

УДК 630*187:582.475:631.417.1 (1-924.82)

ТРАНСФОРМАЦИЯ УГЛЕРОДНОГО БЮДЖЕТА В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ НА БОЛОТНО-ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВАХ В ПРОЦЕССЕ ЗИМНИХ СПЛОШНОЛЕСОСЕЧНЫХ РУБОК

© 2025 г. Н. В. Лиханова^{1, *}, К. С. Бобкова^{2, **}

¹Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет,
Сыктывкарский лесной институт

Ленина ул., 39, Сыктывкар, Республика Коми, 167000 Россия

²Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН

Коммунистическая ул., 28, Сыктывкар, Республика Коми, 167982 Россия

*E-mail: lihanad@mail.ru

**E-mail: bobkova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 05.09.2024 г.

После доработки 06.11.2024 г.

Принята к публикации 25.01.2025 г.

В работе приведена характеристика основных составляющих углеродного цикла в экосистемах спелых ельников черничного влажного и долгомошно-сфагнового и на их вырубках на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах. Приходно-расходные статьи углеродного бюджета фитоценозов оценены по показателям продукционного и деструкционного процессов органического вещества. Установлено, что общий пул углерода в экосистемах спелых ельников составляет 160–194 т·га⁻¹, из них в растениях фитоценоза – 44.4–57.8%, в крупных древесных остатках (сухойстой, валеж) – 2.4–10.8%, в почве, включая подстилку и минеральный слой, – 39.8–45.9%. В экосистемах вырубок запасы углерода органического вещества равны 106–113 т·га⁻¹, из них в почве – 62.5–72.5%, в растениях фитоценоза – 18.0–25.2%, в крупных древесных остатках – 9.5–12.3%. Ежегодное депонирование углерода фитоценозами спелых ельников составляет 2.4–3.5 т·га⁻¹, вырубок – 1.8–2.2 т·га⁻¹. В накоплении углерода в ельниках ведущая роль принадлежит древостою, на вырубках – растениям напочвенного покрова. Количество углерода, поступающего с опадом, составило в ельниках 2.0–2.1 т·га⁻¹, на вырубках – 1.4–1.6 т·га⁻¹. Углерод, высвободившийся при разложении растительных остатков опада, на вырубках – 0.54–0.63 т·га⁻¹, что составляет 37.2–37.6% от годового разложения растительных остатков опада. Показано, что спелые ельники являются местом стока, а вырубки – источником углерода.

DOI: 10.31857/S0044459625010034, EDN: SORQRZ

В лесных экосистемах фитоценоз рассматривается как компонент управления важнейшими биогеохимическими циклами органического вещества (ОВ) и минеральных элементов. Особое внимание в них уделяется оценке углеродного бюджета ОВ, так как он более чувствителен к антропогенному воздействию (Подвезенная, Рыжова, 2010). К настоящему времени имеется достаточно большое количество оценок запаса углерода в фитомассе и почвах еловых лесов России (Алексеев, Бердси, 1994; Исаев, Коровин, 1999; Уткин и др., 2001; Stolbovoi, 2002; Честных и др., 2004; Усольцев, 2007; Швиденко, Щепашенко, 2014; Бобкова, Кузнецов, 2022,

и др.). На Европейском Северо-Востоке России, где лесная растительность формирует основные природные ландшафты, доминируют еловые леса. Так, лесопокрытая площадь Республики Коми составляет 30.2 млн га, из них 54.2% занимают ельники, эдификатором которых является ель сибирская (*Picea obovata* L.) (Леса..., 1999). Еловые леса в этом регионе являются основным объектом лесозаготовок. В спелых и перестойных ельниках ежегодно проводятся сплошные рубки на площади 50–60 тыс. га (Государственный доклад..., 2022). В лесных сообществах в процессе деструктивных нарушений при промышленной рубке изменяется структура фитоценозов, происходят

существенные изменения экологических условий среды, физико-химических свойств почв и потоков ОБ между компонентами. К настоящему времени накоплено недостаточно сведений, характеризующих изменения углеродного цикла в лесных ценозах в связи с рубками.

Цель данной работы — оценка изменений запасов и потока углерода ОБ в экосистемах двух типов спелых ельников в результате зимних сплошнолесосечных рубок.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в подзоне средней тайги на территории Чернамского лесного стационара Института биологии Коми научного центра УрО РАН (62°17' с.ш., 50°20' в.д.). Площадь стационара относится к Мезенско-Вычегодской равнине, в основании которой лежат докембрийские кристаллические породы, перекрытые толщей мало нарушенных осадочных пород. Водораздельные пространства сложены пермскими песчаниками, глинами и мергелями триасовой системы. Поверхность равнины покрыта четвертичными голоценовыми отложениями мощностью в десятки метров. Отложения включают в себя два горизонта морены. Верхняя морена большей частью размыта и опесчанена, во многих местах перекрыта озерно-ледниковыми флювиогляциальными отложениями и представляет собой отложения московского оледенения (Атлас Коми..., 1964).

По агроклиматическому районированию стационар расположен на границе прохладного и умеренно-прохладного районов (Агроклиматические ресурсы..., 1973). Согласно данным наблюдений на метеостанции “Усть-Вымь”, расположенной в 20 км севернее от Чернамского стационара, средняя годовая температура воздуха составляет 0.8°C, средние минимальные и максимальные температуры соответственно равны -3.23°C и +5.0°C. Средняя температура воздуха за вегетационный период составляет 12.1°C (Novakovskiy, Elsakov, 2014). По почвенному районированию территория стационара относится к Нившеро-Вымскому округу Двино-Вычегодской провинции средне-таежной подзоны подзолистых почв. Почвообразующие породы представлены ледниковыми, водно-ледниковыми, а в поймах рек — аллювиальными отложениями (Атлас Коми..., 1964; Атлас почв..., 2010).

В рельефе равнины преобладают волнистые и увалистые междуречья с максимальными

абсолютными высотами 100–130 м. Водораздельные пространства обычно имеют плоский или полого-волнистый рельеф, что способствует переувлажнению и формированию полугидроморфных почв. На территории стационара под ельниками преобладают болотно-подзолистые почвы, в основном торфянисто-подзолисто-глееватые иллювиально-гумусово-железистые (Арчегова, 1985).

Растительные сообщества, в которых были проведены исследования, представлены ельниками черничным влажным (*Piceetum myrtillosum*) и долгомошно-сфагновым (*Piceetum polytrichosphagnosum*) и охарактеризованы ранее (Коренные еловые..., 2006). Древостой ельника черничного влажного разновозрастный (70–210 лет) с запасом стволовой древесины 266 м³·га⁻¹, имеет состав 7Е2Б1С. Травяно-кустарничковый ярус (ТКЯ) с общим проективным покрытием (ОПП) 50–60% образован черникой (*Vaccinium myrtillus* L.), брусникой (*V. vitis-idaea* L.), морошкой (*Rubus chamaemorus* L.), кислицей обыкновенной (*Oxalis acetosella* L.), майником двулистным (*Majanthemum bifolium* (L.)), седмичником европейским (*Trientalis europaea* L.), линнеей северной (*Linnea borealis* L.). Мохово-лишайниковый ярус (МЛЯ) с ОПП 90–95%, образуют *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Cmb., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* (Mich.) Sw., пятнами *Polytrichum commune* (Hedw.) и сфагновые мхи (*Sphagnum* sp.). Древесный ярус ельника долгомошно-сфагнового также разновозрастный (70–200 лет) с запасом древесины 222 м³·га⁻¹, формирует состав 6Е3Б1С. ТКЯ с проективным покрытием около 40% состоит из черники, брусники, морошки, хвоща лесного (*Equisetum sylvaticum* L.), осоки круглой (*Carex globularis* L.). МЛЯ почти сплошной, состоит в основном из *Polytrichum commune* в сочетании со сфагновыми и редко зелеными мхами.

Ельники, как черничный влажный, так и долгомошно-сфагновый, развиваются на иллювиально-гумусово-железистом глееватом подзоле.

В зимний период 2006 г. в рассматриваемых ельниках проведена сплошнолесосечная рубка с хлыстовой вывозкой древесины. Применен трехпасечный способ разработки лесосек с сохранением подроста (Руководство..., 2002). Общая площадь трелевочных волоков составляет около 10%, что отвечает лесохозяйственным требованиям (Правила рубок..., 1993). В работе

приведены результаты исследований на 4–6-летних вырубках ельников.

