

Модели накопления углерода В период послепожарной сукцессии лиственницы Каяндера (*Larix sibirica*) Леса Сибири

Хизер Д. Александр¹*, Мишель К. Мэк¹, Скотт Гетц², Майкл М.
Лоранти², Питер С.А. Бек², Камала Эрл¹, Сергей Зимов³, Сергей
Давыдов³ и Кэтрин С. Томпсон⁴

¹Кафедра биологии, Университет Флориды, почтовый ящик 118526, Гейнсвилл, Флорида 32611, США;

Woods Hole Road, Фалмут, Массачусетс 02540-1644, США;

Отделение Российс кой академии наук, г. Черский, Республика Саха (Якутия), Российс кая Федерация;

Парк Авеню, Порт-Анджелес, Вашингтон 98362, США

²Исследовательский центр Вудс-Хоул, 149

³Северовосточная научная станция, Тихоокеанский институт географии, Дальний Восток

⁴Служба национальных парков, 600 Е

АБСТРАКТНЫЙ

Увеличение пожарной активности в бореальных лесах может повлиять на глобальные запасы наземного углерода (C) за счет уменьшения возрастнаго и изменения пополнения деревьев, что приведет к модели возобновления леса, которые отличаются от моделей допожарных насаждений. Чтобы улучшить наше понимание моделей накопления C после пожара в бореальных лесах, мы оценили надземные и подземные запасы C в 17 насаждениях лиственницы Каяндера (*Larix sibirica*) на северо-востоке Сибири, которые различались как в годы после пожара, так и в отношении плотности насаждений.

Раннесукцессионные насаждения (<20 лет) экспонируются

низкая численность лиственниц и, как следствие, низкая плотность, надземная биомасса лиственниц и надземная чистая первичная продуктивность (ANPPtree).

Среднесукцессионные насаждения (возраст от 21 до 70 лет) были разновозрастными с значительной изменчивостью плотности насаждений. Высокоплотные среднесукцессионные насаждения имели в 21 раз более высокие темпы ANPPtree, чем низкоплотные насаждения (252 против 12 г C м⁻² г⁻¹) и в 26 раз больше C в надземной биомассе лиственниц (2186 против 85 г C м⁻²). Плотность мало влияла на общие запасы углерода в почве.

В поздней сукцессии (>70 лет) надземная биомасса лиственниц, ANPPtree и запасы углерода в органическом слое почвы увеличивались с возрастом насаждения. Эти насаждения были низкоплотными и разновозрастными, содержали как взрослые деревья, так и новые побеги. Быстрое накопление надземной биомассы лиственниц в высокоплотных, среднесукцессионных насаждениях позволило им получить запасы углерода, аналогичные тем, что во многих

старые низкоплотные насаждения (8000 г C м⁻²). Если частота пожаров увеличивается без изменения плотности насаждений, запасы углерода на уровне ландшафта могут снизиться, но если плотность лиственниц также увеличивается, большие надземные запасы углерода в высокоплотных насаждениях могут компенсировать более короткий цикл сукцессии.

Ключевые слова: лиственница Сибирь; углерод; пожар; сукцессия; возраст деревьев; густота; потепление климата.

Получено 26 января 2012 г.; принято 3 мая 2012 г.

Электронный дополнительный материал: Онлайн-версия этой статьи ([doi:10.1007/s10021-012-9567-6](https://doi.org/10.1007/s10021-012-9567-6)) содержит дополнительный материал, доступный авторизованному пользователю.

Вклад авторов: HDA: Выполнение исследований, анализ данных и написание рукописи; MCM: Разработка исследований, анализ данных, выполнение исследований, помощь в подготовке рукописи; SG: Разработка исследований, выполнение исследований, помощь в подготовке рукописи; ML: Выполнение исследований, помощь в подготовке рукописи; PSAB: предварительное определение границ мест обитания, помощь в подготовке рукописи; KE: выполнение исследований, помощь в подготовке рукописи; SZ: помощь в полевом отборе проб и подготовке рукописи; SD: помощь в полевом отборе проб и подготовке рукописи; CCT: представление частей данных аллометрии и биомассы, помощь в подготовке рукописи.

*Автор-корреспондент; электронная почта: hdalexander@ufl.edu

Published online: 27 June 2012

ВВЕДЕНИЕ

Модели глобальных изменений предсказывают, что все более восприимчивыми к пожарам по мере потепления и засушливости климата (Flannigan и др. 2005; Wotton и др. 2010). Поскольку бореальные леса поглотят большую часть мировых запасов наземного углерода (C) (Kasischke 2000), вызванные климатом изменения в режимах бореальных пожаров могут изменить глобальный цикл (Harden и др. 2000; Bond-Lamberty и др. 2007; Turetsky и др. 2011) и будущий климат (Randerson и др. 2006). По мере увеличения частоты и интенсивности пожаров наземные и поверхностные запасы C в почве первоначально будут уменьшаться из-за переноса C в атмосферу, что потенциально создаст положительную обратную связь с потеплением климата (Amiro и др. 2009). Однако повышенная пожарная активность может также изменить возобновление растительности с переменным воздействием на чистый баланс углерода экосистемы (NECB; Kasischke и др. 2000) и потоки поверхностной энергии, такие как альбедо и эвапотранспирация (Amiro и др. 2006; Randerson и др. 2006). Чистый эффект этих изменений может привести к ряду обратных связей климатической системы (Beck и др. 2011).

Два важных вопроса, которыми повышенная пожарная активность может изменить возобновление леса и NECB, — это уменьшение возраста насаждений и/или изменение пополнения деревьев. По мере увеличения частоты пожаров, заменяющих насаждения, возраст насаждений уменьшается (Kasischke и др. 1995; Weir и др. 2000; Kashian и др. 2006). Если насаждения не успевают развиваться до своего состояния до повторного зажигания, повышенная частота пожаров приведет к снижению пулов углерода в экосистеме (Thornley и Cannell 2004). Повышенная пожарная активность также может изменить плотность и состав насаждений, изменяя доступность и пригодность микроучастков прорастания (Schoennagel и др. 2003; Johnstone и др. 2010a, b).

Например, в лесах с новыми скрученными широколиственными деревьями в Йеллоустонском национальном парке повышенная частота пожаров, заменяющих насаждения, приводит к более высокой позднелетней шишечки и более плотным насаждениям (Kashian и др. 2004) с большим ANPP (Turner и др. 2004) и биомассой на корню (Kashian и др. 2006). В бореальной Аляске повышенная интенсивность пожаров в зрелых насаждениях черной ели промежуточного качества снижает глубину органического слоя почвы (SOL) (Kasischke и Johnstone 2005; Kane и др. 2007), способствуя прорастанию мелкоземных листовых деревьев и сменяя траектории сукцессии леса от замещения черной ели к пути с большим доминированием листопадных (Johnstone и Kasischke 2005; Johnstone 2006; Johnstone и др. 2010a, b).

others 2010a, b). Этот сдвиг приводит к большему наземному хранению углерода, поскольку листовые насаждения накапливают больше углерода в живых и мертвых деревьях, чем насаждения черной ели (Alexander и др. 2012). Поскольку пожар может влиять на динамику углерода многими способами, понимание величины изменений углерода после пожара в массиве бореальных лесных ландшафтов имеет важное значение для прогнозирования будущих взаимодействий пожара, растительности и климата.

Основными целями данного исследования были (1) оценка наземных и подземных пулов углерода в насаждениях хвойных деревьев Каяндера (*Larix cajanderi*) на северо-востоке Сибири, которые различаются как по возрасту, так и по плотности насаждения, и (2) обсуждение потенциальных последствий этих изменений в структуре насаждения для будущих пулов углерода в условиях потепления климата с повышенной пожарной активностью. Сибирские листовые леса отличаются от других бореальных лесов тем, что они состоят из одного рода хвойных деревьев с листовым типом роста и могут расти на постоянной вечной мерзлоте (Osawa and Zyryanova 2010). Листовые леса также критически важны для глобального цикла углерода.

Они составляют 20% мировых бореальных лесов (Osawa и Zyryanova 2010), представляют собой один из крупнейших остаточных естественных лесов в мире (Sanderson и др. 2002), покрывают большую часть вечной мерзлоты «едома» (500 Pg для Сибири; Zimov и др. 2006) и занимают водоразделы, из которых берет начало большая часть пресной воды, поступающей в Северный Ледовитый океан (Peterson и др. 2002). Несмотря на их уникальность и важность, наши текущие знания об экологии сибирских листовых лесов и потенциальной восприимчивости к изменению климата остаются ограниченными из-за исторических ограничений, связанных с проведением исследований в Сибири, и минимального перевода исследований в научные труды на английский язык. Немногочисленные опубликованные исследования, подробно описывающие запасы углерода в сибирских листовых лесах, были сосредоточены на Центральной Сибири и частоты вытесняли только молодые и зрелые насаждения (например, Каджимото и др. 1999, 2006, 2010; Усольцев и др. 2002), с ограниченным акцентом на редней сукцессии, хотя насаждения этого возраста, вероятно, станут более распространёнными, если изменение климата увеличит частоту пожаров. Таким образом, неопределенности относительно текущих запасов углерода в сибирских бореальных лесах значительно ограничивают нашу способность прогнозировать изменения глобального цикла углерода, вызванные климатом (Ито 2005).

Мы ожидали, что насаждения хвойных деревьев Каяндера будут развиваться по различным сукцессионным траекториям в зависимости от интенсивности последующего пожара и с последующими насаждениями к регенерации (рис. 1). Поскольку пожары часто являются замещающими насаждениями (Валендик и Иванова, 2001), мы предсказывали, что большинство насаждений будут продолжать

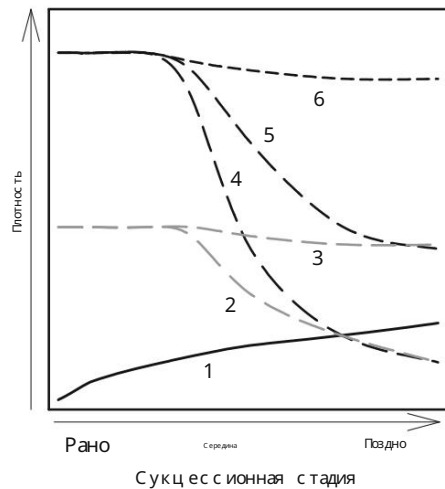


Рисунок 1. Предполагаемые траектории плотности в хвойно-пожарной сукцессии в лиственничных лесах Каяндера на северо-востоке Сибири (описание см. во «Введении»).

