

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи



Махныкина Анастасия Владимировна

Влияние температуры и влажности на эмиссионные потоки CO₂ с
поверхности почвы в сосняках среднетаежной подзоны Средней Сибири

Специальность 03.02.08 — Экология (биология) (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
Ваганов Евгений Александрович
доктор биологических наук,
академик РАН

Красноярск 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВЕДЕНИЕ.....	4
Используемые в работе сокращения.....	9
ГЛАВА 1 ЭМИССИИ CO ₂ ИЗ ПОЧВ ТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ.....	10
1.1 Роль бореальных экосистем в глобальном углеродном цикле.....	10
1.2 Почвенная эмиссия CO ₂ в функционировании лесных экосистем.....	16
1.3 Роль внешних факторов на изменение эмиссии CO ₂ из почвы.....	21
1.4 Существующие методики измерения эмиссии CO ₂ из почв.....	30
1.5 Подходы по моделированию почвенной эмиссии в лесных экосистемах.....	35
ГЛАВА 2 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ.....	45
2.1 Орографическая характеристика района исследования.....	45
2.2 Климатические условия района исследования.....	48
2.3 Растительный и почвенный покров района исследований.....	52
ГЛАВА 3 ИЗМЕРЕНИЕ И АНАЛИЗ ЭМИССИОННЫХ ПОТОКОВ CO ₂ ИЗ ПОЧВЫ В ДАННОЙ РАБОТЕ.....	54
3.1 Характеристика экспериментальных участков.....	54
3.2 Измерения почвенной эмиссии CO ₂	59
3.3 Мониторинг температуры и влажности почвы.....	64
3.4 Отбор образцов почв и растительности.....	66

3.5 Статистический анализ данных.....	70
ГЛАВА 4 ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ	
ЭМИССИИ CO ₂ ИЗ ПОЧВЫ.....	71
4.1 Суточный ход почвенной эмиссии в разные интервалы сезона.....	71
4.2 Сезонная динамика почвенной эмиссии.....	78
4.3 Межгодовая изменчивость почвенной эмиссии.....	87
ГЛАВА 5 ЗАВИСИМОСТЬ ПОЧВЕННОЙ ЭМИССИИ CO ₂ ОТ ФАКТОРОВ	
СРЕДЫ.....	100
5.1 Температура и влажность почвы.....	100
5.2 Манипуляционный эксперимент – дождевание.....	109
ГЛАВА 6 МОДЕЛИРОВАНИЕ СЕЗОННОГО ПОТОКА ПОЧВЕННОЙ	
ЭМИССИИ CO ₂	115
6.1 Параметризация экспоненциальной модели.....	115
6.2 Моделирование эмиссионных потоков почвенного CO ₂	119
Заключение.....	131
ВЫВОДЫ.....	133
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	135

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Бореальные леса занимают около 11% земной поверхности суши, являясь одним из крупнейших наземных биомов. Эти леса играют значительную роль в глобальном углеродном цикле и особенно чувствительны к потеплению климата (Lindroth et al., 1998; Mitchell et al., 1989). Почвы бореальной зоны содержат значительные запасы углерода, поэтому их реакция на текущие изменения климата (IPCC, 2007; Ваганов и др., 2005; Ведрова, 2011) существенно отразится на устойчивости лесных экосистем и будущей концентрации CO₂ в атмосфере.

Потенциальное увеличение почвенной эмиссии CO₂, вызванное повышением температуры, может увеличить скорость роста концентрации атмосферного CO₂, в том числе за счет положительной обратной связи (Fang, Moncrieff, 2001; Sa'nchez et al. 2003; Клименко, Микушина, 2011). Измерения потоков CO₂ в европейских лесах показывают, что при расчете на единицу площади, в бореальных лесах депонируется меньше атмосферного CO₂, чем леса более южных регионов (Valentini et al., 2000; Курбанов и др., 2008), главным образом за счет высоких темпов дыхания почвы по отношению к фотосинтетической активности (Janssens et al., 2001). При потеплении будет наблюдаться увеличение скорости почвенного дыхания, которое будет способствовать постепенному снижению скорости связывания углерода (Raich and Schlesinger, 1992; Davidson et al., 2000). Несмотря на значительный вклад в круговорот углерода, дыхание почвы оказалось чрезвычайно сложным для точной количественной оценки. Как и во многих других почвенных процессах, почвенное дыхание демонстрирует высокие уровни пространственной гетерогенности, и может сильно варьироваться в суточных, сезонных и межгодовых временных масштабах (Law et al., 1999; Buchmann, 2000; Xu and Qi, 2001).

В течение сезона потоки CO₂ из почвы сильно коррелируют с изменениями температуры почвы, особенно в условиях оптимальной

влажности (Yuste et al., 2003). Значительное подавление скорости потоков наблюдается при низком содержании воды в почве (Borken et al., 2002; Irvine and Law, 2002). До сих пор плохо изучена сезонная зависимость почвенной эмиссии CO_2 от влажности почвы, поскольку изменения температуры почвы и влажности почвы часто коррелируют между собой, и независимое влияние каждой переменной трудно выделить или интерпретировать (Davidson et al., 1998).

При крупномасштабном моделировании почвенной эмиссии обычно используют температуру почвы (Buchmann, 2000), влажность почвы (Davidson et al., 2000), а также их взаимодействие (Lee et al., 2004). Однако они недостаточны для объяснения пространственных изменений дыхания почвы в пределах участка и между участками (Xu и Qi, 2001). Пространственное масштабирование дыхания почвы от полевых измерений до уровней экосистем требует изучения его пространственных изменений. Поэтому необходимо включить как временную, так и пространственную неоднородность почвенного дыхания в модель с целью перехода от масштаба с камерных измерений дыхания почвы до уровня экосистемы (Tang and Baldocchi, 2005).

Цель работы – выявить закономерности влияния температуры и влажности на эмиссионные потоки CO_2 с поверхности почвы в сосняках среднетаежной подзоны Средней Сибири

Задачи исследования:

1. Оценить пространственную вариацию почвенной эмиссии CO_2 в разных типах экосистем;
2. Выявить особенности динамики почвенной эмиссии на различных временных масштабах: суточная, сезонная, межсезонная динамика;
3. Проанализировать влияние основных факторов среды (температура, влажности почвы) на формирование потока CO_2 ;

4. Определить пороговое значение влажности почв для максимальной почвенной эмиссии для среднетаежной зоны;

5. Построить адекватную модель сезонного потока почвенной эмиссии CO_2 для разных типов экосистем.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В пределах одного типа почв величина почвенной эмиссии CO_2 определяется типом растительного покрова.

2. Условия увлажнения выступают основным лимитирующим фактором для почвенной эмиссии CO_2 на песчаных подзолах в активной части вегетационного сезона.

3. Усовершенствование экспоненциальной модели почвенной эмиссии CO_2 для конкретного региона среднетаежных лесов позволяет более детально изучить сезонную динамику почвенной эмиссии CO_2 и дает инструмент для масштабирования потоков CO_2 на исследуемую территорию.

Научная новизна. Впервые проведены длительные измерения сезонной динамики – 5 сезонов измерений для участков с разными типами напочвенного покрова в пределах одной растительной подзоны. Получена характеристика влияния климатических условий территории на величину почвенной эмиссии CO_2 в течение вегетационного сезона. Усовершенствована и верифицирована комбинированная экспоненциальная модель почвенной эмиссии CO_2 , с учетом специфических особенностей вегетационного сезона и типа напочвенного покрова.

Теоретическая и практическая значимость работы. Значимым вкладом научной работы в развитие теоретической базы существующих данных по почвенной эмиссии углерода является актуализированные оценки, необходимые как для составления бюджета углерода лесных экосистем, так и для верификации глобальных вегетационных моделей. Модификация экспоненциальной модели позволяет более точно проследить изменения потока CO_2 с поверхности почв с учетом особенности вегетационного сезона.

Практическая значимость работы обусловлена оценкой взаимозависимостей между типом развития территории и почвенной эмиссией CO₂ на территории лесов бореальной зоны.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в проведении полевых измерительных работ, отборе образцов почв, опада и живого напочвенного покрова. Участвовал в разработке и конструировании экспериментов по рассмотрению влияния факторов среды на динамику сезонного потока CO₂ с поверхности почвы, а также в усовершенствовании и верификации модели.

Апробация работы. Результаты и выводы основных частей работы были представлены на всероссийских и международных конференциях, среди которых можно отметить: Japan Geoscience Union Meeting 2016, Международную конференцию «BIOGEOMON 2017», IV Всероссийскую конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2016), Всероссийскую научную конференцию «Научные основы устойчивого управления лесами» (Москва, 2014), III Всероссийской молодежной конференции «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2014), Международной научно-практической конференции «Наука — инновационному развитию лесного хозяйства» (Гомель, 2015), X Международном симпозиуме «Баланс углерода, воды и энергии и климат бореальных и арктических регионов с особым акцентом на Восточную Евразию» (Якутск, 2016), International conference “Climate Change constrains and opportunities in the Asian Pacific Region: Human-Biosphere-Atmosphere Interactions and Green Growth” (Владивосток, 2017), «SPARC 2018» (Kyoto, Japan), “ENVIRONMIS 2018” (Томск, Россия), EGU Assembly 2017, 2019 (Vienna, Austria), ISEB 2019 (Potsdam, Germany).

Публикации. Основные положения научной работы были опубликованы в материалах и сборниках всероссийских и международных конференций, а также 8 статей в изданиях из перечня ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав и выводов. Текст работы изложен на 158 страницах, содержит 39 рисунков и 12 таблиц. Список использованной литературы содержит 218 источников, 174 из которых на английском языке.

Благодарности. За ценные советы, рекомендации и поддержку автор выражает огромную благодарность А.С. Прокушкину С.В. Верховцу, О.В. Меняйло, В.В. Шишову, Н.Н. Кошурниковой, И.И. Тычкову, А.В. Урбан, А.В. Рубцову и Д.А. Полосухиной. Автор также признателен коллективу Лаборатории биогеохимических циклов Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН за помощь в отборе, транспортировке образцов и установке экспериментальных конструкций. Автор благодарит коллектив станции высотной мачты «ZOTTO» за неоценимую поддержку в проведении полевых работ в течение всех измерительных сезонов, особенно при работе на экспериментальных участках. Автор выражает благодарность сотрудникам Лаборатории биогеохимии экосистем и Кафедры экологии и природопользования Института экологии и географии ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» за ценные комментарии и советы при работе над диссертацией.

Используемые в работе сокращения

C – углерод

CO₂ – диоксид углерода

Rs – дыхание почвы

Ra – автотрофное дыхание

Rh – гетеротрофное дыхание

SWC – содержание воды в почве

Ts – температура почвы

ЛО – лесорастительный округ

ЭУ – экспериментальный участок

ГЛАВА 1 ЭМИССИИ CO₂ ИЗ ПОЧВ ТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ

1.1 Роль бореальных экосистем в глобальном углеродном цикле

На сегодняшний день в экосистемах высоких широт происходят изменения климата и окружающей среды, включая повышение температуры, деградацию вечной мерзлоты, уменьшение снежного покрова, продвижение границы леса на север и увеличение продолжительности вегетационного периода (Sturm et al., 2001; ACIA, 2005; AMAP, 2011; Lawrence et al., 2015; Natali et al., 2015; Kharuk et al., 2005).

Бореальные леса являются вторым по величине лесным биомом (Chapin et al., 2002) и содержат большое количество почвенного углерода, особенно в верхнем органическом слое (Schlesinger, 1997). Измерения эмиссии CO₂ в Европе показывают, что бореальные леса являются более слабыми стоками для атмосферного CO₂ на единицу площади, чем леса более южных широт (Valentini et al., 2000), главным образом в результате преобладания дыхательной активности над процессами фотосинтеза (Janssens et al., 2001). Бореальные леса играют значительную роль в глобальном углеродном цикле и, как было доказано, особенно чувствительны к будущему потеплению климата (Lindroth et al., 1998). Тем не менее, современное понимание углеродного цикла в бореальной зоне является неполным.

Ответ лесов бореальной зоны на глобальные изменения являются предметом научных дебатов (Lindroth et al., 1998; Valentini et al., 2000), ввиду высокой чувствительности данного региона к внешним факторам антропогенного (Куваев и др., 2001) и естественного характера. Оценка потенциала лесов бореальной зоны и понимание основных механизмов, контролирующей потоки CO₂ требует получения точных количественных оценок.

Наземные биомы бореальной зоны содержат более 30% глобальных запасов почвенного углерода (Dixon et al., 1994; Исаев, 1995; Замолотчиков и др., 2013). Аппс и др. (1993) пришли к выводу, что бореальные лесные экосистемы представляют собой чистый сток углерода, на растительность в свою очередь приходится 0.54 Гт С г^{-1} , а на почву и торфяные участки – 0.70 Гт С г^{-1} . Кроме того, бореальные лесные экосистемы, в частности, подвержены циклическим нарушениям естественного происхождения (например, лесные пожары). Таким образом, смена функциональной роли бореальных лесов от чистого стока до чистого источника атмосферного углерода может происходить по двум причинам различного происхождения: 1) вероятного увеличения обезлесения в бореальных лесах; и 2) увеличение нарушений в регионе из-за изменения климата, таких как пожар, вспышки насекомых и патогенов.

Считается, что особенности развития и протекания глобальных циклов элементов для арктических и бореальных экосистем, которые покрывают 22% площади суши связаны с большими пулами органического вещества почвы (Charin et al., 2000; Natali et al., 2012, Tarnocai et al., 2009). Выбросы парниковых газов демонстрируют заметно отличающуюся динамику в бореальных лесах в сравнении с арктической тундрой. Эти экосистемы, особенно пограничные районы, важны для круговорота элементов и глобальной климатической системы (D'Arrigo et al., 2004; Devi et al., 2008; McGuire et al., 2009). Арктические и бореальные экосистемы подвергаются быстрому росту температуры и при изменении окружающей среды в специфических условиях Арктического региона (температура в северных широтах повысилась больше по сравнению с глобальным средним) там ожидается дальнейшее потепление в следующие 50-100 лет (АСІА, 2005; ІРСС, 2007, 2018).

Глобальное потепление напрямую сказалось на росте и ареалах распространения растений (D'Arrigo et al., 2004; Tape et al., 2006; Devi et al., 2008). Предполагается, что потепление изменит количество доступного азота (N) и влажность почвы, что скажется на продуктивности и разнообразии растительных сообществ (Chapin et al., 1995; Barber et al., 2000; Sturm et al., 2001; Bunn et al., 2007; Lloyd and Bunn, 2007; Natali et al., 2012). Такие изменения в растительных сообществах могут вызывать обратную связь и воздействовать на глобальный климат посредством изменений в энергетическом, водном и углеродном циклах (Callaghan et al., 2004; Chapin et al., 2005; McGuire et al., 2009). Широко признано, что более теплые условия повышают продуктивность, особенно в экосистеме арктической тундры. Имеются данные о том, что в течение последних десятилетий в арктической тундре усилился рост кустарников и расширились границы биома (Sturm et al., 2001; Bunn and Goetz, 2006; Tape et al., 2006; Bunn et al., 2007). Аналогично, граница леса продвинулась на север и на более высокие отметки в горах (Shiyatov et al., 2005; Devi et al., 2008; Kharuk et al., 2010), а весеннее потепление повысило продуктивность бореальных лесов (Bunn and Goetz, 2006). Однако летнее потепление снижает продуктивность леса, когда температура поднимается выше предела физиологического оптимума для древесных пород (Кузнецов, Дмитриева, 2005; D'Arrigo et al., 2004). Спутниковые данные показывают, что чистая первичная продукция (NPP) лесов в высоких северных широтах значительно увеличилась с 1982 по 1991 год, но уменьшилась в течение 2000-х годов (Bunn et al., 2007; Berner et al., 2011; Швиденко и др., 2008). Кроме того, исследования параметров древесных колец указывают на то, что рост деревьев снизился со второй половины XX века (Barber et al., 2000; D'Arrigo et al., 2004; Lloyd and Bunn, 2007). Эти явления могут быть вызваны опосредованным влиянием засухи (Barber et al., 2000; Bunn et al., 2007; Lloyd and Bunn, 2007).

Особое значение имеют почвы бореального региона, которые составляют крупнейший запас органического вещества почвы (Щепащенко и др., 2013). Установлено, что накопление углерода в этих почвах происходит в основном за счет низких температур почвы (Van Cleve et al., 1981; Bonan, 1992). Путем проведения экспериментов с повышением температуры показано, что увеличивается скорость разложения органических веществ, тем самым увеличивая почвенную эмиссию CO₂ и сокращая время хранения органического вещества в почве (Van Cleve et al., 1990; Швиденко и др., 2009). Чистое поглощение экосистемы (NEU) является разностью фотосинтетическим поглощением углерода и потерями при дыхании, относительно небольшое увеличение скорости дыхания почвы может переключить экосистему из поглотителя в источник углерода (Buyanovsky et al., 1986).

Крупномасштабное исследование атмосферы бореальных экосистем (BOREAS) было проведенное в период с 1993 по 1996 год в Саскачеване и Манитобе, Канада, юило направлено на улучшение понимания взаимодействия между биомом бореальных лесов и атмосферой и для выяснения их роли в глобальных изменениях. С этой целью были проведены полевые измерения для измерения потоков энергии и основных биогеохимических циклов элементов в диапазоне временных и пространственных масштабов вместе с контрольными экологическими, биогеохимическими и атмосферными условиями. Было получена, что почвенная эмиссия с изученного участка на 1996 год составляет 8.96 Мг (С) на га (Rayment, Yarvis, 2000).

Короткие периоды роста, холодные температуры и высокое содержание влаги в почве ограничивают разложение органического вещества, что приводит к накоплению мощного органического слоя в лесной почве. Многие бореальные лесные экосистемы имеют высокоразвитый, органический слой, который покрывает минеральную почву. Органический слой (подстилка, напочвенный покров) может быть более чувствительным к

изменениям температуры и влажности почвы по сравнению с более глубокой минеральной почвой и может иметь значительную пространственную изменчивость по своим характеристикам (Budyko, Menzulin, 1996). Изменчивость почвенной эмиссии CO₂ в пространстве и времени и контролирующие ее факторы плохо изучены, что препятствует разработке реалистичных моделей эмиссии углерода.

Экосистемы северных широт являются одной из самых больших областей поглотителей углерода и в последние десятилетия стали более теплыми и более сухими, вследствие повышения температуры. Бореальные леса в России, так называемая «тайга», составляют около 21% от мировой лесной площади (Тишков, 2002). Несмотря на свою важность для наземного углеродного цикла, этот регион является одним из самых неизученных из-за его отдаленности. Одним из разрушительных факторов естественного происхождения в тайге являются крупные лесные пожары, вызванные сочетанием активности человека и изменениями климата (Lenton et al., 2008; Vasileva et al., 2011; Tautenhahn et al., 2016; Tchebakova et al., 2009; Фурьев, 1996; Kharuk et al., 2013; Кукавская, Иванова, 2006).

Существуют диаметрально противоположные точки зрения на результат прямого воздействия климатических изменений на почвенную эмиссию (Davidson and Janssens, 2006; Kirschbaum, 2006). Если значительное количество углерода, хранящегося в настоящее время в виде органического вещества в почве, переносится в атмосферу путем интенсификации процессов разложения, вызванного потеплением, может иметь место положительная обратная связь с изменением климата (Trumbore et al., 1996; Kirschbaum, 2000). Это, вероятно, будет способствовать постепенному снижению скорости аккумуляции углерода (Raich and Schlesinger, 1992; Trumbore et al., 1996; Davidson et al., 2000). И наоборот, если увеличение количества углерода, поступающего от растений в почву, превышает скорость увеличения разложения, обратная связь будет отрицательной (Lal,

2005). Поэтому, оценка долгосрочных запасов углерода в почве и их изменения во времени являются одним из основным источником неопределенности в прогнозах динамики углерода в почве. Несмотря на многочисленные исследования, консенсуса в отношении климатической чувствительности разложения углерода в почве до сих пор нет. При этом, из-за высоких временных и пространственных вариаций в почвенном дыхании (Raich et al., 2002; Rayment and Jarvis, 2000; Law et al., 2001a; Tang and Baldocchi, 2005) необходимы данные высокого разрешения на локальном уровне для формирования глобальных оценок углеродного бюджета почвы.

Таким образом, способ реагирования R_s на текущее изменение климата (IPCC, 2018), вероятно, окажет значительное влияние на связывание CO_2 лесными экосистемами и будущие концентрации CO_2 в атмосфере. Предсказание реакции R_s на изменение климата требует глубокого понимания зависимости этого процесса от температуры и содержания воды в почве.

Роль лесов России установлена как поглотителя углерода и по оценкам (Kurganova et al., 2008) ИФХиБПП РАН, Пущино (Россия), сток углерода составляет 0.81-1.10 гТ С г⁻¹. Однако ранее, Международным институтом прикладного системного анализа (Nilsson, 2000), были представлены сведения о том, что территория России служит источником углекислого газа и ежегодный выброс составляет 0.53 гТ С г⁻¹. Подобного рода неопределенность в оценках обусловлена огромной территорией российских лесов – 23% от мировой площади лесов, а также использованием различных методик для оценки почвенной эмиссии CO_2 . Леса и лесопокрытые территории составляют 51.6% и 45.3% от общей площади суши страны (Onuchin et al., 2009). Эти лесные массивы содержат порядка 21% мировых запасов углерода и 13% живой биомассы леса (FAO, 2009). Они содержат около 43 Пг С в наземной растительности, в том числе 35 Пг С в живой биомассе (Shvidenko et al., 2007, 2009).

Сибирские леса покрывают около 70% общей площади евразийских бореальных лесов и являются важным регионом, контролирующим глобальный и региональный климат (Ваганов и др., 2005; Соколов и др., 2013). В свою очередь, изменение климата вызывает реакцию сибирских экосистем, которая проявляется в перераспределении вещества и энергии между наземными экосистемами и атмосферой (Goetz et al., 2007; Lappalainen et al., 2016). Помимо этого, Сибирь является одним из фоновых регионов в Северном полушарии, где сохранились почти нетронутые условия среды.

1.2 Почвенная эмиссия CO₂ в функционировании лесных экосистем

Поскольку дыхание почвы является одним из основных источников атмосферного CO₂, то важно количественно определить поток CO₂ из лесных почв и понять, как это может повлиять на современные климатические изменения и саму систему управления лесами. Изменение климата может оказывать прямое воздействие на почвенную эмиссию, внося изменения в температурный режим почвы и влияя на влажность и продолжительность периода, в течение которого сохраняются положительные температуры в почве (IPCC, 2007; Bhupinderpal-Singh et al., 2003). Оно также может оказывать косвенное воздействие путем внесения изменений в режимы нарушений (пожарные режимы территории, вспышки энтомовредителей), которые могут влиять на состав растительности (Bond-Lamberty et al., 2007; Soja et al., 2007).

Rs также является основным элементом наблюдения за широтным изменением в чистом экосистемной обмене CO₂ (NEE) среди европейских лесных экосистем (Valentini et al., 2000). Даже небольшие изменения в дыхании почвы на больших площадях могут оказать существенное влияние на концентрацию CO₂ в атмосфере (Grace and Rayment, 1999; Schlesinger and Andrews, 2000; Sa' nchez et al. 2003).

Несмотря на очевидное значение для процессов углеродного цикла, R_s оказалось чрезвычайно сложным для точной количественной оценки. Как и многие другие почвенные процессы, дыхание проявляет высокие уровни пространственной гетерогенности, особенно в небольших пространственных масштабах, и существенно варьирует в суточных, сезонных и межгодовых временных масштабах (например, Law et al., 1999; Buchmann, 2000; Savage and Davidson, 2001; Xu and Qi, 2001).

В зависимости от типа почвы, лесобразующей породы и происхождения территории, почвенный углерод может составлять до 96% от общего количества углерода в лесной экосистеме. Функциональная роль экосистемы (сток или источник углерода) зависит в первую очередь от климатических условий региона, режима развития территории (нарушения, хозяйственное использование, охраняемые земли), типа почв и растительности. Основным источником поступления органического вещества в почву является растительность или автогрофный компонент в процессе дыхания, однако, в последних работах (Mukhortova et al., 2015) зафиксирован рост гетеротрофного дыхания. Выход органического вещества в атмосферу осуществляется посредством процесса минерализации, роста эмиссии при нарушениях и выщелачивании почвенных растворов органического углерода из экосистемы. Минерализационный поток CO_2 наиболее значимый компонент углеродного цикла в наземных экосистемах, который может составлять 50-95% общего дыхания экосистемы (например, Xu and Qi, 2001). Для каждого типа почв характерна специфическая углерод-поглощающая способность - равновесное содержание углерода, которое зависит от свойств почвы, типа растительности и гидротермальных условий тем самым определяя функциональную роль экосистемы.

Дыхание почвы в природных экосистемах определяется как отток CO_2 с поверхности почвы и является результатом большого числа биологических

и в меньшей степени также чисто физико-химических процессов, каждый из которых индивидуально реагирует на факторы окружающей среды, определяющие их величины и временные вариации (Schulze, 2006; Trumbore, 2006). В последние годы многие исследования были сосредоточены на разделении общего дыхания почвы на его компоненты и на понимание взаимосвязи между конкретными источниками CO_2 и факторами окружающей среды, контролирующими их, а также сложными взаимодействиями между различными дыхательными организмами (Hoegberg and Read, 2006; Кузяков, 2006). Нет сомнения, что все основные биологические процессы будут в определенной степени затронуты изменениями температуры и влажности. Но даже отклик на эти факторы может варьироваться в зависимости от концентрации субстратов, участвующих в ферментативных реакциях (Davidson et al., 2006) или устойчивости и акклиматизации почвенных организмов к изменениям в их среде (Atkin and Tjoelker, 2003). Другие важные факторы, такие как многокомпонентность органического вещества почвы, биомасса, доступность питательных веществ и т. д., могут быть более конкретно связаны с потоками из отдельных источников.

Почвенная эмиссия CO_2 является основным механизмом обмена CO_2 между лесными экосистемами и атмосферой. R_s является доминирующим потоком CO_2 из лесов и определяет, являются ли леса источниками или поглотителями углерода (Raich and Nadelhoffer, 1989). В целом, R_s представляет собой (рис. 1) сумму таких процессов, как автотрофное корневое дыхание (R_a) и разложение растительных остатков (R_h дыхание гетеротрофных организмов). Поскольку R_a и R_h контролируются различными группами организмов и связаны с различными источниками и качеством С, а также с различными процессами (Кузяков, 2006), поэтому их реакция на изменения условий окружающей среды может отличаться. На коротких временных масштабах изменение в потоке CO_2 из почвы в

основном обусловлено температурой почвы и влажностью (например, Raich and Schlesinger, 1992).

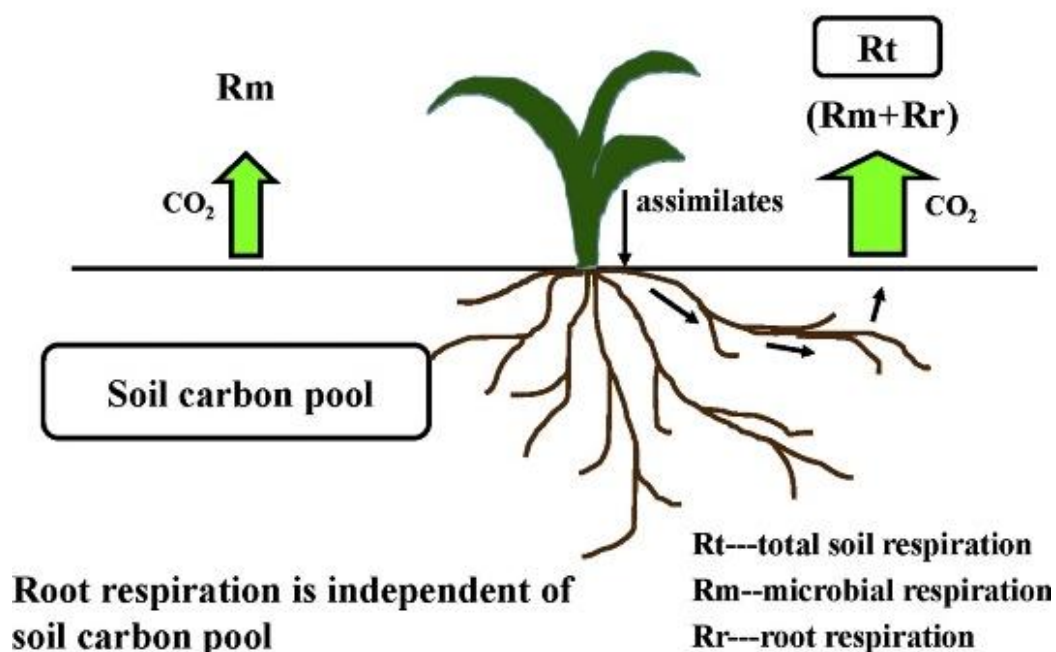


Рисунок 1. Компоненты почвенного дыхания (Lia et al., 2018).

Антропогенные выбросы CO_2 приводят к увеличению концентрации CO_2 в атмосфере, что вызывает значительные изменения климата в глобальном, региональном и местном масштабах. Увеличение концентрации атмосферного CO_2 с доиндустриальной эпохи составило 99 ppm (от 280 до 379 ppm в 2005 году) (Solomon et al., 2007). Луиссаерт с соавторами (2007) провели всесторонний анализ углеродного бюджета с использованием данных из 513 лесных участков со всего мира. Они показали, что валовая первичная продукция (GPP) лесов, которые являются первичным поглотителем CO_2 , который используется для фотосинтеза, только возрастет при более высоких температурах и осадках. С другой стороны, было обнаружено, что чистая экосистемная продукция (NEP), которая представляет собой разницу между чистой первичной продукцией (NPP), и потерями на автотрофное и гетеротрофное дыхание, не зависит от

климатических переменных, а более чувствительна к режиму нарушений территории, происхождению и стадии сукцессионного развития (Luyssaert et al., 2007). Авторы предположили, что оценки углеродных бюджетов лесов (бореальные, умеренные и тропические) нуждаются в дополнительных данных ввиду небольших размеров выборки и высокой изменчивости среди экспериментальных участков.

Текущие оценки пула С в почве составляют в среднем 1500 Гт. Это второй по величине пул углерода в глобальном цикле после глубин океана, который более чем в два раза превышает предполагаемый пул углерода в живой биомассе (Schimel, Bennett, 2004; Рожков, 2011). Оценки почвенной эмиссии в глобальном масштабе варьируют от 50 до 75 Гт (С) в год – что составляет 20-38% от общего годового потока биогенного CO₂ в атмосферу. В сравнении с другими глобальными потоками почвенная эмиссия по величине сопоставима с глобальной чистой первичной продукцией (Rayment and Jarvis, 2000).

Из этой суммы леса Сибири, на которые приходится более 20% глобальной лесной площади (Schulze et al., 2006; Wirth et al., 2002), составляют значительную долю. В течение 1990-2007 годов бореальные леса имели постоянный средний уровень стока углерода 0,5-0,1 ПгС г⁻¹, а азиатская часть России была самым большим поглотителем углерода в бореальных лесах (Pan et al., 2011; Швиденко, Щепаченко, 2014). Шульце с соавт. (2006) показали, что европейские леса имеют более высокую величину чистой первичной продукции, чем леса Сибири (1.2-1.6 против 0.6-0.9 * 10¹⁵ гС на регион в год), несмотря на меньшую площадь, из-за различий в продолжительности вегетационного периода, климата, и доступности питательных веществ. В восточноазиатских лесах существует четкая линейная зависимость между годовой валовой первичной продуктивностью и среднегодовой температурой воздуха (Hirata et al., 2008).

1.3 Влияние внешних факторов на изменение эмиссии CO₂ из почвы

Основной объем исследований на сегодняшний день сосредоточен на температурной чувствительности дыхания почвы (Lloyd and Taylor, 1994; Boone et al., 1998; Davidson et al., 1998; Buchmann, 2000).

Ряд работ показал, что дыхание почвы является пространственно- и временно- чувствительным к (1) внешним экологическим факторам, таким как температура и влажность, и (2) текущее физическое состояние различных характеристик участка (рельеф, высота над уровнем моря). Многие характеристики экосистем могут быть важными определяющими для дыхания почвы из-за их влияния на микробную активность, почвенные субстраты и / или корневую массу. Такие характеристики, как площадь листа или надземная продукция, могут служить входными-функциями для масштабирования дыхания почвы (Davidson et al., 2002) из-за связи между надземной и подземной биомассой. Однако такие зависимости наблюдаются не всегда, поскольку почвенные условия могут варьироваться независимо от надземных условий.

В целом было установлено, что существует экспоненциальная зависимость между почвенной эмиссией CO₂ и температурой (Bekku et al., 1997). В работе Хирата с соавт. (2008) подтверждена четкая экспоненциальную зависимость между годовым дыханием экосистемы (RE) и среднегодовой температурой воздуха. В их анализе плотность потока ФАР влияла на сезонные и межгодовые вариации валовой первичной продукции (GPP) для субарктических и умеренных лесов, в то время как на других территориях это не оказывало влияния на GPP. Като и Танг (2008) подсчитали, что чистый экосистемный обмен (NEE: отрицательный NEE указывает на связывание углерода из атмосферы экосистемами суши) в бореальных лесах Азии составляет 132.6-73.7 г С м⁻² г⁻¹, что линейно

коррелирует со средней годовой температурой и логарифмически – с осадками.

Температурная чувствительность R_s , оценивается через Q_{10} – зависит от типа леса и возраста, широты и времени. Также зависимость R_s -температур может меняться от взаимодействия с другими биотическими и абиотическими факторами, которые непосредственно влияют на автотрофные и гетеротрофные компоненты R_s . Предполагается, что температурная чувствительность (Q_{10}) R_s отрицательно коррелирует с температурой и положительно коррелирует с влажностью почвы в течение отдельного года или между годами (Xu and Qi, 2001; Janssens и Pilegaard, 2003). Значения Q_{10} варьируют от 1.3 до 3.3 в умеренных регионах (Raich and Schlesinger, 1992) и 2.0 – 8.8 в арктических регионах (Natali et al., 2015). Микан с соавторами (2002) установили, что диапазон среднего Q_{10} был еще большим, от 7.8 до 0 °C до 134.0 ниже 0 °C при краткосрочной лабораторной инкубации арктической тундровой почвы (Mikan et al., 2002).

Годовые значения Q_{10} могут зависеть от годовых или сезонных колебаний содержания воды в почве (SWC), биомассы корней, подстилки, микробных популяций, других ежегодных или сезонных динамических условий и процессов, даже растительных фенологических смен (Yuste et al., 2003).

В отличие от постоянной реакции дыхания почвы на температуру, обычно наблюдающуюся в экосистемах с достаточным количеством воды, все большее число исследований указывают на то, что дыхание почвы в экосистемах, испытывающих дефицит воды, имеет импульсный ответ на поступление осадков (Yuste et al., 2003; Jarvis et al., 2007). Влажность почвы может влиять на R_s нелинейно (параболически), ограничивая корневую и микробную активность в почве при низких уровнях влажности почвы и ограничивая коэффициент диффузии CO_2 при высоких уровнях влажности почвы (Orchard and Cook, 1983; Maier et al., 2010). Но влияние влаги в почве

часто обнаруживается только при полевых исследованиях, которые фиксируют уровни влажности почвы, достаточно низкие, чтобы ограничивать R_s или когда измерения R_s достаточно часты, чтобы различать быстрые реакции R_s на колебания влажности почвы (Reichstein et al., 2005).

Почвенное дыхание также регулируется доступностью грунтовых вод, и известно, что сухие почвы производят меньше CO_2 , чем влажные (Davidson et al., 2000). Следовательно, изменения во влажности почвы, обусловленные изменением структуры осадков, могут влиять на изменения температуры в почве – эмиссию CO_2 (Raich et al., 2002). Сезонная динамика SWC, а также других факторов может варьироваться от года к году и поэтому может также влиять на значение Q_{10} (Davidson et al., 1998). Было высказано предположение о том, что небольшое отклонение в Q_{10} может вызвать значительное смещение в оценке R_s (Xu и Qi, 2001). Таким образом, применение Q_{10} в прогнозировании будущих потерь CO_2 в почве без учета годовых и сезонных колебаний определенных факторов (включая влажность почвы) может привести к значительным ошибкам. На сегодняшний день основные механизмы вариации Q_{10} неясны. Считается, что лучшее понимание изменчивости Q_{10} может значительно улучшить оценки по балансу углерода в наземных экосистемах (Lia et al., 2018).

В масштабе сезона коррелирует R_s также с изменениями температуры почвы, когда вода не лимитирует биологические процессы (Yuste et al., 2003). Сильное ингибирование R_s часто наблюдалось при низком содержании воды в почве (Borken et al., 1999; Griffis et al., 2004; Harper et al., 2005; Irvine and Law, 2002), которое в основном объясняется уменьшением скорости разложения органики вследствие затухания микробной активности. Более тонкое ингибирование R_s , связанное с транспортировкой и хранением CO_2 и / или кислорода (O_2) в почве, также может играть роль при высоком содержании воды в почве, но набор данных, представляющих эти условия в естественной среде для обоснования этой гипотезы весьма ограничен. Кроме

того, сезонная зависимость R_s от содержания воды в почве до сих пор плохо изучена, поскольку изменения температуры почвы и содержания воды часто коррелируют, а независимое влияние каждой переменной трудно обнаружить или интерпретировать (Davidson et al., 1998).

Помимо температуры и влажности почвы на R_s также может влиять близость деревьев, количество и тип растительного покрова, запас опада, а также количество и разнообразие корневых функциональных групп (например, микоризы). Эффект многих биотических переменных, таких как растительный покров, масса опада и биомасса корней, связан с сезонным повышением температуры почвы, поэтому температурно-независимое влияние этих переменных на R_s может быть трудно определить количественно. Для биома бореальных лесов основная роль для R_s отводится освещенности и скорости разложения опада (Saiz et al., 2006).

Автотрофные компоненты дыхания почвы, такие как активность и плотность корней, были связаны с надземными условиями или структурой почв (Högberg et al., 2001; Kuzyakov and Cheng, 2001; Irvine et al., 2005, 2008), но взаимосвязи между ними очень сложны. Например, по типам леса эмиссия CO_2 мелкими корнями и общее распределение углерода в почве могут увеличиваться независимо от дыхания наземных частей экосистем, однако доля распределение в почве может изменяться (Raich, 1998). Такие особенности возникают из-за того, что на взаимосвязь между массой корней и надземной массой растений могут влиять многие параметры окружающей среды. Поэтому, хотя связь между надземной растительностью и автотрофным дыханием почвы может существовать, она, скорее всего, будет более тесно зависеть от изменчивости, роста и дыхания корней. Поскольку корни обеспечивают один из двух источников CO_2 почвы, корни должны быть включены непосредственно в качестве объясняющего источника изменчивости дыхания почвы, пока не будут определены количественные соотношения между надземными частями растений и массой корней.