На 4-летней вырубке ельника черничного влажного количество деревьев, оставленных в недорубе и в качестве семенников, составило 400 экз.·га⁻¹, сухостойных — 30 экз.·га⁻¹. Запасы древесины сохранившихся деревьев равны 42 м³·га⁻¹, сухостойных — 1.1 м³·га⁻¹. Валеж — 185 экз.·га⁻¹ с запасом древесины 12.5 м³·га⁻¹, и остолоп — 65 экз.·га⁻¹, в котором заключено 5.5 м³·га⁻¹ объема древесины. Самосев и подрост составляют 8315 экз.·га⁻¹ составом 6ЕЗБ1Р6 + едС, Ос. На вырубке ельника ТКЯ пасечных участков с ОПП 60% образован черникой, брусникой, линнеей северной, майником двулистным, осокой круглой, хвощом лесным, луговиком извилистым (*Avenella flexuosa* (L.) Drei.). МЛЯ с ОПП 80–90% формируют *Pleurozium schreberi* и *Sphagnum wulfianum*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, пятнами встречаются *Polytrichum commune* и *Hylocomium splendens*, редко *Dicranum polysetum*. ТКЯ волока с ОПП 50–60% сформирован брусникой, линнеей северной, майником, ожикой волосистой (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), хвощом, луговиком извилистым, кипреем узколистным (*Epilobium angustifolium* L.), иван-чаем (*Chamaenerion angustifolium* L.). Моховой покров его с ОПП 20–30% образуют *Polytrichum commune*, *Sphagnum wulfianum*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, *Pleurozium schreberi* и пятнами *Dicranum polysetum*.

В ельнике долгомошно-сфагновом при рубке оставлены тонкомерные деревья ели, сосны, березы и семенники в количестве 588 экз.·га⁻¹, в которых заключено 38 м³·га⁻¹ запаса древесины. Сухостойные деревья (212 экз.·га⁻¹) представлены елью и березой с запасом древесины 19 м³·га⁻¹, валежом (223 экз.·га⁻¹) с объемом древесины 5.9 м³·га⁻¹ и остолопом (81 экз.·га⁻¹) с объемом древесины 2.1 м³·га⁻¹. Самосев и подрост в количестве 6770 экз.·га⁻¹ удовлетворительного состояния формируют состав 7Б3Е. На пасечных участках в ТКЯ 4-летней вырубки исследуемого ельника с ОПП около 70% произрастают черника, брусника, линнея северная, осока шаровидная, хвощ, луговик извилистый и иван-чай. Моховой ярус почти сплошной, доминирующее положение занимают *Polytrichum commune* и *Sphagnum wulfianum*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, пятнами *Dicranum polysetum*. ТКЯ волока с ОПП около 70% состоит из брусники, линнеи северной, хвоща, луговика извилистого и иван-чая. Моховой покров с ОПП 60% состоит из *Polytrichum commune* в сочетании со *Sphagnum*

angustifolium, *S. russowii*, *S. girgensohnii* и редко зелеными мхами.

Фитомассу и прирост надземной части древесных растений определяли методом модельных деревьев (Уткин, 1975; Усольцев, 2007). Проанализировано 19 модельных деревьев в ельнике черничном влажном и 14 — в долгомошно-сфагновом, на вырубках — 20 модельных деревьев в ельнике черничном влажном, 23 — в долгомошно-сфагновом, 10 модельных экземпляров подроста ели, 10 — березы, 8 — рябины. С помощью регрессионных уравнений определены отдельные фракции фитомассы древесных растений в ельниках и на вырубках (Бобкова и др., 2014; Лиханова, Бобкова, 2019). Массу корней древесных растений определяли методом крупных и мелких монолитов (Орлов, 1967). Запасы крупных древесных остатков (КДО) оценивали с учетом диаметра, высоты дерева и стадии гниения древесины. Расчет текущего прироста корней древесных растений осуществляли в соответствии с “Методами изучения лесных сообществ” (2002). Надземную массу растений ТКЯ и МЛЯ ельников определяли методом укусов на площади 400 см² в 40-кратной повторности. На вырубках ельников массу растений напочвенного покрова определяли отдельно с учетом техногенной нагрузки (трелевочный волок, пасечный участок) на площадках 400 см² с 20-кратной повторностью. Расчет массы растений проведен с учетом площади с той или иной нагрузкой (волок — 10%, пасека — 90% от общей площади вырубки). Продукцию растений напочвенного покрова определяли, отделяя побеги текущего года у 80–100 растений. По полученным соотношениям рассчитывали общий прирост массы растений. Прирост и опад корней ТКЯ был принят равным ¼ от их массы (Dahlman, Kuseega, 1965; Бобкова и др., 1982, и др.). Ежегодно отмирающую массу мхов принимали равной 70%, брусники — 30%, черники и травянистых растений — 100% прироста (Родин и др., 1968). Перерасчет запасов растений на массу углерода осуществляли дифференцированно по компонентам с применением конверсионных коэффициентов (0.45–0.53), собственных отдельным фракциям (Бобкова, Тужилкина, 2001).

Сбор опада древесных растений осуществляли с помощью 20 опадоуловителей, которые размещались на расстоянии 4–5 м вдоль границ пробных площадей. Размеры опадоуловителей составляли 0.5 × 0.5 м с высотой боковых стенок 15 см. Растительные остатки собирали дважды в год — летом и поздней осенью, затем разделяли их на фракции. Массу опада кустарничков и мхов рассчитывали

по их приросту. При определении опада лишайников возраст лишайникового покрова приравнивался ко второму периоду жизни — периоду обновления подеции. Как известно, в этот период уже не происходит увеличения массы лишайника, так как прирост равен отмиранию (Пугачев, 2006). Подстилку отбирали металлическим шаблоном площадью 98 см² в 35–40-кратной повторности. Каждый образец подстилки разбирали вручную на подгоризонты. Для пересчета массы на абсолютно сухое состояние все взятые образцы сушили в термостате при температуре 105°C до постоянного веса. Для оценки скорости трансформации и минерализации растительного опада и лесной подстилки использовали мешочки из нейлоновой сетки (размер ячеек 1 × 2 мм). Пробы разных фракций опада в 3–5-кратной повторности закладывали на поверхность лесной подстилки и по истечении 12 месяцев определяли убыль их массы.

Для нахождения запасов углерода органических соединений ($C_{орг}$) в почвах хвойных фитоценозов были использованы опубликованные ранее данные по содержанию гумуса в болотно-подзолистых почвах исследуемых сообществ (Арчегова, 1985; Коренные еловые..., 2006). Расчет этого показателя осуществлялся по А.В. Смагину и др. (2001). При пересчете данных о содержании гумуса на углерод использовали стандартный коэффициент 1.724 (Теория и практика..., 2006). В части содержания $C_{орг}$ в почве основной интерес вызывают следующие слои: 0–20 см, который соответствует максимальному содержанию углерода в подзолистых почвах, 0–50 см — корнеобитаемый слой почвы, и 0–100 см слой (Рожков и др., 1997). Метровый слой выбран для расчетов по двум причинам: 1) в горизонтах почв до 1 м сосредоточено более 90% общего запаса $C_{орг}$ всего почвенного профиля; 2) для построения почвенных карт используют данные разрезов,

характеризующих содержание $C_{орг}$ в профиле почвы до 1 м (Лукина, Никонов, 1996; Рожков и др., 1997). Статистический анализ материалов выполнен по И.И. Гусеву (2002).

Концентрацию углерода в отдельных образцах фитомассы растений, подстилки и почв определяли методом газовой хроматографии на автоматическом анализаторе EA 1110 (CHNS-O) (Италия) на базе аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ Уро РАН (уникальный номер записи об аккредитации в реестре аккредитованных лиц РОСС RU.0001.511257). Данные в работе представлены в виде средней арифметической величины со стандартным отклонением ($M \pm SD$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Углерод, заключенный в различных компонентах экосистемы (растительность, почва и др.), принято называть углеродным резервуаром (carbon pools), а углерод, переходящий из одного резервуара в другой за определенный период времени (год), оценивается как поток (carbon flux). Разница входящих в резервуар и выходящих из него потоков углерода за определенный промежуток времени (год) характеризует бюджет углерода. При оценке пула углерода в лесных экосистемах традиционно учитывают массу углерода ОВ фитоценозов, КДО и почвы. Обмен углерода оценивается между фитомассой и почвой интенсивностью продукционного, деструкционного процессов, депонированием и ресинтезом органических соединений (Базилевич, Титлянова, 2008).