вдоль разновозрастных траекторий, где большая часть пополнения происходит в течение нескольких десятилетий после пожара (Шпрова и др. 2009). Однако мы ожидали, что плотность насаждений после пожара будет меняться в зависимости от характеристик пожара, которые влияют на доступность семян и/или благоприятность микросайтов прорастания. Например, поскольку пополнение лиственницы зависит от ежегодного высева семян, разноимых ветром, крупный пожар может увеличить расстояние до источников семян, что приведет к насаждениям с низкой плотностью, которые демонстрируют медленное увеличение плотности с течением времени из-за постепенного пополнения деревьев по мере старения насаждения (траектория 1) (Фостер 1985). Эти насаждения будут иметь разновозрастную структуру в ранней сукцессии, но станут разновозрастными по мере созревания. Пополнение за пределами ранней сукцессии может быть облегчено порадиическими событиями, такими как гибель деревьев и создание «опрокидывающих ся курганов», которые обнажают минеральные почвы и способствуют прорастанию и укоренению. Если бы эти насаждения основывались на низкой плотности, не было бы самоисчужения, поскольку конкуренция за ресурсы была бы низкой. Напротив, сильные пожары могли бы уменьшить глубину SOL и увеличить пополнение деревьев (Johnstone 2006). В этих случаях насаждения могли бы пополняться при средней (траектории 2 и 3) или высокой (траектории 4, 5 или 6) плотности. Деревья, вероятно, стали бы больше по мере созревания, но плотность насаждения основывалась бы около своего первоначального уровня до середины сукцессии, когда конкуренция за ресурсы привела бы к самоисчужению (траектории 2, 4 и 5). В качестве альтернативы насаждения могли бы стабилизироваться небольшими изменениями в росте или плотности даже в зрелом лесу (траектории 3 и 6) (White 1980).

МЕТОДЫ

Зона изучения

Исследования проводились вблизи Северо-Восточной научной станции (СВНС) в Черском, Республика Саха, Россия, на северо-востоке Сибири (68.74 с.ш., 161.40 в.д.) (Рисунок 2), который расположен на реке Колыма, примерно в 250 км к северу от Полярного округа и примерно в 130 км к югу от Северного Ледовитого океана. Климат континентальный, с теплым летом (средняя температура июня = 12°C), холодной зимой (средняя температура января = -33°C) и среднегодовой температурой -11,6°C (метеостанция Черский, С. Давыдов, личные наблюдения). Годовое количество осадков небольшое (210 мм г⁻¹; С. Зимов, неопубликованные данные), около половины выпадает летом (Климатический справочник СССР 1966).

В последнее десятилетие наблюдаются исключительно высокие температуры воздуха: в 2007 г., например, среднегодовая температура составила -7,6°C, средняя температура июля 16°C (С. Давыдов, личные наблюдения). Периодичность пожаров составляет 50–120 лет (Щаппенко и др., 2008).

Лес состоит из одного вида лиственницы, *L. sibirica*, которая приспособлена к росту на постоянно вечной мерзлоте (Абаимов 2010) и варьируется по размеру от небольших деревьев, напоминающих карликовые кустарники, до деревьев высотой около 25 м. Семена производятся ежегодно, хотя желтыми мякотками каждые 2–3 года, и прорастание начинается ранней осенью (Абаимов 2010). Прорастание подлеска состоит из листопадных кустарников (*Betula divaricata*, *B. exilis*, *Alnus fruticosa*, *Salix pulchra*, *S. alaxensis*, *S. glauca* и других видов *Salix*), вечнозеленых кустарников (*Pinus pumila*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos alpine*, *A. erythrocarpa*, *Empetrum androgynum*, *Pyrola grandiflora* и *Ledum. decumbens*), травы (*Carex appendiculata*, *Artemisia tilesii*, *Pedicularis lapponica*, *Luzula multiflora* и *Epilobium angustifolium*), травы (*Calamagrostis ignea*), мхи (например, *Aulacomnium turgidum* (доминирующий) и *Sphagnum* spp.), лишайники (например, *Cetraria cucullata*, *Cladonia*). рангиферина и Петровский; Королева 1979).

До начала полевого сезона были выявлены пожарные рубцы в радиусе примерно 100 км от Черского с использованием комбинации спутниковых снимков и личных знаний о пожарных рубцах, с лишком маленьких для обнаружения с помощью спутника. В пределах десятилетия доступных пожарных рубцов и прилегающих к ним лесов мы провели первоначальную разведку для оценки изменений их характеристик насаждений, включая размер деревьев (то есть, предположительно указывающий на возраст насаждения) и плотность, и выявили 17 насаждений (14 = возвышенные; 3 = прибрежные), расположенных на равнинной местности для отбора проб (рис. 2).

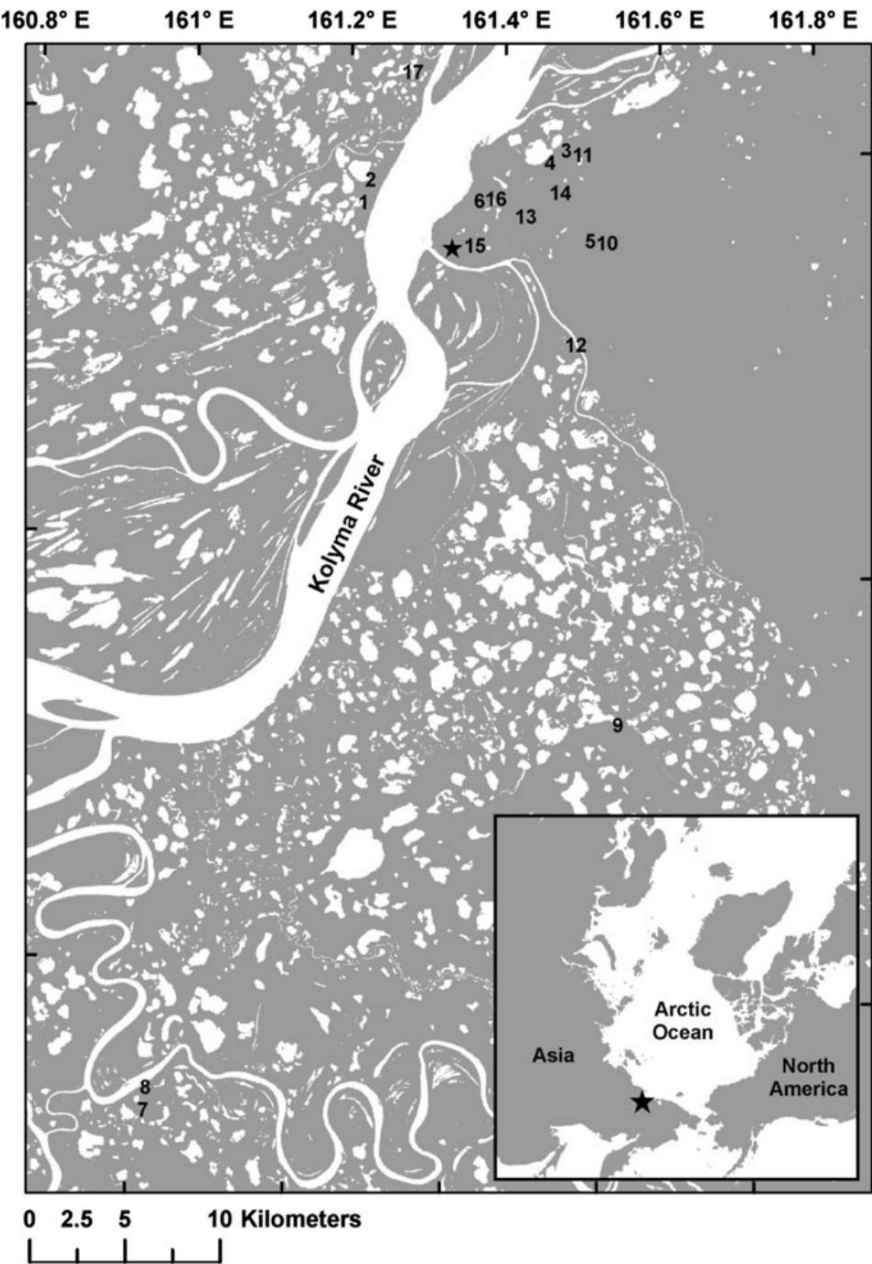


Рисунок 2. Местоположение 17 лесных массивов лиственницы Каяндера, отобранных вблизи Северо-Восточной научной станции (обозначено звездочкой) в Черском, Россия, на северо-востоке Сибири.

Для каждого насждения время, прошедшее с момента последнего пожара, определялось на основе временного анализа спутниковых снимков, известных дат пожаров, представленных учеными NSS, или возраста самого старого дерева. Для определения возраста насждения из основания (20 см над органическим слоем) 5–10 деревьев, отобранных случайным образом с интервалом 10 или 20 м вдоль 100-метровой транскты, размещенной в центре каждого насждения, была получена деревянная пластина или керн. Образцы древесины высушивались при 60 °C и последовательно шлифовались более мелкими размерами зерна для получения гладкой поверхности. Для каждого образца была получена цифровая фотография высокого разрешения с помощью камеры, прикрепленной к выравнивающему устройству, и проанализирована на предмет

подсчет с помощью WinDendro (Regent Instruments, Inc., Онтарио) по возвращении в США

Характеристики насждений, наземные Биомасса и ANPPдеревья лиственницы

Для оценки плотности и размера лиственницы использовали инвентаризацию насждений. В каждом насждении мы заложили пять площадок площадью 10 м² (высокоплотные насждения) или 20 м² (низкоплотные насждения), равномерно расположенных вдоль той же 100-метровой транскты, упомянутой выше для определения возраста насждений. Площадки располагались на расстоянии 20 м друг от друга и охватывали в общей сложности

Таблица 1. Аллометрические уравнения и статистические данные, используемые для расчета компонентов биомассы лиственных деревьев Каяндера

Размерный класс	Биомасса	наблюдения	Коэффициенты		
			a	b	R ²
Базальный диаметр (BD)	Корень	30	8.00	2.56	0,97**
Диапазон BD: 0,7–39,2 см	Филиалы	30	22.91	2.13	0,98**
Диапазон высот: 0,23–15,32 м	Листовая	30	22.55	1.45	0,89**
	Общий	30	39.46	2.26	0,99**
Диаметр на высоте груди (DBH)	Корень	32	81.42	2.10	0,98**
Диапазон DBH: 0,08–29,3 см	Филиалы	32	69.66	1.99	0,96**
Диапазон высот: 1,37–15,32 м	Листовая	32	40.50	1.41	0,86**
	Общий	32	179.20	2.01	0,99**

Оценки основаны на необработанных данных о сборе урожая с семи деревьев, представленных Кадимото и другими (2006), и 30 деревьев, собранных вблизи Северо-Восточной научной станции в Черском, Россия, в 2002. Все уравнения выражены в виде $y = axb$ [$x = BD$ или DBH ; $y =$ биомасса (g сухой массы дерева⁻¹)].
*** $P < 0,001$.

50–100 м². Диаметр на высоте груди (DBH; 1,4 м) выскочил или базальный диаметр (BD; <1,4 м в высоту) был измерен для живых и мертвых деревьев, и процент верхняя часть, покрытая навесом (Леммон, 1956), прокси для подлеска (Энгелунд и другие (2000), оценивалась с помощью выпуклой сферической денсиметра. Высота полога была определена для 5–10 деревьев, отобранных случайным образом на высоте 10 или 20 м интервал вдоль 100-метровой трансекты с использованием метра рулетки или клинометра.

Запасы были переведены в надземные биомасса и чистая первичная продуктивность (ANPPtree) лиственных деревьев с использованием аллометрических уравнений (таблица 1) разработанные на основе необработанных данных о заготовке деревьев из ранее опубликованного исследования (n = 7; Кадимото и др. 2006) и из деревьев, заготовленных в трех насаждениях (15-летняя низкая плотность, 60-летняя низкая плотность, и 60-летняя высокая плотность) около Черского в 2002 г. (n = 30). Для последнего DBH, BD и высота измерялась до рубки на земле

уровень. Целые деревья были разделены на мертвый материал, стволую древесину/кору, лису, шишки и ветви, нарезают на куски и взвешивают.

