

УДК 630+631.4+528

РОЛЬ СТАРОВОЗРАСТНЫХ ЛЕСОВ В АККУМУЛЯЦИИ И ХРАНЕНИИ УГЛЕРОДА

© 2023 г. Н. В. Лукина^{a, *}, С. А. Барталев^{a, b}, А. П. Гераськина^a, А. С. Плотникова^a, А. В. Горнов^a,
Д. В. Ершов^a, Е. А. Гаврилюк^a, А. И. Кузнецова^a, Н. Е. Шевченко^a, Е. В. Тихонова^a,
М. А. Данилова^a, Д. Н. Тебенькова^a, В. Э. Смирнов^a, Е. В. Ручинская^a

^aЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

^bИнститут космических исследований РАН, Москва, Россия

*e-mail: lukina@cepl.rssi.ru

Поступила в редакцию 01.12.2022 г.

После доработки 04.02.2023 г.

Принята к публикации 24.04.2023 г.

В статье дан краткий анализ получивших широкую известность работ, содержащих доказательства накопления углерода в старовозрастных лесах. Проведенный анализ современного состояния проблемы позволяет сделать вывод о том, что старовозрастные леса продолжают накапливать углерод. Представлена карта старовозрастных лесов России, идентифицированных на основе возраста древостоя, превышающего 200 лет, с использованием данных дистанционного зондирования, и обсуждаются оценки пулов углерода в этих лесах. Согласно полученным оценкам, площадь старовозрастных лесов России составляла 163 млн га по состоянию на 2021 г., а запасы углерода в фитомассе достигли 7.33 млрд т при вкладе лиственных лесов и лиственных редколесий 86%. Показано, что важнейшей причиной неопределенностей в оценках циклов углерода в старовозрастных лесах является неопределенность самого понятия “старовозрастные леса”. Старовозрастные леса мозаичного строения Москворецко-Окской равнины накопили больше азота и углерода в почвах, чем леса на более ранней стадии сукцессии с невыраженной мозаичностью (в среднем около 80 т/га против 60 т/га в 30-сантиметровом слое). Старовозрастные пихто-буковые мертвопокровные леса Северо-Западного Кавказа, древостой которых отличается самой высокой в России и Европе продуктивностью и высокими запасами углерода в древостое, характеризуются низкими запасами углерода в почвах по сравнению с лесами на более ранней стадии развития (в среднем 58 т/га против 99 т/га в 30-сантиметровом слое). Это объясняется низким качеством опада бука и пихты и отсутствием выраженной оконной мозаики, что препятствует заселению светолюбивых видов растений, в том числе с высоким качеством опада. Показано, что, наряду с микроорганизмами, необходимо учитывать таких агентов разложения, минерализации и гумификации, как дождевые черви, которые играют ключевую роль в циклах углерода. Запасы углерода в подстилке северотаежных еловых лесов на порядок выше, чем в хвойно-широколиственных; в подстилке и в минеральном слое 0–30 см в сумме запасы углерода под кронами деревьев ели около 200 лет оказались значительно выше, чем в межкрупных пространствах, и превышали 80 т/га.

Ключевые слова: старовозрастные леса, мозаичность, углерод, азот, качество опада, почва, дождевые черви

DOI: 10.31857/S2587556623040064, **EDN:** SMCVVV

ВВЕДЕНИЕ

В экологии и лесоведении довольно длительное время существовало представление о том, что старовозрастные леса перестают накапливать углерод, то есть являются углероднейтральными (Odum, 1969). Однако в последние пятнадцать лет появились результаты исследований, свидетельствующих о том, что эти леса продолжают накапливать углерод. Обсуждение вопроса накопления углерода старовозрастными лесами активизировалось с 2006 г., когда в журнале *Nature* появилась статья, в которой авторы (Zhou et al., 2006) пока-

зали, что в верхнем 20-сантиметровом слое почв старовозрастных лесов на юге Китая атмосферный углерод в период с 1979 по 2003 г. аккумулировался с довольно высокой скоростью — в среднем 0.61 т на га в год. Результаты этого исследования показали, что в подземной сфере этих лесов идут процессы накопления углерода, и позволили усомниться в правомерности доминирующей концепции баланса между процессами поглощения и дыхания в старовозрастных лесах. В 2008 г. появилась статья С. Люиссарта с соавторами в этом же журнале (Luyssaert et al., 2008), в которой было показано, что леса, возраст древостоев ко-

торых варьировал от 15 до 800 лет, накапливают углерод, то есть чистый углеродный баланс лесов с учетом вклада почвы носит положительный характер во всех лесах, в том числе старовозрастных. В 2021 г. также в журнале *Nature* П. Гундерсен и его коллеги (Gundersen et al., 2021) опубликовали статью, в которой утверждали о несоответствиях между независимыми данными, которые использовали они, и результатами измерений потоков, представленными в работе С. Люиссарта с соавторами 2008 г., и сделали заключение о завышении оценок поглощения парниковых газов в данной работе.

Цель данной статьи – (1) дать краткий анализ получивших большую известность работ, содержащих доказательства накопления углерода в старовозрастных лесах, (2) идентифицировать и представить карту старовозрастных лесов России на основе возраста древостоя, превышающего 200 лет, (3) на примере модельных объектов сравнить пулы углерода в древостое и почвах хвойно-широколиственных лесов на разных стадиях сукцессии и в почвах северотаежных еловых лесов с учетом их мозаичности.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами наших исследований послужили старовозрастные леса России. Поскольку в дискуссиях о накоплении углерода под старовозрастными лесами понимают объекты, на которых возраст древостоя превышает 200 лет, нами впервые проведено выделение и картографирование таких лесов в России (рис. 1). Построение карты возраста лесов России основано на использовании временных рядов спутниковых данных, полученных системой дистанционного зондирования Земли Terra-MODIS за период 2001–2021 гг. Оценка возраста лесов основана на использовании предварительно построенных по данным ДЗЗ временным рядом карт удельного запаса стволовой древесины и преобладающих пород лесных насаждений (Барталев, 2022; Барталев и др., 2016). На первом этапе эти данные вместе с цифровой моделью рельефа и значениями спектрального коэффициента отражения в красном и ближнем инфракрасном диапазонах, соответствующими сезонному максимуму нормализованного разностного индекса, используются для определения класса бонитета лесов. Оценка бонитета насаждений осуществлялась на основе множественной непараметрической регрессии методом случайных лесов, построенной с использованием в качестве опорных данных репрезентативной выборки таксационных выделов. Полученная карта классов бонитета лесов позволила оценить возраст насаждений на основе дистанционных оценок удельного запаса стволовой древесины и таблиц хода роста лесов (Швиденко и др.,

2008), описывающих связь их возраста с запасом лесов при известных значениях их породы и класса бонитета. Описанный подход позволяет по значениям запаса, бонитета и преобладающей породы однозначно установить возраст лесов.

При создании карты в качестве топографической основы использована глобальная карта ESRI World Topographic Map, включающая административные границы, города, водные объекты, физико-географические особенности, заповедные территории, автомобильные и железные дороги, растительный покров и рельеф¹. Дополнительно на карте в виде диаграмм представлены доли площадей преобладающих пород старовозрастных лесов в границах федеральных округов РФ. Даны оценки запасов углерода в древесной растительности старовозрастных лесов.

Также представлены результаты оценок запасов углерода в северотаежных еловых лесах и хвойно-широколиственных лесах на разных стадиях сукцессий, включая старовозрастные леса, на модельных примерах из нескольких регионов в европейской части России.

Для северотаежных лесов приводятся результаты исследований запасов азота и углерода в почвах сохранившихся старовозрастных (старше 200 лет) еловых лесов на северо-западе России (Мурманская область). Детальные описания объектов даны ранее (Орлова и др., 2015). В данной статье приводятся оценки по запасам почвенного углерода для наиболее распространенных ельников этого региона, формирующихся в автоморфных ландшафтах – ельников кустарничково-зеленомошных. При отборах почв учитывается мозаичное строение этих объектов, выделены 3 элемента мозаики: межкروновые кустарничково-зеленомошные, подкroновые пространства под деревьями ели около 200 лет с кустарничково-зеленомошным напочвенным покровом, подкroновые мертвопокровные пространства под елями старше 200 лет. Почвы представлены подзолами (Cargbic Albic Podzols (Arenic)) на моренных отложениях. Для каждого элемента мозаики и каждого горизонта/слоя анализ проведен для 5 смешанных образцов, каждый из которых состоял из 5 индивидуальных. Таким образом, приведены результаты для 75 профилей, по 25 для каждого элемента мозаики.

Объекты хвойно-широколиственных лесов представлены горными и равнинными лесами. Объекты, представляющие старовозрастные малонарушенные хвойно-широколиственные леса Северо-Западного Кавказа, выбраны в верховьях р. Белой (Кавказский биосферный заповедник, пос. Гузерипль (Республика Адыгея)). Эти леса

¹ <https://www.arcgis.com/home/item.html?id=30e5fe3149c34df1ba922e6f5bbf808f> (дата обращения 15.10.2022).

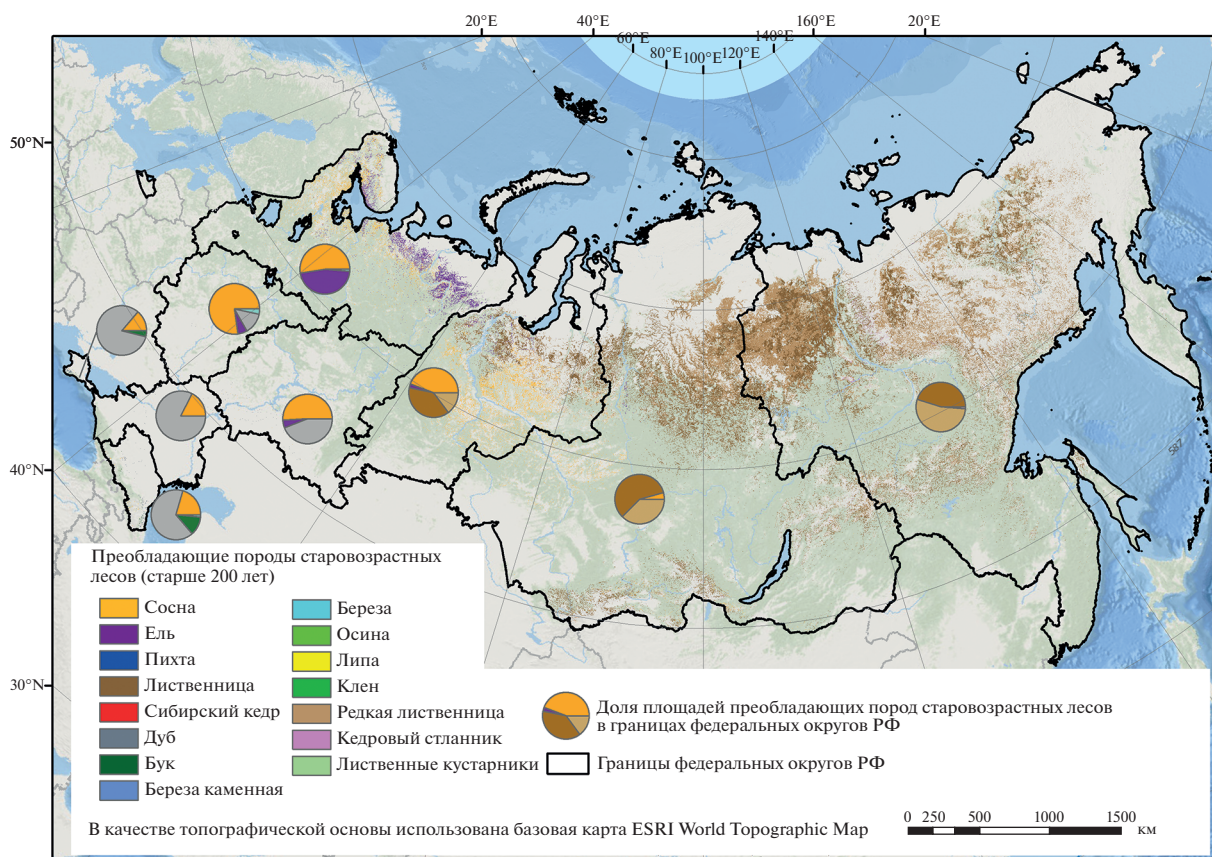


Рис. 1. Старовозрастные леса России, 2021 г.

характеризуются отсутствием следов рубок и пожара (нет следов углей в почве). Максимальный возраст деревьев пихты *Abies nordmanniana* достигает 450 и более лет, а бука *Fagus orientalis* превышает 200 лет. По эколого-фитоценотической классификации эти леса относятся к пихто-буквому мертвопокровному типу леса. Более подробная характеристика этих лесов и лесов на более ранних стадиях развития дана ранее (Аккумуляция ..., 2018; Шевченко и др., 2019). Объекты на более ранних стадиях восстановительной сукцессии, которые рассматриваются в сравнении со старовозрастными малонарушенными лесами, располагаются на территории Апшеронского лесничества Краснодарского края. Более подробные описания даны ранее (Аккумуляция ..., 2018). Преобладающим типом почвы Северо-Западного Кавказа являются буроземы, разной степени выраженности глеевого процесса (Dystric Cambisols) на элювии глинистых сланцев.

