

УДК 630*114.6: 57.045

ЭФФЕКТ УСИЛЕНИЯ ЭМИССИИ CO₂ В ОКНАХ РАСПАДА ЛЕСОВ ВАЛДАЯ

© 2017 г. Дмитрий В. Карелин^{1,2,3}, Александр В. Почикалов^{1,2},
Дмитрий Г. Замолодчиков^{1,2}

¹Биологический факультет, Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия

²Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

³Институт географии РАН, Москва, Россия
e-mail: dkarelin7@gmail.com, dzamolod@mail.ru

Поступила в редакцию 18.03.2016 г.

Аннотация. В ходе 2-летних наблюдений за скоростью почвенной эмиссии CO₂ в южно-таежных перестойных ельниках, по-видимому, впервые обнаружен и описан эффект локального (в пределах 1–2 м²), но значительного (в 3 раза выше фонового) и длительного (более 2 лет) усиления эмиссии в прикорневой зоне сухостоя ели, погибшего в результате потепления климата и вызванных им эпидемий корневой гнили и жуков-ксилофагов. В качестве наиболее вероятной причины обнаруженного эффекта обсуждается активизация дыхания патогенной грибной флоры в зоне ризосферы. Найденный эффект имеет значение не только для учета этого дополнительного существенного источника диоксида углерода для атмосферы, что особенно важно при учете влияния распространяемых климатогенных ветровалов или биогенной гибели древостоя, но и как метод экспресс-диагностики состояния древостоя елей на первых стадиях их поражения вредителями, когда явные внешние признаки деградации отсутствуют.

Ключевые слова: таежные леса, почвенная эмиссия CO₂, сухостой, гибель древостоя.

DOI:10.15356/0373-2444-2017-2-60-68

EFFECT OF AMPLIFICATION OF CO₂ EMISSION IN DECAY AREAS IN VALDAY FORESTS

Dmitrii V. Karelin^{1,2,3}, Aleksandr V. Pochikalov^{1,2},
and Dmitrii G. Zamolodchikov^{1,2}

¹Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, Russia

²Centre for Problems of Ecology and Productivity of Forests, Russian Academy of Science, Moscow, Russia

³Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
e-mail: dkarelin7@gmail.com, dzamolod@mail.ru

Received March 18, 2016

Abstract. During the 2-year monitoring of CO₂ soil emission in southern taiga mature spruce forests, the effect of local (within 1–2 m²), but significant (3-fold above background levels) and long-term (over 2 years) enhanced CO₂ emission in the root zone of standing spruce dead wood was found. Apparently, the above-mentioned effect is described in the literature for the first time. The studied spruce trees died due to the continuing climate warming and the subsequent attacks of saprotrophic root fungi and species of xylophagous beetles. As the most probable cause of the observed effect, the rise of respiration of pathogenic fungal flora in the rhizosphere zone of the dead standing trees is discussed. The found effect is not only important to account for this additional significant source of carbon dioxide to the atmosphere, which is especially important, when considering the influence of climate-driven windfalls or biogenic destruction of spruce forests. It is also applicable for express-diagnostics of the spruce state at the first stage of its destruction after mass pest attack, when obvious visible signs of tree decay are absent.

Keywords: taiga spruce forest, soil emission of CO₂, standing dead wood, tree decay.

Введение. В современных исследованиях наземных источников парниковых газов (прежде всего, биогенных C-содержащих CO₂ и метана) основное внимание чаще всего сфокусировано на выявлении роли антропогенно- (или природно-) обусловленных изменений климата. Типичным компонентом таких работ является экстраполяция полученных результатов на как можно большие территории, что естественно, если перед исследователями стоят задачи оценки и прогноза изменений биосферных (атмосферных) функций наземных экосистем. Методы, которые используются при решении этих задач, могут соответствовать требуемым масштабам, например, при использовании микрометеорологических установок, которые обеспечивают регистрацию потоков парниковых газов на площадях порядка единиц и десятков гектаров в течение ряда лет [5, 15, 18]. Однако в последнее время наряду с экосистемным подходом все больше внимания уделяется детальному анализу источников и стоков этих газов, каждый из которых может подчиняться собственным климатическим (погодным) или антропогенным факторам. Особенно это важно по отношению к лесным экосистемам, которые являются мобильным резервуаром хранения и регулирования баланса углерода на поверхности суши. К числу факторов, формирующих мобильность этого резервуара, относятся современные изменения климата в сторону сухости и потепления, и инициированная этим прямая и косвенная гибель лесов, наблюдаемая по всему миру [13]. В частности, это касается массового усыхания еловых лесов в бореальных областях Евразии и Северной Америки [4, 7, 9, 15]. Резкое увеличение в лесах надземного и подземного резервуаров мертвой древесины в результате обусловленных изменениями климата ветровалов может приводить к превращению их в дополнительные длительные источники CO₂ [15, 17] и метана [16]. В то же время не вполне ясно, как распределены эти источники в пространстве экосистемы самого леса, и во времени.