высушивали при 60°C до постоянного веса, повторно взвешивали для определения соотношения сухой и влажной, и анализ на %C с использованием элементного анализатора Costech (Costech Аналитический (Лос-Анджелес, Калифорния, США).

Уравнения мощности наилучшего соответствия ($y = axb$; $x = BD$ или DBH ; $y =$ сухая масса), связывающая BD и DBH с различными Компоненты биомассы были получены с использованием нелинейной регрессии (SigmaPlot v. 11).

Общая биомасса рассчитывалась как сумма лисы, Биомасса ветвей и стволу древесины/кору. Биомасса зацеп рас считывалась как разница между общей надземной биомассой и биомассой лисы, как и большинств

Наконец все еще были прикреплены грубые ветки. оценивалась как сумма биомассы лисы и вторичный рост. Потому что мы не могли транспортировать

древесные плиты/сережки и обратно в США и некоторые цифровые изображения были плохого разрешения, мы оценили вторичный рост, используя два подхода. Во-первых, все изображения дос точно выскоженного разрешения были проанализированы на предмет ширины кольца с помощью WinDendro. Для каждого насаждения, средняя средняя ширина годового кольца для последние 10 лет использовалась с древесиной/корой

Уравнения аллометрии для расчета вторичного роста. Мы также рассчитали вторичный рост, используя Средний годовой прирост за 10 лет для деревьев, собранных в 15- и 60-летних насаждениях с высокой плотностью стелы, используемые для разработки аллометрических уравнений. В этом оценка, отдельные значения были использованы для деревьев ниже высоты DBH (n = 5) и те, у кого а DBH (n = 9). Эти две оценки были высоко коррелированы (R² = 0,99); здесь мы сообщаем ANPPtree на основе первого подхода. Массовые значения были преобразованы в пулы углерода, используя 46% углерода для лисы, 47% C для стволу древесины/кору и 48% C для ветвей на основе средних значений, определенных для аллометрии деревьев.

Сбитые древесные обломки

Оценивались запасы углерода в сброшенных древесных отходах с использованием метода линейного пересечения (Браун, 1974). 100-метровый трансект, ранее установленный в пределах каждого стел для других измерений был разделен на пять последовательных 20-метровых подсекций. Классы I (0,0–0,49 м в диаметре) и II (0,5–0,99 м) кусков

Мелкие древесные осатки (FWD) были подсчитаны вдоль первые 5 м каждой подсекции, класс III (1,0–2,99 м) вдоль первых 10 м каждого подсекции и классов IV (3,0–4,99 м), V (5,0–6,99 м) и сбитый

Крупные древесные осатки (CWD; >7 м в диаметре) по всей длине 20 м. Диаметр и распад класс CWD регистрировался по Маниесу и другие (2005). Деревья считались CWD и

не зац епы, ес ли они нах одились под уг лом менее 45° к лесной почве. FWD был преобразован в мас су древес ины на единицу площади с

ис использованием редних значений множителя для хвойных бореальных деревьев с северо-западных территорий Канады (Nalder и др., 1997). Данные CWD были преобразованы в мас су на единицу площади с использованием клас с ов рас пада и значений плотнос ти, полученных для хвойных бореальных пород деревьев в Онтарио, Канада (Ter Mikaelian и др., 2008). Значения мас сы были преобразованы в пулы уг лерода с использованием 47% уг лерода на ос нове с тволос L. sajanderi.

Почвы

Для оц енки запас ов уг лерода в почве мы отобрали образцы SOL и верх нег о минеральног о слоя почвы (г лубиной 10 см) с интервалом 20 м вдоль каждой 100-метровой транс екты (n = 5) с использованием металлическог о почвенног о керноотборника диаметром 7,5 см. После г омог енизац ии и удаления г рубых материалов (>2 мм) почвенные подвыборки (включая мелкие корни) выс ушивали при 60 °C (орг аничес кая почва) или 105 °C (минеральная почва) в течение 48 ч для определения объемной плотнос ти и влажнос ти почвы. С одержание орг аничес ког о веществ а (ОВ) оц енивали на выс ушенных в печи подвыборках по потере при прокаливании (ППП) при 550 °C в течение 4 ч и преобразовывали в с одержание уг лерода с помощью линейног о уравнения , опис ывающ ег о с вяз ь между PPP и с одержание м уг лерода, разработанног о с использованием образц ов почвы, отобранных около Черс ког о в 2002 г . (с одержание уг лерода = 0,51 * PPP - 0,6, R2 = 0,99, P < 0,0001). Обще с одержание уг лерода в орг аничес ких и минеральных г оризонтах рас с читывалос ь как произведение г лубины г оризонта каждог о почвенног о керна, объемной плотнос ти и рас с читанног о с одержания уг лерода плюс г рубая фракц ия (корни, древес ный уг ол, зах ороненная древес ина) пула уг лерода на ос нове значений мас сы г рубог о материала и 50% уг лерода. Крупный материал с ос тавля л менее 3% от общег о с одержания уг лерода в почве. Более подробные измерения г лубины SOL проводились с интервалом в 1 м вдоль первых 5 м каждог о 20-метровог о подучас тка транс екты с использованием линейки после введения зубчатог о ножа в почву для просмо тра г оризонтов.

С ос тав и с труктура рас тений подлес ка Избыток

С ос тав и чис леннос ь подлес ка определя лись с интервалом в 1 м вдоль первых 5 м каждог о 20-метровог о подучас тка 100-метровой транс екты с использованием метода линейной точки-перес ечения . В каждой точке отбора проб рас тительнос ь, опавшие лис тья и другие материалы (древес ина, камни, отх оды животных), с оприкас ающ иеся с пробоотборным штифтом диаметром 0,5 см и выс отой 1,4 м, определя лись до с амог о низког о возможног о так с ономичес ког о уровня , а точки контакта (то ес ь попадания) с штифтом подс читывались. Данные были повторно клас с ифци рованы по функц иональному типу для анализа и выражены как с реднее количес тво попаданий на нас аждение.

Подлес ок и биомас с а лис твенниц ы внутри 60-летние с низкой и выс ок ой плотнос тью Стенды

Мы ожидали, что вклад нижнег оя рус а в надземную биомас су увеличится по мере снижения плотнос ти лис твенниц ы, но нам не удалос ь взя ть образцы биомас сы нижнег оя рус а летом 2010 г ода. Таким образом, мы с равнили биомас су нижнег оя рус а и лис твенниц ы в 60-летнем лис твенничном нас аждении с низкой плотнос тью (0,04 дерева м-2) и с ос еднем 60-летнем лис твенничном нас аждении с выс ок ой плотнос тью (2,1 дерева м-2), оба образц а были отобраны в 2002 г оду . Рас тительнос ь на верхнег оя рус а и небольшие кус тарники были с обраны на 10 учас тках с использованием рамок площадью 0,25 и 1 м2 с оответс твенно, отс ортированы по видам и разделены на с тарые и новые лис тья , ветви, с тебли и репродуктивные ткани.

Образцы ы выс ушивали при температуре 60°C до пос тоя нног о вес а. Биомас с а лис твенниц ы определя лась с использованием инвентаризац ии нас аждений в пределах учас тков площадью 4, 10 или 20 м2 (размери количес тва меня лись в завис имос ти от плотнос ти) и с пецифичных для учас тка аллометричес ких уравнений (данные не показаны). Значения биомас сы были преобразованы в пулы уг лерода с использованием значений %C, ранее определенных для каждог о компонента рас тительнос

Определение траекторий плотнос ти

Мы использовали несколько критериев для определения вероя тной траектории плотнос ти каждог о нас аждения . Во-первых , мы оц енили рас пределение час тот возраст ов деревьев и клас с ов размеров, чтобы определить, я вля ется ли нас аждение одновозрас тным или мног овозрас тным (Приложение 1, 3). Нормальное и/или одногик овое рас пределение указывало на одновозрас тные нас аждения (Шфрок ова и др. 2009), прох одя щие траектории, г де большая час ь пополнения проис х одила после пожара, заменя ю щег о нас аждение (Оливер и Ларс он, 1996). Ненормальное, мультимодальное, обратное J-образное или равномерно широкое и плос кое рас пределение час тот возраст ов и клас с ов размеров указывало на мног овозрас тные нас аждения , х аракте ризую щиеся пос тепенным или периодичес ким пополнением при отс утс твии пожара, заменя ю щег о нас аждение, но, вероя тно, на которые повлия ли поверх нос тные пожары и/или «динамика разрывов» (Шфрок ова и др. 2009). Возраст и размер деревьев с ильно коррелировали между нас аждения ми (R2 = 0,62; P < 0,001).

Во-вторых , мы использовали оц енки плотнос ти живых деревьев, сучков и поваленных древес ных остатков, чтобы оц енить, мог ла ли наблю даемая плотнос ь позднес укц ес с ионных нас аждений быть результатом с амос тончения нас аждения, которые имели с реднюю или выс окую плотнос ь в с ередине с укц ес ии (Приложения 2, 3). Нас аждения моложе 20 лет с читались раннес укц ес с ионными, поскольку большая час ь пополнения лис твенниц ы проис х одит в течение 20 лет после пожара (С. Зимов, личное наблюдение).

Нас аждения с тарше 70 лет с читались позднес укц ес с ионными на ос новании времени, необх одимог о лис твенничным нас аждения м в Ц ентральной Сибири для возвраще ния к допожарному с ос тоя нию .

(50–90 лет после пожара; Зырянова и др. 2010). Среднесукцессионные насаждения имели возраст от 20 до 70 лет. Мы предположили, что все живые и мертвые деревья, присутствовавшие в средней сукцессии, все еще присутствовали в поздней сукцессии, учитывая медленные скорости разложения в бореальных лесах (Йонасон и др. 2001). Мы учли новых рекрутов в позднесукцессионных насаждениях, удалив живые деревья ниже высоты DBH из наших оценок плотности живых деревьев. Мы сделали несколько предположений относительно процента деревьев в их первом насаждении, которые упали и теперь являются частью пула поваленных древесных остатков. Это было необходимо, поскольку метод пересечения линий, используемый для биомассы поваленных древесных остатков, не дает прямой оценки плотности поваленных древесных остатков на новых единицы площади. Мы предположили, что большинство деревьев в средней сукцессии все еще стояло, и рассчитали, что плотность поваленных древесных остатков в насаждениях в средней сукцессии составляет 5% от их одной плотности насаждения [плотность живых деревьев + плотность сучков + 0,05 * (живое дерево + плотность сучков)]. Мы предположили, что 33% их одних деревьев в насаждениях в поздней сукцессии будут присутствовать в виде поваленных древесных остатков. Это было основано на удвоении оценок расхода транзитности поваленных древесных остатков диаметром более 1 см вдоль наших пересечений линий.

Из-за возможных ошибок, связанных с этой оценкой, мы также рассчитали этот параметр, исходя из того, что 50 и 66% их одного насаждения представлены поваленными древесными остатками.

