1 – контроль; ПП-2 – вырубка 2001/2002 гг.; ПП-3 – вырубка 1969/1970 гг.; 1 – аспарагиновая кислота, 2 – глутаминовая кислота, 3 – гистидин, 4 – лизин, 5 – аргинин, 6 – пролин, 7 – глицин, 8 – аланин, 9 – валин, 10 – изолейцин, 11 – лейцин, 12 – фенилаланин, 13 – треонин, 14 – серин, 15 – тирозин

Fig. The relative content of amino acids in the composition of humic (A) and fulvic (B) acid hydrolysates of soils of bilberry spruce forest (S-1), deciduous forest formed after cutting of 2001/2002 years (S-2), mixed forest formed after cutting of 1969/1970 years (S-3): 1 – aspartic acid, 2 – glutamic acid, 3 – histidine, 4 – lysine, 5 – arginine, 6 – proline, 7 – glycine, 8 – alanine, 9 – valine, 10 – isoleucine, 11 – leucine, 12 – phenylalanine, 13 – threonine, 14 – serine, 15 – tyrosine

Таблица 2 / Table 2

Относительное содержание отдельных групп аминокислот в гидролизатах гуминовых и фульвокислот, выделенных из подзолистых почв, % от суммы аминокислот / Relative content of individual groups of amino acids in hydrolysates of humic and fulvic acids obtained from podzolic soils, % of total amino acids

Группа аминокислот Groups of amino acids		Участок, горизонт / Site, horizon					
		ПП-1 / S-1		ПП-2 / S-2		ПП-3 / S-3	
		О	EL[e]	О	EL[e],hi,g	О	EL
Гуминовые кислоты / Humic acids							
Нейтральные полярные / Neutral polar		17,6	11,9	17,4	15,4	18,2	13,2
Нейтральные неполярные / Neutral non-polar		43,6	38,9	42,6	45,2	43,1	44,3
Кислые / Acidulous		24,4	27,3	24,8	25,5	25,0	26,4
Основные / Basic		14,4	21,8	15,2	14,0	13,7	16,2
Сумма / Total		100	100	100	100	100	100
Оксиаминокислоты / Hydroxy-amino acids		11,5	8,9	11,3	12,0	11,5	9,3
Циклические Closed-ring	Ароматические / Aromatic	11,4	8,6	10,2	8,8	11,4	8,6
	Гетероциклические / Heterocyclic	9,8	9,1	10,1	7,3	10,8	12,3
	Сумма / Total	21,1	17,7	20,3	16,1	22,2	20,9
Оксиаминокислоты/гетероциклические Hydroxy-amino acids/heterocyclic		1,18	0,98	1,12	1,65	1,06	0,76
Фульвокислоты / Fulvic acids							
Нейтральные полярные / Neutral polar		11,0	11,8	20,3	16,7	10,3	13,9
Нейтральные неполярные / Neutral non-polar		45,0	31,6	40,5	37,1	51,4	44,3
Кислые / Acidulous		36,9	51,8	31,9	40,6	29,6	33,9
Основные / Basic		7,2	4,8	7,3	5,6	8,7	7,9
Сумма / Total		100	100	100	100	100	100
Оксиаминокислоты / Hydroxy-amino acids		6,9	6,3	14,9	11,9	8,0	6,7
Циклические Closed-ring	Ароматические / Aromatic	7,7	8,9	8,0	6,8	5,2	11,4
	Гетероциклические / Heterocyclic	6,4	3,5	5,2	5,7	19,8	15,8
	Сумма / Total	14,2	12,3	13,2	12,5	25,0	27,2
Оксиаминокислоты/гетероциклические Hydroxy-amino acids/heterocyclic		1,07	1,83	2,88	2,10	0,41	0,42

дения (ПП-3) отмечено резкое снижение в составе гидролизатов ФК доли аспарагиновой и глутаминовой кислот и постепенное накопление – гистидина, лизина, аргинина, пролина, глицина, серина и тирозина. В гидролизатах ГК подзолистых горизонтов почв вырубков также отмечено увеличение доли таких АК как пролин, глицин, аланин и снижение – аспарагиновой кислоты, лизина и валина.

В структуре гумусовых веществ почв, как правило, преобладают кислые и нейтральные АК [20], из них наиболее устойчивы нейтральные АК [3]. В рассмотренных нами препаратах ГК и ФК относительное содержание нейтральных АК имеет близкий порядок – соответственно 50,8–61,3 и 43,4–61,8% (табл. 2). Гидролизаты ФК характеризуются большим выходом кислых (29,6–51,8%) и меньшим – основных (4,8–8,7%) АК по сравнению с ГК (соответственно 24,4–27,3 и 13,7–21,8%). Это согласуется с более высокой кислотностью ФК [2–4]. На участках

ПП-2 и ПП-3 по сравнению с участком ПП-1 наблюдается последовательное возрастание в гидролизатах ФК доли нейтральных и основных АК на фоне снижения кислых как в органогенных, так и подзолистых горизонтах. Это связано не только со сменой характера поступающего органического вещества, но и с изменениями в почвенных зоомикробных комплексах [24, 25].