Сейчас таежные леса массово усыхают в России, Европе и Северной Америке — это становится глобальным явлением, что говорит о том, что и причина этого явления тоже должна быть глобальной [4]. Больше всего на эту роль подходит климат. Среди множества причин несомненной современной деградации лесов во всем мире, включая техногенные загрязнения воздуха и почвы, климат действительно занимает одну из лидирующих позиций [4, 7]. Если говорить о хвойных лесах Северного полушария, то для них очень характерны резкие колебания, связанные

с флуктуациями и природно-антропогенными трендами погоды и климата, как первичными причинами, и воздействием вредителей и болезней, как вторичными.

Результатом таких изменений являются усыхания хвойного древостоя на больших площадях, в частности, это касается ели европейской, для которой засухи установлены как главная первичная причина усыхания, приводящая к водному дефициту в почве, снижению продукционных показателей и иммунитета деревьев. Ветровалы, грибные поражения, стволовые вредители — основные непосредственные причины гибели ели, но засухи и высокие температуры — это основные ее пусковые причины. Еще одной причиной современного усыхания ели является старение лесов [4]. Ветровалы и сами по себе (их частота и интенсивность связаны с изменениями климата) могут являться первичной причиной гибели деревьев наряду с засухами [12].

Серьезные опасения по поводу возникновения положительных обратных связей в системе “лес — климат” связаны с усилением эмиссии углерода (снижением стока) в результате повреждений древостоя пожарами, рубками и ветровалами [17]. Однако внимание следует обратить и на сухостой, образующийся в результате комплексного воздействия лесных фитофагов и сапротрофов, которые чаще всего выступают среди вторичных, биотических причин, приводящих к гибели деревьев [14]. В этом отношении выделяется корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.), которая относится к числу активных факультативных грибов-сапротрофов и может поражать все хвойные породы и многие лиственные. Этот гриб причиняет наибольший вред по сравнению с остальными гнилями, способными поражать ель [8]. Связанные с климатом воздействия корневых гнилей ослабляют деревья и способствуют их заселению короедами [4].

О короеде-типографе, как о главной причине периодической массовой гибели ели в южной части Восточной Европы, известно давно, и эти случаи хорошо документированы за последние 150 лет. В Западной Европе такие наблюдения ведутся с середины 15 в. [8]. Ни один из сопутствующих видов жуков-ксилофагов не имеет такого эпидемического значения. Как и многие ксилофаги, короед-типограф теплолюбив, и нападает в первую очередь на ослабленные деревья. Атаке подвергается в первую очередь ель, как древесный вид-доминант в пределах своего ареала. При этом потепление способствует увеличению популяции

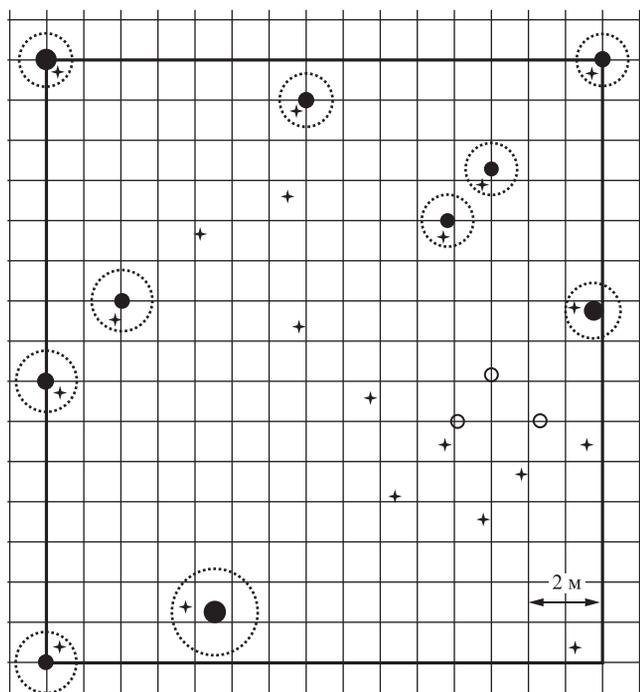


Рис. 1. Картограмма опытной площадки по оценке почвенной эмиссии CO_2 в окне распада елового древостоя. Круги разного диаметра с серой заливкой обозначают сухостойные стволы, круги без заливки — живые ели. Крестики — точки измерений эмиссии CO_2 . Пунктир — границы зон повышенных пристволовых выбросов CO_2 . Масштаб в отношении диаметров стволов соблюден.

ксилофага, как прямо (через увеличение скорости развития и размножения жуков), так и косвенно — через ослабление химического иммунитета или смоляной защиты древостоя.

За 150-летний период наблюдений в зоне хвойно-широколиственных и смешанных лесов в европейской части России пандемии усыхания ели в результате “пускового” влияния засух и холодных зим на огромных территориях были отмечены 6 раз, с продолжительностью от 3 до 10 лет [8]. В таежной зоне за тот же период периодичность усыхания была примерно вдвое ниже в связи с менее частыми засухами. Что касается последней волны усыхания, то она вызвана современным потеплением и учащением весенне-летних засух, не предшествуемых холодными зимами [1, 12]. На Северо-Западе России последняя пандемия усыхания ели в 2004–2007 гг. охватила целый ряд областей. При этом в качестве вторичных причин называются корневые гнили и атаки короеда-типографа, а в качестве первичной — изменения климата [3, 4].