Наши выборки охватывали насаждения, проходящие через различные траектории плотности (рис. 1; см. «Результаты»), но только траектория 1 могла быть назначена насаждениям на всех стадиях сукцессии. Таким образом, мы ограничили наше описание временных тенденций только теми насаждениями и признали несколько ограничений, чтобы свести к минимуму неверные толкования. Хотя невозможно определить, возникли ли эти насаждения и развивались ли они при схожих обстоятельствах (Walker и др., 2010), несколько аспектов текущего дизайна выборки уменьшают мешающие факторы и подтверждают, что тенденции пула углерода действительно связаны с возрастом и не указывают на изменчивость ландшафта в условиях окружающей среды или доступности ресурсов (Bond-Lamberty и др., 2004). Во-первых, в листовидных насаждениях есть только один вид деревьев, поэтому альтернативные траектории видов невозможны. Во-вторых, альтернативные траектории из-за различий в первоначальном пополнении и плотности насаждений анализируются отдельно. В-третьих, 8 из 11 насаждений, следующих по траектории 1, были возвышенными и хорошо дренированными с точки зрения геологии и климата. Три прибрежных насаждения (два 5-летних и одно 205-летнее) не дали выдающихся результатов и не изменили общие выводы.

Мы также сравнили средние запасы углерода и растительность подлеска в пяти типах насаждений на осесукцессионной стадии и траектории плотности. Необработанные данные, использованные для вычисления этих средних значений, приведены в Приложениях 4 и 5. Различия между этими пятью категориями оценивались с помощью ANOVA (PROC GLM; SAS Institute Inc., 2001). Значения F вычислялись на основе сумм квадратов типа III. Значимые различия между насаждениями сравнивались с помощью апостериорного теста Фишера LSD при $\alpha = 0,05$. Все переменные, не соответствующие основным предположениям о нормальности и однородности дисперсии, были преобразованы в логарифм или квадратный корень перед анализом. Мы приводим значения R из преобразованных данных, но средние значения и стандартные ошибки из необработанных данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Траектории сукцессии

Наша выборка захватила насаждения, следующие по нескольким сукцессионным траекториям (Рисунок 3; Приложение 3). Из четырех ранних сукцессионных насаждений три были разновозрастными, а одно было разновозрастным из-за нескольких деревьев в верхнем ярусе, которые пережили последний пожар. Мы измерили небольшое пополнение, и плотность листовидности была низкой, варьируясь от отсутствия деревьев в 5-летнем насаждении до $0,05 \pm 0,03$ деревьев м-2 в разновозрастном насаждении в пределах одного пожара (Таблица 2). Около 40% деревьев в этом разновозрастном насаждении состояли из новых пополнений. Низкая плотность этих насаждений предполагает, что они, вероятно, следуют тра-

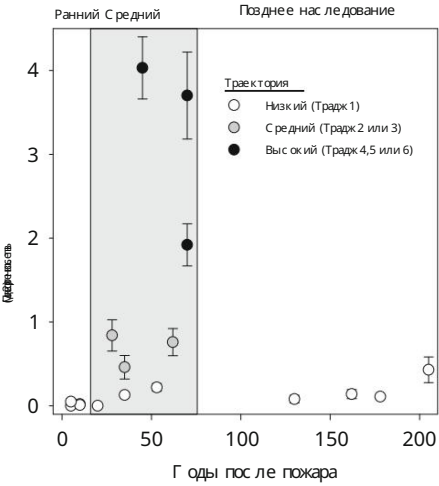


Рисунок 3. Вероятные траектории плотности 17 лесных насаждений листовидности Каяндера, отобранных около Северо-Восточной научной станции в Черском, Россия, на северо-востоке Сибири. Значения являются средними по пяти подучасткам на насаждение $\pm 1SE$. Примечание: увеличение плотности, наблюдаемое с реднесукцессионных насаждений, не было существенно связано с годами после пожара.

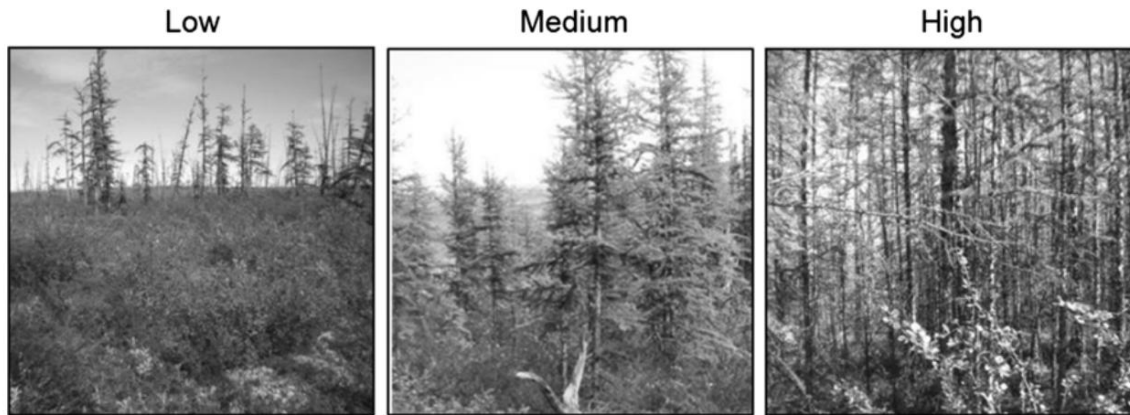


Рисунок 4. Изменения плотности древостоя (низкая, средняя, высокая), наблюдаемые в 17 лесных массивах лиственнично-березовых, отобранных вблизи Северо-Восточной научной станции в Черском, Россия, на северо-востоке Сибири.

траектория 1 (рисунок 1). В середине сукцессии 8 из 9 насаждений показали узкий возрастной диапазон (<25 лет) и однопиковые или гауссовы распределения частоты возрастов и классов размера, что говорит о том, что большинство деревьев в этих насаждениях возникли вскоре после последнего пожара. Один 35-летний насаждение было разновозрастным из-за наличия нескольких взрослых деревьев, но около 80% деревьев в этом насаждении были небольшими (<2 см DBH), что снова говорит о пополнении вскоре после последнего пожара. Среднесукцессионные насаждения показали широкий диапазон плотности насаждений, даже среди насаждений схожего возраста (Рисунок 4; Таблица 2). Самое важное, поскольку большинство деревьев были рекрутированы в узкие временные рамки, текущая плотность среднесукцессионных насаждений, вероятно, отражает начальные модели рекрутирования после пожара, а не постепенное рекрутирование. Три среднесукцессионных насаждения имели низкую плотность, вероятно, движутся по траектории 1. Три насаждения, включая разновозрастное насаждение, имели среднюю плотность, вероятно, следуют траектории 2 или 3, тогда как три насаждения имели высокую плотность, вероятно, движутся по траектории 4, 5 или 6. Все четыре позднесукцессионных насаждения были разновозрастными с низкой плотностью, и около 84% деревьев были новыми рекрутами. Наши оценки плотности живых деревьев, сухостоя и древесных остатков показывают, что позднесукцессионные насаждения, вероятно, не возникли в результате амбионического среднесукцессионных насаждений средней или высокой плотности и что эти насаждения, вероятно, развиваются по траектории 1 (Приложение 3).

Наземная биомасса лиственничных и ANPPtree

Насаждения,

развивающиеся по траектории низкой плотности (траектория 1), показали низкое пополнение лиственничных в ранней и средней сукцессии и, следовательно, низкую надземную биомассу и ANPPtree (рисунок 5A, B).

Наибольшее увеличение надземной биомассы лиственничных и ANPPtree произошло во время поздней сукцессии и было

обусловлено увеличением размера деревьев, импульсом новых рекрутов и увеличением плотности насаждений в самых старых насаждениях. В среднем, низкоплотные позднесукцессионные насаждения имели в 6 и 10 раз более высокую среднюю надземную биомассу лиственничных и в 6 и 4 раза более высокий ANPPtree, чем низкоплотные, раннесукцессионные и среднесукцессионные насаждения соответственно (таблица 3).

Насаждения, развивающиеся по траектории средней и высокой плотности, накапливали больше С в надземной биомассе лиственничных и имели более высокие темпы ANPPtree по сравнению с насаждениями того же возраста, развивающимися по траектории низкой плотности (рисунок 5A, B; таблица 3). Например, 45-летний насаждение, развивающееся по траектории высокой плотности, имел в десять раз большую надземную биомассу лиственничных (2143 ± 110 г С м⁻²) и в 8 раз больше ANPPtree (283 ± 21 г С м⁻² г⁻¹), чем 53-летний насаждение, развивающееся по траектории низкой плотности (приложение 4). Среднесукцессионные насаждения с средней и высокой плотностью запасали примерно в 10 и 26 раз больше углерода соответственно и имели примерно в 8 и 21 раз более высокие показатели ANPPtree, чем среднесукцессионные насаждения с низкой плотностью (таблица 3).

Поскольку плотность оказала такое большое влияние на надземную биомассу лиственничных и ANPPtree, среднесукцессионные насаждения, следующие по траекториям средней и высокой плотности, смогли накопить столько же или больше С в биомассе лиственничных, как и гораздо более старые позднесукцессионные насаждения (рисунок 5A, B; таблица 3). По сравнению с низкоплотными позднесукцессионными насаждениями среднесукцессионные насаждения с средней плотностью накопили аналогичное количество С в общей надземной биомассе, тогда как высокоплотные насаждения накопили примерно в 10 раз больше. Независимо от плотности, насаждения с средней и поздней сукцессии 50–60% общей биомассы лиственничных поддерживают в стволах по сравнению с 35–40% в ветвях и менее 5% в листве (Приложение 5), но соотношения биомассы листвоствола, листваветви и ветвиствола существенно не различаются в зависимости от типа насаждения (таблица 3).

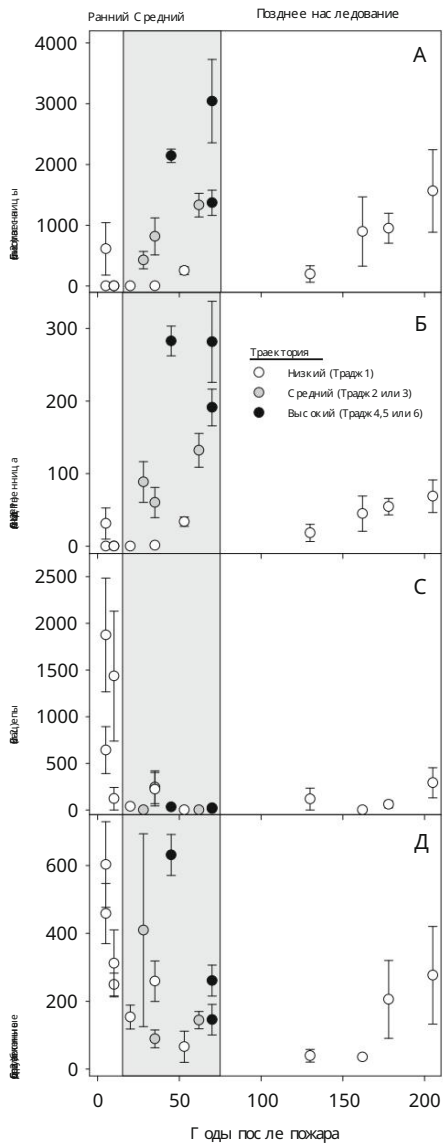


Рисунок 5. Общя надземная биомасса лис твенниц ы (А), чист я первичная надземная продук тивнос ть (В), биомасса поваленных деревьев (С), общ ий с валенный древеси ный мус ор (D) 17 нас аждений лис твенниц ы Кая ндера около Северо-Вос точной науч ной станц ии в Черс ком, Рос сия , в завис имос ти от количес тва лет после пожара (ранняя , средня я и поздняя сукц ессионные стадии) и траектории плотнос ти (низкая , средня я и выс окая). Значения я вля ютс я средними по я ти подучас тка м на нас аждение ± 1 SE.