Абиотические вещества, такие как растворение карбонатов и химическое окисление, могут менять общую почвенную эмиссию. Несмотря на большое количество исследований, по-прежнему существует большая неопределенность в отношении роли корневого дыхания в общем дыхании почвы. Оценки вклада корневого дыхания варьируются от 10 до 90% (Hanson et al., 2000).

Напочвенный покров может также влиять на микробную активность и биомассу. Было показано, что подстилка влияет на плодородие почв и размер пула углерода в почве, которые могут стимулировать дыхание почвы. Однако, подобно роли корней в определении уровней дыхания почвы, почвенные субстраты для микробного потребления могут быть связаны не только с структурой наземной растительности. Например, видовой состав может иметь важные элементы контроля над NEE и дыханием почвы, но такой фактор, как происхождение территории, может быть важным начальным условием (Zheng et al., 2009). Показано, что C:N в почве стимулирует дыхание почвы из-за доступности субстрата и последующей микробной активности; поэтому почвенные химические характеристики, такие как отношение C:N в почве, в сочетании с массой корней, могут напрямую объяснить образование CO₂ почвы в разных типах лесов в разных ландшафтными и географическими зонах (Thomson et al., 2009).

Отпад наземных частей растений накапливается на поверхности почвы, и большая часть живых корней может быть найдена в верхних 10 см грунта (Pietikinen et al., 1999). Летом верхняя часть почвы на несколько градусов теплее, чем более глубокие слои почвы, тогда как зимой верхние части почвы промораживаются на несколько месяцев, при этом более глубокие слои – остаются в зоне положительных температур. Таким образом, биологическая активность в разных слоях почвы имеет большие сезонные колебания. Также вклад дыхания корней и ризосферы может сильно варьироваться в зависимости от сезона. Измерения потока двуокиси углерода

на поверхности почвы не дают информации о вертикальном распределении этих источников CO_2 и их сезонной динамике. Биологическая активность в разных слоях почвы обычно изучается на образцах кернов почвы. Однако этот метод является разрушительным и достаточно трудоемким, и выборка не может проводиться с высоким временным разрешением в течение длительных периодов времени. Мониторинг биологической активности на разных глубинах в почве с высоким временным разрешением в течение длительного периода времени обеспечит лучшее понимание процессов, лежащих в почвенных выбросах CO_2 , чем обычные камерные технологии и лабораторные инкубации (Thomson et al., 2009).

Таким образом, тип растительности, ландшафтное положение и история развития территории могут влиять на процессы накопления углерода в почве (Webster, 1997), эти факторы оставляют отпечатки на химии почвы и ее динамике, которые в конечном итоге приводят к образованию потока CO_2 из почвы. Исследования дыхания почвы на небольшом наборе типов лесов нашли прочную связь между почвенной биологией / химией и дыханием почвы, независимо от типа леса, а также отношениями между дыханием почвы и влажностью почвы (Martin et al., 2009).

Пространственное распределение растительности также является важным фактором, который следует учитывать, поскольку растения влияют на дыхание почвы с помощью нескольких путей: (1) путем изменения режима влажности почвы, путем перехвата осадков и извлечения почвенной воды через транспирацию (Rutter and Morton, 1977); (2) путем воздействия на микроклимат и структуру почвы (Raich, Potter, 1995); (3) путем обеспечения основного источника углерода для разложения микроорганизмами через мертвый растительный материал, таким образом, определяя количество и качество подстилки (Swift et al., 1979); и (4) тот факт, что значительная часть дыхания почвы происходит непосредственно от растительности через дыхание корней или ризосферы (Hoegberg et al., 2001). Райх и Туффециуглу

(2000) обнаружили, что хвойные леса имели примерно на 10% более низкое дыхание почвы по сравнению с соседними широколиственными лесами, растущими на одном и том же типе почвы. Лонгдоз с соавт. (2000) показали, что R_s , измеренное в буковых рощах, было почти в два раза выше, чем R_s , измеренного еловых лесах (Douglas fir) в смешанном лесу умеренной зоны в Бельгии. Чтобы улучшить способность в моделировании регионального баланса углерода в лесных экосистемах и прогнозировании будущих возможностей поглощения углерода лесными экосистемами, необходимо больше информации о том, как различные компоненты углеродного цикла, такие как R_s , изменяются со временем и пространством в различных экосистемах.

Как правило, скорости потока CO_2 в почве демонстрируют большие пространственные и временные различия, которые проявляются как на уровне одной локальной территории или экосистемы, так и между при сравнительном анализе сходных экосистем (Hanson et al., 1993). Данные различия зачастую могут быть объяснимы с точки зрения применяемой методологии. Известно, что дыхание почвы представляет собой комплексный поток от корней растений (автотрофное звено) и микроорганизмов (гетеротрофный компонент) из разных глубин почвы (органические слои и минеральные горизонты), целый ряд факторов может модифицировать данный процесс. К числу основных факторов, определяющим величину потока почвенной эмиссии прежде всего относятся температура и влажность почвы (Raich and Schlesinger, 1992; Raich and Potter, 1995; Davidson et al., 1998). Помимо этого, существует ряд других факторов, такие как концентрации корневого азота, текстура почвы, количество и качество субстрата, которые также оказывают влияние на формирование почвенной эмиссии (Chapin et al., 2000). На сегодняшний день остается предметом дебатов, какие факторы необходимо включать при моделировании потоков CO_2 , ввиду большой изменчивости данных переменных для различных

территорий (Kokorin, Nazarov, 1995). Таким образом мы имеем дело в выскокой неопределенностью с точки зрения географического размещения территории.

Естественные нарушения (например, пожар, ветровал) или антропогенные изменения землепользования (например, лесозаготовки, земледелие, лесопосадки) часто меняют не только запасы углерода, но, потоки (Schimel, Bennett, 2004; Кукавская, 2009; Панов, 2010). Размер этих изменений зависит нескольких критериев, например, была ли удалена подстилка и органический горизонт, нарушена ли корневая система или изменения коснулись и минеральных слоев. Однако здесь возникает проблема с нехваткой или ограниченностью информации по вышеперечисленным параметрам (Boone et al., 1998). Этот факт добавляет еще одну неопределенность в моделирование оценок почвенной эмиссии CO₂.

Зимой растительность неактивна, и большая часть эмиссии CO₂ образуется из-за разложения детритового вещества, тогда как в летнее время вегетация активна и вводит легко разложимый С в почву. Райхштайн с соавт. (2005) показали, что долгосрочные и краткосрочные температурные реакции при дыхании экосистем сильно отличаются друг от друга в летних активных экосистемах, таких как бореальные леса. Они разработали алгоритм, в котором для оценки температурной чувствительности дыхания в разных лесных экосистемах по всей Европе использовались 15-кратные периоды времени, и сравнивались с годовой температурой. В случае летних активных экосистем сезонная ковариация температуры с общей биологической активностью приводила к завышенным данным по прямой кратковременной температурной чувствительности дыхания (Reichstein et al., 2005). Недавние исследования с использованием методов физиологического манипулирования или изотопной маркировки показали, что до 56% С, выделяющегося из почвы CO₂ в бореальных лесах, происходит из текущих

фотоассимилятов (Högberg and Read, 2006). Таким образом, новый С, который фиксируется в предыдущие дни в фотосинтезе, имеет, по меньшей мере, такое же значение, как и механизм биологических процессов почвы, как более старый С, происходящий от разложения побегов и корневой подстилки, и это следует учитывать при моделировании дыхания почвы. Подзолы, типичные в бореальной зоне, имеют отличительные слои с различными биологическими и химическими свойствами (Кондратьев, Крапивин, 2004; Krankina et al., 1997).

Недавние исследования показали, что на небольших временных масштабах характер землепользования и нарушения могут дифференцированно влиять на связывание и хранение почвенного углерода (Irvine et al., 2007). Однако, поскольку потери углерода (дыхание почвы) являются крупным компонентом, определяющим величину NEE (Law et al., 1999; Vorken et al., 2006), необходимы длительные исследования процесса почвенного дыхания. Влияние более высоких температур может быть большим потенциальным источником изменчивости в пулах и процессах почвенного углерода. Например, исследования, в которых почва подвергалась экспериментальному нагреванию, показали увеличение дыхания почвы (Hartley et al., 2007), которые могут переносить части пула углерода из почвы в атмосферу. Например, для района Великих озер, который имеет одни из самых высоких запасов почвенного углерода в Соединенных Штатах потенциальная потеря почвенного углерода в условиях потепления может быть существенной, но достоверную оценку будущего пула почвенного углерода в более теплой атмосфере трудно предсказать. Чтобы предсказать изменения в пуле почвенного углерода и почвенных потоков, крайне важно количественно измерить потоки в разном пространственно-временном диапазоне и понять, какие причины вызывают эти изменения.

Понимание как непрерывных, так и единовременных факторов, которые влияют на динамику эмиссии CO_2 и источники ее изменчивости, важно для создания прогностической структуры потоков CO_2 из почв при различных метеорологических условиях.

1.4 Существующие методики измерения эмиссии CO_2 из почв

Дыхание почвы конкретной экосистемы можно охарактеризовать через его величину и временную и пространственную изменчивость (Fang et al., 1998). Скорость дыхания почвы контролируется в первую очередь темпами производства CO_2 биотой в почве, но изменяется факторами, влияющими на движение CO_2 из почвы (Raich and Schlesinger, 1992). Как правило, температура почвы и влажность почвы считаются наиболее важными экологическими факторами, контролирующими дыхание почвы. Эти факторы влияют на производительность наземных экосистем и скорость разложения органического вещества почвы, тем самым приводя к временному изменению дыхания почвы (Wiseman and Seiler, 2004). Кроме того, дыхание почвы имеет высокий уровень пространственной гетерогенности, особенно в небольших пространственных масштабах в экосистемах лесов, пастбищ и сельскохозяйственных угодий в разных временных масштабах (Xu, Qi, 2001). Чтобы точно оценить бюджеты С в конкретных экосистемах необходимо учесть мелкомасштабные пространственные изменения в дыхании почвы. Методы количественного определения пространственных изменений в дыхании почвы ограничены объемами выборок и достаточно сложны в интерпретации (Rayment and Jarvis 2000; Tang and Baldocchi, 2005). Неоднородность распределения растительности, корней, основные факторы окружающей среды и свойства почвы вносят вклад в пространственное изменение дыхания почвы (Xu, Qi, 2001; Tang and Baldocchi, 2005).

Оценки дыхания почвы в масштабе экосистемы традиционно осуществляются двумя способами. Точечные измерения часто «масштабируются» посредством умножения значения измерений на единицу площади репрезентативные части всей экосистемы. В качестве альтернативы, интегрированные по ландшафту измерения могут быть получены непосредственно с использованием ночных вихревых ковариационных наблюдений на высотных мачтах (например, Grace and Rayment, 1999). При сравнении эти методы часто не согласуются. Хорошо известно, что ночные измерения вихревой ковариации могут значительно недооценивать истинную скорость дыхания в экосистеме (Baldocchi et al., 2000; Lee et al., 2004), а масштабирование от точечных измерений может распространять множественные ошибки, особенно когда почва рассматривается как пространственно однородная среда.

В последнее десятилетие подход «tree girdling» был успешно применен к лесным экосистемам (Hoegberg et al., 2001; Bhupinderpal-Singh et al., 2003). Метод основан на прекращении потока фотоассимилятов от полога дерева через флоэму к корням, в то же время обеспечивая возможность переноса воды в обратном направлении через ксилему. Измерения дыхания в почве, выполненные на таких участках могут быть использованы для непосредственного определения гетеротрофного дыхания (Hoegberg et al., 2001). Однако, данный метод может привести к переоценке доли гетеротрофного дыхания из-за остаточного корневого дыхания и разложения (Bhupinderpal-Singh et al., 2003). По сравнению с другими методами разделения (такие как, корневые канавы), подход «tree girdling» имеет существенное преимущество, поскольку при его использовании не оказывается непосредственного влияния на основные физические параметры почвы, влажность и температуру, а также не происходит физического смещения корней и почвенных организмов или разрыву корней и гифов грибов, поэтому влажность и температура почвы обычно не изменяются в

течение нескольких месяцев (Hoegberg et al., 2001; Kuzyakov, 2006). Опубликованные результаты экспериментов по кольцеванию показывают, что вклад автотрофного дыхания в общее дыхание почвы колеблется от 24 до 65% в лесных почвах для различным биомов и типов экосистем (Hoegberg et al., 2001; Bhupinderpal-Singh et al., 2003; Andersen et al., 2005; Hoegberg et al., 2009; al., 2010).

Разделение корневого (в том числе ризосферных микроорганизмов) и микробного дыхания в полевых условиях по-прежнему сложно. До настоящего времени различные подходы использовались *in situ*, в частности: а) соотношение изотопного следа углерода двух компонентов дыхания - маркировка ^{14}C , ^{13}C или ^{18}O (Hoegberg and Ekblad, 1996;), б) окапывание измерительного участка (Boone et al., 1998), в) ингибирование одного компонента дыхания с помощью специфических ингибиторов или гербицидов и, г) усиление одного компонента над другим. Автотрофное дыхание неповрежденных корней измерялось корневыми кюветами в поле или с вырезанными корнями в лаборатории. Однако соотношение между двумя компонентами дыхания обычно довольно специфично для участка и варьируется от 1: 9 до 9: 1 (Hanson et al., 2000).

Уровень дыхания почвы, измеренный в поле, отражает реальную эмиссию CO_2 лесным покровом. Однако эти измерения часто сложны для выполнения и требуют специального оборудования. Чтобы избежать этих проблем, измерения дыхания в почве часто проводятся в лаборатории, где условия легче контролируются. Когда температура и влажность почвы поддерживаются постоянными, любое изменение, например, в эмиссии CO_2 , можно объяснить химическими свойствами почвы, и в результате должны получиться однородные наборы данных. Это делает разные измерения сравнимыми и облегчает интерпретацию результатов.

Путем изучения изотопного состава почв можно выявить связь между фотосинтетической активностью и корневым дыханием через анализ

ассимилированного и участвующего в газообмене углерода (Andrews et al., 1999; Ekblad and Hoegberg, 2001), либо путем изменения количества ассимилятов, перемещенных в корни и измеренных скоростей дыхания (Hoegberg et al., 2001). Эта взаимосвязь была описана для луговых экосистем, сельскохозяйственных угодий (Kuzyakov, Cheng, 2001), бореальных лесов (Hoegberg et al., 2001) и умеренных лиственных (Liu et al., 2006) и вечнозеленых лесов (Irvine et al., 2005). При этом предполагается, что существует прямая связь между фотосинтезом и почвенным дыханием.

Мониторинг общего потока CO_2 из почвы может осуществляться с помощью статических или динамических камерных систем, оборудованных инфракрасными газоанализаторами (Davidson et al., 2002). Однако разделение R_{eco} и R_{s} на отдельные источники остается сложной задачей, для которой несколько технологий были разработаны и испытаны в течение последних нескольких десятилетий. Большинство из этих методов затруднительно применять к лесным экосистемам, поскольку они весьма ограничены в пространственном и временном анализе потоков (обзор см. Hanson et al., 2000; Kuzyakov, 2006).

Камерные методы позволяют измерять дыхание почвы на локальном уровне. Переносные камеры дают возможность исследовать пространственные изменения в почвенной эмиссии (Tang and Baldocchi, 2005). Автоматические камеры подходят для непрерывных измерений при исследовании долгосрочных изменений в дыхании почвы (Russell et al., 1998; Irvine and Law, 2002). Однако камерные методы могут создавать существенные ошибки в измерениях изменяя концентрацию CO_2 в почве (Davidson et al., 2002). Методы микровихревой ковариации представляют собой альтернативный метод, без нарушения почвы (Baldocchi and Meyers, 1991; Law et al., 1999). Тем не менее, необходимо учитывать, что стабильные условия почвенной среды могут затруднять измерения вихревой ковариации. Метод измерения горизонтального градиента потока почвенного CO_2

позволяет измерять дыхание почвы с высокой частотой (от минут до полутора часов) с минимальным нарушением естественной структуры почвы (Tang et al., 2003). Этот метод не был широко использован ранее, вероятно, из-за технических особенностей оборудования и трудности в вычислении оттока CO_2 с поверхности почвы из-за градиентных измерений и коэффициента диффузионного потока CO_2 в почве.

Влияние температуры на дыхание почвы в лабораторных условиях осуществляется посредством инкубационного эксперимента, поскольку скорость почвенной эмиссии в полевых условиях контролируется многими факторами. Однако общая проблема инкубирования образцов почвы с нарушенной структурой заключается в том, что частота дыхания сначала высока из-за нарушения образца при подготовке, а затем постепенно снижается до низкого уровня (Chen et al., 2017). Даже после начального промывания выброс CO_2 может быть в несколько раз выше, чем в конце инкубации в постоянных условиях. Ответ дыхания почвы на температуру включает влияние времени инкубации. Это приводит к смещенному отклику дыхания почвы при различном времени инкубации и может также приводить к недооценке температурной чувствительности дыхания почвы при высокой температуре, поскольку влияние временного фактора, вероятно, будет более значительным при более высокой температуре. Однако временная зависимость интенсивности дыхания в почве может отсутствовать при инкубировании неповрежденной почвы (Fang and Moncrieff, 1998, размер грунта около $40 * 40 * 50 \text{ см}^3$). Аналогичный результат был получен Томсоном с соавт. (2010) для более крупного почвенного монолита, $100 * 100 * 100 \text{ см}^3$. Такая интактная методика инкубации почвы может минимизировать погрешность наблюдаемой температурной чувствительности дыхания почвы.

Биологическая активность в разных слоях почвы обычно изучается по образцам почвенного керна. Однако этот метод является разрушительным и

достаточно трудоемким, и выборка не может проводиться с высоким временным разрешением в течение длительных периодов времени. Мониторинг биологической активности на разных глубинах в почве с высоким временным разрешением в течение длительного периода времени обеспечит лучшее понимание процессов, лежащих в почвенных выбросах CO_2 , чем обычные камерные технологии и лабораторные инкубации.

В одной из работ был проведен сравнительный анализ различных подходов по измерению почвенного дыхания. В одном из них проверяли точность четырех методов: измерение потока CO_2 с использованием инфракрасного газоанализатора (OF – open flow метод); метода закрытых камер (CC – closed chamber метод); метода закрытых камер динамического типа (DC – dynamic chamber метод); метода щелочного поглощения (AA – alkali absorption метод). В результате было выявлено, что для получения максимально корректных значений потока CO_2 из почвы необходимо поддерживать одинаковую концентрацию CO_2 внутри и снаружи камеры. AA-метод, при котором на продолжительное время изолируется поверхность почвы, значительно уменьшает итоговые значения почвенного дыхания и не подходит для изучения почвенного дыхания в естественных условиях. Доказано, что OF-, CC-, DC-методы являются наиболее подходящими для измерения почвенного дыхания в полевых экспериментах, поскольку в меньшей степени воздействуют на количественные значения потока CO_2 из почвы (Bekku et al., 1997).

1.5 Подходы по моделированию почвенной эмиссии в лесных экосистемах

Пространственная и временная изменчивость почвенной эмиссии CO_2 , а также основные контролирующие ее факторы изучены далеко не полностью, что препятствует разработке реалистичных моделей эмиссии

углерода (Zeng et al., 2005). Несмотря на множество сменяющихся и сложных взаимосвязей, существующих в экосистемах, есть надежда, что компонент дыхания почвы для чистого обмена углерода в экосистеме может быть адекватно описан для нескольких типов леса, используя простые отношения между гидротермическими условиями почвы и факторами, модифицирующими производство CO_2 в почве.

Нелинейность, многокомпонентность и иерархические связи являются одними из наиболее характерных черт сложных систем, таких как экологические системы (Lee et al., 2004; Quegan et al., 2011). При моделировании динамики углерода в экосистеме одним из важных, но еще недостаточно адекватных нелинейных отношений является температурная чувствительность дыхания почвы. Обычно дыхание почвы относится к комплексу сложных процессов, способствующих выходу диоксида углерода (CO_2) с поверхности почв.

Основным механизмом транспортировки CO_2 из почвы в атмосферу является молекулярная диффузия, но существуют данные о значительных потерях CO_2 из-за растворения в почвенной воде и химической реакции с минеральными фазами почвы. Более того, в почвах с большей глубиной биогенного слоя колебания атмосферного давления могут вызвать массовый поток воздуха в почву и из нее, что может повлиять на концентрацию CO_2 в почве. Считается, что механизмы движения газа, отличные от контролируемой по концентрации диффузии, составляют – 10% от общего количества CO_2 , потерянного из верхней почвы, и еще меньше для более глубокой ненасыщенной зоны (Wood et al., 2013). Необходимость количественного определения C в почвенных растворах и понимания контроля выбросов CO_2 из-за факторов окружающей среды привела к разработке различных типов моделей.

В ряде работ почвенное дыхание почвы моделировалось с использованием непрерывных записей о температуре, влажности и других переменных (например, Raich and Schlesinger, 1992; Davidson et al., 1998; Xu and Qi, 2001; Reichstein et al., 2002; Tang et al., 2005b). Было отмечено, что дожди вызывают импульсы дыхания почвы и дыхания экосистемы и что эти импульсные эффекты могут существенно влиять на годовой бюджет углерода (Lee et al., 2004; Xu et al., 2004; Yuste et al., 2003). Поэтому, несколько моделей включали эффекты сильных дождей при оценке годовой суммы дыхания почвы.

Разделение дыхания почвы на дыхание корней (в том числе дыхание микоризы) и гетеротрофное дыхание помогает понять механизмы дыхания почвы и вспомогательные средства в разработке моделей углеродного цикла. Отношение корневого дыхания к полному дыханию почвы может варьироваться от 10 до 90% в зависимости от типа растительности и сезона года (Hanson et al., 2000). Регистрация непрерывного и одновременного *in situ* дыхание почвы и гетеротрофное дыхание является редким экспериментом, но ценны для понимания различного поведения между дыханием корней и гетеротрофным дыханием.

Температура почвы обычно является фактором, достоверно описывающим изменения в дыхании почвы, однако из-за сложности почвенной среды большинство исследователей полагаются на эмпирические модели вместо процессных моделей (Raich and Schlesinger, 1992; Janssens and Pilegaard, 2003). Предполагается, что среди эмпирических моделей функция Q_{10} является хорошим индикатором для оценки общего годового дыхания почвы, поскольку она объединяет все процессы, которые могут влиять на сезонное и годовое дыхание почвы (Davidson et al., 1998; Janssens and Pilegaard, 2003; Yuste et al., 2004). Однако использование хорошо известных функций Аррениуса и Q_{10} для описания экспоненциального отклика R_s на температуру было подвергнуто критике (Xu и Qi, 2001; Janssens and Pilegaard,

2003; Yuste et al., 2004) из-за их постоянной температурной чувствительности в широком диапазоне температур почвы (Lloyd and Taylor, 1994). Существует эмпирические доказательства того, что температурная чувствительность R_s уменьшается с ростом температуры почвы при измерениях внутри и между древостоями (Janssens and Pilegaard, 2003; Kirschbaum, 1995; Lloyd and Taylor, 1994; Reichstein et al., 2002). Было установлено снижение температурной чувствительности почвенного дыхания (или экосистемного дыхания) во время засухи (Borken et al., 1999; Yuste et al., 2003; Janssens и Pilegaard, 2003; Lavigne et al., 2004; Reichstein et al., 2002; Xu, Qi, 2001). Хотя точный характер этих взаимодействий неясен, потенциальные механизмы, предлагаемые к настоящему времени, включают физиологическую акклиматизацию корней (Atkin et al., 2000), изменения в микробных сообществах (Janssens and Pilegaard, 2003), переключение с автотрофных на гетеротрофные доминирующие дыхательные процессы и переход от лабильных к устойчивым субстратам для микробного разложения (Reichstein et al., 2002). Таким образом, анализ с использованием сезонного или более детального временного разрешения настоятельно необходим для улучшения понимания взаимодействия между переменными окружающей среды и дыханием почвы.

Помимо экспоненциальной модели или уравнения Аррениуса (Lloyd and Taylor, 1994; Meyer et al., 2018) реакция дыхания почвы и другие процессы минерализации в почве на температуру описывается различными типами моделей: линейные модели; квадратичные модели; логистические модели (Schlentner and Van Cleve, 1985); модели с использованием временного эквивалента температуры. Несмотря на то, что эти модели, как сообщается, были успешными в сопоставлении с данными, полученными в отдельных экспериментах, они предлагают разные объяснения реакции дыхания почвы на температуру. Значение Q_{10} , определяющее температурную

зависимость или чувствительность к температурному изменению дыхания почвы, в разных моделях различается по величине. Экспоненциальная модель первого порядка наиболее часто используется, а значение Q_{10} концептуально не меняется с температурой. В других моделях Q_{10} представляет собой переменную, зависящую от температуры (Howard and Howard, 1993; Lloyd and Taylor, 1994). Например, от 8 при температуре от 0 °C до около 2 при 30 °C и от примерно 12,8 при 0,3 °C до 2,2 при 25 °C (Kirschbaum, 1995).

Во многих исследованиях принимались попытки установить взаимосвязь скорости дыхания почвы от влажности почвы и температуры (например, Lloyd and Taylor, 1994; Davidson et al., 1998; Xu and Qi, 2001). Тем не менее, до настоящего времени все еще неясно, как на Q_{10} влияют другие климатические факторы, помимо температуры (Carlyle and Than, 1988). Можно привести несколько примеров эмпирических взаимосвязей, которые были установлены между полевыми измерениями дыхания почвы, температурой почвы и содержанием воды (Doran, Parkin, 1994; Oberbauer et al., 1992; Hanson et al., 1993; Howard and Howard, 1993; Raich and Potter, 1995; Davidson et al., 1998). Нет сомнения, что влияние температуры и влажности на Q_{10} имеет решающее значение для оценки воздействия изменения климата на экосистемные потоки углерода (Kirschbaum, 2000). К сожалению, глобальные экосистемные модели (например, GVM) явно не учитывают различную чувствительность уровней дыхания конкретных почв к температуре и влажности.

Ни одна из приведенных выше моделей не имеет функциональной формы, которая позволит R_s уменьшаться при высоких значениях T_s . Вместо этого ожидаемое значение R_s либо возрастает экспоненциально (модель Q_{10}), либо выравнивается с максимальным значением (т.е. Lloyd-Taylor и логистические модели). Однако биологические организмы, которые имеют

тенденцию доминировать в производстве CO_2 в почвах, в отличие от химических и физических процессов, имеют верхний оптимальный предел температуры (Atkin and Tjoelker, 2003; Davidson et al., 2006). При достаточно высоких температурах, специфичных для каждого организма, R_s может снижаться с увеличением T_s из-за ограниченной ферментативной способности, вызванной тепловым стрессом (Atkin et al., 2000; Atkin and Tjoelker, 2003; Davidson et al., 2006). Таким образом, по-прежнему существует потребность в более гибкой и достаточно простой эмпирической модели для имитации R_s - T_s , которая будет лучше описывать рост и падение значений R_s с увеличением значений T_s .

В дополнение к T_s другие факторы могут способствовать временной и пространственной изменчивости в R_s (Davidson et al., 1998; Hoegberg et al., 2001; Woone et al., 1998; Yuste et al., 2003). Например, в некоторых экосистемах, подверженных засухе, высокие значения T_s часто сопровождаются низким содержанием влаги в почве. Эти условия могут ограничивать разложение и подачу доступного углерода для метаболической активности, тем самым уменьшая R_s (Atkin and Tjoelker, 2003; Davidson et al., 2006). Поэтому любые новые альтернативы текущим эмпирическим моделям также должны обладать способностью легко включать дополнительные объясняющие переменные, кроме T_s . Эта способность может помочь исследовать взаимодействия между различными факторами, которые приводят к изменчивости R_s в наземных экосистемах.

Многие биогеохимические модели были разработаны и применены для изучения реакции углеродного цикла на прошлые, текущие и будущие изменения климата. Хотя процесс поглощения углерода (фотосинтез) представлен в этих моделях довольно детально (например, BiomeBGC, IBIS, LPJ-DGVM, LPJ-GUESS, CLM или Triffid, не менее важный процесс выделения углерода посредством дыхания почвы представлен в сравнительно простой форме (Portner et al., 2010).

В последнее время было проведено несколько исследований для определения потока CO_2 из почв по градиенту концентрации между почвой и атмосферой (Pumpanen et al., 2003; Tang et al., 2003). Метод градиента дает хорошую возможность изучить процессы, связанные с выбросами CO_2 в почве, не нарушая почвенную среду. Изучая концентрацию CO_2 в почве, можно определить вклад биологической активности на разных глубинах почвы в общую эмиссию CO_2 в почву *in situ* с относительно небольшими нарушениями мелких корней и микоризы. Как только система стабилизируется после установки оборудования, используемого для измерения концентрации CO_2 , само измерение не сильно нарушает поток CO_2 в почве.

Буяновский и Вагнер (1983), Буяновский и др. (1986) измеряли концентрации CO_2 в почве в течение нескольких лет, а затем оценивали влияние температуры воздуха, температуры почвы и содержания воды в почве на концентрацию CO_2 с использованием регрессионного анализа. Brook et al. (1983) и Кифер (1992) разработали модель регрессии для прогнозирования средних концентраций CO_2 в почве с использованием фактической эвапотранспирации, которая, как полагают, отражает целый ряд климатических факторов, таких как температура, радиация, осадки и хранение почв и воды. Однако интерпретация фактических процессов, связанных с динамикой CO_2 почвы, основанная исключительно на статистическом анализе, не очень перспективна.

С помощью модели, основанной на процессах, можно исследовать вклад биологической активности на разных глубинах почвы в общий отток CO_2 в почве. Это особенно интересно в бореальных лесах, где выражено вертикальное распределение свойств почвы вблизи поверхности почвы. Опад с наземной биомассы накапливается на поверхности почвы, и большая часть живых корней может быть найдена в верхних 10 см грунта (Pietikaeinen et al., 1999). Летом верхняя часть почвы на несколько градусов теплее, чем более

глубокие слои почвы, тогда как зимой верхний слой почвы заморожен на несколько месяцев, в то время как нижние слои могут оставаться активными. Модель может учитывать биологический температурный отклик и размер хранения CO_2 в почвенном профиле, а также влияние заполненного воздухом порового пространства почвы на транспортировку газа из почвы в атмосферу.

Количество опубликованных моделей эмиссии CO_2 из почвы, основанных на продукции CO_2 при разложении в почве и молекулярной диффузии CO_2 в атмосферу, довольно невелико. Биллингс и др. (1998) и Йонсон с соавт. (1994) рассчитал поток CO_2 на основе концентрации CO_2 в почве и диффузии газа через профиль почвы. Кук с соавт. (1998) разработал одномерную стационарную модель диффузии CO_2 из почвы. Модель была основана на вертикальном уменьшении источника CO_2 , описываемого степенной функцией и постоянным коэффициентом диффузии. Поверхностный поток CO_2 из почвы был получен в предположении зависимости источника от глубины почвенного слоя (Cook et al., 1998). Симунек и Суарес (1993) разработали сложную имитационную модель SOIL CO_2 , которая включает в себя одномерный поток воды и многофазный перенос CO_2 с использованием уравнений Ричардса и конвекции-дисперсии, а также поток тепла и модель продукции CO_2 . Параметры для модели были получены независимо, как из литературных данных, так и из полевых измерений. Соломон и Серлинг (1987) разработали численную модель транспорта CO_2 , как трехслойной модели, состоящей из воздуха, снега и почвы. Скорость образования CO_2 и коэффициенты диффузии были рассчитаны по измеренной концентрации CO_2 и эмиссии CO_2 .

Фанг и Монкрифф (1999) разработали процессную модель (PATCIS), которая моделировала продукцию и перенос CO_2 в почве. В модели PATCIS CO_2 , продуцируемый дыханием, перемещался в почве с помощью газовой

диффузии и жидкостной дисперсии, а также газовой конвекции и вертикального движения воды. Микробное дыхание определяло количество и качество CO_2 органического вещества, корневое дыхание, которое зависело от распределения корней в почве. В модель были включены зависимости рассматриваемых процессов от температуры и влажности. Параметры для модели были определены статистически из данных измерений, минимизируя сумму квадратов остатков.

Вопрос прогнозирования почвенной эмиссии усложняется при рассмотрении временного запаздывания и взаимосвязи составляющих процессов. Такие факторы, несомненно, определяются ростовыми физиологическими процессами у растений, которые зависят от типа растительности и даже от конкретного источника CO_2 (корневой, ризосферной или микоризного). Было показано, что дыхание почвы запаздывает от ассимиляции углерода на день или два в экспериментах на луговых участках, и посевах и на несколько дней в лесах. Исследования, в которых оценивался вклад микоризного дыхания в дыхание почвы (Moуano et al., 2007), показывают, что этот компонент сильно зависит от поступления текущих ассимилятов. Более косвенные процессы также связаны с активностью корней, например, как в случае усиленного разложения органического вещества почвы, возникающего в экспериментах при вводе корневых или микоризных экссудатов (Subke et al., 2004; Kuzyakov, 2006). В результате анализ потоков CO_2 как комбинации автотрофного и гетеротрофного компонентов игнорирует процессы, которые зависят от потока субстратов от растения, что влияет на почвенную систему, которая в конкретных экосистемах по-разному реагирует на экологические факторы (Hoegberg and Read, 2006).

Существующие модели имеют свои достоинства и недостатки. Являясь всеобъемлющими, и они могут эффективно прогнозировать выброс CO_2 .

Часто модели содержат большое количество параметров, которые трудно определить с помощью доступных данных. Поэтому, параметризация необходима при применении этих моделей в разных экосистемах. Кроме того, в ряде случаев сложность включения в модель процессов (физических, химических, биологических) с разными характерными временами отклика затрудняет понимание взаимодействия этих процессов и смысл переменных, включенных в модель.

ГЛАВА 2 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Орографическая характеристика района исследования

Западно-Сибирская равнина занимает прилегающую к Енисею полосу его левобережья и частично правобережья. От Енисейского залива до Подкаменной Тунгуски тянется широкая (местами до 100 км) аллювиальная долина р. Енисей с широкой поймой и аккумулятивными террасами от 10 до 100 м относительной высоты. С запада долина ограничивается морскими, флювиогляциальными и моренными равнинами с высотами от 150 до 200 м.

Полоса Сибирских Увалов (200-291 м) отделяет северную часть равнины от южной. В пределах последней развиты аллювиальные равнины: Касская (50-150 м) и долина Енисея. В южной части Западно-Сибирской равнины располагается Чулымское плато с высотами от 200 до 422 м.

Район исследования представляет собой слегка склоненную к северо-востоку слабо расчлененную низменную равнину, называемую Тугуланской котловиной (Климченко, 2007). С востока равнина ограничена руслом Енисея, с севера – долиной нижнего течения Дубчеса, с юга – долиной нижнего течения Сыма, с северо-запада – платообразным почти не заболоченным повышением. С юго-западной части поверхность равнины повышается, но ландшафт не меняется.

В рамках микрорельефа равнину можно разделить на две части: 1) южную, меньшую по площади, занимающую левобережье Сыма и бассейн река Верхней) северную, большую, расположенную в бассейне рек Тугулана и Хойбы и в правобережье Дубчеса.

Район исследования находится в пределах Кеть-Сымской низменности на левобережье Енисея – это часть Западно-Сибирской низменности с

пологоувалистой заболоченной поверхностью. Краевая часть Кеть-Сымской низменности, примыкающая к Енисею, представляет собой замкнутое понижение, именуемое Тугуланской котловиной (Глебов, 1988 и др.).

В общем виде котловина представляет собой слегка наклоненную к северо-востоку слабо расчлененную низменную равнину общей площадью – 1200 км². С Востока она ограничена руслом реки Енисей, с Севера – долиной нижней части р. Дубчес – крупного левого притока Енисея, с Северо-запада – всхолмлениями морены Самаровского оледенения, с юга – долиной р. Нижней, небольшого притока Енисея. Равнина служит бассейном нескольких мелких речек, сильно меандрирующих, со слабо террасированными узкими долинами – Хойбы, Тугулана и других, текущих в северо-восточном направлении.

Благоприятный для заболачивания водный баланс, плоский рельеф, способствующий застаиванию почвенно-грунтовых вод и, несмотря на зрелость речной системы, препятствующий дренажу территории, мощные широко простертые и относительно неглубоко лежащие водоупоры из глинистых озерно-ледниковых отложений, накапливающие на поверхности грунтовые воды, котловинная форма кровли четвертичных пород, вызывающая приток внутрипластовых вод в палеодепрессию.

Фитоценотическая структура территории достаточно разнообразна, здесь представлены все основные типы бореальной растительности — леса (темнохвойные, светлохвойные), луга и болота. Основным фактором распределения растительных сообществ в данном районе является уровень грунтовых вод, определяющий степень увлажнения местообитаний (Маркатюк и др., 2013). На подножиях склонов, а также в неглубоких западинах на глубине верховодки менее 1 м, под влажными кустарничково-моховыми сосняками образуются болотно-подзолистые почвы, профили которых характеризуются различной степенью оторфованности

органогенных горизонтов, а также оглеения минеральной части в зависимости от степени грунтового увлажнения. С поднятием уровня грунтовых вод увеличивается мощность Е-горизонта, а также мощность торфянистой или торфяной подстилки.

Геоморфологические особенности местности обусловлены пятью уровневой террасой Енисея – низкая-средняя пойма, высокая пойма, первая, вторая, третья надпойменные террасы. Рельеф представляет смену уплощенных холмов, грив и валов, длина которых может достигать несколько километров, относительная высота – 15-25 м.

С позиции орографического районирования район исследования расположен в подзоне средней тайги (рис. 2).

