

УДК 630*181.9

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭМИССИИ ДИОКСИДА УГЛЕРОДА ПРИ РАЗЛОЖЕНИИ ЕЛОВОГО ВАЛЕЖА ЮЖНОЙ ТАЙГИ ВАЛДАЯ¹

© 2020 г. М. Л. Гитарский^{a, *}, Д. Г. Замолотчиков^b, В. А. Мухин^c, Д. К. Диярова^c, В. А. Грабар^d, Д. В. Карелин^{b, e}, А. И. Ивашенко^f, А. С. Марунич^g

^aФилиал “Угреша” Государственного университета “Дубна”,
ул. Академика Жукова, д. 24, Дзержинский, Московская обл., 140090 Россия

^bЦентр экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

^cИнститут экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202, Екатеринбург, 620144 Россия

^dИнститут глобального климата и экологии им. акад. Ю.А. Израэля, ул. Глебовская, д. 20Б, Москва, 107258 Россия

^eИнститут географии РАН, Старомонетный переулок, д. 29, стр. 4, Москва, 119017 Россия

^fМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, д. 1, Москва, 119991 Россия

^gВалдайский филиал Государственного гидрологического института,
ул. Победы, д. 2, Валдайский р-н, Валдай, Новгородская обл., 175400 Россия

*E-mail: m.gitarskiy@gmail.com

Поступила в редакцию 05.09.2019 г.

После доработки 08.11.2019 г.

Принята к публикации 29.01.2020 г.

Сезонная изменчивость эмиссии диоксида углерода (CO₂) при микогенном разложении елового валежа исследована в старовозрастном ельнике и окне распада елового древостоя. Потоки CO₂ с поверхности валежа измеряли камерным методом. Видовой состав, встречаемость и относительное обилие деструктурирующих грибов определяли по данным маршрутных учетов. В комплексах деструктурирующих грибов доминируют *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Trichaptum abietinum* (Pers. ex J.F. Gmel.) Ryvarden и *Fomitopsis rosea* (Alb. & Schwein.) P. Karst. Они ответственны за разложение 81% елового валежа и сухостоя. Эмиссионная активность от древесного валежа характеризуется температурно обусловленным годичным циклом: в обоих биотопах ее начало соответствует марту–апрелю, максимальная величина наблюдается в мае, а затем происходит снижение до минимальных значений в октябре–ноябре. При диапазоне среднемесячных температур 3.5–16.7°C, минимум измеренного эмиссионного потока от древесного валежа 22.9 г C-CO₂ м⁻² мес.⁻¹ установлен в ельнике в октябре, а максимум – 80.4 г C-CO₂ м⁻² мес.⁻¹ – в окне распада в мае. Период эмиссионной активности с марта по ноябрь можно приблизительно принять за продолжительность годовой эмиссии CO₂ в южнотаежной зоне. Полученные результаты повышают точность оценок потока CO₂ при разложении древесного валежа.

Ключевые слова: еловый валеж, ксилотрофные грибы, диоксид углерода, эмиссия диоксида углерода, разложение валежа, влияние климата, распад древостоя.

DOI: 10.31857/S0024114820030055

Мертвая древесина (древесный дебрис) является значимым элементом глобального биогеохимического цикла углерода и играет определяющую роль в обмене органического вещества и энергии в лесных экосистемах (Harmon et al., 1986; Кудеяров и др., 2007; Мухортова, Ведрова, 2012; Стороженко, 2012). Древесный дебрис пред-

ставляет собой огромный резервуар биогенного углерода, величина которого составляет 73 ± 6 Pg C, или около 8% запаса углерода в лесах мира (Pan et al., 2011). В спелых и перестойных лесах его запас составляет от 10 до 20% (Turner et al., 1995; Brown, 2002), что позволяет считать мертвую древесину вторым по величине, после лесной фитомассы, наземным резервуаром углерода, обеспечивающим его накопление и длительное хранение в лесах бореальной зоны (Кудеяров и др., 2007).

При этом древесный дебрис является весьма лабильным резервуаром углерода, открытым как для поступления, так и для потерь в результате

¹ Работа выполнена в рамках плана научно-исследовательских работ Росгидромета (тема 1.3.5.1) при финансовой поддержке гранта РНФ 19–77–30015 (обобщение и анализ данных) и госзаданий на полевые исследования АААА–А18–118052400130–7 Центру по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН и 0148–2019–0006 Институту географии РАН.

выщелачивания, механического разрушения, дыхания и биохимической трансформации органического вещества. Газообразные потери в форме CO_2 в результате дыхания являются основной расходной частью пула углерода мертвой древесины и преимущественно регулируются деятельностью дереворазрушающих грибов—ксилотрофов (Harmon et al., 1986; Moore et al., 2004; Zhou et al., 2007). Согласно ряду оценок, в бореальных лесах ксилотрофные грибы ответственны за более 75% потока диоксида углерода, выделяющегося в атмосферу при микогенном разложении древесного дебриса (Бурова, 1986; Мухин, Воронин, 2007; Мухин и др., 2010). Эмиссионная активность дереворазрушающих грибов зависит от условий окружающей среды — температуры и влажности воздуха, физико-химических свойств субстрата, определяемых древесной породой, а также от стадии ее разложения (Progar et al., 2000; Herrmann, Bauhus, 2013; Мухин и др., 2015; Kahl et al., 2015; Гитарский и др., 2017). В литературе содержатся сведения о многократном увеличении интенсивности эмиссии CO_2 с ростом температуры окружающей среды на каждые 10°C (Chen et al., 2000; Herrmann, Bauhus, 2013; Kahl et al., 2015). В большинстве случаев подобные зависимости были установлены в ходе лабораторных экспериментов (Chen et al., 2000; Wang et al., 2002; Herrmann, Bauhus, 2013).

Между тем исследования эмиссионной активности крупных древесных остатков в естественных условиях умеренной климатической зоны сравнительно немногочисленны (см., например, Молчанов и др., 2011; Сафонов и др., 2012; Kahl et al., 2015; Гитарский и др., 2017; Иванов и др., 2018). В свою очередь, быстрый рост или падение температуры воздуха на 10°C и более в естественной среде — явление редкое и маловероятное. Зимой, в период низких температур и залегания устойчивого снежного покрова, дыхательная активность ксилотрофных грибов и, соответственно, эмиссионный поток диоксида углерода от древесного дебриса в бореальных лесах практически полностью прекращаются (Бурова, 1986; Мухин, Диярова, 2012), что позволяет говорить об его сезонной цикличности, которая до настоящего времени исследована недостаточно. Для восполнения наметившегося пробела мы провели исследование сезонной изменчивости CO_2 -эмиссионной активности крупного древесного дебриса в естественных условиях южной тайги.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены в национальном парке “Валдайский” (Новгородская область, Вал-

дайский район, $57^\circ 57.76'$ с.ш., $33^\circ 20.34'$ в.д., 218 м над ур. моря). По своему ботанико-географическому положению объект находится на границе южной тайги. Район исследований относится к восточно-европейским таежным ландшафтам (Исаченко, Шляпников, 1989) и располагается на холмисто-моренной возвышенности в области валдайского оледенения. Согласно рядам наблюдений на метеостанции “Валдай” (Научно-прикладной ..., 1988), среднемноголетняя температура воздуха составляет 3.4°C , годовое количество осадков — 709 мм. Наиболее холодным месяцем в регионе является январь, средняя многолетняя температура которого -9.9°C , наиболее теплым — июль — с 16.7°C . Формирование устойчивого снежного покрова приходится на конец ноября, сход снега — конец второй декады апреля. Продолжительность безморозного периода по разным оценкам составляет 128–130 дней (Научно-прикладной ..., 1988; Коротков, 1991).

