

УДК 630*187:582.475:574.4

КРУГОВОРОТ УГЛЕРОДА
В СИСТЕМЕ “ФИТОЦЕНОЗ-ПОЧВА”
В ЧЕРНИЧНО-СФАГНОВЫХ СОСНЯКАХ
СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ*

© 2012 г. К. С. Бобкова, А. Ф. Осипов

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: osipov@ib.komisc.ru
Поступила в редакцию 19.07.2011 г.

Приведены оценки пула и интенсивности накопления углерода в экосистемах среднетаежных чернично-сфагновых сосняков разного возраста. Показано, что в сосновых биогеоценозах на болотно-подзолистых почвах более половины органического углерода экосистемы сконцентрировано в верхнем метровом слое почвы. Продукция углерода фитомассы в них составляет 1.9–3.0 т га⁻¹ год⁻¹. Охарактеризовано поступление растительного опада и деструкция растительных остатков на поверхности болотно-подзолистых почв. Отмечено, что за год разлагается около 30% от ежегодной массы поступающего опада, остальное накапливается на поверхности почвы в виде лесной подстилки, запасы которой составляют 28–33 т С га⁻¹.

Органический углерод, сосняк, продукция фитомассы, опад, разложение растительных остатков.

Актуальность исследований резервуаров и потоков органического углерода в лесных экосистемах обусловлена Рамочной конвенцией ООН об изменениях климата [23] и Киотским протоколом [13]. Принятие Россией этих соглашений обусловило необходимость инвентаризации существующих запасов, а также оценить величины секвестрирования и закрепления углерода в лесных сообществах. В масштабах России работы, характеризующие эти процессы, выполнены [1, 9, 10 и др.]. Определены запасы и депонирование углерода основными лесообразующими древесными породами [31], лесными массивами крупных регионов [29], отдельными фитоценозами [3, 17, 33 и др.]. Характеристика отдельных компонентов углеродного цикла приведена в работах [14, 25, 28] и др.

Исследователи, проводившие оценку запасов на территории России и крупных регионов, отмечают необходимость получения дополнительных

экспериментальных данных, описывающих круговорот углерода в различных типах леса. Ими показано, что сведения о нетто-продукции лесных экосистем, особенно о роли в накоплении углерода растений нижних ярусов фитоценозов и их корней недостаточны. Мало данных, характеризующих минерализованный поток CO₂ при деструкции растительных остатков в почве. Слабо исследованы в этом плане заболоченные типы лесных сообществ. Сосновые леса на территории Республики Коми занимают 7.1 млн. га [16], из них половина представлена насаждениями на болотно-подзолистых почвах, и углеродный цикл в них исследован очень слабо.

Цель данной работы — изучение круговорота органического углерода и оценка роли отдельных звеньев углеродного цикла в среднетаежных чернично-сфагновых сосняках разного возраста.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в Республике Коми, на территории Ляльского (62°17' с.ш., 50°40' в.д.) и Чернамского (62°00' с.ш., 50°20' в.д.) лесных стаци-

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№ 10-04-00067-а) и программы Президиума РАН № 16 “Окружающая среда в условиях изменяющегося климата: экстремальные природные явления и катастрофы”.

Таблица 1. Характеристика древостоев чернично-сфагновых сосновок

Состав	Средний возраст, лет	Густота деревьев, экз. га ⁻¹		Сумма площадей сечения, м ² га ⁻¹	Запас древесины, м ³ га ⁻¹		Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Подрост, тыс. экз. га ⁻¹
		растущих	сухих		растущих	сухих			
9С1Б + Е	45±2	2153	27	15.0	95	1	8.8	9.3	5.5
10С + Б ед.Е	60±4	2040	100	15.7	109	4	10.0	10.0	3.5
10С + Е, Б, Ос	118±4	1210	30	20.2	169	2	12.9	16.3	2.2