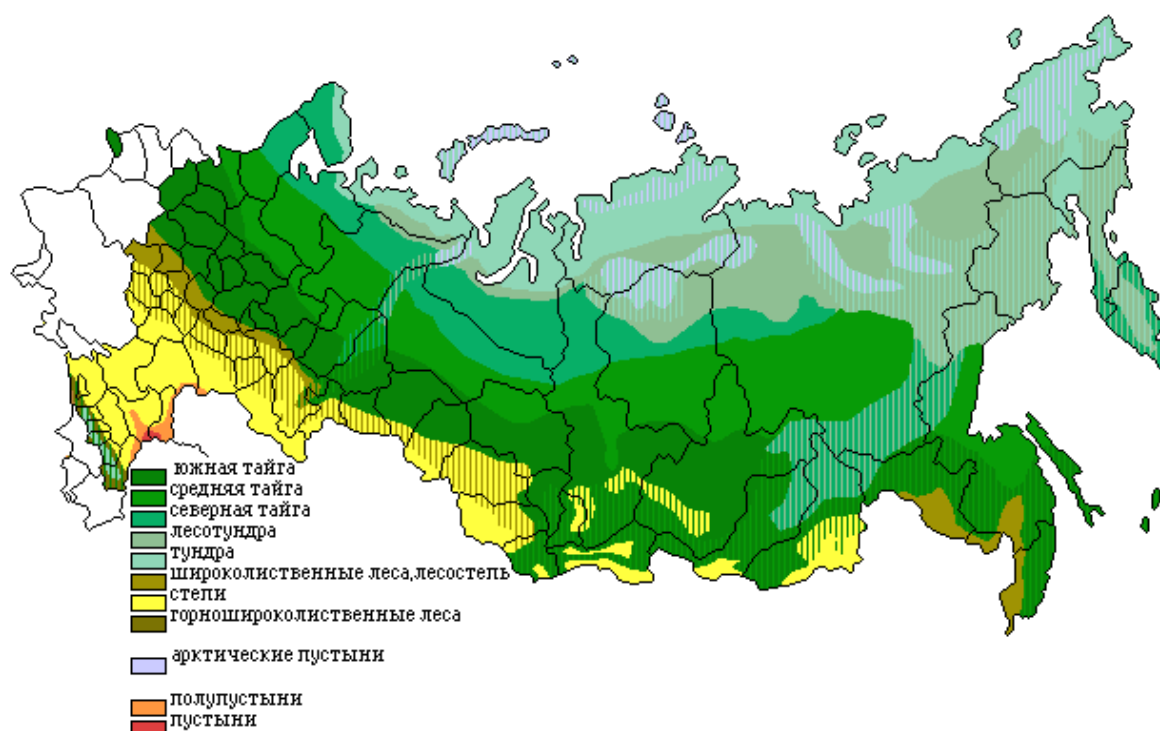


Рисунок 2. Природные зоны и подзоны Российской Федерации.

Структура почвенного покрова изучаемой территории определяется особенностями рельефа и почвообразующих пород. В обширных депрессиях рельефа под кустарничково-сфагновыми низкобонитетными сосняками развиты болотно-подзолистые почвы, оторфованные и оглеенные. На выровненных участках, где доминируют кустарничково-лишайниково-моховые типы сосняков, и в автоморфных условиях вершин песчаных холмов и верхних частей склонов, занятых лишайниковыми сосняками, почвенный покров представлен иллювиально-железистыми песчаными подзолами. В глубоких западинах мезорельефа присутствуют сфагновые торфяники. На облесенных участках пойм малых рек образуются полугидроморфные грунтово-оглеенные подзолистые почвы (Классификация и диагностика, 1977).

2.2 Климатические условия района исследования

Климат региона резко континентальный. Согласно долгосрочным измерениям, полученным на метеорологической станции «Бор» (www.meteo.ru) среднегодовая температура воздуха составляет -3.5 °С. Сумма температур выше 10 °С составляет $800-1200$ °С, гидротермический коэффициент – $1.2-1.6$. Абсолютная минимальная температура воздуха -54 °С, абсолютная максимальная температура $+36$ °С. Амплитуда колебания среднемесячных температур может достигать 42 °С. Среднегодовая относительная влажность воздуха 76 %. Сумма атмосферных осадков за год в среднем составляет 590 мм (Лесные экосистемы, 2002).

В средней тайге радиационный баланс увеличивается до $27-30$ ккал/см². Такая энергетическая база обеспечивает в течение вегетационного периода сумму температур выше 10 °С, равную $800-1000$ °С на северной границе зоны и $1200-1400$ °С на юге, что позволяет характеризовать территорию в целом как умеренно теплую, при довольно суровой и снежной

зиме. Средняя продолжительность вегетационного периода с температурами выше 5 °С составляет от 100 дней на севере до 130 дней на юге зоны, а выше 10 °С, соответственно 65-70 и 90-100 дней. Безморозный период в этом же направлении изменяется от 60 до 85 дней. Среднегодовая температура воздуха существенно варьирует в зависимости от ландшафтных особенностей территории. В приенисейской части зоны вследствие тепляющего влияния долины она составляет в среднем -4.5 °С, понижаясь по мере продвижения на восток до -7.5 °С. В северном секторе подзоны среднегодовая температура достигает -8.3 °С, а в южном она колеблется от -3.0 до -3.5 °С (Лесные экосистемы, 2002).

Аналогичным образом изменяется и степень увлажнения территории. Годовое количество осадков на западе достигает 400-500 мм. из которых выпадает летом 180-465 мм. На восточной окраине зоны количество осадков – 350-400 мм. В целом можно констатировать, что западная часть средней тайги отличается менее суровыми и континентальными климатическими условиями, чем восточная. Среднетаежная подзона расположена в области прерывистого распространения (от 30 до 60% площади) вечной мерзлоты.

Климат отличается континентальностью. Согласно агроклиматическому районированию, это умерено холодный район с достаточным увлажнением: сумма температур выше 10°С составляет 800-1200°, ГТК 1.2-1.6 (Трефилова и др, 2009).

Выпавшие в течение года атмосферные осадки по сезонам распределяются неравномерно. Так, за апрель-октябрь, в результате развития циклонической деятельности, выпадает более 70% от общего количества осадков. Максимум их приходится на июль–август. Среднегодовая относительная влажность воздуха 76 %. Сумма атмосферных осадков 590 мм за год.

За начало весны считается время, когда средняя суточная температура воздуха устанавливается выше нуля. Весна в районе исследования начинается в первой-второй декаде мая. Ранняя весна часто бывает затяжной с неустойчивой погодой, заморозками. Средняя дата начала снеготаяния 3 мая; средняя дата схода снежного покрова 14 мая. Средняя дата последнего заморозка 29 мая, ранняя – 14 мая. Весной количество выпадающих осадков в связи с усилением циклонической деятельности резко увеличивается. Сумма осадков за май и июнь составляет в среднем 127 мм.

За начало лета считают время, когда средняя суточная температура воздуха переходит через 15 °С. Как правило это происходит во второй – третьей декаде июня. Лето длится порядка 50-55 дней и заканчивается в середине августа. Самым теплым месяцем года является июль, его среднемесячная температура составляет 18.1 °С. Летом выпадает гораздо больше осадков, чем в другие сезоны. Среднемесячное количество осадков в июле–августе составляет 76–78 мм.

Осенний период характеризуется понижением температуры воздуха, уменьшением количества тепла и частыми заморозками в воздухе и на почве. Средняя дата первых осенних заморозков в воздухе 16 сентября, ранняя – 30 августа. Средняя продолжительность безморозного периода за год составляет 109 дней, наименьшая – 81 день, наибольшая – 140 дней. Осенью изменяется характер и количество осадков. Вместо грозных летних ливней выпадают обложные дожди. Количество осадков уменьшается до 64 мм в сентябре и 58 мм в октябре. В первой декаде октября наблюдается переход средних суточных температур через 0 °С и появляется снежный покров. Средняя дата образования устойчивого снежного покрова 17 октября, среднее число дней со снежным покровом 204.

Зима начинается с наступлением устойчивых отрицательных температур в первой декаде ноября и продолжается около 6 месяцев.

Среднемесячная температура самого холодного месяца – января – 23.80°C . В зимние месяцы осадков выпадает намного меньше чем осенью. Наименьшее их количество за год - 22 мм приходится на февраль и март. Средняя из наибольших декадных высот снежного покрова за зиму составляет 0.47 м. Расчетная толщина снежного покрова составляет 1.08 м.

За период инструментальных наблюдений (с 1936 года) в районе исследования среднегодовая температура воздуха увеличилась на 3.2°C (рис. 3а). Самым теплым был 2015 год, среднегодовая годовая температура была -0.5°C . Отличительной чертой последнего десятилетия стала высокая вариабельность в количестве осадков, которая между отдельными годами могла достигать более 350 мм: например, сумма осадков за 2016 год составила 384.9 мм, а за 2017 – 742.9 мм (рис. 3б).

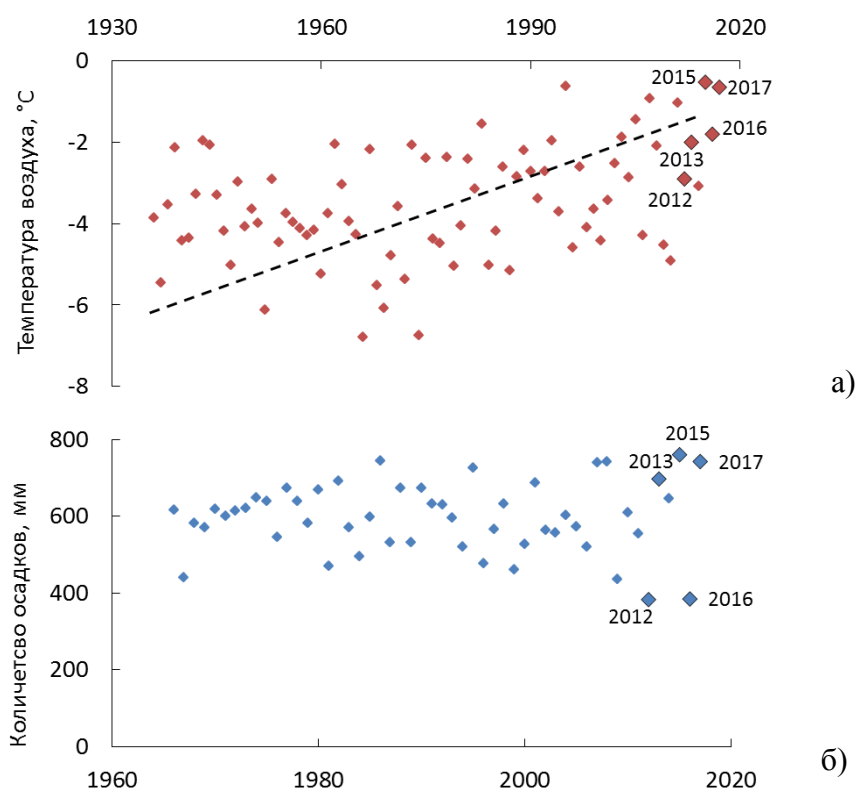


Рисунок 3. Метеорологическая характеристика района исследования. Многолетние данные получены с метеорологической станции Бор (источник – meteo.ru): а) среднегодовая температура воздуха (с 1936 года), б) годовые суммы осадков (с 1966 года).

За период инструментальных наблюдений (с метеостанции Бор, единый портал meteo.ru) в районе исследования среднегодовая температура за последнее десятилетие возросла на 1.7 °С (рис. 3), по сравнению первыми десятью годами инструментальных измерений (1936-1945). Что касается осадков, здесь период наблюдения значительно меньше – начиная с 1966 года. За этот период значительного изменения в годовой сумме количества осадков не произошло.

2.3 Растительный и почвенный покров района исследований

Сымско-Дубческий ЛО среднетаежных лесов расположена на обширной территории бассейнов рек Сым, Дубчес и Елогуй. В ней представлены сосновые, еловые, кедровые, лиственничные, пихтовые, березовые и осиновые леса. Сосна – интразональная порода, распространена на песчаных наносах в бассейне реки Сыма. Наиболее распространены древостои с полнотой 0.5-0.6 IV класса бонитета. Характерны сосняки лишайниковые, бруснично-зеленомошные, кедровники чернично-зеленомошные. Восстановление темнохвойных лесов происходит преимущественно через смену пород. Сосна восстанавливается преимущественно без смены пород (Корчагин, 1976).

В результате анализа спутниковой информации на территории охвата высотной мачты (3139 тыс. га) выделено 11 агрегированных классов земной поверхности (Климченко и др., 2011). При этом установлено, что покрытая лесом площадь составляет около 84 %. Вторым по площади классом являются болота (10,5 %). Среди классов с лесной растительностью доминирующее положение по площади занимают темнохвойные насаждения, ельники и пихтачи - 46 %, кедрачи - около 2 %. Данные типы леса на левобережье Енисея приурочены к переувлажненным участкам со слабым

дренажом и долинам крупных водотоков, например, реки Дубчес и Точес (<http://forest.sfu-kras.ru/>).

Более 40% территории занимают сосновые биогеоценозы, представленные сосняками лишайниковыми и зеленомошными. Сосняки лишайниковой группы типов леса произрастают преимущественно на повышенных хорошо дренированных участках рельефа - на малоплодородных песчаных гривах с глубоким залеганием грунтовых вод, характерных для левобережной приенисейской части со слабо выраженными формами рельефа. Болотные массивы приурочены к депрессиям рельефа. Зеленомошные сосняки, как и лишайниковые, также функционируют на сравнительно малоплодородных мезоморфных песчаных почвах, при этом занимая пониженные формы рельефа и более влажные местообитания.

ГЛАВА 3 ИЗМЕРЕНИЕ И АНАЛИЗ ЭМИССИОННЫХ ПОТОКОВ CO₂ ИЗ ПОЧВЫ В ДАННОЙ РАБОТЕ

3.1 Характеристика экспериментальных участков

Измерения почвенного дыхания проводились в период с июня по сентябрь включительно в течение пяти вегетационных сезонов: 2012, 2013, 2015, 2016 и 2017 (со второй половины сезона) гг. на четырех пробных площадках, соответствующих разным типам напочвенного покрова: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный лес, и на нарушенном участке, представляющем собой голую песчаную почву без напочвенного покрова (рис. 4). Участки выбирались таким образом, что охарактеризовать основные типы развития лесных экосистем в районе исследования. Подробное описание таксационных (табл.1) и почвенных (табл. 2) характеристик участков представлено ниже.

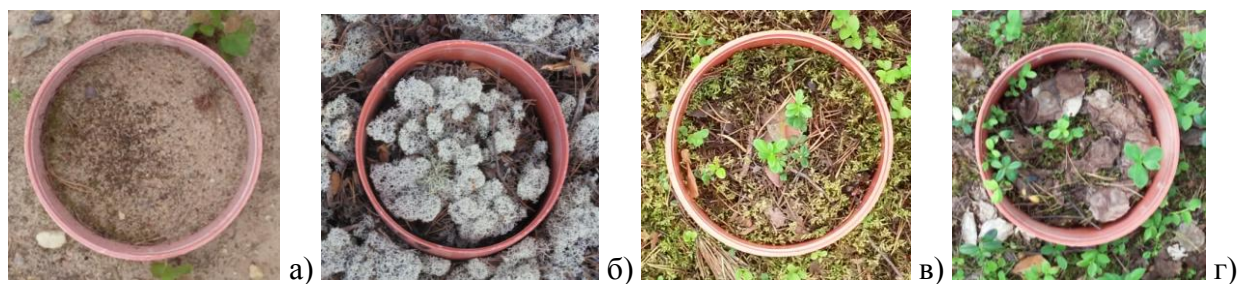


Рисунок 4. Измерительные кольца на разных типах подстилающей поверхности: а) нарушенный участок без напочвенного покрова; б) сосняк лишайниковый; в) сосняк зеленомошный; г) смешанный лес.

Таблица 1 – Таксационное описание ЭУ.

Характеристика	Сосняк лишайниковый	Сосняк зеленомошный	Смешанный лес	Нарушенный участок
Состав	10С	10С	5Б3С2оС+П	-
Густота, штук на га	1301	1146	2588	-
Площадь поперечного сечения, м ² /га	18.5	30.6	9.2	-
Запас древостоя, м ³ /га	140.2	246.4	40.7	-
Средний диаметр, см	31.1	24.2	9.8	
Средняя высота, м	17.7	18.3	9.8	
Возраст древостоя, лет	73	119	27	-
Преобладающие древесные породы	<i>Pinus sylvestris</i> L.	<i>Pinus sylvestris</i> L.	<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Betula</i> <i>pendula</i> Roth, <i>Populus tremula</i> L.	-
Запас ЖНП*, г/м ²	341 ±198	830 ±341	нет данных	
Доминанты ЖНП	<i>Cladonia</i> <i>stellaris</i> , <i>Cladonia</i>	<i>Pleurozium</i> <i>schreberi</i> , <i>Hylocomium</i>	<i>Cladonia</i> <i>stellaris</i> , <i>Cladonia</i>	-

	<i>rangifera</i> , <i>Cetraria</i> <i>islandica</i>	<i>splendens</i> , <i>Aulacomnium</i> <i>palustre</i> .	<i>rangifera</i> , <i>Cetraria</i> <i>islandica</i> , <i>Pleurozium</i> <i>schreberi</i> , <i>Hylocomium</i> <i>splendens</i> , <i>Aulacomnium</i> <i>palustre</i> .	
Высота над уровнем моря, м	116	117	117	114
* По данным из работы Полосухиной, Прокушкина, 2017				

Почвы района исследования представлены песчаными подзолами с маломощным органическим горизонтом, для которых характерна сильная кислотность профиля. В сосновых древостоях на песчаных подзолах сосредоточено порядка 72.5–108.7 т С га⁻¹ (Лесные экосистемы, 2002). Углерод фитомассы (Углерод в экосистемах, 1994), мортмассы и гумуса почвы в 40-летнем сосняке соотносится как 46-12-42 %, в средневозрастных сосняках – 74-16-10 % (80 лет) и 67-12-21 % (100 лет).

Таблица 2 – Описание почвенных условий участков исследования.

Характеристика	Сосняк лишайниковый	Сосняк зеленомошный	Смешанный лес	Нарушенный участок
Температура почвы, °С (данные приведены со	13.9 ± 3.2	11.7 ± 2.0	12.9 ± 2.3	20.6 ± 2.8

стандартным отклонением)				
Влажность почвы, $\text{м}^3 \text{ м}^{-3}$ (данные приведены со стандартным отклонением)	0.24 ± 0.7	0.29 ± 0.1	0.28 ± 0.8	0.29 ± 0.8
Содержание С, г С/кг почвы (до глубины 50 см)**, данные приведены со стандартным отклонением	13.0 ± 1.5	7.0 ± 3.6	14.9 ± 1.4	7.3
Доля корней, % от общего запаса $C_{\text{орг}}$ (до глубины 50 см)*	45	44	43	-
Содержание N, г N/кг почвы (до глубины 50 см)**, данные приведены со стандартным отклонением	0.6 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.2	0.4
* Отбор почвенных образцов осуществлялся в конце вегетационного сезона. Размер площадки – 10*10*50 см.				
** Содержание С и N было определено на элементном C/N-анализаторе – Vario Max cube (Elementar Analysensysteme GmbH, Германия)				

Для подзолов характерна сильная кислотность всего профиля, максимальная в подстилке и постепенно уменьшающаяся с глубиной; рН(KCl) верхних горизонтов не превышает 3.0–3.5, а рН(H₂O) 4.0–4.5 (Лесные экосистемы, 2002).

Максимальные температуры почв на всех ЭУ наблюдаются в 3-й декаде июля. По температуре почв (табл. 3) участки располагаются в следующем порядке: нарушенный участок > сосняк лишайниковый > смешанный лес > сосняк зеленомошный (p<0.05).

Таблица 3 – Температура (T_s, °C) и влажность почв (SWC, м³ м⁻³) для всех ЭУ (приведены средние значения и стандартные ошибки (SE)).

Месяц	Сосняк лишайниковый		Сосняк зеленомошный		Смешанный лес		Нарушенный участок	
	T _s	SWC	T _s	SWC	T _s	SWC	T _s	SWC
2012 г.								
Июнь	16.5 ± 1.2	0.11 ± 0.01	10.4 ± 1.6	0.11 ± 0.03	13.3 ± 1.0	0.17 ± 0.03	31.1 ± 0.9	0.21 ± 0.01
Июль	18.3 ± 1.1	0.10 ± 0.01	13.2 ± 1.7	0.07 ± 0.01	15.9 ± 1.0	0.11 ± 0.01	22.3 ± 0.2	0.17 ± 0.01
Август	11.9 ± 0.3	0.22 ± 0.02	9.7 ± 0.1	0.20 ± 0.03	11.5 ± 0.2	0.21 ± 0.02	16.9 ± 0.1	0.20 ± 0.01
Сентябрь	10.2 ± 0.2	0.34 ± 0.20	9.7 ± 0.4	0.29 ± 0.04	10.5 ± 0.4	0.37 ± 0.05	Нет данных	Нет данных
2013 г.								
Июнь	13.5 ± 0.3	0.23 ± 0.01	8.6 ± 0.2	0.30 ± 0.01	11.1 ± 0.2	0.32 ± 0.01	22.3 ± 0.3	0.42 ± 0.01
Июль	15.0 ± 0.3	0.18 ± 0.01	11.4 ± 0.2	0.23 ± 0.01	13.4 ± 0.1	0.24 ± 0.01	25.9 ± 0.2	0.28 ± 0.01
Август	15.2 ± 0.2	0.24 ± 0.01	12.7 ± 0.1	0.24 ± 0.01	14.2 ± 0.1	0.24 ± 0.01	20.7 ± 0.2	0.27 ± 0.01
Сентябрь	8.2 ± 0.1	0.28 ± 0.01	8.9 ± 0.04	0.41 ± 0.02	8.9 ± 0.04	0.37 ± 0.01	8.9 ± 0.1	0.39 ± 0.01
2015 г.								
Июнь	15.2 ± 0.7	0.18 ± 0.01	12.1 ± 0.7	0.27 ± 0.02	13.6 ± 0.5	0.24 ± 0.02	24.5 ± 0.1	0.39 ± 0.01
Июль	17.1 ± 0.4	0.23 ± 0.01	14.9 ± 0.5	0.24 ± 0.02	15.9 ± 0.4	0.24 ± 0.02	25.4 ± 0.2	0.27 ± 0.01
Август	14.4 ± 0.2	0.28 ± 0.01	14.1 ± 0.4	0.38 ± 0.02	14.5 ± 0.2	0.34 ± 0.03	19.2 ± 0.1	0.28 ± 0.01
Сентябрь	8.9 ± 0.2	0.27 ± 0.02	9.7 ± 0.1	0.38 ± 0.03	9.4 ± 0.1	0.34 ± 0.02	9.2 ± 0.1	0.33 ± 0.02
2016 г.								
Июнь	16.1 ± 0.7	0.23 ± 0.01	11.8 ± 0.8	0.22 ± 0.03	14.6 ± 0.8	0.26 ± 0.02	Нет данных	Нет данных
Июль	17.7 ± 0.4	0.24 ± 0.01	14.3 ± 0.3	0.23 ± 0.02	15.7 ± 0.4	0.26 ± 0.01		
Август	14.9 ± 0.2	0.26 ± 0.02	13.6 ± 0.3	0.27 ± 0.03	13.7 ± 0.5	0.26 ± 0.02		
Сентябрь	10.9 ± 0.1	0.24 ± 0.01	11.5 ± 0.2	0.31 ± 0.03	11.4 ± 0.2	0.24 ± 0.02		
2017 г.								
Июль	15.6 ± 0.4	0.27 ± 0.01	13.2 ± 0.5	0.39 ± 0.04	13.9 ± 0.5	0.34 ± 0.02	Нет данных	Нет данных
Август	14.9 ± 0.3	0.29 ± 0.02	13.6 ± 0.2	0.38 ± 0.03	13.8 ± 0.2	0.35 ± 0.01		
Сентябрь	8.7 ± 0.2	0.35 ± 0.02	9.8 ± 0.1	0.56 ± 0.05	9.2 ± 0.1	0.47 ± 0.02		

Максимальных значений влажность почвы достигает в ранневесенний период (первая декада мая) во время активного снеготаяния и в сентябре. По влажности почв ЭУ располагаются следующим образом: на нарушенном участке влажность в среднем составляет $0.31 \pm 0.09 \text{ м}^3 \text{ м}^{-3}$ (табл. 3); смешанный лес и сосняк зеленомошный характеризуются сходными величинами влажности почв – от 0.24 до $0.28 \text{ м}^3 \text{ м}^{-3}$, а Сосняк лишайниковый является наименее увлажненным из рассмотренных лесопокрывных ЭУ – влажность почвы в среднем составляет $0.21 \pm 0.09 \text{ м}^3 \text{ м}^{-3}$. Пик по сезонной влажности для периода (июнь–сентябрь) всегда приходился на конец сезона – сентябрь. Для всех лесопокрывных ЭУ по условиям увлажнения почв существенно выделяется сезон 2012 г. – влажность почвы в июне–июле была в среднем на 60% ниже, чем в августе–сентябре.

3.2 Измерения почвенной эмиссии CO_2

На пробных площадях весной 2012 года до начала измерительных работ были установлены пластиковые кольца диаметром 20 см для измерения потоков почвенной эмиссии CO_2 . Высота колец зависела от типа напочвенного покрова и составляла порядка 10 см в сосняке лишайниковом и смешанном лесу, а в сосняке зеленомошном – 20 см, что было обусловлено высотой мохового яруса и мощностью органического горизонта. Глубина проникновения колец в почву, определялась глубиной залегания минерального горизонта. Расстояние между кольцами определялось пространственным распределением живого напочвенного покрова, наличием микрорельефа, плотностью древостоя, расстоянием до ближайшего дерева. Высота над поверхностью почвы характеризует расстояние от верхнего края кольца до поверхности почвы и является необходимым для суммарного рабочего объема, который в свою очередь используется для вычисления

потока CO_2 с поверхности почвы. На лесопокрытых участках было установлено по пять колец, на нарушенном участке – три кольца.

Измерения величины потока почвенного дыхания проводились с помощью автоматизированной системы по измерению потоков CO_2 с поверхности почвы на основе инфракрасного газового анализатора LI-8100A (Li-cor Biogeosciences Inc., США) (рис. 5).



Рисунок 5. Инфракрасный газоанализатор LI-COR (LI-8100).

Основной принцип газоанализатора состоит в использовании скорости увеличения концентрации CO_2 в измерительной камере для оценки скорости потока CO_2 в свободном воздухе. Для такой оценки условия должны быть одинаковыми внутри и снаружи камеры, а именно – градиенты концентраций, атмосферное давление, температура и влажность почвы. Это достигается путем автоматической корректировки полученных данных и временем измерения, которое не должно превышать 1 – 3 минуты, чтобы сохранить линейность изменения концентрации CO_2 .

При изучении сезонной динамики измерения почвенного дыхания проводились один раз в сутки в период с 11:00 до 16:00, не менее пяти раз в месяц для каждого участка. В случаях, когда влажность воздуха превышала 90%, измерения не проводились ввиду большого содержания водяного пара в воздухе. Замеры осуществлялись в трех повторностях, время каждого замера составляло 2 минуты с промежутком между в 30 секунд. Общее количество измерений за сезон варьировало от 33 (сезон 2017 г.) до 189 (сезон 2013 г.). Количество измерений по пробным площадям за все сезоны составило: для сосняка лишайникового – 144, для сосняка зеленомошного – 139, для смешанного леса – 140, для нарушенного участка – 87 (три сезона измерений).

Частота измерения почвенной эмиссии CO_2 была определена экспериментальным путем через установление зависимостей между величиной ошибки и средним месячным значением эмиссии CO_2 (Махныкина и др., 2016). Этот показатель в значительной степени определяет точность полученных оценок сезонной эмиссии CO_2 с поверхности почвы. В частности, в работе Russell et al. (1998) для осиновых лесов Северной Канады (54° с.ш., 106° з.д.) показано, что измерения один и два раза в месяц не достоверно отражают реальные значения потоков CO_2 с поверхности почвы. С подобной низкой частотой измерений также не представляется возможным проследить временную динамику процесса и установить периоды максимальной активности.

Достаточное количество измерений обуславливает снижение вариабельности между измеренными величинами и установление их на относительно постоянном уровне. В работе мы сравнили, как меняется величина потоков CO_2 с поверхности почвы при увеличении частоты измерений в течение вегетационного сезона (рис. 6). Для каждого месяца был рассчитан коэффициент вариации в качестве критерия оценки

вариабельности полученных данных. Сравнительный анализ проводили для всех типов рассмотренных участков с разными типами почвенного покрова.

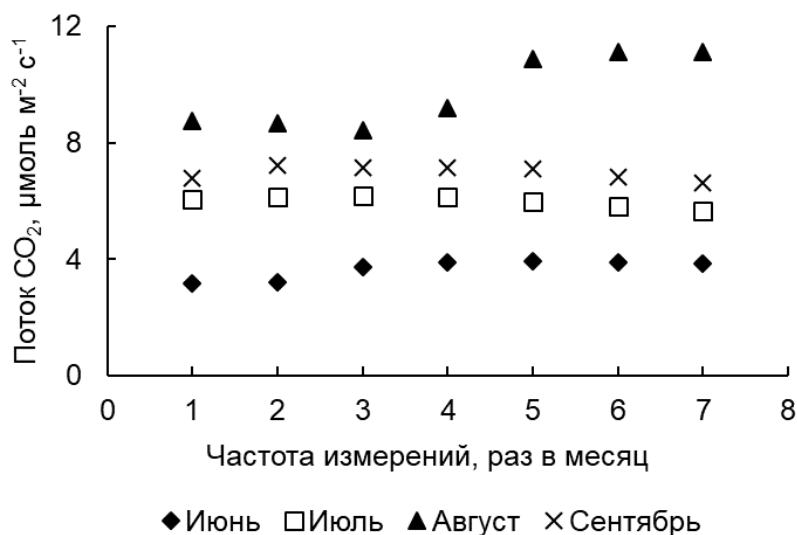


Рисунок 6. Изменение величины потока CO_2 при увеличении частоты измерений в разные месяцы: июнь, июль, август, сентябрь.

Установлено, что при измерениях с частотой 5 и более раз в месяц для всех типов участков отмечается выход значений величин эмиссии CO_2 на постоянный уровень, следовательно, данное количество измерений может рассматриваться достаточным. Причем значение частоты измерений оказалось наиболее важным в периоды нестационарных состояний, характеризующихся закономерными изменениями внешних условий (температуры и влажности почвы): начало и конец вегетационного сезона. В июне с ростом температур происходит постепенное увеличение потоков CO_2 с поверхности почвы. В конце сезона (сентябрь) наблюдается снижение почвенного дыхания за счет понижения температуры воздуха и роста количества осадков. Достаточное стационарное состояние (высокая температура и низкое количество осадков) в отношении эмиссии CO_2 приходится на июль, когда не фиксируется какого-либо изменения в

значениях месячных потоков эмиссии CO_2 при увеличении количества измерений. В августе происходит резкое увеличение количества осадков и снижение температуры, и в данном случае частота измерений 5 и более раз в месяц позволяет получить более достоверные значения месячных значений потоков CO_2 с поверхности почвы. К подобному заключению приходят в своих исследованиях Ларионова и Розонова (1993): для корректной оценки сезонной эмиссии CO_2 интервал между измерениями должен быть не более 5–7 дней (4–6 раз в месяц). В то же время определение интенсивности почвенного дыхания один раз в 20 дней приводит к почти 2-кратному занижению или завышению значений потоков.

Статистическое обоснование вышеизложенных результатов получено при расчетах коэффициента вариации (рис. 7). Причем его значения в большей степени связаны с периодом проведения измерений. В июне, несмотря на рост количества измерений, вариация значений потоков CO_2 остается на высоком уровне (около 20 %), что обусловлено меняющимися климатическими условиями. В остальные месяцы при пяти и более измерениях в месяц коэффициент вариации находится на относительно постоянном уровне и не превышает 10 %, что свидетельствует о высокой достоверности полученных значений.

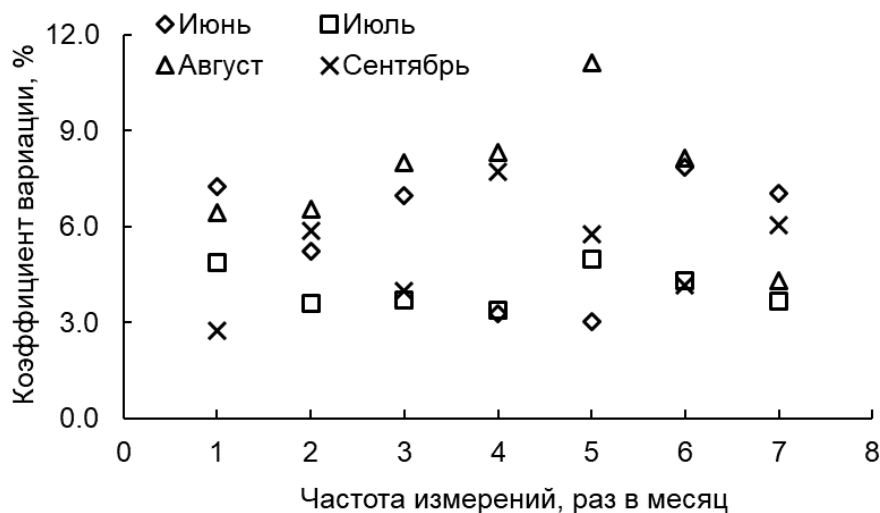


Рисунок 7. Изменение коэффициента вариации при разной частоте измерений в разные месяцы: июнь, июль, август, сентябрь.

Помимо сезонных измерений, ежемесячно проводились измерения суточной динамики почвенного дыхания. Прибор устанавливался на измерительное кольцо, характеризующееся средними значениями дыхания для исследуемого типа напочвенного покрова, интервал между измерениями составлял 30 минут. Экспериментальные работы по изучению суточной динамики проводились во все сезоны измерений. В сезон 2012 года был исследован ход суточной эмиссии CO_2 для участков с разными типами напочвенного покрова: сосняк зеленомошный, сосняк лишайниковый и участок со смешанным лесом. В остальные сезоны суточная динамика изучалась лишь на участках, где в составе напочвенного покрова преобладал лишайник.

3.3 Мониторинг температуры и влажности почвы

Прямые измерения температуры и влажности почв приводились непосредственно при каждом измерении потоков CO_2 .

Измерения температуры почв осуществлялось на трех глубинах – 5, 10 и 15 см от поверхности почвы. Данная глубина выбрана поскольку характеризуется с одной стороны максимальными запасами органического вещества, а с другой – высокой биологической активностью. Измерения температуры почвы проводились с помощью почвенного температурного датчика Soil Temperature Probe Type E (Omega, США). Подробная схема приведена на рисунке 8.

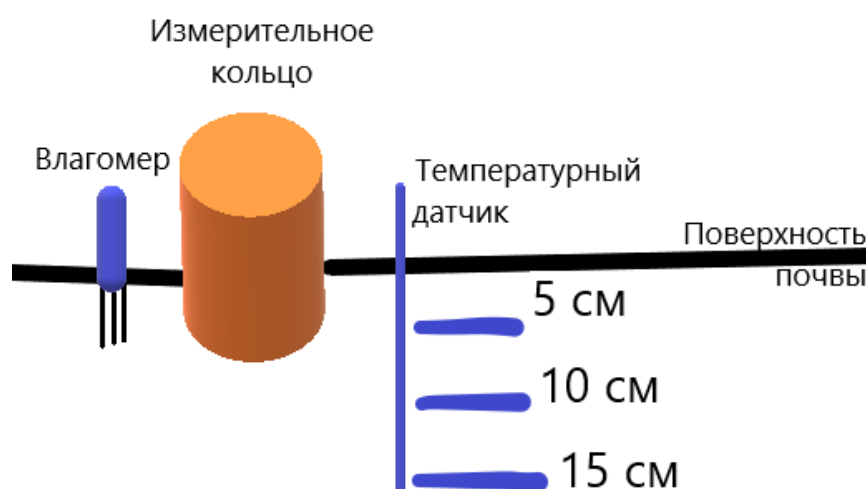


Рисунок 8. Схема расположения измерительных приборов непосредственно рядом с измерительным кольцом.

Влажность почв измерялась на глубине 5 см от поверхности почвы, используя влагомер Theta Probe Model ML2 (Delta T Devices Ltd., Великобритания). Влагомер устанавливался на поверхность почвы без напочвенного покрова, поэтому в месте проведения измерений напочвенный покров был элиминирован (полностью удален).

Оба датчика устанавливались в непосредственной близости к измерительному кольцу, поскольку изменения температуры и влажности почв могли существенно меняться при изменении микрорельефа местности.

3.4 Отбор образцов почв и растительности

В блоке факторов, влияющих на поток CO_2 имеется ряд почвенных характеристик и параметров лесного покрова, которые непосредственно участвуют в формировании почвенной эмиссии CO_2 .

Почвенный блок был рассмотрен посредством взятия почвенных образцов на каждой пробной площади и под каждым измерительным кольцом после завершения измерительного сезона. Почвенные образцы отбирались до глубины 50 см, методом монолита – размер которого составил 10*10 см. При камеральной обработке почвенный образец был разделены по фракциям: крупные корни, мелкие корни, почва, мелкие камни. Для всех почвенных образцов был проведен C/N – анализ с использованием элементного анализатора Vario Max cube (Elementar, Германия).

В различных типах экосистем запасы органического вещества и элементов питания почв могут существенно варьировать (Matteucci et al, 2000; Ведрова и др, 2011). Результаты элементного анализа для участков с разными типами напочвенного покрова приведены ниже (рис. 9).

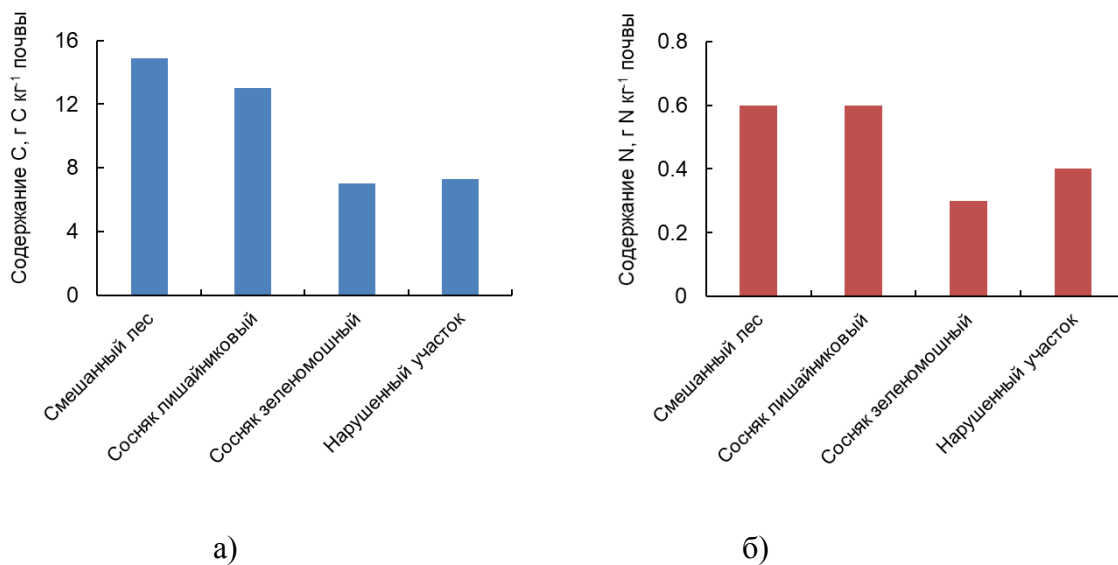


Рисунок 9. Содержание а) углерода (C) и б) азота (N) в почве до глубины 50 см на участках с разными типами напочвенного покрова: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный лес, нарушенный участок без напочвенного покрова.