Наши исследования на юге Новгородской обл. рассматривают последствия последней пандемической вспышки усыхания елей, обусловленной климатом и короедами-типографами, которая оказалась и самой длительной среди зафиксированных (1993–2008 гг.). Исследования проводились в ельниках различных типов Валдайского р-на Новгородской обл., сильно пострадавших от гибели древостоя в результате атак короедов-типографов. Цель работы состоит в описании эффекта усиления почвенной эмиссии CO_2 в окнах распада древостоя ели, обнаруженного нами в ходе многолетнего мониторинга.

Объекты и методы исследований. Полевые работы проводились на исследовательском полигоне “Таежный лог” Валдайского филиала ГГИ Росгидромета РФ (Валдайский р-н, Новгородской обл., $57^\circ 57' 43.0''$ с.ш., $33^\circ 20' 19.4''$ в.д., 225.8 м над у.м.), расположенном в подзоне южной тайги. Наблюдения различных составляющих углеродного баланса на полигоне проводятся уже более 7 лет (с 2009 г. по настоящее время). Объектом исследований служило окно распада древостоя в 110-летнем ельнике мелкотравно-зеленомошном [6]. Древостой ели на участке наблюдений, в основном, погиб в 2010–2014 гг. в результате многолетнего потепления климата и последующих атак насекомых-ксилофагов (в частности, короеда-типографа *Ips typographus* L.) и корневой губки на ослабленные деревья. Подавляющая часть деревьев на первом этапе, после своей гибели становятся сухостойными, и только малая их часть выпадает, превращаясь в стволы валеж. Лишь спустя несколько лет, по мере распространения окон распада в глубь лесного массива сухостойные деревья постепенно оказываются вне ветровой защиты со стороны еще живых деревьев и массово выпадают.

В начале вегетационного сезона, в мае 2014 г. на краю недавнего (около 2–3 лет) окна распада древостоя ели была заложена опытная площадка размером 15 на 15 м (рис. 1). Общая площадь окна распада на период наблюдений составляла около 0.5 га. Верхний ярус на площадке представлен почти исключительно сухостоем ели (*Picea abies* (L.) H. Karst.) высотой от 6 до 30 м и диаметром на высоте 1.3 м от 31 до 50 см, изредка встречаются отдельные живые экземпляры елей. В древесно-кустарниковом и травяном ярусах доминируют рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*) с участием ивы козьей (*Salix caprea* L.), малина (*Rubus idaeus* L.), орляк (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.), щитовник расширенный (*Dryopteris dilatata* (Hoffm.), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.) и другие виды. Проективное

покрытие травяного растительного яруса в летние месяцы составляет 100%, при средней высоте до 1.5 м, что определяется, в основном, плотным ярусом из папоротников.

Оценку почвенных потоков диоксида углерода осуществляли камерным методом по изменению концентрации CO₂ в непрозрачных цилиндрических ПВХ-камерах объемом 1.2–1.5 л и диаметром 110 мм, постоянно вкопанных в почву на глубину 3–4 см. Наземную растительность внутри камер (включая зеленые части мхов) перед измерениями удаляли, то есть проводили измерения почвенной эмиссии, включая подстилку. Десять камер были расположены в непосредственной близости от стволов сухостоя елей (в 10–20 см от края стволов), и 10 контрольных камер – между стволами сухостоя, для оценки характерной фоновой почвенной эмиссии. Между днями измерений камеры были постоянно открыты. Во время проведения измерений их герметично накрывали крышкой, объединенной с инфракрасным CO₂-газоанализатором AZ 7752 (AZ Instrument Corp., Тайвань) и встроенным вентилятором для перемешивания воздуха в камере. Этот анализатор имеет разрешение 1 ppm с невысокой точностью около 10 ppm, поэтому для его периодической калибровки использовали высокоточные CO₂-анализаторы LiCor 6200 и LiCor 6400 (LiCor, Небраска, США). Преимуществом постоянно используемого нами в полевых условиях AZ 7752 является его дешевизна, легкость и простота обслуживания и использования по сравнению с профессиональными устройствами фирмы LiCor, что, кроме прочего, позволяет применять его в нескольких экземплярах. Общее время экспозиции, при этом, для каждой камеры в норме составляло 4 мин., первая из которых требовалась для обеспечения равномерности изменения концентрации CO₂, а 3 мин – на регистрацию прироста концентрации. Далее по уравнению Менделеева–Клапейрона для известных скорости изменения концентрации CO₂, площади основания камеры, атмосферного давления, температуры и объема измерительной системы рассчитывали эмиссию газа с единицы площади почвы. Детали расчетов приведены в работе [11]. Одновременно с замерах потоков CO₂ в непосредственной близости от оснований камер определяли температуру приземного слоя воздуха и почвы на глубинах 1 и 10 см с помощью портативного электронного термометра Checktemp-1 (точность 0.1 °C; Hanna Instruments). Объемная влажность почвы в точках замеров эмиссии определялась при помощи полевого рефлектометра NH2 Moisture Meter Theta Probe ML2x (Delta-T Devices Ltd., точность 1%). В 2014 г. было

проведено 4 внутрисезонных измерения эмиссии на площадке (24 мая, 17 июня, 13 июля и 3 октября). В 2015 г. было организовано пять таких измерений (27 апреля, 17 мая, 7 июля, 5 августа и 8 ноября). Измерения проводились в те же дни, что и на 500-метровой трансекте мониторинга сезонных и многолетних изменений почвенной эмиссии CO₂ [6]. Трансекта проходит через исследуемое окно распада древостоя, что позволило сравнивать результаты.