наров Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Объекты исследования — чернично-сфагновые сосновки разного возраста послепожарного происхождения, IV и V классов бонитета. Краткая таксономическая характеристика древостоев приведена в табл. 1. В составе древесного яруса сосновок при господстве сосны отмечается незначительное участие бересеки, ели и редко осины. В подлеске единично ива и рябина. Подрост густотой 2.2–5.5 тыс. экз. га⁻¹ состоит из сосны, бересеки и ели при доминировании сосны. Травяно-кустарниковый ярус в исследованных сосновках с общим проективным покрытием 50–60% довольно сходен по составу и состоит из черники, голубики, брусники, багульника, водяники, кассандры, подбела, марьянника и осоки. Почти сплошной моховой покров представлен в основном сфагновыми при незначительном участии зеленых мхов. На кочках встречаются лишайники из родов *Cladonia* и *Cladina*. Почвы торфянисто-подзолисто-глеевые и иллювиально-железистые и торфянисто-подзолисто-глеевые гумусовые.

В соответствии с ОСТ 56-69-83 [22] заложены 3 пробные площади размером 0.1 и 0.15 га, на которых проведен сплошной перечет деревьев. Основные звенья круговорота органического углерода определены по потокам органического вещества. Запасы и прирост органической массы древостоя определяли методом модельных деревьев [30]. Было проанализировано: сосны 15 модельных деревьев (3 дерева 45 лет, 8–60, 4–118 лет), ели – 11 деревьев (3 дерева 45 лет, 4–60, 3–118 лет), бересеки – 8 деревьев (2 дерева 45 лет, 3–60, 3–118 лет) разных ступеней толщины.

Прирост древесины ствола определяли средний за 5 лет по приросту объема ствола модельных деревьев при помощи LINTAB 5 с использованием программы Tsap Win Basic. Прирост ветвей рассчитан по средней ветви модельных деревьев. Продукцию ассимиляционного аппарата вычисляли среднюю за 4 года. Массу подземных органов определяли методом крупных и мелких монолитов [20]. Пни и скелетные корни толщи-

ной > 20 мм извлекали из монолитов размером 1.5×1.5×0.6 м у тех деревьев, которые служили для определения массы надземных частей. Проводящие корни деревьев толщиной 0.6–20 мм, корни кустарничков и трав отбирали из монолитов размером 25×25 см в 15–18-кратной повторности до глубины проникновения корней. Прирост коры принимали равным ее опаду. Продукцию древесных корней определяли по формуле [24].

Фитомассу растений напочвенного покрова определяли методом укусов на каждой пробной площади в 10-кратной повторности рамкой 50×50 см [24]. Их прирост вычисляли, отделяя побеги первого года. По полученным соотношениям рассчитывали общую продукцию. Прирост корней трав и кустарничков равен 25% от их массы [4].

Сбор опада осуществляли с помощью опадоуловителей размером 50×50 см в 15–20-кратной повторности. Массу опада кустарничков и мхов учитывали по их приросту. Компоненты опада и растительных остатков лесной подстилки закладывали в капроновых мешочках в пятикратной повторности в почву для оценки их разложения [32]. Содержание углерода в отдельных фракциях фитомассы и опада рассчитывали согласно [5]. Запасы органического углерода в почвах чернично-сфагновых сосновок определены нами ранее [21].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Запасы органического углерода в экосистемах. Запасы и распределение органического углерода по компонентам в лесных экосистемах характеризуют особенности биологического круговорота в конкретных лесорастительных условиях. В процессе развития лесные фитоценозы аккумулируют углерод в фитоценозе и почве.

Пул углерода фитомассы чернично-сфагновых сосновок образуют растения древостоя, подроста и напочвенного покрова. В древостоях сосновок на болотно-подзолистых почвах накоплено 35–55 т С га⁻¹, что составляет 81–93% от общих запасов углерода в фитоценозе, которые главным об-

разом сконцентрированы в древесине ствола (61–62%) и корнях (22–24%), на долю хвои приходится 4%, коры ствола – 6–7, ветвей – 4–6% (табл. 2). Древостои довольно близкие по составу, 9–10 единиц в них составляет сосна. Следовательно, она формирует большую часть углерода фитомассы ценоза. Запасы органического углерода в подросте – наименее изученный компонент круговорота углерода в лесных экосистемах. Участие подроста в накоплении углерода фитомассы сосновых насаждений уменьшается с возрастом от 5.4 до 0.9 т га^{-1} , а его густота от 5.5 до 2.2 тыс. экз. га^{-1} . Более высокие запасы его отмечены в 45-летнем насаждении, что обусловлено процессами интенсивного формирования древостоя и дифференциацией деревьев по состоянию.