Равнинные хвойно-широколиственные леса доминирующих типов исследовали на территории Валуевского лесопарка (Москворецко-Окская равнина, Новомосковский административный округ Москвы). Выбраны леса на разных стадиях сукцессии: березово-липовые, липовые и

елово-широколиственные. Более подробные описания объектов исследования даны ранее (Аккумуляция ..., 2018). Преобладающий тип почв — дерново-подзолистые (Albic Retisols) на покровном суглинке, подстилаемым мореной.

Отбор образцов почв хвойно-широколиственных лесов проводили как по регулярной сетке (Аккумуляция ..., 2018), так и с учетом основных элементов мозаики, а именно, подкroновые пространства различных доминирующих древесных пород. В каждом типе леса в 2016 г. закладывали по три пробные площади размером 50 × 50 м, на которых в опорных разрезах и прикопках (с использованием почвенного бура) отбирали образцы основных генетических горизонтов почв с указанием мощности горизонтов. В 2019 г. в лесах Москворецко-Окской равнины и Северо-Западного Кавказа дополнительно отобраны почвы под доминирующими древесными растениями (подкroновые пространства древесных растений разных видов), в которых заложены прикопки до глубины 30 см (слой с наиболее динамично меняющимися свойствами) и отобраны смешанные образцы верхних горизонтов почв для оценки вариативности запасов углерода в верхних минеральных горизонтах.

Для определения содержания азота и углерода в почвах усредненные образцы в лабораторных условиях высушивали, просеивали через сито 2 мм, анализировали фракцию <2 мм согласно международным стандартам. Содержание азота и углерода определяли на CHN-анализаторе (EA 1110 (CHNS-O)).

Для определения плотности минеральных горизонтов в почвенных разрезах фиксировали мощность основных генетических горизонтов и отбирали образцы на плотность с примерных глубин 0–5, 5–15 и 15–30 см буюком 100 см³. Отдельно учитывали самый верхний органо-минеральный горизонт, который располагается сразу под подстилкой, поскольку, являясь переходным от подстилки к гумусовому горизонту, этот слой содержит много органического вещества и вносит большой вклад в общие запасы углерода. Для определения плотности сложения почвы использовали буровой метод Качинского. В лабораторных условиях из образцов почв удаляли корни, образцы высушивали до абсолютно сухого состояния при 105°C и взвешивали.

При оценке запасов углерода для расчета плотности учитывали скелетность почв (содержание частиц размером >2 мм) путем разделения образцов на фракции просеиванием через сито. Запасы углерода в минеральных слоях рассчитывали путем умножения плотности слоя (г/см³), оцененной с учетом доли мелкозема, на содержание углерода и мощность минерального слоя.

Почвенную макрофауну исследовали путем раскопки и ручного разбора почвенных проб площадью 25 × 25 см², глубиной 30 см в летне-осенние сезоны 2016, 2017 и 2019 гг. Количественные учеты в 2016–2017 гг. проведены по регулярной сети без учета лесных микросайтов, в 2019 – с учетом лесной мозаичности (подкормовые пространства доминирующих видов деревьев, “окна” – проемы в пологом леса). Кроме того, проведен фаунистический учет дождевых червей в валеже. Всего в лесах Москворецко-Окской равнины отобрано 111 образцов, в лесах Северо-Западного Кавказа – 234. Дождевых червей фиксировали в 96% спирте. Видовую идентификацию проводили по определителю Т.С. Всеволодовой-Перель (1997). Морфо-экологические группы дождевых червей классифицировали согласно Т.С. Перель (1979). Биомассу определяли путем взвешивания фиксированных червей с наполненным кишечником.

КРАТКИЙ АНАЛИЗ РАБОТ, СОДЕРЖАЩИХ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА НАКОПЛЕНИЯ УГЛЕРОДА В СТАРОВОЗРАСТНЫХ ЛЕСАХ

Секвестрированный углерод запасается в живых тканях растений и медленно разлагающемся

органическом веществе почв, включая подстилку. Согласно данным ФАО (ФАО, 2020), в мире насчитывается не менее 1.11 млрд га так называемых первичных лесов, то есть 27% от общей площади лесов мира, которая составляет 4.06 млрд га. Более половины (61%) первичных лесов мира приходится в совокупности на три страны: Бразилию, Канаду и Россию. По оценкам С. Люиссарта с соавторами (Luyssaert et al., 2008), леса бореальной и умеренной зон Северного полушария (6×10^8 га, то есть около половины первичных лесов, большая часть которых находится в России и Канаде) поглощают в среднем около 1.3 гига-тонн углерода в год.

Значительная часть вопросов, поднятых П. Гундерсеном с соавторами (Gundersen et al., 2021), все еще, действительно, требует дальнейшего изучения, но в целом не опровергает выводов о том, что старовозрастные леса служат стоком углерода. Анализ проведенных ими данных показывает, что старовозрастные леса продолжают накапливать углерод, хотя и не с такой высокой скоростью, как показано в работе С. Люиссарта с соавторами (1.6 ± 0.6 Мг С га⁻¹ год⁻¹ против 2.4 ± 0.8 Мг С га⁻¹ год⁻¹).

Известно, что скорость поглощения углекислого газа лесами из атмосферы зависит от климата и обеспеченности лесных растений азотом. Один из основных аргументов в пользу завышения оценок в работе С. Люиссарта с соавторами, который приводится в статье П. Гундерсена с соавторами, – это стехиометрические соотношения между углеродом (С) и азотом (N). Как известно, эти элементы тесно связаны между собой в органическом веществе, а соотношения между ними являются тканеспецифичными. Ссылаясь на исследование 2006 г. Ф. Дэнтенера с соавторами (Dentener et al., 2006), согласно результатам которого в большинстве регионов мира выпадения азота из атмосферы не превышают 10 кг га⁻¹ год⁻¹, П. Гундерсен с соавторами заключают, что поддержание такого высокого уровня поглощения углерода старовозрастными лесами, установленного в работе С. Люиссарта с соавторами, невозможно, поскольку для этого необходимо около 50 кг N га⁻¹ год⁻¹. Однако в работе Ю. Янга с соавторами (Yang et al., 2011) на основе анализа результатов более сотни исследований показано, что леса в ходе развития обладают способностью по мере возрастания пула углерода одновременно накапливать в живой фитомассе, опаде и подстилке более 22 кг N га⁻¹ год⁻¹. Существует еще много неопределенностей в оценках цикла азота, на которые обращает внимание С. Люиссарт с соавторами (Luyssaert et al., 2021), а именно, прайминг-эффект, химическое выветривание азота из осадочных пород, рециклинг азота микроорганизмами, азотфиксация.

С нашей точки зрения, важнейшей причиной неопределенностей в оценках циклов углерода в

старовозрастных лесах является неопределенность самого понятия “старовозрастные леса”. В ходе разработки систем добровольной лесной сертификации предложена концепция лесов высокой природоохранной ценности (ЛВПЦ). ЛВПЦ — леса, имеющие выдающееся или ключевое значение в связи с их высокой экологической, социально-экономической, ландшафтной ценностью или ценностью для сохранения биоразнообразия². Среди ЛВПЦ выделяется 6 типов, в том числе и малонарушенные лесные территории (МЛТ). Для отнесения к МЛТ лесной участок должен соответствовать следующим требованиям: отсутствует существенное влияние человека; отсутствуют объекты инфраструктуры; минимальная площадь участка составляет не менее 50 тыс. га (Атлас ..., 2003; Журавлева и др., 2016). Выделение и защита МЛТ от рубок с использованием механизмов лесной сертификации имело большое природоохранное значение, особенно в бореальных лесах. Однако в эти требования МЛТ не входит такая характеристика, как возраст древостоя. В экологических исследованиях используют разные подходы для отнесения лесов к старовозрастным (Old-Growth ..., 2005; Wirth et al., 2009), включая особенности структуры и возраст древостоя, биологическое разнообразие, историю природопользования и др. Например, при подготовке базы данных о первичных лесах Европы авторы исходили из представлений об МЛТ, но при этом относили леса к первичным, если признаки прежнего антропогенного воздействия не отмечены к 60–80-летнему возрасту древостоя (Sabatini et al., 2021). В нашей работе при отнесении лесов к старовозрастным исходили из ключевых биологических особенностей деревьев и специфики сукцессионной динамики лесных экосистем. Так, к возрасту 150–200 лет, при наличии источников семян, позднесукцессионные виды деревьев (*Picea abies*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides* и др.) внедряются в лесные экосистемы и формируют популяции с полночленными онтогенетическими спектрами и устойчивым оборотом поколений у большинства видов (Восточноевропейские ..., 2004а, б; Сукцессионные ..., 1999; European ..., 2017). Эта биологическая особенность определила возраст 200 лет и более как критерий для отнесения лесов к старовозрастным.

При этом важно заметить, что отнесение лесов к старовозрастным по возрасту древостоя хотя и необходимо, но недостаточно. Старовозрастные леса, идентифицированные по возрасту древостоя, могут быть разделены на две группы: (1) леса мозаичного строения с выраженными признаками оконной динамики, ветровально-почвенных комплексов (ВПК); (2) леса с невыраженными/отсутствующими признаками оконной динамики. При-

надлежность лесов к одной из этих групп, безусловно, отражается на их способности поглощать и накапливать углерод в основных пулах. При изучении параметров циклов углерода и азота в почвах старовозрастных лесов часто не учитывается их мозаичное строение, что приводит к неадекватным оценкам цикла углерода. К элементам мозаики, то есть элементарным единицам лесного биогеоценотического покрова и его отдельных компонентов, можно отнести лесные элементарные почвенные ареалы В.М. Фридланда (1986), лесную парцеллу Н.В. Дылиса (1969), ценобиотическую микрогруппировку Л.Г. Раменского (1938), тессеру Ханса Йенни (Jenny, 1958), тессеру Л.О. Карпачевского (1977), элементарный биогеоценотический ареал (ЭБГА) М.А. Орловой (2013). Подробный анализ этих единиц дан нами ранее в (Орлова, 2013). Значительная часть современного лесного покрова сформировалась в результате длительного антропогенного воздействия, связанного с сельскохозяйственным освоением территорий (распашка, выпас, сенокосение), сплошными рубками, пожарами, лесохозяйственными мероприятиями (создание лесных культур, санитарные рубки и рубки ухода) и др. (Восточноевропейские ..., 2004а, б; Разнообразие ..., 2012, 2013; European ..., 2017). Как правило, преобразованные леса отличаются менее значительным возрастом и находятся на менее продвинутых стадиях восстановительных сукцессий. При этом на труднодоступных территориях, где долгое время не было сплошных рубок, пожаров или других катастрофических воздействий, еще существуют старовозрастные малонарушенные леса (Атлас ..., 2003; Барталев и др., 2016; Potapov et al., 2008; Sabatini et al., 2021). В результате многолетних и разносторонних исследований лесными экологами выделены их основные индикаторы: абсолютная разновозрастность популяций деревьев; выраженное структурное разнообразие (горизонтальная и вертикальная структура), высокое таксономическое разнообразие (максимальное видовое богатство, присутствие видов, различающихся особенностями экологии и биологии и др.) и высокое функциональное биоразнообразие (Горнов и др., 2018; Лукина и др., 2020; Методические ..., 2010; Смирнова и др., 2006, 2018; Смирнова, Коротков, 2001; Smirnova et al., 1995). Структурное разнообразие экосистем — один из важнейших индикаторов, поскольку характеризует разнообразие местообитаний для всех представителей биоты (Биоразнообразие ..., 2021; Дылис, 1969; Онипченко, 2014). Выделяют следующие элементы структуры старовозрастных лесов: мозаика возрастных парцелл (разного возраста и состава), возникших в результате смерти одного или нескольких крупных деревьев; мозаика ветровально-почвенных комплексов разного возраста; валежник разных стадий разложения; микроместообитания (микросайты), создаваемые

² <https://hcvf.ru/ru> (дата обращения 15.10.2022).

мые деятельностью животных (Евстигнеев, Горнова, 2017; Afterlife of a tree, 2005; Khanina, Bobrovsky, 2021; The mosaic-cycle ..., 1991). Однако необходимо подчеркнуть, что в современном лесном покрове существуют старовозрастные леса с невыраженной мозаичностью. Такие леса сформировались в результате специфической истории природопользования, а также из-за истребления крупных животных — ключевых лесных видов. Например, старовозрастные сосняки и ельники лишайниковые на Кольском полуострове с мощным лишайниковым покровом, отличающиеся низким уровнем биоразнообразия. Эти леса возникли в результате многовековой истории природопользования саами, применявших огонь в целях формирования лишайниковых пастбищ для северных оленей (Roturier and Roue, 2009). Еще один пример на Северо-Западном Кавказе, где в отсутствии лесных ключевых видов — зубров (*Bison bonasus*), сформировались пихтово-буковые мертвопокровные леса с сомкнутыми древостоями из бука и пихты, достигающей возраста 450 лет (Шевченко, 2016). Старовозрастные хвойно-широколиственные леса Северо-Западного Кавказа по сравнению с молодыми и средневозрастными лесами, представляющих раннюю и переходную стадию одного пространственно-временного ряда послерубочной демулационной сукцессии (Аккумуляция ..., 2018; Шевченко и др., 2019), характеризуются самыми низкими показателями видового богатства и видовой насыщенности. В молодых осино-грабовых мелкотравных лесах (возраст древостоя 50–60 лет) обнаружено 76 ± 6.8 видов при видовой насыщенности 35 ± 3.1 видов/400 м². В средневозрастных пихто-грабовых мелкотравных лесах (90–100 лет) видовое богатство достигает 93 ± 8.1 видов при видовой насыщенности 39 ± 4.4 видов/400 м². В старовозрастных пихто-буковых мертвопокровных лесах показатель видового богатства составляет 40 ± 3.8 видов, видовой насыщенности — 8 ± 1.1 видов/400 м². Низкие показатели видового богатства и видовой насыщенности в старовозрастных лесах по сравнению с молодыми и средневозрастными объясняются высокой сомкнутостью яруса древостоя и, как следствие, значительным затенением напочвенного покрова, в котором сохраняются только теневыносливые виды сосудистых растений и мохообразных.