Углерод фитомассы. Общие запасы углерода живой растительной массы в исследуемых ельниках составляет 86.1 и 92.5 т·га⁻¹ (табл. 1).

Таблица 1. Запас углерода органического вещества в ельниках и на вырубках, т·га⁻¹

Состав ОВ	Ельник		Вырубка	
	черничный влажный	долгомошно-сфагновый	черничный влажный	долгомошно-сфагновый
Фитомасса (надземные органы и корни):	86.1 ± 8.3	92.5 ± 5.3	20.4 ± 1.5	26.8 ± 1.9
древесные растения	84.4 ± 8.1	90.5 ± 5.2	16.3 ± 1.2	22.2 ± 1.6
напочвенный покров	1.7 ± 0.1	2.0 ± 0.1	4.1 ± 0.2	4.6 ± 0.2
Фитодетрит:	53.1 ± 3.9	38.4 ± 2.8	29.4 ± 1.4	40.9 ± 2.9
КДО	18.9 ± 1.0	3.8 ± 0.3	10.8 ± 0.6	13.1 ± 0.6
лесная подстилка	34.2 ± 2.5	34.6 ± 2.5	18.6 ± 0.1	27.8 ± 2.0
Итого	139.2 ± 13.4	130.9 ± 9.6	49.8 ± 1.9	67.7 ± 4.9

Так, в ельнике черничном влажном содержание углерода ОВ в растущих органах древесных растений с учетом подроста составляет $84.4 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, он сформирован в основном елью (70.5%) и березой (24.2%), участие сосны составляет 5.3%. В долгомошно-сфагновом ельнике масса ОВ живых органов древесных растений содержит $90.5 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ углерода, с доминированием в нем ели (69.2%) и березы (22.8%), сосна занимает 8.0%. Растения напочвенного покрова ельника черничного влажного содержат $1.7 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, долгомошно-сфагнового — $2.0 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Весомые доли запасов углерода растений напочвенного покрова в ельниках черничном влажном и долгомошно-сфагновом сосредоточены в корнях кустарничков и трав — 56.1 и 56.5% и мхах — 28.8 и 31.9% соответственно. Для сравнения, надземные органы растений напочвенного яруса ельников зеленомошной группы типов северной тайги концентрируют от 2.3 до $3.8 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в заболоченных еловых сообществах от 1.7 до $3.2 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. В ельниках черничных средней тайги, где довольно сильно проявляется средообразующая функция ели, углерод ОВ надземных органов растений напочвенного покрова в 2–3 раза меньше, чем в ельниках северной тайги, и составляет $0.6\text{--}0.9 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Коренные еловые..., 2006).

На вырубках ельников углерод фитомассы формируют тонкомерные деревья недоруба, семенники, подрост, самосев, растения живого напочвенного покрова. Так, содержание углерода ОВ в древесных растениях на вырубке ельника черничного влажного составило $16.3 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, на вырубке ельника долгомошно-сфагнового — $22.2 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в тонкомерных деревьях недоруба и семенников 91.3 и 94.4% соответственно. В фитомассе растений напочвенного покрова на вырубке ельника черничного влажного аккумулируется $4.1 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, из них 56% сосредоточено в корнях трав и кустарничков. На вырубке долгомошно-сфагнового ельника запасы углерода в растениях напочвенного покрова равны $4.6 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в корнях трав и кустарничков концентрируется 66%. В содержании углерода в надземных органах растений напочвенного покрова значимую роль выполняют мхи (28.8–31.9%).

Ранее (Бобкова, Лиханова, 2012) отмечено, что при сплошнолесосечной рубке древостоев ельника черничного влажного и долгомошно-сфагнового выносятся 36.5 и $37.8 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ соответственно, что составило 40.0 и 44.0% от общего содержания углерода в древесных растениях

сообществ. Следовательно, в связи с вывозом древесины в процессе рубки древостоев ельников масса и углерод ОВ древесных растений в них сокращается в 4–5 раз. На необлесившихся вырубках ельников подрост не вносит существенного вклада в углеродный пул фитоценозов. Растения напочвенного покрова на вырубках аккумулируют в 2.3–2.4 раза больше углерода ОВ, чем в ельниках до рубки (табл. 1).

Углерод КДО. КДО включают в себя сухостойные и упавшие деревья диаметром 6 см и более, пни, валеж и сухие ветви растущих растений. На вырубках ельников с КДО учтены и порубочные остатки. Опубликованные в последнее десятилетие данные о запасах КДО в лесах России в пересчете на углерод изменяются в широких пределах $4.9\text{--}15.7 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (Shvidenko, Nilsson, 2003; Кудеяров и др., 2007; Кузнецов, 2007; Замолодчиков, 2009; Бобкова и др., 2015; Бобкова, Кузнецов, 2022). Согласно результатам наших исследований, запасы углерода ОВ КДО в ельнике черничном влажном равны $18.9 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в валеже сосредоточено 47.3%, в сухостое — 52.7%. В ельнике долгомошно-сфагновом КДО содержат $3.8 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в том числе в валеже — 53.0%, в сухостое — 47%. В КДО на вырубке ельника черничного влажного содержится $10.8 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, из них 23% в порубочных остатках, 25% — в валеже, 1% — в сухостойных деревьях и сухих ветвях растущих деревьев, 51% — в корнях. На вырубке ельника долгомошно-сфагнового в КДО заключено $13.1 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в сухостойных деревьях и сухих ветвях — 8%, в порубочных остатках — 24%, в валеже — 15%, в корнях — 53%. Нужно отметить, что на вырубках ельников примерно половина запасов углерода ОВ КДО концентрируется в пнях и корнях срубленных деревьев.

Общие запасы углерода фитодетрита (КДО + лесная подстилка) в спелом ельнике черничном влажном составляют $53.1 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в лесной подстилке — 64.4%. В спелом ельнике долгомошно-сфагновом фитодетрит накапливает $38.4 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в том числе в лесной подстилке — 90.1%. На вырубке ельника черничного влажного углерод ОВ фитодетрита равен $29.4 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, в том числе в подстилке — 63.3%. На вырубке ельника долгомошно-сфагнового в фитодетрите сосредоточено $40.9 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в лесной подстилке — 68.0%.

Углерод почв. Почва является важнейшим природным резервуаром и основным источником потоков CO_2 в наземных экосистемах (Алексеев, Бердси, 1994). Согласно исследованиям

Таблица 2. Запасы углерода органического вещества почв ельников и вырубков, $\text{т} \cdot \text{га}^{-1}$

Уровень почвенного слоя	Ельник черничный влажный	Вырубка ельника черничного влажного	Ельник долгомошно-сфагновый	Вырубка ельника долгомошно-сфагнового
0–20 см	40.0 ± 3.8	34.8 ± 3.3	36.2 ± 3.4	30.8 ± 2.9
0–50 см	61.1 ± 4.3	60.3 ± 4.3	48.1 ± 4.5	52.2 ± 4.9
0–100 см	89.0 ± 10.6	82.1 ± 9.1	63.7 ± 4.5	66.5 ± 4.7

Далала и Аллена (Dalal, Allen, 2008), около 90% атмосферного CO_2 имеет почвенное происхождение. Углерод в почве содержится в основном в органической форме в составе ОВ. Для оценки углерода почв следует обращать внимание на потенциально-минерализуемое ОВ (C_0) и углерод микробной биомассы, которые являются потенциальными источниками эмиссии диоксида углерода в атмосферу и резервуарами депонирования секвестрируемого углерода, тесно связанного с потоками углерода в экосистемах (Семенов и др., 2006; Ананьева и др., 2011). Важное значение в оценке бюджета углерода имеет его распределение по почвенному профилю, отдельные пулы которого находятся в разных агрегатных состояниях (твердой, жидкой и газообразной фазах) почвы. Как известно, в верхней части профиля содержание CO_2 в значительной мере обусловлено интенсивностью течения воздухообмена с атмосферой. Однако с увеличением глубины почвы концентрация углерода зависит от ее гранулометрического состава, уровня залегания грунтовых вод, пространственного распространения корней растений, степени и типа засоления (Трофименко и др., 2019). В слое 0–100 см с увеличением глубины концентрация CO_2 в почвенном воздухе большинства типов почв постепенно повышается (Макаров, 1985). При оценке пула углерода органических соединений в почвах среднетаежных ельников Республики Коми выявлена его значительная вариабельность от $57 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ в типичной подзолистой почве до $151 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ в глееподзолистой почве (Машика, 2006; Осипов, Кузнецов, 2010; Бобкова и др., 2014).

