



DOI 10.23859/estr-230505

EDN MASNTJ

УДК 574.4

Научная статья

Влияние сплошной рубки на составляющие углеродного баланса сосняка черничного Южной Карелии

В.Б. Придача*^{id}, Д.Е. Семин

Институт леса Карельского научного центра РАН, 185910, Россия, Республика Карелия,
г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11

*pridacha@krc.karelia.ru

Аннотация. Поглощение растениями CO_2 из атмосферы в процессе фотосинтеза и дыхание почвы в наибольшей степени определяют углеродный баланс наземных экосистем. На основе 3-летних наблюдений в теплый период года (июль–август 2017–2019 гг.) проведена оценка составляющих углеродного обмена древесных растений и почвенного покрова на сплошной вырубке 10-летней давности среднетаежного сосняка черничного в условиях Южной Карелии. Контролем послужили одновозрастные деревья (10–15 лет) и естественные почвы под пологом спелого сосняка черничного. Сопоставление показателей CO_2 -газообмена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы повислой (*Betula pendula* Roth), ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и осины (*Populus tremula* L.) выявило в условиях сплошной рубки более интенсивное связывание CO_2 в процессе фотосинтеза относительно его выделения листом при темновом дыхании у всех видов (в 6–10 раз) по сравнению с таковыми у деревьев под пологом спелого древостоя (в 3–6 раз). Наибольшая интенсивность фотосинтеза для одновозрастных деревьев отмечена у лиственных видов относительно сосны как в антропогенно трансформированном биоценозе (16.6–17.6 и 7.4 мкмоль/м² с), так и под пологом сосняка черничного (11.2–12.3 и 5.5 мкмоль/м² с). Показан вклад почвенной эмиссии в атмосферный поток CO_2 на сплошной вырубке (4.6 мкмоль/м² с) и под пологом древостоя (5.9 мкмоль/м² с). Отмечено преобладание внутрисезонной вариативности на фоне схожих среднемноголетних величин показателей углеродного обмена древесных растений и почвы на обоих экспериментальных участках.

Ключевые слова: рубки леса, естественное возобновление, CO_2 -газообмен древесных растений, эмиссия CO_2 с поверхности почвы, подзолистые песчаные почвы, факторы внешней среды, средняя тайга

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН) и при финансовой поддержке РФФИ (грант № 17-04-01087-а). Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

ORCID:

В.Б. Придача, <https://orcid.org/0000-0002-4031-0690>

Для цитирования: Придача, В.Б., Семин, Д.Е., 2024. Влияние сплошной рубки на составляющие углеродного баланса сосняка черничного Южной Карелии. *Трансформация экосистем* 7 (3), 64–83. <https://doi.org/10.23859/estr-230505>

Поступила в редакцию: 05.05.2023

Принята к печати: 19.07.2023

Опубликована онлайн: 26.07.2024

DOI 10.23859/estr-230505

EDN MASNTJ

UDC 574.4

Article

Clear-cutting effects on components of the carbon balance in a bilberry-type pine forest in southern Karelia

V.B. Pridacha* , D.E. Semin

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910 Russia

*pridacha@krc.karelia.ru

Abstract. Photosynthetic carbon flux and soil respiration are major determinants of the carbon balance of terrestrial ecosystems. Components of the carbon exchange of woody plants and soils were estimated in a 10-year-old clear-cut site of mid-boreal bilberry-type pine forest in southern Karelia during the warm season (July–August) in 2017–2019. The control was trees of the same age (10–15 years) and natural soils under the canopy of a mature bilberry pine forest. A comparison of the parameters of CO₂ gas exchange in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), silver birch (*Betula pendula* Roth), gray alder (*Alnus incana* (L.) Moench), and aspen (*Populus tremula* L.) revealed that photosynthetic uptake of CO₂ exceeded its release by foliage during dark respiration in all the species more significantly in the regenerating clear-cutting (6–10-fold) than under mature stand canopy (3–6-fold). The rate of photosynthesis in trees of the same age was higher in deciduous species compared to pine both in the clear-cut site (16.6–17.6 and 7.4 μmol/m²·s) and under pine forest canopy (11.2–12.3 and 5.5 μmol/m²·s). The contributions of soil emission to the atmospheric CO₂ flux in the regenerating clear-cutting (4.6 μmol/m²·s) and under the stand canopy (5.9 μmol/m²·s) are reported. Intra-seasonal variability of the parameters of carbon exchange in woody plants and soil was high as opposed to the relatively low variation among years in both sample plots.

Keywords: logging, natural forest regeneration, CO₂ gas exchange in woody plants, CO₂ emission from soil surface, podzolic sandy soils, environmental factors, middle taiga

Funding. The research was carried out within the State Task of the Karelian Research Centre RAS (Forest Research Institute KarRC RAS) and with financial support from the Russian Foundation for Basic Research (grant no. 17-04-01087-a). The studies were made using the equipment of the Core Facility of the Karelian Research Centre RAS.

ORCID:V.B. Pridacha, <https://orcid.org/0000-0002-4031-0690>

To cite this article: Pridacha, V.B., Semin, D.E., 2024. Clear-cutting effects on components of the carbon balance in a bilberry-type pine forest in southern Karelia. *Ecosystem Transformation* 7 (3), 64–83. <https://doi.org/10.23859/estr-230505>

Received: 05.05.2023

Accepted: 19.07.2023

Published online: 26.07.2024

Введение

Бореальные леса являются одним из важнейших регуляторов климата планеты посредством обмена веществом и энергией (Bonan, 2008; Groisman et al., 2017). Они хранят громадное количество биогенного углерода, по величине сопоставимое с запасом углерода тропических лесов. Современное глобальное потепление (IPCC, 2013), обусловленное ростом температуры воздуха, изменениями газового состава атмосферы и условий увлажнения земной поверхности, может повлиять на динамику и скорость биофизических и биохимических процессов, протекающих в растениях (Ольчев и др., 2013; Сазонова и др., 2019; Lukas et al., 2010; Niinemets, 2010; Price et al., 2013) и почве (Курганова и др., 2020; Karelin et al., 2020; Luo and Zhou, 2010; Mukhortova et al., 2021; Wiesmeier et al., 2019). Существенное влияние на природные экосистемы оказывают и антропогенные факторы, в частности загрязнение воздуха и почвенных вод, изменение структуры землепользования, вырубка лесов (Придача и др., 2011; Groisman et al., 2017; Shorohova et al., 2019). Так, например, согласно международным оценкам общей площади лесов (FAO, 2020), с 1990 г. в результате рубок во всем мире потеряно 420 млн га леса. Однако в последнее время (2010–2018 гг.) отмечено снижение темпов глобального обезлесения на 30% (до 8 млн га в год) по сравнению с 2000–2010 гг. (FAO, 2020)

Леса России составляют пятую часть всех мировых лесных ресурсов, в том числе более половины бореальных лесов планеты (FAO, 2020). По последним оценкам инвентаризации, леса Российской Федерации на 98.4% образованы древесными насаждениями естественного происхождения (Филипчук и др., 2022). Вместе с тем на северо-западе европейской части таежной зоны России, в частности на территории Республики Карелия, за последние 60 лет (1956–2014 гг.) в результате широкомасштабных сплошных рубок коренных лесов площадь спелых и перестойных сосновых насаждений уменьшилась на 51% на фоне роста доли лиственных насаждений (Ананьев и Мошников, 2016). В настоящее время насаждения с преобладанием хвойных пород в Карелии составляют 87.5% от лесопокрытых площадей, в том числе с преобладанием сосны (64.3%) и ели (23.2%)¹.

Проведение рубок приводит к существенному изменению лесного покрова и лесных почв (Дымов, 2017; Keeman and Kimmins, 1993; Williams et al., 2014), микроклиматических условий и водного режима почв, вследствие чего происходит интенсивная потеря углерода из лесных экосистем (Ольчев и др., 2017; Mamkin et al., 2019). При этом ряд авторов отмечает, что проведение рубок леса с сохранением подроста в условиях Европейского Севера обеспечивает рост в 1.5–2 раза фотосинтетической фиксации CO₂ молодыми деревьями на вырубках вследствие адаптивных перестроек фотосинтетического аппарата при увеличении освещенности относительно таковой под пологом древостоя (Коновалов и Зарубина, 2019; Тужилкина, 2022). Вместе с тем в условиях свежей вырубке леса показана устойчивая зависимость почвенного дыхания от степени поврежденности верхнего слоя почвы, наличия древесного опада и порубочных остатков на поверхности (Молчанов и др., 2017). Доминирование потерь углерода на дыхание над его связыванием в процессе фотосинтеза может изменить функциональную роль наземной экосистемы и превратить ее из стока в источник атмосферного углерода (Бобкова и Кузнецов, 2022; Ольчев и др., 2017; Fatichi et al., 2019; Schulze et al., 1999; Valentini et al., 2000). Для комплексного исследования эмиссии и поглощения CO₂ природной экосистемой необходимо установить вклад ее отдельных компонентов в баланс CO₂. В этой связи целью нашей работы была сравнительная оценка составляющих углеродного обмена дре-

¹ Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2020 г., 2021.

весных растений и почвенного покрова на сплошной вырубке сосняка черничного и под его пологом в течение трех вегетационных периодов в условиях среднетаежной подзоны Карелии.