К лесам с низким уровнем биоразнообразия и низким качеством растительного опада, активная фракция которого состоит, в основном, из хвои лиственницы, относятся и старовозрастные лиственничники Центральной и Восточной Сибири, которые являются результатом регулярных пожаров (Schulze et al., 2012). Огонь ограничивает внедрение позднесукцессионных видов деревьев (*Abies sibirica* и *Picea obovata*) и препятствует формированию темнохвойных лесов. Виды рода *Larix*

могут выдерживать губительное действие пожаров, поскольку обладают толстой корой, которая защищает камбий (Larch ..., 2003).

Важным вопросом для понимания механизмов накопления, разложения и минерализации органического вещества в старовозрастных лесах является учет основных агентов этих процессов, происходящих в почвах. При оценках цикла азота, как и углерода, в старовозрастных, как и других лесах, в подавляющем большинстве работ как основной агент разложения и минерализации рассматриваются микроорганизмы, но не уделяется должного внимания роли почвенной фауны, в первую очередь, дождевых червей (Desie et al., 2020; Lemtiri et al., 2014), особенно в процессах гумификации. Но именно с сокращением биоразнообразия и биомассы дождевых червей, как группы “экосистемных инженеров”, связывают деградацию почв вследствие снижения ряда структурно-биологических характеристик почв (гумусированность, порозность и др.) (Lavelle, 1997; Lee and Foster, 1991). Дождевые черви не только способствуют гумусообразованию, но и обеспечивают горизонтальную и вертикальную миграцию соединений углерода в почвенном профиле в результате активной биотурбации. Также дождевые черви являются важным звеном минерализации углерода, они вносят прямой и косвенный, оказывая влияние на микроорганизмы, вклад в почвенное дыхание. Тем не менее, до сих пор сохраняется острая нехватка данных для адекватной характеристики функциональной роли дождевых червей в процессах секвестрации и потерь почвенного углерода (Garnier et al., 2022; Lemtiri et al., 2014). В то же время именно почвенную фауну называют “ключом к новым углеродным моделям” (Filser et al., 2016). Дискуссионным остается вопрос о роли дождевых червей в балансе минерализации/секвестрации углерода. Очень часто выводы о преобладании потерь углерода над секвестрацией строятся на результатах краткосрочных лабораторных или полевых экспериментов, в которых также демонстрируются разные результаты в зависимости от продолжительности эксперимента: чем длительнее период измерений, тем больше оказывается в расчетах вклад червей в секвестрацию углерода, чем в почвенное дыхание (Garnier et al., 2022). Не принимается во внимание сезонная активность, продолжительность жизни разных групп червей и т.д. В связи с этим можно утверждать, что все еще остается множество неопределенностей в оценке роли дождевых червей в балансе почвенного углерода. Многолетние полевые данные показывают, что деятельность дождевых червей приводит к значительному перевесу в сторону стабилизации углерода по сравнению с его минерализацией, что создает “углеродные ловушки”, опосредованные дождевыми червями — earthworm-mediated “C trap” (ECT)

(Zhang et al., 2013). Почвенные микроагрегаты, содержащие органическое вещество, благодаря деятельности дождевых червей оказываются внутри крупных водоустойчивых макроагрегатов, что служит защитой от минерализации соединений углерода микробиотой и может приводить к повышению общего пула углерода на 22% (Bossuyt et al., 2005). Исключение дождевых червей из почвы снижает накопление почвенного органического углерода на глубине 30–40 см до 75%, что связано с уменьшением указанной доли водоустойчивых агрегатов (Schmidt et al., 2011).

Дождевые черви вносят значительный вклад в круговорот питательных веществ в почве, в особенности в цикл азота (Lavelle and Martin, 1992). Дождевых червей относят к группе нитролиберантов – почвенных организмов, оказывающих значительное влияние на миграцию азота (Жуков, 2000; Козловская, 1976), что реализуется, в первую очередь, благодаря гумификации органического вещества в почве. Через популяции дождевых червей проходит около 40% всего азота, ежегодно поглощаемого растениями (Битюцкий и др., 2007). Дождевые черви, как правило, потребляют органическое вещество с относительно широким соотношением C/N и преобразуют его в органическое вещество с узким C/N (Стриганова, 1968; McDaniel et al., 2013). В ходе жизнедеятельности червей происходит экскреция соединений аммония, мочевины, мочевой кислоты. В экспериментах с норными червями показано, что содержание доступного азота в почве увеличивалось на 0.03 мг/кг на каждые 0.1 г биомассы дождевого червя (Andriuzzi et al., 2016).

Кроме того, дождевые черви способствуют обогащению почвы азотом за счет собственной гибели. Показано, что в почвах Центральной Европы после естественной смерти дождевых червей выход азота достигает 24 г/м², что сопоставимо с ежегодной дозой минеральных азотных удобрений (100–200 кг N на 1 га). Биомасса дождевых червей, содержащая 65–75% белка, в почве быстро разлагается, но азот вымывается не так быстро, поскольку связывается микроорганизмами (Lee, 1985; Makeschin, 1997). Пищеварительные ферменты кишечника червей активизируют как нитрофицирующие, так и аммонифицирующие бактерии. Также происходит уменьшение соотношения биомассы грибов/бактерии. Возрастание в сотни раз числа бактерий-аммонификаторов, после пассажа почвы через пищеварительный тракт червей, вероятно, происходит за счет реутилизации бактериями грибной биомассы (Кайдун, 2018).

Неоднозначны оценки биоразнообразия и биомассы дождевых червей в ходе естественного развития лесов. При переходе от молодых раннесукцессионных светлехвойных или мелколист-

венных к старовозрастным позднесукцессионным хвойно-широколиственным лесам, как правило, происходит повышение таксономического, функционального разнообразия и биомассы дождевых червей (Ганин, Стриганова, 2012; Гераськина, 2018; Cavard et al., 2011). Низкое разнообразие и биомасса на ранних этапах сукцессии связаны с предшествующими нарушениями, запустившими демутационную сукцессию (рубки, пожары и др.), в ходе которых прямое и косвенное воздействие внешних факторов приводит к гибели ряда видов и групп дождевых червей, а также к нарушению местообитаний, необходимых для их функционирования. Далее при восстановлении структурного разнообразия леса (валеж, “окна” – прорывы в пологе леса), формирования смешанного древостоя, продуцирующего наиболее благоприятный в трофическом и топическом отношении опад для сапрофагов – создается мозаика местообитаний, поддерживающая разнообразие дождевых червей (Kooch and Haghverdi, 2014; Kuznetsova et al., 2021; Shevchenko et al., 2021). Принято считать, что формирование позднесукцессионных темнохвойных лесов приводит к обедненному составу фауны дождевых червей и их низкой биомассе (Акулова и др., 2017; Перель, 1979; Rozen et al., 2013). Однако последние исследования показывают, что в таких лесах большая роль в поддержании разнообразия и биомассы дождевых червей принадлежит напочвенному покрову и структурной неоднородности леса (Гераськина, 2016; Гераськина, Антощенко, 2018; Ashwood et al., 2019; Shevchenko et al., 2021). В данной статье мы приводим примеры связей биомассы дождевых червей с запасами азота в почвах в хвойно-широколиственных лесах на наиболее продвинутых стадиях сукцессий, чтобы подчеркнуть их важную роль в циклах азота и углерода в старовозрастных лесах.

Следует подчеркнуть, что старовозрастные леса накапливали углерод в древесной растительности и почвах на протяжении веков, и поэтому очевидно, что значительная часть этого углерода окажется снова в атмосфере, если эти леса будут нарушены. Поэтому для оценки биогеохимических циклов и прогнозов, наряду с оценкой скорости накопления углерода в старовозрастных лесах, большое значение имеет оценка современных пулов углерода в этих лесах. Примеры оценки изменений запасов азота и углерода в почвах таежных и хвойно-широколиственных лесов с учетом возраста лесов и мозаичности покрова даны в разделе “Результаты и обсуждение” представленной статьи.

Таблица 1. Площади формаций старовозрастных лесов по федеральным округам Российской Федерации по состоянию на 2021 г., млн га

Федеральный округ	Сосновая	Еловая	Листвен- ничная	Кедровая	Дубовая	Буковая	Березовая	Лиственничное редколесье	Кедровый стланик
Центральный	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0
Северо-Западный	5.00	4.41	0.03	0	0	0	0.13	0.01	0
Приволжский	0.09	0.01	0	0	0.08	0	0	0	0
Южный	0.03	0	0	0	0.17	0	0	0	0
Северо-Кавказский	0.04	0	0	0	0.12	0.02	0	0	0
Уральский	6.77	0.40	5.86	0.11	0	0	0.08	2.27	0.01
Сибирский	1.80	0.10	25.37	0.08	0	0	0.13	16.32	0.23
Дальневосточный	0.07	0.06	41.87	0	0	0	0.01	49.91	1.15

Таблица 2. Площадь старовозрастных лесов и запасы углерода по формациям по состоянию на 2021 г.

Формация лесов	Общий запас С, млн т	Удельный запас С, т/га	Площадь, млн га
Сосновая	600.24	43.35	13.85
Еловая	247.83	49.79	4.98
Пихтовая	0.90	95.42	0.01
Лиственничная	3752.44	51.30	73.15
Кедровая (кедр сибирский)	10.67	56.53	0.19
Дубовая	38.91	105.91	0.37
Буковая	3.26	119.43	0.03
Березовая (береза каменная)	0.14	41.29	0.003
Березовая	16.30	45.93	0.35
Осиновая	0.23	57.89	0.004
Липовая	0.11	52.60	0.002
Кленовая	0.002	131.46	0.00002
Лиственничное редколесье	2596.19	37.90	68.51
Кедровый стланик	57.53	41.41	1.39
Лиственные кустарники	1.96	35.26	0.06

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Площадь старовозрастных (более 200 лет) лесов России и запасы углерода в древесной фитомассе этих лесов

Проведенные картографические оценки на основе данных дистанционного зондирования показали, что площадь старовозрастных лесов России старше 200 лет составляла 163 млн га по состоянию на 2021 г. (см. рис. 1, табл. 1). Среди старовозрастных лесов России преобладают лиственничники, которые доминируют в Дальневосточном и Сибирском федеральных округах. В Уральском федеральном округе (ФО), наравне с лиственнични-

ками, представлены сосняки; в Северо-Западном ФО на севере сохранились старовозрастные сосняки и ельники. В Центральном и Приволжском федеральных округах представлены сосновые старовозрастные леса. На территории Приволжского, Южного и Северо-Кавказского федеральных округов сохранились старовозрастные дубовые леса на небольшой площади, не превышающей 0.37 млн га. Запасы углерода в древесной фитомассе старовозрастных лесов достигли 7.33 млрд т (табл. 2), что составляет 13% от общих запасов углерода лесов. При этом 86% углерода старовозрастных лесов аккумулируется в фитомассе лиственничников, 8% — в сосняках и только 3% — в

ельниках. Удельные запасы варьируют от 37 т/га в лиственничных редколесьях до 106, 119 и 131 т/га в дубовых, буковых и кленовых лесах соответственно.

Таким образом, доля старовозрастных лесов России, в которых возраст древостоя составляет 200 лет и более, составляет около 16%. Эти лесные экосистемы, в отличие от древостоя, являются невозобновляемым природным ресурсом. Их невозможно восстановить, поскольку недостаточно знаний об их функционировании, о взаимодействии различных компонентов этих лесов. Кроме того, эти леса являются рефугиумами биоразнообразия и источником восстановления биоразнообразия всех других лесов.

Запасы углерода в старовозрастных лесах

В лесах Москворецко-Окской равнины в ходе естественной послерубочной сукцессии запасы углерода в стволовой живой древесине возрастали от 134 т/га в березово-липовых сообществах до 181 т/га в широколиственно-еловых лесах, возраст которых превышает 100 лет (табл. 3). Древостой этих лесов имеет смешанный состав: доминирует *Picea abies*, постоянна небольшая примесь *Quercus robur*, сохраняются единичные старые деревья *Populus tremula* и *Betula pendula*. В подчиненном древесном подъярусе доминирует *Picea abies*, встречается *Tilia cordata*. Ярус подлеска и подроста хорошо развит, в нем доминирует *Corylus avellana* (Аккумуляция ..., 2018). При этом запас углерода в сухой древесине на более продвинутой стадии сукцессии, представленной широколиственно-еловыми лесами, составлял в среднем 18.9 т С/га и в три раза превышал запас на более ранних стадиях.