Исследования CO_2 -эмиссионной активности проводили на крупном валеже ели, представленном упавшими на землю стволами разной степени разложения. Валежные фрагменты были расположены в типичных лесных биотопах южной тайги — старовозрастном (110-летнем) ельнике мелкотравно-зеленомошном *Piceeta parviherbosohylocomiosa* (9E1C, средний диаметр 37 см, полнота 0.4) и окне распада елового древостоя, представляющем собой сукцессионно-возрастную трансформацию елового древостоя. Согласно эколого-флористической классификации, старовозрастный ельник относится к ассоциации *Maianthemo bifoliae — Piceetum abietis*. Окно распада занято рябинником крупнопоротниково-малиновым на месте выпавшего в 2012–2013 гг. елового древостоя, имевшего средний диаметр 28 см. В отсутствие древесного яруса подрост и подлесок имеют среднюю высоту 4.5 м и сомкнутость крон 0.4: доминирует рябина обыкновенная, участие других видов (ель, береза, бузина и крушина) незначительное. В исследуемых биотопах были проведены учеты комплексов дереворазрушающих грибов и измерены потоки эмиссии CO_2 в атмосферу с поверхности валежа ели.

Оценку видового состава дереворазрушающих грибов производили в 2015–2016 гг. методом маршрутных учетов (Толмачев, 1974). Встречаемость определяли подсчетом числа валежных и сухостойных елей с найденными на них визуальными диагностируемыми базидиокарпами ксилотрофных грибов одного вида, а их и относительное обилие — по отношению встречаемости грибов одного вида к общему числу обнаруженных дереворазрушающих грибов. По данным учетов был установлен видовой состав комплекса ксилотрофных грибов



Рис. 1. Еловый валеж в старовозрастном ельнике (а) и окне распада древостоя (б) с камерами для оценки эмиссионного потока CO_2 .

елового дебриса. Номенклатура грибов приведена по *Mycobank Database* (<http://www.mycobank.org>).

Исследования эмиссионного потока CO_2 выполняли методом закрытых камер на случайно выбранных крупномерных фрагментах елового валежа разных стадий разложения. Фрагменты имели диаметр, близкий к среднему диаметру древостоя исследуемых биотопов. В верхнюю поверхность валежной древесины врезали прозрачные открытые ПВХ-камеры цилиндрической формы. Камеры имели диаметр 10 см и высоту 9–15 см. Их внутренние объемы были определены перед началом измерений потоков CO_2 . С двух диаметрально противоположных сторон в камеры были врезаны штуцеры для герметичного крепления воздухопроводов. Для обеспечения репрезентативности измерений на крупных древесных остатках ели было установлено в общей сложности 29 камер: 16 – в старовозрастном ельнике и 13 – в окне распада древостоя (рис. 1).

Измерения потоков диоксида углерода проводили ежемесячно, с апреля по октябрь 2015–2017 гг. Поток эмиссии CO_2 определяли по изменению его концентрации в камерах портативным полевым газоанализатором, разработанным на биологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова на базе инфракрасного CO_2 – сенсора *AZ 7752* (*AZ Instrument Corp.*, Тайвань) и воздушной помпы *E134–11–120* (*Hargraves Technologies Corp.*, США). Сенсор *AZ 7752* имеет разрешающую способность 1 ppm (млн⁻¹) и диапазон измерений CO_2 0–2000 ppm. Мощность воздушной помпы *E134–11–120* – 2 л мин⁻¹ (рис. 2).

Во время измерений камеры, постоянно установленные на поверхности древесного дебриса, герметично закрывали крышкой и соединяли с газоанализатором полиуретановыми воздухопроводами при помощи штуцеров. Объем замкнутой измерительной системы V складывался из суммы объемов камеры, воздухопроводов и измерительной камеры сенсора. Продолжительность измерения составляла 3 мин. При каждом измерении, после околominутного ожидания, фиксировали начальное и, через 3 мин, конечное значения концентрации CO_2 в замкнутой системе. Результаты проверяли одновременными измерениями CO_2 , выполненными при помощи высокоточного инфракрасного газоанализатора *LI-8100A* (*LiCor*, Небраска, США) с разрешением 0.1 ppm. Проверки показали, что результаты оценок потоков, выполненных этими приборами, на одних и тех же камерах различаются не более чем на 5%. Величины потоков C-CO_2 с поверхности древесного валежа рассчитывали на основе уравнения Менделеева–Клапейрона:

$$DC = \frac{12 \times 10^{-6} DM \times P \times V}{8.314 \times (t + 273)},$$

где: DC – величина потока, г C-CO_2 ; DM – изменение концентрации CO_2 в камере, ppm; P – атмосферное давление, Па; V – объем замкнутой измерительной системы, м³; 8.314 – универсальная газовая постоянная, Па м³ К⁻¹ моль⁻¹; t – температура воздуха, °С.