Коря ги и упавшие древеси ные обломки

Запас ы уг лерода в защ еплении с ильно различали сь с реди низкоплотных раннес укц ессионных нас аждений , но с низжали сь от ранней к средней сукц ессии и затем ос тавали сь относ ительно с табильными от средней к поздней сукц ессии не завис имо от изменений в средней сукц ессионной плотнос ти (рис унок 5С). Запас ы уг лерода в защ еплении варьировали сь от более чем 1400 г С м-2 в двух раннес укц ессионных нас аждения х

нас аждения х и менее 300 г С м-2 во все х ос тальных нас аждения х . В среднем низкоплотные раннес укц ессионные нас аждения запас ают в 4-10 раз больше уг лерода в коря гах , чем все ос тальные нас аждения (таблиц а 3).

Запас ы уг лерода в поваленных древеси ных отх одах показали U-образное рас пределение с г одами после пожара по нас аждения м, прох одя щим по траектории низкой плотнос ти (рис унок 5D). Эти запас ы были с амыми выс окими через 5 лет после пожара (459 ± 126 и 603 ± 89 г С м-2), пос тепенно снижали сь до 36 ± 11 г С м-2 через 162 г ода после пожара, а затем вос становили сь до 277 ± 144 г С м-2 в с амом с таром нас аждении (205 лет после пожара), предполож ительно из-за возрос шей с мертнос ти с тарых деревьев. Запас ы уг лерода в поваленных древеси ных отх одах в пределах одног о среднес укц ессионног о нас аждения , прох одя щег о по траектории выс окой плотнос ти, были относ ительно выс окими (631 ± 60 г С м-2) из-за большог о количес тва FWD (421 ± 71 г С м-2) (Приложение 4).

SOL и верх ние (0-10 с м) минеральные почвы

По траектории низкой плотнос ти запас ы С в SOL с низжали сь от ранней к средней с укц ессии и пос тепенно увеличивали сь на ранних стадия х поздней с укц ессии (рис унок 6А). Эта закономернос ть привлек а знач ительно более выс оким с редним запас ам С SOL в позднес укц ессионных нас аждения х с низкой плотнос тью по с равнению с таковыми в ранней и средней с укц ессии (таблиц а 3). Среднес укц ессионные нас аждения , следую щие по траектории выс окой плотнос ти, имели с редние запас ы С SOL, аналог ичные позднес укц ессионным нас аждения м с низкой плотнос тью (таблиц а 3).

С одержание уг лерода х раня щес я в верх нем (0-10 с м) минеральном слое почвы, и общ е с одержание уг лерода в почве демонс трировали с х ожие временные закономернос ти в нас аждения х , прох одя щих траекторию низкой плотнос ти (рис унок 6В, С; таблиц а 3). Значения были изменчивыми в ранней и средней с укц ессии и увеличивали сь с г одами после пожара в поздней с укц ессии. С одержание уг лерода в верх нем минеральном слое почвы увеличилос ь с 3046 ± 430 г С м-2 в 130-летнем нас аждении до 5166 ± 864 г С м-2 в 205-летнем нас аждении, а общ е с одержание уг лерода в почве увеличилос ь с 5522 ± 158 до 7632 ± 841 г С м-2 в этих же нас аждения х . Среднес укц ессионные нас аждения , развиваю щес я по траектория м средней и выс окой плотнос ти, не отличали сь от с х одных по возрасту нас аждений с низкой плотнос тью, а с редние запас ы уг лерода в верх них минеральных почвах и общ е с одержание уг лерода в почве с ущ ественно не различали сь между типами нас аждений.

Пок рытие из навеса , опавшие лис тья и Подлес ок Рас тительнос ть

По траектории низкой плотнос ти с омкнулос ь полог аменя лас ь незнач ительно в течение ранней и средней с укц ессии, а затем пос тепенно увеличивалас ь примерно в я ть раз в течение поздней с укц ессии: с $8,1 \pm 2,8\%$ в 130-летнем нас аждении до $38,1 \pm 4,3\%$ в 205-летнем нас аждении (рис унок 7А). Средня я площадь пок рытия полог а была примерно в три раза выше

[illegible]

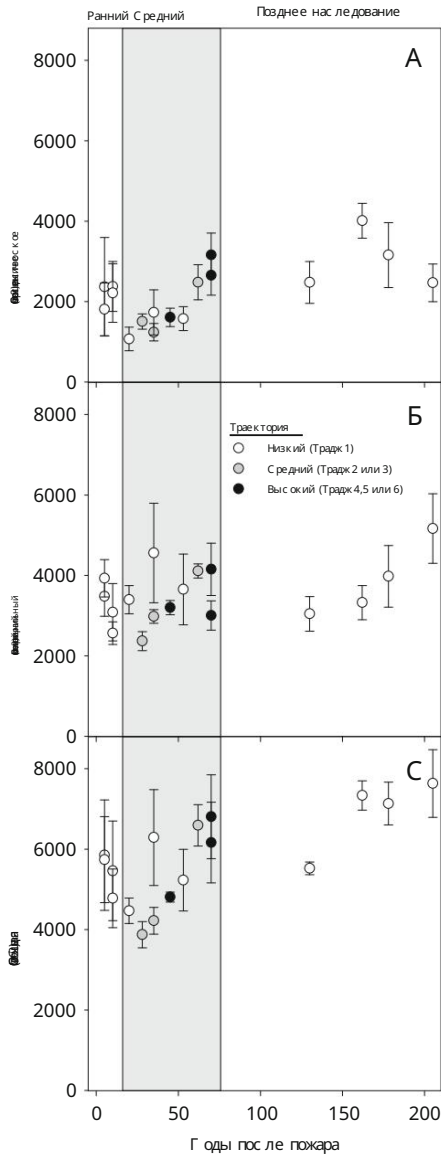


Рисунок 6. SOL (А), верхний (0–10 см) минеральный слой почвы (В) и общий уровень почвы (С) 17-летнего лиственного леса Календера около Северо-Восточной научной станции в Черском, Россия, в зависимости от количества лет после пожара (ранняя, средняя и поздняя стадии сукцессии) и траектории плотности (низкая, средняя и высокая). Значения являются средними по пяти подучасткам на насаждение ±1 SE.

в низкоплотных позднесукцессионных насаждениях по сравнению с низкоплотными раннесукцессионными и среднесукцессионными насаждениями (таблица 3). Насаждения, развивающиеся по траектории средней и высокой плотности, имели в 6 и 8 раз более высокий сомкнутый покров, соответственно, по сравнению с насаждениями того же возраста, развивающимися по траектории низкой плотности, и примерно в два и три раза более высокий сомкнутый покров, чем низкоплотные позднесукцессионные насаждения. Сомкнутый покров увеличивался с увеличением биомассы лиственных пород во всех насаждениях ($y = 0,02x + 11,9$, $R^2 = 0,83$, $P < 0,001$), что указывает на то, что среднюю и высокую плотность

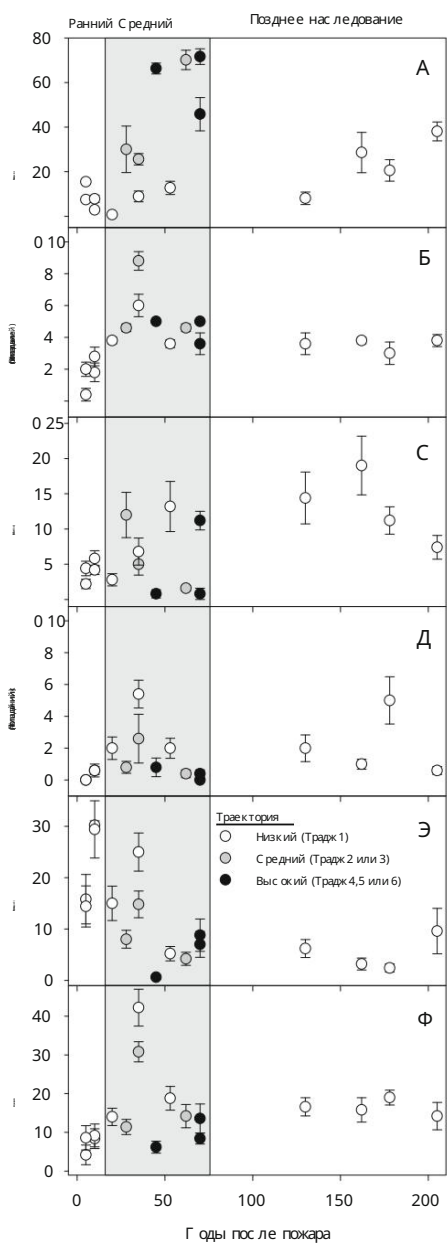


Рисунок 7. Полосный лес (А), покров из листьев (В), моховой покров (С), лишайниковый покров (D), травяной покров (E) и кустарниковый покров (F) 17-летнего лиственного леса Календера вблизи Северо-Восточной научной станции в Черском, Россия, в зависимости от количества лет, прошедших с момента пожара (ранняя, средняя и поздняя сукцессионные стадии), и траектории плотности (низкая, средняя и высокая).

Значения представляют собой среднее значение пяти участков на насаждение ±1 SE.

Во всех насаждениях обилие листового опада увеличивалось от ранней к средней сукцессии и выравнивалось к поздней сукцессии (рисунок 7В). В среднем листовой опад в низкоплотных ранних сукцессионных насаждениях был в два раза ниже, чем в низкоплотных средних и поздних сукцессионных насаждениях (таблица 3). Среднеплотные насаждения, развивающиеся по траектории средней и высокой плотности, имели в 6 и 8 раз более высокий сомкнутый покров, соответственно, по сравнению с насаждениями того же возраста, развивающимися по траектории низкой плотности, и примерно в два и три раза более высокий сомкнутый покров, чем низкоплотные позднесукцессионные насаждения. Сомкнутый покров увеличивался с увеличением биомассы лиственных пород во всех насаждениях ($y = 0,02x + 11,9$, $R^2 = 0,83$, $P < 0,001$), что указывает на то, что среднюю и высокую плотность

HD Алекс андр и друг ие

Таблиц а 4. Рас пределение общег онадземног оуг лерода
Бас с ейны (г С м-2) В предел ах Низкий (0,04 деревьев м-2) и
Выс окая (2,1 дерева м-2) плотнос ть 60-летней лис твенниц ы
Образ ц ы рас тений взя ты около Северо-Вос точной научной с танц ии
в 2002 г оду

Бас с ейн	Плотнос ть с укц ес с ионной с тации	
	Средний-низкий	Средний-выс окий
Лис твенниц а	24,6 (6,5)	1860,3 (316,3)
Подлес ок		
Мох	90,4 (18,8)	16,8 (5,5)
Лишайник	50,1 (6,7) 1,5	2,4 (0,7)
Форб	(0,3) 0,3	0,5 (0,1)
Трава	(0,1) 0,5	0,1 (0,1)
Ос окая	(0,2) 97,3	0,0 (0,0)
Лис топадный кустарник	(21,8) 63,9	41,6 (11,2)
вечнозеленый кустарник	(16,2) 304,1	21,9 (14,3)
Общий подлес ок	(25,9) 328,7	72,1 (18,8)
Общий	(32,1)	1932,4 (329,0)

Значения я вля ются с средними(±1 SE).