В почвах этих лесов на продвинутых стадиях сукцессии запасы азота и углерода выше, чем на более ранних стадиях (табл. 4). Хотя леса пока лишь достигли возраста немногим более 100 лет, в них уже выражены элементы ветровально-почвенных комплексов. Таким образом, приведенные примеры равнинных хвойно-широколиственных лесов с выраженной мозаикой демонстрируют более высокий уровень накопления и азота, и углерода в почвах, по сравнению с лесами на ранней стадии развития. В ходе развития этих лесов происходит накопление углерода как в древостое, так и в почвах.

Запасы углерода в стволах древостоя в молодых осино-грабовых и средневозрастных пихто-грабовых мелкотравных лесах Северо-Западного Кавказа составляют в среднем около 120 и 142 т С/га соответственно (см. табл. 3). При этом запасы углерода в сухой древесине не превышали 8 т С/га. Старовозрастные малонарушенные пихто-буковые мертвopoкpoвные леса на Северо-Западном Кавказе в верховьях р. Белая относятся к самым вы-

сокопродуктивным лесам России и Европы, и запасы углерода в стволовой древесине в среднем здесь в три раза выше, чем на менее продвинутых стадиях сукцессии, на отдельных учетных площадках запасы превышают 786 т С/га. Таким образом, в старовозрастных пихто-буковых мертвopoкpoвных лесах Северо-Западного Кавказа происходит значительное депонирование углерода за счет высокого общего запаса стволовой живой древесины. Запасы углерода в сухой древесине в среднем составляли 2.2 т С/га.

Запасы углерода и азота в подстилках лесов Северо-Западного Кавказа незначительны, варьируются от 2.5 до 5 т С/га, от 0.11 до 0.2 т N/га. В минеральных горизонтах почв запасы азота и углерода достигали высоких уровней в средневозрастных смешанных лесах (см. табл. 4): в слое 0–30 см запасы азота и углерода могли достигать 9 и 112 т/га в подкроновых пространствах светолюбивых древесных видов (граб и осина) соответственно. Однако в лесах, сформированных древостоем более 200 лет, запасы азота, и углерода в минеральном слое почв 0–30 см ниже в полтора-два раза. Это снижение объясняется сменой растительности: если на менее продвинутых стадиях сукцессии в составе сообщества доминируют светолюбивые граб и осина с опадом высокого качества, отличающимся высоким содержанием азота и, соответственно, узким отношением C/N и высокой скоростью разложения, то на терминальной стадии доминируют бук и пихта, которые характеризуются опадом низкого качества с низкой скоростью разложения. Миграция органического вещества вниз по почвенному профилю в лесах на терминальной стадии затормаживается и, соответственно, содержание и запасы углерода в минеральных горизонтах снижаются. Таким образом, можно заключить, что в таких старовозрастных лесах происходит истощение пулов почвенного азота и углерода. Повернуть этот процесс вспять могло бы формирование окон достаточной площади, в которые могли бы заселиться светолюбивые виды с высоким содержанием азота в опаде и узким отношением C/N. Однако в настоящее время в этих лесах отсутствует основной ключевой вид — зубр (*Bison bonasus*), который в результате жизнедеятельности способствовал созданию такой оконной мозаики и, соответственно, накоплению азота, и углерода в почвах. По историко-археологическим и палеонтологическим данным вплоть до XV в. в лесах Восточной Европы на большей части реконструированного ареала зубры были весьма многочисленны, особенности их поведения и питания создавали сложную мозаику растительных сообществ (Шевченко, 2016). Окона, сформированные в результате ветровала одного-двух деревьев из-за их очень небольшой площади и, соответственно, недостатка света не могут способствовать развитию светолюбивых видов, и поэтому в этих окнах по-

Таблица 3. Запасы стволовой древесины и углерода в стволах древостоя хвойно-широколиственных лесов по состоянию на 2021 г.

Тип леса	Возраст древостоя, лет	Запас живой древесины, м ³ /га	Запас сухой древесины, м ³ /га	Общий запас древесины, м ³ /га	Запас С в живой древесине, т/га	Запас С в сухой древесине, т/га	Общий запас С в древесине, т/га
Северо-Западный Кавказ							
Осино-грабовые жимолостно-мелкотравные	50–60	274.8 ± 31.2	18.1 ± 8.7	292.9 ± 34.1	119.9 ± 17.6	8.1 ± 3.4	128.1 ± 18.8
Буко-пихто-грабовые мелкотравные	80–110	313.7 ± 81.6	5.3 ± 2.2	319.1 ± 86.5	142.2 ± 34.5	2.4 ± 0.2	144.6 ± 36.7
Пихто-буковые мертвопокровные	Более 450	1089.3 ± 254.6	7.9 ± 9.9	1097.2 ± 264.6	471.6 ± 121.1	2.2 ± 0.3	473.8 ± 123.7
Москворецко-Окская равнина							
Березово-липовые снытево-волосистоосоковые	60–70	374.1 ± 37.3	12.5 ± 4.4	386.6 ± 34.3	133.8 ± 11.12	5.5 ± 2.2	139.2 ± 9.8
Липовые волосистоосоковые	75–90	446.9 ± 30.7	13.1 ± 9.6	460.0 ± 21.2	154.4 ± 7.9	5.2 ± 4.0	159.5 ± 4.1
Широколиственно-еловые зеленчуково-кисличные	90–125	457.6 ± 9.4	35.3 ± 4.5	492.9 ± 10.8	181.0 ± 4.1	18.9 ± 3.1	199.9 ± 3.5

Таблица 4. Сравнительная оценка запасов С и N в почвах хвойно-широколиственных лесов, 2015–2016 гг.

Запасы	v-test	$\bar{X}_1$	$\bar{X}_2$	SD_1	SD_2	p
Северо-Западный Кавказ						
Осино-грабовые жимолостно-мелкотравные ($n = 30$)						
С в подгоризонте L	–2.74	1.37	1.64	0.42	0.65	0.006
N в подгоризонте L	–1.55	0.06	0.06	0.02	0.02	0.121
С в подгоризонте FH	–1.90	1.68	2.04	0.84	1.25	0.058
N в подгоризонте FH	–1.23	0.08	0.09	0.03	0.05	0.218
С в слое 0–30 см	1.95	90.62	82.73	22.01	26.59	0.052
N в слое 0–30 см	2.45	7.51	6.75	1.76	2.05	0.014
Буко-пихто-грабовые мелкотравные ($n = 36$)						
С в подгоризонте L	–0.88	1.57	1.64	0.42	0.65	0.376
N в подгоризонте L	–1.32	0.06	0.06	0.02	0.02	0.187
С в подгоризонте FH	2.60	2.47	2.04	1.69	1.25	0.010
N в подгоризонте FH	3.11	0.11	0.09	0.07	0.05	0.002
С в слое 0–30 см	4.50	98.62	82.73	24.15	26.59	0.000
N в слое 0–30 см	1.78	7.23	6.75	2.52	2.05	0.074
Пихто-буковые мертвопокровные ($n = 33$)						
С в подгоризонте L	3.57	1.97	1.64	0.87	0.65	0.000
N в подгоризонте L	2.86	0.07	0.06	0.03	0.02	0.004
С в подгоризонте FH	–0.80	1.90	2.04	0.81	1.25	0.425
N в подгоризонте FH	–1.97	0.07	0.09	0.03	0.05	0.049
С в слое 0–30 см	–6.49	58.21	82.73	11.20	26.59	0.000
N в слое 0–30 см	–4.21	5.52	6.75	0.83	2.05	0.000
Москворецко-Окская равнина						
Березово-липовые снытево-волосистоосоковые ($n = 21$)						
С в подгоризонте L	–2.79	0.95	1.55	0.25	1.19	0.005
N в подгоризонте L	–3.26	0.03	0.06	0.01	0.04	0.001
С в подгоризонте FH	–2.09	0.02	0.31	0.05	0.75	0.037
N в подгоризонте FH	–2.31	0.00	0.01	0.00	0.03	0.021
С в слое 0–30 см	–2.67	58.29	68.40	11.66	20.85	0.008
N в слое 0–30 см	–2.29	5.06	5.46	0.90	0.97	0.022
Липовые волосистоосоковые ($n = 17$)						
С в подгоризонте L	–2.14	1.02	1.55	0.38	1.19	0.032
N в подгоризонте L	–2.23	0.04	0.06	0.01	0.04	0.026
С в подгоризонте FH	–1.75	0.03	0.31	0.06	0.75	0.079
N в подгоризонте FH	–1.90	0.00	0.01	0.00	0.03	0.057
С в слое 0–30 см	–1.79	60.58	68.40	12.90	20.85	0.074
N в слое 0–30 см	0.17	5.50	5.46	0.98	0.97	0.863
Широколиственно-еловые зеленчуково-кисличные ($n = 30$)						
С в подгоризонте L	4.46	2.28	1.55	1.48	1.19	0.000
N в подгоризонте L	4.98	0.08	0.06	0.05	0.04	0.000
С в подгоризонте FH	3.48	0.66	0.31	1.03	0.75	0.001
N в подгоризонте FH	3.81	0.03	0.01	0.04	0.03	0.000
С в слое 0–30 см	4.04	79.91	68.40	23.92	20.85	0.000
N в слое 0–30 см	1.98	5.72	5.46	0.95	0.97	0.048

Примечание. $\bar{X}_1$ – среднее в категории, $\bar{X}_2$ – общее среднее, SD_1 – стандартное отклонение в категории, SD_2 – общее стандартное отклонение, p – уровень значимости.

Таблица 5. Запасы азота и углерода в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных, 2010–2011 гг., т/га

ЭБГА	L подгоризонт подстилки				F подгоризонт подстилки				H подгоризонт подстилки				0–30 см			
	C		N		C		N		C		N		C		N	
	x	SD	x	SD	x	SD	x	SD	x	SD	x	SD	x	SD	x	SD
Межкronовый кустарничково-зеленомошный	2.02	0.54	0.05	0.01	14.52	3.60	0.38	0.14	7.66	1.22	0.18	0.05	38.69	7.04	1.91	0.41
Еловый кустарничково-зеленомошный	2.24	0.91	0.07	0.03	5.67	1.61	0.18	0.05	12.88	3.37	0.36	0.12	57.65	24.06	2.70	1.25
Еловый мертвopокровный	3.03	0.88	0.10	0.03	3.82	0.98	0.14	0.03	29.75	13.13	0.99	0.47	44.68	17.04	2.17	0.64

Примечание. ЭБГА – элементарный биогеоценоотический ареал; x – среднее; SD – стандартное отклонение.

прежнему доминируют теневыносливые бук и пихта. Таким образом несмотря на то, что такие пихтово-буковые леса достигают значительного возраста (450 лет), в них не наблюдается накопления азота и углерода, а напротив, происходит истощение почв этими элементами. Это объясняется низким качеством опада бука и пихты, содержащего мало азота, и низкой скоростью его разложения. Из-за недостатка света светолюбивые виды с опадом высокого качества развиваться в таких лесах не способны.

Нами ранее было показано, что самые высокие уровни накопления углерода в минеральных горизонтах почв хвойно-широколиственных лесов обнаруживаются в лесах с наибольшим богатством видов растений, принадлежащих к разным функциональным группам и образующих опад разного качества (Kuznetsova et al., 2021). Опад видов хвойных древесных растений и бука характеризуется низкой скоростью разложения, благодаря чему происходит накопление массы органического горизонта, тогда как опад неморальных трав и лиственных деревьев (липа, береза и граб) разлагается с высокой скоростью, что приводит к интенсивной миграции соединений углерода в минеральные слои. Такой смешанный опад является благоприятным субстратом для функционирования почвенной биоты, включая дождевых червей, что способствует накоплению углерода в почве (Гераськина, 2020; Kuznetsova et al., 2021). Высокое функциональное разнообразие расте-

ний, связанное с разным качеством опада, способствует увеличению запасов углерода в минеральных горизонтах почв хвойно-широколиственных лесов. Таким образом, функциональное разнообразие растений, прежде всего, древесных, имеет не меньшее значение для накопления углерода в почвах, чем возраст лесообразователей. Высокому функциональному разнообразию способствует структурное разнообразие, выражающееся в формировании мозаичности и создании высокого разнообразия местообитаний для биоты.

