УДК 574.45

ЗИМНЕЕ ПОЧВЕННОЕ ДЫХАНИЕ В ЭКОСИСТЕМАХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ: СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ОЦЕНКИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ТРЕХ МЕТОДОВ ИЗМЕРЕНИЙ

© 2021 г. А. В. Панов^{*a*, *}, А. С. Прокушкин^{*a*}, Г. К. Зражевская^{*a*}, А. В. Урбан^{*a*}, В. И. Зырянов^{*a*}, Н. В. Сиденко^{*a*}, М. Хайманн^{*b*, *c*}

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, Россия 660036 Красноярск, Академгородок, 50/28

^bИнститут биогеохимии общества Макса Планка, Германия 07745 Йена, ул. Ганса Кнолля, 10

^сУниверситет Хельсинки, Институт исследования атмосферных и наземных систем,

Финляндия 00560 Хельсинки, ул. Густава Хеллстремина, 26

*e-mail: alexey.v.panov@gmail.com Поступила в редакцию 03.03.2020 г. После доработки 04.06.2020 г. Принята к публикации 30.06.2020 г.

Представлены результаты измерений зимнего почвенного дыхания, проведенных в ключевых экосистемах среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири с использованием нескольких методических подходов: измерение дыхания закрытыми динамическими камерами с поверхности почвы и снега, расчет молекулярной диффузии газа сквозь снежный покров, оценка эмиссии CO₂ методом турбулентных пульсаций. Проанализированы величины дыхания, полученные разными методами измерений, с обсуждением значимости различий между ними, возможности и ограничений их применения. Приведены оценки значений дыхания почвы в зимний период для разных экосистем среднетаежной подзоны Сибири.

Ключевые слова: диоксид углерода, зимнее почвенное дыхание, закрытые динамические камеры, молекулярная диффузия газа, Eddy Covariance, Средняя Сибирь **DOI:** 10.31857/S0367059721020098

Среди биогенных потоков диоксида углерода (СО₂) его эмиссия с поверхности почвы – "почвенное дыхание" – наиболее мощный источник, ежегодно приносящий в атмосферу до 80 Пг углерода [1-3]. Дыхание почв в зимний период априори считалось исследователями незначительным из-за низкой температуры, доступности почвенной влаги, содержания лабильного углерода и прочих факторов, ингибирующих почвенные метаболические процессы. Однако первые же результаты исследований показали несостоятельность существующего взгляда [4-6]. В настоящее время отмечается, что в регионах с продолжительными периодами устойчивого снежного покрова зимнее почвенное дыхание в зависимости от типа ценоза и погодных условий составляет от 5 до 45% величины годовой эмиссии СО₂, формируемой растительным покровом и почвой [7-15]. Как следствие, оно выступает одним из важнейших и вместе с тем наименее учтенных компонентов углеродного баланса наземных экосистем, оценки которого востребованы для верификации существующих биогеохимических моделей [16-18].

Однако эта задача усложняется из-за отсутствия единого мнения о наиболее приемлемом методе измерений зимнего почвенного дыхания, для каждого из которых существуют свои преимущества и недостатки.

Цель настоящей работы — сравнительная оценка результатов измерений зимнего почвенного дыхания, проведенных в преобладающих экосистемах среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири с использованием трех разных методических подходов: измерение дыхания закрытыми динамическими камерами с поверхности почвы и снега, расчет молекулярной диффузии газа сквозь снежный покров, оценка эмиссии CO₂ методом турбулентных пульсаций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен в среднетаежной подзоне Приенисейской Сибири вблизи п. Зотино (60° с.ш., 90° в.д.) Туруханского района Красноярского края. Тип климата – континентальный: суровая и снежная зима и умеренно теп-

Участок наблюдений	Преобладающие древесные породы	Метод измерений*	H _{snow} , см	ρ _{snow} , кг м ⁻³	$\Phi_{ m snow}$
Смешанный лес	Betula pubescens Ehrh.; Populus tremula L.	1, 2, 3	70.1	198.2	0.78
Сосняк лишайниковый	Pinus sylvestris L.	1, 2, 3, 4	76.3	191.9	0.79
Сосняк лишайниково-зелено- мошный	Pinus sylvestris L.	1, 2, 3	73.6	187.2	0.80
Темнохвойный лес	Abies sibirica Ledeb.; Picea obovata Ledeb.	1, 2, 3, 4	79.1	211.6	0.77
Сосновый рям	Pinus sylvestris L.	1, 2, 3, 4	80	220.7	0.76

Таблица 1. Характеристики участков наблюдений в экосистемах среднетаежной подзоны Сибири

* $1 - F_{soil}$; $2 - F_{snow}$; $3 - F_{diff}$; $4 - F_{ec}$.