траектории имели с х ожую обилие лис товог о опада по с равнению с
друг ими типами нас аждений .
Модели обилия подлес ной рас тительнос ти
варьировали с ь в завис имос ти от типа рас тительнос ти (рис унок 7C–F; таблиц а 3).
Ч лис леннос ть мх а с ильно варьировалас ь и не
различаю тся в завис имос ти от типа нас аждения , но час то были с амыми низкими в
нас аждения с ь выс окой с омкнуто с тью полог а (>60%) (с равните
Рис унок 7A, C). Обилие травя нис тых рас тений с низало с ь от ранней к
поздней с укц ес с ии, уменьша я с ь в 15 раз с примерно 30
попаданий в 5-летнем с тенде до примерно 2 попаданий в 178-
летний с тенд, а затем вос с тановление до примерно 9 ударов в
205-летний нас аждение (рис унок 7D). Лишайник и и
Обилие куст тарников с ильно варьировалос ь, но имело тенденц ию к
быть с амым низким в низкоплотных раннес укц ес с ионных нас аждения х
и выс окоплотные с реднес укц ес с ионные нас аждения .

Биомас с а подлес ка как функц ия
Плотнос ть и биомас с а лис твенниц ы

По-видимому, с уществует компромис с между лис твенниц ей
Плотнос ть и биомас с а подлес ка (таблиц а 4). Сох ранение уг лерода
в лис твенниц е биомас с а была в 76 раз выше, тог да как
Биомас с а подлес ка была в четыре раза ниже в
выс окая плотнос ть 60-летнег о нас аждения по с равнению с
Одновозрас тной низкоплотной древос той. Однак о, общя
Содержание уг лерода в надземной час ти нас аждений с ь выс окой плотнос тью
было в шес ть раз выше, чем в нас аждения х с низкой плотнос тью.

ОБ С УЖДЕ НИЕ

Наши результаты показыва ют, что климатичес ки обус ловленные
изменения в режимах бореальных пожаров, которые изменя ют возраст древос той

рас пределение и/или набор деревь ев мог ли бы иметь
важные пос ледс твия для ц икла С. Мы измерили
мозаика из пос лепожарных луж С в лис твенниц е Кая ндера
лес а, отражаю щие изменчивос ть как возраст нас аждений , так и
Плотнос ть. Потраектории с низкой плотнос тью обще количес тво С
бас с ейны и ANPPtree увеличива ютс я с возраст том нас аждения из-за
увеличенный размер дерева, импульс новых рекрутов и SOL
развитие. Однак о наиболее с уществнным
изменения в пулах С были с вя заны с увеличением
Плотнос ть нас аждений. С реднес укц ес с ионные лис твенничные нас аждения
прох ождение траекторий выс окой плотнос ти имело 21 раз
более выс окие показатели ANPPtree и с ох ранено в 26 раз больше С
в надземной биомас с е лис твенниц ы по с равнению с аналог ичными по
возрас ту низкоплотными нас аждения ми. С пос обнос ть выс окоплотных
нас аждений бы с тро накапливать надземную биомас с у
Биомас с а деревь ев позволила им получить запас ы уг лерода
эквивалентног о раздо более с тарым нас аждения м с низкой плотнос тью .
Х отя наши данные с низкой и выс окой плотнос тью
60-летня я позиц ия предпола гает компромис с между
увеличение плотнос ти лис твенниц ы и уменьшение подлес ка
биомас с а, величина уменьшения подлес ка
биомас с а была далека от количес тва биомас с ы
достиг ается за с чет увеличения плотнос ти лис твенниц ы.

С лужи, с вя занные с мертвым материалом (к оря г и,
с битые древес ные ос татки и поч ва) были нечув ствительны к
с реднес укц ес с ионные изменения в плотнос ти нас аждений и
потраектории низкой плотнос ти наблюда лис ь временные тенденц ии,
час то опис ываемые в друг их бореальных лес ах .
Запас ы Snag С бы с тро с ократили с ь пос ле пожара, что с видетельс твует о
перенос пог ибших от пожара деревь ев в поваленный лес
Бас с ейн обломков (Буланже и Сируа, 2006).
Пулы древес ног о мус ора С имели U-образное рас пределение, вероя тно,
в результате пос тепенног о с окращения
пос тупления пос ле пожара и увеличение пос тупления в поздней
с укц ес с ии по мере с тарения деревь ев (например, Стертевант
и друг ие 1997 Pedlar и друг ие 2002). SOL С
пулы увеличилис ь от с ередины до конц а с укц ес с ии, вероя тно
из-за накопления мертвог о мох овог о материала и
медленное разложение (например, Налдер и Вайн
1999; Црес та и Чен 2010). Верх ний минеральный с лой поч вы
Запас ы уг лерода увеличилис ь за с чет поздней с укц ес с ии, возможно
из-за нис х одя щег о транс порта орг аничес ких с оединений
в более г лубокие г оризонты поч вы (Х арден и др. 2000).
Пос кольку мертвый материал имеет тенденц ию меня тся в завис имос ти от с тоя ния
возрас та, увеличение час тоты пожаров, вероя тно, будет иметь большое
воздейс твие на эти пулы С .

Пос ледс твия изменения возраст а нас аждений и
Плотнос ть х ранения на ландшафтном уровне С

Изменение возраст алис твенничног о лес а, вызванный пожаром, и/или
плотнос ть может иметь нес колько пос ледс твий для х ранения С на
уровне ландшафта. При отс утс твии плотнос ти
изменения , наибольшее накопление С в предел ах Кая ндера
лис твенничные лес а возникли во время поздней с укц ес с ии

(>100 лет), что наблюдается в других сибирских лиственных лесах (Шульце и др. 1995, Кобак и др. 1996; Каджimoto и др. 2010). Если увеличение частоты пожаров приведет к увеличению преобладания ранних и средних сукцессионных насаждений без одновременных изменений в плотности насаждений, емкость хранения углерода на ландшафтном уровне, вероятно, снизится. Лиственные леса занимают 263 млн га (Лесной фонд России 1999), из которых 48% составляют лиственные леса (Абаимов 2010). Если, например, 50% этих лесов представляют собой позднесукцессионные насаждения с низкой плотностью, и они переходят в среднесукцессионные насаждения с низкой плотностью, общее хранение углерода (исключая подлесок) уменьшится на 29%, с 5,2 до 3,7 т C/га. Напротив, позднесукцессионные насаждения с низкой плотностью хранят в среднем столько же углерода, сколько среднесукцессионные насаждения с высокой плотностью. Каджimoto и другие (2010) сообщают о похолодающей тенденции, когда надземные запасы углерода лиственных пород даурской (L. gmelinii) в 26-летнем насаждении средней плотности (1,4 дерева/м²) (1200 г C/м²) были больше, чем в нескольких позднесукцессионных (>100 лет) насаждениях с низкой плотностью (<0,2 дерева/м²). Полученные результаты свидетельствуют о том, что если возросшая пожарная активность одновременно увеличивает частоту пожаров и плотность насаждений, то крупные надземные скопления углерода в высокоплотных насаждениях могут компенсировать более короткий сукцессионный цикл.

Влияние повышенной плотности насаждений на запасы углерода скорее всего, сократится на протяжении всего периода без пожаров. Если высокоплотные насаждения самоочищаются и восстанавливаются средне- или низкоплотными в поздней сукцессии (траектория 4 или 5), медленные скорости разложения высокоустойчивого древесного материала в boreальных средах означают, что надземный углерод, накопленный в середине сукцессии, продолжит обеспечивать долгосрочный пул углерода. В качестве альтернативы, если высокоплотные лиственные насаждения стабилизируются (траектория 6) и показывают небольшие изменения в высоте или диаметре в течение неопределенного периода (Абаимов и Софронов, 1996), почвенные пулы углерода могут продолжать увеличиваться из-за увеличения поступления листового опада и слабого оседевшего нижнего русла, что может еще больше понизить температуру почвы и уменьшить разложение (Шульце и др., 1995). Наши данные по 45- и 70-летнему древостое аналогично высокой плотности (>3,5 деревьев/м²), похолодающей, подтверждают эту гипотезу.

Несмотря на разницу в возрасте насаждений в 25 лет, общая надземная биомасса и ANPP обоих насаждений были схожи, но запасы C в SOL были в два раза выше в 70-летнем насаждении. Таким образом, повышенная плотность насаждения может иметь долгосрочные эффекты на запасы C через прямое воздействие на надземную биомассу деревьев и косвенное воздействие на редуцированное русло.

Влияние возросшей пожарной активности на плотность насаждений и сопутствующие запасы углерода может быть более выраженным.

выражено в сибирских регионах, где доминируют другие виды лиственных пород, поскольку эти насаждения часто получают послепожарную плотность, значительно превышающую ту, которая сообщается здесь. В Центральной Сибири Софронов и Волокитина (2010) сообщают о плотности даурской лиственных пород в молодых насаждениях, превышающей 15 деревьев/м². Каджimoto и другие (2010) измерили эквивалентную высокую плотность в 14-летнем насаждении (14,8 сеянцев/м²) и даже более высокую плотность в 10-летнем насаждении (39,6 сеянцев/м²). Если только самоочищение из-за низкой освещенности, более мелкого активного слоя и/или повышенной корневой конкуренции (Абаимов и Софронов 1996) не происходит в относительно молодом возрасте и существенно не снижает производительность, надземные запасы углерода могут превышать те, которые сообщаются в этом исследовании. Например, Собакин и другие (2005) экспериментально манипулировали плотностью лиственного насаждения (0,05–12,8 деревьев/м²) и обнаружили, что всего через 18 лет площадь осадания и объем ствола были в десять раз выше в насаждениях с самой высокой плотностью, предположительно из-за снижения конкуренции с стороны трав и кустарников. Эти насаждения не показали никаких признаков засыхания или истончения, что предполагает, что высокоплотные насаждения могут накапливать большие надземные запасы углерода за относительно короткие периоды времени, потенциально долгосрочным воздействием на ранение углерода.

Потенциальные факторы, влияющие на плотность лиственных пород

Тесная связь между плотностью лиственных пород, структурой древостоя и запасами углерода подчеркивает необходимость понимания послепожарных условий, приводящих к увеличению плотности лиственных пород, для прогнозирования пулов углерода в условиях потепления климата. На основании предыдущих исследований, увеличение плотности лиственных пород должно происходить после пожаров, которые частично поглотили SOL (Абаимов и Софронов, 1996). Тонкий SOL предотвращает выщипывание верхних минеральных почв и выщипывание семян, одновременно уменьшая расстояние, которое корни сеянцев должны пройти, прежде чем достигнуть минеральной почвы (Джонстон и Чаплин, 2006). Несколько исследований в Центральной Сибири показывают, что глубина SOL после пожара 2–5 см максимизирует регенерацию лиственных пород даурской (L. gmelinii) (Софронов и Волокитина, 2010). Поскольку лиственные породы не создают семенных банков, вместо этого ежегодно производит семенные урожаи (Абаимов, 2010), для пополнения послепожарного неоплодотворенного близлежащего источника семян.

Однако в этом исследовании два ранних и один средний сукцессионный насаждения имели слабое или отсутствующее возобновление лиственных пород, несмотря на близлежащие источники семян и небольшую глубину SOL (<3,5 см), что предполагает, что другие факторы могут ограничивать возобновление лиственных пород. Эти насаждения были расположены в возвышенных районах, где травяной покров был больше 40%. Рядом с одним ранним сукцессионным насаждением мы заметили небольшие участки пополнения лиственных пород в областях, где травы отмерли, что предполагает конкуренцию.