Материал и методы

Характеристика климата, растительности и почв

Работа выполнена в среднетаежной подзоне Европейского Севера на территории Кондопожского района (Республика Карелия) в июле–августе 2017–2019 гг. Климат в районе исследования относится к субарктическому типу по классификации Кеппена–Гейгера (Peel et al., 2007), отличается значительным количеством осадков в течение года (550–750 мм в год, из них с мая по октябрь 350–400 мм) и высокой относительной влажностью воздуха (в среднем 75%) (Назарова, 2021). Среднегодовая температура воздуха составляет +3.6 °С, среднемесячная температура изменяется от +17.1 °С (июль) до –8.4 °С (январь) (данные 1991–2020 гг.) (Назарова, 2021). Средняя температура воздуха за вегетационный период (май–сентябрь) равна +13 °С. Суммарный радиационный баланс за вегетационный период составляет 1130 МДж/м². В районе проведения исследований по данным метеостанции Кондопога² в период с мая по сентябрь 2017–2019 гг. температурный режим отличался чередованием ($1.2 \leq \Delta T_{\text{сез}} \leq 1.8$) более теплых (2018 г.) и холодных сезонов (2017 и 2019 гг.). Режим осадков с мая по сентябрь 2017–2019 гг. характеризовался чередованием дождливых (349 мм) и более засушливых периодов (245 мм): дефицит осадков относительно среднегодовой нормы наблюдался в мае–июне 2017 и 2018 гг. (80–88 и 44–52% нормы соответственно) и в июне 2019 г. (46% нормы).

Исследования проводили на пробных площадях (ПП), заложенных на сплошной вырубке 2009 г. сосняка черничного (Pridacha et al., 2021) (ПП 1) и в естественной среде 95-летнего сосняка черничного (ПП 2) (Рис. 1). Сплошная рубка древостоя проведена на площади 12 га в летний период механизированным способом. Расстояние между ПП составляет менее 1 км. Участки ПП 1 (10×20 м) и ПП 2 (30×50 м) подобраны с учетом однородности рельефа, почвообразующих пород, гидрологического режима почв (Табл. 1).

Сформировавшийся на сплошной вырубке в ходе естественного возобновления молодняк представлен подростом сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. с небольшой примесью березы повислой *Betula pendula* Roth и осины *Populus tremula* L. (7СЗБ+Ос). Подлесок представлен ольхой серой *Alnus incana* (L.) Moench, ивой *Salix* sp., рябиной обыкновенной *Sorbus aucuparia* L. В напочвенном покрове доминируют *Chamaenerion angustifolium* (20%), *Rubus saxatilis* (10%), *Calamagrostis arundinacea* (10%), *Avenella flexuosa* (3%). Мохово-лишайниковый ярус развит слабо и представлен единичными куртинами мхов *Dicranum* sp. и *Polytrichum juniperinum* Hedw. Почвенный покров представлен подзолом альфегумусовым песчаным (Шишов и др., 2004). Основная масса корней сосредоточена на глубине 2–25 см. Грунтовые воды залегают на глубине 1.2 м.

В сосняке черничном в составе спелого древостоя доминирует *P. sylvestris* с участием *B. pendula* (9С1Б). Древостой I класса бонитета, имеет относительную полноту 0.6 и запас древесины 304 м³/га. Подрост *P. sylvestris*, *B. pendula* и *P. tremula* отмечен в основном в просветах полога материнского древостоя. Подлесок представлен *A. incana*, единичными экземплярами *S. aucuparia* и можжевельника *Juniperus communis* L. Доминантами напочвенного покрова являются кустарнички *Vaccinium myrtillus* (30%), *Melampyrum pratense* (3%) и *Vaccinium vitis-idaea* (3%), среди мхов – *Pleurozium schreberi* (60%) и *Hylocomium splendens* (4%). Почвенный покров представлен альфегумусовым песчаным подзолом (Шишов и др., 2004). Основная масса корней сосредоточена на глубине 2–25 см. Грунтовые воды на глубине 1.2 м.

На вырубке и в сосняке проведен сплошной пересчет деревьев (не менее 150 деревьев молодого поколения сосны, березы, осины и ольхи на каждой ПП), измерение диаметра ствола (на высоте 1.3 м) и высоты всех деревьев с точностью 0.01 и 0.1 м соответственно. На основе проведенных измерений были отобраны модельные деревья со средними значениями высоты и диаметра ствола: не более 4.5 и 3.7 м, 4.3 и 2.9 см в условиях вырубки и сосняка соответственно. Состав молодняков определяли по количеству деревьев разных пород посредством пересчета мелкого (высотой до 0.5 м), среднего (0.51–1.5 м) и крупного (более 1.5 м) подроста (подлеска) согласно общепринятой методике (Основы лесной таксации..., 2021). Более детально характеристики растительного и почвенного покрова обеих ПП представлены нами ранее (Pridacha et al., 2021).

² Расписание погоды. Электронный ресурс. URL: <https://rp5.ru/> (дата обращения; 16.04.2024).

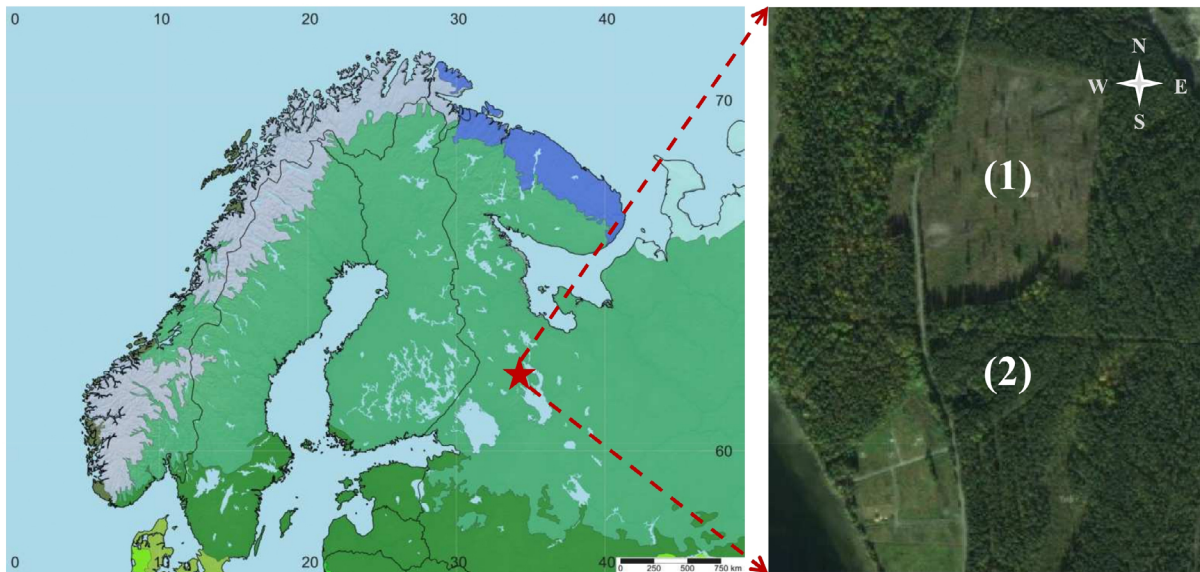


Рис. 1. Местоположение (отмечено красной звездочкой) сплошной вырубki (1) и сосняка черничного свежего (2) в районе исследования.

Показатели CO_2 -газообмена растений

Полевые данные по газообмену листа растений получены для одновозрастного молодняка (10–15 лет) сосны обыкновенной, березы повислой, ольхи серой и осины, произрастающих на сплошной вырубке и под пологом спелого сосняка черничного. Выбор объектов исследования связан с распределением лесов Карелии по преобладающим породам³.

Измерения интенсивности фотосинтеза (A , $\mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$) и темнового дыхания (R_d , $\mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$) листа березы, ольхи и осины и однолетней хвой сосны на вырубке и под пологом сосняка выполняли в июле 2017–2019 гг. в течение светового дня с 10 до 16 ч. на неотделенных листьях в средней части кроны с помощью портативной фотосинтетической системы LI-6400XT (LI-COR Inc., США). Наблюдения у всех растений проводили на сформировавшихся листьях без видимых повреждений по единой методике (Pridacha et al., 2021) в стандартной листовой камере с источником света LI-6400-02BLED (LI-COR Inc., США) при освещенности 1600 или 0 $\mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$ для измерения интенсивности фотосинтеза и темнового дыхания соответственно, концентрации CO_2 400 $\mu\text{моль}/\text{моль}$, температуре воздуха 23 °C и интенсивности потока воздуха 400 $\mu\text{моль}/\text{с}$. Измерения CO_2 -газообмена листа проводили в 3-кратной повторности для каждого дерева и в 5-кратной повторности для каждого вида на обеих ПП, с периодичностью 5 раз в месяц. Продолжительность адаптации листа к условиям листовой камеры составляла в среднем 15 минут. Для предотвращения закрытия устьиц в период измерений относительную влажность воздуха в измерительной камере выдерживали в диапазоне 50–70% (Busch, 2018).

Метеорологические измерения на каждой ПП проводили с использованием автоматических регистраторов температуры и относительной влажности TPВ-2 (Инженерные технологии, Россия). Интенсивность приходящей фотосинтетически активной радиации (ФАР) на каждой ПП определяли с помощью измерительной системы LI-6400XT (LI-COR Inc., США).

Дыхание почвы

Исследование эмиссии CO_2 с поверхности почвы на сплошной вырубке и в сосняке черничном проводили в последнюю декаду июля – первую декаду августа в 2017–2019 гг. с 12 до 16 ч. в ясные дни без осадков (Методы исследований..., 2005). Измерения выполняли методом закрытых (непрозрачных) камер с помощью портативного инфракрасного газоанализатора LI-8100A (LI-COR Inc., США), оснащенного датчиками температуры почвы (Omega, США) и объемной влажности почвы ECN_2O EC-5 (Decagon Devices Inc., США). Для проведения измерений на вырубке и в сосняке

³ Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2020 г., 2021.