лое и влажное лето. Рельеф местности представляет собой чередование уплощённых холмов, валов и грив. Особенности геоморфологии, литологии и климата приводят к значительной заболоченности территории. Более подробная характеристика района исследований представлена в работе [19].

Измерения проводили в рамках зимнего полевого эксперимента на базе Средне-Енисейского ОЭП Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Международная обсерватория ZOTTO) в период с 26.01.2018 г. по 06.02.2018 г. в пяти ключевых экосистемах района исследований (табл. 1), где вдоль 15-20-метровых трансект закладывали по 3 пробные площадки размером 1.5 × 1.5 м, на каждой из которых в трехкратной повторности проводили измерения почвенного дыхания двумя методами: 1) измерение дыхания закрытыми динамическими камерами с поверхности почвы (F_{soil}) и снега (F_{snow}) ; 2) расчет молекулярной диффузии газа сквозь снежный покров (F_{diff}). На трех стационарных постах круглогодичных измерений газообмена CO_2 [19], а именно в сосновом ряме, сосняке лишайниковом и темнохвойном лесу, в качестве третьего подхода к оценке эмиссионного потока диоксида углерода был использован метод турбулентных пульсаций (ТП, F_{ec}).

При оценке F_{soil} эмиссионный поток CO₂ измеряли непосредственно с поверхности почвы. Площадь удаления снега при этом была минимально необходимой для установки поливинилхлоридных (ПВХ) колец площадью 165 см² ($\emptyset = 15.24$ см) и внутренним объемом 1881 см³. Кольца устанавливали на поверхность почвы с заглублением на 1 – 2 см за сутки до начала измерений. Для максимально возможного сохранения микроклиматических условий отверстие в снеговом покрове закрывали теплоизоляционным материалом, а в кольца помещали снег, удаляемый непосредственно перед измерениями. Дыхание почвы определяли инфракрасным (ИК) газоанализатором закрытого типа LI-6400 (Li-Cor Inc., США) в трехкратной по-

ЭКОЛОГИЯ № 2 2021

вторности с параллельными измерениями температуры почвы (T_{soil}) на глубине 10 см.

Метод измерения потока F_{snow} отличался от F_{soil} тем, что эмиссию CO₂ оценивали с поверхности снежного покрова. Для устойчивого размещения камеры на поверхности снега система была снабжена дополнительным ПВХ экраном площадью 30×30 см согласно методическим рекомендациям, изложенным в работе [13], что минимизировало уплотнение снежного покрова при установке камеры и сохраняло заданный расчетный объем в закрытой динамической системе. Уравнения расчетов почвенного дыхания не различались для F_{soil} и F_{snow} .

Градиентный (диффузионный) метод оценки эмиссии CO_2 (F_{diff}) был основан на расчете молекулярной диффузии газа сквозь толщу снежного покрова согласно первому закону диффузии Фика:

$$F_{\rm diff} = -\Phi t D (dc/dz). \tag{1}$$

Здесь dc/dz, µмоль моль⁻¹ м⁻¹ – градиент концентрации CO₂ между двумя точками измерений, где поток частиц вещества пропорционален градиенту потенциала; Ф – порозность снега; t – индекс кривизны; D – коэффициент диффузии газа (м² с⁻¹), подлежащий корректировке по температуре (T) и давлению (P):

$$D \times 10^{-4} = D_c (P_0 / P_{\text{snow}}) (T_{\text{snow}} / T_0)^{\alpha},$$
 (2)

где D_c — константа диффузии CO₂ в воздухе (0.138 × 10⁻⁴ м² с⁻¹) при стандартной температуре воздуха ($T_0 = 273$ K) и атмосферном давлении ($P_0 = 101.3 \text{ к}\Pi a$); T_{snow} и P_{snow} — температура и давление в толще снега; $\alpha = 1.81$ — теоретический коэффициент [20].