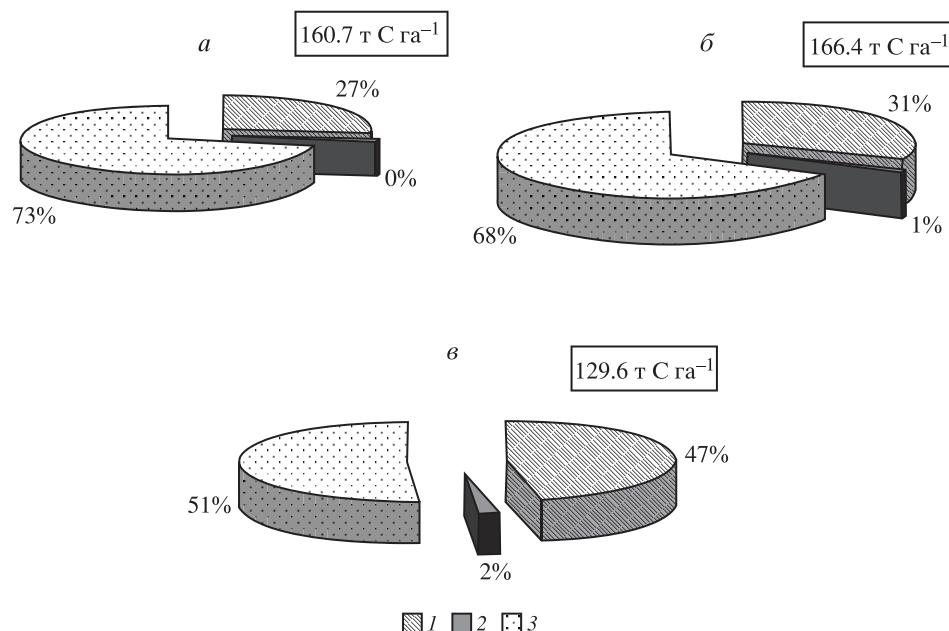
В среднетаежных чернично-сфагновых сосновых насаждениях масса углерода в растениях напочвенного покрова изменяется от 2.6 до 5.1 т С га^{-1} , значительная часть которого в этом ярусе фитоценоза приходится на чернику (19–45%) и сфагновые мхи (13–46%). Необходимо отметить, что в 45- и 118-летних фитоценозах в массе напочвенного покрова значительна роль голубики (13 и 22%, соответственно) и зеленых мхов (18 и 20%). На остальные растения приходится менее 10% от запаса углерода растений напочвенного покрова. В целом, на долю кустарничков в аккумуляции углерода надземной массы нижних ярусов приходится 39–63%, мхов – 36–53, трав – 1–8%. Известно [4, 11], что в фитоценозе с увеличением сомкнутости полога древостоя уменьшается масса растений напочвенного покрова. Это объясня-

ет уменьшение запасов углерода почти в 2 раза в мохово-лишайниковом и травяно-кустарничковом ярусе 45-летнего насаждения.

Таким образом, запасы углерода органической массы в фитоценозах чернично-сфагновых сосновых насаждений увеличиваются с возрастом и составляют 43.0–60.5 т С га^{-1} (табл. 2).