Наши исследования показали, что пул углерода в метровом слое почвы, включая лесную подстилку, ельника черничного влажного составляет $89.0 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, ельника долгомошно-сфагнового — $63.7 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Запасы углерода в слое почвы 0–100 см с учетом лесной подстилки составляют для вырубок ельника черничного влажного

$82.1 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, ельника долгомошно-сфагнового — $66.5 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (табл. 2).

Следовательно, для почв рассматриваемых еловых экосистем отмечается снижение содержания углерода в почвах 4–6-летних вырубок в слое 0–20 см. При сравнении запасов углерода почвы на глубине от 0–50 и 0–100 см в ельниках и на вырубках наблюдаются изменения, которые определяются составом растительности, степенью минерализации ОВ мертвого растительного материала, морфологией, структурой и увлажнением почв. Следует отметить, что для спелых ельников и их вырубок характерно накопление ОВ на поверхности почвы в виде лесной подстилки, которое не зависит от свойств минеральной части почвы. Показано, что лесная подстилка довольно изменчива при сукцессионных изменениях фитоценозов и вносит весомый вклад в структуру углерода ценозов (Аккумуляция углерода..., 2018). Общий пул углерода в спелых еловых экосистемах составляет $130.9–139.2 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в массе растений сосредоточено 61.8–70.6%, в КДО — 2.9–13.6%, в органическом горизонте — 24.6–26.4%. На необлесившейся вырубке ельника черничного влажного пул углерода равен $49.8 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, а ельника долгомошно-сфагнового — $67.7 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (рис. 1). Большую часть углерода ОВ на вырубках еловых сообществ формирует фитомасса ценоза (39.6–41.0%) и лесная подстилка (37.3–41.0%). Углерод КДО занимает 19.4–21.7% от его общего пула.

Углерод в продукции фитомассы (*Net Primary Production, NPP*). Исследованиями показано, что текущий прирост фитомассы среднетаежных спелых ельников изменяется в больших диапазонах от 3.5 до $9.0 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (Паршевников, 1962; Казимиров, Морозова, 1973; Русанова, 1975; Бобкова, 1994; Бобкова и др., 2014). В годичной продукции ОВ растений исследуемого нами спелого ельника черничного влажного накапливается $3.5 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, ельника долгомошно-сфагнового — $2.5 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, которые сформированы в основном древесными растениями (78.5–90.9%) (рис. 2). В ельнике черничном влажном продукция углерода древесных

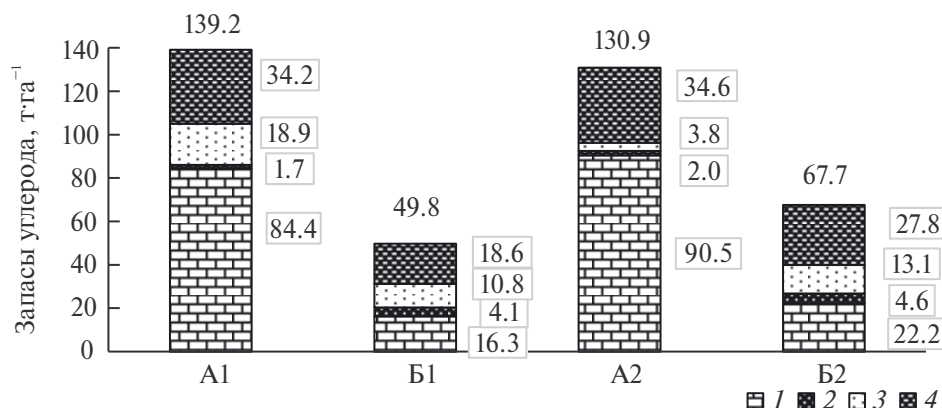


Рис. 1. Пул углерода фитомассы в ельниках черничном влажном (A1), долгомошно-сфагновом (A2) и на вырубках ельников черничного влажного (B1), долгомошно-сфагновом (B2): 1 – древесные растения, 2 – растения напочвенного покрова, 3 – крупные древесные остатки, 4 – лесная подстилка.

растений составляет 3.2 т·га^{-1} , где стволовая древесина занимает 21.1%, ветви – 12.6%, кора – 1.9%, хвоя (листья) – 48.9%, корни – 15.5%. В ельнике долгомошно-сфагновом прирост углерода фитомассы древесных растений равен 1.9 т·га^{-1} , в том числе стволовой древесины 14.4%, ветвей – 12.3%, коры – 2.5%, хвои (листьев) – 56.5%, корней – 14.6%. В ельнике черничном влажном прирост углерода ОВ растений ТКЯ 0.32 т·га^{-1} , в ельнике долгомошно-сфагновом – 0.53 т·га^{-1} . В спелых ельниках основную массу углерода растений ТКЯ формируют корни (46.1–50.8%), мхи (20.8–34.2%), травянистые растения (5.0–18.9%).

В годичной продукции фитомассы на вырубке ельника черничного влажного ежегодно накапливается 1.8 т·С·га^{-1} , который образован в основном растениями напочвенного покрова (79%). Продукция углерода фитомассы древесных растений составила 0.4 т·га^{-1} в год, из них 46.7% накапливает береза, 47.9% – ель, 5.4% – сосна. На вырубке ельника долгомошно-сфагновом в продукции фитомассы ежегодно накапливается 2.2 т·С·га^{-1} , из них 75% депонируют растения напочвенного покрова (рис. 2). Продукция углерода древесных растений на данной вырубке равна 0.5 т·га^{-1} в год и сформирована в основном елью (52.7%). Береза

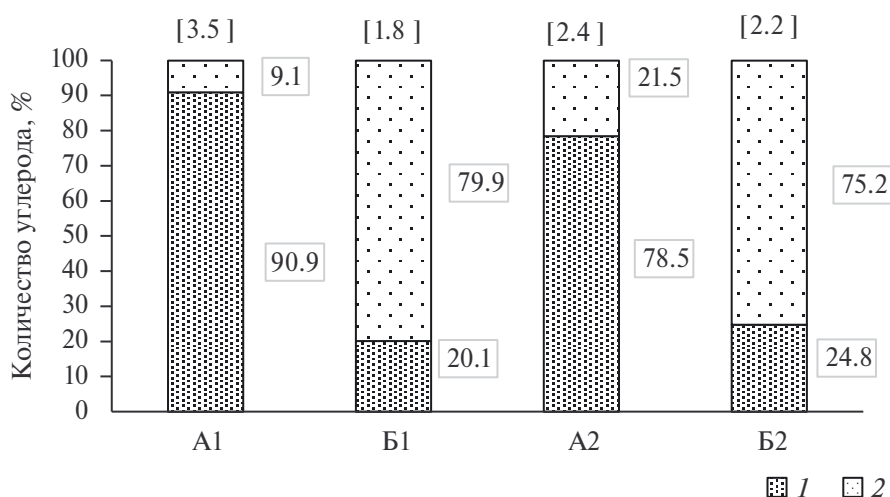


Рис. 2. Накопление углерода в продукции растений в ельниках черничном влажном (A1), долгомошно-сфагновом (A2) и на вырубках ельников черничного влажного (B1), долгомошно-сфагновом (B2): 1 – древесные растения, 2 – растения напочвенного покрова. Продукция углерода, т·га^{-1} .

и сосна накапливают 38.1 и 9.2% соответственно от общего прироста.

Таким образом, в NPP растений вырубок еловых фитоценозов накапливается $1.8\text{--}2.2 \text{ т}\cdot\text{С}\cdot\text{га}^{-1}\cdot\text{год}^{-1}$, что меньше NPP углерода ОВ растений ельников ($2.5\text{--}3.5 \text{ т}\cdot\text{С}\cdot\text{га}^{-1}\cdot\text{год}^{-1}$). Выявлено, что в спелых ельниках в накоплении углерода ОВ значителен вклад древесных растений (78.5–90.9%), а на вырубках — растений напочвенного покрова (75.2–79.9%).