Отнесением DC к времени измерения и площади основания камеры получали величину ин-

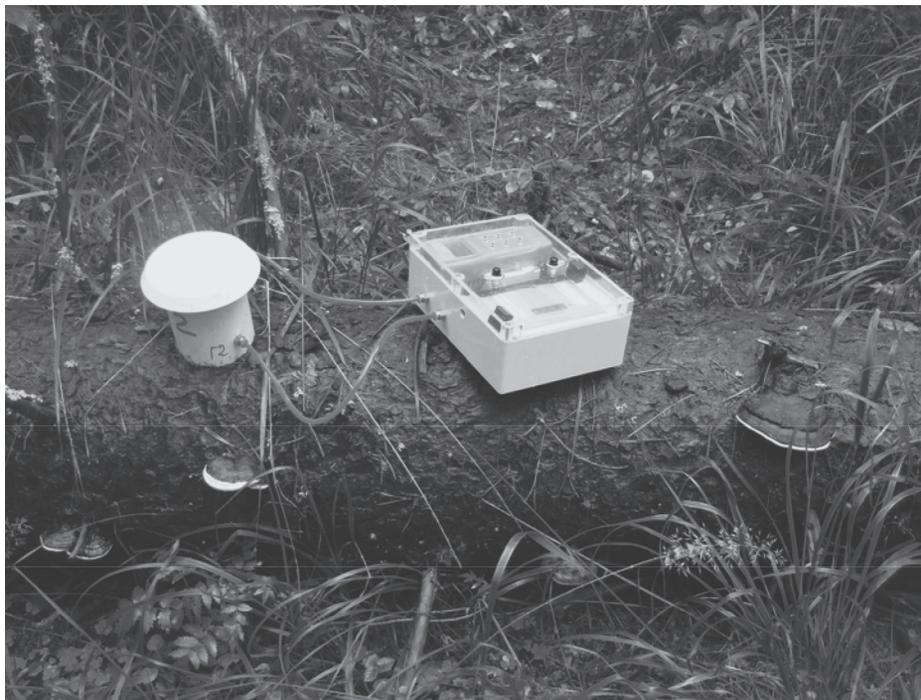


Рис. 2. Измерение эмиссии CO_2 от крупных древесных остатков в старовозрастном ельнике анализатором на основе сенсора AZ 7752.

тенсивности удельной эмиссии углерода от крупных древесных остатков ели ($\text{г С-CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ мин}^{-1}$). На основе отдельных измерений определяли средние величины месячных потоков CO_2 . Для средних месячных величин находили квадратичную функцию зависимости от порядкового номера месяца. Интегральный поток за весь сезон рассчитывали как площадь под параболой квадратичной функции в пределах ее пересечений с осью абсцисс.

При расчете годового потока величинами зимней эмиссии от валежа (период с устойчивыми отрицательными температурами) пренебрегали. За трехлетний период на крупных древесных остатках разных стадий разложения было выполнено в общей сложности 555 измерений в старовозрастном ельнике и 365 – в окне распада.

Данные по температуре воздуха, осадкам и атмосферному давлению брали по метеостанции “Валдай”, ближайшей к объекту исследований (в 4 км). Достоверность различий средних величин определяли с помощью непараметрического теста Манна–Уитни в статистическом пакете SPSS-20 (IBM Company, США). Связи между среднесуточной интенсивностью эмиссии CO_2 и значимыми факторами окружающей среды оценивали с помощью корреляции Пирсона. Если в течение суток в одних и тех же камерах было выполнено несколько

измерений эмиссии CO_2 , в анализе использовали среднесуточную величину.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице 1 приведены результаты учета встречаемости визуально диагностируемых видов комплекса ксилотрофных грибов на сухостое ели. Как видно из приведенных в ней результатов выполненных микологических учетов, в комплексах дереворазрушающих грибов лишь три вида отличаются относительно высоким обилием – *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst. (38 найденных базидиокарпов, 52.0%), *Trichaptum abietinum* (Pers. ex J.F. Gmel.) Ryvarden (15 находок, 20.5%) и *Fomitopsis rosea* (Alb. & Schwein.) P. Karst. (6 находок, 8.2%). Они принимают участие в разложении 81% елового валежа и сухостоя в пределах территории объекта исследования.

Аналогичный комплекс доминирующих ксилотрофных грибов – деструкторов елового дебриса описан для среднетаежных, южнотаежных и подтаежных ельников Западной Сибири. Доминантом в них является *Fomitopsis pinicola*, субдоминанты – *Trichaptum abietinum* и *Fomitopsis rosea* – наиболее распространенные деструкторы древесных остатков ели сибирской (Мухин, 1993). Значительно реже на еловом дебрисе в

Таблица 1. Видовой состав комплекса ксилотрофных грибов—деструкторов елового валежа и сухостоя в старовозрастном ельнике и в окне распада

№	Вид	Встречаемость, шт.	Относительное обилие, %
1	<i>Amylocystis lapponica</i> (Romell) Bondartsev & Singer ex Singer	1	1.4
2	<i>Dacrymyces</i> sp.	5	6.8
3	<i>Entoloma byssisedum</i> (Pers.) Donk	1	1.4
4	<i>Exidia saccharina</i> (Alb. & Schwein.) Fr.	1	1.4
5	<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst.	38	52.0
6	<i>Fomitopsis rosea</i> (Alb. & Schwein.) P. Karst.	6	8.2
7	<i>Gloeophyllum odoratum</i> (Wulfen) Imazeki	1	1.4
8	<i>Neoantrodia serialis</i> (Fr.) Audet	1	1.4
9	<i>Pycnoporellus fulgens</i> (Fr.) Donk	4	5.5
10	<i>Trichaptum abietinum</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Ryvarden	15	20.5

пределах территории национального парка “Валдайский” встречаются *Amylocystis lapponica* (Romell) Bondartsev & Singer ex Singer, *Dacrymyces* sp., *Entoloma byssisedum* (Pers.) Donk, *Exidia saccharina* (Alb. & Schwein.) Fr., *Gloeophyllum odoratum* (Wulfen) Imazeki, *Neoantrodia serialis* (Fr.) Audet, *Pycnoporellus fulgens* (Fr.) Donk. Суммарно они были обнаружены 14 раз, и их относительная доля составляет около 19.0% (рис. 3).

На рис. 4 приведена динамика среднемесячно-го удельного потока С-СО₂ от крупных древесных остатков ели разной степени разложения в старовозрастном ельнике (а) и в окне распада елового древостоя (б). По существу, на графике показан сезонный цикл активности комплекса деревораз-

рушающих грибов ели, полученный по данным трехлетних наблюдений. Если предположить, что найденная квадратичная функция корректно отражает динамику годовой эмиссии, можно заключить, что активность ксилотрофных грибов начинает интенсивно увеличиваться в марте и прекращается в ноябре.