По нашим данным [21], пул углерода в почвенном блоке исследуемых сосновых экосистем составляет 66–117 т С га^{-1} , и его доля в общем запасе экосистемы снижается по мере развития ценоза от 71% в 45-летнем до 51% в 118-летнем насаждении. Основным компонентом легкоминерализуемой фракции органического вещества почвы является лесная подстилка с запасом 28.8–33.5 т С га^{-1} . Гумус почв на 50–75% состоит из стабильной фракции органического вещества. Большая часть, 69–90%, углерода 1-метрового профиля приходится на корнеобитаемый (0–50 см) слой почвы. Следует отметить, что исходно запасы углерода 1-метрового профиля почвы в сосновых сосновках разные из-за различий в их гранулометрическом составе. Песчаная почва спелого чернично-сфагнового сосновка имеет меньшие запасы углерода в отличие от 45- и 60-летних насаждений, развитых на супесчаных почвах.

Общий пул углерода в чернично-сфагновых сосновых насаждениях разного возраста на болотно-подзолистых почвах варьирует от 130 до 166 т С га^{-1} со значительным (51–73%) накоплением его в верхнем 1-метровом слое почвы, включая подстилку (рис. 1).



Запасы углерода в экосистемах чернично-сфагновых сосновых насаждений 45 лет (a), 60 лет (б) и 118 лет (в): 1 – фитомасса, 2 – древесный деб里斯, 3 – почва; общее количество углерода приведено в рамке.

Таблица 2. Запасы (т га^{-1}) и продукция ($\text{кг га}^{-1} \text{год}^{-1}$) углерода органического вещества в фитоценозах сосновых чернично-сфагновых

Компонент	Возраст, лет					
	45		60		118	
	запас	нетто-продукция	запас	нетто-продукция	запас	нетто-продукция
Древесные растения	83.40 40.13	2760 1291	98.09 47.16	3137 1483	115.26 55.53	3777 1796
Сосна						
хвоя	3.11 1.43	571 260	3.66 1.70	736 340	4.21 1.95	1016 471
древесина ствола	49.57 23.74	844 400	49.81 23.86	983 470	67.44 32.29	1252 601
кора ствола	5.22 2.53	152 70	5.99 2.91	84 40	5.97 2.89	142 69
ветви живые	4.51 2.13	645 300	3.59 1.70	383 180	6.55 3.09	847 401
корни	15.83 7.83	232 111	18.91 9.36	285 140	24.38 12.06	282 141
Ель						
хвоя	0.26 0.12	17 8	0.28 0.13	15 7	0.47 0.22	33 15
древесина ствола	0.56 0.27	13 6	0.50 0.24	13 6	1.69 0.81	12 6
кора ствола	0.22 0.11	12 6	0.30 0.16	10 5	0.26 0.13	8 4
ветви живые	0.25 0.12	12 6	0.29 0.14	10 5	0.38 0.22	12 6
корни	0.20 0.10	4 2	0.05 0.02	12 6	0.87 0.42	8 4
Береза						
листья	0.78 0.37	85 40	1.67 0.78	482 226	0.57 0.26	79 37
древесина ствола	1.09 0.51	64 30	6.61 3.11	43 20	1.12 0.53	23 11
кора ствола	0.77 0.39	40 20	1.52 0.77	22 11	0.48 0.25	20 10
ветви живые	0.73 0.34	43 20	1.96 0.91	33 15	0.55 0.26	22 10
корни	0.30 0.14	26 12	2.95 1.37	26 12	0.32 0.15	21 10
Напочвенный покров	5.52 2.63	1338 636	10.98 5.14	2772 1293	10.36 4.94	2563 1224
кустарнички	1.28 0.63	298 146	1.55 0.77	367 181	2.47 1.21	696 340
травы	0.06 0.03	61 26	0.37 0.15	367 154	0.04 0.02	41 17
мхи и лишайники	0.85 0.38	148 65	2.45 1.05	385 165	1.61 0.71	266 118
корни трав и кустарничков	3.33 1.59	831 399	6.61 3.17	1653 793	6.24 3.00	1560 749
Всего	88.92 42.76	4098 1927	109.07 52.30	5909 2776	125.62 60.47	6340 3020

Примечание. Числитель – масса сухого органического вещества, знаменатель – масса углерода.

