

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЭМИССИЮ CO₂ ИЗ ПОЧВ В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ: ЭМИССИЯ КАК ФУНКЦИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ

© 2020 г. А. В. Махныкина^{a, b, *}, А. С. Прокушкин^{a, b}, О. В. Меняйло^b, С. В. Верховец^a, И. И. Тычков^a, А. В. Урбан^b, А. В. Рубцов^a, Н. Н. Кошурникова^a, Е. А. Ваганов^{a, b}

^aСибирский федеральный университет, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79

^bИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Россия 660036 Красноярск, Академгородок, 50/28

*e-mail: amakhnykina@sfu-kras.ru

Поступила в редакцию 29.03.2019 г.

После доработки 16.05.2019 г.

Принята к публикации 18.06.2019 г.

Почвенная эмиссия CO₂ — один из важнейших компонентов глобального цикла углерода. В данной работе анализируется сезонная динамика почвенной эмиссии в разных типах земного покрова в подзоне средней тайги Центральной Сибири в течение пяти вегетационных сезонов. Показано, что для обширной территории сосновых лесов и их производных, сформированных на песчаных почвах, величина сезонной эмиссии CO₂ определяется прежде всего условиями увлажнения, и лишь во вторую очередь температурным режимом и типом экосистемы. Роль типа леса проявляется при наиболее благоприятных по увлажнению условиях. Предложен подход по разделению сезона на сухой и влажный периоды в зависимости от пороговой влажности для участков с разными типами растительного покрова.

Ключевые слова: цикл углерода, почвенная эмиссия CO₂, температура почвы, влажность почвы, средняя тайга, Центральная Сибирь

DOI: 10.31857/S0367059720010060

Взаимодействие климатических изменений и наземного цикла углерода — один из центральных вопросов современной экологии и биогеохимии. Эмиссия CO₂ из почв в атмосферу — результат автотрофного корневого и гетеротрофного микробного дыхания [1, 2]. Временная динамика эмиссии CO₂ обусловлена фенологическими особенностями растений, концентрацией в почвах лабильного углерода и азота [3], сообществом микроорганизмов и климатическими факторами территории, наиболее важными из которых являются температура и влажность почвы [4–6]. Параметризация взаимодействия между эмиссией CO₂ и климатическими факторами, контролирующими этот процесс, имеет решающее значение для моделирования баланса углерода и понимания реакции биогеоценозов на изменение климата [7–9].

Повышение эмиссии CO₂ при потеплении — ключевой механизм положительной обратной связи между экосистемами и глобальными изменениями климата [10–13]. Параметризация зависимости потоков CO₂ из почвы от температуры является основным подходом в моделировании баланса углерода экосистем [5, 14–16], описывае-

мая, как правило, через экспоненциальные функции отклика [9, 17]. Показано, что для биогеоценозов бореальной и умеренной зон почвенная эмиссия CO₂ может описываться исключительно температурой [18, 19], тогда как в экосистемах с дефицитом осадков необходимо также учитывать влажность почв [20]. В настоящее время возрастание роли влагообеспеченности в формировании эмиссионных потоков в бореальных и умеренных лесах происходит из-за увеличения частоты и продолжительности засушливых периодов [21, 22].

Цель настоящей работы — установление влияния климатических факторов на поток CO₂ из почв (на основе его межгодовой изменчивости) в нескольких типах лесных биогеоценозов подзоны средней тайги Центральной Сибири и оценка зависимости почвенной эмиссии CO₂ от температуры и влажности почвы. Мы исходили из предположения, что зависимость потока CO₂ от температуры неодинакова для разных типов леса и изменяется в течение вегетационного сезона. В задачи исследования входило: 1) оценить влияние гидротермических условий вегетационного сезона на формирование потока CO₂; 2) охарактере-

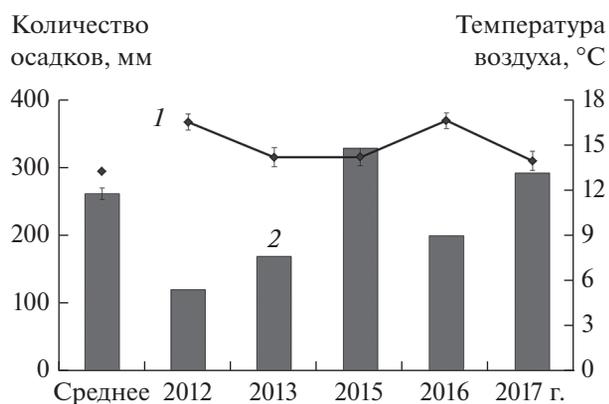


Рис. 1. Средняя температура (1) и суммарное количество осадков (2) за сезон измерений (июнь–сентябрь) для 5-летнего периода и среднемноголетние значения этих параметров по метеостанции Бор (1936–2017 гг. — для температуры воздуха и 1966–2017 гг. — для количества осадков). Данные по температуре воздуха приведены со стандартными ошибками.