Концентрацию диоксида углерода (µмоль моль⁻¹) в профиле снежного покрова измеряли ИК датчиком CO₂ GMP-222 с индикатором измерений MI70 (Vaisala Oyj, Финляндия). Шаг измерений составлял 10 см на всю глубину снеговой колонки. Полученные результаты были скорректированы по значениям температуры (T_{snow}) и давления (P_{snow}). Измерение T_{snow} по градиенту проводили с помощью датчика температуры TR-52 (T&D согр., Япония). Датчики CO₂ и температуры заглубляли в толщу снега не менее чем на 50 см. Эффект адвективного переноса, отмеченный в работе [20], был исключен проведением измерений в безветренную погоду. На участках отбирали керны снега (n = 3) для определения его плотности (ρ_{snow}) в лаборатории. На основе значений плотности снега и стандартной плотности льда были рассчитаны порозность снега (Φ) и индекс кривизны (t):

$$\Phi = 1 - (\rho_{\text{snow}} / \rho_{\text{ice}}); \qquad (3)$$

$$t = 1 - (1 - \Phi)^{2/3}, \qquad (4)$$

где ρ_{snow} — плотность снега; $\rho_{ice} = 917$ кг м⁻³.

Величины почвенного дыхания, измеренные методом турбулентных пульсаций (F_{ec}), были усреднены за весь период полевых исследований (26.01 – 06.02.2018 г.) для трех выше приведенных экосистем (см. табл. 1). Метод турбулентных пульсаций ("Eddy Covariance") [21, 22] основан на измерении высокочастотных (5-20 Гц) колебаний: 1) трех компонентов скорости ветра: двух – по горизонтальным осям (u, v), перпендикулярным друг другу, и одной – по вертикальной оси (w); 2) температуры воздуха и 3) концентрации СО₂ и H₂O в атмосферном воздухе. Измерения компонентов (1) и (2) проводили с помощью ультразвуковых 3-D анемометров-термометров: ME-TEK USA-1 (METEK GmbH, Германия), Gill R3-50 (Gill Instruments, Великобритания), а (3) – ИК газоанализаторами закрытого типа: LI-7200 и LI-7210 (Li-Cor Inc., США). При расчете эмиссии CO₂ методом ТП горизонтальный ветровой компонент и', отражающий изменения скорости ветра под пологом леса и адвекцию газа сквозь снежный покров [20], выступал индикатором формирования кинетической энергии турбулентности. При усреднении и расчетах почвенного дыхания, согласно алгоритму Райхштайна [23], использовали величины обменных потоков СО₂ выше минимального порогового значения $u' \ge 0.2$ м/с.

Статистическую обработку результатов измерений проводили на основе программных пакетов Statistica 12 (StatSoft, США) и StatPlus 7 (AnalystSoft, Канада).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительная оценка результатов измерений зимнего почвенного дыхания, полученных разными методами

В табл. 2 приведены результаты измерений почвенного дыхания, проведенных в зимний период 2018 г. в экосистемах среднетаежной подзо-

ны Приенисейской Сибири с использованием трех методов: измерение дыхания закрытыми динамическими камерами с поверхности почвы (F_{soil}) и снега (F_{snow}) ; расчет молекулярной диффузии газа сквозь снежный покров (F_{diff}); оценка эмиссии CO₂ методом TП (F_{ec}). В целом двухфакторный дисперсионный анализ значений дыхания, полученных с применением разных методов измерений для всей выборки исследуемых экосистем, показал наличие статистически значимых различий как между участками наблюдений (F == 18.66; p = 0.00000), так и методами измерений (F = 29.72; p = 0.00000). В ходе парных множественных сравнений групповых средних значений для участков наблюдений посредством апостериорного критерия Бонферрони (табл. 3) отмечено, что результаты измерений статистически различаются между участками смешанного леса и сосняка лишайниково-зеленомошного, а для соснового ряма обнаружены значимые различия в величинах дыхания со всеми биотопами, за исключением темнохвойного леса.