Содержание углерода в фитомассе чернично-сфагновых сосновок увеличивается с возрастом от 43 в 45-летнем до 60 т С га⁻¹ в спелом насаждении. В древесном дебрисе концентрируется и составляют 0.7–2.8 т га⁻¹. В составе углерода органического вещества блока фитоценоза 81–93% от его общих запасов сосредоточено в древостое. Следует отметить, что в экосистемах средневозрастных и спелых сосновок брусничных и черничных в условиях средней тайги Карелии накапливается 95–176 т С га⁻¹ [25]. На фитомассу приходится 65–90% от общих запасов углерода, и эта доля увеличивается с возрастом насаждения. В лишайниковых сосновках Сибири общий пул углерода варьирует от 72 до 109 т га⁻¹, доля углерода фитомассы составляет 46–74% [17].

Продукция углерода в фитоценозах. Важнейшей характеристикой функционирования лесных экосистем является интенсивность производства органического вещества фитоценозов. В чернично-сфагновых сосновках разного возраста ежегодно депонируется 1.9–3.0 т С га⁻¹. В формировании органической массы доля древостоя составляет 51–71% от годичной нетто-продукции (табл. 2). В накоплении органического углерода ценоза значительно участие хвои (0.3–0.6 т га⁻¹) и древесины стволов (0.4–0.6 т га⁻¹). Вклад ветвей равен 0.2–0.4 т га⁻¹. Прирост корней составляет 0.1–0.2, а коры ствола – 0.06–0.10 т га⁻¹.

Ранее было отмечено, что с увеличением влажности почвы экосистем увеличивается доля продукции фитомассы растений напочвенного покрова [4, 11]. Так, в сосновках чернично-сфагновых доля растений напочвенного покрова составляет 0.6–1.3 т С га⁻¹ год⁻¹, или 29–41% от общего прироста фитомассы ценоза. Основную часть продукции (33–69%) формируют кустарнички. На мхи приходится 27–34, травы – 4–33% от общей продукции углерода фитомассы растений напочвенного покрова.

Сопоставляя полученные данные, характеризующие продуктивность сосновок на болотно-подзолистых почвах, с литературными, следует отметить, что сосновки зеленомошной группы типов на автоморфных почвах в условиях средней тайги образуют древостои III–IV классов бонитета и накапливают органической массы в 1.3–2.0 раза больше, чем сосновки на полугидроморфных почвах [4, 18, 33, 34]. Средневозрастные и спелые сосновки брусничные и черничные в условиях средней тайги Карелии образуют древостои I–III классов бонитета с запасом углерода в фитоценозе 62–159 т га⁻¹, с ежегодной его продукцией 2.2–4.2 т С га⁻¹ [25]. В сосновых насаждениях

Европейско-Уральской провинции в зависимости от возраста сосредоточено 27–77 т С га⁻¹, а ежегодное депонирование составляет 0.6–1.7 т С га⁻¹ [31]. В 30-летних северотаежных сосновых молодняках Республики Коми в зависимости от условий произрастания запасы углерода в фитоценозе варьируют от 9.5 до 18.8 т га⁻¹, а нетто-продукция – от 1.5 до 2.8 т га⁻¹ год⁻¹ [3]. Следует отметить, что в молодняках в запасании и фиксации углерода атмосферы относительно высока (20–61%) доля участия растений напочвенного покрова, что обеспечивает интенсивный ежегодный возврат углерода в почву и атмосферу в процессе минерализации опада. Так, по [17], запас углерода в древостоях сосновок лишайниковых в зависимости от возраста составляет 26–61 т га⁻¹, а годичная продукция – 0.7–1.1 т га⁻¹. При продвижении с севера на юг количество депонированного углерода увеличивается от 0.5 до 1.4 т га⁻¹ год⁻¹.