Содержание углерода в почве смешанного леса на 15% выше, чем для сосняка лишайникового и в 2 раза превышает содержанием углерода в сосняке зеленомошном и нарушенном участке, что предположительно обусловлено присутствием в составе нескольких лесообразующих пород (табл. 1). Содержание азота в почве, как главного элемента минерального питания растений, в значительной степени лимитирует не только ростовые процессы растений, но и биологическую активность почвенной биоты. Полученные результаты свидетельствуют о том, что сосняк лишайниковый и смешанный лес обладают сходными запасами почвенного азота (0.6 ± 0.1 г N кг⁻¹ почвы), однако это не подтверждает гипотезы о равных потоках почвенной эмиссии CO₂ (рис. 9б, 30б).

Вклад корней растений был оценен с учетом их массовой доли в почве под каждым измерительным кольцом и содержанием в них углерода (табл. 4). Зависимости были установлены для всех участков, кроме нарушенного

участка с голой песчаной почвой, поскольку в почве с этого участка полностью отсутствовали корни растений.

Развитие живого напочвенного покрова и как следствие его участие в формировании почвенной эмиссии не одинаково для участков с разными типами напочвенного покрова. Максимального развития напочвенный покров достигает в сосняке зеленомошном, со слабым развитием яруса подстилки. Сосняк зеленомошный и смешанный лес выделяются мощным развитием подстилки, что регулирует гидротермические условия данных участков. Вклад корней в общее содержание почвенного углерода наиболее существенно проявляется на участке сосняка лишайникового, однако и на остальных участках вклад корней значителен и составляет от 40 до 45%.

Анализ показал, что наибольшая зависимость между количеством корней и почвенной эмиссией наблюдается в сосняке лишайниковом ($r=0.98$). Подстилка оказывает лимитирующее влияние в сосняке зеленомошном ($r=0.84$). В смешанном лесу на величину почвенной эмиссии наибольшее влияние из рассмотренных факторов оказывает количество корней ($r=0.33$).

Отдельно был отобран живой напочвенный покров и древесный опад. Живой напочвенный покров был отобран непосредственно для каждого измерительного кольца. Для сбора опада были установлены опадоуловители и в конце вегетационного сезона из них были собраны все растительные остатки. Опадоуловители представляли собой квадратные (1*1 м) деревянные короба с синтетической сеткой внутри и утяжелителем, используемом для устойчивости конструкции (рис. 10). В полевых условиях опад был разобран по фракциям (ветки, шишки, хвоя, кора) и взвешен. В лабораторных условиях проводилось определение углерода для каждой фракции растительного материала путем стандартной методики (Сукачев, Зонн, 2001). Основная суть методики состояла в определении воздушно-сухого веса имеющихся образцов.



Рисунок 10. Конструкция опадоуловителей.

Таблица 4 – Вклад корней для участков с разными типами напочвенного покрова в 50 см слое почвы. Масса живого напочвенного покрова (ЖНП) и подстилки приведены в $г\ C\ м^{-2}$.

Характеристика	Среднее	Номер измерительного кольца				
		C1	C2	C3	C4	C5
		Сосняк лишайниковый				
ЖНП	68	74.5	105.3	73.7	86.6	0.0
Подстилка	246.5	237.1	148.1	422.2	215.9	209.0
Корни, %	45	48	48	28	56	44
		Сосняк зеленомошный				
ЖНП	122.5	123.1	110.0	153.2	99.0	127.2
Подстилка	306.5	258.5	263.3	398.6	262.9	349.3
Корни, %	44	41	28	38	49	64
		Смешанный лес				
ЖНП	92.7	50.8	97.9	79.9	106.5	128.3
Подстилка	327.6	358.2	267.0	284.7	328.8	399.5
Корни, %	43	31	50	48	38	47

3.5 Статистический анализ данных

Для анализа и обработки полученных результатов использовался специализированный пакет программ - LI8100_win-4.0.0 Original Software. Кроме того, для всех полученных значений был проведен статистический анализ данных (Statistica, Microsoft Excel, Sigma Plot), который позволил выявить взаимосвязи, зависимости и соотношения как между отдельными компонентами самого процесса почвенного дыхания, так и с факторами внешней среды (температура, влажность).

При оценке сезонной динамики почвенной эмиссии CO₂ использовали трехфакторный дисперсионный анализ с повторяющимися измерениями: тип экосистемы, год и период сезона (на основе юлианского дня, DOY – день года). Кроме того, двухфакторный дисперсионный анализ использовался для оценки совокупного влияния климатических условий (температуры и влажности почвы) на сезонный поток CO₂. После 3- и 2-факторного дисперсионного анализа было проведено попарное сравнение величин (post hoc) методом наименьших значимых различий (LSD).

Коэффициент температурной чувствительности (Q₁₀) был получен для каждой экосистемы без повторностей, но для сухого и влажного периодов отдельно. Это дало возможность рассчитать значимость различий в Q₁₀ для сухого и влажного периодов (тест Стьюдента), где экосистемы рассматривались как повторности.

ГЛАВА 4 ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭМИССИИ CO₂ ИЗ ПОЧВЫ

4.1 Суточный ход почвенной эмиссии в разные интервалы сезона

Измерения суточной динамики эмиссионных потоков CO₂ с поверхности почвы осуществлялись все пять измерительных сезонов. В сезон 2012 года, измерения проводились на участках с разными типами растительного покрова – сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный и в смешанном лесу, в напочвенном покрове которого присутствовали мхи, лишайники, а также травы и кустарнички (рис. 11).

Среди рассмотренных участков наименьшие значения потоков CO₂ отмечены в сосняке лишайниковом в течение всего вегетационного сезона. Суточный ход почвенной эмиссии имеет ряд характерных особенностей: пик эмиссии в начале сезона приходится на вечерние часы (после 20:00), в середине сезона на ночные часы, а в конце сезона – на более ранние вечерние часы (после 16:00). В течение сезона заметно меняется связь между почвенной эмиссией и температурой почвы. В начале сезона довольно четко прослеживается поток CO₂ из почвы коррелирует с температурой, однако с 15 июня отмечается ослабление данного взаимодействия, меняется и характер суточной динамики потоков CO₂ из почвы и температуры почвы. Исключение составил сосняк зеленомошный, в котором на всем протяжении сезона основным регулирующим эмиссию фактором остается температура. Данная закономерность может быть связана со специфическими микроклиматическими условиями данного участка – близкое залегание грунтовых вод и мощное развитие напочвенного покрова (мощность мохового покрова достигает 20 см).

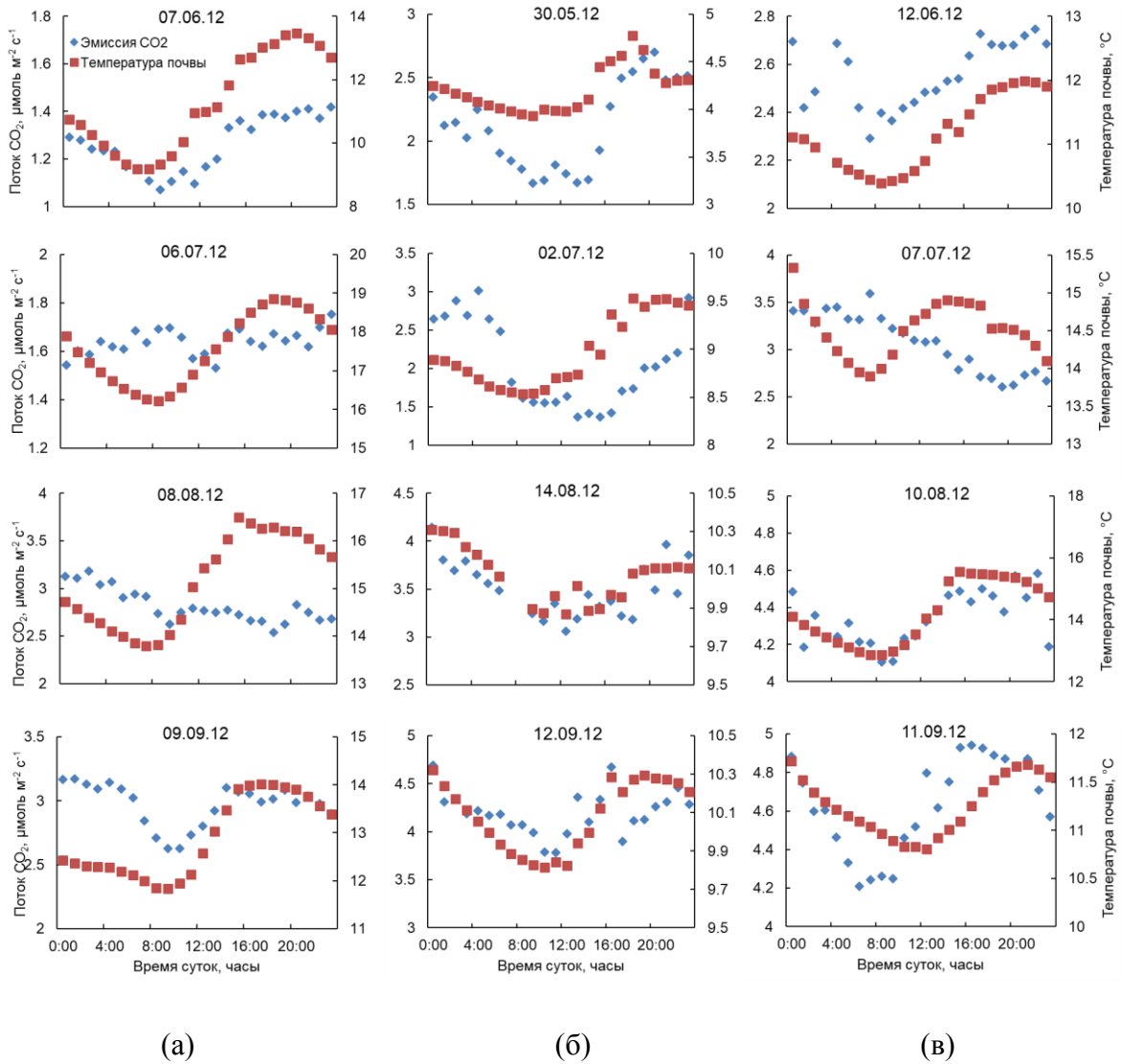


Рисунок 11. Суточный ход почвенной эмиссии CO_2 и температуры почвы для участков с разными типами напочвенного покрова: (а) сосняк лишайниковый, (б) сосняк зеленомошный, (в) смешанный лес в разные периоды вегетационного периода сезона 2012 года.

На двух других исследуемых участках – сосняке лишайниковом и смешанном лесу, температурный контроль над эмиссионными потоками возобновляется только с 10 августа и продолжается до конца сезона. Изученный характер суточного хода почвенной эмиссии позволяет предположить о том, что температура почвы является основным

лимитирующим фактором на не всем протяжении вегетационного сезона в среднетаежных экосистемах.

Изученные участки с разными типами растительного покрова помимо общих закономерностей в суточном ходе почвенной эмиссии CO_2 имеют и ряд различий. Установлено, что дневные колебания в суточной динамике почвенной эмиссии в еловых лесах Баварии (*Picea abies* (L.) Karst.) менее чем $0.25 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (Buchmann, 2000), являясь достаточно постоянными. В нашем случае, напротив, для сосняка лишайникового характерно изменение почвенной эмиссии в начале сезона от 0.5 до $2 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, в середине сезона флуктуации увеличиваются до $3.5 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, и в конце сезона вновь снижаются. В районе исследования суточные вариации в значениях потоков значительно выше, даже в засушливый вегетационный сезон, что подтверждает высокую чувствительность лесов высоких широт к изменению внешних факторов.

Суточный ход температуры почвы в сосняке лишайниковом имеет самую высокую амплитуду из рассмотренных участков в течение сезона. Основной причиной этого являются особенности напочвенного покрова: при нагреве почвы от прямой солнечной радиации не создается существенных различий между температурными условиями почвы и напочвенного покрова, в отличие от других участков. В сосняке зеленомошном температура почвы не существенно изменяется в течение суток и в разные промежутки вегетационного периода. В начале сезона она значимо ниже, чем в сосняке лишайниковом и смешанном лесу и составляет в среднем $5 \text{ }^\circ\text{C}$. Затем увеличивается и остается на достаточно постоянном уровне весь сезон, несмотря на изменение температуры воздуха, благодаря мощной подстилке и гидротермическим условиям участка. Почвенная эмиссия CO_2 в сосняке зеленомошном уже в начале сезона выше, чем в сосняке лишайниковом, и изменяется в пределах от 1.5 до $3 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, повышаясь к концу

сезона до $5 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Значения почвенной эмиссии в начале сезона в смешанном лесу сходны с сосняком зеленомошным и варьируют от 2 до $3.5 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, повышаясь со второй половины сезона. Однако температура почвы на данном участке варьирует в больших пределах в течение сезона, достигая максимальных значений ($16-18 \text{ }^\circ\text{C}$) в середине сезона. Интересно, что рост температур почв в сосняке лишайниковом и смешанном лесу не вызывает значительных изменений в почвенной эмиссии в середине сезона, что подтверждает предположение о лимитировании суточного хода эмиссии CO_2 другим фактором.

В работе С. Миядзаки с соавторами (2014) подчеркнута, что зависимость почвенной эмиссии CO_2 от температуры и влажности почв может изменяться в течение вегетационного сезона. Влияние температуры и влажности почвы было рассмотрено для участка сосняка лишайникового для разных по условиям увлажнения сезонов – засушливого (2012) и переувлажненного (2015). Существенным различием сезонов является величина почвенной эмиссии CO_2 (рис. 12): в 2012 году она варьировала в пределах до $3.5 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$; в 2015 году флуктуации значений потоков и их величины были значительно выше и достигали $10 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ в середине вегетационного сезона. Из этого следует, что недостаточное увлажнение ведет к ингибированию почвенной эмиссии CO_2 из почвы в течение вегетационного периода. Температура почв в засушливый год контролирует потоки почвенной эмиссии, что четко графически отражено, однако не на всем протяжении сезона, что было описано ранее. Переувлажненный год характеризуется сходными закономерностями, однако, в отличие от засушливого сезона – в середине вегетационного сезона (вторая половина июля – середина августа) можно проследить противоход в суточной динамике температуры почвы и почвенной эмиссии CO_2 после полудня (после 12:00). В засушливый сезон 2012, напротив, наблюдался

лишь спад эмиссии в дневные и вечерние часы при росте и спаде температуры.

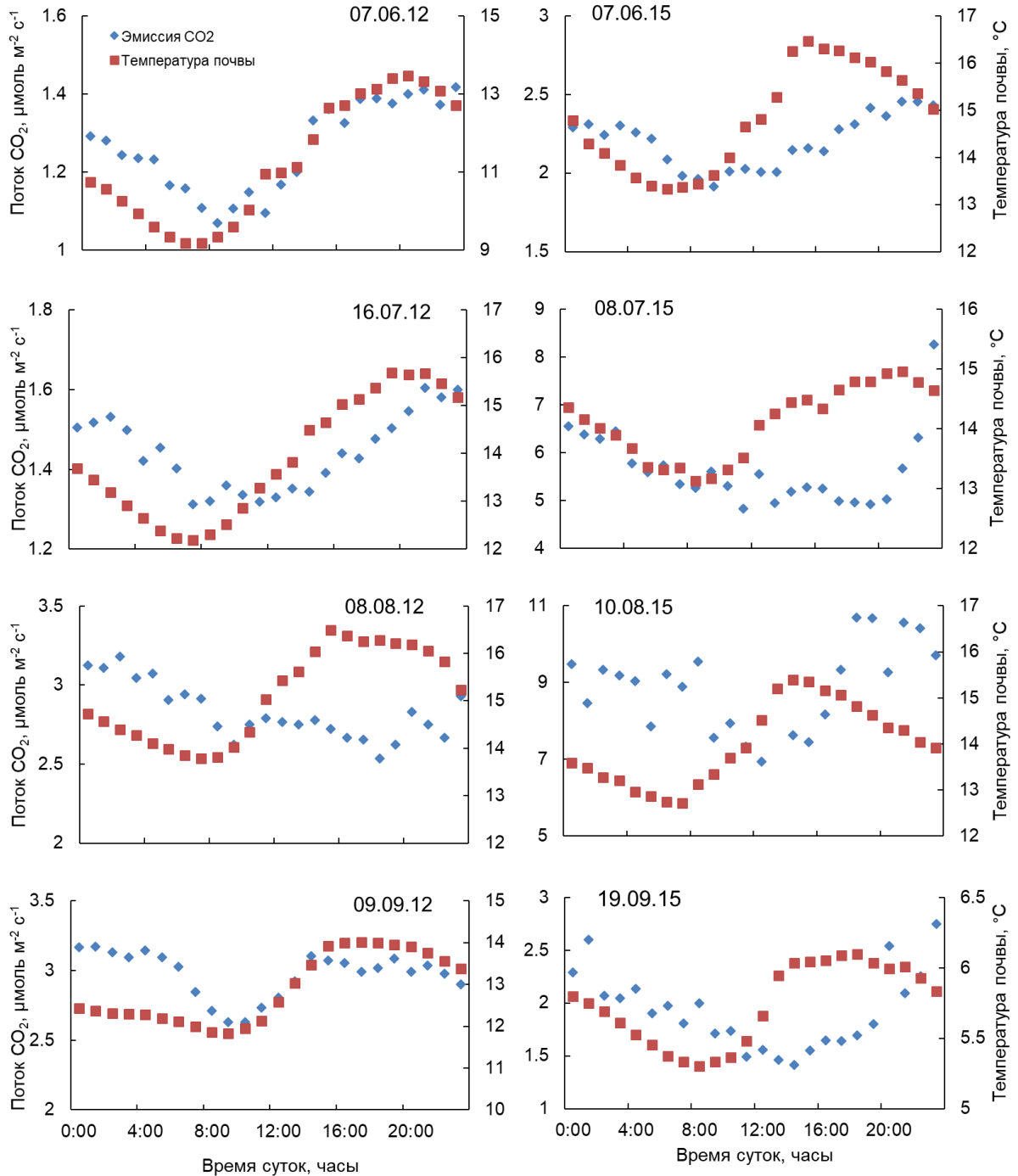


Рисунок 12. Суточный ход почвенной эмиссии CO₂ и температуры почвы в сосняке лишайниковом для двух сезонов – 2012 и 2015.

Влияние влажности, как одного из основных климатических факторов, было рассмотрено для тех же дней измерений для двух сезонов с разной степенью увлажнения. Влажность почвы, в отличие от температуры, варьирует меньше и его изменения в пределах одних суток не существенны, поэтому суточный ход влажности был проанализирован для малого масштаба вариаций (малых колебаний) (рис. 13).

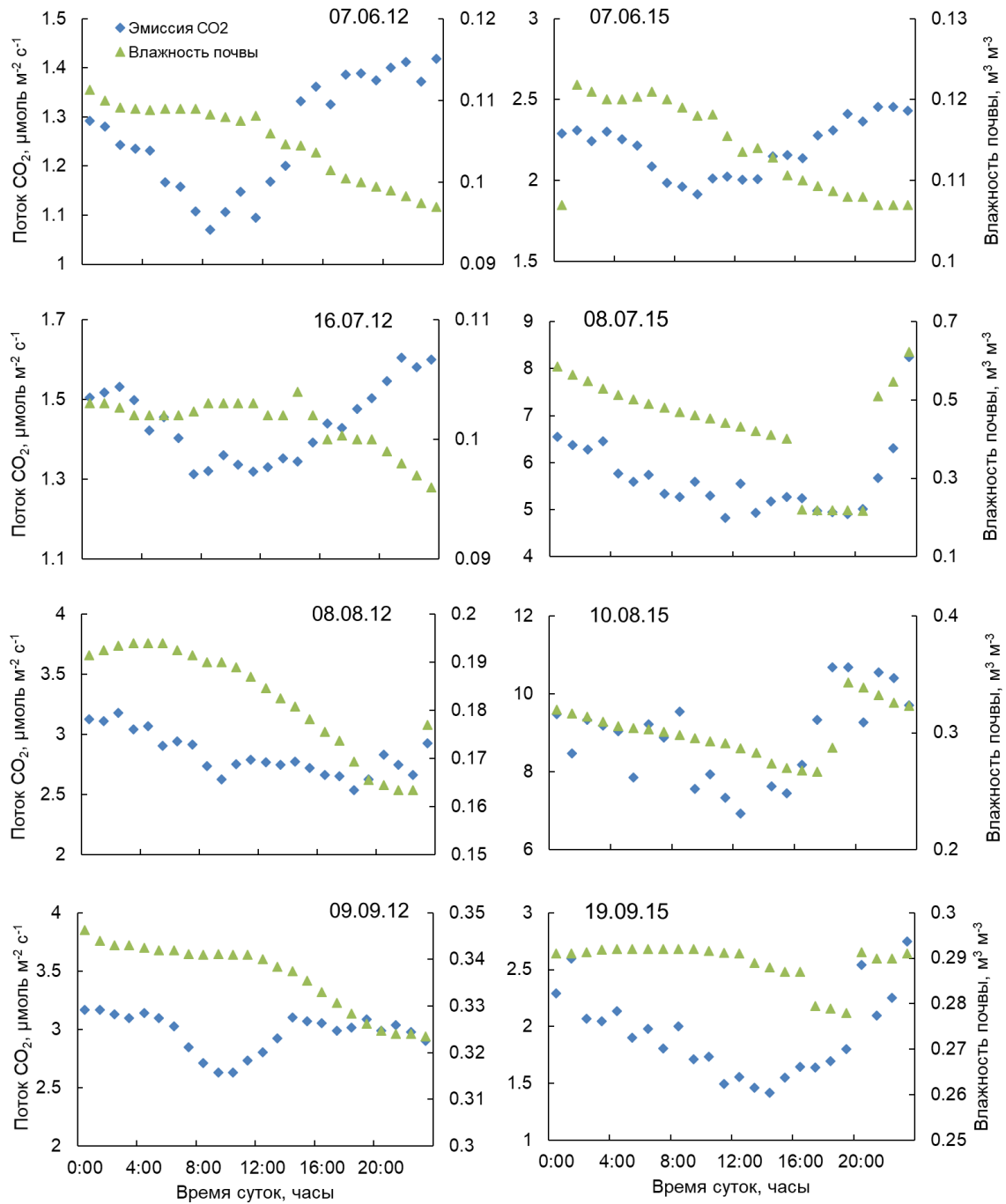


Рисунок 13. Суточный ход почвенной эмиссии CO_2 и влажности почвы в сосняке лишайниковом для двух сезонов – 2012 и 2015.

Динамика почвенной эмиссии и влажности почв в течение сезона носит закономерный характер, который можно наблюдать для сезонов, в значительной степени различающихся по условиям увлажнения. В начале

сезона можно констатировать обратную связь между потоком CO_2 из почвы и ее влажностью: при уменьшении влажности почв почвенная эмиссия увеличивается. В середине вегетационного сезона (июль-середина августа) прослеживается положительная тенденция между почвенной влажностью и потоком CO_2 . Исключение составляет – засушливый сезон, когда с уменьшением влажности поток CO_2 стал расти, что объясняется большей температурной чувствительностью в этот сезон и для данного участка. В конце сезона довольно трудно найти однозначную и достоверную зависимость между влажностью почв и почвенной эмиссией.

В рамках изучения суточного хода почвенной эмиссии CO_2 и связи данного процесса был выявлен ряд особенностей:

- тип напочвенного покрова влияет на величину почвенной эмиссии CO_2 ;
- условия увлажнения вегетационного сезона контролируют величину суточной динамики CO_2 из почвы;
- динамика почвенной эмиссии в течение суток в начале и в конце вегетационного сезона лимитирована воздействием температуры почвы;
- в середине вегетационного сезона на почвенную эмиссию большое влияние оказывает влажность почв.

4.2 Сезонная динамика почвенной эмиссии

Сезонный ход почвенной эмиссии в исследованных типах земной поверхности имеет, как правило, типичный для лесных экосистем бореальной и умеренной зон вид – низкие скорости наблюдаются весной и

поздней осенью, максимальные потоки приходятся на конец июля–начало августа (рис. 3), что обусловлено ходом температуры почвы и ее влиянием на активность автотрофов и гетеротрофов (Shibistova et al., 2002; Yuste et al., 2003; Laganière et al., 2012).

Средние величины почвенной эмиссии (рис. 14) рассматриваемых ЭУ различались значимо ($P < 0.01$). Наименьшим эмиссионным потоком характеризуется нарушенный участок ($1.1 \pm 0.1 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$), что обусловлено отсутствием растительного покрова и органических горизонтов почвы, основных источников продукции CO_2 . Известно, что ОВ почв на большой глубине характеризуется довольно слабой доступностью и не может обеспечить высокую скорость почвенной эмиссии, помимо этого с глубиной также снижается и активность гетеротрофов. При этом следует отметить, что при продолжительных засухах (например, 2012 и 2013 гг.) четко выраженной сезонной динамики эмиссий CO_2 на ЭУ с нарушенной поверхностью не наблюдается, а средние потоки составляют лишь $0.40 \pm 0.04 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$ (2013 г.). Более выраженная сезонная динамика почвенной эмиссии отмечается во влажные годы (например, сезон 2015 г.). Причем повышенные значения почвенного дыхания (до $4.4 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$) наблюдались как во второй половине июня, так и в конце июля.

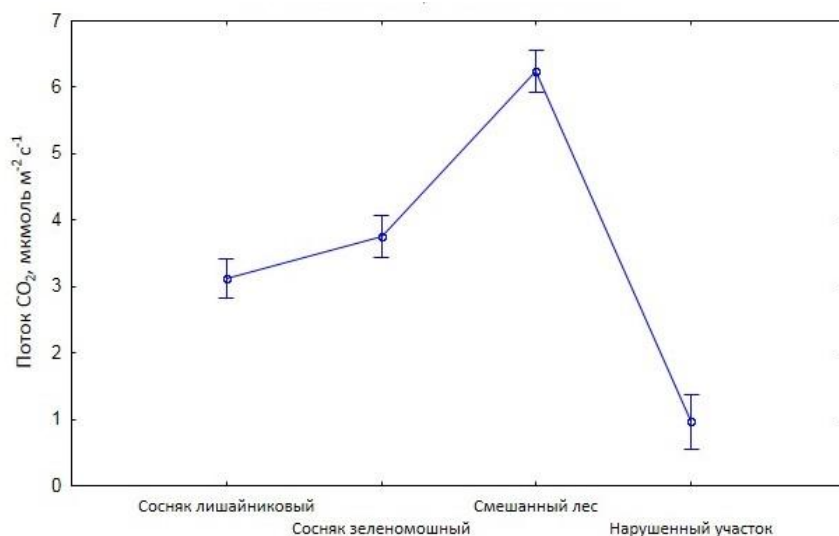


Рисунок 14. Средний поток CO₂ с поверхности почвы для участков с разными типами напочвенного покрова: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный лес, нарушенный участок сосняка лишайникового без напочвенного покрова (ANOVA-анализ, Statistica).

В сосняке лишайниковом (рис. 15) средние потоки CO₂ за вегетационный сезон составляли 3.4 мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹, варьируя от 0.9 до 9.8 мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹. Отметим, что для сосновых лесов южной тайги Центральной Сибири в искусственных насаждениях сосны ранее отмечены более низкие скорости почвенной эмиссии CO₂ в течение вегетационного сезона – от 0.5 до 4 мкмоль м⁻² с⁻¹ (Матвиенко и др, 2014). Причем авторы этой работы делают заключение о доминировании гетеротрофной составляющей в эмиссионном потоке CO₂ из почвы.

В сосняке зеленомошном значения усредненных за сезон потоков CO₂ близки к сосняку лишайниковому, составляя 4.3 мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹, варьируя от 1.4 до 8.2 мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹ в начале августа. В сосновых борах США (Irvine, Law, 2002; Tang et al., 2005) рост почвенной эмиссии (до 12 мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹) также приходился на август и был связан с увеличением атмосферных осадков.

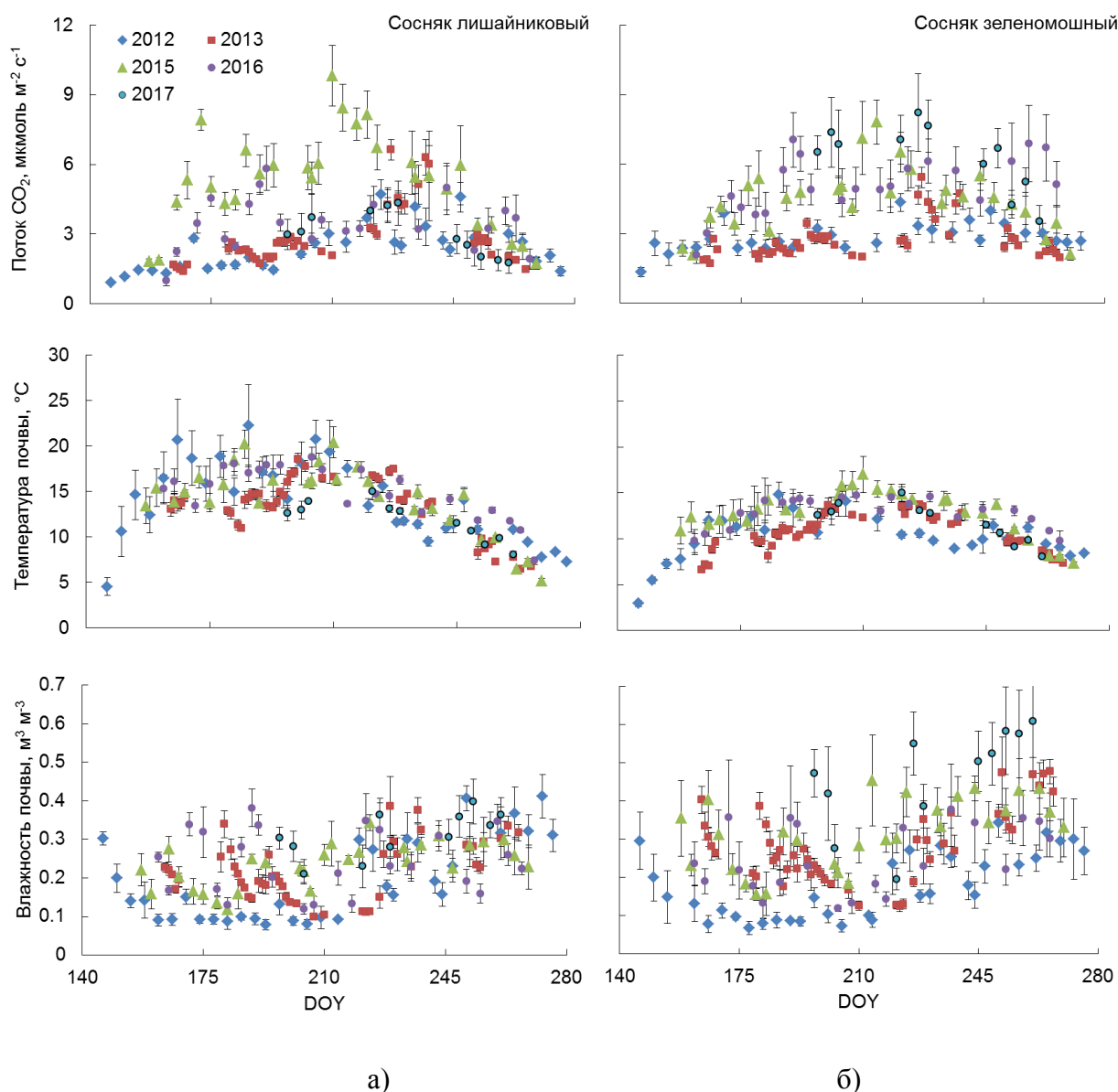


Рисунок 15. Поток CO₂ с поверхности почвы, температура и влажность почв для 5 лет измерений с участков с различными типами напочвенного покрова: (а) сосняк лишайниковый, (б) сосняк зеленомошный.

Максимальные значения почвенной эмиссии и ее вариации отмечены на участке со смешанным лесом (рис. 16): средние потоки CO₂ за сезон значимо ($P < 0.01$) отличались от других типов участков и составляли 7.0 ± 1.2 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, варьируя от 1.8 до 20.9 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Высокие потоки в данной экосистеме предположительно обусловлены не только

гидротермическими условиями, но и ролью лесообразующих пород, разнообразием живого напочвенного покрова, а также активностью почвенных микроорганизмов. При сравнительной оценке почвенной эмиссии в темнохвойных и смешанных лесах Канады (Квебек) было установлено (Van't Hoff, 1898), что в смешанном лесу в течение вегетационного сезона почвенная эмиссия на 45% выше. Для смешанных лесов Франции (Vincent et al., 2006) максимальные потоки достигают $10 \text{ } \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, однако пик потоков приходится на начало летнего сезона (июнь).

Сходные значения потоков CO_2 с поверхности почвы отмечены для сосновых лесов Финляндии, в которых за период с мая по октябрь в среднем приходится $3.3\text{--}7.4 \text{ } \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Полученные нами данные сопоставимы с результатами наших коллег и могут быть использованы для сравнительного анализа двух территорий (Niinisto et al., 2011). Значения эмиссии CO_2 также довольно схожи с результатами исследования лиственничных лесов Центральной Эвенкии. Так, для лиственничников с преобладанием мхов в структуре напочвенного покрова потоки почвенного дыхания составили в среднем от 1.79 до $5.91 \text{ } \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Хотя стоит отметить, что для лиственничников с лишайниковым напочвенным покровом значения эмиссии CO_2 гораздо ниже полученных нами значений ($0.17\text{--}0.51 \text{ } \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$), что свидетельствует о более слабом развитии лишайникового покрова в лесах Эвенкии (Масягина и др., 2005).

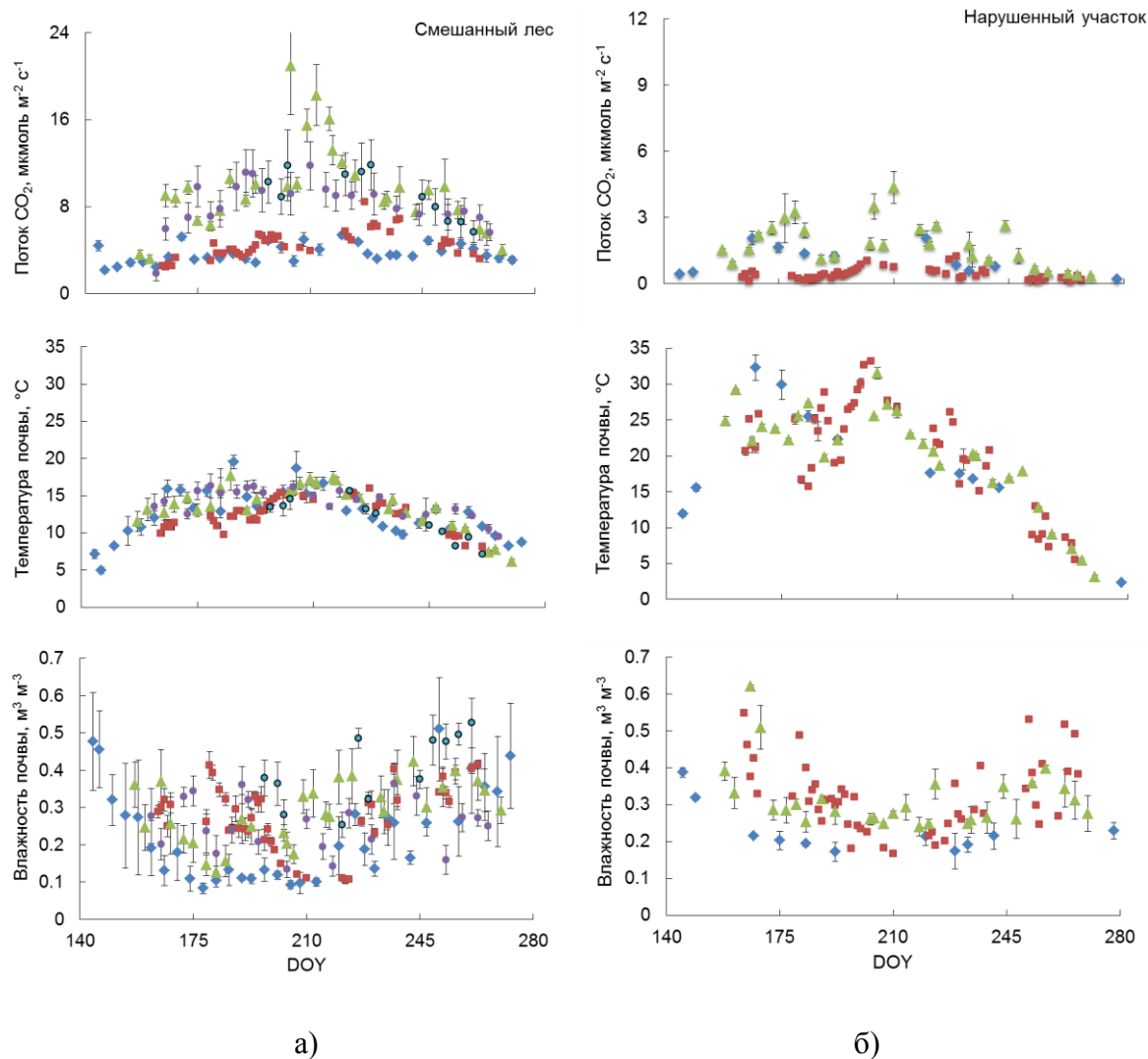
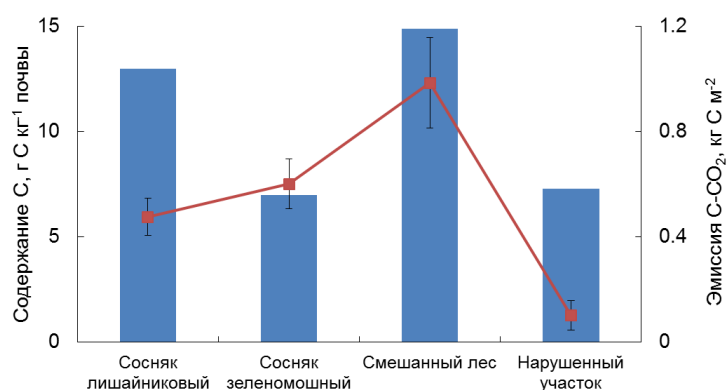


Рисунок 16. Поток CO₂ с поверхности почвы, температура и влажность почв для 5 лет измерений с участков с различными типами напочвенного покрова: (а) смешанный лес, (б) нарушенный участок сосняка лишайникового без напочвенного покрова.