Углерод растительного опада. Поступление опада в почву обеспечивает возврат в атмосферу углерода, изъятого из нее растениями в процессе фотосинтеза для создания первичной продукции. Он осуществляется в результате минерализации ОВ мертвого растительного материала до конечных продуктов распада и гумификации (Melillo et al., 1995; Binkley et al., 1997; Лесные экосистемы..., 2002; Knohl et al., 2003; Кудеяров и др., 2007). Количество поступающего опада, его состав и интенсивность разложения определяют характер формирования лесной подстилки, морфологическое строение и свойства почвы (Манаков, Никонов, 1981; Базилевич, 1993; Карпачевский, 2005, и др.).

Ежегодно с опадом ОВ в почву спелых ельников черничного влажного поступает $2.1 \text{ т}\cdot\text{С}\cdot\text{га}^{-1}$, долгомошно-сфагнутого — $2.0 \text{ т}\cdot\text{С}\cdot\text{га}^{-1}$. Большую часть углерода растительного опада в сообществах формируют древесные растения (75–83%). Углерод опада надземных органов растений занимает 73–78% от общего объема его поступления. Углерод, поступающий в почву с растительным

опадом, на вырубке ельника черничного влажного равен $1.4 \text{ т}\cdot\text{га}^{-1}$ в год, на вырубке ельника долгомошно-сфагнутого — $1.6 \text{ т}\cdot\text{га}^{-1}$, что составляет 58–78% от годичной его продукции (рис. 3). На вырубках ельников на опад надземных органов растений приходится 55–60% от общей массы углерода. Основную часть (89%) углерода растительных остатков опада формируют мхи и травянистые растения.

Таким образом, на вырубках ельников интенсивность возврата углерода с растительным опадом в 1.2–1.5 раза меньше по сравнению с ненарушенными сообществами и составляет $1.4\text{--}1.6 \text{ т}\cdot\text{С}\cdot\text{га}^{-1}$ в год. На вырубках в связи с улучшением условий освещенности как большую часть общей массы, так и опада (89.4–89.5%) формируют растения напочвенного покрова.

Ранее показано, что скорость разложения растительных остатков опада надземных органов в ельниках средней тайги в первый год составляет от 15 до 30% (Бобкова, 1989; Бобкова и др., 2014). В лиственных экосистемах за год разлагается 26–35% листового опада древесных растений и около 50% растений, преобладающих в напочвенном покрове. При этом следует отметить, что работ, посвященных изучению деструкционных процессов древесного опада в условиях вырубок хвойных ценозов, немного (Лазарева, Вуоримаа, 1986; Дымов, Лаптева, 2006; Дымов и др., 2012). Нами (Лиханова, 2014) выявлено, что на вырубках ельников потери массы при разложении основных компонентов опада изменяются

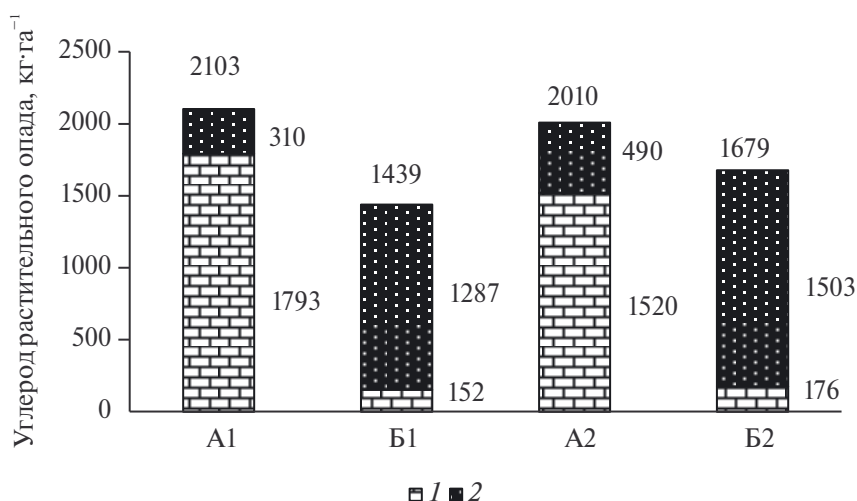


Рис. 3. Возврат углерода с опадом ОВ в ельниках черничном влажном (A1), долгомошно-сфагнутом (A2) и на вырубках ельников черничного влажного (B1), долгомошно-сфагнутого (B2): 1 — древесные растения, 2 — растения напочвенного покрова.

в широких пределах — от 2.2 до 69.5%. Как в ельниках, так и на вырубках, относительно высокая скорость деструкции в первый год наблюдается у листьев березы. Компоненты древесного опада, относящиеся к неактивной фракции (ветви, кора, шишки), разлагаются медленно. По интенсивности разложения в убывающем порядке следуют: листья березы (40.7–47.6%), брусники (32.2–40.0%), мхи (24.7–42.1%), хвоя сосны (24.5–27.9%) и ели (19.5–18.4%), ветви (8.6–17.9%), кора (2.2–20.1%).

Почвенно-климатические условия и состав растительного опада тесно взаимодействуют с микробным населением почв. В.Е. Чайкой (1972) отмечено, что в сильноподзолистых почвах высокая влажность является стимулирующим фактором, а низкая температура — фактором, лимитирующим микробиологический процесс. В развитии микробиологических процессов разложения опада также важную роль выполняют низкие значения окислительно-восстановительного потенциала, высокое содержание бактерицидных веществ в растительном опаде, бедность почв доступным ОВ (Клевенская и др., 1970) и постоянный дефицит элементов минерального питания (Аристовская, 1965). Известно, что углерод органических соединений микроорганизмов в общем его запаса в лесных почвах составляет 1–10%, иногда 15% (Bolin, 1977; Anderson, Domsch, 1986, 1989; Ananyeva et al., 2008).

Результаты изучения состава почвенной микрофауны в исследуемых и близких к ним по структуре хвойных сообществах рассматриваемого региона показали, что подавляющее большинство почвенных беспозвоночных сосредоточено в лесной подстилке (Фролова, 1961; Стенина, 1970; Смоленцева, 1979). Согласно Ф.М. Хабибуллиной (2009), в старовозрастных ельниках рассматриваемого региона в микробной биомассе почв основная масса грибов сосредоточена в слое 0–15 см. На их долю приходится более 99% общей биомассы микроорганизмов. Грибы представлены как мезофильными, так и психрофильными формами до глубины 30 см (Стенина, 1970; Чайка, 1972).

Однако сведения о свойствах и функциональных характеристиках микробных сообществ почв в ельниках в связи с рубками практически отсутствуют. Известно, что микробное сообщество почв быстро реагирует на изменения среды в силу своей высокой чувствительности, реактивности и наличия специализированных экологических групп. Согласно Н.Г. Улановой (2007),

в результате удаления полога древостоя в процессе рубки возрастает микробиологическая активность почв и подстилки за счет увеличения доли аэробной бактериальной флоры, при этом угнетаются микоризные и другие грибы лесной подстилки. А.В. Богородской и А.С. Шишкиным (2014) отмечено, что нарушение микробиологических процессов мобилизации углерода и азота, потеря почвенного ОВ в виде эмиссии CO_2 наблюдается только в почве свежих одно- и двухлетних сплошнолесосечных вырубках. С увеличением возраста вырубки и по мере развития древесных растений и смыкания их полога происходит развитие гетеротрофного комплекса микроорганизмов и стабилизация процессов иммобилизации/минерализации ОВ почвы.