В качестве пространственных независимых факторов эмиссии регистрировали: (а) расстояние точки измерений эмиссии до ствола сухостоя ели (в см); (б) степень разложения сухостоя (от 0 (внешне здоровое дерево ели с корой, ветвями и зеленой хвоей) до 5 баллов (самая высокая степень разложения, с полностью утерянной корой и ветвями); (в) ближайшее расстояние до валежного ствола (см), (г) диаметр валежа (см) и (д) степень его разложения (от 0 до 5 баллов). Статистическую обработку данных и расчеты проводили с помощью пакетов Microsoft Excel и SPSS Statistics V. 20.0.

Результаты исследований. Уровень почвенной эмиссии CO₂ в пристволовых зонах сухостоя елей в ходе вегетационного и предзимнего сезонов (рис. 2) устойчиво превышал контрольные значения почвенного дыхания в 3.06 ± 0.27 (2014 г.) и 3.00 ± 0.39 (2015 г.) раза. Удивительное сходство этого превышения в разные годы, при невысокой вариации, позволяет в качестве усредненного коэффициента усиления среднесезонного дыхания почвы в пристволовых зонах сухостоя по сравнению с контрольным уровнем принять величину, равную 3.0. При этом уровень эмиссии, как в случае контроля, так и в зонах пристволовых выбросов, находится в выраженной зависимости от хода температуры почвы на глубине 10 см. Коэффициент корреляции между эмиссией и температурой воздуха оказался несколько выше для межстволовых зон с контрольным уровнем дыхания почвы, по сравнению с зонами повышенной эмиссии вокруг сухостоя: $r_p = +0.48 > +0.39$ (для обоих коэффициентов корреляции $P < 0.01$, $N = 180$, включены все данные за 2014–2015 гг.). Это может свидетельствовать о том, что повышенная эмиссия вокруг стволов сухостоя контролируется температурой более глубоких слоев почвы.

Судя по результатам экспериментов с постепенным удалением камер от стволов, радиус пристволовых зон повышенной эмиссии CO₂ из почвы в среднем не превышает 0.5 м расстояния от стволов сухостоя елей (43.3 ± 5.9 см; $N = 20$). При этом, по данным, полученным как на площадке,