Нарушенный участок сосняка лишайникового характеризуется минимальными потоками CO₂ (рис. 16б). В самый увлажненный сезон 2015 г. – потоки не превышали 4.4 μmol CO₂ м⁻² с⁻¹. Минимальные потоки отмечены в 2013 г. и составили в среднем – 0.4 ± 0.04 μmol CO₂ м⁻² с⁻¹. Сезонная динамика проявилась лишь в сезон 2015 г. Наблюдалось два периода с повышением эмиссии CO₂: первый приходится на вторую половину июня, второй – на конец июля.

Зачастую различия в типах напочвенного покрова тесно связаны с содержанием углерода и питательных элементов в почве. Почвенная эмиссия в смешанном лесу максимальна, и это коррелирует с содержанием углерода на данном участке (рис. 17а). В сосняке лишайниковом напротив, при достаточно высоком содержании как углерода, так и азота в почве, поток CO_2 в среднем в два раза ниже, чем в смешанном лесу. Эти различия предположительно могут быть обусловлены низкой микробной активностью и за счет этого низкими скоростями почвенной эмиссии. На нарушенном участке наблюдается сходная тенденция. Однако здесь основную роль играет другой фактор, а именно – отсутствие напочвенного покрова, и как следствие, отсутствие звена автотрофного дыхания. Сосняк зеленомошный, из изученных участков, представлен наименьшими запасами питательных веществ в почве, однако потоки CO_2 здесь на 21% выше, чем в сосняке лишайниковом и на 83%, чем на нарушенном участке. Специфической особенностью данного участка является более высокая увлажненность, в сравнении с другими участками, и это может обеспечивать рост микробной активности и почвенной биомассы в целом при увеличении температуры.



а)

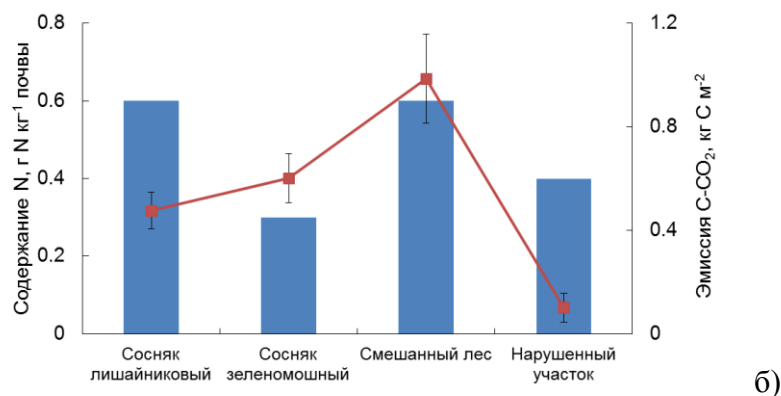


Рисунок 17. Зависимость почвенной эмиссии от содержания а) углерода (C) и б) азота (N) в почве.

Известно, что тип растительного покрова может модифицировать климатические факторы участка и как следствие эмиссионные потоки (Laganière et al., 2012). Влияние напочвенного покрова и корневой системы растений мы проследили на примере сосняка лишайникового: с напочвенным покровом, без напочвенного покрова и нарушенного участка, представленного голой песчаной почвой без корней и напочвенного покрова (рис. 18).

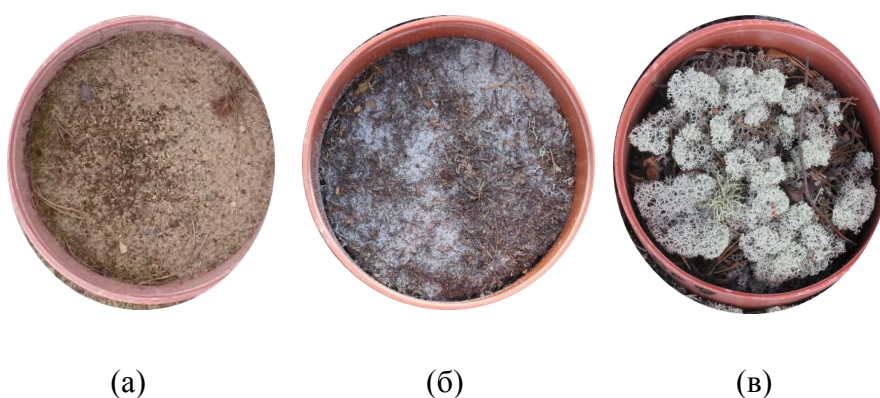


Рисунок 18. Участки сосняка лишайникового с разными типами развития напочвенного покрова: (а) нарушенная голая песчаная почва без напочвенного покрова и корней, (б) без напочвенного покрова, (в) лишайниковый покров.

На нарушенном участке без напочвенного покрова и корней почвенная эмиссия CO_2 из почвы в среднем в 8 раз ниже, чем на других типах участков (рис. 19) – в среднем $0.4 \pm 0.03 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Повышение эмиссии приходится на вторую половину июля, хотя в целом четкой сезонной динамики не наблюдается. На участке без напочвенного покрова и присутствием корней в почве, потоки CO_2 значительно выше и составляют от 0.9 до $4.7 \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ за сезон измерений. На участке с присутствием лишайникового напочвенного покрова и корневой системы растений в почве потоки сходны с участком без напочвенного покрова. Однако, на естественном не нарушенном участке сосняка лишайникового потоки CO_2 из почвы на 15% превосходят потоки с участка сосняка лишайникового с удаленным напочвенным покровом.

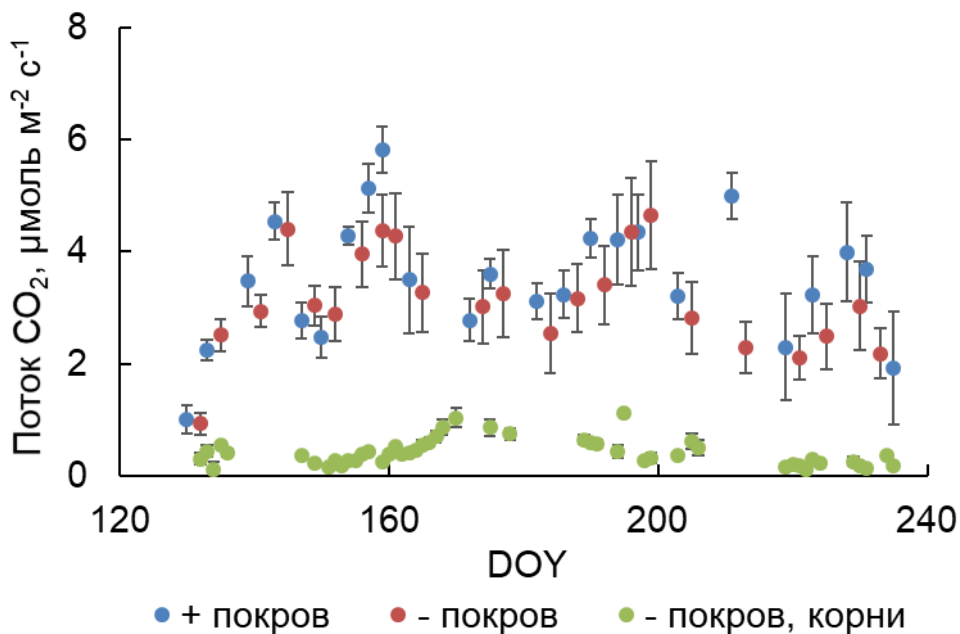


Рисунок 19. Влияние типа развития напочвенного покрова на сезонную динамику почвенной эмиссии CO_2 . Данные представляют собой средние значения со стандартной ошибкой.

В начале вегетационного сезона потоки CO_2 с поверхности почвы находятся на одном уровне для участков с разной степенью развития напочвенного покрова, однако далее происходит резкий рост почвенной эмиссии на участках естественного происхождения и развитым напочвенным покровом.

Проанализировав ряд зависимостей в сезонной динамике почвенной эмиссии CO_2 можно выявить некоторые закономерности:

- тип экосистемы служит важным фактором для сезонной динамике почвенной эмиссии;
- сезонный ход эмиссии CO_2 с поверхности почвы имеет ряд характерных особенностей, модифицируется разным количеством осадков;
- гидротермических условий почвы зависят от типа напочвенного покрова.

4.3 Межгодовая изменчивость почвенной эмиссии

Сравниваемые годы различались по метеорологическим условиям вегетационного периода. При относительно близких значениях средних температур воздуха за весь сезон измерений (рис. 18), суммы физиологически активных температур ($>5\text{ }^\circ\text{C}$) с мая по сентябрь в 2012-2017 гг. варьировали от 1769 в 2013 г. до 2202 $^\circ\text{C}$ в 2012 г. (табл. 5). Многолетнее среднее количество осадков по метеостанции Бор за июнь-сентябрь для данной территории составляет 261 мм, варьируя от 101 (2016) мм до 400 (2008) мм. По данным с eddy-covariance станции, расположенной непосредственно в районе исследования, наибольший дефицит осадков (относительно среднемноголетнего значения) наблюдался в 2012 г. (54%). В 2013 г. и 2016 г.

относительно многолетнего среднего выпало 65 и 76% осадков, соответственно. Повышенное количество осадков отмечено в 2015 г. (126% от среднего многолетнего). Сезон измерений 2017 года можно охарактеризовать как наиболее близкий к средним значениям по количеству осадков (222 мм) и температуре воздуха (14.4 °С) (рис. 18).

Таблица 5 – Суммы биологически активных температур воздуха и продолжительность их периода в 2012-2017 гг.

	Суммы температур (длина периода, количество дней)				
	2012	2013	2015	2016	2017
$\geq 0^{\circ}\text{C}$	2241 (153)	1860 (150)	2052 (151)	2206 (142)	1891 (144)
$\geq 5^{\circ}\text{C}$	2202 (138)	1769 (115)	2002 (131)	2181 (135)	1801 (116)
$\geq 10^{\circ}\text{C}$	2206 (112)	1561 (87)	1870 (114)	2015 (112)	1630 (93)
$\geq 20^{\circ}\text{C}$	1002 (44)	699 (31)	527 (24)	883 (39)	722 (32)

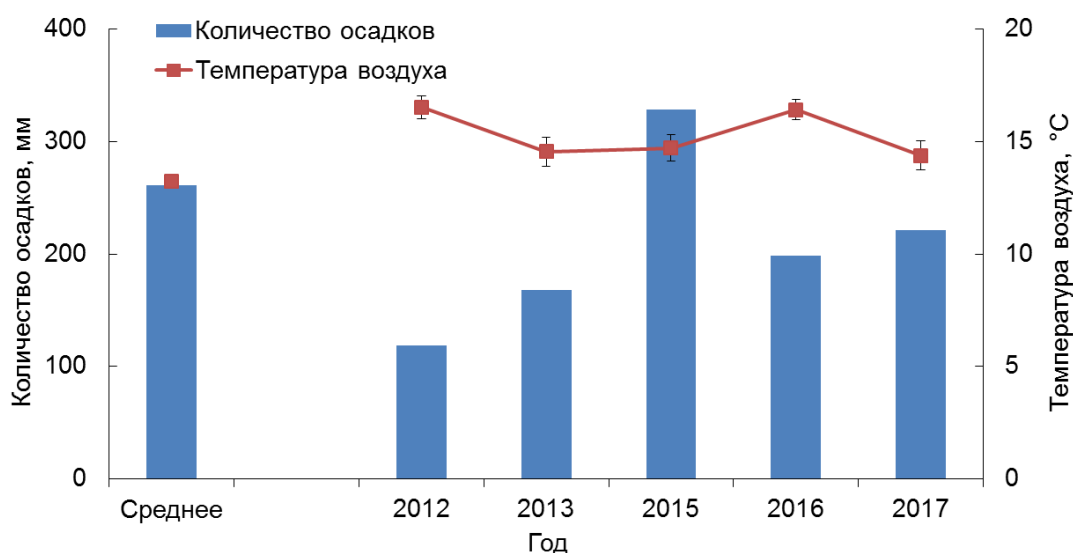
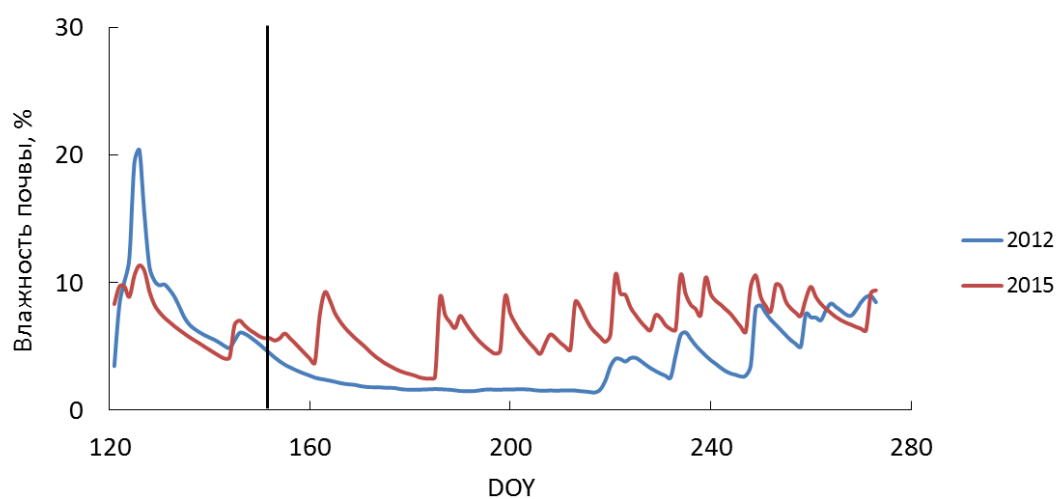
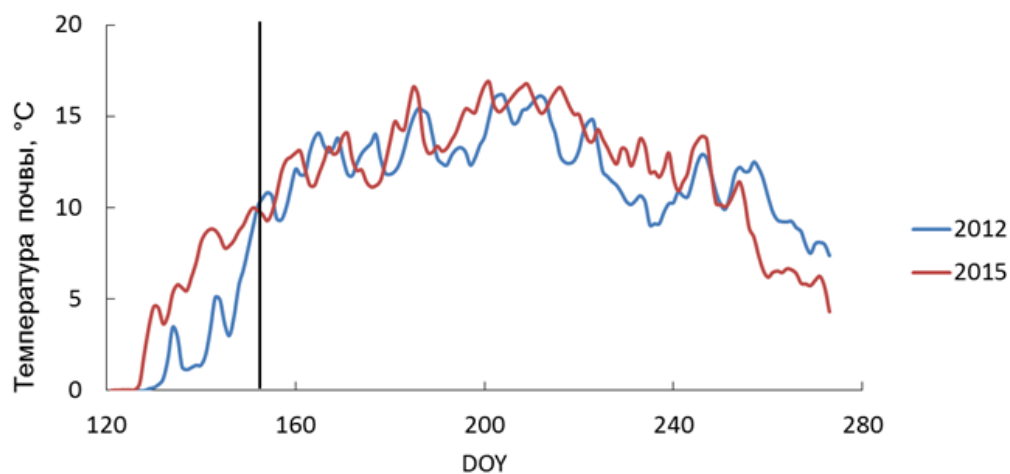


Рисунок 20. Метеорологические характеристики измерительного сезона (июнь-сентябрь) за 5-летний период наблюдений измерений в сравнении со среднемноголетними значениями по метеостанции Бор (1936-2017 гг. – по температуре воздуха и с 1966-2017 гг. – по количеству осадков). Данные по температуре воздуха приведены со стандартными ошибками.

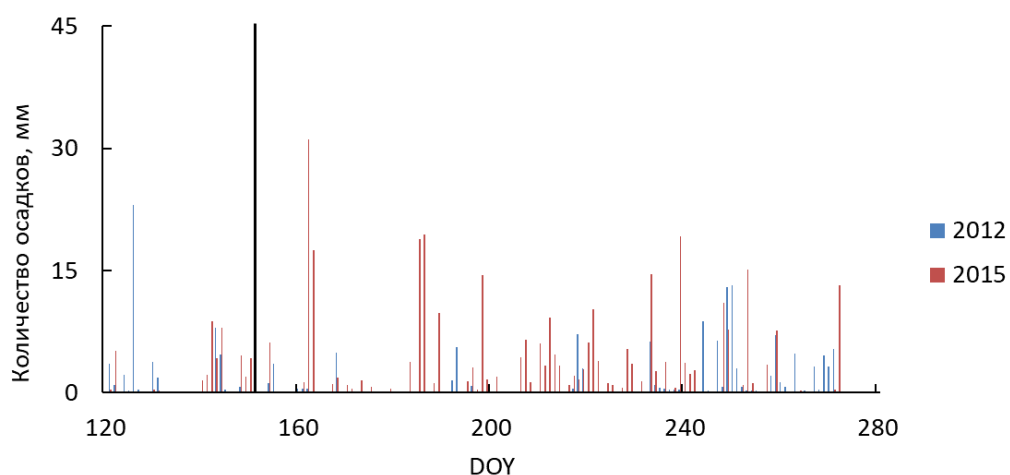
Среди рассмотренных сезонов по степени увлажнения существенно различались сезоны 2012 и 2015 гг. (рис. 21а). Важно отметить, что влажность песчаных почв, при которой возможно нормальное функционирование биологических процессов составляет не менее 5% (wilting point) (Bulmer and Krzic, 2003; Rivalland et al., 2005). В сезон 2012 г. количество дней с влажностью более 5% было в 2 раза меньше, чем в 2015.



а)



б)



в)

Рисунок 21. Сезонная динамика влажности почвы (а), температуры почвы (б) и количество осадков (в) в период с мая по сентябрь для 2012 и 2015 измерительных сезонов. Линией отмечено начало измерительного сезона (1 июня). Данные получены с eddy-covariance станции – показатели: влажность почвы на глубине 8 см, температура почвы на глубине 8 см и сумма суточных осадков.

Температура почвы за два сезона варьировала в сходном диапазоне: с начала измерительного сезона (1 июня) она изменялась от 7 до 17 °С в 2012 году, и от 4 до 17 °С в 2015 году. И хотя сезон 2012 года характеризовался дефицитом осадков, средняя температура почв была в среднем одинакова и составила 12.2 ± 0.2 °С. Исходя из того, что сезонный ход температуры почвы наблюдался в одних пределах, можно предположить, что и потоки CO_2 для двух сезонов будут сходные, поскольку доказано, что температура является главным фактором почвенной эмиссии CO_2 .

Однако при рассмотрении условий увлажнения (количество осадков за сезон) необходимо учесть ряд различий между сезонами. Суммарное количество осадков за сезон в 2015 году почти в 3 раза превышало количество осадков в 2012 году. По характеру распределения осадков также можно констатировать ряд различий: в 2012 году основная доля осадков пришлась на конец сезона (конец августа-сентябрь), а в 2015 напротив – количество осадков было распределено на всем протяжении вегетационного

сезона; величина осадков также существенно различалась – в 2012 году максимальное разовое количество осадков составило всего 13.2 мм, тогда как в 2015 году – разовое выпадение осадков достигло 31.1 мм.

Ранее было отмечено, что все сезоны в значительной степени дифференцированы по количеству осадков. Подробная информация приведена в таблице 3. Наиболее засушливым выдался сезон 2012 года, основное количество осадков в который пришлось на конец сезона – 67 % осадков выпало в сентябре. Сезон 2013 года так же был засушливым в сравнении со среднемноголетними значениями, которые по сумме осадков оказались в 1.5 раза больше. Однако распределение осадков в сезон 2013 года отличалось от предыдущего: основное количество осадков пришлось на начало и вторую половину сезона (июнь и август). Самым переувлажненным был сезон 2015 года, сумма осадков за сезон почти в 1.5 (1.43) раза превышала среднемноголетние значения. Сезоны 2016 и 2017 годов были очень сходны по количеству осадков, отличаясь только по их распределению в течение сезона. В 2016 года основной объем осадков пришелся на начало сезона. В 2017 году в первой половине сезона (июнь, июль) выпало в среднем на 30% больше осадков, чем во вторую половину (август, сентябрь).

Таблица 6 – Суммы осадков и их интенсивность для сезона измерений.

Сумма осадков (мм) / интенсивность осадков	Средние многолетние значения	Сезон				
		2012	2013	2015	2016	2017
Сезон	259 / 1.7	119 / 0.8	168 / 1.1	371 / 2.4	240 / 1.6	222 / 1.4
Июнь	56.4 / 1.9	11.2 / 0.4	88.7 / 3.0	63.1 / 2.1	62.8 / 2.1	61.3 / 2.0

Июль	65.3 / 2.1	7.9 / 0.3	12 / 0.4	106.4 / 3.4	52.9 / 1.7	67.9 / 2.2
Август	72.2 / 2.3	20.2 / 0.7	61.9 / 2.0	98 / 3.2	55.8 / 1.8	43.4 / 1.4
Сентябрь	65.6 / 2.2	79.7 / 2.7	5.8 / 0.2	60.7 / 2.0	27.2 / 0.9	49 / 1.6

Важной характеристикой вегетационного сезона является его продолжительность, которую и определяет совокупное действие рассмотренных выше факторов. Продолжительность бесснежного периода была определена по изменению температуры почв на глубине 2 см (табл. 7).

Таблица 7 – Продолжительность снежного и бесснежного периодов года для каждого измерительного сезона.

Периоды сезона		2012	2013	2015	2016	2017
Сход снега	Дата	04.05.2012	10.05.2013	14.05.2015	14.05.2016	13.05.201
	(DOY)	(125)	(130)	(135)	(135)	7 (133)
Появление снежного покрова	Дата	19.10.2012	13.10.2013	15.10.2015	13.10.2016	19.10.201
	(DOY)	(293)	(286)	(289)	(287)	7 (292)
Продолжительность периода, дней						
Бесснежный период, дней		168	156	154	152	159
Период со снежным покровом, дней		198	209	211	214	206

Алгоритм выбора конкретного дня начала и окончания бесснежного периода заключался в следующем: отбирались данные по температуре почв с

10-минутным разрешением для глубины 2 или 4 см (приповерхностные слои) и выбирался день перехода от постоянных температур к их росту (начало сезона) и снижения (конец сезона) и установление на постоянном уровне. При сравнении пяти измерительных сезонов наиболее выделялся 2012 год, когда продолжительность бесснежного периода составила 168 дней, что в среднем на 2 недели превышает среднемноголетние значения. В остальные сезоны продолжительность бесснежного периода существенно не отличалась.

Рассмотрение межгодовой изменчивости позволяет судить о влиянии климатических факторов на изменения эмиссионного потока CO_2 из почв при условии значительной вариации последних (рис. 22). В нашем случае изученные сезоны существенно различались по степени увлажнения, что и стало основным фактором, определяющим погодичную вариацию суммарной величины эмиссии CO_2 из почвы. В сосняке лишайниковом максимальные потоки отмечены в вегетационный сезон 2015 г.: средняя величина почвенной эмиссии составила $5.3 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$, достигая $9.8 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$ в середине сезона. В сосняке зеленомошном все сезоны по скорости почвенной эмиссии можно разбить на две группы по величине потоков CO_2 : 1-я группа – до $5 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$; 2-я группа – от 5 до $10 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$. К первой группе относятся два сезона 2012 и 2013 гг., характеризующиеся дефицитом осадков, когда средняя за сезон скорость почвенной эмиссии составила 2.9 и 2.7 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$ соответственно. Ко второй группе относятся сразу три сезона – 2015, 2016 гг. и вторая половина 2017 г., сезонные потоки CO_2 в которой на 35–55% выше, чем в первой.

В засушливый сезон в сосновых лесах Бельгии (Harper et al., 2005) с моховым напочвенным покровом на песчаных почвах почвенная эмиссия достигала $2.3 \mu\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ в конце июля, при этом пик потоков совпадал с периодом увеличения количества атмосферных осадков.

ЭУ со смешанным лесом также, как и другие лесопокрытые участки, демонстрирует максимальные величины потоков CO_2 в сезон 2015 г. (рис. 3): средние потоки CO_2 за сезон сильно отличались от других типов участков и составляли 9.6 ± 0.7 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$, что на достигая 20.9 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$ в середине сезона 2015г. Минимальные потоки отмечены в сезоны 2012 и 2013 гг. – среднесезонные значения потоков CO_2 составили 3.7 и 4.5 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$ соответственно.

Таким образом, существенные различия по величине почвенной эмиссии между экосистемами наблюдались во влажные сезоны (рис. 22). В условиях дефицита осадков в 2012 и 2013 гг. произошло уменьшение потока CO_2 в среднем на 43%, а различия в величине эмиссионных почвенных потоков между лесными биогеоценозами нивелировались.

Наиболее высокие значения сезонной эмиссии составили в среднем 0.7 ± 0.1 кг С м^{-2} в 2015 г. В самый засушливый 2012 г. поток CO_2 уменьшился в отдельных экосистемах 2-2.5 раза по сравнению с 2015 г. Исследованные нами экосистемы оказались значительно более чувствительны к засухе, чем, к примеру, луговые экосистемы (Чебакова и др., 2014), для которых установлено, что поток CO_2 из почвы снижается на 8–20% в зависимости от интенсивности и длительности засухи.

В более ранней работе (Тимохина и др., 2015) для сосняка лишайникового в районе исследований приводится величина экосистемного дыхания за 1998–2000 гг. порядка 372 $\text{г С м}^{-2}\text{год}^{-1}$ (1364 $\text{г CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{год}^{-1}$). По оценкам А.В. Тимохиной (2015), на основе данных обсерватории «ZOTTO» эмиссионный поток из экосистем зоны охвата высотной мачты варьировал в 2009–2013 гг. от 331 (2010 г.) до 398 г С м^{-2} сезон^{-1} (2012 г.), что согласуется с результатами проведенной нами работы. Согласно исследованию О.Б. Шибистовой с соавт. (Shibistiva et al., 2002), на долю собственно почвенного дыхания приходится около 60% годовой величины экосистемного дыхания (23.1 – 23.4 $\text{моль м}^{-2}\text{год}^{-1} \sim 280$ $\text{г С м}^{-2}\text{год}^{-1}$).

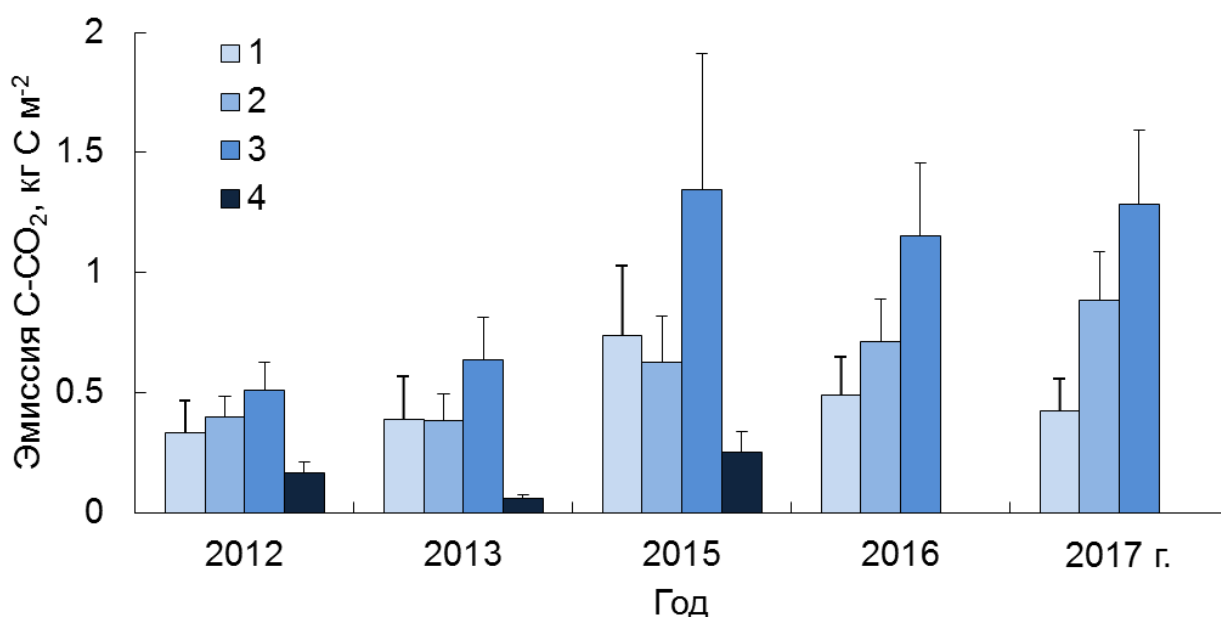


Рисунок 22. Поток CO_2 с поверхности почвы за сезон измерений в 2012-2017 гг. Данные представляют собой суммарный поток со всех участков за вегетационный сезон (вертикальные линии – стандартное отклонение). Цифрами обозначены участки: 1 – сосняк лишайниковый, 2 – сосняк зеленомошный, 3 – смешанный лес, 4 – нарушенный участок.

Влияние климатических факторов на разных типах ЭУ отличается (табл. 8). Например, для сосняка лишайникового основное влияние на скорость почвенной эмиссии оказывает суммарное количество осадков за сезон, однако статистически эта связь не значима. Для сосняка зеленомошного отмечается наиболее высокая корреляционная связь с температурой почв ($r = 0.999$). В смешанном лесу на величину потока также самое существенное воздействие оказывает количество осадков. На участке с нарушенным напочвенным покровом основным фактором, определяющим эмиссию CO_2 , выступает температура почвы ($r = 0.998$). Заметим, что на всех ЭУ выявлена отрицательная зависимость от температуры воздуха, но статистически она незначима. Влажность почвы наиболее сильно отражается

на потоках в сосняке лишайниковом и смешанном лесу, коэффициент корреляции составляет 0.579 и 0.606 соответственно.

Отметим, что в основном корреляция не значима. При рассмотрении всех сезонов измерений самая тесная связь была выявлена между величиной потока и количеством осадков за сезон (рис. 23).

Таблица 8 – Корреляция средних потоков за сезон (кг С м^{-2}) каждого ЭУ с климатическими переменными. Полужирным выделены статистически значимые коэффициенты корреляции ($p < 0.05$).

ЭУ	Коэффициент корреляции (в скобках значение p)			
	$T_{\text{возд.}}, ^\circ\text{C}$	$T_{\text{почв.}}, ^\circ\text{C}$	$P^*, \text{мм}$	$\text{SWC}, \text{м}^3 \text{м}^{-3}$
Сосняк лишайниковый	-0.579 (0.607)	0.856 (0.345)	0.991 (0.084)	0.579 (0.607)
Сосняк зеленомошный	-0.127 (0.919)	0.999 (0.033)	0.813 (0.396)	0.127 (0.919)
Смешанный лес	-0.606 (0.585)	0.837 (0.367)	0.995 ($p=0.063$)	0.606 (0.585)
Нарушенный участок	-0.138 (0.912)	0.998 (0.040)	0.819 (0.389)	0.138 (0.912)

*P – сумма осадков за сезон

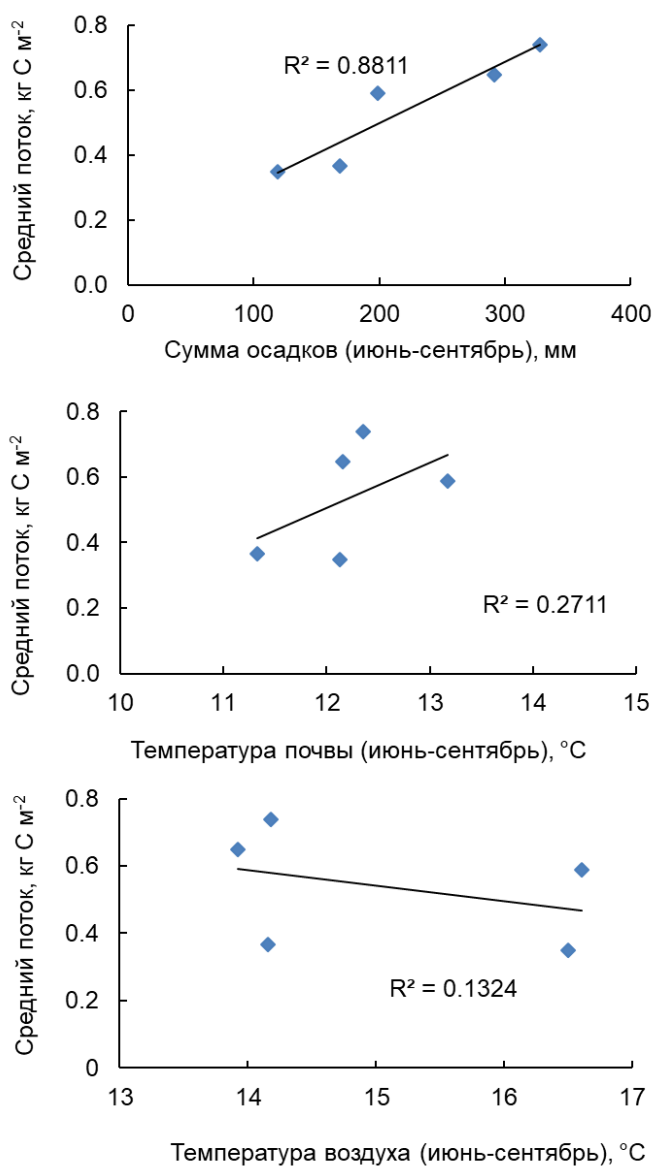


Рисунок 23. Влияние основных внешних факторов на формирование почвенной эмиссии CO₂ в течение вегетационного сезона: (а) сумма осадков за сезон, (б) средняя за сезон температура почв, (в) средняя за сезон температура воздуха.

Влияние типа экосистем было незначимым при $P = 0.810$ (табл. 9), но ЭУ значимо различались между собой в отдельные годы, т. е. главные факторы «тип экосистемы» и «год» оказались связанными ($P < 0.010$).

Совокупность температур и условий увлажнения сезона статистически значимо ($P < 0.05$) влияет на величину потока (рис.3). Исключение составляет нарушенный участок, где влияние было незначимым ($P = 0.235$).

Таблица 9 – Результаты двух дисперсионных анализов: трехфакторного для скорости эмиссии CO₂ и двухфакторного для годового потока CO₂.

Факторы и их взаимодействия	Скорость потока CO ₂			Годовой поток CO ₂		
	Степени свободы	<i>F</i>	<i>P</i>	Степени свободы	<i>F</i>	<i>P</i>
Экосистема	2	2.75	< 0.010	2	3.60	0.810
Год	4	6.52	< 0.001	4	10.12	<0.001
День	10	46.35	< 0.001	-	-	-
Экосистема × год	8	2.18	0.010	8	2.12	0.008
Экосистема × день	20	2.86	0.032	-	-	-
день × год	40	3.11	0.045	-	-	-
Экосистема × год × день	80	2.55	0.002	-	-	-

Примечание. *F* – критерий Фишера, *P* – уровень значимости. Знак (-) означает, что эффект данного фактора или взаимодействия не определялся.

В ходе анализа особенностей сезонной эмиссии CO₂ из почвы в разные по степени увлажнения сезоны было установлено:

- на формирование эмиссии оказывают основное влияние условия увлажнения конкретного сезона (количество осадков);
- при прочих равных условиях основным лимитирующим фактором для почвенной эмиссии CO₂ выступает температура;
- продолжительность вегетационного сезона и сумма положительных температур влияют на скорости почвенной эмиссии

благодаря косвенному изменению прямых факторов воздействия – температуры и влажности почв.

ГЛАВА 5 ЗАВИСИМОСТЬ ПОЧВЕННОЙ ЭМИССИИ CO₂ ОТ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

5.1 Температура и влажность почвы

В исследовании Фанга и Монкриефа (2001) уже была отмечена несостоятельность экспоненциальной зависимости эмиссионных потоков CO₂ от температуры: не для каждого района исследований данная модель будет удовлетворять и достоверно отражать изменения в почвенной эмиссии CO₂, особенно при измерениях участках на малых масштабах. Рассмотренная зависимость почвенной эмиссии CO₂ от температуры почвы для всех лет измерений (5 сезонов) значительно менялась для участков с разными типами напочвенного покрова (рис. 24).

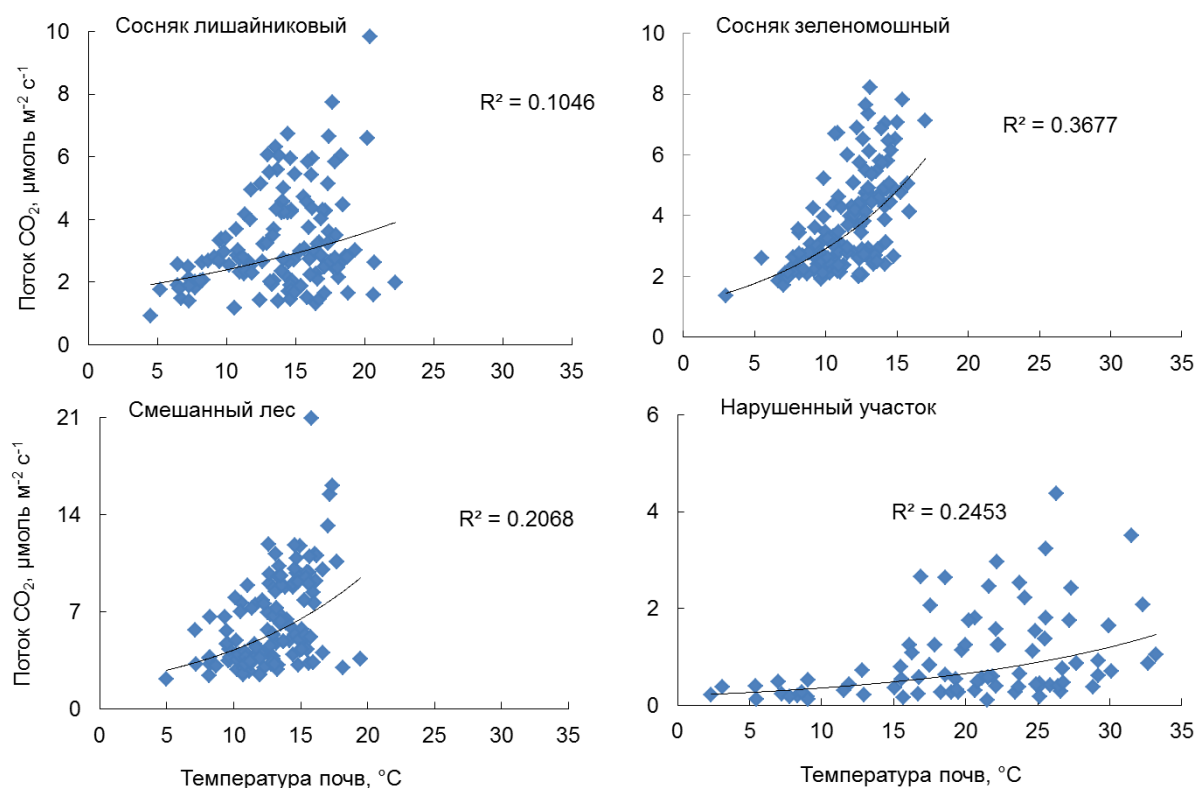


Рисунок 24. Зависимость почвенной эмиссии CO₂ от температуры почвы на участках с разными типами напочвенного покрова: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный лес, нарушенный участок сосняка лишайникового для всех лет измерений.