Табл. 1. Характеристика микроклиматических и почвенных условий на сплошной вырубке сосняка черничного и под пологом ненарушенного сосняка черничного в июле 2017–2019 гг. (среднедневные значения \pm стандартная ошибка). ФАР – фотосинтетически активная радиация; $CO_{2в}$ – концентрация CO_2 в приземном слое воздуха; $T_в$ – температура воздуха; ДВП – дефицит упругости водяного пара; $T_п$ – температура почвы (слой 0–20 см); ВП – объемная влажность почвы (слой 0–20 см); $C_{общ\ 1}$ – содержание общего углерода в органомном горизонте почвы (0–3/0–4 см); $C_{общ\ 2}$ – содержание общего углерода в минеральном горизонте почвы (3–24/4–27 см); $N_{общ\ 1}$ – содержание общего азота в органомном горизонте почвы (0–3/0–4 см); $N_{общ\ 2}$ – содержание общего азота в минеральном горизонте почвы (3–24/4–27 см); pH_{KCl} – кислотность солевой вытяжки. Буквенные обозначения указывают на существенные различия средних при сравнении сплошной вырубки и сосняка черничного ($p < 0.05$).

Показатель	Сплошная вырубка	Сосняк черничный
Координаты	N 62°10'28.1" E 33°59'58.8"	N 62°10'10.8" E 34°00'05.4"
ФАР, мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹	1216.8 \pm 23.4 ^a	239.2 \pm 15.1 ^b
$CO_{2в}$, мкмоль·моль ⁻¹	389.8 \pm 0.7 ^a	391.2 \pm 0.8 ^a
$T_в$, °C	27.1 \pm 0.2 ^a	22.4 \pm 0.2 ^b
ДВП, кПа	2.2 \pm 0.04 ^a	1.3 \pm 0.02 ^b
$T_п$, °C	15.8 \pm 0.2 ^a	12.9 \pm 0.2 ^b
ВП, об. %	11.2 \pm 0.1 ^a	15.8 \pm 0.1 ^b
$C_{общ\ 1}$, %	24.1 \pm 0.7 ^a	38.6 \pm 0.2 ^b
$C_{общ\ 2}$, %	0.1 \pm 0.0 ^a	0.3 \pm 0.0 ^b
$N_{общ\ 1}$, %	0.4 \pm 0.1 ^a	0.9 \pm 0.1 ^b
$N_{общ\ 2}$, %	0.1 \pm 0.0 ^a	0.1 \pm 0.0 ^a
pH_{KCl}	4.7 \pm 0.1 ^a	3.8 \pm 0.1 ^b
Почва	Albic Podzol (Arenic) ^a	Albic Podzol (Arenic) ^a
Возраст древостоя, лет	10 ^a	95 ^b

за 3 часа до начала наблюдений устанавливали кольца из поливинилхлорида диаметром 20 см и высотой 12 см на глубину 6 см, не удаляя напочвенный покров. Общий объем измерительной системы составил 6749.8 см³, где вклад объема обзорной камеры LI-8100-103 (LI-COR Inc., США) и кольца с учетом расстояния от поверхности почвы до верхнего края кольца составил 4843 см³ и 1906.8 см³ соответственно⁴. Почвенную эмиссию на пасечных участках и волоках сплошной вырубки исследовали с учетом трех микрогруппировок напочвенного покрова (травянистая – ПП 1₁, зеленомошная – ПП 1₂, мелкие порубочные остатки – ПП 1₃). Всего было установлено 12 колец: 9 на вырубке (по три на каждой ПП 1₁, ПП 1₂, ПП 1₃) и 3 – в сосняке черничном (ПП 2, чернично-зеленомошная микрогруппировка). На всех участках кольца устанавливали в межкрупной зоне деревьев между растениями травяно-кустарничкового яруса. Расстояние между кольцами составляло 2–3 м. Измерения величины потока CO_2 с поверхности почв обеих ПП проводили в течение 90 секунд с интервалом в 30 секунд между измерениями согласно штатной конфигурации прибора в 3-кратной повторности для каждого кольца с подекадной периодичностью. Температуру и объемную влажность почвы измеряли в слое 0–20 см возле каждого кольца.

Статистический анализ

Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Statistica 13.3 (TIBCO Software Inc., США). Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$. Поскольку влияние года проведения эксперимента было не значимым ($p > 0.05$), выборки исследуемых характеристик деревьев и почвы за 3 года наблюдений были объединены. Ежегодное общее число измерений интенсивности фотосинтеза и темного дыхания листа древесных растений и эмиссии CO_2 с поверхности почвы составило 600, 600 и 144 соответственно. Для оценки изменчиво-

⁴ LI-8100A, 2012. Automated soil CO_2 flux system. LI-8150 Multiplexer. Instruction manual.

сти признака использовали коэффициент вариации (CV , %). Для оценки существенных различий между средними величинами использовали критерий Тьюки.

Результаты

CO_2 -газообмен растений

Максимальные значения интенсивности фотосинтеза листа и однолетней хвои подростка сосны и лиственных видов древесных растений наблюдали на сплошной вырубке (Рис. 2). Под пологом леса эти величины были значимо меньше на 36, 28, 27 и 25% для березы, ольхи, осины и сосны соответственно. При этом интенсивность темнового дыхания у всех лиственных видов отличалась высокой стабильностью и не зависела от фитоценологических условий. Темновое дыхание у сосны, напротив, под пологом леса относительно вырубки было выше на 40%. Также для сосны относительно лиственных видов отмечались меньшие величины как интенсивности фотосинтеза (в 2.3 раза на обоих экспериментальных участках), так и дыхания – в 1.7 и 1.2 раза на вырубке и в сосняке соответственно.

Анализ данных по поглощению (фотосинтез) и выделению CO_2 (дыхание) листом (хвоей) у молодняка исследуемых видов показал, что листья березы, ольхи и осины на вырубке способны связывать в 8–10 раз больше CO_2 , чем они выделяют в результате темнового дыхания. Хвоя деревьев сосны на вырубке менее экономно расходует ассимиляты по сравнению с лиственными видами, поглощая углекислый газ только в 6 раз больше относительно его выделения при дыхании. Отмеченная тенденция большей экономичности фотосинтеза у лиственных видов относительно сосны сохраняется и под пологом леса (6:1 и 3:1 соответственно).

Важно также отметить, что за 3-летний период наблюдений для исследуемых показателей CO_2 -газообмена древесных растений на сплошной вырубке и под пологом сосняка черничного установлено преобладание внутрисезонной вариабельности (отдельные дни исследования) на фоне схожих среднесезонных величин ($p > 0.05$). Изменчивость (CV , %) интенсивности фотосинтеза у всех видов древесных растений на вырубке и под пологом древостоя составила 27–33 и 28–45% соответственно, темнового дыхания листа (хвои) – 23–30% на обоих экспериментальных участках.

Дыхание почвы

Согласно нашим данным, в условиях сплошной вырубки микрогруппировка с мелкими древесными остатками ПП 1₃ характеризуется на 6% более высокими значениями температуры почвы (Рис. 3) относительно двух других микрогруппировок вырубки. Почва сосняка черничного ПП 2 относительно вырубки отличается на 21% меньшими значениями температуры почвы вследствие более низких среднесезонных значений освещенности и температуры приземного слоя воздуха (Табл. 1). При этом в условиях спелого древостоя ПП 2 отмечена на 58% более высокая влажность почвы относительно микрогруппировок вырубки с зеленомошной напочвенной растительностью ПП 1₂ и с мелкими порубочными остатками ПП 1₃. Отмеченные особенности гидротермического режима почв исследуемых участков, вероятно, могут способствовать на 30% более высоким значениям эмиссии CO_2 с поверхности почвы в сосняке черничном по сравнению с таковыми на сплошной вырубке. Вместе с тем величина потока CO_2 с поверхности почв ненарушенного древостоя за 3-летний период наблюдений отличалась несколько меньшей изменчивостью ($CV = 18\%$) относительно почв сплошной вырубки ($CV = 23\%$). Важно отметить, что спустя 10 лет после проведения сплошной рубки разные микрогруппировки напочвенной растительности (травянистая ПП 1₁ и зеленомошная ПП 1₂) и ее отсутствие (мелкие порубочные остатки ПП 1₃) не оказали значимого влияния на величину эмиссии CO_2 с поверхности почв вырубки.

Обсуждение результатов

Фотосинтез растений и дыхание почвы в наибольшей степени определяют углеродный баланс наземных экосистем (Кудеяров и др., 2007; Ольчев и др., 2017). Изъятие большого количества фотосинтезирующей биомассы из лесной экосистемы в результате проведения сплошной рубки оказывает существенное влияние на экологические, метеорологические и гидрологические условия экосистемы (Дымов, 2017; Keeman and Kimmins, 1993; Olchev et al., 2009). Нами показано (Табл. 1), что в период измерений микроклиматические условия сплошной вырубки отличались более высокими среднесезонными значениями интенсивности ФАР (в 5 раз), дефицита упругости