ризовать временные изменения почвенной эмиссии CO_2 на участках с разными типами растительного покрова и 3) оценить зависимости почвенной эмиссии от температуры и влажности почвы в течение сезона. В бореальной зоне Сибири существуют обширные территории сосновых боров и их производных, произрастающих на песчаных почвах, где величина сезонной эмиссии CO_2 определяется условиями увлажнения вегетационного сезона. Нами предложен новый подход к моделированию эмиссии CO_2 в таких экосистемах путем выделения в вегетационном сезоне сухих и влажных периодов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика климата и метеорологические условия в период исследования

Исследования проводили в среднетаежной подзоне Центральной Сибири, в южной части Туруханского района Красноярского края ($60^{\circ}26'$ с.ш., $89^{\circ}24'$ в.д.). Климат региона резко-континентальный, среднегодовая температура воздуха составляет -3.5°C (1936–2017 гг.). Сумма температур выше 10°C варьирует в пределах 1200 – 1400°C . Самым теплым месяцем года является июль — среднемесячная температура составляет 18.1°C , среднемесячная температура самого холодного месяца (января) -23.8°C . Амплитуда колебания среднемесячных температур может достигать 42°C [23]. Среднемноголетнее среднее количество осадков за вегетационный сезон (июнь–сентябрь) для данной территории составляет 261 мм, а для всего года 594 мм (измерения с 1966 г.). Таким образом, на дождевые осадки за вегетационный сезон приходится около 44%.

Следует отметить, что за период метеонаблюдений с 1936 г. по 2017 г. в районе исследования (метеостанция Бор, источник — <http://www.meteo.ru>) среднегодовая температура воздуха увеличилась на 3.2°C . Самым теплым был 2015 г., когда среднегодовая температура составила -0.5°C . При этом температура воздуха пяти рассматриваемых вегетационных сезонов (2012, 2013, 2015–2017 гг.) (рис. 1) также превышала среднемноголетнее значение (13.2°C) на 0.7 – 3.4°C : в 2012 г. средняя температура воздуха составила $16.5 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$, в 2013 г. — $14.2 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$, в 2015 г. — $14.2 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$, в 2016 г. — $16.6 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ и в 2017 г. — $13.9 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$.

Отличительной чертой последнего десятилетия стала высокая вариабельность годового количества осадков, которая между отдельными годами достигала более 350 мм: например, сумма осадков за 2016 г. составила 385 мм, а за 2017 г. — 743 мм. При этом наиболее выраженная изменчивость поступления атмосферных осадков отмечена именно в течение вегетационного сезона. Так, значительный дефицит осадков относительно среднемноголетней нормы наблюдался в 2012 г. (54% от нормы) и 2013 г. (65%). Повышенное количество осадков отмечено в сезон 2015 г. — 126% от среднего многолетнего. Сезон 2017 г. можно охарактеризовать как наиболее близкий к средним значениям по количеству осадков (291 и 261 мм соответственно) и температуре воздуха (13.9 и 11.6°C) (см. рис. 1).

Объекты исследования

В пределах геоморфологически однородной поверхности (вершина увала) на расстоянии менее 1.5 км друг от друга были выбраны четыре экспериментальных участка (ЭУ) с различными типами земельного покрова: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный лес и открытая антропогенно-нарушенная почва без растительности. Описание экосистем приведено в табл. 1.

Почвы района исследований сформированы на гляциофлювиальных отложениях и характеризуются преобладанием песка в верхней части профиля. Как правило, ниже глубины 1 м отмечаются глинистые горизонты (линзы). На участках с ненарушенным растительным покровом почвы относятся к подзолам иллювиально-железистым с различным по мощности органическим горизонтом (маломощным в сосняке лишайниковом и смешанном лесу). По Международной классификации (WBR) почвы ЭУ относятся к подзолам (Podzols). Нарушенный участок характеризуется отсутствием верхних генетических горизонтов почвы. Запасы углерода в почве лесных биогеоценозов относительно невелики, составляя по нашим оценкам около 4 кг C m^{-2} в 2-метровой толще. На органический горизонт почвы приходится более 30% запасов всего почвенного органиче-

Таблица 1. Описание экосистем, в которых проводились измерения (приведены средние значения и стандартные отклонения (SD) за пять сезонов измерений)

Характеристика	Сосняк лишайниковый	Сосняк зеленомошный	Смешанный лес	Нарушенный участок
Координаты	60°47'57.3" с.ш., 89°21'22.7" в.д.	60°48'00.8" с.ш., 89°21'04.7" в.д.	60°47'52.2" с.ш., 89°21'13.1" в.д.	60°47'57.4" с.ш., 89°21'01.7" в.д.
Температура почвы, °C	13.81 ± 3.74	11.47 ± 2.42	12.98 ± 2.55	20.04 ± 7.23
Влажность почвы, м ³ м ⁻³	0.21 ± 0.09	0.26 ± 0.12	0.25 ± 0.10	0.31 ± 0.09
Содержание С, г С кг ⁻¹ почвы (до глубины 50 см)	13.0 ± 1.5	7.0 ± 3.6	14.9 ± 1.4	7.3
Доля корней, % от общего запаса С _{орг} (до глубины 50 см)	42	48	41	—
Содержание N, г N кг ⁻¹ почвы (до глубины 50 см)	0.6 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.2	0.4
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 pendula</i> Roth, <i>Populus tremula</i> L.	—
Доминанты живого напочвенного покрова	<i>Cladonia stellaris</i> (Opiz) Pouzar et Vezda, <i>Cl. arbuscula</i> (Wallr) Flot	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt, <i>Dicranum polysetum</i> Michx.	<i>Cladonia stellaris</i> (Opiz) Pouzar et Vezda, <i>Cl. arbuscula</i> (Wallr) Flot, <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt, <i>Dicranum polysetum</i> Michx	—