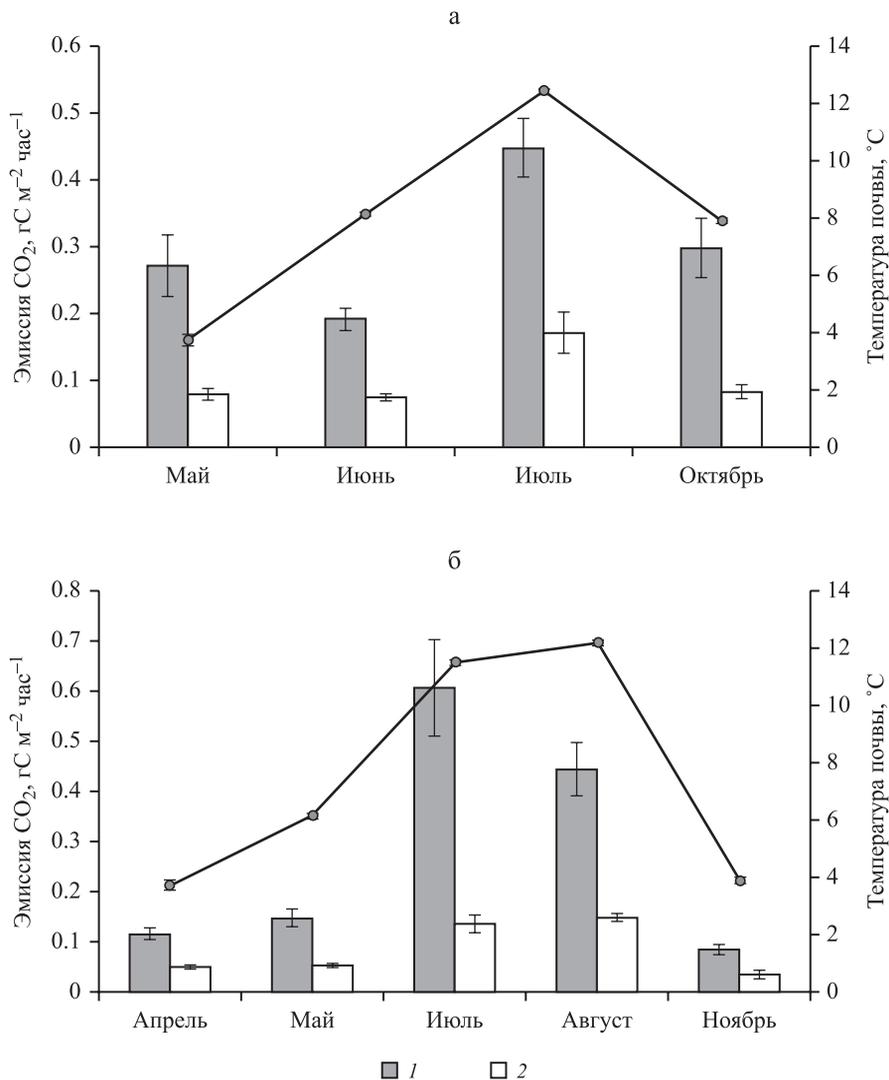


Рис. 2. Почвенная эмиссия CO₂ на стационаре “Таежный лог” (Валдайский филиал ГГИ Росгидромета РФ) на пристволовых участках (1) и в контроле (2) в 2014 (а) и 2015 (б) гг. Линия – температура почвы на глубине 10 см в даты измерений. Приведены средние значения и их стандартные ошибки (для точек эмиссии $N = 10$, для температур почвы $N = 20$).

так и за ее пределами, границы таких зон выбросов CO₂ очень четко очерчены. В редких случаях эта граница отстоит от сухостойного ствола на 85–100 см ($N = 5$), что связано с большим диаметром и возрастом погибших деревьев. Корреляция между диаметром сухостоя на высоте 1.3 м и радиусом такой зоны от центра ствола составляет $r_p = +0.3$ ($P = 0.05$).

Множественный линейный регрессионный анализ, проведенный с участием всех переменных, регистрируемых в течение 2 лет наблюдений, выявил в качестве значимых пространственных независимых переменных почвенной эмиссии CO₂ расстояние до ближайшего ствола сухостоя и диаметр ствола ближайшего сухостоя. В числе

значимых временных переменных эмиссии ожидаемо оказались температура почвы на глубине 10 см (может быть заменена на температуру воздуха без большой потери качества модели), и объемная влажность почвы (таблица). Расстояние до ближайшего валежа, его диаметр и степень разложения, высота и степень разложения сухостоя, а также номер юлианского дня (сезон) оказались в числе незначимых переменных.

Дополнительно проведенный дисперсионный анализ показал, что конкретный год или месяц проведения измерений почвенной эмиссии CO₂ не являются значимыми факторами наблюдаемой степени усиления дыхания почвы в пристволовых зонах сухостоя. Этот показатель, кроме того,

Таблица. Множественный линейный регрессионный анализ переменных почвенной эмиссии CO₂ в окне распада древостоя ельника (Новгородская обл., Валдайский р-н, полигон “Лог таежный”)

Модель в целом (в скобках – уровни значимости коэффициентов)	Стандартизованные коэффициенты значимых переменных	Отброшенные в ходе пошагового анализа переменные	R ²	N
0.021 × T ₁₀ (<0.0001) – – 0.0037 × SM (<0.001) – – 0.00043 × DRYDIST (<0.0001) + + 0.0036 × DRYDIAM (0.003) + + 0.098 (0.156)	T ₁₀ (0.39), SM (–0.21), DRYDIST (–0.53), DRYDIAM (0.15)	T ₁ , TA, DRYSTATE, LOGDIST, LOGDIAM, LOGSTATE, H	0.54 (P < 0.0001)	180

Примечание. Включены данные полевых наблюдений с мая 2014 по ноябрь 2015 г. Зависимая переменная – почвенная эмиссия CO₂ (гС·м⁻²·час⁻¹). Независимые переменные: T_a – температура воздуха (°C), T₁ – температура почвы на глубине 1 см, T₁₀ – то же на 10 см, SM – объемная влажность почвы в слое 0–6 см, DRYDIST – расстояние до ближайшего ствола сухостоя ели (см), DRYDIAM – диаметр ближайшей точки ствола сухостоя (см), DRYSTATE – состояние ствола ближайшей ели по 5-балльной шкале, LOGDIST – расстояние до ближайшего валежа ели (см), LOGDIAM – диаметр ближайшей точки валежа (см), LOGSTATE – состояние ствола ближайшей ели по 5-балльной шкале, H – высота ближайшего сухостоя ели (м).

плохо предсказывается “обычными” факторами временной динамики дыхания почвы, а именно ее температурой и влажностью (линейная регрессионная модель в целом: R² = 0.29, P < 0.0001, N = 180). За оба года наблюдений лишь объемная влажность почвы в слое 0–6 см оказалась для данного показателя значимой, демонстрируя среднюю по силе отрицательную связь (r_p = –0.53, P < 0.0001, N = 180), с максимумом в области необычно низких значений влажности. Все это свидетельствует об устойчивости найденного эффекта, по крайней мере, в пределах 2-летнего периода наблюдений.

Оценим вклад найденного эффекта в формирование площадных (средних для исследованного участка) величин почвенной эмиссии за полные периоды наблюдений в разные годы. Средний за май–октябрь 2014 г. уровень почвенной эмиссии CO₂ в окне распада древостоя был выше на 21.5% в сравнении с контролем (еловый лес без признаков распада древостоя). Очень сходное превышение (20%) было зарегистрировано в 2015 г. (апрель–ноябрь). Таким образом, хотя зоны повышенных пристволовых выбросов CO₂ составляют на опытном участке лишь около 10% по площади, они могут существенно (на 1/5) увеличивать почвенную эмиссию CO₂ мезоландшафта в первые годы после гибели древостоя. В зависимости от густоты сухостойных стволов елей или возраста сухостоя, наблюдаемый показатель усиления эмиссии в окнах распада по сравнению с фоновым уровнем может существенно меняться, поэтому использование усредненного зонального коэффициента усиления эмиссии с учетом площадей окон распада – затруднительно. Тем не менее обнаруженный эффект, без сомнения, требует учета при площадных экстраполяциях.