Таким образом, невысокая продуктивность углерода фитомассы в чернично-сфагновых сосновках обусловлена неблагоприятными условиями почвенной среды. В болотно-подзолистых почвах данных сообществ более 80% сосущих корней располагается в лесной подстилке. Продолжительность температур, при которых происходит их активный рост, составляет 3–3.5 месяца в органогенном горизонте, 2.5–3 мес. в ризосфере. Однако, промывной водный режим переувлажненных почв уменьшает содержание кислорода, вызывает периодическое прекращение роста корней и нарушение обменных процессов в них [4]. Согласно [2], высокое отношение С/Н в почве свидетельствует о слабом обеспеченности гумуса азотом и низком плодородии почвы. При разложении растительных остатков в торфянистой лесной подстилке образуются фульвокислоты, которые, растворяясь в воде, выносят элементы минерального питания из органогенного горизонта в толщу почвы, делая их труднодоступными для корней растений.

Углерод опада органической массы. В чернично-сфагновых сосновках средней тайги с опадом на поверхность почвы поступает 1.3–1.8 т С га⁻¹ год⁻¹ (табл. 3). Эта величина соответствует 3–5% от запасов органического углерода фитоценозов, или 60–67% от ежегодной его продукции. В опаде 42–57% от общей массы углерода приходится на древесный ярус, остальное – на растения напочвенного покрова. Следует также отметить увеличение органического углерода опада древесного яруса с возрастом. Такая же закономерность динамики поступления опада древесного яруса сосновок с возрастом отмечена Н.И. Казимировым с со-

Таблица 3 Масса опада (числитель) и содержание углерода (знаменатель) в сосновых чернично-сфагновых насаждениях, т га⁻¹

Компоненты опада	Возраст, лет		
	45	60	118
Древостой	<u>1.40±0.24</u> 0.71±0.13	<u>1.81±0.30</u> 0.91±0.16	<u>1.32±0.17</u> 0.66±0.09
Напочвенный покров	<u>1.25±0.18</u> 0.59±0.09	<u>1.93±0.23</u> 0.91±0.11	<u>2.38±0.33</u> 1.14±0.16
Всего	<u>2.65±0.21</u> 1.30±0.11	<u>3.74±0.27</u> 1.82±0.13	<u>3.70±0.2</u> 1.80±0.12
Запасы подстилки	<u>73.5±2.9</u> 32.9±1.2	<u>64.3±3.3</u> 28.8±1.4	<u>74.6±4.9</u> 31.3±2.1
Подстилочно-опадочный коэффициент	27.7	17.2	20.2

Таблица 4. Разложение основных компонентов опада

Компонент опада	Потеря массы, %
Хвоя сосны	32
Кора сосны	5
Ветви сосны	13
Листья бересклета	36
Травянистые растения	51
Черника	59
Сфагновые мхи	20*
Зеленые мхи	25
Подстилка	
A'	3
A''	8

* По данным Н.Л. Смоленцевой [26].

авт. [11]. Согласно их данным, наблюдается рост массы опада древесного яруса сосновых чернично-брусничных насаждений примерно до 100-летнего возраста (с 2.1 до 4.9 т га⁻¹), с последующим уменьшением до 2.9–3.1 т га⁻¹ в возрасте 180–200 лет, тогда как общее количество опада исследованных фитоценозов варьирует в пределах 2.9–7.2 т га⁻¹. В сосновых насаждениях предгорий Хибин с опадом возвращается на поверхность почвы 1.5–4.9 т га⁻¹ год⁻¹ органической массы [19]. Подстилочно-опадочный коэффициент (отношение массы подстилки к массе опада) варьирует от 17 до 27, что свидетельствует о замедленном биологическом круговороте (табл. 3).

Важным показателем, отражающим процесс круговорота веществ, является скорость разложения растительных остатков [6, 12]. Как показыва-

ют данные табл. 4, скорость разложения отдельных компонентов растительного опада варьирует. Наиболее интенсивно разлагается активная фракция опада. В процессе разложения листья бересклета за год теряют 36, хвоя сосны – 32% веса. Неактивная фракция растительных остатков разлагается медленнее. Скорость разложения ветвей сосны составляет 13, коры стволов – 5% в год. Черника и травянистые растения отличаются относительно высокой скоростью разложения, 59 и 51% в год от исходной массы соответственно. У мхов ежегодное поступление органического вещества в подстилку происходит за счет отмирающих нижних частей надземных органов и ризоидов. У доминирующих в фитоценозах сфагновых мхов ежегодная потеря массы составляет 20, зеленых – 25%.