При рассмотрении ряда независимых переменных (количество осадков, температура древесины, температура воздуха) сильная положительная связь была выявлена только между эмиссионной активностью валежа и температурой воздуха. С допущением близких к нулю значений эмиссии в марте и ноябре коэффициент корреляции Пирсона между среднемесячными величинами пото-

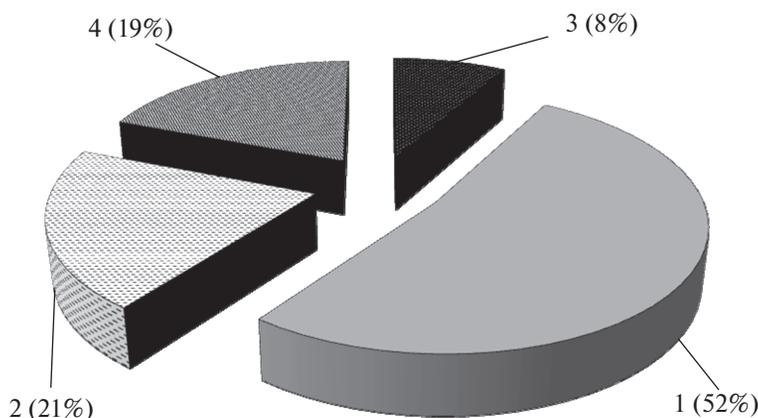


Рис. 3. Дереворазрушающие грибы—деструкторы елового дебриса на территории национального парка “Валдайский” (в скобках приведено относительное обилие отдельных видов грибов): 1 — *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., 2 — *Trichaptum abietinum* (Dicks.) Ryvarden, 3 — *Fomitopsis rosea* (Alb. & Schwein.) P. Karst., 4 — другие виды.

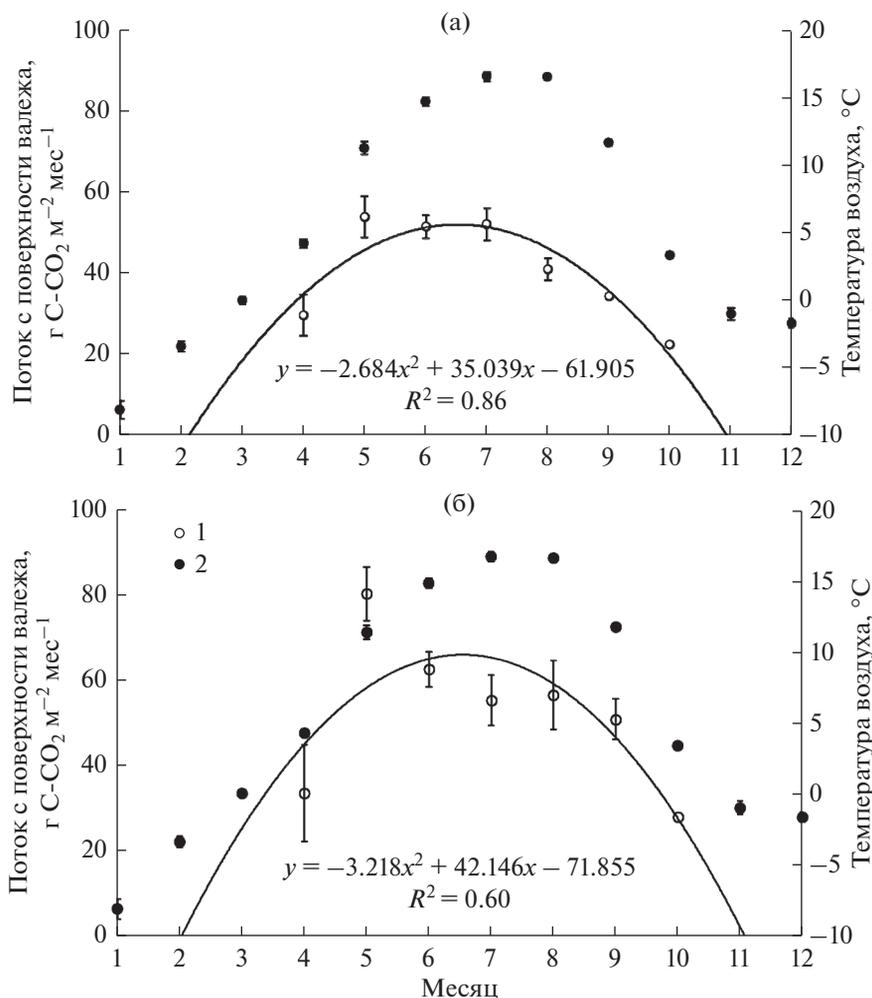


Рис. 4. Сезонная динамика потока C-CO₂ с поверхности крупных древесных остатков ели (1) и температур воздуха (2) в старовозрастном ельнике (а) и окне распада елового древостоя (б). Приведены среднемесячные значения и их стандартные ошибки, а также аппроксимация потоков CO₂ квадратичной функцией.

ка CO₂ и среднемесячной температурой составил $r_p = +0.94$ ($P < 0.0001$, $N = 9$) в ельнике и $+0.73$ ($P = 0.025$, $N = 9$) в окне распада древостоя.

Будучи основными деструкторами древесины, дереворазрушающие грибы являются уникальной биосферно-значимой группой организмов (Заварзин, 2006; Мухин, Воронин, 2007). Поскольку идентифицированные на крупных древесных остатках ксилотрофные грибы *Fomitopsis pinicola*, *F. rosea* и *Trichaptum abietinum* (рис. 3) доминируют в сходных типах леса и аналогичном климате в других регионах страны, можно сделать заключение, что этот комплекс дереворазрушающих грибов является типичным для южнотаежных еловых лесов России (Мухин, 1993). Вероятно, их можно считать ответственными за основную часть эмиссионного потока C-CO₂ при разложе-

нии древесных остатков в темнохвойных лесах умеренной зоны.

CO₂-эмиссионная активность древесного дебриса при его микогенном разложении в условиях умеренных широт имеет температурно-обусловленный годичный цикл. Как правило, он включает 4 периода, соответствующие четырем временам года. В частности, в зонально близких южнотаежным лесам подтаежных лесах Среднего Урала зимний период характеризуется устойчиво отрицательными среднесуточными температурами воздуха с ноября по февраль, и в это время CO₂-эмиссионная активность древесных остатков пренебрежимо мала. Весенний период начинается в марте и характеризуется наличием температурно-обусловленных пауз в суточной эмиссии CO₂. Переход же к круглосуточной эмиссии диоксида углерода означает начало летнего пери-

ода: май–сентябрь. Появление температурно-обусловленных пауз в суточной эмиссии CO_2 в октябре – это начало осеннего периода (Мухин, Диярова, 2012).

Погодные условия в период наших исследований отличались от среднемноголетних данных (Научно-прикладной ..., 1988; Коротков, 1991). Период устойчивых среднемесячных отрицательных температур, ранее составлявший 5 месяцев (Научно-прикладной ..., 1988), в 2015–2017 гг. сократился до 4 месяцев (с ноября по февраль), что, по-видимому, связано с общей тенденцией к потеплению, наблюдающейся в последние десятилетия на территории Российской Федерации (Доклад ..., 2019). Согласно полученной квадратичной аппроксимации данных эмиссии CO_2 от древесного дебриса, его эмиссионная активность в обоих биотопах прекращалась к ноябрю и возобновлялась в марте (рис. 4). Таким образом, длительность периода низких температур, когда эмиссионная активность древесного валежа отсутствует, в целом согласуется с данными наблюдений в лесах Среднего Урала (Мухин, Диярова 2012), также как и предполагаемая продолжительность внутригодовой активности дереворазрушающих грибов. В бореальных лесах умеренной климатической зоны с длительностью зимнего периода от 4 мес. и более общая интенсивность разложения мертвой древесины группой грибов–ксилотрофов зависит, прежде всего, от их активности в безморозный период. Поэтому установленный период эмиссионной активности с марта по ноябрь, по нашему мнению, можно приближенно принять за продолжительность годовой эмиссии диоксида углерода в результате деятельности комплекса дереворазрушающих грибов южной тайги.