Наиболее выраженная зависимость между температурой почв и эмиссионным потоком зафиксирована для сосняка зеленомошного. Объяснением данного факта служат особенности гидротермических условий участка: сосняк зеленомошный не испытывает дефицита по влажности почв даже в засушливые сезоны благодаря близкому к поверхности залеганию грунтовых вод, по сравнению с другими участками и как следствие, мощным развитием подстилки. Среди лесопокрытых участков самая слабая зависимость наблюдалась в сосняке лишайниковом ($r=0.3$). Диапазон средних температур почвы на нарушенном участке существенно выше, чем на участках с естественным происхождением, однако зависимость почвенной эмиссии от температуры почв сопоставима с лесопокрытыми участками. Анализ показал, что между температурой почвы и потоком CO_2 существует слабая зависимость на протяжении всего вегетационного периода. Возможным объяснением данного факта является ингибирование почвенной эмиссии CO_2 за счет дефицита в количестве осадков.

Влажность почвы выступает одним из основным климатических факторов, оказывающих модифицирующее воздействие на поток CO_2 из почвы. Взаимосвязь между интенсивностью потока CO_2 в почве и влажностью почвы может быть описана восходящей выпуклой кривой (Peng et al., 2008). Оказалось, что для всех изученных участков корреляция почвенной эмиссии CO_2 от влажности, выраженная параболической функцией не значима. Наибольшая зависимость потока CO_2 от влажности почвы зафиксирована в сосняке лишайниковом ($r=0.4$), который характеризуется самой низкой температурной зависимостью (рис. 25). Исходя из полученных зависимостей между влажностью почвы и потоком CO_2 можно выявить оптимальные условия по влажности почв, при которых величины потоков максимальны. Для лесопокрытых участков и нарушенного участка установлен общий характер закономерностей: при влажности почв в

диапазоне от 0.2 до 0.3 $\text{м}^3 \text{м}^{-3}$ почвенная эмиссия достигает максимальных значений.

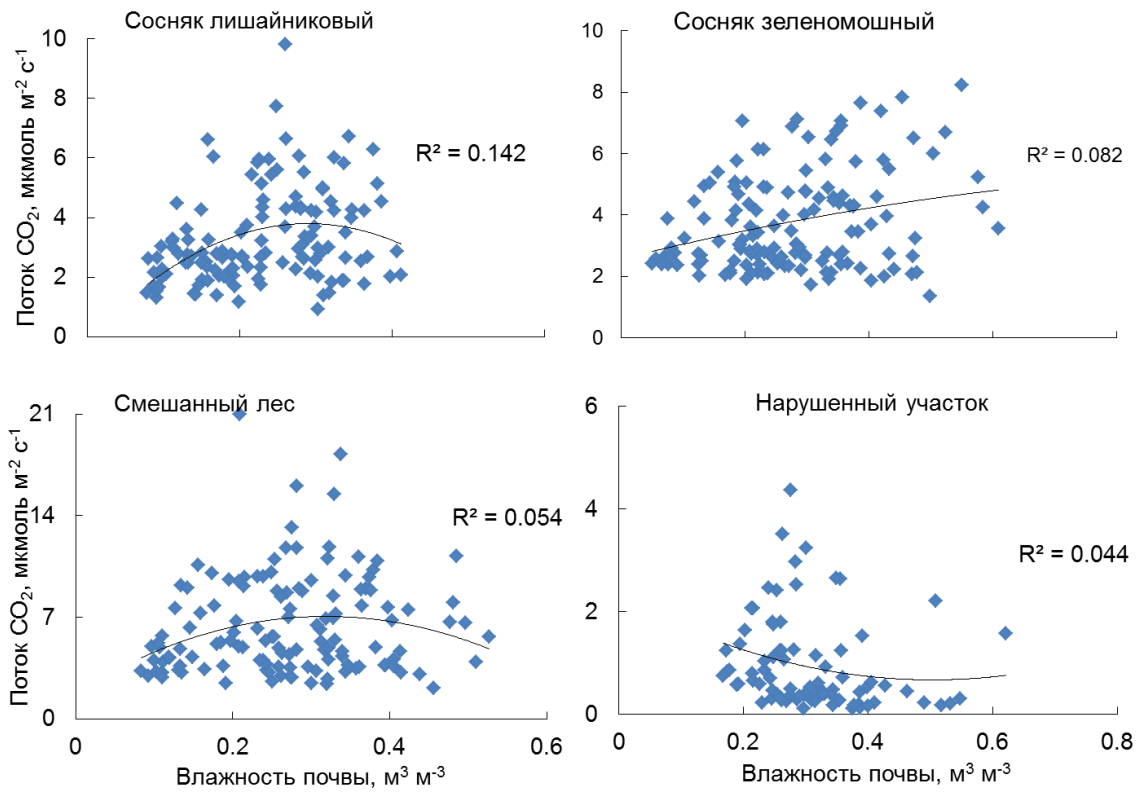


Рисунок 25. Зависимость почвенной эмиссии CO₂ от температуры почвы на участках с разными типами напочвенного покрова: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный лес, нарушенный участок сосняка лишайникового для всех лет измерений.

Для полученных нами данных, анализ зависимости включал рассмотрение трех ключевых компонентов – почвенная эмиссия CO₂, температура и влажность почвы, соответствующие каждому измерению эмиссии. Величины почвенной эмиссии CO₂ и температура почвы за пять сезонов измерений были расположены в ряду увеличения влажности почвы для каждой экосистемы отдельно. На основе полученной выборки была построена экспоненциальная зависимость эмиссии от температуры почвы. Затем пошагово уменьшался объем выборки в рядах эмиссии и температуры

почвы, минимальный объем выборки составил по три значения. Путем поочередного исключения значений от большей влажности к меньшей (т.е. выборка последовательно характеризовалась возрастающим дефицитом почвенной влаги) оценивалось изменение коэффициента детерминации R^2 между величинами. По критерию Фишера (F) был рассчитан коэффициент корреляции ($r_{\text{факт}}$) для зависимости почвенной эмиссии CO_2 от температуры почвы при разном объеме выборки. Были также найдены значения значимого коэффициента корреляции r ($r_{\text{знач}}$) для всех рассмотренных объемов выборки (N – количество измерений в экосистеме) при $P < 0.05$.

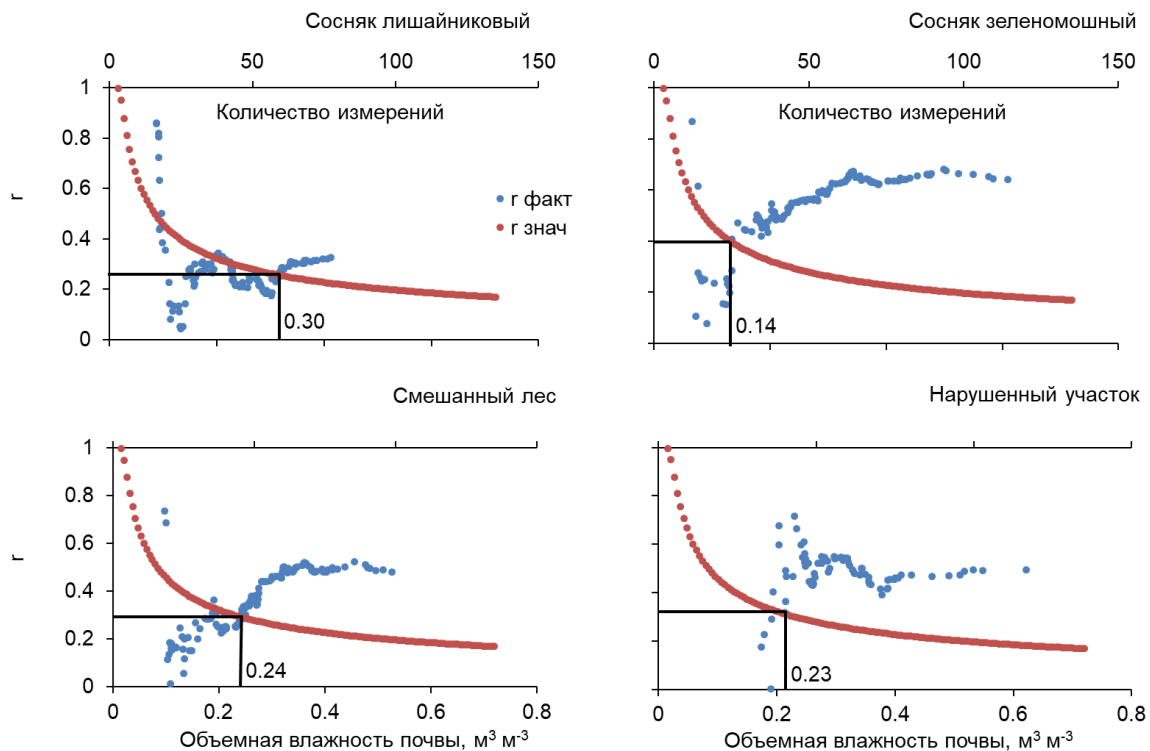


Рисунок 26. Зависимость коэффициентов корреляции (r) между почвенной эмиссией CO_2 и температурой почвы от влажности почв (нижняя ось) и объема выборки (верхняя ось) для участков с разными типами растительного покрова. Темные точки представляют распределение значимого коэффициента корреляции ($r_{\text{знач}}$) между эмиссией и температурой почвы, светлые точки – измеренные значения ($r_{\text{факт}}$).

Процедура определения пороговой влажности состояла в установлении конкретного минимального значения $r_{\text{факт}}$, при котором соблюдалось неравенство: $r_{\text{факт}} - r_{\text{знач}} > 0$ (рис. 26). Выделенные группы измерений рассматривались по разнице потоков CO_2 для сухого (до пороговой влажности) и влажного (выше пороговой влажности) периодов. Изучение скорости потоков CO_2 без лимитирующих по влажности условий позволило оценить температурную чувствительность для каждого из типов исследуемых экосистем.

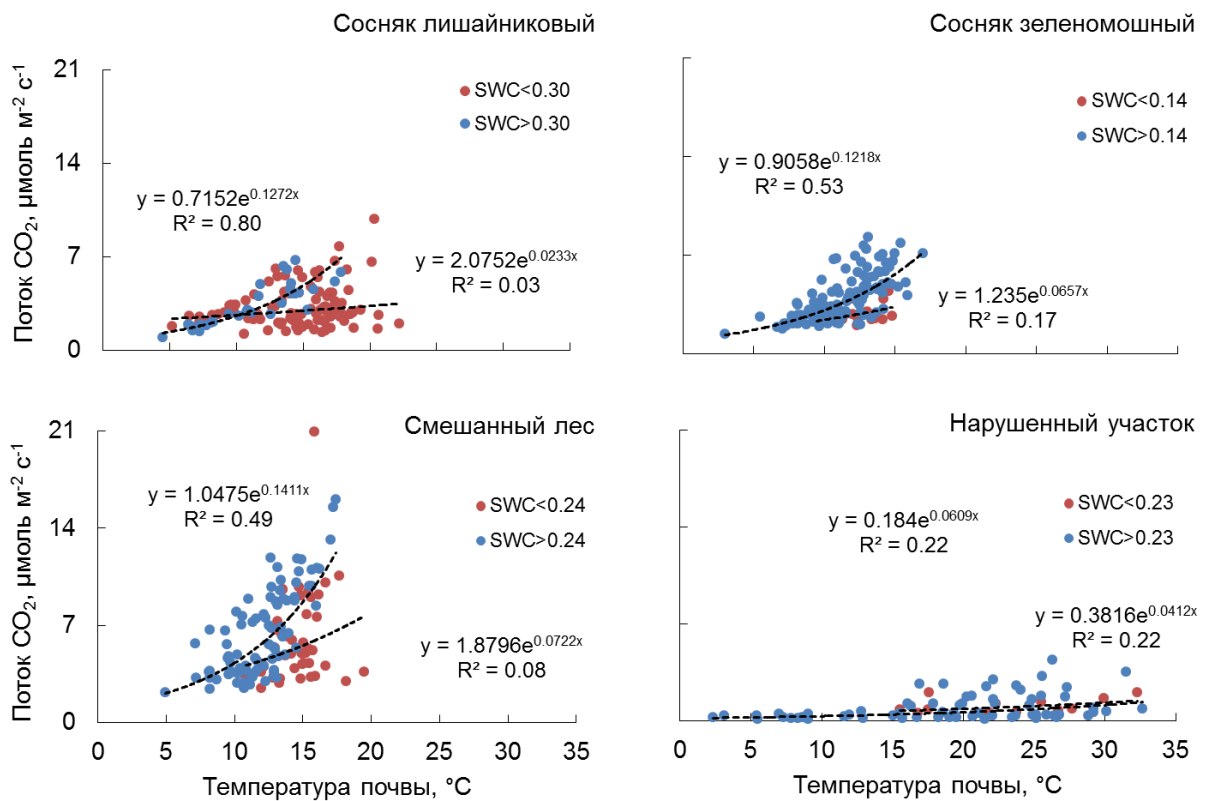


Рисунок 27. Зависимость почвенной эмиссии CO_2 от температуры почвы для двух групп по влажности почв (SWC – содержание воды в почве) на участках с разными типами растительного покрова: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный лес, нарушенный участок.

В сосняке лишайниковом в группе измерений выше пороговой влажности температура почвы на 80% обуславливает вариации почвенной эмиссии CO₂. Однако, максимальный прирост почвенной эмиссии CO₂ с увеличением температуры обнаружен в смешанном лесу для группы с влажностью выше порогового значения за период исследования (5 измерительных сезонов), т.е. оптимальными условиями по влажности почв и составил порядка 14% (рис. 27).

Скорости почвенной эмиссии в сосняке лишайниковом, сосняке зеленомошном и смешанном лесу группе с влажностью выше пороговой на 8, 25 и 14% соответственно выше, чем в группах, лимитированных содержанием воды (рис. 27).

На всех лесопокрытых ЭУ при экстремально низкой влажности почв наблюдалась тесная связь между потоком CO₂ и температурой почвы, причем эта связь была статистически значимой (рис. 26). Подобная зависимость предположительно является проявлением стресс-реакции на условия полной засухи (Lee et al., 2004; Silva et al., 2019).

Для группы измерений ниже пороговой влажности, т.е. испытывающей воздействие дефицита влаги зависимость потока CO₂ от температуры низкая, для всех лесопокрытых участков. Из рассмотренных лесопокрытых ЭУ наиболее тесная зависимость эмиссионного потока от температуры в условиях дефицита влаги отмечена в сосняке зеленомошном. Предположительно данный факт может быть обусловлен гидротермическими условиями участка.

Для участка с нарушенным напочвенным покровом для двух выделенных нами групп четкой зависимости между температурой почв и эмиссией CO₂ не прослеживается.

В более ранних исследованиях по сосновым лесам отмечалось (Wiseman and Seiler, 2004), что при исключении эффекта засух при рассмотрении связи почвенной эмиссии с температурой, зависимость (R^2) между ними увеличивается с 0.06 до 0.59, становясь при этом значимой. Нами для изучения связи между почвенной эмиссией и температурой почвы было проведено разделение всех имеющихся данных на две группы по влажности почв (на сухой и влажный периоды). На рис. 2 представлено распределение коэффициента корреляции (r) при пошаговом удалении величин эмиссии в дни с высокими значениями влажности почв – от большей влажности к меньшей, и до последних трех пар значений. Точка пересечения двух зависимостей указывает на влажность, начиная с которой зависимость между потоком CO_2 и температурой почвы становится значимой. Пороговая влажность ($\text{м}^3 \text{ м}^{-3}$), разделяющая статистически значимые r от незначимых в ряду увеличения влажности и количества измерений, соответствует 0.30 для сосняка лишайникового, 0.14 – для сосняка зеленомошного, 0.24 – для смешанного леса и 0.23 – для нарушенного участка. Скорости почвенной эмиссии в сосняке лишайниковом, сосняке зеленомошном и смешанном лесу в группе с влажностью выше пороговой на 8, 25 и 14% соответственно выше, чем в группе, лимитированной содержанием воды (рис. 27).

На всех лесопокрытых ЭУ при экстремально низкой влажности почв наблюдалась следующая тенденция: связь между потоком CO_2 и температурой почвы была очень высокой, причем эта связь была статистически значимой (рис. 26). Подобная зависимость предположительно является проявлением стресс-реакции на условия полной засухи (Lee et al., 2004, Silva et al., 2019).

Коэффициента Q_{10} был рассчитан для каждого участка с учетом разделения на группы по влажности почв (рис. 28). Температурная чувствительность автотрофного дыхания выше, чем у микроорганизмов

(Boone et al., 1998; Matteucci et al., 2015; Ruehr, Buchmann, 2009), что обусловило более высокие значения Q_{10} , полученных для лесопокрываемых участков. Для группы с влажностью выше порогового значения, наибольшей величиной Q_{10} характеризуется смешанный лес ($Q_{10}=4.3$). Коэффициент Q_{10} в сосняках лишайниковом и зеленомошном сходны по величине и составляют 3.6 и 3.4, соответственно. На нарушенном участке (без растительного покрова) величина Q_{10} варьировала от 1.5 до 1.8. Полученные значения Q_{10} для данного ЭУ близки к литературным оценкам для гетеротрофов ($Q_{10}=2$ (Czimczik et al., 2005)), что подтверждает именно гетеротрофное происхождение выделяемого CO_2 .

В засушливые периоды температурная чувствительность у всех лесопокрываемых экосистем находится на одном существенно более низком уровне ($Q_{10}=1.9$). Наибольшие различия по температурной чувствительности (Q_{10}) отмечаются в сосняке лишайниковом – в группе с засушливыми условиями Q_{10} снижается на 65%, в смешанном лесу – на 58%, а в сосняке зеленомошном – на 43%. Минимальные различия по Q_{10} в двух группах с разными условиями увлажнения зафиксированы на нарушенном участке: в группе с засушливыми условиями почвенная эмиссия была на 18% ниже, чем в группе с повышенной влажностью.

Наибольшие различия по температурной чувствительности (Q_{10}) отмечаются в сосняке лишайниковом – в группе с засушливыми условиями Q_{10} снижается на 65%, в смешанном лесу – на 58%, а в сосняке зеленомошном – на 43%. Минимальные различия по Q_{10} в двух группах с разными условиями увлажнения зафиксированы на нарушенном участке: в группе с засушливыми условиями почвенная эмиссия была на 18% ниже, чем в группе с повышенной влажностью.

Температурная чувствительность почвенной эмиссии меняется при различных условиях увлажнения. Для группы условно высокой влажности

Q_{10} на всех лесопокрытых ЭУ характеризуется величинами в среднем на 55% выше, чем при засушливых условиях. Скорость эмиссии CO_2 для нарушенного участка была менее чувствительна к росту температуры и, кроме того, Q_{10} показал слабые различия между влажными и сухими периодами.

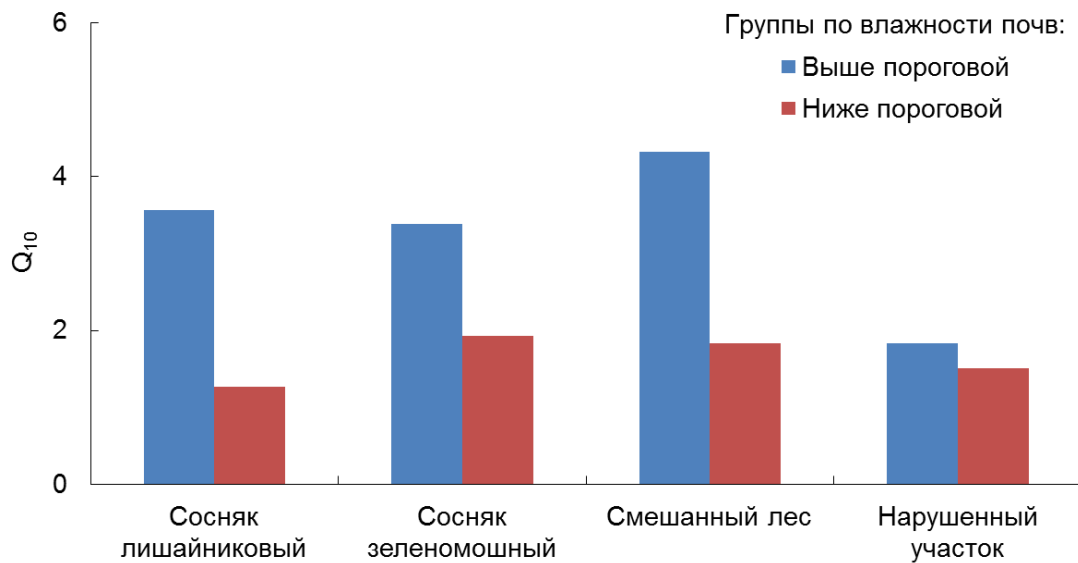


Рисунок 28. Коэффициент Q_{10} для участков с разными типами напочвенного покрова: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный лес, нарушенный участок сосняка лишайникового. Данные приведены для двух групп по влажности почв: выше и ниже пороговой влажности почв.

Во многих исследованиях сообщается о большой вариабельности Q_{10} для одних и тех же участков в течение вегетационного периода, например, от 1.98 до 5.00 для дерново-позолистых почв и от 1.72 до 6.20 для серых лесных почв (Курганова, 2006), что может быть связано не только с температурной чувствительностью данного показателя, но и с высокой чувствительностью к условиям увлажнения территории в течение вегетационного сезона. Недооценка данного фактора может привести и к неконтролируемым

смещениям результатов в потоках CO_2 , вычисляемых только с учетом температурной зависимости Q_{10} .

5.2 Манипуляционный эксперимент – дождевание

Экспериментальные работы по внесению дифференцированного количества осадков проводились в течение вегетационного сезона (июнь-сентябрь) в 2015 и 2016 годах. Были выбраны 4 уровня по количеству осадков – 0%, 25%, 50% и 100% (естественные условия увлажнения) от выпавшего количества осадков. Внесение осадков осуществлялось после каждого дождя.

Сезоны проведения эксперимента заметно отличались по метеорологическим условиям (рис. 29). При сравнении со средними многолетними значениями по количеству осадков, в 2015 году почти на всем протяжении сезона превышает вдвое норма осадков, исключение составляет лишь начало сезона. Следующий сезон напротив демонстрирует противоположные условия увлажнения, когда сумма осадков в начале (июнь) и в конце сезона (сентябрь) в 3 раза была ниже среднемноголетних значений.

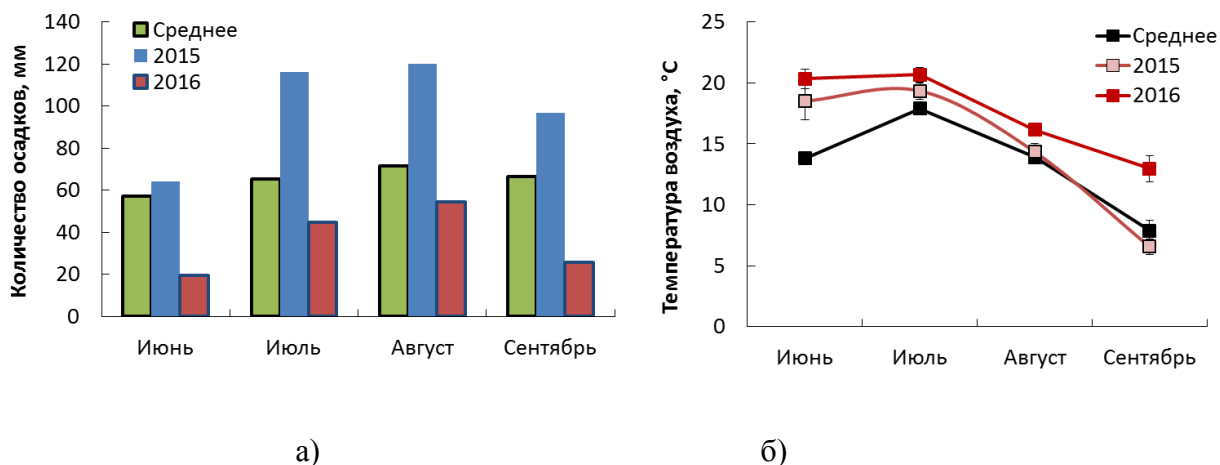


Рисунок 29. Метеорологические условия сезонов измерений в сравнении со средними многолетними значениями: а) количество осадков; б) температура воздуха. Данные представляют собой среднемесячные значения со стандартными ошибками.

Что касается температурных условий, то здесь не наблюдается такого значительного различия в значениях для двух лет проведения эксперимента. Однако, по ряду параметров (характеристик) можно выявить некоторые различия. В начале сезона (июнь) для двух сезонов измерений температура воздуха на 5.6 ± 0.9 °C превышает среднемноголетние значения. Следующим отличием, только для 2016 года, является превышение среднемноголетних значений в конце сезона – сентябрь в 1.6 раза (на 5.1 °C).

Метеорологические условия сезона, и в частности условия увлажнения, оказали воздействие на формирование потока CO_2 из почвы, максимальные значения потока CO_2 наблюдались в сезон 2015 года, с большим количеством выпавших атмосферных осадков. Максимальные скорости почвенной эмиссии CO_2 были зафиксированы на участке без внесения осадков в течение сезона (рис. 30). Средней скоростью эмиссии характеризуется участок с 25% от выпавшего количества осадков. Для участков с 50 и 100% от выпавшего количества осадков измеренные значения почвенной эмиссии были на 43 и 44% соответственно ниже, чем на участке без внесения осадков, что может

быть следствием ингибирования потоков CO_2 при перенасыщении почвы влагой. Для второго сезона проведения эксперимента были получены значимо отличающиеся результаты. Идентифицировать участок с максимальной почвенной эмиссией было достаточно сложно. Ввиду небольших отличий, участок со 100% количеством осадков характеризуется наибольшей почвенной эмиссией CO_2 за сезон.

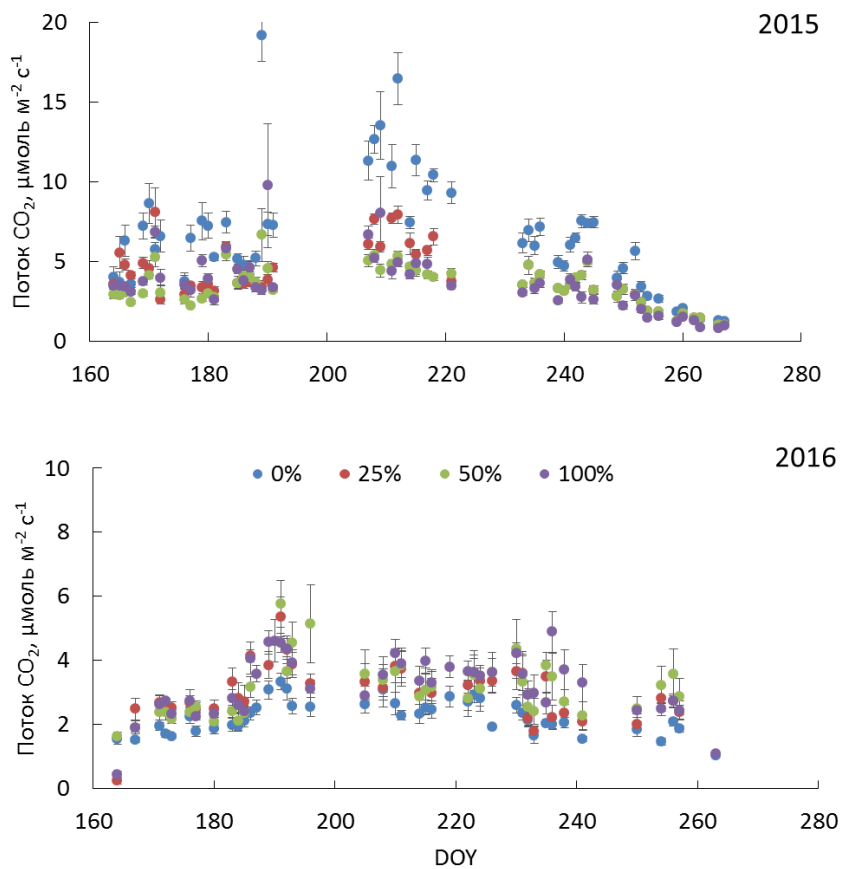


Рисунок 30. Сезонная динамика почвенной эмиссии CO_2 для двух сезонов проведения эксперимента. Данные представляют собой средние значения со стандартными ошибками.

В целом, сезон 2016 года, на всем протяжении характеризовался количеством осадков ниже среднего многолетнего значения, а также в начале и в конце сезона повышенными температурами. Минимальная скорости эмиссии CO_2 наблюдались на участке без внесения осадков. Что касается

почвенной эмиссии с других участков, то здесь не наблюдалось значимых ($p < 0.05$) различий между средними сезонными величинами потоков. И только во второй половине сезона на участках с 50 и 100% количеством осадков отмечался рост потоков CO_2 .

Зависимость потоков CO_2 от метеорологических параметров почв для двух сезонов также существенно различалась. Установлено, что наиболее тесная связь (R^2) между потоком CO_2 и температурой почвы отмечалась для участка с 25% от количества выпавших осадков (рис. 31). При дальнейшем рассмотрении было обнаружено следующая закономерность: чем больше количество дней с влажностью почв от 25 до 30%, тем сильнее проявляется зависимость потока от температуры почвы.

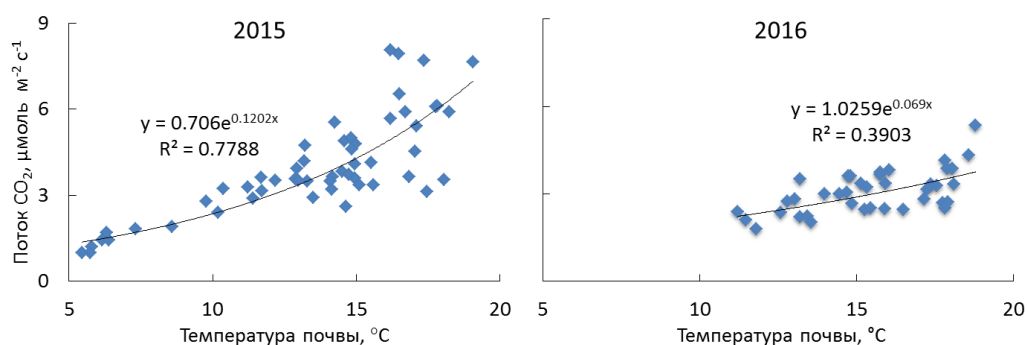


Рисунок 31. Взаимосвязь между температурой почвы и потоком CO_2 для участка с 25% от выпавшего количества осадков для двух сезонов проведения эксперимента.

Изученные сезоны продемонстрировали диаметрально противоположную реакцию почвенной эмиссии CO_2 на внесение дифференцированного количества осадков. Однако экспериментальным путем удалось выявить, при каких значениях влажности почв, связь эмиссии и температуры почвы будет максимальной.

Несмотря на разные условия увлажнения, изученные сезоны продемонстрировали сходную температурную чувствительность для всех рассмотренных участков (рис. 32). Интересно, что для участка со 100% количеством осадков Q_{10} показал одинаковые значения. Здесь можно предположить, что экосистема перестраивает свою активность под специфические внешние условия таким образом, чтобы сохранение постоянства протекающих в ней процессов.

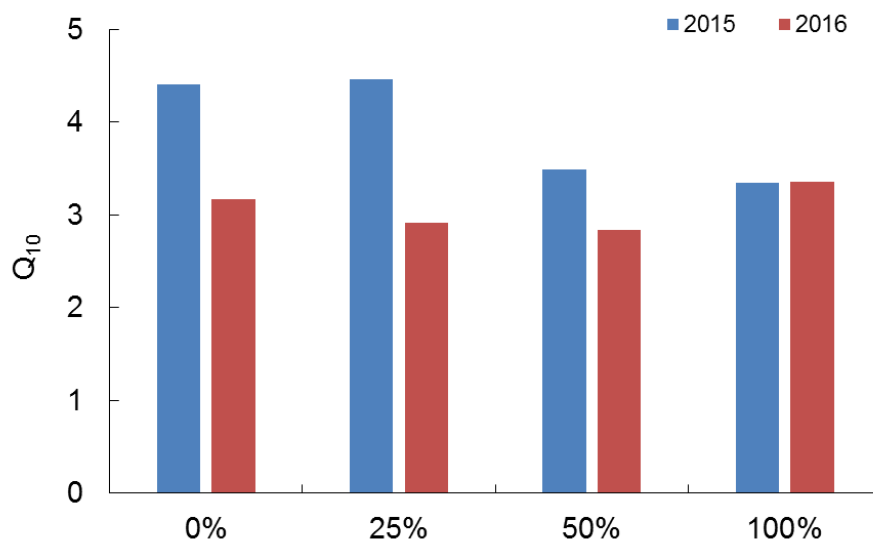


Рисунок 32. Коэффициент Q_{10} для участков с внесением дифференцированного количества осадков.

Данная экспериментальная работа подтверждает, что изменения в количестве осадков может как ингибировать (при значительных количествах), так и интенсифицировать (оптимальные условия увлажнения) скорости почвенной эмиссии CO_2 . Метеорологические характеристики почвы в течение сезона могут менять силу своего участия в формировании почвенной эмиссии CO_2 . В ходе эксперимента были определены оптимальные условия увлажнения, при которых наблюдалась наиболее

сильная зависимость между температурой почв и почвенной эмиссией CO_2 , т.е. не наблюдалось лимитирования по содержанию воды в почве.

ГЛАВА 6 МОДЕЛИРОВАНИЕ СЕЗОННОГО ПОТОКА ПОЧВЕННОЙ ЭМИССИИ CO₂

6.1 Параметризация экспоненциальной модели

В предыдущей главе нами было установлено, что существует пороговая влажность почвы специфичная для разных типов экосистем, после которой наблюдается экспоненциальный рост потоков CO₂ с увеличением температуры. Поэтому мы использовали данное значение влажности почв в качестве начального условия для моделирования потоков сезонной эмиссии CO₂.

Модификации экспоненциальной модели почвенной эмиссии способствовали несколько предпосылок: (1) обнаружение исследований, подчеркивающих параболическое влияние влажности почв по поток CO₂, (2) учет описанных ранее зависимостей между температурой и почвенной эмиссии для двух групп с установлением оптимальной влажности, а также (3) высокие расхождения модели с линейным влиянием влажности от результатов прямых измерений.

Изучив существующие модели почвенной эмиссии CO₂ (модель Аррениуса, модель Ллойда-Тейлора, модель Q₁₀) и результаты предыдущей главы было решено модифицировать экспоненциальную модель (Lloyd, Taylor, 1994) изменения почвенной эмиссии CO₂ с ростом температуры добавив параметр, отвечающий и описывающий изменения влажности почвы:

1 – первый вариант модели включал концепцию экспоненциальной зависимости потока от температуры и линейную зависимость от влажности почв. Причем в первом варианте модели влажность почв была не ограничена начальными условиями;

$$E = E_0 * (\beta_0 + \beta) * SWC * e^{(\alpha * T_s)} \quad (1),$$

2 – второй вариант модели включал также расчеты по экспоненциальной зависимости для температуры почвы, а влияние влажность почв теперь характеризовалось квадратичным уравнением.

$$E = E_0 * (\beta_0 + \beta * SWC)^2 * e^{(\alpha * T_s)} \quad (2),$$

где E_0 – начальное значение потока, β_0 – начальное значения влажности почв α – нормирующий коэффициент температуры почвы на глубине 8 см, β – нормирующий коэффициент влажности почвы на глубине 8 см. Подбираемыми коэффициентами в модели были: E_0 , β_0 , β и α . Коэффициенты модели были подобраны автоматизированным путем с использованием метода Ньютона (Халафян, 2007). Параметрам присваивались различные положительные значения, и расчеты проводились до момента, когда сумма квадратов отклонений измеренных потоков CO_2 и моделируемых E_{CO_2} достигала минимального значения. Установленная ранее пороговая или оптимальная влажность, специфическая для каждого типа экосистем, использовалась в качестве начального значения влажности почв при моделировании потоков сезонной эмиссии CO_2 .

Максимально задействовать и оценить возможности модели можно используя комплекс данных прям измерений, а также данных постоянного мониторинга температуры и влажности почвы, которые были полученными с измерительной обсерватории «ZOTTO». Данные представляли собой массив измерений для глубины 8 см с 10-минутным разрешением. Таким образом, удалось «откалибровать» периодические измерения на кольцах и преобразовать их в непрерывные (ежедневные) значения температуры и влажности почвы. Примеры калибровочных графиков приведены на рисунке 33. Процедура параметризации проводилась для каждого сезона измерений и каждого типа растительного покрова. Приведенные уравнения пересчета

(табл. 11) использовались с целью учета особенностей функционирования различных типов экосистем. Расчеты температуры и влажности почв проводились для периода с 1 июня по 30 сентября для каждого сезона.