В северотаежных старовозрастных еловых лесах запасы углерода в фитомассе древостоя, как и следовало ожидать, значительно ниже, чем в хвойно-широколиственных лесах, согласно расчетам не превышают 26.4 т С/га [посчитано на основе данных (Манаков, Никонов, 1981)], однако запасы углерода в почвах еловых лесов Мурманской области и хвойно-широколиственных лесов Московского региона сопоставимы (см. табл. 4, 5). Для того, чтобы оценить влияние ели сибирской – основного позднесукцессионного вида таежных лесов европейской части России – на аккумуляцию почвенного углерода, проведем сравнение запасов углерода в почвах межкronовых пространств и подкronовых пространств деревьев ели. В нижних гумифицированных слоях подстилки подкronовых пространств старовозрастной ели по сравнению с межкronовыми пространствами в значительных количествах накапливается и азот, и углерод: запасы азота возрастают почти в пять

раз, а углерода — более, чем в три раза. Максимальные запасы углерода и азота в подстилке (с учетом всех трех подгоризонтов L, F, H) наблюдаются в подкروновых пространствах ели с мертвopокровными пространствами (см. табл. 5): в среднем 37 т/га углерода и 1.2 т/га азота против 24 т/га углерода и 0.7 т/га азота в межкroновых пространствах. Заметно накопление углерода в подкroновых пространствах ели в минеральных слоях почв 0–30 см: 39 т/га в межкroновых пространствах против 58 и 45 т/га под кронами ели возрастом около и старше 200 лет соответственно. Также заметно выше запасы азота в минеральных слоях почв подкroновых пространств ели с кустарничково-зеленомошным покровом, по сравнению с межкroновым пространством (2.7 против 1.9 т/га соответственно). Таким образом, результаты наших исследований показывают, что в таежных лесах без нарушений под деревьями высокого возраста происходит заметное накопление органического углерода и азота в почвах, включая подстилку. Приведенные примеры северотаежных еловых лесов подтверждают, что леса в ходе развития обладают способностью по мере возрастания запасов углерода накапливать в подстилке азот (Yang et al., 2011).

Влияние дождевых червей

В лесах Москворецко-Окской равнины и Северо-Западного Кавказа при переходе к более продвинутой стадии сукцессии происходит увеличение разнообразия почвенной макрофауны, биомассы сапрофагов, числа морфо-экологических (функциональных групп) дождевых червей. В молодых лиственных лесах Москворецко-Окской равнины и Северо-Западного Кавказа преобладают две группы дождевых червей — почвенно-подстилочные и собственно почвенные, группа подстилочных червей малочисленна и встречается преимущественно в валеже. В старовозрастных хвойно-широколиственных лесах обитают четыре группы люмбрицид, включая крупных норных червей. Представители каждой группы населяют как почву, так и валеж — хорошо выраженный микросайт старовозрастных лесов. По биомассе в этих лесах преобладают собственно почвенные и норные виды, за счет которых общая биомасса червей значимо выше, чем в более молодых лесах (Гераськина, 2018, 2020). Благоприятные условия для почвенной фауны создаются благодаря хорошей влагоудерживающей способности почв тяжелого гранулометрического состава и формированию смешанного опада в этих лесах (Kuznetsova et al., 2021).

Пространственное распределение почвенной макрофауны во многом определяется структурным разнообразием леса. В лесах Северо-Западного Кавказа выявлены значимые различия биомассы

сапрофагов между окнами и подкroновыми пространствами всех изученных видов деревьев (граба, пихты, бука, осины). Биомасса сапрофагов в окнах в 2–3 раза выше, чем под кронами деревьев трех стадий хроноряда. Различия в биомассе главным образом связаны с большим обилием дождевых червей в почве окон в сравнении с подкroновыми участками, где среди сапрофагов преобладают мелкие личинки двукрылых, личинки типулид, многоножки-кивсяки и мокрицы. В то время как в окнах высокая биомасса собственно почвенных и норных червей. Биомасса норного вида *Dendrobaena mariupolienis* (крымско-кавказский эндемик) в окнах в 9 раз выше, чем под пологом леса.

В лесах Москворецко-Окской равнины наибольшие значения численности и биомассы макросапрофагов в подкroновых пространствах липы и березы, наименьшие в подкroновых пространствах — ели и дуба. В этих лесах основной вклад в биомассу на всех стадиях сукцессии вносят дождевые черви. По численности под кронами липы и березы также преобладают дождевые черви, под кронами ели и дуба — дождевых червей меньше, многочисленны моллюски, двупарноногие многоножки, личинки двукрылых и мокрицы. Между окнами и подкroновыми пространствами выявлены значимые различия на продвинутой стадии сукцессии: численность и биомасса значимо выше в окнах (40 г/м²), чем под кронами деревьев (20 г/м²).

Дифференцированный подход к изучению влияния дождевых червей разных морфо-экологических групп на свойства почвы, сопряженные с аккумуляцией углерода, более перспективен в сравнении с оценками влияния общей биомассы всех групп червей на отдельные почвенные горизонты (Гераськина, 2020). Наиболее тесные связи выявлены в старовозрастных лесах между биомассой морфо-экологических групп дождевых червей, населяющих органоминеральные горизонты, с содержанием азота и показателем C/N. Биомасса группы почвенно-подстилочных червей отрицательно связана с соотношением C/N в гумусовом горизонте (5–15 см), группы собственно почвенных червей — в более глубоком органоминеральном горизонте (15–30 см), что соответствует глубинам их активности. Биомасса собственно почвенных и норных видов положительно связана с содержанием азота в глубоком органоминеральном горизонте (рис. 2). Также ранее была показана положительная связь между биомассой почвенно-подстилочных червей и содержанием азота в гумусовом горизонте в лесах Москворецко-Окской равнины, где данная группа вносит большой вклад в биомассу (Гераськина, 2020).

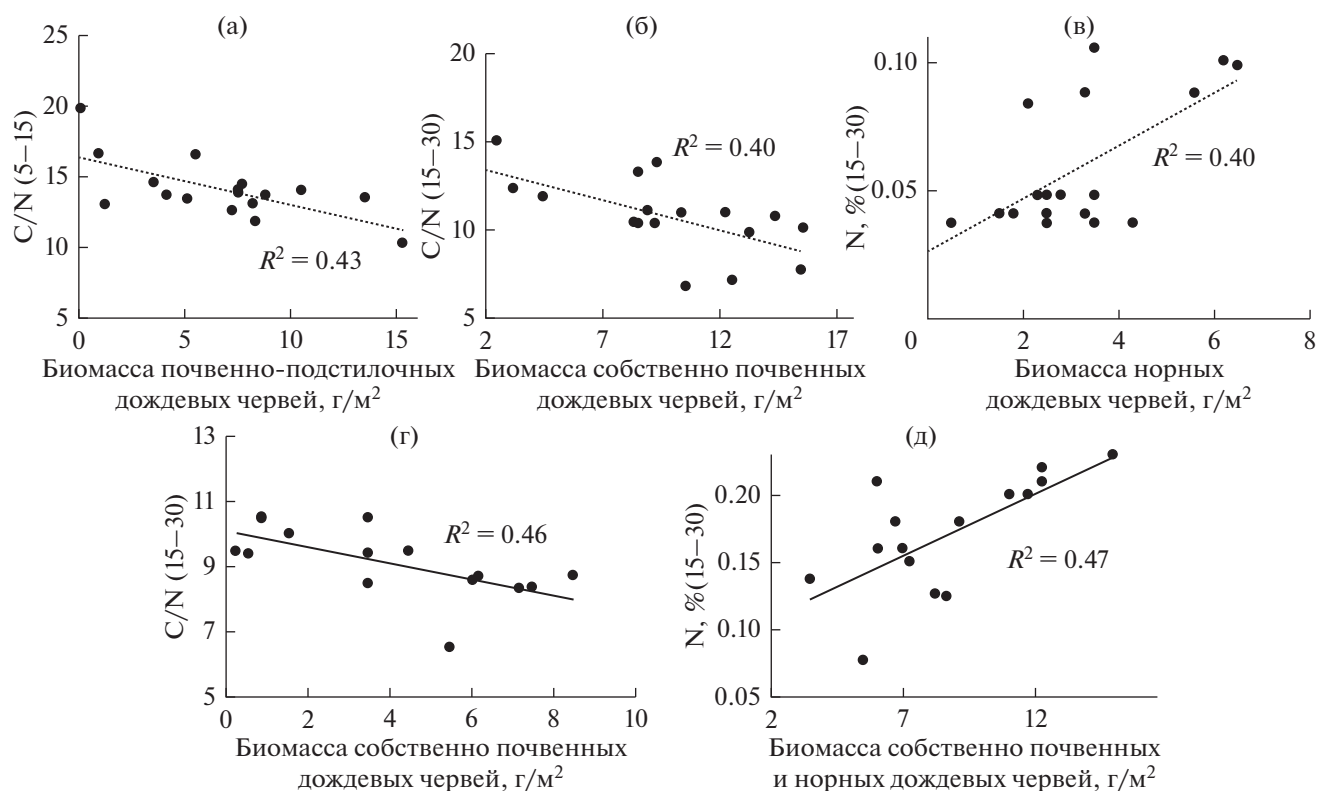


Рис. 2. Взаимосвязи показателя C/N, содержания азота (%) с биомассой разных групп дождевых червей, 2016–2017 гг.

Примечание: а, б, в — позднесукцессионные леса Москворецко-Окской равнины (хвойно-широколиственные); г, д — леса Северо-Западного Кавказа (пихтово-буковые). В скобках приведены глубины почвенных горизонтов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценки на основе методов дистанционного зондирования показали, что площадь старовозрастных лесов России, возраст древостоя в которых превышает 200 лет, составляла 163 млн га по состоянию на 2021 г., то есть около 20% площади, покрытой лесом. Вклад лиственных лесов и лиственных редколесий достигал 87%. Запасы углерода в древесной фитомассе старовозрастных лесов достигли 7.33 млрд т, что составило 13% от общих запасов углерода лесов, при этом 86% углерода фитомассы аккумулируется в лиственных лесах. Актуальной задачей является оценка запасов углерода и их динамики в лесных почвах России, как в результате естественного развития, так и под влиянием антропогенных факторов.

Проведенный анализ литературных данных позволяет сделать вывод о том, что старовозрастные леса продолжают накапливать углерод. На наш взгляд, важнейшей причиной неопределенностей в оценках циклов углерода в старовозрастных лесах является неопределенность самого понятия «старовозрастные леса». Старовозрастные леса, идентифицированные по возрасту древостоя, целесообразно разделять на две группы: (1) леса мозаичного строения с выраженными признаками окон-

ной динамики, ветровально-почвенных комплексов; (2) леса с невыраженными/отсутствующими признаками оконной динамики. Уровень биоразнообразия и особенности функционирования, включая формирование цикла углерода, в этих лесах различаются. Мозаичное строение лесов, то есть высокое разнообразие горизонтальной структуры, способствует накоплению азота и углерода в почвах благодаря создаваемым для различных, в том числе светолюбивых, видов растений условиям функционирования и, соответственно, благодаря повышению качества опада для почвенной биоты. На примере модельных объектов в хвойно-широколиственных лесах Москворецко-Окской равнины показано, что на более продвинутых стадиях сукцессии со смешанным характером опада и выраженной мозаичностью запасы азота и углерода в почвах накапливаются.

Старовозрастные малонарушенные пихто-буковые мертвопокровные леса Северо-Западного Кавказа относятся к самым высокопродуктивным лесам России и Европы. Запасы углерода в древостоях этих лесов в среднем в 4 раза выше, чем в лесах на ранних стадиях сукцессии, но запасы углерода в 30-сантиметровом минеральном слое почв ниже в 1.7 раза (в среднем около 58 т/га против 99 т/га). Это объясняется отсутствием

оконой мозаики, низким качеством опада бука и пихты, и соответственно, низкой скоростью его разложения. Отсутствие выраженной оконной мозаики в этих лесах препятствует заселению светлюбивых видов, в том числе с высоким качеством опада, что могло бы способствовать накоплению опада разного качества и, соответственно, аккумуляции азота и углерода в почвах.

Показана важная роль дождевых червей в регулировании циклов азота и углерода в старовозрастных хвойно-широколиственных лесах. В ходе изменения сукцессионного статуса лесов происходит усложнение видового состава и набора морфо-экологических групп дождевых червей. Видовое богатство, разнообразие морфо-экологических групп и биомасса дождевых червей при сходном гранулометрическом составе почв определяется качеством опада: наиболее благоприятный для поддержания функционального разнообразия дождевых червей — смешанный опад лиственных и хвойных видов древесного полога, подроста и кустарников. Показатели, сопряженные с аккумуляцией углерода, к которым относятся соотношение C/N и содержание азота, коррелируют с биомассой функциональных (морфо-экологических) групп дождевых червей в горизонтах их активности. При увеличении биомассы червей соотношение C/N уменьшается, содержание азота повышается именно в хвойно-широколиственных лесах, формируемых древесными растениями со смешанным (быстро- и медленноразлагаемым) опадом. Сохранению таксономического и функционального разнообразия почвенной фауны в старовозрастных лесах способствует структурное разнообразие, в котором помимо полога разных видов деревьев большое значение отводится валежу и большим прорывам в пологе леса — «окнам».