ского вещества (ОВ) [24]. Запасы корневой фитомассы варьирует от 30 до 60% почвенного ОВ, содержание детрита составляет порядка 10%.

Измерение почвенной эмиссии CO₂, температуры и влажности почв

Измерения почвенной эмиссии осуществляли с июня по сентябрь в течение пяти лет: 2012, 2013, 2015, 2016 и 2017 гг. (с середины сезона). На каждом ЭУ весной 2012 г. были установлены поливинилхлоридные (ПВХ) кольца диаметром 20 см, расположенные на расстоянии 1–1.5 м друг от друга: на лесопокрытых участках — по пять колец, на нарушенном — три кольца. Измерения потоков CO₂ с поверхности почвы производили при помощи инфракрасного газоанализатора LI 8100A (Licor Inc., США) в дневное время в период с 11:00 до 16:00. Измерения осуществляли в трех повторностях, на основании которых в дальнейшем рассчитывали среднее значение, время измерения — 2 мин с промежутком между измерениями 30 сек. Детальное описание методики приведено нами в работе [25]. Количество измерений за сезон по всем участкам варьировало от 33 (сезон 2017 г.) до

189 (сезон 2013 г.). Общее количество измерений для участков за все сезоны составило: для сосняка лишайникового — 144, для сосняка зеленомошного — 139, для смешанного леса — 140, для нарушенного участка — 87 (три сезона измерений).

При каждом измерении потоков CO₂ производили замеры температуры почвы (на глубине 5, 10 и 15 см) с помощью почвенного температурного датчика Soil Temperature Probe Type E (Omega, США) и объемной влажности почвы SWC (на глубине 5 см), используя влагомер Theta Probe Model ML (Delta T Devices Ltd., Великобритания).

Оценка зависимости эмиссионных потоков CO₂ от гидротермических параметров и выделения периодов засух

Анализ зависимости включал рассмотрение трех ключевых компонентов — почвенной эмиссии CO₂, температуры и влажности почвы, соответствующих каждому измерению эмиссии. Величины почвенной эмиссии CO₂ и температуры почвы за пять сезонов измерений были расположены в ряду увеличения влажности почвы для каждой экосистемы отдельно. На основе полу-