При попарных сравнениях среднемесячных значений эмиссии от валежа, в обоих изучаемых биотопах потоки с мая по июль значимо не отличаются (критерий Манна–Уитни, $P = 0.3–0.5$). В всех остальных случаях отличия потоков в последовательные пары месяцев (апрель–май, июль–август, август–сентябрь, сентябрь–октябрь) значимы (критерий Манна–Уитни, $P < 0.05$). Средние за весенние, летние и осенние сезоны значения потоков между сравниваемыми биотопами значимо отличаются (1.79 ± 0.08 ($N = 281$) $> 1.48 \pm 0.06$ ($N = 486$) г С- CO_2 м $^{-2}$ сут $^{-1}$; Манн–Уитни, $P = 0.001$). Однако в месячном масштабе эти различия оказались значимы только в мае, августе и сентябре (Манн–Уитни, $P < 0.05$).

При статистической значимости внутрисезонной динамики потоков, которая определяется, в основном, температурой как ведущим фактором,

нельзя не отметить заметную вариабельность среднемесячных оценок (рис. 4). Это обусловлено тем, что в массивах внутримесячных измерений усреднены значения эмиссионных потоков, полученных от крупных древесных остатков разных стадий разложения. Степень разложения древесины оказывает существенное влияние на наблюдаемую интенсивность эмиссионного потока CO_2 с поверхности валежа. Различия в интенсивности эмиссии диоксида углерода от древесного дебриса разной степени разложения подробно рассмотрены в наших предыдущих работах (Сафонов и др., 2012; Гитарский и др., 2017). В настоящем исследовании данные помесечных измерений от отдельных стадий разложений объединены для выявления общих закономерностей сезонной динамики эмиссионного потока.

За трехлетний период наблюдений наибольшие среднесуточные значения температуры наблюдались в июле–августе. Тем не менее наибольших значений усредненный по стадиям разложения поток от дыхания поверхности валежа достигает в мае: 54.3 г С- CO_2 м $^{-2}$ мес. $^{-1}$ в ельнике и 80.4 г С- CO_2 м $^{-2}$ мес. $^{-1}$ в окне распада (рис. 4а, 4б). Различие средних значимо (критерий Манна–Уитни, $P = 0.019$). Возможно, это связано с особенностями жизненной активности ксилотрофных грибов, имевших место в период наших исследований.

Более высокие по абсолютной величине и более сглаженные показатели сезонного потока диоксида углерода в окне распада елового древостоя обусловлены лучшей, чем под пологом леса, освещенностью и более высокой температурой открытой поверхности валежа. По-видимому, в летний период в окне распада создаются близкие к оптимуму условия жизнедеятельности ксилотрофных грибов. Аналогичное влияние микроклиматических факторов на скорость разложения валежа отмечено, в частности, в работе (Progar et al., 2000), авторы которой установили более высокую интенсивность дыхания древесных остатков на участках леса южных экспозиций.

Во время наших наблюдений при диапазоне среднемесячных температур от 3.5 до 16.7°C, абсолютные величины эмиссионного потока от древесного валежа изменялись от минимальных 22.9 г С- CO_2 м $^{-2}$ мес. $^{-1}$ в октябре в ельнике до максимальных 80.4 г С- CO_2 м $^{-2}$ мес. $^{-1}$ в мае в окне распада. После достижения максимальных значений в мае наблюдалось постепенное снижение эмиссии CO_2 в обоих биотопах. При этом среднемесячная за трехлетний период температура воздуха в мае 11.4°C была ниже, чем аналогичные температуры июля (16.7°C) и августа (16.6°C). Та-

ким образом, несмотря на установленную по нашим наблюдениям высокую корреляцию между дыханием валежа и температурой воздуха, в условиях южной тайги не подтверждается многократное увеличение интенсивности эмиссии CO_2 с ростом температуры окружающей среды на каждые 10°C , часто отмечаемое в литературе (Chen et al., 2000; Li et al., 2007; Herrmann, Bauhus, 2013; Kahl et al., 2015). По всей вероятности, температура является не единственным главным фактором, определяющим интенсивность эмиссионного потока от крупных древесных остатков. Аналогичный вывод был сделан в работе (Bradford et al., 2014). Среди других предполагаемых факторов эмиссии CO_2 из валежа могла быть влажность древесины, которая зависит от влажности воздуха. Возможно, майский максимум активности ксилотрофного грибного сообщества связан с оптимальным сочетанием температуры и влажности воздуха.

Полученные среднесуточные величины потока C-CO_2 от древесных остатков хорошо согласуются с оценками А.Г. Молчанова с соавт. (2011) в близких лесорастительных условиях южной тайги, а также с оценками в старовозрастных хвойных лесах северо-запада США (Marra, Edmonds, 1994), что позволяет говорить о сходных условиях и закономерностях в разложении валежа в бореальных лесах. Однако мы считаем, что использование средних величин может приводить к смещению оценки годового потока C-CO_2 от крупных древесных остатков в связи с высокой вариабельностью, связанной с составом валежа. Более корректной представляется оценка эмиссионного потока CO_2 от отдельных стадий разложения крупных древесных остатков, как это было сделано в наших предыдущих работах (Сафонов и др., 2012; Гитарский и др., 2017). Такой подход позволяет точнее оценить площадной вклад дыхания валежа в общий углеродный баланс леса, если известен доленой запас различных стадий разложения валежа.