Известно, что отношение доли оксиаминокислот к гетероциклическим АК (АК_о/АК_{гц}) отражает уровень биологической активности почв и может служить маркером глубины гумификации [6]. Этот показатель максимален для участка ПП-2, минимален – для ПП-3, что также наиболее чётко выражено при исследовании препаратов ФК (табл. 2). Возрастание величины АК_о/АК_{гц} обусловлено подавлением жизнедеятельности микробиоты на первых этапах послерубочной сукцессии (участок ПП-2) [12], обусловленным временным переувлажнением почв [13]. На стадии

формирования среднеспелого березняка (ПП-3) показатель АКо/АКгц снижается, что может свидетельствовать как о восстановлении функциональных характеристик почвенной микробиоты, так и о более активной трансформации (минерализации) растительного опада по мере развития травянистого напочвенного покрова и поступления на поверхность почвы сравнительно легко разлагаемого листового опада берёзы и осины.

Заключение

Таким образом, изменение условий синтеза и деструкции органического вещества в процессе послерубочных сукцессий в подзоне средней тайги обуславливает трансформацию не только свойств почв, но и специфических высокомолекулярных компонентов гумуса – гуминовых и фульвокислот. Восстановление растительного покрова на вырубках сопровождается возрастанием в составе ГК и ФК почв массовой доли азота и изменением таких показателей, как массовая доля АК в сухом веществе гидролизатов ГК и ФК и массовая доля азота идентифицированных АК от общего азота ГК и ФК, по сравнению с почвой контрольного участка. Восстановление древостоя через смену пород после рубок главного пользования сопровождается увеличением суммарного содержания АК в гидролизатах ГК и уменьшением – в ФК, выделенных из подзолистых горизонтов почв.

Состав и соотношение аминокислот в гидролизатах ГК и ФК отражают специфику трансформации растительного опада в почвах вырубок и условия функционирования в них почвенной микробиоты. На участках лиственного молодняка (ПП-2) и средневозрастного лиственно-хвойного насаждения (ПП-3), по сравнению с ненарушенным участком хвойного леса (ПП-1), наблюдается последовательное возрастание в гидролизатах ФК доли нейтральных и основных АК на фоне снижения кислых АК. Эта тенденция характерна как для органогенных, так и для подзолистых горизонтов почв разновозрастных вырубок. Возрастание величины АКо/АКгц (отношения оксиаминокислот к гетероциклическим АК) маркирует снижение биологической активности почв на начальных этапах восстановления древесной растительности и активизацию жизнедеятельности микробиоты на этапе формирования средневозрастного насаждения (снижение показателя АКо/АКгц).

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН (AAAA-A17-117122290011-5).

References

1. Ponomareva V.V., Plotnikova V.V. Humus and soil formation. Moskva: Nauka, 1980. 232 p. (in Russian).
2. Orlov D.S. Humic acids of soils and the general theory of humification. Moskva: Izdatkilstvo MGU, 1990. 325 p. (in Russian).
3. Popov A.I. Humic substances: properties, structure, formation. Sankt-Peterburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo universiteta, 2004. 248 p. (in Russian).
4. Lodygin E.D., Beznosikov V.A., Chukov S.N. Structural and functional parameters of humus substances of podzolic and marsh-podzolic soils. Sankt-Peterburg: Nauka, 2007. 145 p. (in Russian).
5. Dolgonosov B.M., Gubernatorova T.N. Kinetics of the enzymatic decomposition of macromolecules with a fractal structure // Theoretical Foundations of Chemical Engineering. 2007. V. 41. No. 6. P. 868–877. doi: 10.1134/S0040579507060127
6. Vasilevich R.S., Beznosikov V.A. Amino acid composition of humic substances in tundra soils // Eurasian Soil Science. 2015. V. 48. P. 593–599. doi: 10.1134/S1064229315060125
7. Dymov A.A., Milanovsky E.Yu. Changes in the organic matter of taiga soils during the natural reforestation after cutting in the middle taiga of the Komi Republic // Eurasian Soil Science. 2013. V. 46. P. 1164–1171. doi: 10.1134/S1064229314010049
8. Falsone G., Celi L., Caimi A., Simonov G., Bonifacio E. The effect of clear cutting on podzolisation and spoil carbon dynamics in boreal forests (Middle Taiga zone, Russia) // Geoderma. 2012. V. 177–178. P. 27–38. doi: 10.1016/j.geoderma.2012.01.036
9. Dymov A.A. The impact of clearcutting in boreal forest of Russia on soils: a review // Eurasian Soil Science. 2017. V. 50. P. 780–790. doi: 10.1134/S106422931707002X
10. Lapteva E.M., Bondarenko N.N., Vinogradova Yu.A., Kubik O.S., Shamrikova E.V., Punegov V.V. Vegetation cover succession and its role in composition of water-soluble organic compounds in soils of cut areas // Izvestiya Samarskogo NTs RAN. 2015. V. 17. No. 4 (4). P. 673–680 (in Russian).
11. Dymov A.A., Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V., Rakina D.A. Tree waste in an aboriginal spruce forest and mixed stands // Lesnoy Zhurnal. 2012. No. 3. P. 7–18 (in Russian).
12. Vinogradova Yu.A., Lapteva E.M., Perminova E.M., Novakovskiy A.B., Anisimov S.S. Microbe communities in podzolic soil at logged spruce forest areas of the middle taiga zone // Izvestiya Samarskogo NTs RAN. 2014. V. 16. No. 5. P. 74–80 (in Russian).