Хотя запасы углерода в древостое старовозрастных северотаежных еловых лесов значительно ниже, чем в хвойно-широколиственных лесах, в подстилке запасы углерода здесь на порядок выше, чем в равнинных и горных хвойно-широколиственных лесах. При этом максимальные запасы как углерода, так и азота обнаружены под старовозрастными елями, что свидетельствует о способности лесов в ходе развития накапливать азот и углерод в почвах. В минеральном профиле почв (слой 0–30 см) этих лесов запасы углерода в почвах под кронами деревьев ели также оказались существенно выше, чем в межкروновых пространствах, и варьировали в среднем от 45 до 58 т/га против 37 т/га в межкروновых пространствах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ЦЭПЛ РАН (регистрационный № 1022090800034-7-1.6.19) в соответствии с Распоряжением Правительства Российской Федерации от 2 сентября 2022 года

№ 25-15р в целях реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения, направленного на создание единой национальной системы мониторинга климатически активных веществ.

FUNDING

This work was carried out within the framework of the project (registration no. 1022090800034-7-1.6.19) as a component of the innovative project of national importance aimed at creating a unified national system monitoring of climatically active substances, in accordance with the Decree of the Government of the Russian Federation dated September 2, 2022, no. 25-15r.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
- Акулова Л.И., Долгин М.М., Колесникова А.А. Распространение и численность дождевых червей (Lumbricidae) в подзоне средней тайги Республики Коми // Вестн. Ин-та Биологии Коми НЦ УрО РАН. 2017. № 1 (199). С. 4–16.
- Атлас малонарушенных лесных территорий России. М.: Изд-во МСОЭС; Вашингтон: Изд-во World Resources Inst., 2003. 187 с.
- Барталев С.А. Методология комплексного использования спутниковых данных дистанционного зондирования, выборочных наземных наблюдений и моделирования для мониторинга бюджета углерода в лесах России // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса: Материалы 20-й международ. конф. М.: ИКИ РАН, 2022. С. 499.
<https://doi.org/10.21046/20DZZconf-2022a>
- Барталев С.А., Егоров В.А., Жарко В.О., Луян Е.А., Плотников Д.Е., Хвостиков С.А., Шабанов Н.В. Спутниковое картографирование растительного покрова России. М.: ИКИ РАН, 2016. 208 с.
- Биоразнообразие и функционирование лесных экосистем. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 327 с.
- Битюцкий Н.П., Соловьева А.Н., Лукина Е.И., Олейник А.С., Завгородняя Ю.А., Демин В.В., Бызов Б.А. Экскреты дождевых червей стимулятор минерализации соединений азота в почве // Почвоведение. 2007. № 4. С. 468–473.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004 а. Кн. 1. 479 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004 б. Кн. 2. 575 с.
- Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 101 с.
- Ганин Г.Н., Стриганова Б.Р. Факторы формирования и поддержания избыточного видового разнообразия животного населения почв (на примере Дальнего Востока) // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 3. С. 346.

- Гераськина А.П. Влияние дождевых червей разных морфо-экологических групп на аккумуляцию углерода в лесных почвах // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. С. 1–20.
- Гераськина А.П. Динамика комплекса дождевых червей в ходе послерубочных сукцессий в лесах Северо-Западного Кавказа // Вопросы лесной науки. 2018. Т. 1. № 1. С. 1–14.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-2018-1-1-1-14>
- Гераськина А.П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Тр. зоологического ин-та РАН. 2016. Т. 320. № 4. С. 450–466.
- Гераськина А.П., Антощенко В.Ф. Роль микростаций в поддержании функционального разнообразия дождевых червей / Проблемы почвенной зоологии. М.: ИПЭЭ, 2018. С. 59.
- Горнов А.В., Горнова М.В., Тихонова Е.В. и др. Оценка сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов европейской части России на основе популяционного подхода // Лесоведение. 2018. № 4. С. 243–257.
<https://doi.org/10.1134/S0024114818040083>
- Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза // Комаровские чтения. XXI. М.: Наука, 1969. 55 с.
- Евстигнеев О.И., Горнова М.В. Микросайты и поддержание флористического разнообразия высокоствольных ельников (на примере памятника природы “Болото Рыжуха”, Брянская область) // Russian J. of Ecosystem Ecol. 2017. Vol. 2 (2). Р. 1–21.
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-2-2>
- Жуков А.В. Экологическое разнообразие животного населения почв пойменных биогеоценозов р. Самара // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2000. № 7. С. 73–79.
- Журавлева И.В., Комарова А.В., Потапов П.В., Турубанова С.А., Ярошенко А.Ю. Малонарушенные лесные территории в бореальных лесах мира. Происхождение, развитие, значение и возможное будущее концепции малонарушенных лесных территорий применительно к бореальным лесам // Russian J. of Ecosystem Ecol. 2016. Vol. 1 (1). Р. 1–11.
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-1-5>
- Кайдун П.И. Влияние дождевых червей на доступность растениям элементов минерального питания: азота, железа, цинка, марганца и кремния: Дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2018. 153 с.
- Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с.
- Козловская Л.С. Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л.: Наука, 1976. 211 с.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куприн А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 4. С. 1–90.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-2020-3-4-1-90>
- Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / отв. ред. Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.
- Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. М.: КРАСАНД, 2014. 576 с.
- Орлова М.А. Элементарная единица лесного биогеоценоза для оценки экосистемных функций лесов // Тр. Карельского НЦ. Сер. Экологические исследования. 2013. № 6. С. 126–132.
- Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э. Методические подходы к отбору образцов лесной подстилки с учетом мозаичности лесных биогеоценозов // Лесоведение. 2015. № 3. С. 214–221.
- Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.
- Разнообразие и динамика лесных экосистем России / под ред. А.С. Исаева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. Кн. 1. 461 с.
- Разнообразие и динамика лесных экосистем России / под ред. А.С. Исаева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. Кн. 2. 478 с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.—Л.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126. № 1. С. 27–49.
- Смирнова О.В., Коротков В.Н. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии // Ботанический журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 98–109.
- Смирнова О.В., Шевченко Н.Е., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Рефугиумы таежных лесов приполярного Урала // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 2. С. 237–244.
<https://doi.org/10.7868/S0002332918020133>
- Стриганова Б.Р. Исследование роли мокриц и дождевых червей в процессах гумификации разлагающейся древесины // Почвоведение. 1968. № 8. С. 85–90.
- Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошников. СПб.: РБО, 1999. 549 с.
- Фридланд В.М. Проблемы географии, генезиса и классификации почв. М.: Наука, 1986. 243 с.
- Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г., Нильссон С., Булуй Ю.И. Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесобразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). 2-е изд., доп. М.: Рослесхоз, 2008. 886 с.
- Шевченко Н.Е. Роль *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758) в формировании мозаики природного лесного покрова Восточной Европы. Сообщение первое. Динамика ареала и особенности трофической и топической деятельности Европейского зубра в позднем голоцене на территории Восточной Европы // Russian J. of Ecosystem Ecol. 2016. Т. 1. № 2. С. 1–41.
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-3>
- Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н. и др. Сукцессионная динамика растительности и запа-

- сы почвенного углерода в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 163–176.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819030082>
- Afterlife of a tree. Warszawa-Hajnowka: WWF Poland, 2005. 251 p.
- Andriuzzi W.S., Schmidt O., Brussaard L., Faber J.H., Bolger T. Earthworm functional traits and interspecific interactions affect plant nitrogen acquisition and primary production // Applied Soil Ecol. 2016. Vol. 104. P. 148–156.
- Ashwood F., Vanguelova E.I., Benham S., Butt K.R. Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood // Forest Ecosystems. 2019. Vol. 6. № 33. P. 1–12.
- Bossuyt H., Six J., Hendrix P.F. Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts // Soil Biol. and Biochem. 2005. Vol. 37. P. 251–258.
- Cavard X., Macdonald S.E., Bergeron Y., Chen H.Y. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests // Environ. Reviews. 2011. Vol. 19. P. 142–161.
- Dentener F., Drevet J., Lamarque J.F. et al. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: a multi-model evaluation // Glob. Biogeochem. Cycles. 2006. Vol. 20. № 4. Article GB4003.
<https://doi.org/10.1029/2005GB002672>
- Desie E., Van Meerbeek K., De Wandeler H. et al. Positive feedback loop between earthworms, humus form and soil pH reinforces earthworm abundance in European forests // Functional Ecol. 2020. Vol. 34. № 12. P. 2598–2610.
- European Russian Forests. Their Current State and Features of Their History / O.V. Smirnova, M.V. Bobrovsky, L.G. Khanina (Eds.). Heidelberg, Germany: Springer Berlin, 2017. 556 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-024-1172-0>
- FAO and UNEP. The State of the World's Forests 2020. Forests, biodiversity and people. Rome, 2020. 188 p.
<https://doi.org/10.4060/ca8642en>
- Filser J., Faber J.H., Tiunov A.V., Brussaard L. et al. Soil fauna: key to new carbon models // Soil. 2016. Vol. 2. № 4. P. 565–582.
- Garnier P., Makowski D., Hedde M., Bertrand M. Changes in soil carbon mineralization related to earthworm activity depend on the time since inoculation and their density in soil // Scientific Reports. 2022. Vol. 12. № 1. P. 1–10.
- Gundersen P., Thybring E.E., Nord-Larsen T., Vesterdal L., Nadelhoffer K.J., Johannsen V.K. Old-growth forest carbon sinks overestimated // Nature. 2021. Vol. 591. P. E21–E23.
<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03266-z>
- Jenny H. Role of the plant factor in the pedogenic functions // Ecology. 1958. Vol. 39. № 1. P. 5–16.
- Khanina L., Bobrovsky M. Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland // Forest Ecology and Management. 2021. Vol. 491. P. 119172.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119172>
- Kooch Y., Haghverdi K. Earthworms – good indicators for forest disturbance // J. of BioSci. & Biotechnol. 2014. Vol. 3. № 2. P. 155–162.
- Kuznetsova A.I., Geraskina A.P., Lukina N.V. Linking Vegetation, Soil Carbon Stocks, and Earthworms in Upland Coniferous–Broadleaf Forests // Forests. 2021. Vol. 12. № 9. Article 1179.
- Larch wood – a literature review / A. Bergstedt, C. Lyck (Eds.). Copenhagen: Forest & Landscape Denmark, 2007 115 p.
- Lavelle P. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function // Advances in Ecol. Research. 1997. Vol. 27. P. 93–132.
- Lavelle P., Martin A. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics // Soil Biol. and Biochem. 1992. Vol. 24. № 12. P. 1491–1498.
- Lee K.E. Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use. Sydney: Academic Press, 1985. 411 p.
- Lee S.Y., Foster R.C. Soil fauna and soil structure // Australian J. of Soil Research. 1991. Vol. 29. P. 745–775.
- Lemtiri A., Colinet G., Alabi T., Cluzeau D., Zirbes L., Hau-bruge E., Francis F. Impacts of earthworms on soil components and dynamics. A review // Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement. 2014. Vol. 18. P. 1–13.
- Luyssaert S., Schulze E.-D., Knohl A., Law B.E., Ciais P., Grace J. Reply to: Old-growth forest carbon sinks overestimated // Nature. 2021. Vol. 591. P. E24–E25.
<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03267-y>
- Luyssaert S., Schulze E.-D., Börner A., Knohl A., Hessenmüller D., Law B.E., Ciais P., Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks // Nature. 2008. Vol. 455. P. 213–215.
<https://doi.org/10.1038/nature07276>
- Makeschin F. Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta): Important promoters of soil development and soil fertility / G. Benckiser (Ed.). Fauna in soil ecosystems. Recycling processes, nutrient fluxes and agricultural production. Florida: CRC Press, 1997. P. 173–223.
- McDaniel J.P., Stromberger M.E., Barbarick K.A., Cranshaw W. Survival of *Aporrectodea caliginosa* and its effects on nutrient availability in biosolids amended soil // Applied Soil Ecol. 2013. Vol. 71. P. 1–6.
- Odum E.P. The Strategy of Ecosystem Development // Sci. 1969. Vol. 164. P. 262–270.
<https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Old-Growth Forests: A Literature Review of the Characteristics of Eastern North American Forests. Vermont Natural Resources Council. 2005. 20 p.
- Potapov P., Yaroshenko A., Turubanova S., Dubinin M., Laestadius L., Thies C., Aksenov D., Egorov A., Yesipova Y., Glushkov I., Karpachevskiy M., Kostikova A., Manisha A., Tsybikova E., Zhuravleva I. Mapping the world's intact forest landscapes by remote sensing // Ecology and Society. 2008. Vol. 13 (2). P. 51.
<https://doi.org/10.5751/ES-02670-130251>
- Roturier S., Roue M. Of forest, snow and lichen: Sámi reindeer herders' knowledge of winter pastures in northern Sweden // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 258. P. 1960–1967.