В нашем предыдущем исследовании оценка годовой эмиссии C-CO_2 была выполнена исходя из средней длительности безморозного периода 128 дней, полученной по литературным данным (Коротков, 1991; Гитарский и др., 2017). Согласно проведенной аппроксимации, эмиссионная активность ксилотрофных грибов оказалась значительно продолжительней — с марта по ноябрь, что согласуется с данными исследований, выполненных в других регионах умеренной климатической зоны (Мухин, Диярова, 2012). Недоучет длительности наиболее активного периода жизнедеятельности дереворазрушающих грибов может при-

вести к существенной недооценке их годовой эмиссионной активности. Поэтому для получения более точных площадных оценок потока C-CO_2 от древесного дебриса, наряду с учетом его запасов по стадиям разложения, необходимо точно фиксировать фактические границы сезона с положительными температурами воздуха.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время старовозрастные леса, выбранные в качестве объектов исследования, преобладают в составе лесного фонда Российской Федерации. Ожидается, что в дальнейшем их доля в лесном фонде будет увеличиваться (Замолодчиков и др., 2013). Поэтому уточнение оценок вклада в углеродный бюджет лесов России эмиссионной составляющей крупных древесных остатков является важной задачей, значимость которой будет возрастать. Результаты наших исследований позволяют не только уточнить методологию оценок потока диоксида углерода от древесного дебриса, но и существенно повысить их точность. Оценки и закономерности, полученные для лесов южной тайги, могут быть применены в других лесах бореальной зоны, что позволит улучшить качество оценок их углеродного бюджета. Кроме того, происходящие изменения климата и связанные с ними процессы трансформации лесных экосистем и деградации древесного яруса диктуют необходимость более точного учета скорости деструкции древесного дебриса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.
- Гитарский М.Л., Замолодчиков Д.Г., Мухин В.А., Грабар В.А., Диярова Д.К., Иващенко А.И. Поток углерода от валежа южнотаежных лесов Валдайской возвышенности // Экология. 2017. № 6. С. 447–453.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. М.: Росгидромет, 2019. 79 с.
- Заварзин Г.А. Углеродный баланс России // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: материалы Совета—семинара при президенте РАН / Под ред. Израэля Ю.А. М.: Наука, 2006. С. 134–151.
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Коровин Г.Н., Гитарский М.Л., Блинов В.Г., Дмитриев В.В., Куц В.А. Бюджет углерода управляемых лесов Российской Федерации в 1990–2050 гг.: ретроспективная оценка и прогноз // Метеорология и гидрология. 2013. № 10. С. 73–92.
- Иванов А.В., Браун М., Лошаков С.Ю., Потоцкий О.В., Замолодчиков Д.Г. Эмиссия углерода с поверхности ва-

- лежа в кедровых лесах Южного Приморья // Экология. 2018. № 4. С. 275–281.
- Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Природа мира: ландшафты. М.: Мысль, 1989. 504 с.
- Коротков К.О. Леса Валдая. М.: Наука, 1991. 157 с.
- Кудяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А., Борисов А.В., Воронин П.Ю., Демкин В.А., Демкина Т.С., Евдокимов И.В., Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Комаров А.С., Курганова И.Н., Ларионова А.А., Лопес де Герену В.О., Уткин А.И., Чертов О.Г. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
- Молчанов А.Г., Татарин Ф.А., Курбатова Ю.А. Эмиссия CO₂ стволами живых деревьев и валежом в еловых лесах юго-запада Валдайской возвышенности. // Лесоведение. 2011. № 3. С. 14–25.
- Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 230 с.
- Мухин В.А., Воронин П.Ю. Микогенное разложение древесины и эмиссия углерода в лесных экосистемах // Экология. 2007. № 1. С. 24–29.
- Мухин В.А., Диярова Д.К. Сезонная динамика конверсионной активности трутовых грибов // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2012. Т.3. С. 41–48.
- Мухин В.А., Диярова Д.К., Веселкин Д.В. Влажность как фактор CO₂-эмиссионной активности древесного debrisа // Лесоведение. 2015. № 3. С. 208–213.
- Мухин В.А., Воронин П.Ю., Сухарева А.В., Кузнецов В.В. Грибное разложение древесины при потеплении климата в бореально-гумидной лесорастительной зоне // Доклады Академии наук. 2010. Т. 431. № 3. С. 423–425.
- Мухортова Л.В., Ведрова Э.Ф. Вклад крупных древесных остатков в динамику запасов органического вещества послерубочных лесных экосистем // Лесоведение. 2012. № 6. С. 55–62.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Вып. 3. Ч. 1–6. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 693 с.
- 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 углерода от разложения валежа в южнотаежном ельнике // Лесоведение. 2012. № 5. С. 75–80.
- Стороженко В.Г. Характеристика древесного опада в коренных ельниках восточноевропейской тайги // Там же. 2012. № 3. С. 43–90.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленинградского университета. 1974. 244 с.
- Bradford M.A., Warren P.R.J., Baldrian P., Crowther T.W., Maynard D.S., Oldfield E.E., Wieder W.R., Wood S.A., King J.R. Climate Fails to Predict Wood Decomposition at Regional Scales // Nature Climate Change. 2014. V. 4. № 7. P. 625–630.
- Brown S. Measuring Carbon in Forests: Current Status and Future Challenges // Environmental Pollution. 2002. V. 116. № 3. P. 363–372.
- Chen H., Harmon M.E., Griffiths R.P., Hicks W. Effects of Temperature and Moisture on Carbon Respired from Decomposing Woody Roots // Forest Ecology & Management. 2000. V. 138. P. 51–64.
- Harmon, M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack K., Cummins K.W. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems // Advances in Ecological Research. 1986. V. 15. P. 133–302.
- Herrmann S., Bauhus J. Effects of Moisture, Temperature and Decomposition Stage on Respirational Carbon Loss from Coarse Woody Debris of Important European Tree Species // Scandinavian J. Forest Research. 2013. V. 28. № 4. P. 346–357.
- Kahl T., Baber K., Otto P., Wirth C., Bauhus J. Drivers of CO₂ Emission Rates from Dead Wood Logs of 13 Tree Species in the Initial Decomposition Phase // Forests. 2015. V. 6. P. 2484–2504.
- Li Zh., Li-min D., Hui-yan G., Lei Zh. Review of the Decomposition and Influence Factors of Coarse Woody Debris in Forest Ecosystem // J. Forestry Research. 2007. V. 18. № 1. P. 48–54.
- Marra J.L., Edmonds R.L. Coarse Woody Debris and Forest Floor Respiration in an Old-Growth Coniferous Forest on the Olympic Peninsula, Washington, USA // Canadian J. Forest Research. 1994. V. 24. № 9. P. 1811–1817.
- Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C., Ruiter de P.C., Dong Q., Hastings A., Johnson N.C., McCann K.S., Melville K., Morin P.J., Nadelhoffer K., Rosemond A.D., Post D.M., Sabo J.L., Scow K.M., Vanni M.J., Wall D.H. Detritus, Trophic Dynamics and Biodiversity // Ecology Letters. 2004. V. 7. № 7. P. 584–600.
- Mycobank Database. Fungal Databases, Nomenclature & Species Banks [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.mycobank.org>, свободный. – Загл. с экрана. – Яз. англ. Дата обращения: 10.01.2020.
- Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Phillips O.L., Shvidenko A.Z., Lewis S.L., Canadell J.G., Ciais P., Jackson R.B., Pacala S.W., McGuire A.D., Piao S., Rautiainen A., Siich S., Hayes D. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests // Science. 2011. V. 333. Is. 6045. P. 988–993.
- Progar R.A., Schowalter T.D., Freitag C.M., Morrell J.J. Respiration from Coarse Woody Debris as Affected by Moisture and Saprotroph Functional Diversity in Western Oregon // Oecologia. 2000. V. 124. № 3. P. 426–431.
- Turner D.P., Koerper G.J., Harmon M.E., Lee J.J. A Carbon Budget for Forests of the Conterminous United States // Ecological Applications. 1995. V. 5. № 2. P. 421–436.
- Wang C., Bond-Lamberty B., Gower S.T. Environmental controls on Carbon Dioxide Flux from Black Spruce Coarse Woody Debris // Oecologia. 2002. V. 132. № 3. P. 374–381.
- Zhou L., Dai L., Gu H., Zhong L. Review on the Decomposition and Influence Factors of Coarse Woody Debris in Forest Ecosystem // J. Forestry Research. 2007. V. 18. № 1. P. 48–54.