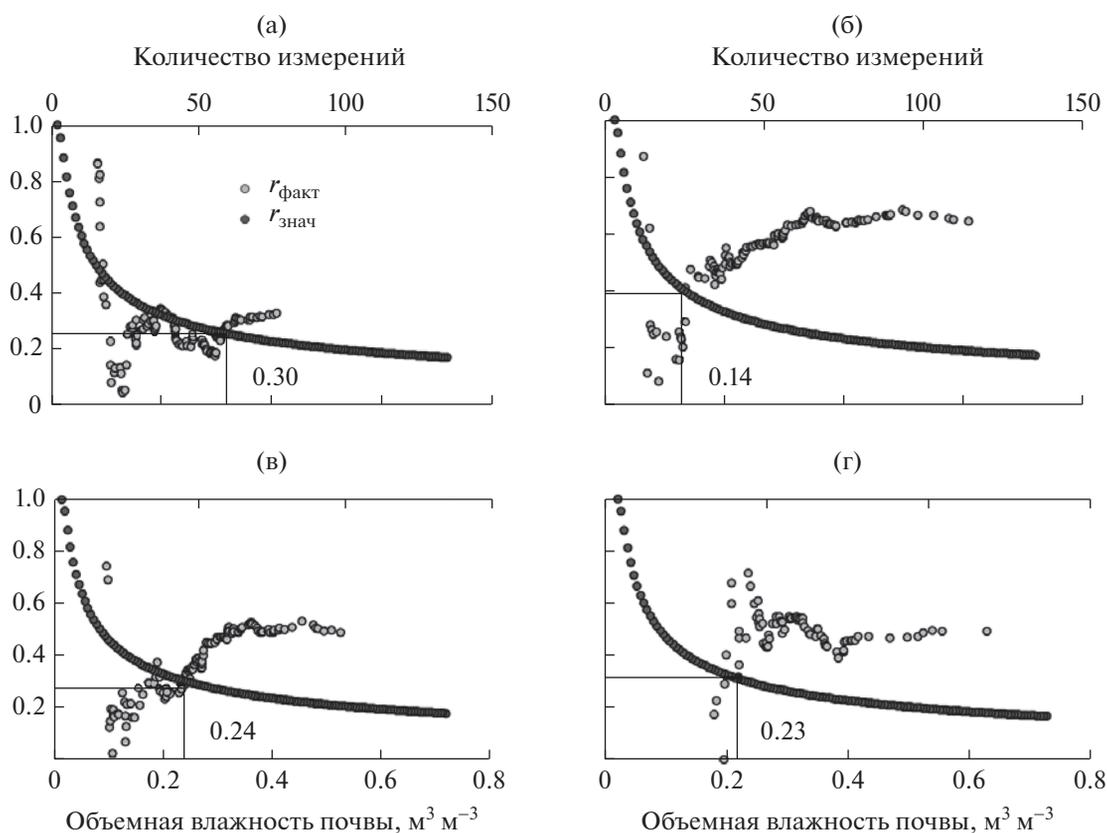


Рис. 2. Зависимость коэффициентов корреляции (r) между почвенной эмиссией CO_2 и температурой почвы от влажности почв и объема выборки для участков с разными типами растительного покрова: а – сосняк лишайниковый, б – сосняк зеленомошный, в – смешанный лес, г – нарушенный участок; $r_{\text{знач}}$ – распределение значимого коэффициента корреляции между эмиссией и температурой почвы, $r_{\text{факт}}$ – измеренные значения.

ченной выборки была построена экспоненциальная зависимость эмиссии от температуры почвы. Затем пошагово уменьшали 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) оценивали 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. Для всех рассмотренных объемов выборки (N – количество измерений в экосистеме) были определены значения статистически значимого коэффициента корреляции ($r_{\text{знач}}$) при $P < 0.05$.

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. 2). Выделенные группы измерений рассматривали 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 каждого из типов биогеоценозов.

Расчет Q_{10} для влажного и сухого периодов

Коэффициент температурной чувствительности Q_{10} был рассчитан по уравнению Вант-Гоффа [26]:

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{\left(\frac{10}{T_2 - T_1} \right)}, \quad (1)$$

где T_1 и T_2 – температура почвы, R_1 и R_2 – поток CO_2 из почвы при температуре T_1 и T_2 . Построена экспоненциальная зависимость эмиссии CO_2 от температуры почв для двух групп – сухого и влажного периодов и для каждой экосистемы отдельно. По полученным уравнениям находили значения потоков (R_1 и R_2) для температур 5 и 15°C . Поскольку различия между T_2 и T_1 составляют ровно 10°C , коэффициент Q_{10} рассчитывали как соотношение величин потоков при 5 и 15°C .

Таблица 2. 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		

Статистический анализ данных

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 (Q_{10}) был получен для каждой экосистемы без повторностей, но для сухого и влажного периодов отдельно. Это дало возможность рассчитать значимость различий в Q_{10} для сухого и влажного периодов (тест Стьюдента), где экосистемы рассматривались как повторности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гидротермический режим почв

Сход снежного покрова происходит в период с 4 (2012 г.) по 14 (2015, 2016 гг.) мая. Соответственно переход температур почвы к положительным значениям приходится, как правило, на первую декаду мая. Максимальные температуры почв на всех ЭУ наблюдаются в 3-й декаде июля. По температуре почв (табл. 2) участки располагаются в следующем порядке: нарушенный участок > сосняк лишайниковый > смешанный лес > сосняк зеленомошный ($P < 0.05$).

Максимальных значений влажности 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 ± 0.09 м³ м⁻³ (табл. 2); смешанный лес и сосняк зеленомошный характеризуются сходными величинами влажности почв – от 0.24 до 0.28 м³ м⁻³, а сосняк