HD Алекс андр и друг ие

с травами как потенц иальным биотичес ким ог раничением лис твенниц ы рег енераци я (С обачкин и др. 2005). Чер-баков (1979) и Широга и др. (2006) отметили что пополнение лис твенниц ы было наибольшим на «безопас ных учас тках », такие облас ти, как бревна, ос нования с тоя щих деревь ев или открытые минеральные почвы, пос кольку эти учас тки были лишены рас тительнос ти и опавших лис тьев, которые физичес ки препятс твуют рос т с ея нц ев. Конкуренц ия с мелкок орневой рас тительнос тью на почвах с мощной вечной мерзлотой Также было отмечено, что с лой с низае т вс х ожес ть с емя ни укоренение вс х одов (Абаимов и Софронов 1996). Эти результаты показывают, что тя желые Рекрутинг лис твенниц ы возможен только пос ле выс кой с тепени с ьезнос ти пожары, которые повреждаю т корневые с ис темы рас тительнос ти с пос обнос ть к повторному прорас танию. В двух друг их ис следованных нами ранес укц ес ионных нас аждения х плотнос ть также была низкой, но Глубина SOL была больше 5–7 см, и было значительное пос лепожарное ос едание, термокарс товые образования и лужи с тоя чей воды, что с видетельс твует о том, что избыточная влажнос ть почвы в дополнение к г лубокому SOL может имело ог раниченное пополнение лис твенниц ы.

Наличие только низкоплотных позднес укц ес ионных лис твенничных нас аждений около Черс ког отакже зас луживает дальнейшег оизучения. Наш отбор проб проводилс я в течение только коротк ий период, и мы были ог раничены в возможнос ти лег ко дос тупные с тенды. Таким образом, мы, вероя тно, не с мог ли зах ватить ландшафтна я изменчивос ть с структуры древос тоя, пос кольку позднес укц ес ионные лис твенничные древос тои с редней плотнос ти наблюдалос ь в друг их рег ионах (Х лыновс кая и друг ие 1988; Каджимото и друг ие 1999, 2010.

Или же что-то мог ло изменитьс я в 1940-е г оды, ког да наши с тарейшие выс окоплотные нас аждения возникло, что вызвало перех одк более выс кой плотнос ти траектории. Х арук и друг ие (2005) с общили Увеличение диаметра и плотнос ти нас аждений лис твенниц ы даурс кой в лес отундровом экотоне Ц ентральной Сибири за пос ледние нес колько дес я тилетий и припис али эти изменения в сторону повышени я температуры, ос адков, и возрос шая пожарная активнос ть. Таким образом, изменение климата в первой половине двадц атог о века может с оздали выс окоплотные нас аждения, обнаруженные вблизи Черс кий сег одня. Друг ие антропог енные воздейс твия на Режим ог ня также мог иметь важное значение.

Вс ередине 1900-х г одов Черс кий прох одил Рос т нас еления в с в я зи с с озданием активног о рыболовс тва (1941–1944), ге одезии и ге олог ичес кие изыс кания и с троительство аэропорта/морс ког о порта, с в я занные с добычей золота в Билибинс ком рай оне (С. Зимов, личное наблю дение), и ус тановление атомной электрос танц ии на Запдно-Чукотс ком Полу ос тров (С. Давыдов, личное наблю дение). Таким образом, также возможно, что лю ди намеренно или не преднамеренно ус троил пожар, который вызвал новый ожог ус ловия, которые увеличили плотнос ть нас аждений.

ВЫ ВОДЫ

Сдвиг в сторону более молодых и/или более г устых нас аждений с ибирс кой лис твенниц ы, вызванный пожарами, может повлия ть на бореальные лес а. езда на велос ипеде разными с пос обами. Уменьшение пожара интервал повторения без изменения плотнос ти нас аждения может привес ти к с низжению запас ов уг лерода на ландшафтном уровне. Однако, ес ли плотнос ть нас аждений увеличивается, большие надземные запас ы уг лерода в этих нас аждения х мог ут компенс ировать более коротк ий ц икл с укц ес ии. Увеличенная плотнос ть нас аждений может также влия ть на рег иональный климат зас чет с низжения альбе до через более темную лис тву летом и уменьшение с нежног о покрова (из-за больше й плотнос ти с тволос) в Зима и вес на. Увеличение г ус тоты нас аждений также может оказывать обратное влия ние на режим пожара, дела я ег о труднее предс казать, как будут меня тьс я плотнос ти влия ют на долг ос рочное х ранение С. Например, больше близк орас положенные деревья мог ут с низить вос пламеня емос ть потому что зеленая лис тва и ветви менее ог неопас ны, чем подлес ок. Точные прог нозы этих воздейс твий требуют оц енки

Текущее рас пределение плотнос ти лис твенниц ы в Сибири бореальные лес а, знание ус ловий пос ле пожара с пос обс твует изменению плотнос ти лис твенниц ы, количес твенное определение доли ландшафта, которую вероя тнее вс ег о можно увидеть с двиг и в с укц ес ионных х арактерис тиках и оц енки пулов уг лерода в выс окоплотных нас аждения х на различных стадия х с укц ес ии и повс ему ландшафту.

БЛАГ ОДАРНОС ТИ

Мы х отели бы поблаг одарить наших коллег из Северо-вос точная научная станц ия и члены Polariss Проект за помощь в поездках и ис следования х Лог истика Ос обая благ одарнос ть Т. Каджимото и коллег ам за предс тавление необработанных данных о биомас се лис твенничных деревь ев, отобранных для анализа около Черс ког о, который мы ис пользовали для разработки и наших аллометричес ких уравнений. Финанс ирование этог о ис следования было предс тавлено г рантом NASA Ecosystems and Carbon Cycle NNX08AG13G, Г рант NOAA на г лобальный уг леродный ц икл NA080AR4310526 и международное приложение на г рант NSF OPP 0806271.

ССЫ ЛКИ

Абаимов А.П. 2010. Ге ографичес кое рас пространение и ге нетика Видов лис твенниц ы с ибирс кой. Экос ис темы вечной мерзлоты: лис твенниц а с ибирс кая Лес а 209:41–58.

Абаимов А.П., Софронов М.А. 1996. Ос новные тенденц ии пос лепожарног о Сукц ес сия в притундровых лес ах Средней Сибири. В: Г олдаммер Дж. Г., Фуря ев В. В., Ред. Пожары в экос истемах бореальной зоны Евразия. Дордрех т: Kluwer Academic Publishers. С. 372–86.

Алекс андр HD, Мак MC, Г етц S, Бек PSA, Белше F. 2012. Влия ние увеличения лис топадног о покрова на с труктуру нас аждений и надземные уг леродные резервуары бореальных лес ов Аляс ки. Эко с фе ра 3(5):45. doi:10.1890/ES11-00364.1.

Амиро Б.Д., Орнанийский А.Л., Барр А.Г., Блэк Т.А., Чемберс С.Д., Чапин Ф.С., Гулденф М.Л., Литвак М., Лю Х.-П., МакКог и Дж.Х., Макмиллан А., Рандерсон Дж.Т. 2006. Влияние возрас та на акденный пос ле пожара на энергетический баланс бореальных лесов. *Agric For Meteorol* 140:41–50.

Amiro BD, Cantin A, Flannigan MD, Groot WJD. 2009. Будущие выбросы от канадских бореальных лесных пожаров. *Can J For Res* 39:383–95.

Beck PSA, Goetz SJ, Mack MC, Alexander HD, Jin Y, Randerson JT, Loran ty MM. 2011. Влияние и последствия усилив ающегося пожарного режима на состояние альбедо бореальных лесов Аляски. *Glob Change Biol* 17:2853–66.

Бонд-Ламберти Б., Ван К.К., Гауэр С.Т. 2004. Чистая первичная продукция и чистая продукция экосистем хвойно-погодательности лесных пожаров бореальной черной ели. *Glob Change Biol* 10:473–87.

Бонд-Ламберти Б., Пекхэм С.Д., Аль Д.Э., Гауэр С.Т. 2007. Пожар как доминирующий фактор баланса углерода в бореальных лесах центральной Канады. *Nature* 450:89–92.

Буланке И., Сируал. 2006. Последствия пожара динамика грубых древесных остатков черной ели в северных бореальных лесах Квебека. *J Для Рез* 36:1770–80.

Браун Дж. К. 1974. Справочник по инвентаризации поваленного древесного материала. Общий техниче ский отчет Лесной службы Министерст в а с е л с к о г о х о з я й с т в а С Ш А Межгорная лесная и равновесная опытная станция, 24 стр.

Цербак И.П. 1979. Лесные пожары в Якутии и их влияние на лесные экосистемы, Наука, Сибирское отделение, Новосибирск, Россия.

Климатический справочник СССР. 1966. Т. 24, 397 с. (на Русск ий)

Englund SR, O'Brien JJ, Clark DB. 2000. Оценка цифровой и пленочной полусферической фотографии сферической денситометрии для измерения освещенности лесных сред. *Can J For Res* 30:1999–2005.

Флэнниган, доктор медицинских наук, Логан К.А., Амиро Б.Д., Скиннер В.Р., Стокс Б.Дж. 2005. Будущая территория пожаров в Канаде. *Clim Change* 72:1–16.

Фостер Д.Р. 1985. Развитие растительности после пожара в лесах *Picea mariana* (черная ель) — *Pleurozium* южного оловянного Лабрадора. *Can J Ecol* 73:517–34.

Harden JW, Trumbore SE, Stocks BJ, Hirsch A, Gower ST, O'Neill KP, Kasischke ES. 2000. Роль огня в углеродном бюджете бореальной зоны. *Glob Change Biol* 6:174–84.

Ито А. 2005. Моделирование цикла углерода и режима пожаров в лиственничном лесу Восточной Сибири. *Ecol Model* 187:121–39.

Джонстон Дж. 2006. Реакция бореальных растительных сообществ на изменения в предыдущем безпожарном интервале. *Int J Wildland Fire* 15:497–508.

Джонстон Дж. Ф., Касишке Е. С. 2005. Влияние степени ожога почвы на уровень восстановления на восстановление после пожара в недавно сгоревшем лесу из черной ели. *Can J For Res* 35:2151–63.

Джонстон Дж., Чапин Ф. 2006. Влияние жесткости ожога почвы на восстановление деревьев после пожара в бореальном лесу. *Экосистемы* 9:14–31.

Джонстон Дж. Ф., Чапин Ф. С., Холлингсворт Т. Н., Мак М. К., Романовский В., Турецкий М. 2010а. Пожары, изменение климата и устойчивости лесов во внутренней части Аляски. *Can J For Res* 40:1302–12.

Джонстон Дж. Ф., Холлингсворт Т. Н., Чапин Ф. С., Мак М. К. 2010б. Изменения в режиме пожаров разрушают унаследованную блокировку сукцессионных траекторий в бореальных лесах Аляски. *Glob Change Biol* 16:1281–95.

Jonasson S, Chapin FSIII, Shaver GR. 2001. Биогeoхимия в Арктике: закономерности, процессы и контроль. В: Schulze ED, Heimann M, Harrison SP, Holland EA, Lloyd JJ, Prentice IC, Schimel D, Eds. Глобальные биогeoхимические циклы в климатическом смысле. San Diego: Academic Press. с. 139–50.