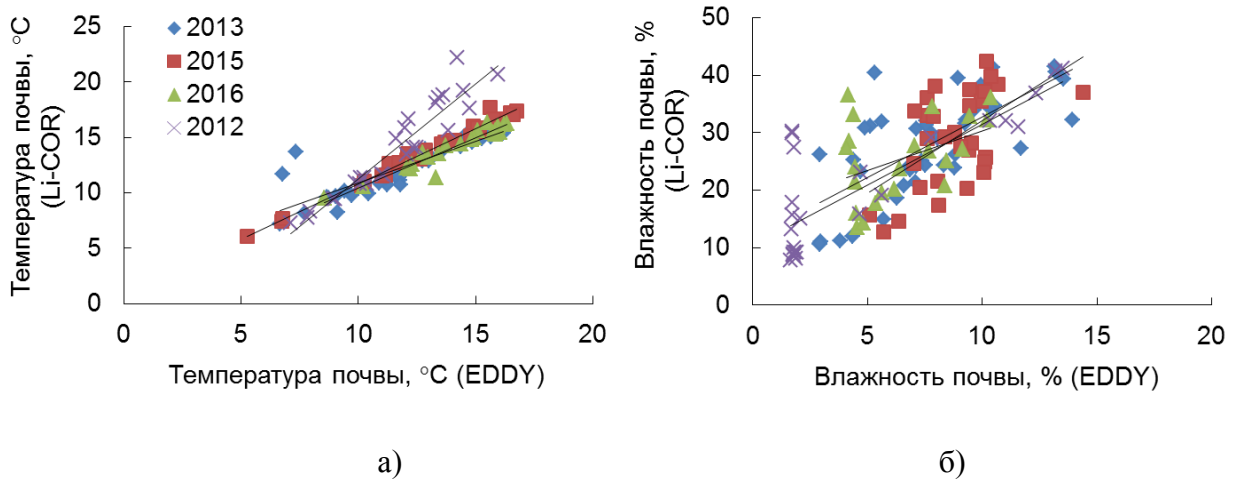


Рисунок 33. Смешанный лес. Калибровочные кривые по температуре и влажности почв, взятых с измерительной eddy-covariance (EDDY) станции, и значений, измеренных с помощью Li-Cor 8100A (LI COR): а) температура почв (T soil); б) влажность почв (SWC).

Таблица 11 – Уравнения зависимостей между прямыми измерениями температуры и влажности почвы в смешанном лесу и данными постоянного мониторинга.

Год	Температура почвы	Влажность почвы
2012	$y = 1.716x - 5.903$	$y = 2.113x + 10.316$
2013	$y = 0.757x + 3.324$	$y = 2.101x + 11.674$
2015	$y = 0.999x + 0.790$	$y = 2.5153x + 6.883$
2016	$y = 0.908x + 1.339$	$y = 1.361x + 16.608$

Для проверки качеств модели для каждого типа экосистем была проведена валидация модели. В качестве примера, приводится проверка на основе климатических данных 2012 года для сосняка лишайникового (табл. 12). На первом этапе были найдены средние значения коэффициентов модели за 2013, 2015 и 2016 гг. Затем проведено сравнение с новыми полученными коэффициентами для оценки точности моделирования потоков эмиссии, при этом $R^2 = 0.74$ и средняя ошибка S (МНК) = 6.17. Полученный результат показывает, что при исключении одного года из расчетов разработанная модель демонстрирует высокую корреляцию между измеренными и смоделированными потоками почвенной эмиссии. Аналогичная процедура была проведена для всех лет для каждого типа экосистемы.

Таблица 12 – Процедура валидации модели для разных типов экосистем.

	β_0	β	E_0	α	(МНК)	R^2	n	p-value
Сосняк лишайниковый								
без 2012	0.3	0.03324	0.74260	0.10728	6.17193	0.7447	32	0.000001
без 2013	0.3	0.03908	0.66025	0.10990	13.30536	0.8201	47	0
без 2015	0.3	0.04010	0.61428	0.09909	8.37078	0.5883	29	0.000789
без 2016	0.3	0.03969	0.61255	0.10984	5.01457	0.5182	23	0.011308
Сосняк зеленомошный								
без 2012	0.14	0.04874	0.38781	0.16719	9.50024	0.1395	28	0.478955
без 2013	0.14	0.04998	0.51755	0.16612	32.95141	0.4951	49	0.000298
без 2015	0.14	0.04518	0.53493	0.17763	11.91784	0.4794	28	0.009843
без 2016	0.14	0.03133	0.51576	0.21349	3.98978	0.1028	21	0.657462
Смешанный лес								
без 2012	0.24	0.03882	0.58308	0.12468	2.54238	0.1067	29	0.581703
без 2013	0.24	0.03630	0.71383	0.12834	15.58495	0.5752	49	0.000015

без 2015	0.24	0.03325	0.64958	0.13896	2.29951	0.5422	28	0.002877
без 2016	0.24	0.03519	0.57102	0.13669	3.71817	0.1164	21	0.615342
Нарушенный участок								
без 2012	0.23	0.001	0.00296	0.10066	8.16143	0.7518	10	0.012151
без 2013	0.23	0.001	0.00481	0.09957	36.1998	0.4939	19	0.031615
без 2015	0.23	0.001	0.00385	0.10423	2.89358	0.4404	16	0.087777

6.2 Моделирование эмиссионных потоков почвенного CO₂

Расчитанные коэффициенты модели по методу Ньютона представлены в таблице 12. Полученные значения коэффициентов для некоторых участков сходны, а для других наоборот варьируют в широких пределах. Сосняк лишайниковый демонстрирует относительное постоянство коэффициентов для всех лет измерений, что говорит о слабом влиянии особенностей сезона на изменение величин зависимости потока CO₂ от климатических параметров. Значения коэффициентов в сосняке зеленомошном варьируют в широких пределах. Основанием к этому может служить сразу несколько факторов: отличающийся тип почвы и условия увлажнения, мощное развитие напочвенного покрова и большая сомкнутость лесного полога. В смешанном лесу, как и в сосняке лишайниковом, зафиксированы сходные значения коэффициентов модели для всех лет измерений. На нарушенном участке без напочвенного покрова, существенное различие прислеживаются только для значений начального потока (E₀), а коэффициенты, отвечающие за климатические переменные, варьируют в узком диапазоне.

Таблица 13 – Коэффициенты по модифицированной модели (2) с параболическим влиянием влажности.

Год	β_0	β	E_0	α
Сосняк лишайниковый				
2012	0.30	0.052	0.402	0.104
2013	0.30	0.035	0.649	0.096
2015	0.30	0.032	0.787	0.129
2016	0.30	0.033	0.792	0.097
Среднее значение	0.30	0.038	0.657	0.107
Сосняк зеленомошный				
2012	0.14	0.029	0.793	0.223
2013	0.14	0.025	0.403	0.226
2015	0.14	0.040	0.351	0.192
2016	0.14	0.081	0.409	0.084
Среднее значение	0.14	0.044	0.489	0.181
Смешанный лес				
2012	0.24	0.027	0.768	0.155
2013	0.24	0.035	0.376	0.144
2015	0.24	0.044	0.569	0.112
2016	0.24	0.038	0.804	0.119
Среднее значение	0.24	0.036	0.629	0.132
Нарушенный участок				
2012	0.23	0.001	0.007	0.104
2013	0.23	0.001	0.001	0.107
2015	0.23	0.001	0.004	0.093
Среднее значение	0.23	0.001	0.004	0.101

При сравнении участков интересны величины коэффициентов зависимости от температуры и влажности почв. Наибольшая зависимость от температуры наблюдается на участке сосняка зеленомошного ($\alpha=0.125$), что

может быть связано с тем, что условия увлажнения участка не являются здесь лимитирующим фактором и влажность почвы, практически мало варьирует и поддерживается на оптимальном уровне. Самая высокая зависимость почвенной эмиссии от влажности почв отмечена в смешанном лесу ($\beta=0.052$).

Разработанная модель четко описывает тенденции изменения почвенной эмиссии в течение сезона для сезонов с разным увлажнением (рис. 34). Добиться такого результата позволило включение влажности, как второго фактора среды помимо температуры, описывающего изменения почвенной эмиссии CO_2 . Ошибка с прямыми измерениями за все измерительные сезоны максимально составила 50% от величин прямых измерений потока CO_2 , и такая высокая ошибка наблюдалась единоразово сезон в период максимального развития растительности (вторая половина июля – начало августа).

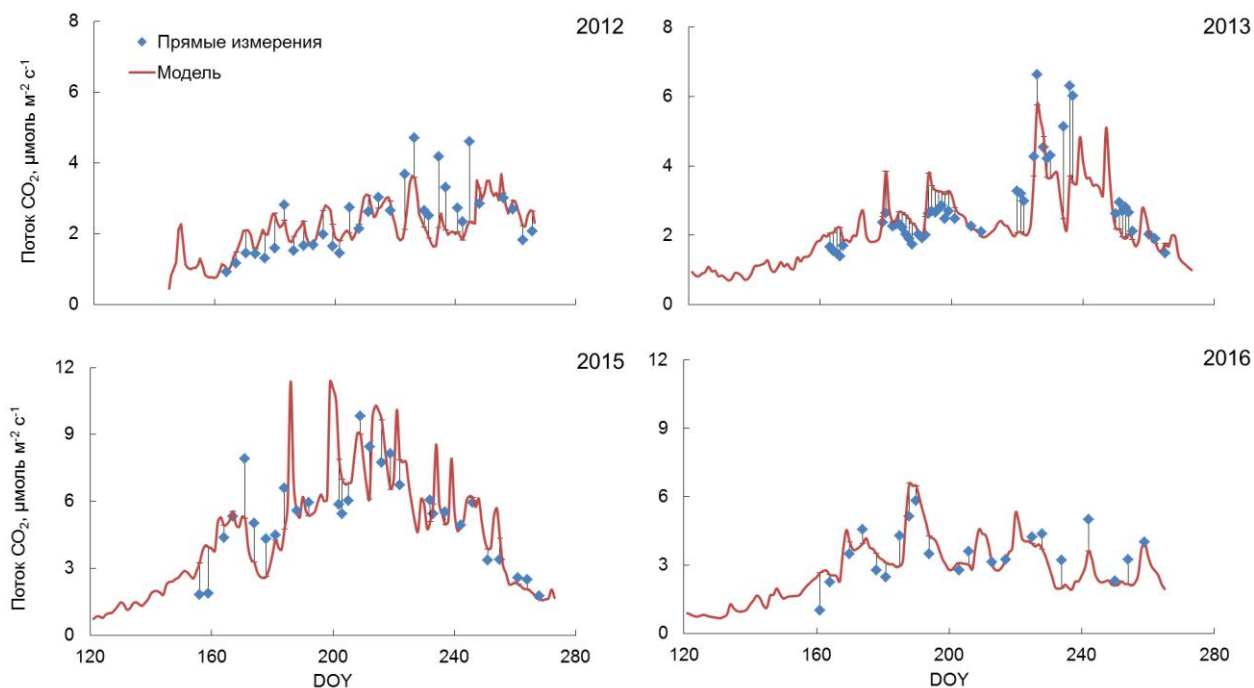


Рисунок 34. Сезонная динамика почвенной эмиссии CO_2 разных измерительных сезонов для сосняка лишайникового. Представлены результаты моделирования по экспоненциальной модели почвенной эмиссии с использованием температуры и влажности почвы. На рисунках обозначены отклонения модельных значений от величин прямых измерений почвенной эмиссии CO_2 .

Средние коэффициенты, полученные для всех участков, были использованы для построения модели, описывающей изменение почвенной эмиссии, не привязываясь к конкретным метеорологическим условиям конкретного года (рис. 34). Расхождения в значениях потоком оказались несущественными и на примере сосняка лишайникового составили порядка 25-30% для сезонов с недостаточным и нормальным увлажнением: смоделированная почвенная эмиссия по средним коэффициентам была на 25-30% ниже, чем значения эмиссии по коэффициентам, подобранным для конкретного сезона измерений. Исключение составил переувлажненный сезон 2015 года, когда модель, построенная по средним коэффициентам на 40% превышала значения, рассчитанные для сезона измерений. Полученный

результат может быть связан с тем, что влажности в 2015 году оказывала основное влияние на величину эмиссии, а использование среднего коэффициента для всех сезонов не позволило отразить ее влияние.

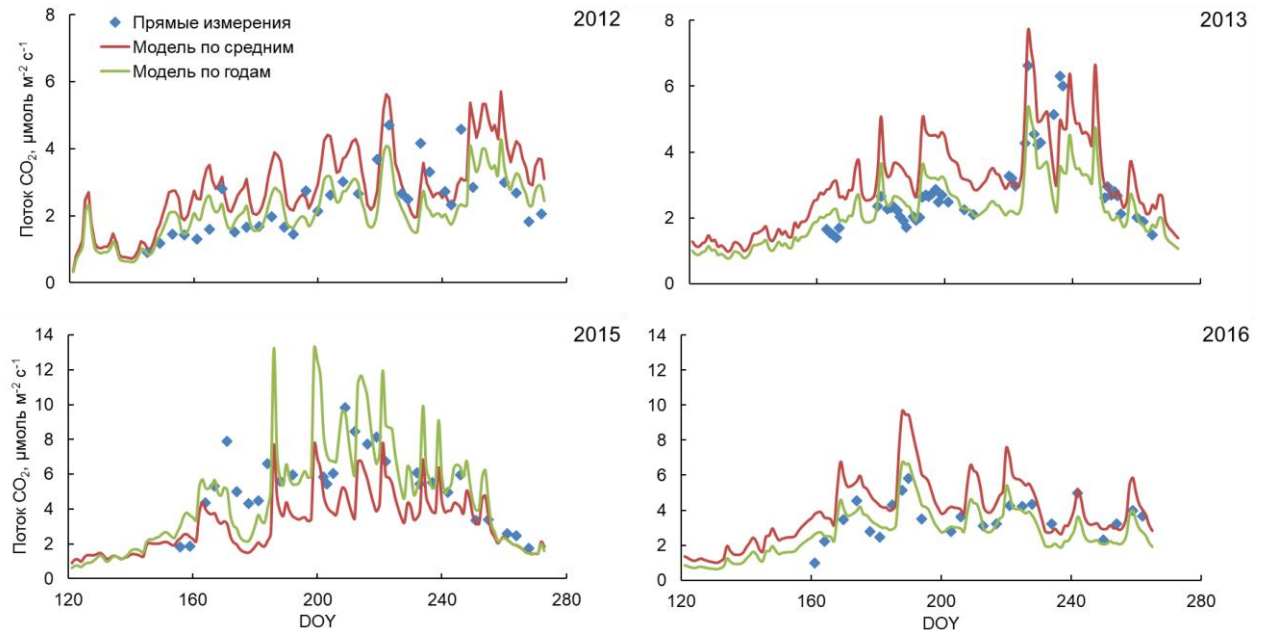


Рисунок 35. Сезонная динамика почвенной эмиссии CO_2 разных измерительных сезонов для сосняка лишайникового. Представлены результаты моделирования по экспоненциальной модели для отдельного года и по средним коэффициентам.

Для оценки качества модели потоков почвенной эмиссии CO_2 от влажности почвы и температуры, проведен сравнительный анализ с представлением зависимости потоков по двум моделям: экспоненциальной модели с использованием только от температуры и модели, предложенной нами, включающей влиянием температуры и влажности почвы.

Температурная зависимость почвенной эмиссии CO_2 описывается следующим отношением (Lloyd, Taylor, 1994):

$$E_{\text{CO}_2} = E_0 \cdot \beta \cdot \exp(\alpha \cdot T_{\text{soil}}),$$

где E_0 – начальное значение потока, α – нормирующий коэффициент температуры почвы, β – нормирующий коэффициент для потока.

Значения коэффициентов подбирались также как для модели от температуры и влажности почвы, при помощи метода наименьших квадратов.

При сравнении результатов моделирования между моделью, объединяющей влияние температуры и влажности (Т, SWC) и моделью, учитывающей только зависимость потока от температуры (Т), найдены следующие различия.

Сравнение значений суммарных ошибок отклонения моделей от измеренных потоков не дает однозначного ответа, какая из моделей даст наиболее точный результат. Результаты и их точность зависит от гидротермических условий конкретного участка (рис. 36).

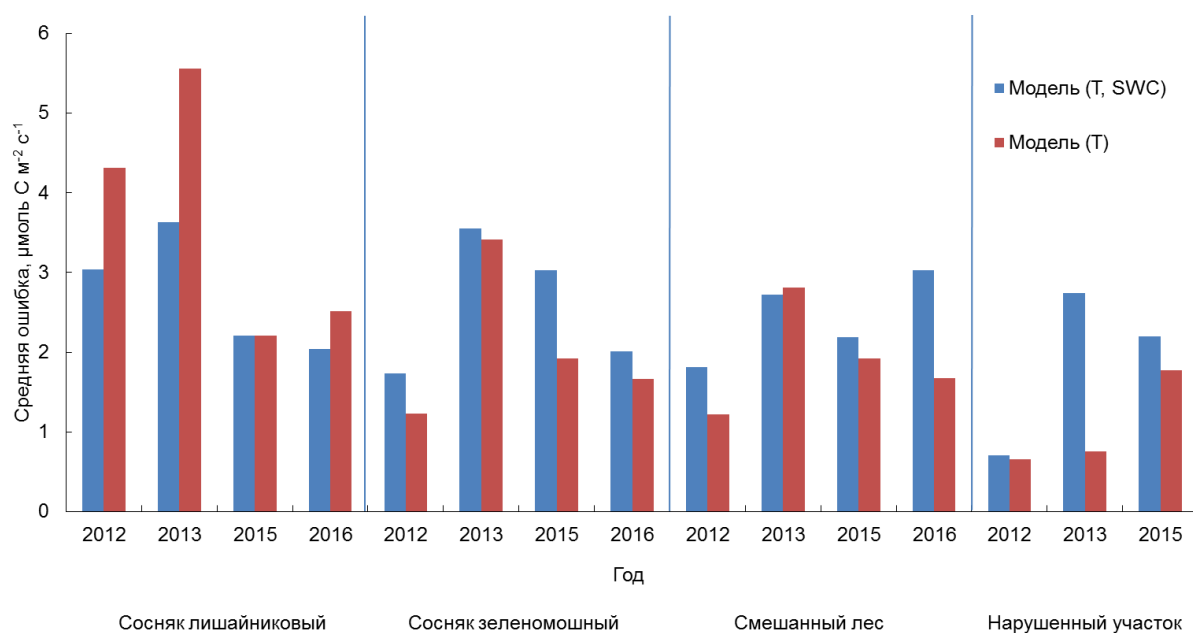


Рисунок 36. Значения суммарной ошибки отклонения модели (Т,SWC) и модели (Т) от измеренных потоков.

Для сосняка лишайникового отчетливо заметно, что модель с использованием температуры и влажности почв меньшую ошибку при расчетах величины потока. Однако данная тенденция проявляется лишь в те сезоны, когда экосистема испытывает дефицит влаги (2012 и 2013 сезоны). Модель (Т) с использованием только температуры показала существенно лучший результат для сосняка зеленомошного, что предположительно обосновано отсутствием влагодефицита, даже в сезоны с количеством осадком ниже среднегодовой нормы.

В целом экспоненциальная модель, зависящая только от температуры почвы – модель (Т), не описывает сезонную динамику почвенной эмиссии и не достигает значений экстремумов для трех типов сосняков, что визуально можно проследить на рисунке 37. Данная тенденция сохраняется для всех лесопокрываемых участков, однако нарушенный участок демонстрирует отличающиеся результаты. На участке без напочвенного покрова модель с использованием только температуры адекватно описывает сезонную динамику почвенной эмиссии, исключение составляет лишь период с максимальным ростом потоков CO_2 . Выделенная особенность подчеркивает значимость дифференцированного влияния растительного покрова и почвенных гидротермических условий на формирование сезонной почвенной эмиссии CO_2 .

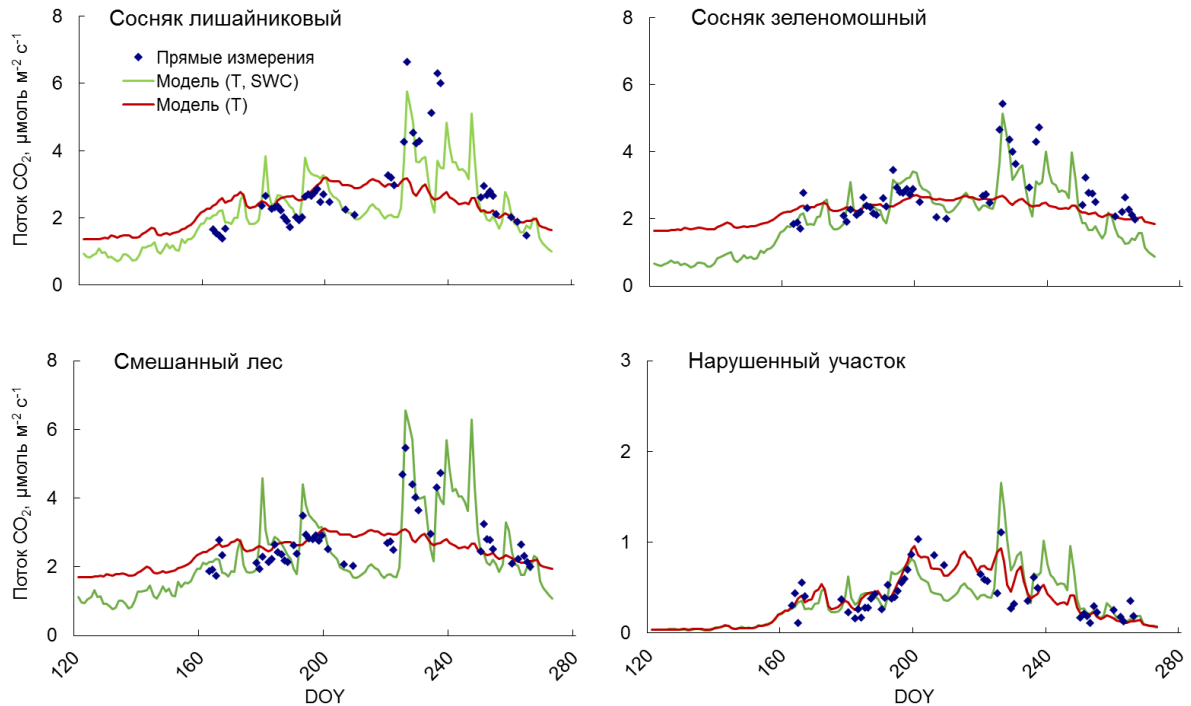


Рисунок 37. Сезонная динамика почвенной эмиссии CO_2 для 2013 года на участках с разными типами напочвенного покрова: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный лес, нарушенный участок без напочвенного покрова. Представлены результаты моделирования по двум моделям: красная линия – экспоненциальная модель почвенной эмиссии с использованием температуры почвы; зеленая линия – экспоненциальная модель почвенной эмиссии с использованием температуры и влажности почвы, ромбы – измеренные значения потока CO_2 в соответствующие дни сезона.

Сравнение измеренных и смоделированных потоков для двух типов моделей показало ряд существенных различий в корреляционных зависимостях между ними. В большинстве изученных вариантов (разные сезоны измерений) модель с учетом влияния влажности почв более точно описывает почвенную эмиссию. Исключение составляет сезон с большим количеством осадков – 2015 года. В сезоне этого года обе используемые модели демонстрируют сходные результаты, что видно на примере сосняка лишайникового (рис. 38). Особенностью данного типа леса является быстрое

проникновение атмосферных осадков непосредственно в почву и вдоль профиля, и быстрое ее высыхание верхних слоев почвы. Однако стоит отметить, что при большом количестве осадков содержание влаги в почве удерживается на уровне (более 20%), не ингибирующем почвенную эмиссию и тогда основным фактором выступает температура почвы.

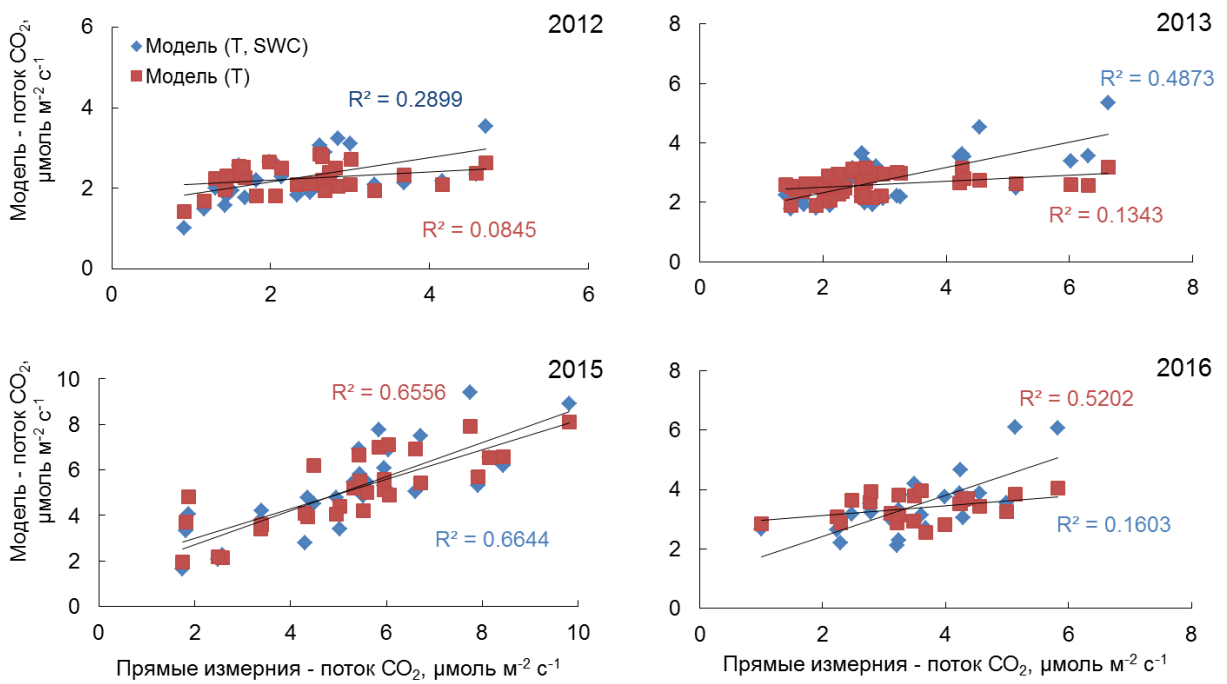


Рисунок 38. Корреляционная зависимость между прямыми измерениями почвенной эмиссии CO₂ и моделированными потоками по двух моделям: включающей только влияние температуры – модель (Т), и влияние двух факторов температуры и влажности почв – модель (Т, SWC) для разных сезонов измерений в сосняке лишайниковом.

Предложенная нами модель измерения почвенной эмиссии CO₂, включающая действие двух основных для вегетационного сезона факторов – температуры и влажности почвы, наиболее точно описывает изменения в ходе почвенной эмиссии CO₂ в течение вегетационного сезона при

рассмотрении: участков с разными типами напочвенного покрова и в сезоны, отличающиеся по степени увлажнения.

В работе было проведено сравнение с опубликованной ранее моделью, в которой включены оба фактора – температура и влажность почв (Mielnick, Dugas, 2000). Данная модель применялась для изучения территории прерий в США, климатические условия которой существенно отличаются от условий Сибири. В качестве показателя условий увлажнения в работе использовалась объемная влажность почв (Mielnick et al., 2001).

Результаты моделирования по рассмотренным нами трем моделям оценивались по ошибке средней аппроксимации, являющейся показателем отклонения расчетных значений от фактических. В данном случае мы рассматривали результаты работы моделей применительно к климатическим условиям исследуемого района (рис. 39).

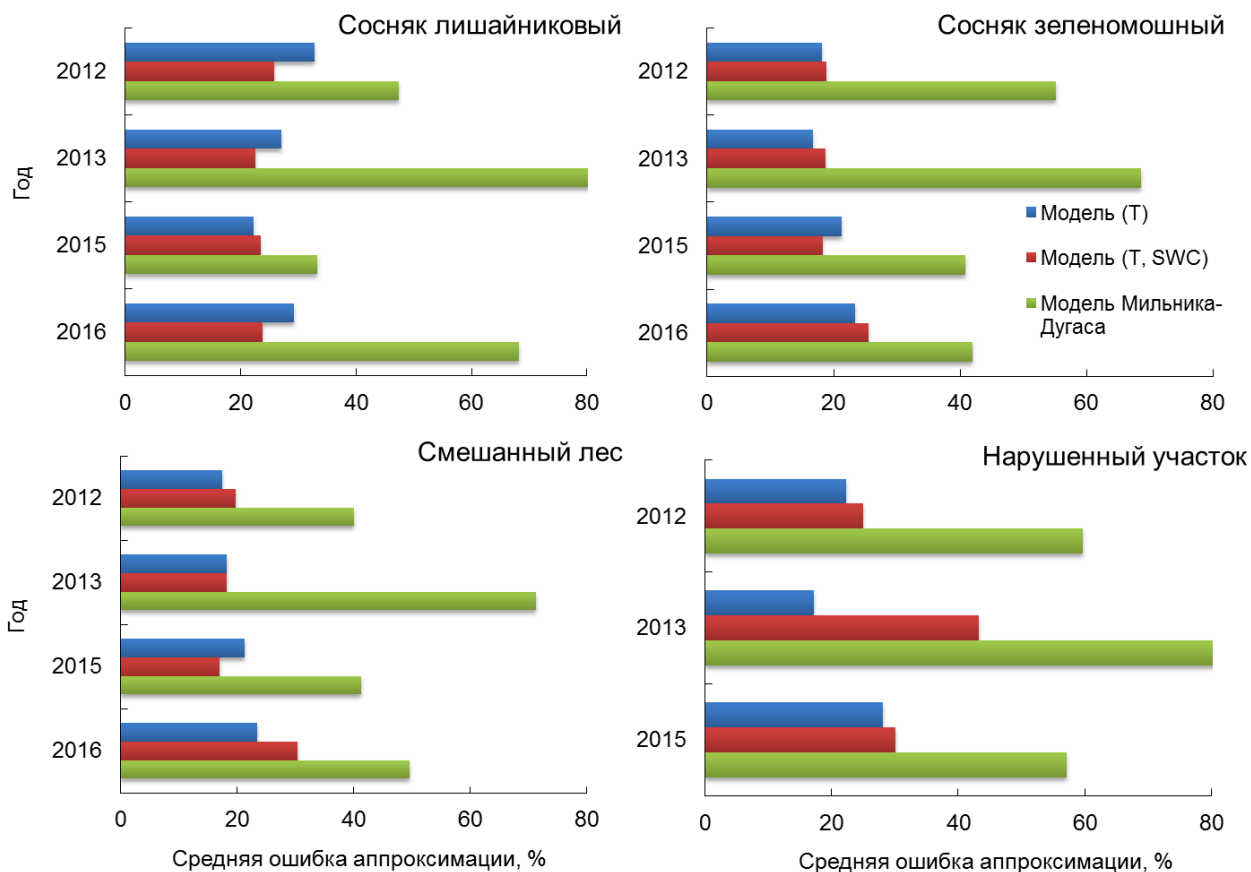


Рисунок 39. Средняя ошибка аппроксимации между моделью Мильника-Дугаса и предложенной нами моделью (Т, SWC) и моделью, использующей только температуру (Т) для разных экосистем.

Предложенная нами модель демонстрирует существенно более низкие уровни ошибки аппроксимации, что может служить доказательством ее большей достоверности для конкретной территории и набора климатических параметров. В среднем ошибка аппроксимации по модели Мильника-Дугаса в 2.5 раза выше, чем в разработанной нами модели. Для сосняка лишайникового результаты работы двух моделей отличаются в 1.4 – 3.6 раз, для сосняка зеленомошного: 1.7 – 3.7 раз; смешанного леса: 1.6 - 3.9 раз; и для нарушенного участка: 1.9 – 2.4. Наибольшее расхождение между значениями ошибки, в среднем в 3.3 раза, наблюдается для 2013 года – засушливый сезон, согласно климатическим данным измерениям.

Наименьшее расхождение, в 2 раза, для 2015 года. Отмеченные закономерности не наблюдаются на нарушенном участке, поэтому можно утверждать, что растительный покров вносит существенный вклад в сезонное формирование потока CO_2 , а использованная нами модель более адекватно рассчитывает сезонную динамику потоков. Что касается средней ошибки аппроксимации с температурной моделью, то здесь различия не так велики. В 80% случаев обе модели – Модель (Т) и Модель (Т, SWC), демонстрируют сходные ошибки аппроксимации. Данный факт может быть свидетельствовать о том, что модель, учитывающая только температуру может в общем случае отразить суммарное значение почвенной эмиссии. Однако модель становится менее чувствительна при рассмотрении специфических особенностей участка и режима увлажнения территории и не демонстрирует развития сезонной динамики (рис. 37).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование отражает необходимость многолетних наблюдений за динамикой почвенной эмиссии в лесных экосистемах. Наблюдений должны носить постоянный и систематический характер, поскольку своевременный учет изменений, позволит спрогнозировать дальнейшие изменения в них.

В рамках работы были рассмотрены разные типы экосистем на различных временных масштабах, что позволило оценить влияние факторов среды на формирование потока CO_2 более детально, учитывая особенности типа растительного покрова и климатических условий сезона года. Растительный покров играет одно из ключевых мест при оценке почвенной эмиссии, поскольку может в значительной степени модифицировать скорость эмиссии.

В ходе проведения экспериментальных полевых исследований было установлено влияние дифференцированного количества осадков, а также вклад почвенного покрова и содержание органических веществ на изученных участках. Получены значения пороговой влажности, которая демонстрирует границу лимитирования по условиям влажности для разных типов экосистем. Данный показатель был в дальнейшем применен при моделировании потоков почвенной эмиссии.

В качестве модели была выбрана и модифицирована экспоненциальная модель роста почвенной эмиссии. Однако, существенной доработкой стало введение параметра, отвечающего за условия увлажнения в течение вегетационного сезона. Результаты моделирования и статистическая проверка модели подтвердили адекватность разработанной модели для среднетаежных экосистем.

На сегодняшний день модель имеет все предпосылки для использования в моделировании сезонной эмиссии CO₂ из почв, учитывая климатические переменные, а также тенденции в их изменении. Помимо этого, модель может быть применима для коррекции оценок аккумулирующей роли таежных лесов Средней Сибири в региональном и глобальном цикле углерода.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Тип экосистемы влияет на почвенную эмиссию CO_2 : величина эмиссии в смешанном лесу в 2 раза превышает эмиссии в сосняках лишайниковом и зеленомошном, нарушенный участок характеризуется наименьшей эмиссией (менее 10% от величин почвенной эмиссии CO_2 , зафиксированных на лесопокрытых участках).

2. Суточная динамика почвенной эмиссии в начале и в конце вегетационного сезона контролируется температурой почвы, в середине вегетационного сезона – условиями увлажнения.

3. Суммарная величина почвенной эмиссии CO_2 за вегетационный период определяется условиями его увлажнения. Для засушливых лет пик сезонной эмиссии CO_2 приходится на 2 периода: начало и конец вегетационного сезона. В годы с достаточным увлажнением – пик приходится на середину вегетационного сезона.

4. Выделение порогового значения влажности почв позволяет оценить влияние температуры на эмиссионные потоки без лимитирования по условиям увлажнения в течение вегетационного сезона.

5. Температурная чувствительность почвенной эмиссии меняется при различных условиях увлажнения. В результате развития засухи температурная чувствительность у исследованных экосистем находится на одном существенно более низком уровне: в группе условно высокой влажности Q_{10} на всех лесопокрытых участках характеризуется величинами в среднем на 55% выше, чем при дефиците влаги.

6. Разработана нелинейная регрессионная модель, включающая влажность почвы, как дополнительный параметр в экспоненциальной модели почвенной эмиссии CO_2 , которая позволяет достоверно оценивать сезонную динамику эмиссии CO_2 и может быть использована в дальнейшем для

восстановления эмиссионных потоков в экосистемах района исследований на основе данных непрерывного мониторинга температуры и влажности почв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ваганов Е. А., Ведрова Э. Ф., Верховец С. В., Ефремов С. П., Ефремова Т. Т., Круглов В. Б., Онучин А. А., Сухинин А. И., Шибистова О. Б. Леса и болота Сибири в глобальном цикле углерода // Сибирский экологический журнал. 2005. Т.12, № 4. С. 631-649.
2. Ведрова Э. Ф. Биогенные потоки углерода в бореальных лесах Центральной Сибири // Известия РАН. Серия биол. 2011. № 1. С. 77–89.
3. Глебов. Ф.З. Взаимоотношения леса и болота в таежной зоне, 1988. Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 181 с.
4. Единый государственный фонд данных о состоянии окружающей среды [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://meteo.ru/>
5. Замолотчиков Д. Г., Грабовский В. И., Коровин Г. Н. и др. Бюджет углерода управляемых лесов Российской Федерации в 1990– 2050 гг.: ретроспективная оценка и прогноз // Метеор. и гидрол. 2013б. № 10. С. 73–94.
6. Исаев А.С. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России (Аналитический обзор). М.,1995. 155 с.
7. Классификация и диагностика почв СССР. М, «Колос». – 1977.
8. Клименко В. В., Микушина О. В. Необычная динамика глобальной температуры в начале XXI в.: Естественные факторы против антропогенных // История и современность. 2011. Выпуск №2(14). С. 93-102
9. Климченко А.В. Параметры углеродного цикла в восстановительно-возрастном ряду лиственничников кустарничково-зеленомошных северной тайги Средней Сибири: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.16. Красноярск, 2007. 21с.
10. Климченко А.В., Верховец С.В., Слинкина О.А., Кошурникова Н.Н. Запасы крупных древесных остатков в среднетаежных экосистемах

приенисейской Сибири // География и природные ресурсы. 2011. № 2. С. 91-97.

11. Курганова И.Н., Ермолаев А.М., Лопес де Гереню В.О., Ларионова А.А., Сапронов Д.В. и др. Потоки и пулы углерода в залежных землях Подмосковья. Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. Кудеяров В.Н. (ред.) М., Наука, 2006. С. 271–284

12. Кондратьев К. Я., Крапивин В. Ф. Моделирование глобального круговорота углерода // М.: Физматлит, 2004 . 336 с.

13. Корчагин. А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. УЛ. Наука. 1976. С. 5-320.

14. Куваев В.В., Шахин Д.А., Роденков А.Н., Телеснина В.М. Естественное восстановление сосновых лесов среднего Енисея после рубок. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцева, 2001. 314 с.

15. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений // М.: Высшая школа, 2005. 736 с.

16. Кукавская Е.А., Иванова Г.А. Воздействие лесных пожаров на биомассу сосновых насаждений Средней Сибири // Вестник КрасГАУ, вып. 12. Красноярск, 2006. С. 156 – 162.

17. Кукавская Е.А. Воздействие лесных пожаров на баланс углерода Среднетаежных сосняков енисейской равнины: автореф. дис. канд. биол. наук : 06.03.03. Красноярск, 2009. 19с.

18. Курбанов Э.А., Воробьёв О.Н., Мошкина Л.С., Губаев А.В., Лежнин С.А., Незамаев С.А. К вопросу об углерододепонирующих насаждениях // Вестник МарГТУ. 2008. №3. С. 5-17.