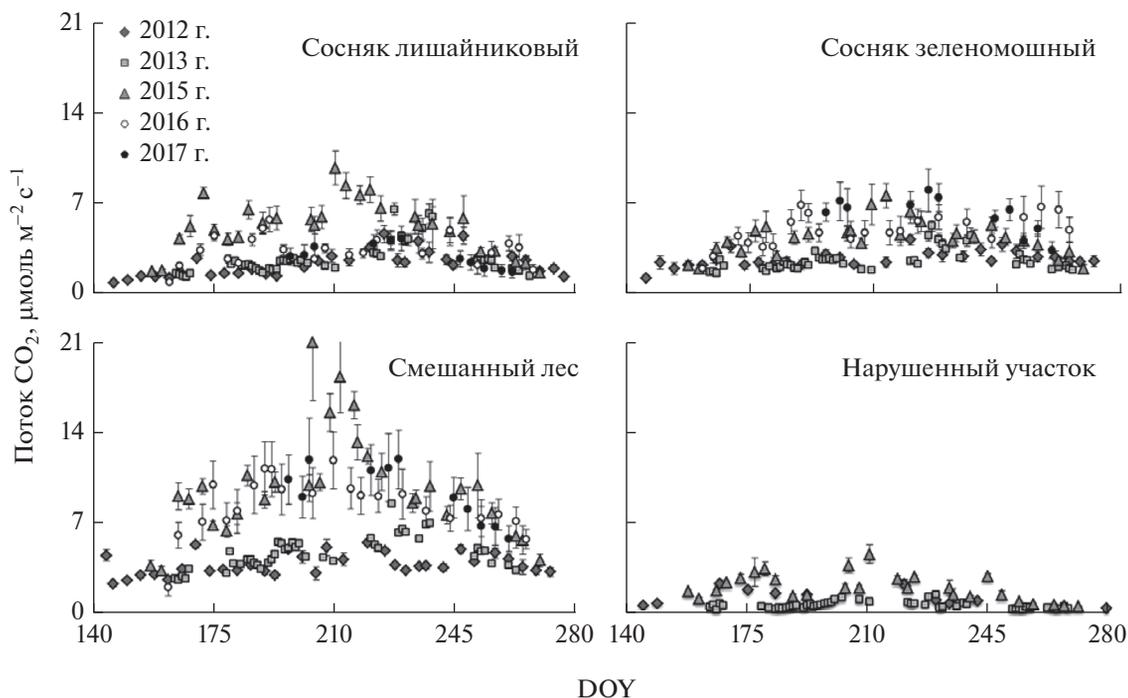


Рис. 3. Сезонная динамика почвенной эмиссии CO_2 для участков с разными типами растительного покрова за 5 лет измерений. Приведены средние значения со стандартными ошибками ($N = 5$).

лишайниковый является наименее увлажненным из рассмотренных лесопокрываемых ЭУ — влажность почвы в среднем составляет $0.21 \pm 0.09 \text{ м}^3 \text{ м}^{-3}$. Пик сезонной влажности для периода (июнь—сентябрь) всегда приходился на конец сезона — сентябрь. Для всех лесопокрываемых 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.

Сезонная динамика почвенной эмиссии CO_2

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 [16, 20, 27].

Средние величины почвенной эмиссии рассматриваемых ЭУ различались значимо ($P < 0.01$). Наименьшим эмиссионным потоком характеризуется нарушенный участок ($1.1 \pm 0.1 \text{ μмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$), 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 обеспе-

чить 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 $0.40 \pm 0.04 \text{ μмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (2013 г.). Более выраженная сезонная динамика почвенной эмиссии отмечается во влажные годы (например, сезон 2015 г.), причем повышенные значения почвенного дыхания (до $4.4 \text{ μмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) наблюдались как во второй половине июня, так и в конце июля.

В сосняке лишайниковом средние потоки CO_2 за вегетационный сезон составляли $3.4 \text{ μмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, варьируя от 0.9 до $9.8 \text{ μмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Отметим, что для сосновых лесов южной тайги Центральной Сибири в искусственных насаждениях сосны ранее отмечены более низкие скорости почвенной эмиссии CO_2 в течение вегетационного сезона — от 0.5 до $4 \text{ μмоль } \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ [28]. Причем авторы этой работы делают заключение о доминировании гетеротрофной составляющей в эмиссионном потоке CO_2 из почвы.

В сосняке зеленомошном значения усредненных за сезон потоков CO_2 близки к сосняку лишайниковому, составляя $4.3 \text{ μмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$,

Таблица 3. 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)			
	$T_{\text{возд}}, ^\circ\text{C}$	$T_{\text{почв}}, ^\circ\text{C}$	$P^*, \text{мм}$	$SWC, \text{м}^3 \text{м}^{-3}$
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 (0.063)	0.606 (0.585)
Нарушенный участок	-0.138 (0.912)	0.998 (0.040)	0.819 (0.389)	0.138 (0.912)

Примечание. $T_{\text{возд}}$ – температура воздуха; $T_{\text{почв}}$ – температура почвы; P – количество осадков за сезон; SWC – влажность почвы.

варьируя от 1.4 до 8.2 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ в начале августа. В сосновых борах США [19, 26] рост почвенной эмиссии (до 12 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) также приходился на август и был связан с увеличением количества атмосферных осадков.

Максимальные значения почвенной эмиссии и ее вариации отмечены на участке со смешанным лесом (см. рис. 3): средние потоки CO₂ за сезон значимо ($P < 0.01$) отличались от других типов участков и составляли $7.0 \pm 1.2 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, 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 [29], что в смешанном лесу в течение вегетационного сезона почвенная эмиссия на 45% выше. Для смешанных лесов Франции [30] максимальные потоки достигают 10 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, однако пик потоков приходится на начало летнего сезона (июнь).

Межгодовая изменчивость эмиссии CO₂

Рассмотрение межгодовой изменчивости позволяет судить о влиянии климатических факторов на изменения эмиссионного потока CO₂ из почв при условии значительной вариации последних. В нашем случае изученные сезоны существенно различались по степени увлажнения, что и стало основным фактором, определяющим погодичную вариацию суммарной величины эмиссии CO₂ из почвы.