Каджимо Т., Мацура Ю, Софронов М.А., Волокитина А.В., Мори С., Осав А., Абаймов А.П. 1999. Надземная и подземная биомасса и чистая первичная продуктивность древостоя *Larix gmelinii* недалеко от Туры, Центральной Сибири. *Древесная Физиол* 19:815–22.

Каджимо Т., Мацура Й., Осав А., Абаймов А.П., Зырянова О.А., Исаяев А.П., Ефремов Д.П., Мори С., Коже Т. 2006. Размерно-массовая аллометрия и распределение биомассы двух видов лиственниц, растущих в зоне сплошной вечной мерзлоты в Сибири. *Для Ecol Manage* 222:314–25.

Каджимо Т., Осав А., Усольцев В.А., Абаймов А.П. 2010. Биомасса и продуктивность лесных экосистем сибирской лиственницы. *Perma-frost Ecosystems: Siberian Larch Forests* 209:99–122.

Кейн ES, Касишке ES, Валентайн DW, Турецкий MR, МакГвайр AD. 2007. Топографические влияния на потребление лесными пожарами почвенного органического углерода во внутренних районах Аляски: последствия для накопления черного углерода. *Журнал геофизических исследований — Biogeosciences* 112:G03017. doi:10.1029/2007JG000458.

Касиан Д.М., Тинкер Д.Б., Тернер М.Г., Скарпейс Ф.Л. 2004. Пространственная неоднородность плотности молодых побегов сосны с крученной широкой войной после пожаров 1988 года в Йеллоустонском национальном парке, Вайоминг, США. *Может J Для Рез* 34:2263–76.

Касиан Д.М., Ромме В.Х., Тинкер Д.Б., Тернер М.Г., Райан М.Г. 2006. Хранение углерода в ландшафтах с пожарами, заменяющими деревьями. *Бионаука* и 56:598–606.

Kasischke ES. 2000. Бореальные экосистемы в глобальном углеродном цикле. В: Kasischke ES, Stocks BJ, Eds. Пожары, изменение климата и углеродный цикл в бореальных лесах, экологические исследования. Берлин: Springer. С. 19–30.

Касишке Е.С., Джонстон Дж.Ф. 2005. Изменение толщины органического слоя после пожара в лесном комплексе из черной ели во внутренней части Аляски и его влияние на температуру и влажность почвы. Канадский журнал лесных исследований — обзор Canadian De Recherche Forestiere 35:2164–77.

Касишке ES, Кристенсен NL, Стокс В. 1995. Пожары, глобальное потепление и баланс углерода в бореальных лесах. *Ecol Appl* 5:437–451.

Касишке Э., О'Нил К., Буржо-Шавес Л., Френч Н. 2000. Косвенные и долгосрочные эффекты пожара на углеродный бюджет бореальных лесов. В: Beniston M, Ed. Сжигание биомассы и ее взаимосвязь с климатической системой. Дордрехт: Springer. С. 263–80.

Харук В.И., Двинская М.Л., Рэнсон К.Дж., Им С.Т. 2005. Экспансия вечнозеленых хвойных в зону доминирования лиственницы и климатические тенденции. *Russ J Ecol* 36:164–70.

Хлыновская Н.И., Нестеренко А.И., Подковыркина А.И. 1988. Общая биомасса основных типов растительности ландшафтов с еверовосточной части СССР. В кн.: Проблемы изучения и охраны еверовосточных ландшафтов СССР. Дальневосточный научный центр, Владивосток. С. 8–27.

Кобак КИ, Турчинович И.Е., Кондрашева Н.Ю., Шульце Э.Д., Шульце В., Кох Х., Выгодская Н.Н. 1996. Уязвимость и адаптация лиственничных лесов Восточной Сибири к изменению климата. Вода, воздух, почва, опрос. 92:119–127.

Леммон П.Е. 1956. Сферический денситометр для оценки леса. Плотность верхнего руса. *Для Sci* 2:314–20.

Мэнис К.Л., Харден Дж.В., Бонд-Ламберти Б.П., О'Нил К.П. 2005. Древесный мулс вдоль хвойно-погодательности возвышенностей в бореальной Манитобе и его влияние на долгосрочное хранение углерода. *Can J For Res* 35:472–82.

Налдер И.А., Вайн Р.В. 1999. Долгосрочная динамика углерода в лесной подстилке после пожара в горных бореальных лесах западной Канады. Глоб Биогeoхимические циклы 13:951–68.

Nalder IA, Wein RW, Alexander ME, deGroot WJ. 1997. Физические свойства сухостойных и поваленных круглых древесных топлив в бореальных лесах Альберты и Северо-Западных территорий. *Can J For Res* 27:1513–17.

Оливер К.Д., Ларсон Б.К. 1996. Динамика лесных насаждений (обновленное издание). Нью-Йорк: Wiley.

Осавана О.А., Зырянова О.А. 2010. Экосистемы вечной мерзлоты. Введение в лесоводство сибирской лиственницы. Экосистемы вечной мерзлоты: лесоводство сибирской лиственницы 209:3–15.

Pedlar JN, Pearce JL, Venier LA, McKenney DW. 2002. Крупные древесные остатки в связи с нарушением и типом леса в бореальной Канаде. *Ecol Manage* 158:189–94.

Петерсон Б.Дж., Холмс Р.М., Маклелланд Дж.В., Воросмартти С.Дж., Ламмерс Р.Б., Шикломанов А.И., Шикломанов И.А., Рамсдорф С. 2002. Увеличение речного стока в Северный Ледовитый океан. *Science* 298:2171–3.

Петровский В.В., Королева Т.М. 1979. О флоре дельты реки Колымы. *Бот J* 64(1):19–40.

Randerson JT, Liu H, Flanner MG, Chambers SD, Jin Y, Hess PG, Pfister G, Mack MC, Treseder KK, Welp LR, Chapin FS, Harden JW, Goulden ML, Lyons E, Neff JC, Schuur EAG, Zender CS. 2006. Влияние пожаров бореальных лесов на потепление климата. *Science* 314:1130–2.

Сандерсон Э.В., Джайте М., Леви М.А., Редфорд К.Х., Ваннебо А.В., Вулмер Г. 2002. Человеческий след и остатки дикой природы. *Bioscience* 52:891–904.

Щепашенко Д.Г., Швиденко А.З., Шалаев В.С. 2008. Биологическая продуктивность и бюджет углерода лиственных лесов Северо-Востока России. М.: Московский государственный университет леса. 296 с.

Schoennagel T, Turner MG, Romme WH. 2003. Влияние интервала между пожарами и поздней послепожарной плотности сосны в крученно широкой вейллуостонской коммунальной парке. *Экология* 84:2967–78.

Шульце Э.Д., Шульце В., Келлихер Ф.М., Выгодская Н.Н., Циглер В., Кобак К.И., Хок Х., Арнет А., Кузнецова В.А., Согачев А., Исаяев А., Бауэр Г., Холлингсворт Д.Ю. 1995. Надземная биомасса и азотное питание в хвойных первичных лиственных лесах в Восточной Сибири. *Может J для Res* 25:943–960.

Широга Т., Сайто Х., Максимов Т.С., Исаяев А.П., Такааша К. 2006. Безопасные места сажения лиственницы в легкоресных лесах Восточной Сибири. В: Хатагоро Р., Гуггенбергс Г., ред. Симптом изменения окружающей среды в регионе вечной мерзлоты Сибири. Саппоро: Издательство университета Хоккайдо. С. 159–62.

Шроува Е., Куулувайнен Т., Кангур А., Йогисте К. 2009. Естественные структуры насаждений, режимы нарушений и динамика сукцессий в бореальных лесах Евразии: обзор с особым упором на рост и сукцессии. *Ann For Sci* 66(201):1–20.

Щестак Б.М., Чен Х.Й.Х. 2010. Влияние возраста насаждения, лесных пожаров и сплошных рубок на лесную подстилку в бореальных смешанных лесах. *Plant Soil* 336:267–77.

Собанкин Р.С., Собанкин Д.С., Бузыкин А.И. 2005. Влияние плотности насаждения на рост трех видов хвойных. Влияние видов деревьев на почвы: последствия для глобальных изменений. Нью-Йорк, Нью-Йорк: Springer. С. 247–255.

Софранов М.А., Волокитина А.В. 2010. Экология лесных пожаров в зоне сплошной мерзлоты // Экосистемы вечной мерзлоты: Лиственные леса Сибири. 209:59–82.

Стертевант Б.Р., Биссонетт Дж.А., Лонг Дж.Н., Робертс Д.В. 1997. Крупные древесные остатки как функция возраста, структуры насаждения и нарушений в бореальном Ньюфаундленде. *Ecol Appl* 7:702–12.

Термашев М.Т., Коломбо С.Дж., Чен Дж. 2008. Количество рубленых древесных остатков и его прогнозирование с использованием характеристик насаждений в бореальных и смешанных лесах Онтарио, Канада. *Can J For Res* 38:2189–97.

Thornley NM, Cannell AGR. 2004. Долгосрочное влияние частоты пожаров на ранение углерода и продуктивность бореальных лесов: модельное исследование. *Tree Physiol* 24:765–73.

Турецкий М.Р., Кейн Е.С., Харден Дж.В., Отмар Р.Д., Манис К.Л., Хой Э., Касишке Е.С. 2011. Недавнее ускорение сжигания биомассы и потерь углерода в лесах и торфяниках. *Nat Geosci* 4:27–31.

Тернер М.Г., Тинкер Д.Б., Ромме В.Х., Кашман Д.М., Литтон К.М. 2004. Ландшафтные закономерности плотности молодых деревьев, площади и чистой первичной надземной продукции в лесах с новыми сосновыми лесами после пожаров, Йеллоустонский национальный парк (США). *Экосистемы* 7:751–75.

Успенцев В.А., Колтунова А.И., Кадимото Т., Осавана О., Койке Т. 2002. Географические градиенты годового производства биомассы лиственных лесов в Северной Евразии. *Евразийский журнал исследований* 5:55–62.

Валендик Е.Н., Иванова Г.А. 2001. Пожарные режимы в лесах Сибири и Дальнего Востока. *Russ For Sci (Лесоведение)* 4:69–76 (на русском языке).

Уокер Л.Р., Уорд Д.А., Барджетт Р.Д., Кларксон Б.Д. 2010. Использование хвойных лесов в исследованиях в лесоводстве экологической сукцессии и развития почв. *J Ecol* 98:725–36.

Weir JMN, Johnson EA, Miyanishi K. 2000. Частота пожаров и пространственная возрастная мозаика смешанных бореальных лесов в западной Канаде. *Ecol Appl* 10:1162–77.

Уайт Дж. 1980. Демографические факторы в популяциях растений. В: Solbrig OT, Ed. Демография и эволюция в популяциях растений. Лондон: Blackwell. С. 21–48.

Wotton BM, Nock CA, Flannigan MD. 2010. Лесные пожары и изменение климата в Канаде. *Int J Wildland Fire* 19:253–71.

Зимов С.А., Шурбаев Г., Чагин Ф.С. 2006. Вечная мерзлота и глобальный бюджет углерода. *Science* 312:1612–13.

Зырянова О.А., Абаймов А.П., Бугаенко Т.Н., Бугаенко Н.Н. 2010. Восстановление лесной растительности после пожара. Экосистемы вечной мерзлоты: сибирские лиственные леса 209:83–96.