Значения величин дыхания на участках темнохвойного леса и сосняка лишайниково-зеленомошного различаются, но не отличаются от показателей, наблюдаемых в смешанном лесу и сосняке лишайниковом. В свою очередь различие величин дыхания в сосняке лишайниковом и смешанном лесу статистически значимо, но отсутствует при сравнении со значениями в сосняке лишайниковозеленомошном. При парных множественных сравнениях групповых средних величин между методами измерений (см. табл. 3) отмечены статистически значимые различия для групп $F_{\rm diff} - F_{\rm ec}$ (p = 0.00000), $F_{\rm ec} - F_{\rm soil}$ (p = 0.00386) и их отсутствие в группах $F_{\rm diff} - F_{\rm sonw}$ и $F_{\rm diff} - F_{\rm soil}$.

Среднее значение *F*_{soil} для всей выборки экосистем составляет 0.97 \pm 0.29 µмоль м⁻² с⁻¹, что на 10% выше средних показателей $F_{\text{snow}}(F_{\text{snow}}/F_{\text{soil}}=0.9)$ и на 20% выше $F_{\text{diff}}(F_{\text{soil}}=0.8)$ (см. табл. 2). Полученные нами отношения ниже 3-кратных различий, отмеченных Макдауэллом с соавт. [13] для участка соснового леса с примесью листопадных пород деревьев в северном Айдахо (США) и предполагавших переоценку *F*_{soil} за счет латеральной диффузии CO₂, возникающей при удалении снежного покрова. Мы не наблюдали подобного эффекта, что могло быть обусловлено большей порозностью снега (см. табл. 1) в сравнении со значением 0.4, приводимом в работе [13], и значительно меньшим градиентом СО₂ в толще снега (рис. 1) в сравнении с диапазоном 2000-3000 µмоль моль⁻¹, отмеченным в исследованиях [15, 24]. Исходя из опыта применения F_{soil} в нашей работе, можно отметить, что технически данный метод более ориентирован на оценку пространственной изменчи-

Участок наблюдений	F _{soil}	F _{snow}	F _{diff}	F _{ec}	$F_{\rm snow}/F_{\rm soil}$	$F_{\rm diff}/F_{\rm soil}$	$F_{\rm snow}/F_{\rm diff}$
Смешанный лес	0.65	<u>0.79</u>	<u>0.26</u>	н/д	1.2	0.4	2.1
	0.05	0.23	0.05				
Сосняк лишайниковый	<u>0.79</u>	<u>0.84</u>	<u>0.58</u>	<u>0.21</u>	1.1	0.7	1.5
	0.09	0.07	0.07	0.07			
Сосняк лишайниково- зеленомошный	<u>1.06</u>	<u>0.95</u>	<u>1.47</u>	н/д	0.9	1.4	0.7
	0.09	0.29	0.11				
Темнохвойный лес	<u>0.94</u>	<u>0.72</u>	<u>0.80</u>	<u>0.32</u>	0.8	0.7	0.9
	0.26	0.20	0.13	0.08			
Сосновый рям	<u>1.41</u>	<u>0.71</u>	<u>1.04</u>	<u>0.12</u>	0.5	1.0	0.7
	0.49	0.31	0.19	0.06			
Среднее	<u>0.97</u>	<u>0.80</u>	<u>0.83</u>	<u>0.22</u>	0.9	0.8	1.2
	0.29	0.10	0.46	0.09			

Таблица 2. Зимнее почвенное дыхание в экосистемах среднетаежной подзоны Сибири

Примечание. Над чертой – μ , под чертой – σ ; н/д – нет данных.

Таблица 3. Парные сравнения групповых средних значений дыхания с использованием критерия Бонферрони