Следовательно, ежегодное разложение растительных остатков в сосновых насаждениях на болотно-подзолистых почвах составляет около 30% от поступившего опада. При деструкции опада освобождается, т С га⁻¹ год⁻¹: 0.40 в 45-летнем, 0.56 в 60- и 118-летних насаждениях. В процессе разложения лесной подстилки теряется около 1.2 т С га⁻¹ год⁻¹. Согласно [7], большая часть (около 85%) выделившегося при разложении углерода в виде эмиссии CO₂ поступает в атмосферу, остальное вовлекается в процессы гумификации.

Известно, что разложение растительных остатков определяется в основном биологической активностью почв. Основными разрушителями растительного материала в хвойных фитоценозах рассматриваемого региона являются микроартиподы и микроорганизмы, представленные бактериями и грибами [15, 26, 27]. Неблагоприятные гидротермические и физико-химические условия болотно-подзолистых почв чернично-сфагновых сосновых насаждений обуславливают медленные процессы преобразования органического вещества и накопление его в виде лесной подстилки [8], запасы углерода в которой в исследуемых сосновых насаждениях чернично-сфагновых составляют 28–34 т га⁻¹ [21].

Заключение. В условиях средней тайги на болотно-подзолистых почвах образуются низко-продуктивные сосновые насаждения с запасом углерода в экосистеме 130–166 т га⁻¹. Сосновые насаждения чернично-сфагновые характеризуются замедленным биологическим круговоротом веществ, что определяется значительным участием почвенного блока в накоплении органического углерода экосистемой. В аккумуляции углерода в сосновых насаждениях возрастает доля фитомассы и древесного дебриса с возрастом насаждения, что обусловлено увеличением органической массы древостоя и усилением дифференциации деревьев по со-