Влияние климатических факторов на разных типах ЭУ отличается (табл. 3). Например, для сосняка лишайникового основное влияние на ско-

рость почвенной эмиссии оказывает суммарное количество осадков за сезон, однако статистически эта связь незначима. 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 CO₂, 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.

Влияние типа экосистем было незначимым при $P = 0.810$ (табл. 4), 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 (см. рис. 3). Исключение составляет нарушенный участок, где влияние было незначимым ($P = 0.235$).

В сосняке лишайниковом максимальные потоки отмечены в вегетационный сезон 2015 г. (см. рис. 3): 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 CO₂: 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 г., характеризующиеся дефицитом осадков, когда средняя за сезон скорость почвенной эмиссии составила 2.9 и

Таблица 4. 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.

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 CO₂ в которой на 35–55% выше, чем в первой.

В засушливый сезон в сосновых лесах Бельгии [31] 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 лесопокрываемые участки, демонстрирует максимальные величины потоков CO₂ в сезон 2015 г. (см. рис. 3): средние потоки CO₂ за сезон сильно отличались от других типов участков и составляли $9.6 \pm 0.7 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, достигая 20.9 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ в середине сезона 2015 г. Минимальные потоки отмечены в сезоны 2012 и 2013 гг. – среднесезонные значения потоков CO₂

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. 4). В условиях дефицита осадков в 2012 и 2013 гг. произошло уменьшение потока CO₂ в среднем на 43%, а различия в величине эмиссионных почвенных потоков между лесными биогеоценозами нивелировались.

Наиболее высокие значения сезонной эмиссии составили в среднем $0.7 \pm 0.1 \text{ кг С м}^{-2}$ в 2015 г. В самый засушливый 2012 г. поток CO₂ уменьшился в отдельных экосистемах в 2–2.5 раза по сравнению с 2015 г. Исследованные нами экосистемы оказались значительно более чувствительны к засухе, чем, к примеру, луговые экосистемы [32], для которых установлено, что поток CO₂ из почвы снижается на 8–20% в зависимости от интенсивности и длительности засухи.

В более ранней работе [33] 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 [3], на основе данных обсерватории “ЗОТТО” эмиссионный поток из экосистем зоны охвата высотной мачты варьировал в 2009–2013 гг. от 331 (2010 г.) до 398 $\text{г С м}^{-2} \text{ сезон}^{-1}$ (2012 г.), что согласуется с результатами проведенной нами работы. Согласно исследованию О.Б. Шибистовой с соавт. [16], на долю собственно почвенного дыхания приходится около 60% годовой величины экосистемного дыхания (23.1–23.4 $\text{моль м}^{-2} \text{ год}^{-1} \sim 280 \text{ г С м}^{-2} \text{ год}^{-1}$).

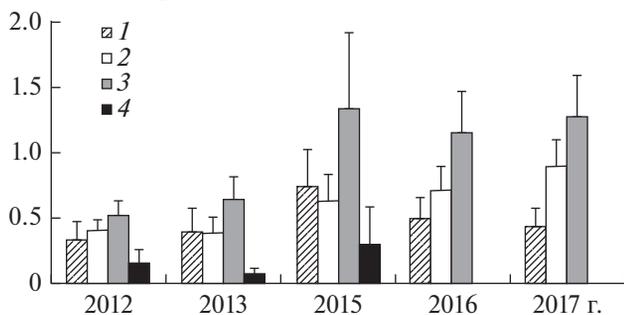
Эмиссия CO₂, кг С м^{-2} 

Рис. 4. Поток CO₂ с поверхности почвы за сезон измерений в 2012–2017 гг.: 1 – сосняк лишайниковый, 2 – сосняк зеленомошный, 3 – смешанный лес, 4 – нарушенный участок. Данные представляют собой средний поток со всех участков за вегетационный сезон \pm стандартное отклонение (SD).

Зависимость почвенной эмиссии CO₂ от температуры почвы

В более ранних исследованиях по сосновым лесам отмечалось [6], что при исключении эф-