Фактор	Сравниваемые группы													
Furtop	Между группами: участок наблюдений													
Участок*	1-2	1-3		1-4	1 – 5	2 –	- 3	2-4 2-		- 5	3 - 4		5	4-5
<i>p</i> -значение**	0.06289	0.00342		0.00038	0.03074	1.00000		1.00000	0.00000		1.00000	0.00000		0.00000
Метол	Внутри групп: участок наблюдений													
меюд	1-2	1-3		1 – 4	1 – 5	2-3		2 - 4	2 - 5		3-4 3		5	4 – 5
$F_{\rm diff}$	1.00000	0.082	89	0.00048	0.05835	1.00	000	0.03976	0.00	032	0.69360	0.00)00	0.00000
F _{ec}	1.00000	1.000	00	н/д	н/д	1.00	000	н/д	H/	⁄д	н/д	н/д		н/д
F _{snow}	1.00000	1.000	00	1.00000	0.22792	1.00	000	1.00000	0.29050		1.00000 1.0		000	1.00000
F _{soil}	0.00015	0.000	00	0.00000	0.00979	1.00	000	0.08156	1.00	000	1.00000	0.138	345	0.00213
	Между группами: метод измерений													
р-значение	$F_{\rm diff} - I$	$F_{\rm diff} - F_{\rm ec}$ $F_{\rm diff}$		$F_{\rm f} - F_{\rm snow}$	$F_{\rm diff} - F$, soil		$F_{\rm ec} - F_{\rm snow}$		$F_{\rm ec} - F_{\rm soil}$			$F_{ m snow} - F_{ m soil}$	
	0.0000	00 0		.12049	1.00000			0.00000		0.00000			0.00386	
Vuortov	Внутри групп: метод измерений													
y yacıok	$F_{\rm diff} - I$	$-F_{\rm ec}$ $F_{\rm diff}$		$F_{\rm fr} - F_{\rm snow}$	$F_{\rm diff} - F_{\rm soil}$		$F_{\rm ec} - F_{\rm snow}$		$F_{\rm ec} - F_{\rm soil}$		1	$F_{\rm snow} - F_{\rm soil}$		
1	0.0000	001 0		0.18760 0.0791		8	0.00094			0.00000			0.00000	
2	0.0610)1 1.		.00000 1.0000		0	0.05252		0.00046			0.26896		
3	0.2147	.21470 0.		.31429	0.68470		0.00032			0.00109			1.00000	
4	н/д	н/д 0.003		.00369	0.06371		н/д			н/д		1.00000		
5	н/д	н/д 0.00		.00007	0.00212		н/д		н/д			1.00000		

* 1 – сосновый рям; 2 – темнохвойный лес; 3 – сосняк лишайниковый; 4 – смешанный лес; 5 – сосняк лишайниково-зеленомошный.

** Различия значимы при p < .05000 (выделено жирным шрифтом).



Рис. 1. Градиент концентрации диоксида углерода в толще снежного покрова на участках наблюдений в экосистемах.

вости дыхания в пределах одного или нескольких биотопов, но не предполагает систематических измерений на одной и той же выбранной точке из-за нарушения микроклиматических условий (промерзание почвы при удалении снега). Вместе с тем метод F_{soil} следует считать контрольным для альтернативных методов измерений дыхания.

В отличие от F_{soil} оценка дыхания с поверхности снега (F_{snow}) предотвращает его нарушение и при статичном пуле СО₂ (до выпадения свежего снега) должна обеспечивать достоверность результатов [13] с сохранением простоты измерений. В ходе экспериментов установлено (см. табл. 2), что среднее значение F_{snow} для исследуемых экосистем составляет 0.80 ± 0.10 имоль м⁻² с⁻¹. За исключением соснового ряма, где наблюдалось наиболее существенное расхождение значений $F_{\rm snow}$ и $F_{\rm soil}$, различие на остальных участках наблюдений достигает 20% как в сторону увеличения величин ($F_{\text{snow}}/F_{\text{soil}} = 1.2$), так и их снижения ($F_{\text{snow}}/F_{\text{soil}} = 0.8$). В свою очередь отношение $F_{\rm snow}/F_{\rm diff}$ варьирует от 0.7 до 2.1, что входит в диапазон 0.2–5.5, представленный в работе [25], но в среднем выше величин 0.37 [26] и 1.03 [13]. Так, в работе Г. Винстона с соавт. [25] широкий диапазон значений $F_{\rm snow}/F_{\rm diff}$ объясняется мозаичностью снежного покрова, а М. Маст с соавт. [26] выделяют проблему недостаточной герметизации между камерой и снегом, предлагая увеличить время измерений до получаса, что в свою очередь может выступать причиной занижения потока. В целом статистически значимые различия значений с контрольным F_{soil} как для всей выборки экосистем (см. табл. 3), так и отдельных участков наблюдений, за исключением соснового ряма (p = 0.00000), ограничивают возможность применения метода F_{snow} для измерений зимнего дыхания, по крайней мере в рамках маршрутных исследований, не предполагающих верификации полученных результатов определением контрольных значений F_{soil} .