- Rozen A., Myslajek R.W., Sobczyk L. Altitude versus vegetation as the factors influencing the diversity and abundance of earthworms and other soil macrofauna in montane habitat (Silesian Beskid Mts, Western Carpathians) // *Polish J. of Ecology*. 2013. Vol. 61. № 1. P. 145–156.
- Sabatini F.M., Bluhm H., Kun Z. et al. European primary forest database v2.0 // *Scientific Data*. 2021. Vol. 8. Article 220.
<https://doi.org/10.1038/s41597-021-00988-7>
- Schmidt M.W., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kögel-Knabner I., Lehmann J., Manning D.A.C., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S., Trumbore S.E. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property // *Nature*. 2011. Vol. 478. P. 49–56.
- Schulze E.-D., Wirth C., Mollicone D., von Lüpke N., Ziegler W., Achard F., Mund M., Prokushkin A., Scherbina S. Factors promoting larch dominance in central Siberia: fire versus growth performance and implications for carbon dynamics at the boundary of evergreen and deciduous conifers // *Biogeosci.* 2012. Vol. 9. P. 1405–1421.
<https://doi.org/10.5194/bg-9-1405-2012>
- Shevchenko N., Geraskina A., Kuprin A., Grabenko E. The role of canopy gaps in maintaining biodiversity of plants and soil macrofauna in the forests of the northwestern Caucasus // *Ecological Questions*. 2021. Vol. 32. № 2. P. 93–110.
<https://doi.org/10.12775/EQ.2021.017>
- Smirnova O.V., Popadyuk R.V., Evstigneev O.I., Minaeva T.Yu., Shaposhnikov E.S., Morozov A.S., Yanitskaya T.O., Kuznetsova T.V., Ripa S.I., Samokhina T.Yu., Romanovskii A.M., Komarov A.S. Current state of coniferous-broad-leaved forests in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamic. Pushchino: PRC RAS Preprint, 1995. 76 p.
- The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems / H. Remmert (Ed.). *Ecological Studies*. Springer, Berlin, Heidelberg, 1991. Vol. 85. 168 p.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-75650-4_1
- Wirth C., Messier C., Bergeron Y., Frank D., Kahl A. Old-Growth Forest Definitions: a Pragmatic View // *Old-Growth Forests*. *Ecological Studies*. 2009. Vol. 207. P. 11–33.
https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8_2
- Yang Y., Luo Y., Finzi A.C. Carbon and nitrogen dynamics during forest stand development: a global synthesis // *New Phytologist*. 2011. Vol. 190. № 4. P. 977–989.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03645.x>
- Zhang W., Hendrix P.F., Dame L.E. et al. Earthworms facilitate carbon sequestration through unequal amplification of carbon stabilization compared with mineralization // *Nature Communications*. 2013. Vol. 4. № 1. P. 1–9.
- Zhou G., Liu S., Li Z., Zhang D., Tang X., Zhou C., Yan J., Mo J. Old-growth forests can accumulate carbon in soils // *Sci.* 2006. Vol. 314. № 5804. P. 1417.
<https://doi.org/10.1126/science.1130168>

Role of Old-Growth Forests in Carbon Accumulation and Storage

N. V. Lukina¹*, S. A. Bartalev^{1, 2}, A. P. Geraskina¹, A. S. Plotnikova¹, A. V. Gornov¹, D. V. Ershov¹, E. A. Gavriluk¹, A. I. Kuznetsova¹, N. E. Shevchenko¹, E. V. Tikhonova¹, M. A. Danilova¹, D. N. Tebenkova¹, V. E. Smirnov¹, and E. V. Ruchinskaya¹

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

²Space Research Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: lukina@cepl.rssi.ru

The paper provides a brief analysis of well-known works containing evidence of carbon accumulation in old-growth forests. The analysis of the current state of the problem allows us to conclude that old-growth forests continue to accumulate carbon. A map of old-growth forests in Russia, identified on the basis of tree age higher than 200 years, using remote sensing data, is presented, and estimates of carbon pools in these forests are discussed. According to the estimates obtained, the area of old-growth forests in Russia was 163 mln ha as of 2021, and carbon stocks in phytomass reached 7.33 bln t, with the contribution of larch forests and larch woodlands of 86%. It is shown that the most important cause of uncertainties in the estimates of carbon cycles in old-growth forests is the uncertainty of the concept of “old-growth forests.” The mosaic structure of forests, that is, the high horizontal structural diversity, contributes to the accumulation of nitrogen and carbon in soils due to the creation of functioning conditions for various plant species, including light-loving ones, and, accordingly, due to the presence of litter of different quality, which is important for soil biota. Old-growth mosaic forests in Moskvoretsko-Oka Plain accumulated more nitrogen and carbon in soils than forests at an earlier stage of succession with a low mosaicity (in average 80 t/ha versus 60 t/ha in the 30-cm layer). The old-growth fir-beech dead-cover forests of the Northwestern Caucasus, whose tree stand is characterized by the highest productivity in Russia and Europe and high carbon reserves in the tree stand, are characterized by low carbon stock in soils compared to forests at an earlier stage of development (in average 58 t/ha versus 99 t/ha in 30-cm layer). This is due to the low quality of beech and fir litter and the absence of a pronounced window mosaic, which prevents the colonization of light-loving plant species, including with a high quality of litter. It is shown that, along with microorganisms, it is necessary to take into account such agents of decomposition, mineralization and humification as earthworms, which play a key role in carbon cycles. Carbon stock in the litter of northern taiga spruce forests is an order of magnitude higher than in coniferous-broad-leaved forests; in the litter and in the mineral layer of 0–30 cm, the carbon reserves under the crowns of spruce

trees for about 200 years turned out to be significantly higher than in the spaces between the crowns, exceeding 80 t/ha.

Keywords: old-growth forests, mosaic, carbon, nitrogen, litter quality, soil, earthworms

REFERENCES

- Afterlife of a tree*. Bobiec A., Ed. Warszawa-Hajnowka: WWF Poland, 2005. 251 p.
- Akkumulyatsiya ugleroda v lesnykh pochvakh i suksessionnyi status lesov* [Carbon Accumulation in Forest Soils and Forest Succession Status]. Moscow: KMK Sci. Press Publ., 2018. 232 p.
- Akulova L.I., Dolgin M.M., Kolesnikova A.A. Distribution and abundance of earthworms (Lumbricidae) in middle taiga of the Komi Republic. *Vestn. Inst. Biol. Komi NTs UrO RAN*, 2017, vol. 199, no. 1, pp. 4–16. (In Russ.).
- Andriuzzi W.S., Schmidt O., Brussaard L., Faber J.H., Bolger T. Earthworm functional traits and interspecific interactions affect plant nitrogen acquisition and primary production. *Appl. Soil Ecol.*, 2016, vol. 104, pp. 148–156.
- Ashwood F., Vangelova E.I., Benham S., Butt K.R. Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood. *For. Ecosyst.*, 2019, vol. 6, no. 33, pp. 1–12.
- Atlas malonarushennykh lesnykh territorii Rossii* [Atlas of Intact Forest Territories of Russia]. Moscow: MSoES Publ.; Washington: World Resources Inst. Publ., 2003. 187 p.
- Bartalev S.A. Methodology for the integrated use of satellite remote sensing data, selected ground observations and modeling for monitoring the forest carbon budget in Russia. In *Sovremennye problemy dstantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa: materialy 20-i mezhd. konf.* [Current Problems in Remote Sensing of the Earth from Space. Proc. of the 20th International Conference]. Moscow: Space Res. Inst. RAS, 2022, p. 499. (In Russ.).
<https://doi.org/10.21046/20DZZconf-2022a>
- Bartalev S.A., Egorov V.A., Zharko V.O., Lupyan E.A., Plotnikov D.E., Khvostikov S.A., Shabanov N.V. *Sputnikovoe kartografirovaniye rastitel'nogo pokrova Rossii* [Land Cover Mapping over Russia Using Earth Observation Data]. Moscow: Space Res. Inst. RAS, 2016. 208 p.
- Bioraznoobrazie i funktsionirovaniye lesnykh ekosistem* [Biodiversity and Functioning of Forest Ecosystems]. Moscow: KMK Sci. Press Publ., 2021. 327 p.
- Bityutskii N.P., Solov'eva A.N., Lukina E.I., Oleinik A.S., Zavgorodnyaya Yu.A., Demin V.V., Byzov B.A. Stimulating effect of earthworm excreta on the mineralization of nitrogen compounds in soil. *Eurasian Soil Sci.*, 2007, vol. 40, no. 4, pp. 426–431.
- Bossuyt H., Six J., Hendrix P.F. Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts. *Soil Biol. Biochem.*, 2005, vol. 37, pp. 251–258.
- Cavard X., Macdonald S.E., Bergeron Y., Chen H.Y. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environ. Rev.*, 2011, vol. 19, pp. 142–161.
- Dentener F., Drevet J., Lamarque J.F., Bey I., Eickhout B., Fiore A.M., Hauglustaine D., Horowitz L.W., Krol M., Kulshrestha U.C., Lawrence M., Galy-Lacaux C., Rast S., Shindell D., Stevenson D., van Noije T., Atherton C., Bell N., Bergman D., Butler T., Cofala J., Collins B., Doherty R., Ellingsen K., Galloway J., Gauss M., Montanaro V., Müller J.F., Pitari G., Rodriguez J., Sanderson M., Solomon F., Strahan S., Schultz M., Sudo K., Szopa S., Wild O. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: a multimodel evaluation. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 2006, vol. 20, iss. 4, no. GB4003.
<https://doi.org/10.1029/2005GB002672>
- Desie E., van Meerbeek K., de Wandeler H., Bruelheide H., Domisch T., Jaroszewicz B., Joly F.-X., Vancampenhout K., Vesterdal L., Muys B. Positive feedback loop between earthworms, humus form and soil pH reinforces earthworm abundance in European forests. *Funct. Ecol.*, 2020, vol. 34, iss. 12, pp. 2598–2610.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13668>
- Dylis N.V. Structure of the Forest Biogeocoenosis. In *Komarovskie chteniya, 21* [Komarovsky Readings, 21]. Moscow: Nauka Publ., 1969. 55 p. (In Russ.).
- European Russian Forests. Their Current State and Features of Their History*. Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G., Eds. Heidelberg: Springer Berlin, 2017. 556 p.
- Evstigneev O.I., Gornova M.V. Microsites and maintenance of floristic diversity of tall-herb spruce forest (on the example of the Ryzhukha Swamp natural monument, Bryansk region). *Russ. J. Ecosyst. Ecol.*, 2017, vol. 2, no. 2, pp. 1–21. (In Russ.).
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-2-2>
- FAO and UNEP. The State of the World's Forests 2020. Forests, biodiversity and people*. Rome, 2020. 188 p.
<https://doi.org/10.4060/ca8642en>
- Filser J., Faber J.H., Tiunov A.V., Brussaard L., Frouz J., de Deyn G., Uvarov A.V., Berg M.P., Lavelle P., Loreau M., Wall D.H., Querner P., Eijsackers H., Jiménez J.J. Soil fauna: key to new carbon models. *Soil*, 2016, vol. 2, no. 4, pp. 565–582.
<https://doi.org/10.5194/soil-2-565-2016>
- Fridland V.M. *Problemy geografii, genezisa i klassifikatsii pochv* [Problems of Geography, Genesis and Classification of Soils]. Moscow: Nauka Publ., 1986. 243 p.
- Ganin G.N., Striganova B.R. Factors determining the origin and maintenance of redundant species diversity of the soil animal population (by a case study of the Far East) *Biol. Bull.*, 2012, vol. 39, no. 3, pp. 288–301.
- Garnier P., Makowski D., Hedde M., Bertrand M. Changes in soil carbon mineralization related to earthworm activity depend on the time since inoculation and their density in soil. *Sci. Rep.*, 2022, vol. 12, no. 1, pp. 1–10.
- Geraskina A.P. Dynamics of the complex of earthworms during of successions after-felling in the forests of the North-Western Caucasus. *Vopr. Les. Nauki*, 2018,