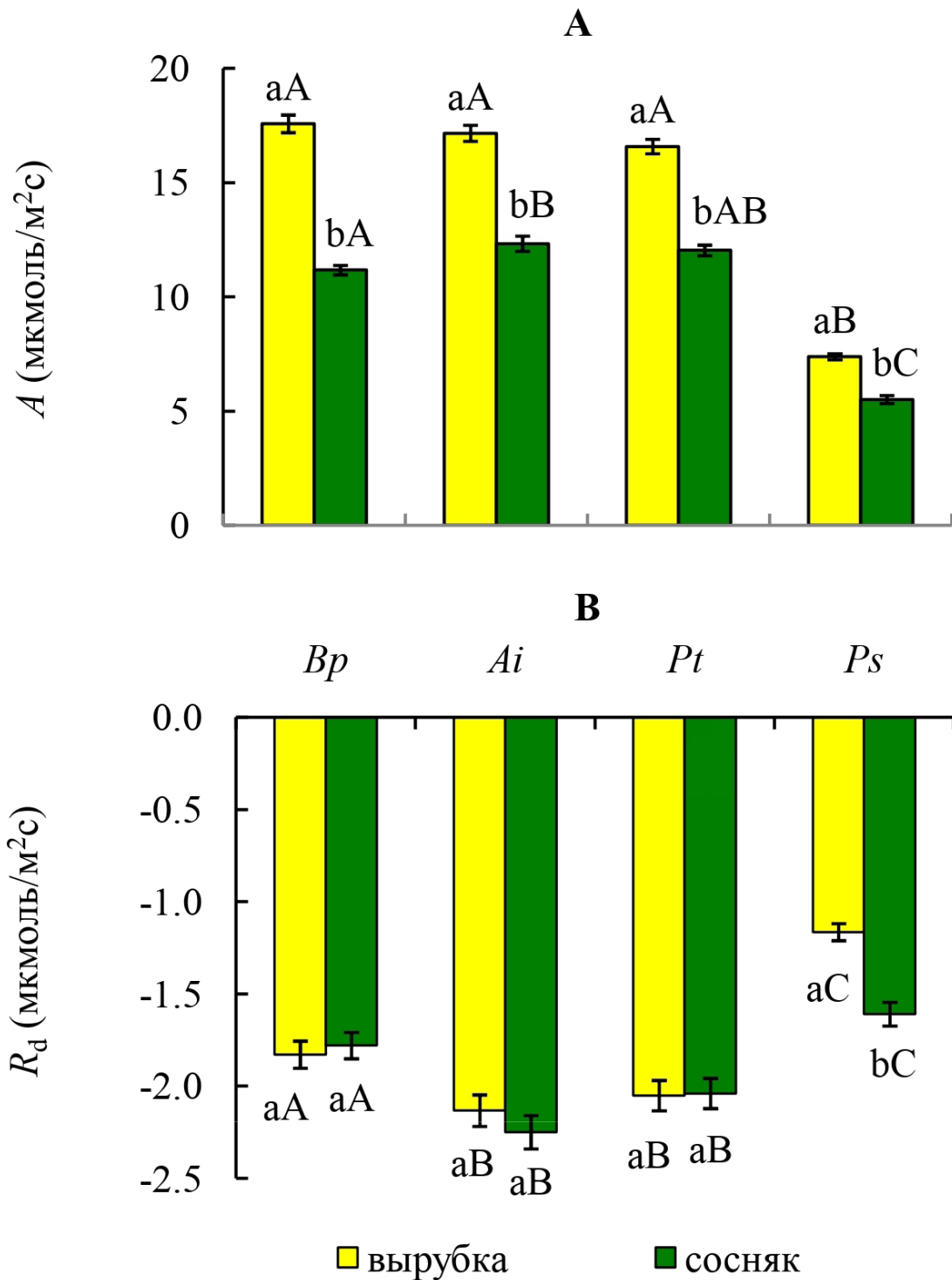


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза (А) и темного дыхания (В) листа *Betula pendula* (*Bp*), *Alnus incana* (*Ai*), *Populus tremula* (*Pt*) и однолетней хвой *Pinus sylvestris* (*Ps*) на сплошной вырубке и под пологом леса в июле 2017–2019 гг. (указаны средние значения и их стандартные ошибки). Различные строчные буквы (a, b) указывают на значимые ($p < 0.05$) внутривидовые различия средних при сравнении двух ПП, а разные заглавные буквы (A, B, C) указывают на значимые ($p < 0.05$) межвидовые различия средних в пределах каждого экспериментального участка.

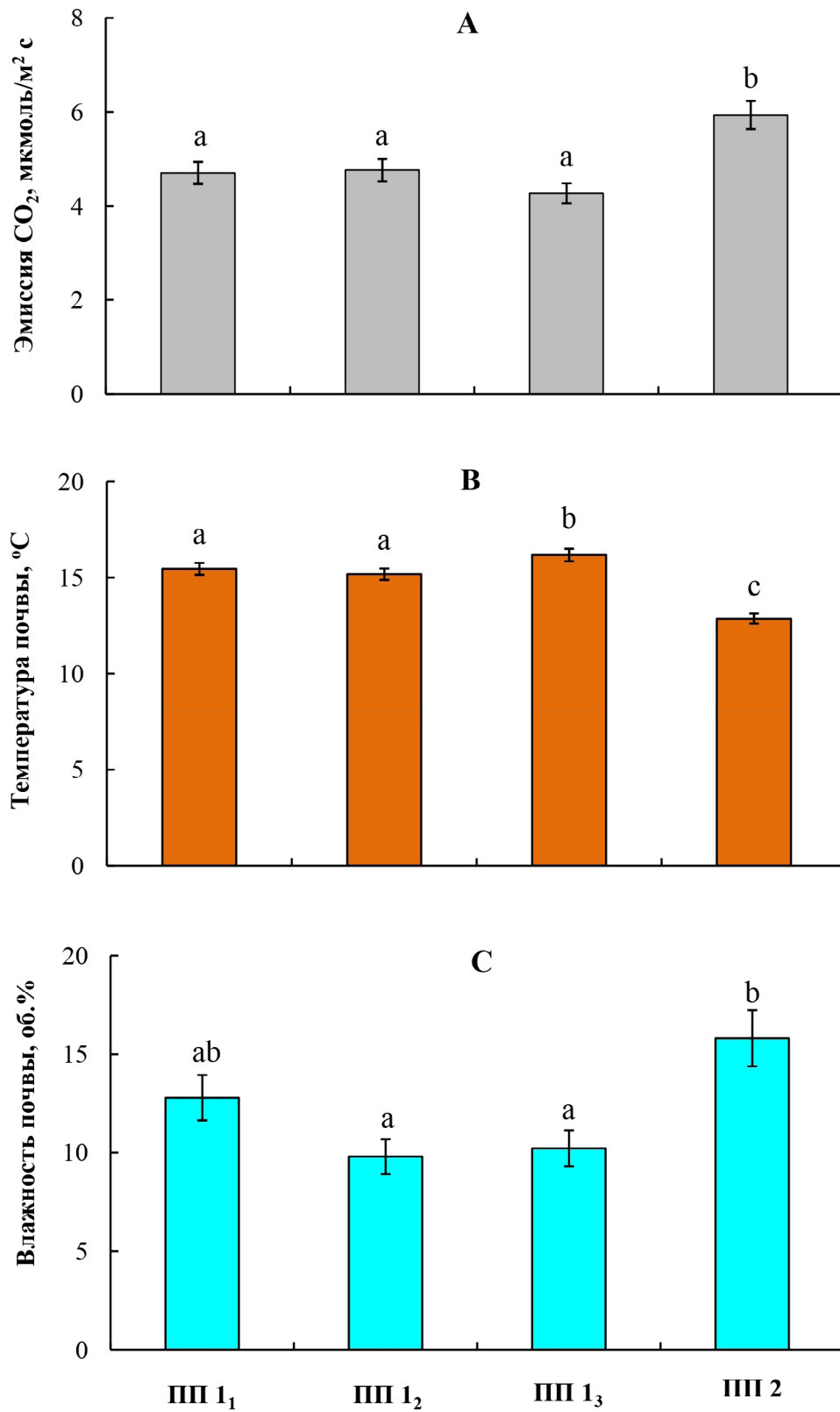


Рис. 3. Среднедневные значения эмиссии CO₂ с поверхности почв (А), температуры (В) и объемной влажности (С) почв (слой 0–20 см) в июле–августе 2017–2019 гг (указаны средние значения и их стандартные ошибки). ПП 1_{1,2,3} – сплошная вырубка с учетом микрогруппировок напочвенного покрова (травянистая, зеленомошная, мелкие порубочные остатки соответственно), ПП 2 – сосняк черничный. Различные строчные буквы (a, b) указывают на существенные различия средних при сравнении микрогруппировок экспериментальных участков ($p < 0.05$).

водяного пара (в 1.7 раза), температуры воздуха и почвы (в 1.2 раза) относительно ненарушенного сосняка. Также в результате изменения экологических условий в травяно-кустарничковом ярусе вырубке ранее нами было отмечено существенное снижение проективного покрытия типичных лесных видов (*Convallaria majalis*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*) на фоне выраженной деградации мохово-лишайникового яруса и, напротив, 10–20-кратное увеличение обилия видов, которые под пологом леса обычно находятся в угнетенном состоянии (*Calamagrostis arundinacea* и *Chamaenerion angustifolium*) (Pridacha et al., 2021).

CO₂-газообмен растений

Световая зависимость CO₂-газообмена растений отличается видоспецифичностью и изменчивостью в течение суток, сезона и года (Сазонова и др., 2011; Суворова, 2009; Цельникер и др., 1993; Larcher, 2003; Lambers and Oliveira, 2019), что отражает высокую пластичность процесса в целом. Межвидовые различия параметров фотосинтеза детерминированы особенностями мезоструктуры листа и его онтогенеза у разных видов. Отмеченное увеличение интенсивности фотосинтеза у сосны и лиственных видов древесных растений (Рис. 2), растущих в условиях вырубке на открытых участках и не испытывающих недостатка света, может быть обусловлено формированием более толстых листьев, содержащих большее количество азота на единицу площади листа (Уткин и др., 2008; Poorter et al., 2019). Этот факт подтверждают наши ранее полученные данные о наибольших значениях удельного содержания биогенных элементов в листьях и, напротив, наименьших значениях удельной площади листовой поверхности (*SLA*) у всех видов растений на вырубке относительно растений под пологом леса (Pridacha et al., 2021). Такие структурно-функциональные перестройки растений носят адаптивный характер, поскольку, напротив, увеличение площади листьев в условиях недостатка света под пологом древостоя способствует стабилизации прироста органического вещества (Цельникер и др., 1993; Niinemets, 2010).