Интенсивность минерализации подстилки определяется особенностями деструкции растительных остатков, массой, составом опада и гидротермическими условиями (Berg, Staaf, 1981, 1987; Лукина, Никонов, 1996). Так, на вырубке ельника черничного влажного углерод, высвободившийся при разложении растительных остатков опада, составляет $0.54 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ в год или 37.2% от ежегодного накопления его фитоценозом. На вырубке долгомошно-сфагнового ельника в течение первого года освобождение углерода было $0.63 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, что составляет 37.6% от годового разложения растительных остатков опада. На вырубке ельников отмечено снижение, по сравнению со спелыми сообществами, запасов углерода в органогенном горизонте почвы. В спелом ельнике черничном влажном до рубки запас углерода ОВ подстилки был $26.0 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельнике долгомошно-сфагновом — $32.6 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. На вырубке рассматриваемых ельников он стал в 1.3–1.4 раза меньше. Причиной слабой интенсивности разложения растительных остатков на фоне недостаточного тепла в ельниках на болотно-подзолистых почвах является повышенная влажность почв. Следует отметить, что на вырубке ельников на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах в накоплении массы растений напочвенного покрова значительную роль выполняют сфагновые мхи. Следовательно, состав подстилки формируется под их влиянием. Растительные остатки, в составе которых доминируют сфагновые мхи, разлагаются медленнее, чем компоненты, сложенные из остатков сосудистых растений, что объясняется химическим составом сфагновых мхов, в тканях которых содержатся полифенольные комплексы, ослабляющие минерализацию клеток

(Scheffer et al., 2001). На вырубке ельника черничного влажного в течение года убыль в массе лесной подстилки составила 13.4%, при этом высвободилось $2.46 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ углерода. На вырубке ельника долгомошно-сфагнового в течение первого года масса лесной подстилки уменьшилась на 11.9%, в результате высвободилось за год $3.32 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ углерода.

Эмиссия CO_2 . Почвенная эмиссия CO_2 является важным механизмом обмена CO_2 между лесными экосистемами и атмосферой. Эмиссия CO_2 из почвы определяется дыханием почвенных микроорганизмов и корней растений, при этом деятельность гетеротрофных микроорганизмов, минерализующих почвенное ОВ, определяет примерно 70% эмиссии CO_2 почвы (Федоров и др., 2021). Почвенное дыхание включает в себя такие процессы, как автотрофное корневое дыхание и разложение растительных остатков.

Гетеротрофное дыхание в ельниках, характеризующее эмиссию CO_2 , нами не изучено. Ранее исследованиями показано, что выделение CO_2 в спелых среднетаежных ельниках черничного типа с поверхности подзолистых почв составляет $2.26\text{--}2.69 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Машика, 2006; Бобкова, Кузнецов, 2022). Эмиссия CO_2 с поверхности почвы среднетаежного старовозрастного ельника чернично-сфагнового на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах за вегетационный период (с мая по октябрь) в разные годы составляла $2.48\text{--}2.84 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Бобкова, Кузнецов, 2022).

Эмиссия CO_2 с поверхности полугидроморфной почвы вырубок ельников черничного влажного и долгомошно-сфагнового выше в 2–3 раза, чем в спелых ельниках на таких же почвах, и составляет 4.16 и $7.05 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ соответственно (Кузнецов, 2022). Вероятно, на увеличение потока диоксида углерода на вырубках ельников оказывают влияние температурные условия почвы, деструкционные процессы в корнях срубленных деревьев, порубочных остатков и подстилки, а также изменения в микробных сообществах, дыхание живых корней растений подроста и ТКЯ.

Оценка бюджета углерода в исследуемых экосистемах проведена на основании потоков углерода, т.е. по разности между поступлением и потерями углерода по уравнению В.Н. Кудеярова и соавт. (2007):

$$\text{Чистая экосистемная продукция (Net Ecosystem Production, NEP)} = NPP - R_{\text{гетер}} \text{ (дыхание гетеротрофов).}$$

Нарушенные антропогенные лесные площади с разными стадиями сукцессионного развития растений более изменчивы по величине чистой экосистемной продукции (Svirezhev, 2000; Stoy et al., 2014; Lin et al., 2016; Kuricheva et al., 2017).

Так, NPP в ельнике черничном влажном составляет $3.5 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельнике долгомошно-сфагновом — $2.5 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Используя приведенные в литературе и наши данные можно сказать, что баланс углерода спелых среднетаежных ельников черничного ряда на подзолистых почвах в разные годы составляет $0.30\text{--}0.47 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельниках на торфяно-подзолистых почвах — $0.2\text{--}0.3 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Мартынюк и др., 1998; Коренные еловые..., 2006; Бобкова, Кузнецов, 2022). Согласно анализу данных, можно предположить, что исследуемые нами ельники являются положительным стоком CO_2 , т.е. $NPP \geq R_{\text{гетер}}$.

На вырубках ельника черничного влажного чистая экосистемная продукция составила $1.8\text{--}4.2 = -2.4 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$, ельника долгомошно-сфагнового — $2.2\text{--}7.1 = -4.9 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$. Следовательно, экосистемы 4–6-летних вырубок являются источником углерода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Промышленные рубки в спелых еловых экосистемах оказывают сильное воздействие на запасы и потоки углерода в них. Так, в процессе зимней сплошнолесосечной рубки в среднетаежных ельниках при хлыстовой трелевке деревьев вывозится 40–44% углерода от его запасов, аккумулированных в древостое. Выявлено, что масса растений травяно-кустарничкового и мохового покрова, значит, и углерода, на 4–6-летней вырубке в 2–2.5 раза больше, чем в спелых ельниках. После рубки с КДО дополнительно в почву поступает $22\text{--}28 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Однако следует отметить, что к настоящему времени роль КДО, особенно корней вырубленных деревьев, в углеродном цикле растительного сообщества и в целом в почвообразовании на вырубках и в производных экосистемах практически не исследована. Продукция углерода фитомассы на вырубке ельников в 1.3–1.8 раза меньше, чем в спелых ельниках. Отмечено, что в депонировании углерода в фитомассе спелых ельников основную роль (83–92%) выполняют древесные растения, а на вырубках — растения напочвенного покрова (75–79%). Установлено, что с порубочными остатками и корнями вырубленных древесных растений в почву в этих экосистемах

поступает большое количество углерода, примерно в 3 раза превышающее величину годичного его поступления с опадом. Постепенно осваиваемый в процессе разложения и минерализации порубочных остатков и отмерших корней вырубленных деревьев углерод будет накапливаться в почве, выполняя значительную роль в почвообразовании.

Пул углерода спелых ельников на торфянисто-подзолисто-глебоватых почвах $160\text{--}194\text{ т}\cdot\text{га}^{-1}$, из них $39.8\text{--}45.8\%$ концентрируется в почве, включая подстилку. В сообществах 4–6-летних рубок ельников запасы углерода составляют $106\text{--}113\text{ т}\cdot\text{га}^{-1}$, большая часть которых ($62.5\text{--}72.5\%$) сосредоточена также в почве. В фитоценозах рубок ельников содержание углерода в $1.5\text{--}1.7$ раза меньше, чем в фитоценозах спелых ельников. На формирование годичной продукции фитомассы спелых ельников выносятся $2.4\text{--}3.5\text{ т}\cdot\text{С}\cdot\text{га}^{-1}$, на рубках — $1.8\text{--}2.2\text{ т}\cdot\text{С}\cdot\text{га}^{-1}$. На рубках ельников с растительным опадом возвращается $58\text{--}78\%$ углерода, используемого на прирост ОВ. Потери массы при разложении компонентов опада и подстилки в данных ценозах изменяются в широких пределах от 2.2 до 69.5% в год в зависимости от видо-специфичности. При разложении растительных остатков опада вынос углерода ОВ составляет $0.54\text{--}0.63\text{ т}\cdot\text{га}^{-1}$ в год, что равно $37.2\text{--}37.6\%$ от годового разложения растительных остатков опада. На рубках ельников высвободившийся углерод лесной подстилки составляет $2.46\text{--}3.32\text{ т}\cdot\text{га}^{-1}$. Анализ показал, что спелые ельники являются местом стока, а рубки — источником углерода.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Коми АССР, 1973. М.: Гидрометеоиздат. 134 с.

Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов, 2018 / Под ред. Лукиной Н.В. М.: Т-во науч. изд. КМК. 232 с.

Алексеев В.А., Бердси Р.А., 1994. Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева. 173 с.

Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Гавриленко Е.Г., 2011. Особенности определения углерода микробной биомассы почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. № 11. С. 1327–1333.

Аристовская Т.В., 1965. Микробиология подзолистых почв. М.; Л.: Наука. 187 с.

Арчегова И.Б., 1985. Почвы некоторых типов хвойных фитоценозов среднетаежной подзоны // Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР. С. 70–82.