стоянию. Продукция органического углерода фитомассы в заболоченных сосновых невысокая – 1.9–3.0 т С га⁻¹. С опадом на поверхность почвы поступает 1.3–1.8 т С га⁻¹ год⁻¹. Ежегодно разлагается около 30% от поступившего опада, остальное пополняет запасы торфянистой лесной подстилки, скорость разложения которой незначительна. При разложении опада освобождается 0.4–0.6 т С га⁻¹, подстилки – около 1.2 т С га⁻¹, большая часть которого в виде потока CO₂ поступает в атмосферу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В.А., Бердси Р.А. Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 1994. 224 с.
2. Арчегова И.Б. Почвы некоторых типов хвойных фитоценозов среднетаежной подзоны // Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока (Тр. Коми филиал АН СССР. № 73). Сыктывкар, 1985. С. 70–82.
3. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.
4. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность и компоненты баланса углерода в молодняках сосны // Лесоведение. 2005. № 6. С. 30–37.
5. Бобкова К.С., Тужилкина В.В. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера // Экология 2001. № 1. С. 69–71.
6. Богатырев Л.Г. Образование подстилок – один из важнейших процессов в лесных экосистемах // Почвоведение. 1996. № 4. С. 501–511.
7. Ведрова Э.Ф. Разложение органического вещества лесных подстилок // Почвоведение. 1997. № 2. С. 216–223.
8. Забоева И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 344 с.
9. Замолодчиков Д.Г., Коровин Г.Н., Гитарский М.Л. Бюджет углерода управляемых лесов Российской Федерации // Лесоведение. 2007. № 6. С. 23–34.
10. Исаев А.С., Коровин Г.Н. Депонирование углерода в лесах России // Углерод в биогеоценозах: чтения памяти академика В.Н. Сукачева, XV / Под ред. И.А. Шилова. М., 1997. С. 59–98.
11. Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977. 304 с.
12. Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная пром-сть, 1981. 264 с.
13. Киотский протокол к рамочной конвенции Организации объединенных наций об изменении климата. Официальный русский перевод. ООН, 1997. 27 с.
14. Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеоиздат. 1988. 248 с.
15. Криволуцкий Д.А., Лебрен Ф., Кунст М., Акимов И.А., Баяртогтох Б., Гришина Л.Г., Голосова Л.Д., Карппинен Э. Панцирные клещи: морфология, развитие, филогения, экология, методы изучения и характеристика модельного вида *Nothrus palustris*. М.: Наука, 1995. 224 с.
16. Леса Республики Коми / Под. ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М., 1999. 332 с.
17. Лесные экосистемы Енисейского меридиана / Под ред. Ф.И. Плещикова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 356 с.
18. Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М.: Наука, 1971. 275 с.
19. Никонов В.В. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л.: Наука, 1987. 142 с.
20. Орлов А.Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. 1967. № 1. С. 64–69.
21. Осипов А.Ф., Кузнецов М.А. Содержание органического углерода болотно-подзолистых почвах хвойных лесов средней тайги // Лесоведение. 2010. № 6. С. 65–70.
22. ОСТ 56-69-83. Пробные площади лесоустройственные. Метод закладки. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. 60 с.
23. Рамочная конвенция ООН об изменениях климата. Официальный русский перевод. ООН, 1992. 30 с.
24. Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота. Л.: Наука, 1967. 145 с.
25. Синькевич С.М., Бахмет О.Н., Иванчиков А.А. Роль почв в региональном балансе углерода в сосновых лесах Карелии // Почвоведение. 2009. № 3. С. 290–300.
26. Смоленцева Н.Л. Поступление и превращение опада в сосново-еловом насаждении на подзолистых почвах средней тайги Коми АССР. Автореф. ... дис. канд. с.-х. н. М.; ТСХА, 1979. 15 с.
27. Стенина Т.А. Микрофлора почв // Почвы Коми АССР и пути повышения их плодородия. Сыктывкар, 1963. С. 34–40.
28. Трефилова О.В., Ведрова Э.Ф., Кузьмичев В.В. Годичный цикл углерода в зеленошерстистых сосновых Енисейской равнины // Лесоведение. 2011. № 1. С. 3–12.
29. Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 637 с.

30. Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов // Итоги науки и техники. Сер. "Лесоведение и лесоводство". М.: ВИНИТИ, 1975. Т. 1. С. 9–190.
31. Уткин А.И., Замолодчиков Д.Г., Честных О.В. Пулы углерода фитомассы и почв сосновых лесов России // Хвойные бореальной зоны. 2004. № 2. С. 13–20.
32. Heath G.W., Edwards C.A., Arnold M.K. Some methods for assessing the activity of soil animals in the breakdown of leaves // Pedobiologia. 1964. V. 4. № 1–2. P. 80–87.
33. Kolari P., Pumppanen J., Rannik Ü., Ilvesniemi H., Hari P., Berninger F. Carbon balance of different aged Scots pine forests in Southern Finland // Global Change Biology. 2004. V. 10. P. 1106–1119.
34. Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R., Mäkelä A. Effects of age and site quality on distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Trees. 1996. V. 10. P. 231–238.

Carbon Cycling in System Phytocenosis–Soil in Bilberry-Sphagnum Pine Forests of the Middle Taiga (Republic of Komi)

K. S. Bobkova, A. F. Osipov

The carbon pool and intensity of carbon accumulation in bilberry-sphagnum pine forests of different ages are estimated. More than half of organic carbon concentrates in the upper 1-m-thick soil layer under the pine forests. The carbon content in the phytomass of these forests is $1.9\text{--}3.0 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. The input of plant falloff and decomposition of plant residues in the boggy podzolic soils are characterized. About 30% of the annual falloff is decomposed for a year; 70% accumulate on the soil surface as the litter, the reserves of which amount to $28\text{--}33 \text{ n C ha}^{-1}$.