Более высокий уровень темного дыхания у сосны под пологом леса относительно вырубке по сравнению с лиственными видами можно объяснить как различным адаптационным потенциалом к затенению (Сазонова и др., 2011; Суворова, 2009; Цельникер и др., 1993), так и особенностями онтогенеза хвои голосеменного и листа покрытосеменных растений, в частности разной интенсивностью и продолжительностью их формирования (Кищенко, 2000; Кищенко и Вантенкова, 2013). Вместе с тем более низкая фотосинтетическая продуктивность сосны относительно лиственных видов, очевидно, определяется функциональными характеристиками растений разных филогенетических групп, в частности продолжительностью жизни листа (Васфилов, 2015; Shiklomanov et al., 2020). Высокая длительность активного фотосинтеза у хвойных снижает скорость реализации фотосинтетического потенциала листа по сравнению с лиственными видами древесных растений.

Вероятным объяснением сходства среднемноголетних величин показателей CO₂-газообмена древесных растений на сплошной вырубке и под пологом сосняка черничного служит небольшая амплитуда изменений гидротермических условий в вегетационный сезон 2017–2019 гг., а также отсутствие в период наблюдений экстремальных погодных явлений (жары, засухи, наводнений и пр.), которые могли существенно повлиять на исследуемые показатели.

Дыхание почвы

Особый интерес представляет изучение пространственной неоднородности почвенного дыхания и факторов, ее определяющих. Ранее нами были отмечены высокая кислотность и бедность элементами минерального питания почв как сплошной вырубке, так и ненарушенного сосняка черничного (Pridacha et al., 2021), что соответствует известным данным о невысоком плодородии лесных почв Карелии (Морозова и Федорец, 1992). Достаточно высокая величина отношения C/N в органогенном горизонте почв вырубке (65) и сосняка (44) также характеризует напряженный режим азотного питания обоих фитоценозов и невысокую в целом скорость минерализации органического вещества. Вместе с тем отмеченный нами более высокий уровень почвенного дыхания в естественном насаждении (Рис. 3), очевидно, можно объяснить как участием лесной подстилки (Chi et al., 2021; Morén and Lindroth, 2000), так и более высоким вкладом автотрофного дыхания вследствие большей биомассы корней взрослых деревьев и их равномерного распределения в минеральных горизонтах (Pridacha et al., 2021), а также большей влажностью почвы по сравнению с вырубкой (Putranen et al., 2008). Представляется вероятным и большой вклад гетеротрофного дыхания в общую эмиссию CO₂ с поверхности почв сосняка черничного относительно вырубке вследствие более высокого ризомикробного дыхания (Baldrian, 2017; Luo and Zhou, 2010).

Пониженные значения объемной влажности почвы на вырубке, вероятно, связаны с более высокими среднедневными значениями освещенности, дефицита упругости водяного пара (Табл. 1), а также с наибольшей устьичной проводимостью и интенсивностью транспирации листа древесных растений на вырубке относительно полога ненарушенного древостоя (Pridacha et al., 2021), что ранее отмечено и другими исследователями (Olchev et al., 2009; Radler et al., 2010; Williams et al., 2014). Факт наибольших значений температуры почвы в микрогруппировке с мелкими древесными остатками на сплошной вырубке можно объяснить более высокой активностью микробоценоза при разложении растительных остатков (Baldrian, 2017; Luo and Zhou, 2010). Вместе с тем меньшая изменчивость величины потока CO_2 с поверхности почв сосняка черничного относительно почв вырубки хорошо согласуется с нашими данными, свидетельствующими о большей однородности живого напочвенного покрова естественного древостоя, где было зарегистрировано 37 таксонов мхов, лишайников и сосудистых растений относительно 56 таковых на вырубке (Pridacha et al., 2021).

Важно отметить, что, несмотря на высокую пестроту и мозаичность почвенного покрова, а также неоднородность дыхания почв (Кудеяров и др., 2007; Luo and Zhou, 2010; Mukhortova et al., 2021), полученные нами значения почвенной эмиссии CO_2 на сплошной вырубке и в спелом сосняке черничном в условиях Южной Карелии хорошо сопоставимы с величинами дыхания почв, отмеченными для средневозрастных сосновых древостоев Финляндии (Niinistö et al., 2011) и Средней Сибири (Махныкина и др., 2020). Проведенные оценки сезонной динамики потоков CO_2 с поверхности почвы в бореальных сосновых древостоях выявили максимальную почвенную эмиссию в период с середины июля до конца августа (Махныкина и др., 2020; Осипов, 2015; Ялынская, 1999; Morén and Lindroth, 2000), что связывают с влиянием сезонного хода температуры почвы на функциональную активность автотрофных и гетеротрофных организмов (Курганова и др., 2020; Laganierie et al., 2012; Yuste et al., 2003). Этот факт дает нам основание считать полученные величины потока CO_2 с поверхности почв вырубки сосняка черничного и естественного древостоя референсными для теплого периода года в данных биогеоценотических условиях.

Таким образом, анализ средних за 3-летний период величин составляющих углеродного обмена древесных растений и почвенного покрова на сплошной вырубке 10-летней давности и под пологом спелого сосняка черничного в теплый период года в условиях Южной Карелии позволяет нам предположить преобладание поглощения CO_2 древесными растениями в процессе фотосинтеза над его выделением при дыхании почвы на обоих экспериментальных участках. Полученный результат представляется важным, поскольку до сих пор нет единого мнения о временном аспекте влияния вырубок на способность лесных экосистем поглощать или выделять CO_2 (Amiro et al., 2010; Mamkin et al., 2019; Vestin et al., 2020; Williams et al., 2014; Zha et al., 2009). Ранее результаты наших полевых исследований составляющих $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена хвойных и лиственных видов древесных растений в сосняках на автоморфных песчаных почвах в условиях Южной Карелии (Придача и др., 2019) были использованы для параметризации скорости фотосинтеза, дыхания и устьичной проводимости сосны и березы в модели MixFor-SVAT (Ольчев и др., 2017) и проведения расчетов возможных изменений потоков CO_2 и H_2O в сосновых лесных экосистемах Карелии при изменении климатических условий в будущем. Модельное исследование показало тенденцию к увеличению интегрального CO_2 -обмена и эвапотранспирации сосновых лесов Карелии (на 39 и 5% соответственно) при сценарии климата (A1B), имитирующем умеренный рост среднегодовой температуры воздуха (на 3.4 °C) в регионе к концу XXI века (Придача и др., 2019).

Заключение

Проведенное исследование показало существенное влияние сплошной вырубки на составляющие углеродного баланса лесной экосистемы бореальной зоны. Нами установлены удельные величины фотосинтетической фиксации CO_2 и его выделения при темновом дыхании у основных лесообразующих пород Европейского Севера, а также эмиссии CO_2 с поверхности почвы на сплошной вырубке и под пологом сосняка черничного для теплого периода года. На вырубке отмечено более интенсивное связывание CO_2 в процессе фотосинтеза относительно его выделения в результате темнового дыхания у сосны и лиственных видов (6–10 раз) по сравнению с таковыми под пологом леса (3–6 раз). Показан меньший вклад (в 1.3 раза) почвенной эмиссии в атмосферный поток CO_2 на сплошной вырубке 10-летней давности по сравнению с таковым под пологом спелого сосняка черничного. Отмеченные закономерности выявлены нами для локальных фитоценотических и климатических условий. Полученные результаты являются основой для получения

прогнозных оценок антропогенного влияния на показатели углеродного обмена растительного и почвенного покрова лесных экосистем в различных пространственных и временных масштабах.

Список литературы

- Ананьев, В.А., Мошников, С.А., 2016. Структура и динамика лесного фонда Республики Карелия. *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал* 4, 19–29. <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.4.19>
- Бобкова, К.С., Кузнецов, М.А., 2022. Бюджет углерода в экосистемах среднетаежных коренных ельников. *Журнал общей биологии* 83 (6), 434–449. <https://doi.org/10.31857/S0044459622060033>
- Васфилов, С.П., 2015. Влияние параметров фотосинтеза на продолжительность жизни листа. *Журнал общей биологии* 76 (3), 225–243.
- Дымов, А.А., 2017. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор). *Почвоведение* 7, 787–798. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17070024>
- Кищенко, И.Т., 2000. Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях Карелии. Издательство ПетрГУ, Петрозаводск, Россия, 211 с.
- Кищенко, И.Т., Вантенкова, И.В., 2013. Сезонный рост листовых лесообразующих видов в таежной зоне России (на примере Карелии). Издательство ПетрГУ, Петрозаводск, Россия, 94 с.
- Коновалов, В.Н., Зарубина, Л.В., 2019. Отток и распределение ¹⁴C-ассимилятов у ели при выборочных рубках в северотаежных фитоценозах. *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал* 2, 40–55. <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.2.40>
- Кудеяров, В.Н., Заварзин, Г.А., Благодатский, С.А., Борисов, А.В., Воронин, П.Ю., 2007. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. Наука, Москва, Россия, 315 с.
- Курганова, И.Н., Лопес де Гереню, В.О., Хорошаев, Д.А., Мякшина, Т.Н., Сапронов, Д.В., Жмурич, В.А., Кудеяров, В.Н., 2020. Анализ многолетней динамики дыхания почв в лесном и луговом ценозах Приокско-Террасного биосферного заповедника в свете современных климатических трендов. *Почвоведение* 10, 1220–1236. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20100111>
- Махныкина, А.В., Прокушкин, А.С., Меняйло, О.В., Верховец, С.В., Тычков, И.И., и др., 2020. Влияние климатических факторов на эмиссию CO₂ из почв в среднетаежных лесах центральной Сибири: эмиссия как функция температуры и влажности почвы. *Экология* 1, 51–61. <https://doi.org/10.31857/S0367059720010060>
- Методы исследований органического вещества почв, 2005. Еськов, А.И. (ред.). Россельхоз-академия, Москва, Россия, 521 с.
- Молчанов, А.Г., Курбатова, Ю.А., Ольчев, А.В., 2017. Влияние сплошной вырубке леса на эмиссию CO₂ с поверхности почвы. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая* 2, 190–196. <https://doi.org/10.7868/S0002332916060126>
- Морозова, Р.М., Федорец, Н.Г., 1992. Современные процессы почвообразования в хвойных лесах Карелии. КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия, 284 с.
- Назарова, Л.Е., 2021. Климатические условия на территории Карелии. В: Филатов, Н.Н. (ред.), *Современные условия водоемов Севера*. КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия, 7–16.
- Ольчев, А.В., Дещеревская, О.А., Курбатова, Ю.А., Молчанов, А.Г., Новенко, Е.Ю., Придача, В.Б., Сазонова, Т.А., 2013. CO₂- и H₂O-обмен в лесных экосистемах южной тайги при

климатических изменениях. *Доклады Академии наук* **450** (6), 731–735. <https://doi.org/10.7868/S0869565213180278>

Ольчев, А.В., Авилов, В.К., Байбар, А.С., Белотелов, Н.В., Болондинский, В.К. и др., 2017. Леса Европейской территории России в условиях меняющегося климата. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 276 с.