Атлас Коми АССР, 1964. М.: ГУГК. 112 с.

Атлас почв Республики Коми, 2010 / Под ред. Добровольского Г.В., Таскаева А.И., Забоевой И.В. Сыктывкар: Коми республиканская типография. 356 с.

Базилевич Н.И., 1993. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука. 293 с.

Базилевич Н.И., Титлянова А.А., 2008. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 381 с.

Бобкова К.С., 1989. Эколого-физиологические основы продукционного процесса хвойных фитоценозов на Севере. Серия препринтов “Научные доклады”. Сыктывкар: Коми НЦ УрО АН СССР. С. 4–11.

Бобкова К.С., 1994. Продуктивность и структура органической массы в спелых ельниках средней тайги Республики Коми // Биогеоэкологические исследования таежных лесов. Тр. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 6–21.

Бобкова К.С., Кузнецов М.А., 2022. Бюджет углерода в экосистемах среднетаежных коренных ельников // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 6. С. 434–449.

Бобкова К.С., Кузнецов М.А., Осипов А.Ф., 2015. Запасы крупных древесных остатков в ельниках средней тайги Европейского Северо-Востока // Лесн. журн. № 2. С. 9–20.

Бобкова К.С., Лиханова Н.В., 2012. Вынос углерода и элементов минерального питания при сплошнолесосечных рубках древостоев ельников средней тайги // Лесоведение. № 6. С. 44–54.

Бобкова К.С., Машика А.В., Смагин А.В., 2014. Динамика содержания углерода органического вещества в среднетаежных ельниках на автоморфных почвах / Отв. ред. Лукина Н.В. СПб.: Наука. 270 с.

Бобкова К.С., Смольцева Н.Л., Тужилкина В.В., Артемов В.А., 1982. Круговорот азота и зольных элементов в сосново-еловом насаждении средней тайги // Лесоведение. № 5. С. 3–11.

Бобкова К.С., Тужилкина В.В., 2001. Содержание углерода и калорийность органического вещества

- в лесных экосистемах Севера // Экология. № 1. С. 69–71.
- Богородская А.В., Шишкин А.С., 2014. Микробиологическая оценка состояния почв вырубок темных лесов на юге енисейского края // Лесоведение. № 4. С. 67–75.
- Замолотчиков Д.Г., 2009. Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок // Лесоведение. № 4. С. 3–15.
- Дымов А.А., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Ракина Д.А., 2012. Растительный опад в коренном ельнике и лиственнично-хвойных насаждениях // Изв. вузов. Лесн. журн. № 3. С. 7–18.
- Дымов А.А., Лаптева Е.М., 2006. Изменение подзолистых почв на двучленных отложениях при рубках // Лесоведение. № 3. С. 42–49.
- Гусев И.И., 2002. Моделирование экосистем: учеб. пособие. Архангельск: Архангел. гос. тех. ун-т. 112 с.
- Государственный доклад “О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2022 году”, 2022. Сыктывкар: Минприроды Республики Коми. 167 с.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н., 1999. Углерод в лесах северной Евразии // Круговорот углерода на территории России. М.: Мин-во науки и технологии РФ. С. 63–95.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М., 1975. Биологический круговорот веществ в ельнике черничном // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 51–78.
- Карпачевский Л.О., 2005. Экологическое почвоведение. М.: ГЕОС. 336 с.
- Клевенская И.Л., Наплекова Н.Н., Гантимурова Н.И., 1970. Микрофлора почв Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 221 с.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции, 2006 / Отв. ред. Бобкова К.С., Галенко Э.П. СПб.: Наука. 337 с.
- Кудяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А., Борисов А.В., Воронин П.Ю. и др., 2007. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / Отв. ред. Заварзин Г.А. М.: Наука. 315 с.
- Кузнецов А.А., 2007. Изменчивость пула углерода крупных древесных остатков в ходе сукцессий лесных биогеоценозов // Изв. СПбЛТА. № 181. С. 59–65.
- Кузнецов М.А., 2022. Эмиссия диоксида углерода с поверхности болотно-подзолистой почвы вырубки ельника черничного влажного (средняя тайга, Республика Коми) // Мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участием “Научные основы устойчивого управления лесами”. М.: ЦЭПЛ РАН. С. 234–235.
- Лазарева И.П., Вуоримаа Т.А., 1986. Влияние сплошных рубок леса на свойства песчаных подзолов северной Карелии // Лесоводственные и экологические последствия рубок в лесах Карелии. Петрозаводск: КФ АН СССР. С. 61–79.
- Леса Республики Коми, 1999 / Под ред. Козубова Г.М., Таскаева А.И. М.: Изд-во-продюсерский центр “Дизайн. Информация. Картография”. 332 с.
- Лесные экосистемы Енисейского меридиана, 2002 / Под ред. Плешикова Ф.И., Ваганова Е.А., Ведровой Э.Ф. и др. Новосибирск: СО РАН. 356 с.
- Лиханова Н.В., 2014. Роль растительного опада в формировании лесной подстилки на рубках ельников средней тайги // Изв. вузов. Лесн. журн. № 3. С. 52–66.
- Лиханова Н.В., Бобкова К.С., 2019. Пулы и потоки углерода в экосистемах вырубки ельников средней тайги Республики Коми // Теор. и прикл. экология. № 2. С. 91–100.
- Лукина Н.В., Никонов В.В., 1996. Биохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН. Ч. 1. 216 с. Ч. 2. 194 с.
- Макаров Б.Н., 1985. Газовый режим почвы. М.: Агропромиздат. 105 с.
- Манакоев К.Н., Никонов В.В., 1981. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. Л.: Наука. 196 с.
- Мартынюк З.П., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., 1998. Оценка баланса углерода лесного фитоценоза // Физиология растений. Т. 45. С. 914–918.
- Машика А.В., 2006. Эмиссия диоксида углерода с поверхности подзолистой почвы // Почвоведение. № 12. С. 1457–1464.
- Методы изучения лесных сообществ, 2002. СПб.: НИИ химии СПбГУ. 240 с.
- Орлов А.Я., 1967. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. № 1. С. 64–69.
- Осипов А.Ф., Кузнецов М.А., 2010. Содержание органического углерода в болотно-подзолистых почвах хвойных лесов средней тайги // Лесоведение. № 6. С. 65–70.
- Паршевников А.Л., 1962. Круговорот азота и зольных элементов в связи со сменой пород в лесах средней тайги // Типы леса и почвы северной части Вологодской области. Тр. ин-та леса и древесины СО АН СССР. Л.: Ин-т леса АН СССР. Т. 52. С. 196–209.
- Подвезенная М.А., Рыжова И.М., 2010. Зависимость вариативности запасов углерода в почве от пространственной структуры растительного покрова лесных биогеоценозов // Вест. МГУ. Сер. 17. Почвоведение. № 4. С. 3–9.
- Правила рубок главного пользования в равнинных лесах Европейской части Российской Федерации. Рослесхоз. Приказ от 31.08.93. № 226.