Метод оценки эмиссии СО2 при расчете молекулярной диффузии газа сквозь снег (F_{diff}) почти полностью исключает фактор нарушения снежного покрова [27], но основан на ряде допущений. Оценка $F_{\rm diff}$ предполагает наличие статичного пула СО₂ в толще снега и требует высокой точности и повторности измерений Ф и t, что, согласно [28], служит основным источником ошибки в расчетах диффузии газа в связи с неоднородной структурой снега [25]. Среднее значение F_{diff} для участков наблюдений в разных биотопах достигает 0.83 ± 0.46 µмоль м⁻² с⁻¹ (см. табл. 2). Высокое стандартное отклонение $F_{\rm diff}$ косвенно подтверждает необходимость использования большой выборки измерений для адекватной оценки диффузии газа сквозь снежный покров. По результатам наших наблюдений, наиболее существенное (до 60%) снижение величины $F_{\rm diff}$ в сравнении с F_{soil} отмечено в смешанном типе леса с минимальным среди всех участков градиентом CO_2 в толще снега (75 µмоль моль⁻¹) (см. рис. 1), и наоборот, повышение значений дыхания на 40% $(F_{\text{diff}}/F_{\text{soil}} = 1.4)$ наблюдается на участке в сосняке

ари ивности зим

лишайниково-зеленомошном с наибольшим градиентом газа (415 µмоль моль⁻¹). Очевидно, это обусловлено методическими ограничениями при расчете диффузии газа сквозь снег: отсутствие или низкий градиент и высокая порозность снега, приводящие к занижению значений F_{diff}, и наоборот, высокий градиент и более низкий Φ_{snow} , формирующие латеральную диффузию СО₂ и переоценку потока. Так, на участке соснового ряма, где величины F_{soil} и F_{diff} близки по значениям $(F_{\text{diff}}/F_{\text{soil}} = 1.0)$, и в меньшей степени в сосняке лишайниково-зеленомошном положительные температуры почвы (рис. 2) могли приводить к частичному протаиванию нижних горизонтов снега и образованию линз льда (диффузионных барьеров), обусловливая фрагментарные изменения Φ_{snow} , что также методически не учитывается при расчете F_{diff} [15].

Вместе с тем отсутствие статистически значимых различий в группе $F_{\text{diff}} - F_{\text{soil}}$ между экосистемами и для отдельных участков наблюдений (см. табл. 3), за исключением сосняка лишайникового-зеленомошного (p = 0.00212), позволяет рассматривать метод F_{diff} в качестве возможной альтернативы измерениям динамическими камерами с поверхности почвы, но предполагает высокую точность и повторность измерений характеристик снега и стационарный характер наблюдений. При выполнении данных условий использование F_{diff} может дать возможность для систематических оценок зимнего дыхания в пределах одних и тех же выбранных точек наблюдений.

Значения величин зимнего дыхания, полученные методом ТП (F_{ec}), на 75-80% ниже результатов измерений другими методами. Так, средний показатель F_{ec} для выбранных экосистем не превышает 0.22 ± 0.09 µмоль м⁻² с⁻¹. Значительное расхождение значений F_{ec} с результатами альтернативных методов измерений дыхания прослеживалось целым рядом авторов [29-31]. В частности, отмечается [6], что базовая неточность оценки дыхания методом ТП может достигать 10–15%, результаты в существенной степени зависят от турбулентных флуктуаций вертикальной скорости ветра [20] и возможно систематическое занижение потока СО₂ за счет подавленной или прерывистой турбулентности атмосферы над поверхностью земли [21, 31, 32]. В целом значимые различия величин в группе $F_{
m ec} - F_{
m soil}$, отмеченные для всей выборки экосистем (p = 0.00000) и отдельных участков (см. табл. 3), и существенное занижение потока ограничивают его использование для оценки дыхания в зимний период.

Сравнительная оценка интенсивности зимнего почвенного дыхания в экосистемах среднетаежной подзоны Сибири