Seasonal Variations in Carbon Dioxide Emissions during the Fallen Spruce Trees Decomposition in Southern Taiga

M. L. Ginarskiy^{1,*}, D. G. Zamolodchikov², V. A. Mukhin³, D. K. Diyarova³, V. A. Grabar⁴,
D. V. Karelin^{2,5}, A. I. Ivashchenko⁶, and A. S. Marunich⁷

¹"Ugresha" branch of the Dubna State University, Akademika Zhukova st., 24, Dzerzhinsky, Moscow Oblast, 140090 Russia

²Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences (CEPL RAS),
Profsoyuznaya st., 84/32, bldg. 14, Moscow, 117997 Russia

³Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IPAE Ural Branch of RAS),
8-Marta st., 202, Yekaterinburg, 620144 Russia

⁴Institute of Global Climate and Ecology (IGCE), Glebovskaya st., 20b, Moscow, 107258 Russia

⁵Institute of Geography, Russian Academy of Sciences (IG RAS), Staromonetny ln., 29, Moscow, 119017 Russia

⁶Lomonosov Moscow State University (MSU), Leninskie Gory, 1, Moscow, 119991 Russia

⁷Valday branch of the State Hydrological Institute, Pobedy st, 2, Valday district, Novgorodky Oblast, Valday, 175400 Russia

*E-mail: m.ginarskiy@gmail.com

The seasonal variability of carbon dioxide (CO₂) emissions during the mycogenous decomposition of spruce trees has been studied in an old-growth spruce and in the break-up window of a spruce stand. CO₂ fluxes from the dead trees surface were measured by the chamber method. The species composition, occurrence, and relative abundance of xylophilic fungi were determined according to route counts data. *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Trichaptum abietinum* (Pers. Ex J.F. Gmel.) Ryvarden and *Fomitopsis rosea* (Alb. & Schwein.) P. Karst. dominate in the assemblies of xylophilic fungi. They are responsible for the decomposition of 81% of fallen spruce trees and dead wood. Emission activity from the dead wood is characterized by a temperature-dependent annual cycle: in both biotopes, its beginning corresponds to March–April, the maximum value is observed in May, and then it decreases to the minimum values in October–November. With a monthly average temperature range of 3.5–16.7°C, the minimum measured CO₂ emission from the fallen trees equal 22.9 g of C-CO₂ m⁻² month⁻¹ was measured in the spruce forest in October, and the maximum – 80.4 g of C-CO₂ m⁻² month⁻¹ – in May in a break-up window. The period of emission activity from March to November can be approximately taken as the duration of the annual CO₂ emission period in the southern taiga zone. The obtained results contribute to the refinement of the estimation of the CO₂ flow during the decomposition of the coarse woody debris.

Keywords: fallen spruce trees, xylophilic fungi, carbon dioxide, carbon dioxide emission, fallen trees decomposition, climate influence, forest stand break-up.

Acknowledgements: The study was carried out within the framework of research activities plan of Roshydromet (topic 1.3.5.1), supported by the grant of RSF 19-77-30015 (data generalization and analysis) and state contracts for implementation of field researches: AAAA–A18–118052400130–7 with the Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences and 0148–2019–0006 with the Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

- Bradford M.A., Warren Ii R.J., Baldrian P., Crowther T.W., Maynard D.S., Oldfield E.E., Wieder W.R., Wood S.A., King J.R., Climate Fails to Predict Wood Decomposition at Regional Scales, *Nature Climate Change*, 2014, Vol. 4, No. 7, pp. 625–630.
- Brown S., Measuring Carbon in Forests: Current Status and Future Challenges, *Environmental Pollution*, 2002, Vol. 116, No. 3, pp. 363–372.
- Burova L.G., *Ekologiya gribov makromitsetov* (Ecology of macromycetes fungi), M.: Nauka, 1986, 221 p.
- Chen H., Harmon M.E., Griffiths R.P., Hicks W., Effects of Temperature and Moisture on Carbon Respired from Decomposing Woody Roots *Forest Ecology & Management*, 2000, Vol. 138, pp. 51–64.
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiiskoi Federatsii za 2018 god*, (Report on climate features in the Russian Federation for 2018), M.: Rosgidromet, 2019, 79 p.
- Ginarskiy M.L., Zamolodchikov D.G., Mukhin V.A., Grabar V.A., Diyarova D.K., Ivashchenko A.I., Carbon fluxes from coarse woody debris in southern taiga forests of the Valdai Upland, *Russian J. Ecology*, 2017, Vol. 48, No. 6, pp. 447–453.
- Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack Jr. K., Cummins K.W., Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems, In: *Advances in ecological research*, Orlando: Academic Press, 1986, Vol. 15, pp. 133–302.
- Herrmann S., Bauhus J., Effects of Moisture, Temperature and Decomposition Stage on Respirational Carbon Loss from Coarse Woody Debris of Important European Tree Species, *Scandinavian J. Forest Research*, 2013, Vol. 28, No. 4, pp. 346–357.
- <http://www.mycobank.org> (January 10, 2020)
- Isachenko A.G., Shlyapnikov A.A., *Priroda mira: landshafty* (Nature of the world: landscapes), M.: Mysl', 1989, 504 p.