Осипов, А.Ф., 2015. Эмиссия диоксида углерода с поверхности почвы спелого сосняка черничного в средней тайге Республики Коми. *Лесоведение* **5**, 356–366.

Основы лесной таксации: пособие для работников лесного комплекса, 2021. Петрозаводск, Россия, 28 с.

Придача, В.Б., Сазонова, Т.А., Таланова, Т.Ю., Ольчев, А.В., 2011. Морфофизиологическая реакция *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. при техногенном воздействии в условиях Северо-Запада России. *Экология* **1**, 25–33.

Придача, В.Б., Ольчев, А.В., Сазонова, Т.А., Тихова, Г.П., 2019. Параметры CO₂/H₂O-обмена древесных растений как инструмент мониторинга и оценки состояния природной среды. *Успехи современного естествознания* **11**, 25–30.

Сазонова, Т.А., Болондинский, В.К., Придача, В.Б., 2011. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Verso, Петрозаводск, Россия, 207 с.

Сазонова, Т.А., Болондинский, В.К., Придача, В.Б., 2019. Сопротивление движению влаги в проводящей системе сосны обыкновенной. *Лесоведение* **6**, 556–566. <https://doi.org/10.1134/S0024114819060081>

Суворова, Г.Г., 2009. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. ГЕО, Новосибирск, Россия, 195 с.

Тужилкина, В.В., 2022. Функциональная характеристика хвои подроста ели сибирской под пологом и на вырубке ельника черничного в подзоне средней тайги. *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал* **6**, 107–116. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-6-107-116>

Уткин, А.И., Ермолова, Л.С., Уткина, И.А., 2008. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование. Наука, Москва, Россия, 292 с.

Филипчук, А.Н., Малышева, Н.В., Золина, Т.А., Федоров, С.В., Бердов, А.М. и др., 2022. Аналитический обзор количественных и качественных характеристик лесов Российской Федерации: итоги первого цикла государственной инвентаризации лесов. *Лесохозяйственная информация* **1**, 5–34. <https://doi.org/10.24419/LNI.2304-3083.2022.1.01>

Цельникер, Ю.Л., Малкина, И.С., Ковалев, А.Г., Чмора, С.Н., Мамаев, В.В., Молчанов, А.Г., 1993. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. Наука, Москва, Россия, 256 с.

Шишов, Л.Л., Тонконогов, В.Д., Лебедева, И.И., Герасимова, М.И., 2004. Классификация и диагностика почв России. Ойкумена, Смоленск, Россия, 342 с.

Ялынская, Е.Е., 1999. CO₂-газообмен почвы и напочвенного покрова в сосняке черничном. *Экология* **6**, 411–415.

Amiro, B.D., Barr, A.G., Barr, J.G., Black, T.A., Bracho, R. et al., 2010. Ecosystem carbon dioxide fluxes after disturbance in forests of North America. *Journal of Geophysical Research* **115**(G4). <https://doi.org/10.1029/2010JG001390>

- Baldrian, P., 2017. Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology reviews* **41**(2), 109–130. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw040>
- Bonan, G.B., 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* **320**, 1444–1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Busch, F.A., 2018. Photosynthetic gas exchange in land plants at the leaf level. *Photosynthesis. Methods in Molecular Biology* **1770**. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7786-4_2
- Chi, J., Zhao, P., Klosterhalfen, A. Jocher, G., Kljun, N., Nilsson, M.B., Peichlet, M., 2021. Forest floor fluxes drive differences in the carbon balance of contrasting boreal forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology* **306**. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108454>
- FAO, 2020. Global Forest Resources Assessment, 2020 – Key findings. Rome, 16 p. <https://doi.org/10.4060/ca8753en>
- Fatichi, S., Pappas, C., Zscheischler, J., Leuzinger, S., 2019. Modelling carbon sources and sinks in terrestrial vegetation. *New Phytologist* **221**, 652–668. <https://doi.org/10.1111/nph.15451>
- Groisman, P., Shugart, H., Kicklighter, D., Henebry, G., Tchebakova, N. et al., 2017. Northern Eurasia Future Initiative (NEFI): facing the challenges and pathways of global change in the twenty-first century. *Progress in Earth and Planetary Science* **4**. <https://doi.org/10.1186/s40645-017-0154-5>
- IPCC Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2013. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1535 p.
- Karelin, D., Goryachkin, S.V., Zazovskaya, E.P., Shishkov, V., Pochikalov, A. et al., 2020. Greenhouse gas emission from the cold soils of Eurasia in natural settings and under human impact: controls on spatial variability. *Geoderma Regional* **22**, 00290. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2020.e00290>
- Keeman, R.J., Kimmins, J.P., 1993. The ecological effects of clear-cutting. *Environmental Reviews* **1**, 121–144.
- Laganriere, J., Pare, D., Bergeron, Y., Chen, Y.H., 2012. The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality. *Soil Biology and Biochemistry* **53**, 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.024>
- Lambers, H., Oliveira, R.S., 2019. Plant physiological ecology. Springer, Cham, Switzerland, 736 p.
- Larcher, W., 2003. Physiological plant ecology. Springer, Berlin, Germany, 514 p.
- Lukac, M., Calfapietra, C., Lagomarsino, A., Loreto, F., 2010. Global climate change and tree nutrition: effects of elevated CO₂ and temperature. *Tree Physiology* **30**, 1209–1220. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq040>
- Luo, Y., Zhou, X., 2010. Soil respiration and the environment. Elsevier, San Diego, USA, 333 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088782-8.X5000-1>
- Mamkin, V., Kurbatova, J., Avilov, V., Ivanov, D., Kuricheva, O. et al., 2019. Energy and CO₂ exchange in an undisturbed spruce forest and clear-cut in the Southern Taiga. *Agricultural and Forest Meteorology* **265**, 252–268. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.11.018>
- Morén, A.S., Lindroth, A., 2000. CO₂ exchange at the floor of a boreal forest. *Agricultural and Forest Meteorology* **101**, 1–14. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(99\)00160-4](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(99)00160-4)

- Mukhortova, L., Schepaschenko, D., Moltchanova, E., Shvidenko, A., Khabarov, N., See, L., 2021. Respiration of Russian soils: climatic drivers and response to climate change. *Science of the Total Environment* **785**, 147314. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147314>
- Niinemets, U., 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management* **260**, 1623–1639. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.054>
- Niinistö, S.M., Kellomäki, S., Silvola, J., 2011. Seasonality in a boreal forest ecosystem affects the use of soil temperature and moisture as predictors of soil CO₂ efflux. *Biogeosciences* **8**, 3169–3186. <https://doi.org/10.5194/bg-8-3169-2011>
- Olchev, A., Radler, K., Sogachev, A., Panferov, O., Gravenhorst, G., 2009. Application of a three-dimensional model for assessing effects of small clear-cuttings on radiation and soil temperature. *Ecological Modelling* **220**, 3046–3056. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.02.004>
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Science* **11**, 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Ntagkas, N., Siebenkäs, A., Mäenpää, M., Matsubara, S., Pons, T., 2019. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist* **223**, 1073–1105. <https://doi.org/10.1111/nph.15754>
- Price, D.T., Alfaro, R.I., Brown, K.J., Flannigan, M.D., Fleming, R.A. et al., 2013. Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews* **21**, 322–365. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0042>
- Pridacha, V.B., Sazonova, T.A., Novichonok, E.V., Semин, D.E., Tkachenko, Yu.N. et al., 2021. Clear-cutting impacts nutrient, carbon and water exchange parameters in woody plants in an east Fennoscandian pine forest. *Plant and Soil* **466**, 317–336. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05058-w>
- Pumpanen, J., Ilvesniemi, H., Kulmala, L., Siivola, E., Laakso, H. et al., 2008. Respiration in boreal forest soil as determined from carbon dioxide concentration profile. *Soil Science Society of America Journal* **72**, 1187–1196. <https://doi.org/10.2136/sssaj2007.0199>
- Radler, K., Olchev, A., Panferov, O., Klinck, U., Gravenhorst, G., 2010. Radiation and temperature responses to a small clear-cut in a spruce forest. *Open Geography Journal* **3**, 103–114. <https://doi.org/10.2174/1874923201003010103>
- Schulze, E.D., Lloyd, J., Kelliher, F.M., Wirth, C., Rebmann, C. et al., 1999. Productivity of forests in the Eurosiberian boreal region and their potential to act as a carbon sink – a synthesis. *Global Change Biology* **5**, 703–722. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1999.00266.x>
- Shiklomanov, A.N., Cowdery, E.M., Bahn, M., Byun, C., Jansen, S. et al., 2020. Does the leaf economic spectrum hold within plant functional types? A Bayesian multivariate trait meta-analysis. *Ecological Applications* **30**(3), 1–15. <https://doi.org/10.1002/eap.2064>
- Shorohova, E., Sinkevich, S., Kryshen, A., Vanha-Majamaa, I., 2019. Variable retention forestry in European boreal forests in Russia. *Ecological Processes* **8**(34). <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0183-7>
- Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, A., Schulze, E.-D., Rebmann, C. et al., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* **404**, 861–865. <https://doi.org/10.1038/35009084>