Обсуждение результатов. Поиск в опубликованной литературе по дыханию лесных почв результатов, аналогичных представленным в настоящей статье, не дал результата. Наиболее релевантным исследованием является наша более ранняя публикация, посвященная анализу пространственно-временных факторов почвенной эмиссии CO₂ в том же исследовательском районе [6], где фактор близости сухостоя впервые был показан в числе значимых. Есть также указания на то, что рубки повышают выделение CO₂ на 30% для дерново-подзолистых почв сосняков и березняков Средней Сибири, что авторы связывают с трансформацией важных для микробных сообществ физико-химических условий на поверхности почвы [2]. Однако цитируемая работа характеризует последствия другого типа нарушения лесного покрова, и выявленные в нем эффекты связаны с присутствием порубочных остатков в почве и на ее поверхности. Поэтому мы склонны считать найденный нами феномен если не новым, то, по крайней мере, малоизвестным.

В рамках нашего исследования не проводилась оценка таксономического состава и биомассы организмов-деструкторов в верхнем слое почвы пристволовых зон. Однако, судя по большой длительности и четкой локализации эффекта, а также его зависимости от температуры воздуха, наиболее вероятно, что эффект вызывается ксиллотрофными грибами, использующих в качестве субстрата древесину ствола и корней.

То, что диаметр ствола ближайшего сухостоя оказался в числе значимых факторов эмиссии CO₂ в зоне распада древостоя, говорит о том, что есть связь между выраженностью этого эффекта и объемом корневой системы деревьев, зависящей от

диаметра ствола. Это еще одно косвенное указание на участие в данном случае корневых гнилей.

Еще одной причиной повышенного выделения CO_2 в пристволовой зоне погибшего от короедов древостоя могло бы стать наличие жуков и их зимующих стадий в подстилке и под отвалившейся корой, на глубине до 20 см. Такая концентрация жуков (до 5000 особей) в зоне до 1 м от усохших стволов в предзимний и зимний периоды в первые 2–3 года после усыхания действительно отмечается специалистами [10]. Однако в этом случае нельзя объяснить наличие пристволовых выбросов CO_2 в ходе всего вегетационного сезона, как это следует из наших данных (см. рис. 2). Кроме того, в пробах почвы, отобранных осенью 2015 г. на глубине до 20 см вокруг стволов, были обнаружены лишь единичные экземпляры зимующих стадий жуков.

Интересным, и до сих пор невыясненным, вопросом являются причины столь резкого перехода между высоким уровнем почвенной эмиссии в пристволовых зонах сухостоя и ее пониженным уровнем вне этих зон. Пока неизвестно, какой по глубине слой почвы отвечает за наблюдаемую пристволовую эмиссию сухостоя. Судя по приведенным выше косвенным данным, за это отвечает более глубокий, чем верхние 20 см, слой почвы.

Несмотря на то что зимних измерений эмиссии на площадке не проводилось, мы предполагаем, что наблюдаемые различия в уровнях эмиссии должны поддерживаться весь год. Об этом свидетельствует присутствие эффекта во все сроки наблюдений (апрель–ноябрь), ограниченный диапазон вариации коэффициента усиления эмиссии в пристволовых зонах (2.33–4.46) и его слабая зависимость от регистрируемых независимых переменных.

Хотя нам пока неизвестно, какие именно группы аэробных почвенных микроорганизмов за него отвечают, обнаруженный эффект может быть использован для экспресс-оценки состояния деревьев на самых первых стадиях биотического поражения елей, когда почти нет его внешних проявлений, но об этом может свидетельствовать повышенная почвенная эмиссия в прикорневой зоне ствола, в пределах расстояния 0.1–0.5 м от него по сравнению с контрольным удалением на 1–1.5 м. Это справедливо, поскольку аналогичного усиления эмиссии в пристволовых зонах здоровых еловых деревьев не обнаружено [6].

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 16-17-00123 “Научные основы учета и прогноза бюджета углерода лесов России

в системе международных обязательств по охране атмосферы и климата”; НИР 1.3.6.1 Росгидромета РФ “Исследование потоков парниковых газов в природных системах, направленные на уточнение оценок, включаемых в Ежегодный Национальный кадастр антропогенных выбросов из источников и абсорбции поглотителями парниковых газов на территории РФ”, а также бюджетной темы Центра по проблемам экологии и продуктивности РАН “Климатогенные и антропогенные модификации биосферных функций бореальных лесов и арктических экосистем России”.