19. Ларионова А.А., Розонова Л.Н. Суточная, сезонная и годовая динамика выделения CO₂ из почвы. Дыхание почвы. 1993. Заваздин Г.А., Кудеяров В.Н. (ред.) Пушино, Пушинский научный центр, с. 59–75

20.

21. Матвиенко А. И. Влияние азота на минерализацию углерода в почвах под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной: Канд. дис. Красноярск, 2017.

22. Матвиенко А.И., Макаров М.И., Меняйло О.В. Биологические источники почвенного CO₂ под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной // Экология. 2014. № 3. С. 182–188.

23. Масыгина О.В., Прокушкин С.Г., Абаимов А.П., Мори Ш., Койке Т. (2005) Эмиссия CO₂ с поверхности почвенного покрова в лиственничниках Центральной Эвенкии. Лесоведение, 6: 19–29

24. Маркатюк А.А., Рунова Е.М., Гаврилин И.И., Ведерников И.Б. Современное состояние бореальных лесов Восточной Сибири в аспекте естественного возобновления сосны обыкновенной // Системы. Методы. Технологии. 2013. № 1 (17). С. 163-169.

25. Махныкина А.В., Прокушкин А.С., Ваганов Е.А. и др. Динамика потоков CO₂ с поверхности почвы в сосновых древостоях Средней Сибири // Журн. Сибирского федерального ун–та. Биология. (2016-9). № 3. С. 338–357

26. Панов А.В. Структура и динамика органического вещества на вырубках в сосняках лишайниковых среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.02.08. Красноярск, 2010. 18 с.

27. Плешиков Ф.И., Ваганов Е.А., Ведрова Э.Ф., и др. Лесные экосистемы Енисейского меридиана (исследования по международной геосферно-биосферной программе). Новосибирск. Наука СО РАН. 2002 г. 356 стр.

28. Полосухина Д.А., Прокушкин А.С. Сравнительная характеристика запасов и изотопного состава почвенного органического вещества лесных биогеоценозов зоны охвата высотной мачты ZOTTO // Избр. труды междун. конф. Ломоносовские чтения на Алтае: фундаментальные проблемы науки и образования: Москва. 2017. С. 55.

29. Рожков Л.Н. Методические подходы к расчету углеродных пулов лесах Беларуси// Труды БГТУ. Серия 1, лесное хозяйство. 2011. № 1. С. 3—9.
30. Соколов В. А., Швиденко А. З., Ведрова Э. Ф. Леса Красноярского края в Киотском процессе. Saarbruecken, Germany: Lambert Academic Publisher, 2013. 154 с.
31. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. – М.: Наука, 2001. 57с.
32. Тимохина А.В., Прокушкин А.С., Онучин А.А. и др. Динамика приземной концентрации CO₂ в среднетаежной подзоне Приенисейской Сибири // Экология. 2015. № 2. С. 110
33. Тишков А.А., Глазов М.В., Вильчек Г.Е., Покровская И.В., Тертицкий Г.М., Лаппо Е.Г. Природная и антропогенная динамика биоты и экосистем Российской Арктики // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2001. № 4. С. 58-65.
34. Трефилова О.В., Ведрова Э.Ф., Оскорбин П.А. Запас и структура крупных древесных остатков в сосняках Енисейской равнины //Лесоведение. – 2009. №4. С. 16 – 23.
35. Углерод в экосистемах лесов и болот России: науч. изд. / под ред. В. А. Алексеева, Р. А. Бердси. – Красноярск, 1994. – 170 с.
36. Фуряев, В. В. Роль пожаров в процессе лесообразования: науч. изд. / В. В. Фуряев. Новосибирск: Наука, 1996. 253 с.
37. Чебакова Н.М., Шульце Е.-Д., Выгодская Н.Н. и др. Энерго- и массообмен и продуктивность основных экосистем Сибири (по результатам измерений методом турбулентных пульсаций). 2. Углеродный обмен и продуктивность // Изв. РАН. Серия биол. 2014. № 1. С. 65–75.
38. Швиденко А., Щепашенко Д., Ваганов Е. А., Нильссон С. Чистая первичная продукция лесных экосистем России: новая оценка // ДАН. 2008. Т. 421, № 6. С. 1–5

39. Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г., Нильссон С. Оценка запасов древесного детрита в лесах России // Лесная таксация и лесоустройство. 2009. Выпуск 1(41). С. 133-147.
40. Швиденко А. З., Щепашенко Д. Г., Ваганов Е. А. и др. Влияние природных пожаров в России 1998–2010 гг. на экосистемы и глобальный углеродный бюджет // ДАН. 2011. Т. 441, № 4. С. 544–548.
41. Швиденко А. З., Щепашенко Д. Г. Углеродный бюджет лесов России // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 69–92
42. Щепашенко Д.Г., Швиденко А.З., Шалаев В.С. Биологическая продуктивность и бюджет углерода лиственных лесов Северо-Востока России: Монография. М.: Московский гос. ун-т леса, 2008. 296 с.
43. Щепашенко Д. Г., Мухортова Л. В., Швиденко А. З., Ведрова Э. Ф. Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2013. № 2. С. 123–132.
44. Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. 3-е учебное издание. Москва. 2007. 512 с.
45. ACIA, Arctic Climate Impact Assessment 2005: Chapter 14: Juday, G et al: Forests, Land management and Agriculture.
46. AMAP Assessment: Mercury in the Arctic. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP). Oslo. Norway. 2011. 193 p.
47. Andersen C.P., Nikolov I., Nikolova P., Matyssek R., Haberle K.H., Estimating “autotrophic” belowground respiration in spruce and beech forests: decreases following girdling // Eur. J. Forest Res. 2005. V. 124. P. 155–163.
48. Apps M. J., Kurz W. A., Luxmoore R. J., Nilsson L. O., Sedjo R. A., Schmidt L. R., Simpson G., Vinson T. S. Boreal forests and tundra // Water, Air, and Soil Pollution. 1993. V. 79. P. 39 – 53.

49. Atkin O.K., Tjoelker M.G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature // *Trends Plant Sci.* 2003. V. 8. P. 343–351.
50. Barber V.A., Juday G.P., Finney B.P. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress // *Nature.* 2000. V. 405. P. 668-673.
51. Bekku Y., Koizumi H., Oikawa T., Iwaki H. (1997) Examination of four methods for measuring soil respiration. *Soil Ecology*, 5: 247–254.
52. Berner A. H., Bretherton C. S., Wood R. Large-eddy simulation of mesoscale dynamics and entrainment around a pocket of open cells observed in VOCALS-REx RF06 // *Atmos. Chem. Phys.* 2011. V. 11(20). P. 10525-10540.
53. Bhupinderpal-Singh N. A., Ottosson L. M., Hegberg M.N., Mellander P.-E., Hegberg E.P. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year // *Plant, Cell and Environment.* 2003. V. 26. P. 1287–1296.
54. Bonan G. B., Shugart H. H. Environmental Factors and Ecological Processes in Boreal Forests // *Ann. Rev. Ecol.* 1989. V. 20. P. 1–28.
55. Bonan G. B., Pollard D., Thompson S. L. Effects of boreal forest vegetation on global climate // *Nature.* 1992. V. 359. P. 716–718.
56. Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T. (2004) A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biol.*, 10: 1756–1766.
57. Boone R. D., Nadelhoffer K. J., Canary J. D., Kaye J. P. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration // *NATURE.* 1998. V. 396. P. 570–572.
58. Borken W., Xu Y.J., Davidson E.A., Beese F. (2002) Site and

temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. *Global Change Biology*, 8: 1205–1216.

59. Bouwman A., Germon J. (1998) Special issue: soils and climate change: introduction. *Biology and Fertility of Soils*, 27: 219–219.

60. Brook G.A., Folkoff M.E., Box E.O.. A global model of soil carbon dioxide // *Earth Surf. Processes Landforms*. 1983. V. 8. P. 79–88.

61. Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands // *Soil Biology & Biochemistry* 2000. V. 32. P. 1625–1635.

62. Budyko M. I., Menzulin, G. V. Climate Change Impacts on Agriculture and Global Food Production: Options for Adaptive Strategies, in Smith, J. B. et al. (eds.), *Adapting to Climate Change: An International Perspective*, Springer-Verlag, New York, 1996, pp. 188–208.

63. Bulmer C. E., Krzic M. Soil properties and lodgepole pine growth on rehabilitated landings in northeastern British Columbia // *Can. J. Soil Sci.* 2003. V. 83. P. 465–474.

64. Bunn A.G., Goetz S.J., Kimball J.S., Zhang K. Northern high-latitude ecosystem response to climate change. *EOS Trans. // Am. Geophys. Union*. 2007. V. 88. P. 333-335.

65. Bunn A. G., Goetz S. J. Trends in Satellite-Observed Circumpolar Photosynthetic Activity from 1982 to 2003: The Influence of Seasonality, Cover Type, and Vegetation Density // *Earth Interactions*. 2006. V. 10(12). P. 1-19.

66. Buyanovsky G.A., Wagner G.H., Gantzer C.J. (1986) Soil respiration in a winter wheat ecosystem. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 50: 338–344.

67. Callaghan T.V., Björn L.O., Chernov Y., Chapin T., Christensen T.R. et al. Biodiversity, distributions and adaptations of Arctic species in the context of environmental change // *Ambio*. 2004. V. 33(7). P. 404-417.
68. Carlyle J.C., Than U.B. Abiotic controls of soil respiration beneath an
69.eighteen-year old pinus radiata stand in south-eastern Australia // *J Eco*. 1988. V. 76. P. 654–662.
70. Chapin F. S., Matson P.A., Mooney H. A. // *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2002.
71. Chapin F. S., Eugster W., McFadden J. P., Walker D. et al. Summer Differences among Arctic Ecosystems in Regional Climate Forcing // *Journal of Climate*. 2000. V. 13(12). P. 2002-2010.
72. Chapin F. S., McGuire A. D., Randerson J., Running S. W. et al. Arctic and boreal ecosystems of western North American as components of the climate system // *Global Change Biology*. 2000. V. 6. P. 211-223.
73. Chapin F. S., Shaver G. R., Giblin A. E., Laundre J. et al. Responses of Arctic Tundra to Experimental and Observed Changes in Climate // *Ecology*. 1995. V. 76(3). P. 694-711.
74. Chapin F. S., Sturm M., Serreze M. C., McFadden J. P., Key J. R. et al. Role of Land-Surface Changes in Arctic Summer Warming // *SCIENCE*. 2005. V. 310. P. 657-660.
75. Chen Y., Ma S., Sun J., Wang X., Cheng G., Lu X. Chemical diversity and incubation time affect non-additive responses of soil carbon and nitrogen cycling to litter mixtures from an alpine steppe soil // *Soil Biology & Biochemistry*. 2017. V. 109. P. 124-134.

76. Czimczik C. I., Schmidt M. W. I., Schulze E.-D. Effects of increasing fire frequency on black carbon and organic matter in Podzols of Siberian Scots pine forests // *European J. of Soil Science*. 2005. V. 56. P. 417–428.
77. D'Arrigo R.D., Kaufmann R.K., Davi N., Jacoby G.C., Laskowski C et al. Thresholds for warming-induced growth decline at elevational tree line in the Yukon Territory, Canada // *Glob. Biogeochem*. 2004. V. 17. P. 7.
78. Davidson E. A., Belk E., Boone R. D. Soil Water Content and Temperature as Independent or Confounded Factors Controlling Soil Respiration in a Temperate Mixed Hardwood Forest // *Global Change Biology*. 1998. V. 4(2). P. 217 – 227.
79. Davidson E. A., Janssens I. A. Temperature Sensitivity of Soil Carbon Decomposition and Feedbacks to Climate Change // *Nature*. 2006. V. 440(7081). P. 165-173
80. Davidson E.A., Trumbore S.E., Amundson R. Biogeochemistry - soil warming and organic content // *Nature*. 2000. V. 440. P.165-173.
81. Davidson E.A., Janssens I.A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // *Nature*. 2006. V. 440. P. 65–173.
82. Davidson E. A., Savage K., Bolstad P. V., Zak D. R. et al. Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2002. V. 113(1). P. 39-51.
83. Davidson E. A., Savage K., Verchot L., Navarro R. Minimizing Artifacts and Biases in Chamber-Based Measurements of Soil Respiration // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2002. V. 113(1). P. 21-37.

84. Davidson E. A., Ishida Y., Nepstad D. C. Effects of Experimental Drought on Trace Gas Emissions from a Tropical Forest Soil // *Global Change Biology*. 2008. V. 14. P. 2582–2590.
85. Devi N., Hagedorn F., Moiseev P., Bugmann H., Shiyatov S. et al. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century // *Glob. Change Biol.* 2008.V. 14. P. 1581-1591.
86. Dixon R. K., Brown S., Houghton R. A., Solomon A. M., Trexler M. C., Wisniewski J. Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems // *Science, New Series*. V. 263(5144). 1994. P.185-190.
87. Doran J.W., Parkin T.B. (1994) Defining and assessing soil quality. Defining soil quality for a sustainable environment. SSSA Spec. Publ. 35. Doran J.W. et al. (eds.) SSSA, Madison, WI, p. 3–22.
88. Euskirchen E.S., Chen J., Gustafson E.J., Ma S. (2003) Soil respiration at dominant patch types within a managed Northern Wisconsin landscape. *Ecosystems*, 6: 595–607.
89. Grace J., Rayment M. Respiration in the balance // *Nature*. 1999. V. 404. P. 819–820. doi: 10.1038/35009170
90. FAO. The global forest resource assessment 2010. Rome: UN FAO. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: www.fao.org/forestry/fra/
91. Fang C., Moncrieff J.B. The Dependence of Soil CO₂ Efflux on Temperature // *Soil Biology & Biochemistry*. 2001. V. 33. P.155-165.
92. FOREST Система управления базами данных [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://forest.sfu-kras.ru/>
93. Hanson P. J., Wullschleger S. D., Bohlman S. A., Todd D. E. Seasonal and topographic patterns of forest floor CO₂ efflux from an upland oak forest // *Tree Physiology*. 1993. V. 13(1). P. 1-15.

94. Hanson P.J., Edwards N.T., Garten C.T., Andrews J.A. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations // *Biogeochemistry*. 2000. V. 48. P. 115–146.
95. Hartley I., Heinemeyer A., Evans S., Ineson. P. The effect of soil warming on bulk soil vs. rhizosphere respiration // *Global Change Biology*. 2007. V. 13. P. 2654–2667.
96. Harper C.W., Blair J.M., Fay P.A. et al. Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO₂ efflux in a grassland ecosystem // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 322–334.
97. Hirata R., Saigusa N., Yamamoto S., Ohtani Y., Ide R. et al. Spatial distribution of carbon balance in forest ecosystems across East Asia // *Agric. For. Meteorol.* 2008. V. 148. P. 761-775.
98. Högberg P., Read D.J. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology // *Trends Ecol. Evol.* 2006. V. 21(10). P. 548-554.
99. Högberg P., Nordgren A., Buchmann N., Read D. J. et al. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration // *Nature*. 2001. V. 411(6839). P. 789-792.
100. Högberg P., Singh B. P., Ottosson M., Nordgren L. A. Partitioning of soil respiration into its autotrophic and heterotrophic components by means of tree-girdling in old boreal spruce forest // *Forest Ecology and Management*. 2009. V. 257(8). P. 1764-1767.
101. Högberg M. N., Briones M. J. I., Keel S. G., Högberg P. et al. Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree belowground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in boreal pine forest // *New Phytologist*. 2010. V. 187(2). P. 485-493

102. Högberg P., Johannisson C., Yarwood S. A., Högberg M. N. et al. Recovery of ectomycorrhiza after 'nitrogen saturation' of a conifer forest // *New Phytologist*. 2010. V. 189(2). P. 515-525.
103. Högberg P., Ekblad A. Substrate-induced respiration measured in situ in a C3-plant ecosystem using additions of C4-sucrose // *Soil Biology and Biochemistry*. 1996. V. 28(9). P. 1131-1138.
104. Holmes R. L. Dendrochronology program library — users manual. — Tucson, Arizona. Updated September 1998 (электронная версия). — <http://www.ldeo.columbia.edu/trl>
105. IPCC 2007: Fourth assessment report, Climate Change: Synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Core Writing Team, Pachauri, R.K. and Reisinger, A. (Eds.) IPCC, Geneva, Switzerland. p. 104
106. IPCC. Special report: global warming of 1.5 °C. IPCC, Switzerland, 2018. 548 p.
107. Irvine J., Law B.E. Contrasting soil respiration in young and old-growth ponderosa pine forests // *Glob. Change Biol.* 2002. V. 8 (12). P. 1183–1194. doi: 10.1046/j.1365-2486.2002.00544.x
108. Janssens et al. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests // *Change Biology*. 2001. 7(3). P. 269 – 278.
109. Janssens I. A., Pilegaard K. Large seasonal changes in Q_{10} of soil respiration in a beech forest // *Global Change Biology*. 2003. V. 9(6). P. 911 – 918.
110. Jarvis P., Rey A., Petsikos C., Valentini R. et al. Drying and wetting of Mediterranean soils stimulates decomposition and carbon dioxide emission: The "Birch effect" // *Tree Physiology*. 2007. V. 27(7). P. 929-940
111. Joo S.J., Park S.U., Park M.S., Lee C.S. (2012) Estimation of soil

respiration using automated chamber systems in an oak (*Quercus mongolica*) forest at the Nam-San site in Seoul, Korea. *Sci. Total Environ*, 416: 400–409.

112. Kiefer R.H., Amey R.G. Concentrations and controls of soil carbon dioxide in sandy soil in the North Carolina coastal plain // *Catena*. 1992. V. 19. P. 539–559.

113. Kirschbaum, M.U.F. The Temperature Dependence of Soil Organic Matter Decomposition and the Effect of Global Warming on Soil Organic C Storage // *Soil Biology & Biochemistry*. 1995. V. 27. P. 753-760.

114. Kirschbaum M. U.F., Bruhn D., Etheridge D., Winters A. J. et al. Comment on the quantitative significance of aerobic methane release by plants // *Functional Plant Biology*. 2006. V. 33(6). P.

115. Kokorin A. O., Nazarov I. M. The Analysis of Growth Parameters of Russian Boreal Forests in Warming, and Its Use in Carbon Budget Model // *Ecol. Model*. 1995. V. 82 (2). P. 139–150.

116. Krankina O. N., Ethington R. L. Forest Resources and Wood Properties of Commercial Tree Species in the Russian Far East // *Forest Products J*. 1995. V. 45 (10). P. 44–50.

117. Krankina O. N., Dixon R. K., Kirilenko A. P., Kobak K. I. Global Climate Change Adaptation: Examples from Russian Boreal Forest // *Climatic Change* 1997. V. 36(1-2). P. 197-215.

118. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O. (2008) Assessment of changes in soil organic carbon storage in soils of Russia, 1990–2020. *Eurasian Soil Sci.*, 41 (13): 1371–1377.

119. Kuzyakov Y. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods // *Soil Biology and Biochemistry*. 2006. V. 38. P. 425–448.

120. Kuzyakov Y., Cheng W. Photosynthesis controls of CO₂ efflux from maize rhizosphere // *Plant and Soil*. 2004. V. 263. P. 85–99.
121. Laganière J., Paré D., Bergeron Y. et al. The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality // *Soil Biology & Biochemistry*. 2012. V. 53. P. 18–27. doi: 10.1016/j.soilbio.2012.04.024
122. Lal R. Forest soils and carbon sequestration // *Ecological Management*. 2005. V. 220. P. 242–258.
123. Law B.E., Kelliher F. M., Baldocchi D. D., Anthoni P. M., Irvine J., Moore D., Tuyl S.V. Below- canopy and soil CO₂ fluxes in a ponderosa pine forest // *Agric. For. Meteorol.* 1999. V. 94. P. 171– 188.
124. Law B. E., Thornton P.E., Irvine J., Van Tuyl S. et al. Carbon storage and fluxes in Ponderosa pine forests at different developmental stages // *Global Change Biology*. 2001. V. 7(7). P. 755 – 777.
125. Lawrence D. M., Koven C. D., Swenson S. C., Riley W. J., Slater A. G. Permafrost thaw and resulting soil moisture changes regulate projected high-latitude CO₂ and CH₄ emissions // *Environ. Res. Lett.* 2015. V. 10. 094011.
126. Lee X., Wu H.J., Sigler J. et al. Rapid and transient response of soil respiration to rain // *Glob. Change Biol.* 2004. V. 10 (6). P. 1017–1026. doi: 10.1111/j.1529-8817.2003.00787.x
127. Lenton T. M., Held H., Kriegler E. et al. Tipping elements in the Earth Climate System // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2008. Vol. 105(6). P. 1786–1793.
128. LI-8100A Automated Soil CO₂ Flux System & LI-8150 Multiplexer Instruction Manual (2010) Nebraska, USA, LI-COR Biogeosciences Inc., 404 p.
129. Lindroth A., Grelle A., More'n A.-S. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity // *Global Change Biol.* 1998. 4. P. 443–450.

130. Lia J.-T., Wang J.-J., Zeng D.-H. et al. The influence of drought intensity on soil respiration during and after multiple drying-rewetting cycles // *Soil Biology and Biochemistry*. 2018. V. 127. P. 82–89.
131. Lloyd J., Shibistova O., Zolotoukhine D., Kolle O., Arneth A., Wirth C., Styles J.M., Tchebakova N.M., Schulze E.-D. (2002) Seasonal and annual variations in the photosynthetic productivity and carbon balance of a central Siberian pine forest. *Tellus*, 54B: 590–610.
132. Lloyd J., Taylor J.A. On the temperature dependence of soil respiration // *Functional Ecology*. 1994. V. 8. P. 315–323. doi: 10.2307/2389824
133. Lloyd A., Bunn A. G. Responses of the circumpolar boreal forest to 20th century climate variability // *Environmental Research Letters*. 2007. V. 2(4). P. 45013-13.
134. Longdoz B., Yernaux M., Aubinet M. Soil CO₂ efflux measurements in a mixed forest: impact of chamber disturbances, spatial variability and seasonal evolution // *Global Change Biol*. 2000. V. 6. P. 907–917.
135. Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J., Im S.T. Expansion of evergreen conifers to the larch-dominated zone and climatic trends // *Russian Journal Of Ecology*. 2005. V. 36(3). P. 164-170.
136. Kharuk V. I., Im S.T., Dvinskaya M.L., Ranson K. J. Climate-induced mountain treeline evolution in southern Siberia // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2010. V. 25(5). P. 446–454.
137. Kharuk V.I., Ranson K.J., Im S.T., Oskorbin P.A., Dvinskaya M.L., Ovchinnikov D.V. Tree-Line Structure and Dynamics at the Northern Limit of the Larch Forest: Anabar Plateau, Siberia, Russia // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2013. V.45 (4). P. 526-537.

138. Kirschbaum M.U.F. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming // *Biogeochemistry* 2000. V. 48 (1). P. 21–51.
139. Kirschbaum M. U. F. The temperature dependence of organic-matter decomposition-still a topic of debate // *Soil Biol Biochem.* 2006. V. 38. P. 2510-2518.
140. Lappalainen H.K. et al. Pan-Eurasian Experiment (PEEX): towards a holistic understanding of the feedbacks and interactions in the land–atmosphere–ocean–society continuum in the northern Eurasian region // *Atmos. Chem. Phys.* 2016. V. 16. P. 14421–14461.
141. Luysaert S., Inghima I., Jungs M. et al. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database // *Glob. Change Biol.* 2007. V. 13. P. 2509-2537.
142. Martin J. G., Bolstad P. V., Ryu S-R., Chen J. Modeling soil respiration based on carbon, nitrogen, and root mass across diverse Great Lake forests // *Agricultural and Forest Meteorology.* 2009. V. 149. P. 1722–1729.
143. Matteucci M., Gruening C., Godeed Ballari I. et al. Components, drivers and temporal dynamics of ecosystem respiration in a Mediterranean pine forest // *Soil Biology & Biochemistry.* 2015. V. 88. P. 224– 235.
144. Maier M., Schack-Kirchner H., Hildebrand E. E., Holst J. Pore-space CO₂ dynamics in a deep, well-aerated soil // *European Journal of Soil Science.* 2010. V. 61. P. 877–887.
145. McGuire A., Anderson L., Christensen T., Dallimore S., Guo L. et al. Sensitivity of the carbon cycle in the Arctic to climate change // *Ecol. Monogr.* 2009. V. 79. P. 523-555.
146. Menyailo O., Huwe B. C. N-mineralization and denitrification as function of temperature and water potential in organic and mineral horizons of forest soil // *J. of Plant Nutrition and Soil Science* 1999. V. 162. P. 527–531.

147. Meyer N., Meyer H., Welp G., Amelung W. Soil respiration and its temperature sensitivity (Q_{10}): Rapid acquisition using mid-infrared spectroscopy // *Geoderma*. 2018. V. 323. P. 31–40.
148. Mielnick P. C., Dugas W. A. Soil CO_2 flux in a tallgrass prairie // *Soil Biology & Biochemistry*. 2000. V. 32. P. 221-228.
149. Mielnick P. C., Dugas W. A., Johnson H. B., Polley H. W., Sanabria J. Net grassland carbon flux over a subambient to superambient CO_2 gradient // *Global Change Biology*. 2001. V. 7. P. 747-754.
150. Mikan C., Schimel J., Doyle A. Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing // *Soil Biol. Biochem.* 2002. V. 34. P. 1785–1795.
151. Mitchell J. F. B., Senior C. A., Ingram W. J. CO_2 and Climate: A Missing Feedback? // *Nature*. 1989. V. 341. P. 132–134.
152. Miyazaki S., Ishikawa M., Baatarbileg N., Damdinsuren S., Ariuntuya N., Jambaljav Y. Interannual and seasonal variations in energy and carbon exchanges over the larch forests on the permafrost in northeastern Mongolia // *Polar Science*. 2014. V. 8. P. 166-182.
153. Moyano F. E., Kutsch W. L., Schulze E.-D. Response of mycorrhizal, rhizosphere and soil basal respiration to temperature and photosynthesis in a barley field // *Soil Biology & Biochemistry*. 2007. V. 39. P. 843–853.
154. Mukhortova L., Schepaschenko D., Shvidenko A., Kraxner F. et al. Soil contribution to carbon budget of Russian forests // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2015. V. 200. P. 97–108.
155. Natali S., Schuur T., Mauritz M., Webb E. E. et al. Permafrost thaw and soil moisture drive CO_2 and CH_4 release from upland tundra // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2015.

156. Natali S., Schuur E. A. G., Rubin R. L. Increased plant productivity in Alaskan tundra as a result of experimental warming of soil and permafrost // *Journal of Ecology*. 2012. V.100(2). P. 488-498.
157. Niinistö S.M., Kellomäki S., Silvola J. (2011) Seasonality in a boreal forest ecosystem affects the use of soil temperature and moisture as predictors of soil CO₂ efflux. *Biogeosciences*, 8: 3169–3186.
158. Nilsson S., Shvidenko A., Stolbovoi V., Obersteiner M. et al., Full Carbon Account for Russia // *SourceRePEc*. 2000. 181p.
159. Oberbauer S. F., Gillespie C. T., Cheng W., Tenhunen J. D. et al. Environmental effects on CO₂ efflux from riparian tundra in the northern foothills of the Brooks Range, Alaska, USA // *Oecologia*. 1992. V. 92(4). P. 568-577.
160. Onuchin A. Simulation of temperature trends in North Asia // *Eighth Siberian conference on climate and environmental monitoring*. 2009.
161. Orchard V. A., Cook F.J. Relationship between soil respiration and soil moisture // *Soil Biology and Biochemistry*. 1983. V. 15(4). P. 447-453.
162. Quegan S., Beer C., Shvidenko A. et al. Estimating the carbon balance of central Siberia using a landscape-ecosystem approach, atmospheric in-version and dynamic global vegetation models // *Glob. Change Biol*. 2011. V. 17. P. 351–365.
163. Pietikainen J., Vaijaervi E., Ilvesniemi H., Fritze H., Westman C.J. Carbon storage of microbes and roots and the flux of CO₂ across a moisture gradient // *Can. J. For. Res*. 1999. V. 29. P. 1197–1203.
164. Portner H., Bugmann H., Wolf A. Temperature response functions introduce high uncertainty in modelled carbon stocks in cold temperature regimes // *Biogeosciences*. 2010. V. 7. P. 3669–3684.

165. Pumpanen J., Ilvesniemi H., Hari P. Process-Based Model for Predicting Soil Carbon Dioxide Efflux and Concentration // *Soil Sci. Soc. Am.* 2003. V. 67. P. 402–413.
166. Raich J.W., Schlesinger W.H. The global carbon-dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate // *Tellus B.* 1992. V. 44 (2). P. 81–99.
167. Raich J. W., Potter C., Bhagawati D. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94 // *Global Change Biology.* 2002. V. 8(8). P. 800 – 812.
168. Raich J. W., Schlesinger W. H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate // *Tellus B.* V. 44(2). P. 81-99
169. Rayment M. B., Jarvis P. G. Temporal and spatial variation of soil CO₂ efflux in a Canadian boreal forest // *Soil Biology and Biochemistry.* 2000. V. 32(1). P. 35-45.
170. Reichstein M., Falge E., Baldocchi D., Valentini R. et al. On the Separation of Net Ecosystem Exchange into Assimilation and Ecosystem Respiration: Review and Improved Algorithm // *Global Change Biology.* 2005. V. 11(9). P. 1424 – 1439.
171. Reichstein M., Tenhunen J. D., Roupsard O., Valentini R. et al. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: Revision of current hypotheses? // *Global Change Biology.* 2002. V. 8(10). P. 999 – 1017.
172. Rivalland V., Calvet J.-Ch., Berbigier P., Brunet Y., Granier A. Transpiration and CO₂ fluxes of a pine forest: modelling the undergrowth effect // *Annales Geophysicae.* 2005. V. 23. P. 291–304.

173. Rodeghiero M., Cescatti A. Main determinants of forest soil respiration along an elevation/temperature gradient in the Italian Alps // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 1024–1041.

174. Ruehr N. K., Buchmann N. Soil respiration fluxes in a temperate mixed forest: seasonality and temperature sensitivities differ among microbial and root–rhizosphere respiration // *Tree Physiology*. 2009. V. 30. P. 165–176. doi:10.1093/treephys/tpp106

175. Russell A., Voroney R.P. Carbon dioxide efflux from the floor of a boreal aspen forest. I. Relationship to environmental variables and estimates of C respired // *Can. J. Soil Sci.* 1998. V. 78. P. 301–310.

176. Saiz G., Green C., Butterbach-Bahl K., Kiese R., Avitabile V., Farrell E.P. Seasonal and spatial variability of soil respiration in four Sitka spruce stands // *Plant Soil*. 2006. V. 287. P. 161–176.

177. Savage K., Davidson E. A. Interannual variation of soil respiration in two new England forests. 2001

178. Sa´nchez M.L., Ozores M.I., Lo´pez M.J. et al. Soil CO₂ fluxes beneath barley on the central Spanish plateau // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2003. 118. P. 85–95.

179. Schimel J.P., Bennett J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm // *Ecology*. 2004. V. 85. P. 591-602.

180. Schlesinger W.H. *Biogeochemistry. An Analysis of Global Change*. 2nd Edition, Academic Press, San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto. 1997. 588 p.

181. Schlesinger W., Andrews J. Soil respiration and the global carbon cycle // *Biogeochemistry*. 2000. V. 48. P. 7–20.

182. Schlesinger W. H., Andrews J. A. Soil respiration and the global carbon cycle // *Biogeochemistry*. 2000. V. 48 (1). P. 7–20.

183. Schulze E.-D. Biological control of the terrestrial carbon sink // *Biogeosciences*. 2006. V. 3(2). P. 147–166.
184. Schneider S. H. Can Paleoclimatic and Paleoecological Analyses Validate Future Global Climate and Ecological Change Projections, in Eddy, J. A. and Oescher, H. (eds.), *Global Changes in the Perspective of the Past*, John Wiley & Sons. 1993.
185. Schulze E.-D., Heimann M., Harrison S., Holland E., Lloyd J. *Global Biogeochemical Cycles in the Climate System*. – Jena: Academic Press, 2010. – p. 345.
186. Silva B. O., Moitinho M. R., Araújo Santos G. A. et al. Soil CO₂ emission and short-term soil pore class distribution after tillage operations // *Soil & Tillage Research*. 2019. V. 186. P. 224–232. doi: 10.1016/j.still.2018.10.019
187. Soja, A.J. et al 2007: Climate induced boreal change: Predictions versus current observations. *Global and Planetary Change*, vol. 56, p. 274–296.
188. Smith, J. B., Bhatti, N., Menzulin, G., Benioff, R., Budyko, M. I., Campos, M., Jallow, B., Rijsberman, F., and Dixon, R. K. (eds.): 1996, *Adapting to Climate Change*, Springer-Verlag, New York, p. 475.
189. Shibistova O., Lloyd J., Evgrafova S. et al. Seasonal and spatial variability in soil CO₂ efflux rates for a central Siberian *Pinus sylvestris* forest // *Tellus*. 2002. V. 54B. P. 552–567.
190. Shiyatov S. G., Terent'ev M. M., Fomin V. V. Spatial-temporal dynamics of forest tundra communities in the Polar Ural Mountains // *Russian Journal of Ecology*. 2005. V. 36(2). P. 69-75.
191. Shvidenko A., Nilsson S. Synthesis of the impact of Russian forests on the global carbon budget for 1961–1998. // *Tellus*. 2003. V. 55B. P. 391- 415.

192. Shvidenko A., Schepaschenko D., Nilsson S., Bouloui Y. Semi-empirical models for assessing biological productivity of Northern Eurasian forests // *Ecological Modelling*. 2007. V. 204(1-2). P. 163-179.
193. Solomon S., Qin D., Manning M. et al. IPCC, 2007: Climate Change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change
194. Sturm M., Racine C., Tape K. Increasing shrub abundance in the Arctic // *Nature*. 2001. V. 411. P.546–547.
195. Subke J.A., Hahn V., Battipaglia G., Linder S., Buchmann N., Cotrufo M.F. Feedback interactions between needle litter decomposition and rhizosphere activity // *Oecologia*. 2004. V. 139. P. 551–559.
196. Tang J., Misson L., Gershenson A. et al. Continuous measurements of soil respiration with and without roots in a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2005. V. 132. P. 212–227.
197. Tang J., Baldocchi D. Spatial-temporal variation in soil respiration in an oak-grass savanna ecosystem in California and its partitioning into autotrophic and heterotrophic components // *Biogeochemistry*. 2005. V. 73(1). P. 183-207.
198. Tang C., Rengel Z., Diatloff E., Gazey C. Responses of wheat and barley to liming on a sandy soil with subsoil acidity // *Field Crops Research*. 2003. V. 80(3). P. 235-244.
199. Tape K., Sturm M., Racine C. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic // *Glob. Change Biol*. 2006. V. 12. P. 686-702.
200. Tarnocai C., Canadell J. G., Schuur E. A. G., Kuhry P., Mazhitova G., Zimov S. Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region // *Global biogeochemical cycles*. 2009. V. 23. P. 20-23.

201. Tautenhahn S. Multiple successional pathways after fire in Siberian forests // Technical Reports - Max-Planck Institute for Biogeochemistry. 2015. V. 34.
202. Tchebakova N.M., Parfenova E. I., Soja A. J. The effects of climate, permafrost and fire on vegetation change in Siberia in a changing climate // Environmental Research Letters. 2009. V. 4(4). P. 045013.
203. Thomson B. C., Ostle N. J., McNamara N. P., Whiteley A. S., Griffiths R. I. Effects of sieving, drying and rewetting upon soil bacterial community structure and respiration rates // Journal of Microbiological Methods. 2010. V. 83(1). P. 69–73.
204. Trumbore S. E. Potential responses of soil organic carbon to global environmental change // PNAS. 1997. V. 94(16). P. 8284-8291.
205. Trumbore S. Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress and challenges // Global Change Biology. 2006. V. 12. P. 141–153
206. Vaganov E. A., Shvidenko A. Z. The biospheric role of Eurasian boreal forests in a temporary and future world // Boreal Forests and Environment: Local, Regional and Global Scales. Absts of XI Int. Conf. IBFRA and Workshop GOFC. 2002. P. 94-95.
207. Valentini R., Matteucci G., Dolman A.J., Schulze E.-D., Rebmann C. et al. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests // Nature. 2000. 404(6780). P. 861-865.
208. Van Cleve K., Viereck L. A. Forest Succession in Relation to Nutrient Cycling in the Boreal Forest of Alaska // Forest Succession. 1981.
209. Van't Hoff J. H. Lectures on Theoretical and Physical Chemistry // Chemical Dynamics. Part I. 1898. P. 224–229.

210. Vasileva V., Kostov O., Vasilev E., Athar M. Effect of mineral nitrogen fertilization on growth characteristics of lucerne under induced water deficiency stress // *Pak. J. Bot.* 2011. V. 43(6). P. 2925-2928.

211. Vincent G., Shahriari A. R., Lucot E. et al. Spatial and seasonal variations in soil respiration in a temperate deciduous forest with fluctuating water table // *Soil Biology & Biochemistry.* 2006. V. 38. P. 2527–2535.

212. Webster R. Regression and functional relations // *Eur. J. Soil Sci.* 1997. V. 48. P. 557–566.

213. Wirth C., Czimczik C. I., Schulze E.-D. Beyond annual budgets: carbon flux at different temporal scales in fire-prone Siberian Scots pine forests // *Tellus.* 2002. №5. P. 611 – 630.

214. Wiseman P.E., Seiler J.R. Soil CO₂ efflux across four age classes of plantation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) on the Virginia Piedmont // *Forest Ecology and Management.* 2004. V. 192. P. 297–311.

215. Wood T. E., Detto M., Silver W. L. Sensitivity of Soil Respiration to Variability in Soil Moisture and Temperature in a Humid Tropical Forest // *PLoS ONE.* 2013. V. 8(12). P. 809-865.

216. Xu M., Qi Y. Soil-Surface CO₂ Efflux and Its Spatial and Temporal Variations in a Young Ponderosa Pine Plantation in Northern California // *Global Change Biology.* 2001. V. 7(6). P. 667-677.

217. Yuste J.C., Janssens I. A., Carrara A. et al. Interactive effects of temperature and precipitation on soil respiration in a temperate maritime pine forest // *Tree Physiology.* 2003. V. 23. P. 1263–1270.

218. Zheng Z. M., Yu G. R., Fu Y. L., Wang Y. S., Sun X. M., Wang Y. H. Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: A trans-China based case study // *Soil Biology and Biochemistry.* 2009. V. 41(7). P. 1531–1540.