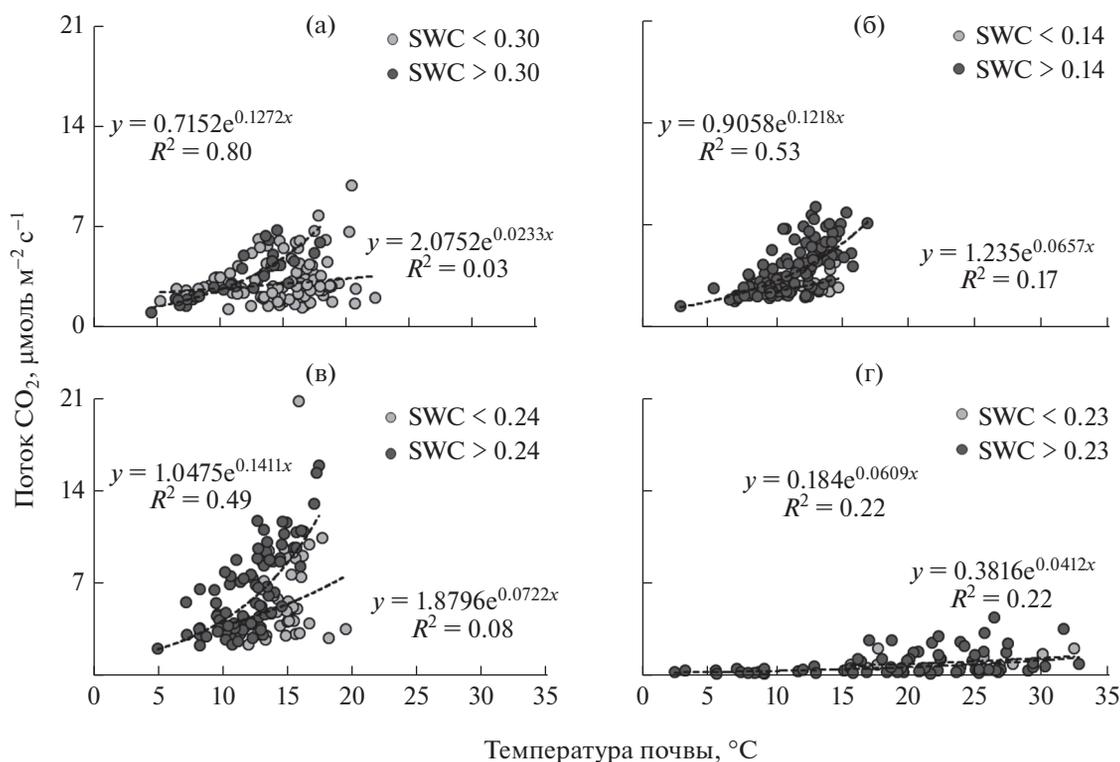


Рис. 5. Зависимость почвенной эмиссии CO₂ от температуры почвы для двух групп по влажности почв (SWC – содержание воды в почве) на участках с разными типами растительного покрова: а – сосняк лишайниковый, б – сосняк зеленомошный, в – смешанный лес, г – нарушенный участок.

фекта 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 CO₂ и температурой почвы становится значимой. Пороговая влажность (м³ 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 больше, чем в группе, лимитированной содержанием воды (рис. 5).

На всех лесопокрытых ЭУ при экстремально низкой влажности почв наблюдалась следующая тенденция: связь между потоком CO₂ и температурой почвы была очень высокой, причем эта связь была статистически значимой (см. рис. 2). Подобная зависимость предположительно является проявлением стресс-реакции на условия полной засухи [15, 22].

Температурная чувствительность (Q_{10})

Температурную чувствительность минерализации почвенного ОБ выражают через коэффициент (Q_{10}) [17], отражающий, во сколько раз увеличивается скорость этого процесса при повышении температуры на 10°C [30]. Коэффициент был рассчитан отдельно для двух выделенных групп влажности почв (рис. 6).

Температурная чувствительность автотрофного дыхания выше, чем у микроорганизмов [18, 34, 35], что обусловило более высокие значения Q_{10} для лесопокрытых участков. Для группы с влажностью выше порогового значения наибольшей величиной Q_{10} характеризуется смешанный лес ($Q_{10} = 4.3$). Коэффициенты Q_{10} в сосняках лишайниковом и зеленомошном сходны по величине и составляют 3.6 и 3.4 соответственно. На нарушенном участке

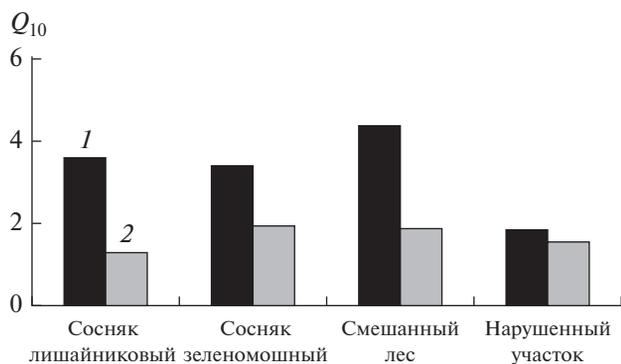


Рис. 6. Коэффициент Q_{10} , рассчитанный для участков с разными типами растительного покрова. Данные приведены для двух групп по влажности почв: 1 – выше пороговой, 2 – ниже пороговой.

(без растительного покрова) величина Q_{10} варьировала в зависимости от года от 1.5 до 1.8. Полученные значения Q_{10} для данного ЭУ близки к литературным оценкам для гетеротрофов ($Q_{10} = 2$ [7]), 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 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 лесопокрываемых 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} слабо различался между влажными и сухими периодами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммарные потоки CO_2 с изученных нами экосистем составляли от 0.3 до 0.8 кг С м⁻² за сезон. Максимальными потоками характеризовался смешанный лес, а минимальными – нарушенный участок, при этом величина потоков в смешанном лесу была в среднем в 5 раз выше. Максимальных величин эмиссии почвенного CO_2 достигают в конце июля–середине августа, одна-

ко в засушливые сезоны рост потоков наблюдался только со второй половины августа.