- vol. 1, no. 1, pp. 1–14. (In Russ.).
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-2018-1-1-1-14>
- Geraskina A.P. Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) near the township Dombay of Teberda reserve (North-west Caucasus, Karachay-Cherkessia). *Tr. Zoolog. Inst. RAN*, 2016, vol. 320, no. 4, pp. 450–466. (In Russ.).
- Geraskina A.P. Impact of earthworms of different morpho-ecological groups on carbon accumulation in forest-soils. *Vopr. Les. Nauki*, 2020, vol. 3, no. 2, pp. 1–20. (In Russ.).
- Geraskina A.P., Antoshchenkov V.F. The role of microsites in the maintenance of earthworm functional diversity. In *Problemy pochvennoi zoologii* [Challenges of Soil Zoology]. Moscow: KMK Sci. Press Publ., 2018, 59 p. (In Russ.).
- Gornov A.V., Gornova M.V., Tikhonova E.V., Shevchenko N.E., Kuznetsova A.I., Ruchinskaya E.V., Teben'kova D.N. Population-based assessment of succession stage of mixed forests in European part of Russia. *Lesoved.*, 2018, no. 4, pp. 243–257. (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0024114818040083>
- Gundersen P., Thybring E.E., Nord-Larsen T., Vesterdal L., Nadelhoffer K.J., Johannsen V.K. Old-growth forest carbon sinks overestimated. *Nature*, 2021, vol. 591, no. E21–E23.
<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03266-z>
- Jenny H. Role of the plant factor in the pedogenic functions. *Ecol.*, 1958, vol. 39, no. 1, pp. 5–16.
- Kaidun P.I. The influence of earthworms on the availability of mineral nutrients to plants: nitrogen, iron, zinc, manganese and silicon. *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*. St. Petersburg, 2018. 153 p. (In Russ.).
- Karpachevskii L.O. *Pestota pochvennogo pokrova v lesnom biogeotsenoze* [Heterogeneity of the Ground Cover in the Forest Biogeocenoses]. Moscow: MSU Publ., 1977. 312 p.
- Khanina L., Bobrovsky M. Value of large Quercus robur fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland. *For. Ecol. Manage.*, 2021, vol. 491, pp. 119172.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119172>
- Kooch Y., Haghverdi K. Earthworms – good indicators for forest disturbance. *J. BioSci. Biotechnol.*, 2014, vol. 3, no. 2, pp. 155–162.
- Kozlovskaya L.S. *Rol' pochvennykh bespozvonochnykh v transformatsii organicheskogo veshchestva bolotnykh pochv* [The Role of Invertebrates in the Transformation of Organic Matter of Bog Soils]. Leningr.: Nauka Publ., 1976. 211 p.
- Kuznetsova A.I., Geraskina A.P., Lukina N.V., et al. Linking Vegetation, Soil Carbon Stocks, and Earthworms in Upland Coniferous–Broadleaf Forests. *Forests*, 2021, vol. 12, iss. 9, no. 1179.
- Larch wood – a literature review*. Bergstedt A., Lyck C., Eds. Copenhagen: Forest & Landscape Denmark, 2007. 115 p.
- Lavelle P. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv. Ecol. Res.*, 1997, vol. 27, pp. 93–132.
- Lavelle P., Martin A. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biol. Biochem.*, 1992, vol. 24, no. 12, pp. 1491–1498.
- Lee K.E. *Earthworms: Their ecology and relationships with soils and land use*. Sydney: Academic Press, 1985. 411 p.
- Lee S.Y., Foster R.C. Soil fauna and soil structure. *Aust. J. Soil Res.*, 1991, vol. 29, pp. 745–775.
- Lemtiri A., Colinet G., Alabi T., Cluzeau D., Zirbes L., Haubruge E., Francis F. Impacts of earthworms on soil components and dynamics. A review. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 2014, vol. 18, pp. 1–13.
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Gornova M.V. Biodiversity and climate regulating functions of forests: current issues and prospects for research. *Vopr. Les. Nauki*, 2020, vol. 3, no. 4, pp. 1–90. (In Russ.).
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-2020-3-4-1-90>
- Luyssaert S., Schulze E.-D., Knohl A., Law B.E., Ciais P., Grace J. Reply to: Old-growth forest carbon sinks overestimated. *Nature*, 2021, vol. 591, no. E24–E25.
<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03267-y>
- Luyssaert S., Schulze E.-D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B.E., Ciais P., Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 2008, vol. 455, pp. 213–215.
<https://doi.org/10.1038/nature07276>
- Makeschin F. Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta): Important promoters of soil development and soil fertility. In *Fauna in soil ecosystems. Recycling processes, nutrient fluxes and agricultural production*. Benckiser G., Ed. Florida: CRC Press, 1997, pp. 173–223.
- McDaniel J.P., Stromberger M.E., Barbarick K.A., Cranshaw W. Survival of Aporectodea caliginosa and its effects on nutrient availability in biosolids amended soil. *Appl. Soil Ecol.*, 2013, vol. 71, pp. 1–6.
- Metodicheskie podkhody k ekologicheskoi otsenke lesnogo pokrova v basseine maloi reki* [Methodological Approaches to Environmental Assessment of the Forest Cover in the Basin of the Small Rivers]. Zaugol'nova L.B., Braslavskaya T.Yu., Eds. Moscow: KMK Sci. Press Publ., 2010. 383 p.
- Odum E.P. The Strategy of Ecosystem Development: An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. *Science*, 1969, vol. 164, pp. 262–270.
<http://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Old-Growth Forests: A Literature Review of the Characteristics of Eastern North American Forests*. Vermont: Vermont Natural Resources Council, 2005. 20 p.
- Onipchenko V.G. *Funktsional'naya fitotsenologiya: Sinekologiya rastenii* [Functional Phytosociology: Plants Synecology]. Moscow: KRASAND Publ., 2014. 576 p.
- Orlova M.A. Elementary unit of the forest biogeocenotic cover for investigation of forest ecosystem functions. *Tr. Kareli. NTs. Ser. Ekolog. Issled.*, 2013, no. 6, pp. 126–132. (In Russ.).
- Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E. Methodology of forest litter sampling taking into account the patchiness of forest biogeocenoses. *Lesoved.*, 2015, no. 3, pp. 214–221. (In Russ.).

- Perel' T.S. *Rasprostraneniye i zakonomernosti raspredeleniya dozhddevykh chervei fauny SSSR* [Distribution and Distribution Regularities of Earthworms in the USSR Fauna]. Moscow: Nauka Publ., 1979. 272 p.
- Potapov P., Yaroshenko A., Turubanova S., Dubinin M., Laestadius L., Thies C., Aksenov D., Egorov A., Yesipova Y., Glushkov I., Karpachevskiy M., Kostikova A., Manisha A., Tsybikova E., Zhuravleva I. Mapping the world's intact forest landscapes by remote sensing. *Ecol. Soc.*, 2008, vol. 13, iss. 2, no. 51. <https://doi.org/10.5751/ES-02670-130251>
- Ramenskii L.G. *Vvedenie v kompleksnoye pochvenno-geobotanicheskoye issledovanie zemel'* [Introduction to a Comprehensive Soil-Geobotanical Study of Land]. Moscow-Lening. Sel'khozgiz Publ., 1938. 620 p.
- Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii. Tom 1* [Forest Ecosystems of Russia: Diversity and Dynamics. Volume 1]. Isaev A.S., Ed. Moscow: KMK Sci. Press Publ., 2012. 461 p.
- Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii. Tom 2* [Forest Ecosystems of Russia: Diversity and Dynamics. Volume 2]. Isaev A.S., Ed. Moscow: KMK Sci. Press Publ., 2013. 478 p.
- Roturier S., Roue M. Of forest, snow and lichen: Sámi reindeer herders' knowledge of winter pastures in northern Sweden. *For. Ecol. Manage.*, 2009, vol. 258, pp. 1960–1967.
- Rozen A., Mysłajek R.W., Sobczyk L. Altitude versus vegetation as the factors influencing the diversity and abundance of earthworms and other soil macrofauna in montane habitat (Silesian Beskid Mts, Western Carpathians). *Pol. J. Ecol.*, 2013, vol. 61, no. 1, pp. 145–156.
- Sabatini F.M., Bluhm H., Kun Z., Aksenov D., Atauri J.A., Buchwald E., Burrascano S., Cateau E., Diku A., Marques Duarte I., Fernández López Á.B., Garbarino M., Grigoriadis N., Horváth F., Keren S., Kitenberga M., Kiš A., Kraut A., Ibisch P.L., Larrieu L., Lombardi F., Matovic B., Nicolae Melu R., Meyer P., Midteng R., Mikac S., Mikoláš M., Mozgeris G., Panayotov M., Pisek R., Nunes L., Ruete A., Schickhofer M., Simovski B., Stillhard J., Stojanovic D., Szwagrzyk J., Tikkanen O.-P., Toromani E., Volosyanchuk R., Vrška T., Waldherr M., Yermokhin M., Zlatanov T., Zagidullina A., Kuemmerle T. European primary forest database v2.0. *Sci. Data*, 2021, vol. 8, no. 220. <https://doi.org/10.1038/s41597-021-00988-7>
- Schmidt M.W., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kögel-Knabner I., Lehmann J., Manning D.A.C., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S., Trumbore S.E. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 2011, vol. 478, pp. 49–56.
- Schulze E.-D., Wirth C., Mollicone D., von Lüpke N., Ziegler W., Achard F., Mund M., Prokushkin A., Scherbina S. Factors promoting larch dominance in central Siberia: fire versus growth performance and implications for carbon dynamics at the boundary of evergreen and deciduous conifers. *Biogeosci.*, 2012, vol. 9, pp. 1405–1421. <https://doi.org/10.5194/bg-9-1405-2012>
- Shevchenko N.E. The role of Bison bonasus (Linnaeus, 1758) in the mosaic formation of natural forest cover in Eastern Europe. First article. The dynamics of the area, and features of the food and topical activity of the European bison in the late Holocene in Eastern Europe. *Russ. J. Ecosyst. Ecol.*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 1–41. (In Russ.). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-3>
- Shevchenko N.E., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Smirnov V.E., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Grabenko E.A., Tikhonova E.V., Lukina N.V. Succession dynamics of vegetation and storages of soil carbon in mixed forests of Northwestern Caucasus. *Lesoved.*, 2019, no. 3, pp. 163–176. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0024114819030082>
- Shevchenko N., Geraskina A., Kuprin A., Grabenko E. The role of canopy gaps in maintaining biodiversity of plants and soil macrofauna in the forests of the northwestern Caucasus. *Ecol. Quest.*, 2021, vol. 32, no. 2, pp. 93–110. <https://doi.org/10.12775/EQ.2021.017>
- Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Nil'sson S., Bului Yu.I. *Tablitsy i modeli khoda rosta i produktivnosti nasazhdenii osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod Severnoi Evrazii (normativno-spravochnye materialy)* [Tables and Models of Growth and Productivity of Forests of Major Forest Forming Species of Northern Eurasia (Standard and Reference Materials)]. Moscow: Fed. Forest. Agency, 2008. 886 p.
- Smirnova O.V., Bobrovskii M.V., Khanina L.G., Smirnov V.E. Succession status of old-growth spruce and spruce-fir forests in European Russia. *Uspekhi Sovrem. Biol.*, 2006, vol. 126, no. 1, pp. 27–49. (In Russ.).
- Smirnova O.V., Korotkov V.N. Oldgrowth forests of North-West Karelia Pjaozero forest management unit. *Botanich. Zh.*, 2001, vol. 86, no. 1, pp. 98–109. (In Russ.).
- Smirnova O.V., Popadyuk R.V., Evstigneev O.I., Minaeva T.Yu., Shaposhnikov E.S., Morozov A.S., Yanitskaya T.O., Kuznetsova T.V., Ripa S.I., Samokhina T.Yu., Romanovskii A.M., Komarov A.S. *Current state of coniferous-broad-leaved forests in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamic*. Pushchino: PRC RAS Preprint, 1995. 76 p.
- Smirnova O.V., Shevchenko N.E., Khanina L.G., Bobrovskii M.V. Refugium of Boreal Forests of the Circumpolar Urals. *Izv. Akad. Nauk. Ser. Biol.*, 2018, no. 2, pp. 237–244. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0002332918020133>
- Striganova B.R. Investigation of the role of woodlice and earthworms in the processes of humification of decomposing wood. *Pochvoved.*, 1968, no. 8, pp. 85–90. (In Russ.).
- Suktsessionnyye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya* [Succession Processes in Russian Nature Reserves and Problems of Biological Diversity Conservation]. Smirnova O.V., Shaposhnikova E.S., Eds. St. Petersburg: Rus. Botan. Soc., 1999. 549 p.
- The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. Ecological Studies*, Remmert H., Ed. Heidelberg: Springer, 1991, vol. 85. 168 p.
- Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. Tom 1* [Eastern European Forest in the Holocene and Modern History. Volume 1.]. Smirnova O.V., Ed. Moscow: Nauka Publ., 2004a. 479 p.

- Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. Tom 2* [Eastern European Forest in the Holocene and Modern History. Volume 2]. Smirnova O.V., Ed. Moscow: Nauka Publ., 2004b. 575 p.
- Vsevolodova-Perel' T.S. *Dozhdevye chervi fauny Rossii. Kadastr i opredelitel'* [Earthworms of Russia. Cadastr and Key-book]. Moscow: Nauka Publ., 1997. 101 p.
- Wirth C., Messier C., Bergeron Y., Frank D., Kahl A. Old-Growth Forest Definitions: a Pragmatic View. In *Old-Growth Forests. Ecological Studies*, vol. 207, Heidelberg: Springer Berlin, 2009, pp. 11–33.
https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8_2
- Yang Y., Luo Y., Finzi A.C. Carbon and nitrogen dynamics during forest stand development: a global synthesis. *New Phytol.*, 2011, vol. 190, iss. 4, pp. 977–989.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03645.x>
- Zhang W., Hendrix P.F., Dame L.E., Burke R.A., Wu J., Neher D.A., Li J., Shao Y., Fu Sh. Earthworms facilitate carbon sequestration through unequal amplification of carbon stabilization compared with mineralization. *Nat. Commun.*, 2013, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.
- Zhou G., Liu S., Li Z., Zhang D., Tang X., Zhou C., Yan J., Mo J. Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science*, 2006, vol. 314, iss. 5804, no. 1417.
<https://doi.org/10.1126/science.1130168>
- Zhukov A.V. The soil zoological diagnostics on the basis of the trophic structure analysis of soil mesofauna in steppe Pridneprovsky region. *Visn. Dnipropetr. Univ. Biol. Ekol.*, 2000, no. 7, pp. 73–79. (In Russ.).
- Zhuravleva I.V., Komarova A.V., Potapov P.V., Turubanova S.A., Yaroshenko A.Yu. Mildly-damaged forest areas in boreal forests of the world. The origin, development, importance and probable future of the concept of mildly-damaged forest areas with regard to boreal forests. *Russ. J. Ecosyst. Ecol.*, 2016, vol. 1, no. 1, pp. 1–11. (In Russ.).
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-1-5>