Интенсивность зимнего дыхания в исследуемых экосистемах среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири в зависимости от метода измерений ($F_{\text{soil}}, F_{\text{snow}}, F_{\text{diff}}$) варьирует в диапазоне от 0.549 ± 0.26 до 1.16 ± 0.13 µмоль м⁻² с⁻¹ при среднем значении 0.86 ± 0.37 µмоль м⁻² с⁻¹. На всех участках наблюдений температура почвы на глубине 10 см (T_{soil}) была существенно выше порогового диапазона -5...-7°С, когда, согласно П. Бруксу с соавт. [33], недостаток почвенной влаги лимитирует почвенные метаболические процессы. Наименьшие средние величины дыхания почвы наблюдаются в смешанном типе леса и сосняке лишайниковом (см. табл. 2, рис. 2), где отмечены наиболее низкие температуры почвы. Показатели эмиссии СО2 в сосняке лишайниковом (см. табл. 2) близки к значениям F_{soil} (0.7 µмоль м⁻² с⁻¹), полученным в работе [34] в сходное время измерений (конец января) на участке с доминированием сосны скрученной (Pinus contorta Dougl. ex Loud.) (Монтана, США), но величины F_{snow} несколько выше – на уровне 0.6 и 0.5 µмоль м⁻² с⁻¹ соответственно для участков леса с преобладанием сосны Банкса (Pinus banksiana Lamb.) в провинции Манитоба (Канада) [6] и сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.) непосредственно в нашем районе исследований [35]. Различие со значениями F_{snow}, представленными в работе О.Б. Шибистовой с соавт. [35] на уровне 0.5 μ моль м⁻² с⁻¹, очевидно, связано с более поздним временем измерений – перед сходом снежного покрова (первая декада мая), когда температура почвы выше, а порозность значительно ниже и в толще снега отмечается наличие линз и горизонтов льда. Такие диффузионные барьеры формируют существенный градиент СО₂, препятствуя его транспорту на поверхность [15, 36], и при измерении потока с поверхности снега ($F_{\rm snow}$) могут занижать итоговые значения [25, 26, 37]. Так, в работе [38] отмечено увеличение градиента СО2 от 50 µмоль моль-1 в зимний период до $830 \,\mu$ моль моль⁻¹ весной, перед сходом снега.

При сравнении результатов измерений дыхания динамическими камерами и методом ТП (см. табл. 2) обнаружено, что среднее значение F_{ec} в сосняке лишайниковом (*Pinus sylvestris* L.) существенно ниже F_{soil} и F_{snow} и находится на уровне 0.21 ± 0.07 µмоль м⁻² с⁻¹, что не противоречит данным работ [35, 39, 40]. Близкие значения F_{ec} (0.15–0.18 µмоль м⁻² с⁻¹) в период отсутствия вегетации – с ноября по март, наблюдались для участка с доминированием сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl. ех Loud.) [34]. В свою очередь для смешанного леса с преобладанием в со-



Рис. 2. Эмиссия диоксида углерода на участках наблюдений в экосистемах: а – смешанный лес; б – сосняк лишайниковый; в – сосняк лишайниково-зеленомошный; г – темнохвойный лес; д – сосновый рям, и температура почвы на глубине 10 см: $1 - F_{soil}$; $2 - F_{snow}$; $3 - F_{diff}$.

ставе листопадных пород деревьев [15] F_{ec} отмечен на уровне 0.7 µмоль $M^{-2} c^{-1}$, что обусловлено сушественно меньшей степенью континентальности и более мягким климатом в районе (Мичиган, США), где проводили исследования Б. Сеок с соавт. Однако сходные по величине значения $F_{\rm ec}$ наблюдались и непосредственно в районе наших исследований на участке смешанного леса с преобладанием в породном составе пихты сибирской (Abies sibirica Ledeb.), ели сибирской (Picea obovata Ledeb.), березы пушистой (Betula pubescens Ehrh.) и осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), а также на участке с доминированием березы пушистой (Betula pubescens Ehrh.) [41], где значения F_{ec} достигали 0.7 и 0.9 μ моль м⁻² с⁻¹ соответственно. Данные величины даже выше полученных нами результатов измерений динамическими камерами (см. табл. 2, рис. 2), однако они отмечались К. Рёзер с соавт. [41] в октябре, непосредственно после прекращения физиологической активности растительного покрова, что допускает дальнейшее снижение потока.