13. Lapteva E.M., Vtyurin G.M., Bobkova K.S., Kaverin D.A., Dymov A.A., Simonov G.A. Soil and soil cover changes in spruce forests after final logging // *Siberian Journal of Forest Science*. 2015. No. 5. P. 64–76 (in Russian).
14. Osipov A.F., Tuzhilkina V.V., Dymov A.A., Bobkova K.S. Phytomass and organic carbon stocks in the middle taiga spruce forests during restoration after clear cutting // *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. 2019. No. 2. P. 215–224 (in Russian).
15. Rakhleeva A.A., Semenova T.A. Striganova B.R., Terekhova V.A. Dynamics of zoomicrobial complexes upon decomposition of plant litter in spruce forests of the southern taiga // *Eurasian Soil Science*. 2011. V. 44. P. 38–48. doi: 10.1134/s1064229310071026
16. Staelens J., Rütting T., Huygens D., Schrijver A.D., Müller C., Verheyen K., Boeckx P. *In situ* gross nitrogen transformations differ between temperate deciduous and coniferous forest soils // *Biogeochemistry*. 2012. V. 104. No. 1–3. P. 259–277. doi: 10.1007/s10533-011-9598-7
17. Trubetskaya O.E., Reznikova O.I., Afanas'eva L.F., Markova L.F., Muranova T.A., Trubetskoy O.A. Amino acid distribution in soil humic acids fraction by tandem size exclusion chromatography polyacrilamide gel electrophoresis // *Environ. Int.* 1998. V. 24. No. 5–6. P. 573–581. doi: 10.1016/S0160-4120(98)00036-1
18. Merkusheva M.G., Ayushina T.A. Content and composition of humus and free amino acids in alluvial meadow soils of transbaikalia under irrigation and fertilization // *Agrokhimiya*. 2009. No. 4. P. 11–20 (in Russian).
19. Chimitdorzhieva G.D., Andreeva D.B., Vishnyakova O.V., Milkheev E.Yu. Humic substances in natural objects. Ulan-Ude: Izdatelstvo BNTs SO RAN, 2007. 190 p. (in Russian).
20. Allard B. A comparative study on the chemical composition of humic acid from forest soil, agricultural soil and lignite deposit Bound lipid, carbohydrate and amino acid distributions // *Geoderma*. 2006. V. 130. No. 1. P. 77–96. doi: 10.1016/j.geoderma.2005.01.010
21. Friedel J.K., Schaller E. Composition of hydrolysable amino acids in soil organic matter and soil microbial biomass // *Soil Biol. Biochem.* 2002. V. 34. No. 3. P. 315–325. doi: 10.1016/S0038-0717(01)00185-7
22. Alieva M.I., Bezdudnaya O.A., Volodina S.O., Filippova V.N., Potapov G.P. Comparative amino acid content of plants – producers of ecdysteroids // *Khimiya rastitelnogo syrya*. 2002. No. 1. P. 63–68 (in Russian).
23. Sudachkova N.E., Milyutina I.L., Romanova L.I. Free amino acid composition in scots pine tissues under stress impact in rhizosphere // *J. Stress Physiol. Biochem.* 2007. V. 3. No. 2. P. 4–14 (in Russian).
24. Flaig W. Effects of microorganisms on the transformation of lignin to humic substances // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1964. V. 28. No. 10–11. P. 1523–1535. doi: 10.1016/0016-7037(64)90003-1
25. Hatcher P.G., Maciel G.E., Dennis L.W. Aliphatic structure of humic acids; a clue to their origin // *Organic Geochem.* 1981. V. 3. No. 1–2. P. 43–48.