Acknowledgements. The study is supported by the Russian Science Foundation (project no. 15-05-04207) “Scientific bases of accounting and forecast of carbon budget of Russian forests within the framework of international obligations for the protection of the atmosphere and climate”, Rosgidromet Research Programm 1.3.6.1 “Study of fluxes of the greenhouse gases in natural ecosystems, aimed at refining assessments to be included in the Annual National Inventory of anthropogenic emissions by sources and removals by sinks of greenhouse gases in territory of the Russian Federation”, and is carried out according to the plan for research of the Center of Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences “Climatogenic and anthropogenic modifications of the biosphere functions of the boreal forests and Arctic ecosystems of Russia”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Багинский В. Ф.* Лесовосстановление еловых вырубок в местах массового усыхания ели в лесах Беларуси // Лесная таксация и лесоустройство. 2009. № 1 (41). С. 58–64.
2. *Богородская А. В., Кукавская Е. А., Иванова Г. А.* Трансформация микробоценозов почв светлохвойных лесов Нижнего Приангарья под воздействием рубок и пожаров // Почвоведение. 2014. № 3. С. 317–326.
3. *Девятова Н. В., Еришов Д. В., Лямцев Н. И., Денисов Б. С.* Определение масштабов усыхания хвойных лесов Европейского Севера России по данным спутниковых наблюдений // Современные проблемы зондирования Земли из космоса. 2007. Вып. 4. Т. 2. С. 204–211.
4. *Жигунов А. В., Семакова Т. А., Шабунин Д. А.* Массовое усыхание лесов на Северо-Западе России // Лесобиологические исследования на Северо-Западе таежной зоны России: итоги и перспективы. Материалы научной конференции, посвященной 50-летию Института леса Карельского научного центра РАН (3–5 октября). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 42–52.
5. *Карелин Д. В., Замолодчиков Д. Г.* Углеродный обмен в криогенных экосистемах. М.: Наука, 2008. 344 с.

6. Карелин Д.В., Почикалов А.В., Замолодчиков Д.Г., Гитарский М.Л. Факторы пространственно-временной изменчивости потоков CO₂ из почв южнотаежного ельника на Валдае // Лесоведение. 2014. № 4. С. 56–66.
7. Манько Ю.И., Гладкова В.А. Усыхание ели в свете глобального ухудшения темнохвойных лесов. Владивосток: Дальнаука, 2001. 228 с.
8. Маслов А.Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М.: ВНИИЛМ, 2010. 138 с.
9. Маслов А.А. Ельники зоны смешанных лесов: гэдп-динамика или восстановление после распада древостоя? // Научные основы устойчивого управления лесами: Матер. Всероссийской науч. конф. М.: ЦЭПЛ РАН, 2014. С. 75–76.
10. Мельникова Н.И. Биология и экология короедов-типографа, двойника и гравера в подмосковных лесах // Сб. работ по лесн. хоз-ву ВНИИЛМ. Вып. 43. М.–Л.: Гослесбумиздат, 1960. С. 18–45.
11. Сафонов С.С., Карелин Д.В., Грабар В.А., Латышев Б.А., Грабовский В.И., Уварова Н.Е., Замолодчиков Д.Г., Коротков В.Н., Гитарский М.Л. Эмиссия диоксида углерода от разложения валежа в южнотаежном ельнике // Лесоведение. 2012. № 5. С. 44–49.
12. Уланова Н.Г. Что происходит с лесами после массовой гибели ели после вспышки численности короёда-типографа в европейской части России? // Научные основы устойчивого управления лесами / Матер. Всероссийской науч. конф. М.: ЦЭПЛ РАН, 2014. С. 90–91.
13. Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.H., Allard G., Running S.W., Semerci A., and Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests // *Forest Ecology and Management*. 2010. V. 259. P. 660–684.
14. Hicke J.A., Allen C.D., Desai A.R., Dietze M.C., Hall R.J., Hogg E.H., Kashian D.M., Moore D., Raffa K.F., Sturrock R.N., and Vogelmann J. Effects of biotic disturbances on forest carbon cycling in the United States and Canada // *Global Change Biology*. 2012. V. 18. P. 7–34.
15. Knohl A., Kolle O., Minayeva T., Milyukova I., Vygodskaya N., Foken T., and Schulze E. Carbon dioxide exchange of a Russian boreal forest after disturbance by wind throw // *Global Change Biology*. 2002. V. 8. P. 231–246.
16. Lenhart K., Bunge M., Ratering S., Neu T.R., Schuttman I., Greul M., Kammann C., Schnell S., Muller C., Zorn H., and Keppler F. Evidence for methane production by saprotrophic fungi // *Nature Communications*. 2012. V. 3. 1046. DOI: 10.1038/ncomms2049.
17. Lindroth A., Lagergren F., Grelle A., Klemetsson L., Langvall O., Weslien P., and Tuulik J. Storms can cause Europe-wide reduction in forest carbon sink // *Global Change Biology*. 2009. V. 15. P. 346–355.
18. Olchev A., Ibrom A., Ross T., Falk U., Rakkibu G., Raddler K., Grote S., Kreilein H., and Gravenhorst G. A modelling approach for simulation of water and carbon dioxide exchange between multi-species tropical rain forest and the atmosphere // *Ecological Modelling*. 2008. V. 212. P. 122–130.