- Пугачев А.А., 2006. Годичный баланс фитомассы в экосистемах кедрового стланика на северо-востоке России // Актуальные проблемы лесного комплекса. Вып. 15. Брянск: БГИТА. С. 110–113.
- Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И., 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука. 143 с.
- Рожков В.А., Вагнер В.В., Козут Б.М., Конюшков Д.Е., Шеремет Б.В., 1997. Запасы органических и минеральных форм углерода в почвах России // Углерод в биосфере. Докл. на XV ежегодных чтениях памяти акад. В.Н. Сукачева. М.: Наука. С. 5–58.
- Руководство по технологии и организации лесосечных работ при сплошных и не сплошных рубках, 2002. Сыктывкар: ООО НПФ “Ниокр”. 48 с.
- Русанова Г.В., 1975. Биологическая продуктивность и содержание химических элементов в фитомассе ельника зеленомошника // Продуктивность и круговорот элементов в фитоценозах Севера. Л.: Наука. С. 30–75.
- Семенов В.М., Иванникова Л.А., Кузнецова Т.В., 2006. Структурно-функциональное состояние органического вещества почвы // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. М.: Наука. С. 230–247.
- Смагин А.В., Садовникова Н.Б., Смагина М.В., Глаголев М.В., Шевченко Е.М. и др., 2001. Моделирование динамики органического вещества почв. М.: МГУ. 120 с.
- Смоленцева Н.Л., 1979. Роль почвенных животных и микроорганизмов в разложении опада сосново-елового насаждения средней тайги // Экология роста и развития сосны и ели на северо-востоке европейской части СССР. Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР. С. 104–116.
- Стенина Т.А., 1970. Микрофлора подзолистых почв север-востока европейской части СССР. Л.: Наука. С. 92–107.
- Теория и практика химического анализа почв, 2006 / Под ред. Воробьевой Л.А. М.: ГЕОС. 400 с.
- Трофименко П.И., Трофименко Н.В., Борисов Ф.И., Зацерковный В.И., 2019. Методология исследования и профильное распределение концентрации диоксида углерода в воздухе дерново-подзолистой глееватой супесчаной почвы // Почвоведение и агрохимия. № 1 (62). С. 73–81.
- Уланова Н.Г., 2007. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках южной тайги // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. шк.-конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 198–211.
- Усольцев В.А., 2007. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН. 636 с.
- Уткин А.И., 1975. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) // Лесоведение и лесоводство. Сер. “Итоги науки и техники”. М.: ВИНТИ. С. 9–189.
- Уткин А.И., Замолотчиков Д.Г., Честных О.В., Корovin Г.Н., Зукерт Н.В., 2001. Леса России как резервуар органического углерода биосферы // Лесоведение. № 5. С. 8–23.
- Федоров Ю.А., Сухоруков В.В., Трубник Р.Г., 2021. Аналитический обзор: Эмиссия и поглощение парниковых газов почвами. Экологические проблемы // Антропогенная трансформация природной среды. Т. 7. № 1. С. 6–34.
- Фролова Л.Н., 1961. Интенсивность выделения углекислоты с поверхности почвы сосновых и еловых лесов // Тр. Коми фил. АН СССР. № 11. С. 123–129.
- Хабибуллина Ф.М., 2009. Почвенная микробиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем Северо-Востока европейской части России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар. 40 с.
- Чайка В.Е., 1972. Особенности микрофлоры подзолистых и тундровых почв северо-востока Европейской части СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 19 с.
- Честных О.В., Замолотчиков Д.Г., Уткин А.И., 2004. Общие запасы биологического углерода и азота в почвах лесного фонда России // Лесоведение. № 4. С. 30–42.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., 2014. Углеродный бюджет лесов России // Сиб. лесн. журн. № 1. С. 69–92.
- Ananyeva N.D., Susyan E.A., Chernova O.V., Wirth S., 2008. Microbial respiration activities of soil from different climatic regions of European Russia // Eur. J. Soil Biol. V. 44. № 2. P. 147–157.
- Anderson T.H., Domsch K.H., 1986. Carbon links between microbial biomass and soil organic matter // Perspectives in Microbial Ecology / Eds Megusar F., Gantar M. Ljubljana: Slovene Society for Microbiology. P. 467–471.
- Anderson T.H., Domsch K.H., 1989. Ratios of microbial biomass to total organic carbon in arable soils // Soil Biol. Biochem. V. 21. № 4. P. 471–479.
- Berg B., Staaf H., 1981. Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposing forest litter // Ecol. Bull. V. 33. P. 163–178.
- Berg B., Staaf H., 1987. Release of nutrients from decomposing white birch leaves and Scots pine needle litter // Pedobiologia. V.30. P. 55–63.
- Binkley D., Stape I., Ryan M., Bamard H., Fownes J., 1997. Age-related decline in forest ecosystem growth: An individual-tree, stand-structure hypothesis // Ecosystems. V. 5. P. 58–67.
- Bolin B., 1977. Changes of land biota and their importance for the carbon cycle // Science. V. 196. P. 613–615.
- Dahlman K.C., Kuceera C.L., 1965. Root productivity and turnover in native prairie // Ecology. V. 46. P. 40–48.

- Dalal R.C., Allen D.E.*, 2008. Greenhouse gas fluxes from natural ecosystems. Turner review // *Austral. J. Bot.* V. 56. P. 369–407.
- Knohl A., Schulze E.-D., Kolle O., Buchmann N.*, 2003. Large carbon uptake by an unmanaged 250-year-old deciduous forest in Central Germany // *Agricult. Forest Meteorol.* V. 118. P. 151–167.
- Kuricheva O., Mamkin V., Sandler'sky R., Puzachenko J., Varlagin A., Kurbatova J.*, 2017. Radiative entropy production along the paludification gradient in the southern taiga // *Entropy.* V. 19. № 1. Art. 43. <https://doi.org/10.3390/e19010043>
- Lin H., Fan Z., Shi L., Arain A., McCaughey H., et al.*, 2016. The cooling trend of canopy temperature during the maturation, succession, and recovery of ecosystems // *Ecosystems.* V. 20. № 2. P. 406–415.
- Melillo J.M., Prentice I.C., Farquhar G.D., Schulze E.-D., Sala O.E.*, 1995. Terrestrial biotic responses to environmental change and feedbacks to climate // *Climate Change Science of Climate Change* / Eds Houghton J.T., Callander B.A., Varney S.K. N.-Y.: Cambr. Univ. Press. P. 444–481.
- Novakovskiy A.B., Elsakov V.V.*, 2014. Hydrometeorological database (HMDB) for practical research in ecology // *Data Sci. J.* V. 13. P. 57–63.
- Scheffer R.A., Logtestijn R.S.P., van, Verhoeven J.T.A.*, 2001. Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in two mesotrophic fens differing in dominant plant species // *Oikos.* V. 92. P. 44–54.
- Shvidenko A., Nilsson S.*, 2003. A synthesis of the impact of Russian forests on the global carbon budget for 1961–1998 // *Tellus.* V. 55. P. 391–415.
- Stolbovoi V.*, 2002. Carbon in Russian soils // *Climatic Change.* V. 55. № 1–2. P. 131–156.
- Stoy P., Lin H., Novick K.A., Siqueira M., Juang J.Y.*, 2014. The role of vegetation on the ecosystem radiative entropy budget and trends along ecological succession // *Entropy.* V. 16. № 7. P. 3710–3731.
- SVirezhev Y.M.*, 2000. Thermodynamics and ecology // *Ecol. Model.* V. 132. № 1–2. P. 11–22.

Transformation of the carbon budget in middle-taiga spruce forests on swamp-podzolic soils during winter clear fellings

N. V. Likhanova^{a, *}, K. S. Bobkova^{b, **}

^a*Saint-Petersburg State Forest Technical University, Syktyvkar Forest Institute
Lenin st., 39, Syktyvkar, Komi Republic, 167001 Russia*

^b*Institute of Biology, Federal Research Center Komi Science Center, RAS
Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russia*

*E-mail: lihanad@mail.ru

**E-mail: bobkova@ib.komisc.ru

The paper presents the characteristics of the main components of the carbon cycle in the ecosystems of mature spruce forests: blueberry moist, polytrichum-sphagnum, and in fellings of these spruce forests on peaty podzolic gley soils. Income and expenditure items of the carbon budget of phytocenoses are assessed according to the indicators of production and destruction processes of organic matter. It has been established that the total carbon pool in the ecosystems of mature spruce forests is 160–194 t·ha⁻¹, of which in plants of phytocenoses 44.4–57.8%, in large wood residues (deadwood) 2.1–9.7%, in the soil including litter and mineral layer 35.8–45.9%. In the ecosystems of fellings carbon reserves of organic matter are equal to 106–113 t·ha⁻¹, of which in soil 62.5–72.5%, in phytocenoses plants 18.0–25.2%, in large wood residues 9.5–12.3%. The annual carbon sequestration by phytocenoses of mature spruce forests is 2.4–3.5 t·ha⁻¹, in felled areas – 1.8–2.2 t·ha⁻¹. In the accumulation of carbon in spruce forests the leading role belongs to the tree stand, and in the fellings – to ground cover plants. The amount of carbon entering with the litter is 2.0–2.1 t·ha⁻¹ in spruce forests, and 1.4–1.6 t·ha⁻¹ in fellings. The carbon released during the decomposition of the litterfall plant residues in the fellings is 0.54–0.63 t·ha⁻¹, which is 37.2–37.6% of the annual decomposition of the litterfall plant residues. It is shown that mature spruce forests are a place of sink and fellings is a source of carbon.