- Ivanov A.V., Braun M., Loshakov S.Yu., Pototskii O.V., Zamolodchikov D.G., Carbon Emission from the Surface of Coarse Woody Debris in Korean Pine Forests of Southern Primorye, *Russian J. Ecology*, 2018, Vol. 49, No. 4, pp. 306–311.
- Kahl T., Baber K., Otto P., Wirth C., Bauhus J., Drivers of CO₂ Emission Rates from Dead Wood Logs of 13 Tree Species in the Initial Decomposition Phase, *Forests*, 2015, Vol. 6, pp. 2484–2504.
- Korotkov K.O., *Lesnaya Valdai* (Forests of the Valdai), M.: Nauka, 1991, 157 p.
- Kudeyarov V.N., Zavarzin G.A., Blagodatskii S.A., Borisov A.V., Voronin P.Yu., Demkin V.A., Demkina T.S., Evdokimov I.V., Zamolodchikov D.G., Karelin D.V., Komarov A.S., Kurganova I.N., Larionova A.A., Lopes de Gerenyu V.O., Utkin A.I., Chertov O.G., *Puly i potoki ugleroda v nazemnykh ekosistemakh Rossii* (Pools and fluxes of carbon in terrestrial ecosystems of Russia), M.: Nauka, 2007, 315 p.
- Marra J.L., Edmonds R.L., Coarse Woody Debris and Forest Floor Respiration in an Old-Growth Coniferous Forest on the Olympic Peninsula, Washington, USA, *Canadian J. Forest Research*, 1994, Vol. 24, No. 9, pp. 1811–1817.
- Molchanov A.G., Tatarinov F.A., Kurbatova Yu.A., Emissiya CO₂ stvolami zhivyykh derev'ev i valezhom v elovykh lesakh yugo-zapada Valdaiskoi vozvysheynosti (Emission of CO₂ by stems of live trees, dead wood, and slash in spruce forests in the Southwestern Valdai Upland), *Lesovedenie*, 2011, No. 3, pp. 14–25.
- Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C., Ruiter De P.C., Dong Q., Hastings A., Johnson N.C., Mccann K.S., Melville K., Morin P.J., Nadelhoffer K., Rosemond A.D., Post D.M., Sabo J.L., Scow K.M., Vanni M.J., Wall D.H., Detritus, Trophic Dynamics and Biodiversity, *Ecology Letters*, 2004, Vol. 7, No. 7, pp. 584–600.
- Mukhin V.A., *Biota ksilotrofnyykh bazidiomitsetov Zapadno-Sibirskoi ravniny* (Xylotrophic basidiomycetes biota in West Siberian Plain), Ekaterinburg: Nauka, 1993, 231 p.
- Mukhin V.A., Diyarova D.K., Sezonnaya dinamika konversionnoi aktivnosti trutovykh gribov (Seasonal dynamics of the conversion activity of bracket fungi), In: *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem (Mushroom communities of forest ecosystems)*, Moscow, Petrozavodsk: Izd-vo KarNTs RAN, 2012, Vol. 3, pp. 41–48.
- Mukhin V.A., Diyarova D.K., Veselkin D.V., Vlazhnost' kak faktor CO₂-emissionnoi aktivnosti drevesnogo debris (Moisture content – the factor of the CO₂ emission activity of woody debris), *Lesovedenie*, 2015, No. 3, pp. 208–213.
- Mukhin V.A., Voronin P.Y., Kuznetsov V.V., Sukhareva A.V., Wood decomposition by fungi in the boreal-humid forest zone under the conditions of climate warming, *Doklady Biological Sciences*, 2010, Vol. 431, No. 1, pp. 110–112.
- Mukhin V.A., Voronin P.Yu., Mycogenic decomposition of wood and carbon emission in forest ecosystems, *Russian J. Ecology*, 2007, Vol. 38, No. 1, pp. 22–26.
- Mukhortova L.V., Vedrova E.F., Vklad krupnykh drevesnykh ostatkov v dinamiku zapasov organicheskogo veshchestva poslerubochnykh lesnykh ekosistem (Contribution of Coarse Woody Debris to Organic Matter Reserves in Forest Ecosystems of Secondary Successions after Cuttings), *Lesovedenie*, 2012, No. 6, pp. 55–62.
- Nauchno-prikladnoi spravochnik po klimatu SSSR. Seriya 3. Mnogoletnie dannye* (Research and practical handbook on climate of the USSR. Series 3. Long-term data), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1988, Vol. 3, Parts 1-6, 693 p.
- Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Phillips O.L., Shvidenko A.Z., Lewis S.L., Canadell J.G., Ciais P., Jackson R.B., Pacala S.W., McGuire A.D., Piao S., Rautiainen A., Sitch S., Hayes D.A., Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests, *Science*, 2011, Vol. 333, No. 6045, pp. 988–993.
- Progar R.A., Schowalter T.D., Freitag C.M., Morrell J.J., Respiration from Coarse Woody Debris as Affected by Moisture and Saprotroph Functional Diversity in Western Oregon, *Oecologia*, 2000, Vol. 124, No. 3, pp. 426–431.
- Safonov S.S., Karelin D.V., Grabar V.A., Latyshev B.A., Grabovskii V.I., Uvarova N.E., Zamolodchikov D.G., Korotkov V.N., Ginarskii M.L., Emissiya ugleroda ot razlozheniya valezha v yuzhnotaevzhnom el'nike (The emission of carbon from the decomposition of woody debris in the southern taiga spruce forest), *Lesovedenie*, 2012, No. 5, pp. 44–49.
- Storozhenko V.G., Kharakteristika drevesnogo otpada v korennykh el'nikakh vostochnoevropeiskoi taigi (Characterization of current deadwood and slash in natural spruce forests of east european taiga), *Lesovedenie*, 2012, No. 3, pp. 43–50.
- Tolmachev A.I., *Vvedenie v geografuyu rastenii* (The introduction to plant geography), Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 1974, 244 p.
- Turner D.P., Koerper G.J., Harmon M.E., Lee J.J., A Carbon Budget for Forests of the Conterminous United States, *Ecological Applications*, 1995, Vol. 5, No. 2, pp. 421–436.
- Wang C., Bond-Lamberty B., Gower S.T., Environmental controls on Carbon Dioxide Flux from Black Spruce Coarse Woody Debris, *Oecologia*, 2002, Vol. 132, No. 3, pp. 374–381.
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Ginarskii M.L., Blinov V.G., Dmitriev V.V., Kurz W.A., Korovin G.N., Carbon budget of managed forests in the Russian Federation in 1990–2050: Post-evaluation and forecasting, *Russian Meteorology and Hydrology*, 2013, Vol. 38, No. 10, pp. 701–714.
- Zavarzin G.A., Uglerodnyi balans Rossii (Russia's carbon balance), In: *Vozmozhnosti predotvrashcheniya izmeneniya klimata i ego negativnykh posledstviy: problema Kiotskogo protokola: materialy Soveta–seminara pri prezidente RAN (Opportunities for preventing climate change and its negative consequences: the problem of the Kyoto Protocol: materials of the Presidential Council–Seminar of the RAS)*, M.: Nauka, 2006, pp. 134–151.
- Zhou L., Dai L., Gu H., Zhong L., Review on the Decomposition and Influence Factors of Coarse Woody Debris in Forest Ecosystem, *J. Forestry Research*, 2007, Vol. 18, No. 1, pp. 48–54.