- Vestin, P., Mölder, M., Kljun, N., Cai, Z., Hasan, A. et al., 2020. Impacts of clear-cutting of a boreal forest on carbon dioxide, methane and nitrous oxide fluxes. *Forests* **11**, 961. <https://doi.org/10.3390/f11090961>
- Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., von Lützow, M. et al., 2019. Soil organic carbon storage as a key function of soils – A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma* **333**, 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.026>
- Williams, C.A., Vanderhoof, M.K., Khomik, M., Ghimire, B., 2014. Post-clearcut dynamics of carbon, water and energy exchanges in a midlatitude temperate, deciduous broadleaf forest environment. *Global Change Biology* **20**, 992–1007. <https://doi.org/10.1111/gcb.12388>
- Yuste, J.C., Janssens, I.A., Carrara, A., Meiresonne, L., Ceulemans, R., 2003. Interactive effects of temperature and precipitation on soil respiration in a temperate maritime pine forest. *Tree Physiology* **23**, 1263–1270. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.18.1263>
- Zha, T., Barr, A.G., Black, T.A., McCaughey, J.H., Bhatti, J. et al., 2009. Carbon sequestration in boreal jack pine stands following harvesting. *Global Change Biology* **15**, 1475–1487. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01817.x>

References

- Amiro, B.D., Barr, A.G., Barr, J.G., Black, T.A., Bracho, R. et al., 2010. Ecosystem carbon dioxide fluxes after disturbance in forests of North America. *Journal of Geophysical Research* **115**(G4). <https://doi.org/10.1029/2010JG001390>
- Ananyev, V.A., Moshnikov, S.A., 2016. Struktura i dinamika lesnogo fonda Respubliki Kareliya [Structure and dynamics of the forest reserves of the Republic of Karelia]. *Lesnoy Zhurnal [Russian Forestry Journal]* **4**, 19–29. (In Russian). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.4.19>
- Baldrian, P., 2017. Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology reviews* **41**(2), 109–130. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw040>
- Bobkova, K.S., Kuznetsov, M.A., 2022. Byudzhet ugleroda v ehkosistemakh srednetazhnykh korennykh el'nikov [Carbon budget in the ecosystems of virgin spruce forests in the middle taiga]. *Zhurnal obshchei biologii [Journal of General Biology]* **83** (6), 434–449. (In Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044459622060033>
- Bonan, G.B., 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* **320**, 1444–1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Busch, F.A., 2018. Photosynthetic gas exchange in land plants at the leaf level. *Photosynthesis. Methods in Molecular Biology* **1770**. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7786-4_2
- Chi, J., Zhao, P., Klosterhalfen, A., Jocher, G., Kljun, N., Nilsson, M.B., Peichlet, M., 2021. Forest floor fluxes drive differences in the carbon balance of contrasting boreal forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology* **306**. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108454>
- Dymov, A.A., 2017. The impact of clear-cutting in boreal forests of Russia on soils: A review. *Eurasian Soil Science* **50**, 780–790. <https://doi.org/10.1134/S106422931707002X>
- FAO, 2020. Global Forest Resources Assessment, 2020 – Key findings. Rome, 16 p. <https://doi.org/10.4060/ca8753en>
- Fatichi, S., Pappas, C., Zscheischler, J., Leuzinger, S., 2019. Modelling carbon sources and sinks in terrestrial vegetation. *New Phytologist* **221**, 652–668. <https://doi.org/10.1111/nph.15451>

- Filipchuk, A.N., Malysheva, N.V., Zolina, T.A., Fedorov, S.V., Berdov, A.M. et al., 2022. Analiticheskiy obzor kolichestvennykh i kachestvennykh kharakteristik lesov Rossiiskoi Federatsii: itogi pervogo tsikla gosudarstvennoi inventarizatsii lesov [Analytical review of the quantitative and qualitative characteristics of forests in the Russian Federation: results of the first cycle of the state forest inventory]. *Lesokhozyaistvennaya informatsiya [Forestry Information]* 1, 5–34. (In Russian). <https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2022.1.01>
- Groisman, P., Shugart, H., Kicklighter, D., Henebry, G., Tchebakova, N. et al., 2017. Northern Eurasia Future Initiative (NEFI): facing the challenges and pathways of global change in the twenty-first century. *Progress in Earth and Planetary Science* 4. <https://doi.org/10.1186/s40645-017-0154-5>
- IPCC Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2013. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1535 p.
- Karelin, D., Goryachkin, S.V., Zazovskaya, E.P., Shishkov, V., Pochikalov, A. et al., 2020. Greenhouse gas emission from the cold soils of Eurasia in natural settings and under human impact: controls on spatial variability. *Geoderma Regional* 22, 00290. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2020.e00290>
- Keeman, R.J., Kimmins, J.P., 1993. The ecological effects of clear-cutting. *Environmental Reviews* 1, 121–144.
- Kishchenko, I.T., 2000. Rost i razvitie aborigennykh iintrodutsirovannykh vidov semeistva Pinaceae Lindl. v usloviyakh Karelii [Growth and development of native and introduced species of the *Pinaceae* Lindl. family in Karelia]. Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia, 211 p. (In Russian).
- Kishchenko, I.T., Vantenkova, I.V., 2013. Sezonnii rost listvennykh lesoobrazuyushchikh vidov v taezhnoi zone Rossii (na primere Karelii) [Seasonal growth of deciduous forest-forming species in the taiga zone of Russia (on the example of Karelia)]. Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia, 94 p. (In Russian).
- Konovalov, V.N., Zarubina, L.V., 2019. Ottok i raspredelenie ¹⁴C-assimilyatov u eli pri vyborochnykh rubkakh v severotaezhnykh fitocenozach [Outflow and distribution of spruce ¹⁴C-assimilates after selective felling in the northern taiga phytocenosis]. *Lesnoy Zhurnal [Russian Forestry Journal]* 2, 40–55. (In Russian). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.2.40>
- Kudeyarov, V.N., Zavarzin, G.A., Blagodatsky, S.A., Borisov, A.V., Voronin, P.Yu., 2007. Puly i potoki ugleroda v nazemnykh ehkosistemakh Rossii [Carbon pools and fluxes in terrestrial ecosystems of Russia]. Nauka, Moscow, Russia, 315 p. (In Russian).
- Kurganova, I.N., Lopes de Gerenyu, V.O., Khoroshaev, D.A., Myakshina, T.N., Sapronov, D.V., Zhmurin, V.A., Kudeyarov, V.N., 2020. Analysis of the long-term soil respiration dynamics in the forest and meadow cenoses of the Prioksko-terrasny biosphere reserve in the perspective of current climate trends. *Eurasian Soil Science* 53, 1421–1436. <https://doi.org/10.1134/S1064229320100117>
- Laganiere, J., Pare, D., Bergeron, Y., Chen, Y.H., 2012. The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality. *Soil Biology and Biochemistry* 53, 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.024>
- Lambers, H., Oliveira, R.S., 2019. Plant physiological ecology. Springer, Cham, Switzerland, 736 p.
- Larcher, W., 2003. Physiological plant ecology. Springer, Berlin, Germany, 514 p.
- Lukac, M., Calfapietra, C., Lagomarsino, A., Loreto, F., 2010. Global climate change and tree nutrition: effects of elevated CO₂ and temperature. *Tree Physiology* 30, 1209–1220. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq040>