REFERENCES

1. Baginskii V.F. Reforestation spruce cuttings in places of mass drying of spruce forests in Belarus. *Lesnaya taksatsiya i lesoustroystvo*, 2009, v. 41, no 1, pp. 58–64. (In Russ.).
2. Bogorodskaya A. V., Kukavskaya E. A., Ivanova G. A. Lower Angara region light coniferous forests soil microbiocenoses transformation under the influence of logging and fires. *Pochvovedenie*, 2014, no 3, pp. 317–326. (In Russ.).
3. Devyatova N. V., Ershov D. V., Lyamtsev N. I., Denisov B. S. Determination of scale of the European North of Russia drying coniferous forests according to satellite observations. *Sovremennye problemy zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2007, Is. 4, Vol. 2, pp. 204–211. (In Russ.).
4. Zhigunov A. V., Semakova T. A., Shabunin D. A. The massive drying forests in Northwest Russia, in *Lesobiologicheskie issledovaniya na Severo-Zapade taezhnoi zony Rossii: itogi i perspektivy. Materialy nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 50-letiyu Instituta lesa Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN (3–5 oktyabrya)* (Forest and biological studies in North-West of Russian taiga zone: results and perspectives. Proceedings of scientific conference devoted to 50th anniversary of Karelskiy scientific center RAS). Petrozavodsk: KarSC RAS Publ., 2007, pp. 42–52. (In Russ.).
5. Karelin D. V., Zamolodchikov D. G. *Uglerodnyi obmen v kriogennykh ekosistemakh* (Carbon exchange in cryogenic ecosystems). Moscow: Nauka Publ., 2008. 344 p.
6. Karelin D. V., Pochikalov A. V., Zamolodchikov D. G., Gitar'skii M. L. Factors of spatial-temporal variability of CO₂ fluxes from south taiga spruce forest soils in Valdai. *Lesovedenie*, 2014, no 4, pp. 56–66. (In Russ.).
7. Man'ko Yu. I., Gladkova V. A. *Usykhaniye eli v svete global'nogo ukhudsheniya temnokhvoynykh lesov* (The spruce drying up in the light of the global deterioration of conifer forests). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2001. 228 p.
8. Maslov A. D. *Koroed-tipograf i usykhaniye elovykh lesov* (The bark beetle and drying of spruce forests). Moscow: ARRISMF Publ., 2010. 138 p.
9. Maslov A. A. Spruce forests zone of the mixed forests: gap dynamics, or recovery after the collapse of the stand? in *Nauchnye osnovy ustoichivogo upravleniya lesami: Materialy Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii* (Scientific bases of sustainable forest management: Proceeding of all-Russian scientific conference). Moscow: FEPC RAS Publ., 2014, pp. 75–76. (In Russ.).
10. Mel'nikova N. I. Biology and ecology of bark beetles, double and engraver in suburban forests, in *Sbornik rabot po*

- lesnomu khozyastvu VNIILM* (Collection of forestry papers of ASURISMF). Is. 43. Moscow-Leningrad: Goslesbumizdat Publ., 1960, pp. 18–45. (In Russ.).
11. Safonov S. S., Karelin D. V., Grabar V. A., Latyshev B. A., Grabovskii V. I., Uvarova N. E., Zamolodchikov D. G., Korotkov V. N., Gitarskii M. L. Carbon dioxide emission from the decomposition of deadwood in the southern taiga spruce forest. *Lesovedenie*, 2012, no 5, pp. 44–49. (In Russ.).
 12. Ulanova N. G. What happens to the forests after the mass death or after the outbreak of bark beetle population in the European part of Russia? in *Nauchnye osnovy ustoi-chivogo upravleniya lesami: Materialy Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii* (Scientific bases of sustainable forest management: Proceeding of all-Russian scientific conference). Moscow: FEPC RAS Publ., 2014, pp. 90–91. (In Russ.).
 13. Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 2010, vol. 259, pp. 660–684.
 14. Hicke J. A., Allen C. D., Desai A. R., Dietze M. C., Hall R. J., Hogg E. H., Kashian D. M., Moore D., Raffa K. F., Sturrock R. N., Vogelmann J. Effects of biotic disturbances on forest carbon cycling in the United States and Canada. *Global Change Biology*, 2012, vol. 18, pp. 7–34.
 15. Knohl A., Kolle O., Minayeva T., Milyukova I., Vygodskaya N., Foken T., Schulze E. Carbon dioxide exchange of a Russian boreal forest after disturbance by wind throw. *Global Change Biology*, 2002, vol. 8, pp. 231–246.
 16. Lenhart K., Bunge M., Ratering S., Neu T. R., Schuttmann I., Greul M., Kammann C., Schnell S., Muller C., Zorn H., Keppler F. Evidence for methane production by saprotrophic fungi. *Nature Communications*, 2012, vol. 3, 1046, DOI: 10.1038/ncomms2049.
 17. Lindroth A., Lagergren F., Grelle A., Klemetsson L., Langvall O., Weslien P., Tuulik J. Storms can cause Europe-wide reduction in forest carbon sink. *Global Change Biology*, 2009, vol. 15, pp. 346–355.
 18. Olchev A., Ibrom A., Ross T. et al. A modelling approach for simulation of water and carbon dioxide exchange between multi-species tropical rain forest and the atmosphere. *Ecological Modelling*, 2008, vol. 212, pp. 122–130.