Климатические условия, и прежде всего условия увлажнения, оказывают существенное влияние на сезонный поток CO_2 , т.е. рассматриваемые нами лесные биогеоценозы Центральной Сибири, сформированные на хорошо дренируемых песчаных почвах, характеризуются значительной чувствительностью к засухе. Влияние типа леса проявляется только во влажные годы. Дефицит осадков в сезоны 2012 и 2013 гг. (54 и 65% от нормы соответственно) стал причиной уменьшения потока CO_2 в среднем на 46% относительно сезонов с достаточным количеством осадков. Отдельные экосистемы в самый засушливый 2012 г. характеризуются значениями эмиссионных потоков CO_2 в 2–2.5 раза ниже по сравнению с влажным 2015 г.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 17-05-01257, 18-34-00736).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Buchmann N.* Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands // *Soil Biology & Biochemistry* 2000. V. 32. P. 1625–1635.
2. IPCC. Special report: global warming of 1.5°C. IPCC, Switzerland, 2018. 548 p.
3. *Матвиенко А.И.* Влияние азота на минерализацию углерода в почвах под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной: Канд. дис. Красноярск, 2017.
4. *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. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1522-2624\(199910\)162](https://doi.org/10.1002/(SICI)1522-2624(199910)162)
5. *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. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0889.1992.t01-1-00001.x>
6. *Wiseman P.E., Seiler J.R.* Soil CO_2 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. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-0566-3>
7. *Czimeczik 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2004.00665.x>
8. *Lindroth A., Grelle A., More'n A.-S.* Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity // *Global Change Biol.* 1998. V. 4. P. 443–450. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00165.x>
9. *Lloyd J., Taylor J.A.* On the temperature dependence of soil respiration // *Functional Ecology*. 1994. V. 8. P. 315–323. <https://doi.org/10.2307/2389824>
10. *Grace J., Rayment M.* Respiration in the balance // *Nature*. 1999. V. 404. P. 819–820. <https://doi.org/10.1038/35009170>

11. *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.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00963.x>
12. *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. V. 118. P. 85–95.
[https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(02\)00071-1](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(02)00071-1)
13. *Schlesinger W., Andrews J.* Soil respiration and the global carbon cycle // *Biogeochemistry*. 2000. V. 48. P. 7–20.
14. *Davidson E.A., Janssens I.A.* Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // *Nature*. 2006. V. 440. P. 65–173.
<https://doi.org/10.1038/nature04514>
15. *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.
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00787.x>
16. *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.
<https://doi.org/10.3402/tellusb.v54i5.16687>
17. *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.
<https://doi.org/10.1023/A:1006238902976>
18. *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.
19. *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.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00544.x>
20. *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.
21. *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.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.09.018>
22. *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.
<https://doi.org/10.1016/j.still.2018.10.019>
23. Лесные экосистемы Енисейского меридиана / Под ред. Плешикова Ф.И. Новосибирск: Наука, 2002. 356 с.
24. *Полосухина Д.А., Прокушкин А.С.* Сравнительная характеристика запасов и изотопного состава почвенного органического вещества лесных биогеоценозов зоны охвата высотной мачты ЗОТТО // Ломоносовские чтения на Алтае: фундаментальные проблемы науки и образования: Избр. труды между. конф. Москва, 2017. С. 55.
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. № 3. С. 338–357 [*Makhnykina A.V., Prokushkin A.S., Vaganov E.A.* et al. // *J. of Siberian Federal University. Biology*. 2016. V. 3. P. 338–357.]
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-2016-9-3-338-357>
26. *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.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.07.011>
27. *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.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.024>
28. *Матвиенко А.И., Макаров М.И., Меньяло О.В.* Биологические источники почвенного CO₂ под листовенной сибирской и сосной обыкновенной // *Экология*. 2014. № 3. С. 182–188. [*Matvienko A.I., Makarov M.I., Menyaylo O.V.* *Rus. J. of Ecology*. 2014. V. 45(3) P. 174–180.]
<https://doi.org/10.7868/S0367059715020079>
29. *Van't Hoff J.H.* Lectures on Theoretical and Physical Chemistry // *Chemical Dynamics*. Part I. 1898. P. 224–229.
30. *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.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.03.009>
31. *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.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00899.x>
32. *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 [*Chebakova N.M., Schulze E.-D., Vygodskaya N.N.* et al. *Biology Bulletin*. 2014. V. 1. P. 65–75.]
<https://doi.org/10.7868/S0002332914010044>
33. *Тимохина А.В., Прокушкин А.С., Онучин А.А.* и др. Динамика приземной концентрации CO₂ в среднетаежной подзоне Приенисейской Сибири // *Экология*. 2015. № 2. С. 110–119 [*Timokhina A.V., Prokushkin A.S., Onuchin A.A.* et al. // *Rus. J. of Ecology*. 2015. V. 2. P. 110–119.]
<https://doi.org/10.7868/S0367059715020122>
34. *Matteucci M., Gruening C., Godeb 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.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.05.017>
35. *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.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpp106>