- Luo, Y., Zhou, X., 2010. Soil respiration and the environment. Elsevier, San Diego, USA, 333 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088782-8.X5000-1>
- Makhnykina, A.V., Prokushkin, A.S., Menyailo, O.V., Verkhovets, S.V., Tychkov, I.I. et al., 2020. The impact of climatic factors on CO₂ emissions from soils of middle-taiga forests in Central Siberia: emission as a function of soil temperature and moisture. *Russian Journal of Ecology* **51**, 46–56. <https://doi.org/10.1134/S1067413620010063>
- Mamkin, V., Kurbatova, J., Avilov, V., Ivanov, D., Kuricheva, O. et al., 2019. Energy and CO₂ exchange in an undisturbed spruce forest and clear-cut in the Southern Taiga. *Agricultural and Forest Meteorology* **265**, 252–268. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.11.018>
- Metody issledovaniy organicheskogo veshchestva pochv [Research methods of soil organic matter], 2005. Eskov, A.I. (ed.). Rossel'khozakademiya, Moscow, Russia, 521 p. (In Russian).
- Molchanov, A.G., Kurbatova, Yu.A., Olchev, A.V., 2017. Effect of clear-cutting on soil CO₂ emission. *Biology Bulletin* **44** (2), 218–223. <https://doi.org/10.1134/S1062359016060121>
- Morén, A.S., Lindroth, A., 2000. CO₂ exchange at the floor of a boreal forest. *Agricultural and Forest Meteorology* **101**, 1–14. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(99\)00160-4](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(99)00160-4)
- Morozova, R.M., Fedorets, N.G., 1992. Sovremennye protsessy pochvoobrazovaniya v khvoynykh lesakh Karelii [Modern processes of soil formation in the coniferous forests of Karelia]. Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, Russia, 284 p. (In Russian).
- Mukhortova, L., Schepaschenko, D., Moltchanova, E., Shvidenko, A., Khabarov, N., See, L., 2021. Respiration of Russian soils: climatic drivers and response to climate change. *Science of the Total Environment* **785**, 147314. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147314>
- Nazarova, L.E., 2021. Klimaticheskie usloviya na territorii Karelii [Climatic conditions in the Republic of Karelia]. In: Filatov, N.N. (ed.), *Sovremennye usloviya vodoemov Severa [Current conditions of water basins in the North]*. Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, Russia, 7–16. (In Russian).
- Niinemets, U., 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management* **260**, 1623–1639. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.054>
- Niinistö, S.M., Kellomäki, S., Silvola, J., 2011. Seasonality in a boreal forest ecosystem affects the use of soil temperature and moisture as predictors of soil CO₂ efflux. *Biogeosciences* **8**, 3169–3186. <https://doi.org/10.5194/bg-8-3169-2011>
- Olchev, A., Radler, K., Sogachev, A., Panferov, O., Gravenhorst, G., 2009. Application of a three-dimensional model for assessing effects of small clear-cuttings on radiation and soil temperature. *Ecological Modelling* **220**, 3046–3056. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.02.004>
- Olchev, A.V., Deshcherevskaya, O.A., Kurbatova, Y.A., Molchanov, A.G., Novenko, E.Yu., Pridacha, V.B., Sazonova, T.A., 2013. CO₂ and H₂O exchange in the forest ecosystems of Southern taiga under climate change. *Doklady Biological Sciences* **450**, 173–176. <https://doi.org/10.1134/S0012496613030216>
- Olchev, A.V., Avilov, V.K., Bazhbar, A.S., Belotelov, N.V., Bolondinsky, V.K. et al., 2017. Lesa evropeiskoy territorii Rossii v usloviyakh menyaushegosya klimata [Forests of European Russia under climate changes]. KMK Scientific Press Ltd., Moscow, Russia, 276 p. (In Russian).
- Osipov, A.F., 2015. Ehmissiya dioksida ugleroda s poverkhnosti pochvy spelogo sosnyaka chernichnogo v srednei taige Respubliki Komi [Carbon dioxide emission form the soil surface in mature bilberry pine

forest in Middle Taiga of the Komi Republic]. *Lesovedenie [Russian Journal of Forest Science]* **5**, 356–366. (In Russian).

Osnovy lesnoi taksatsii: posobie dlya rabotnikov lesnogo kompleksa [Fundamentals of forest inventory: a manual for forestry workers], 2021. Petrozavodsk, Russia, 28 p. (In Russian).

Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Science* **11**, 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>

Poorter, H., Niinemets, Ü., Ntagkas, N., Siebenkäs, A., Mäenpää, M., Matsubara, S., Pons, T., 2019. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist* **223**, 1073–1105. <https://doi.org/10.1111/nph.15754>

Price, D.T., Alfaro, R.I., Brown, K.J., Flannigan, M.D., Fleming, R.A. et al., 2013. Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews* **21**, 322–365. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0042>

Pridacha, V.B., Sazonova, T.A., Talanova, T.Yu., Olchev, A.V., 2011. Morphophysiological responses of *Pinus sylvestris* L. and *Picea obovata* Ledeb. to industrial pollution under conditions of Northwestern Russia. *Russian Journal of Ecology* **42**, 22–29. <https://doi.org/10.1134/S1067413611010073>

Pridacha, V.B., Olchev, A.V., Sazonova, T.A., Tikhova, G.P., 2019. Parametry CO₂/H₂O-obmena drevesnykh rastenii kak instrument monitoringa i otsenki sostoyaniya prirodnoi sredy [Parameters of CO₂/H₂O-exchange in woody plants as an instrument to monitor and evaluate environmental conditions]. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya [Advances in Current Natural Sciences]* **11**, 25–30. (In Russian).

Pridacha, V.B., Sazonova, T.A., Novichonok, E.V., Semin, D.E., Tkachenko, Yu.N. et al., 2021. Clear-cutting impacts nutrient, carbon and water exchange parameters in woody plants in an east Fennoscandian pine forest. *Plant and Soil* **466**, 317–336. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05058-w>

Pumpanen, J., Ilvesniemi, H., Kulmala, L., Siivola, E., Laakso, H. et al., 2008. Respiration in boreal forest soil as determined from carbon dioxide concentration profile. *Soil Science Society of America Journal* **72**, 1187–1196. <https://doi.org/10.2136/sssaj2007.0199>

Radler, K., Olchev, A., Panferov, O., Klinck, U., Gravenhorst, G., 2010. Radiation and temperature responses to a small clear-cut in a spruce forest. *Open Geography Journal* **3**, 103–114. <https://doi.org/10.2174/1874923201003010103>

Sazonova, T.A., Bolondinsky, V.K., Pridacha, V.B., 2011. Ekologo-fiziologicheskaya kharakteristika sosny obyknovennoi [Eco-physiological characteristics of Scots pine]. Verso, Petrozavodsk, Russia, 207 p. (In Russian).

Sazonova, T.A., Bolondinsky, V.K., Pridacha, V.B., 2019. Soprotivlenie dvizheniyu vlagi v provodyashchei sisteme sosny obyknovennoi [Resistance to moisture transport in the conductive system of Scots pine]. *Lesovedenie [Russian Journal of Forest Science]* **6**, 556–566. (In Russian). <https://doi.org/10.1134/S0024114819060081>

Schulze, E.D., Lloyd, J., Kelliher, F.M., Wirth, C., Rebmann, C. et al., 1999. Productivity of forests in the Eurosiberian boreal region and their potential to act as a carbon sink – a synthesis. *Global Change Biology* **5**, 703–722. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1999.00266.x>

Shiklomanov, A.N., Cowdery, E.M., Bahn, M., Byun, C., Jansen, S. et al., 2020. Does the leaf economic spectrum hold within plant functional types? A Bayesian multivariate trait meta-analysis. *Ecological Applications* **30**(3), 1–15. <https://doi.org/10.1002/eap.2064>

- Shishov, L.L., Tonkonogov, V.D., Lebedeva, I.I., Gerasimova, M.I., 2004. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostic system of Russian soils]. Oikumena, Smolensk, Russia, 342 p. (In Russian).
- Shorohova, E., Sinkevich, S., Kryshen, A., Vanha-Majamaa, I., 2019. Variable retention forestry in European boreal forests in Russia. *Ecological Processes* **8**(34). <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0183-7>
- Suvorova, G.G., 2009. Fotosintez khvojnykh derev'ev v usloviyakh Sibiri [Photosynthesis of coniferous trees under Siberian conditions]. GEO, Novosibirsk, Russia, 195 p. (In Russian).
- Tselniker, Yu.L., Malkina, I.S., Kovalev, A.G., Chmora, S.N, Mamaev, V.V., Molchanov, A.G., 1993. Rost i gazoobmen CO₂ u lesnykh derev'ev [The growth and CO₂-exchange in forest trees]. Nauka, Moscow, Russia, 256 p. (In Russian).
- Tuzhilkina, V.V., 2022. Funkcional'naya kharakteristika khvoi podrosta eli sibirskoi pod pologom i na vyrubke el'nika chernichnogo v podzone srednei taigi [Functional characteristics of siberian spruce undergrowth needles under the canopy and in the cutting of bilberry spruce forest in the middle taiga subzone]. *Lesnoy Zhurnal [Russian Forestry Journal]* **6**, 107–116. (In Russian). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-6-107-116>
- Utkin, A.I., Ermolova, L.S., Utkina, I.A., 2008. Ploshchad' poverkhnosti lesnykh rastenii: sushchnost', parametry, ispol'zovanie [Surface area of forest plants: essence, parameters, use]. Nauka, Moscow, Russia, 292 p. (In Russian).
- Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, A., Schulze, E.-D., Rebmann, C. et al., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* **404**, 861–865. <https://doi.org/10.1038/35009084>
- Vasfilov, S.P., 2016. The effect of photosynthesis parameters on leaf lifespan. *Biology Bulletin Reviews* **6**, 96–112. <https://doi.org/10.1134/S2079086416010084>
- Vestin, P., Mölder, M., Kljun, N., Cai, Z., Hasan, A. et al., 2020. Impacts of clear-cutting of a boreal forest on carbon dioxide, methane and nitrous oxide fluxes. *Forests* **11**, 961. <https://doi.org/10.3390/f11090961>
- Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., von Lützw, M. et al., 2019. Soil organic carbon storage as a key function of soils – A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma* **333**, 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.026>
- Williams, C.A., Vanderhoof, M.K., Khomik, M., Ghimire, B., 2014. Post-clearcut dynamics of carbon, water and energy exchanges in a midlatitude temperate, deciduous broadleaf forest environment. *Global Change Biology* **20**, 992–1007. <https://doi.org/10.1111/gcb.12388>
- Yalynskaya, E.E., 1999. CO₂-gazoobmen pochvy i napochvennogo pokrova v sosniake chernichnom [CO₂-gas exchange of soil and ground cover in a bilberry-type pine forest]. *Ekologiya [Russian Journal of Ecology]* **6**, 411–415. (In Russian).
- Yuste, J.C., Janssens, I.A., Carrara, A., Meiresonne, L., Ceulemans, R., 2003. Interactive effects of temperature and precipitation on soil respiration in a temperate maritime pine forest. *Tree Physiology* **23**, 1263–1270. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.18.1263>
- Zha, T., Barr, A.G., Black, T.A., McCaughey, J.H., Bhatti, J. et al., 2009. Carbon sequestration in boreal jack pine stands following harvesting. *Global Change Biology* **15**, 1475–1487. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01817.x>