Более высокие значения дыхания (см. табл. 2, рис. 2) наблюдаются на участке темнохвойного леса со слабоотрицательной T_{soil} , что достаточно близко к величинам 0.9–1.2 µмоль м⁻² с⁻¹ при T_{soil} около 0°С для насаждения с доминированием ели черной (Picea mariana Mill.) [7]. В свою очередь на участке темнохвойного леса с преобладанием в породном составе пихты Дугласа (Pseudotsuga menziesii var. glauca) (Вайоминг, США) [13] с более низкой T_{soil} (-1.4...-1.8°С) значения F_{soil} и F_{snow} ниже представленных величин и варьируют в диапазонах 0.66-0.69 µмоль м⁻² с⁻¹ и 0.39-0.47 µмоль м⁻² с⁻¹ соответственно. Однако для насаждения с преобладанием ели Энгельмана (Picea engelmannii Parry ex Engelm.) в той же работе [13], в которой отмечались уже более высокие температуры почвы ($-0.13...-0.20^{\circ}$ С), поток F_{soil} возрастает до 1.57–1.67 µмоль м⁻² с⁻¹, а F_{snow} остается на уровне 0.30-0.60 µмоль м⁻² с⁻¹. Среднее значение F_{ec} в темнохвойном насаждении существенно ниже величин прямых измерений динамическими камерами и не превышает 0.32 ± 0.08 µмоль м⁻² с⁻¹ (см. табл. 2), что находится в диапазоне $F_{\rm ec}$ от 0.1 до 0.4 µмоль M^{-2} c⁻¹ [42], представленном для участка леса с преобладанием в породном составе пихты шершавоплодной (Abies lasiocarpa Nutall), ели Энгельмана (Picea engelmannii Parry ex Engelm.) и сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud.), и близко со средним значением 0.4 μ моль м⁻² с⁻¹ для ельника мелкотравно-зеленомошного на территории Валдайского национального парка [43]. Для насаждения с доминированием пихты сибирской (Abies sibirica Ledeb.) [41] величины F_{ec} выше и находятся на уровне 0.6-0.8 µмоль м⁻² с⁻¹, но

ЭКОЛОГИЯ № 2 2021

отмечены вскоре после окончания вегетационного сезона и могли быть завышенными.

На участках наблюдений со значениями T_{soil} выше нуля почвенное дыхание резко возрастает, что было отмечено в исследовании [26], а позднее в работе [42] выявлено 6-кратное увеличение интенсивности дыхания при переходе температуры почвы выше нулевой отметки на 0.3-0.5°С. В ходе наших экспериментов наибольшие показатели выделения СО₂ наблюдаются на участках сосняка лишайниково-зеленомошного и соснового ряма (см. табл. 2, рис. 2) с положительными T_{soil}, что подтверждается рядом других исследований. Так, резкое увеличение зимнего дыхания при положительных температурах почвы приводится для северного Айдахо (США) [13], где на участке соснового леса с примесью листопадных пород деревьев, преобладанием в породном составе сосны желтой (Pinus ponderosa Dougl. ex Laws.), пихты Дугласа (Pseudotsuga menziesii var. glauca), лиственницы западной (Larix occidentalis Nutt.), пихты великой (Abies grandis (D. Don ex Lamb.) Lindl.) и березы бумажной (Betula papyri-fera Marsh.) наблюдалось возрастание потока F_{soil} от 1.86 до 2.54 µмоль м⁻² c^{-1} и F_{snow} от 0.67 до 0.77 µмоль м⁻² c^{-1} при повышении T_{soil} на 0.15°С – от 0.94 до 1.09°С. Еще более высокие зимние значения F_{soil} (до 2.6 μ моль м⁻² с⁻¹) при положительных температурах почвы приведены для участка торфяного болота в Бебжанском национальном парке (Польша) в работе [44]. Вместе с тем среднее значение F_{ec} на участке соснового ряма по результатам наших исследований не превышает 0.12 ± 0.06 µмоль м⁻² с⁻¹, что несколько ниже зимних показателей $F_{\rm ec}$ для участков сфагнового болота на европейской территории России (0.3 μ моль м⁻² с⁻¹) [45], Европейском Северо-Востоке России $(0.3-0.4 \mu \text{моль } \text{м}^{-2} \text{ c}^{-1})$ [46] и непосредственно в районе наших исследований (0.3-0.5 µмоль м⁻² с⁻¹) [40].

Таким образом, впервые проведены сравнительные исследования зимнего дыхания в преобладающих экосистемах среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири с применением разных методических подходов: измерение дыхания закрытыми динамическими камерами с поверхности почвы (F_{soil}) и снега (F_{snow}), расчет молекулярной диффузии газа сквозь снежный покров (F_{diff}) и оценка эмиссии СО2 методом турбулентных пульсаций (F_{ec}). Отмечены статистически значимые различия как между участками наблюдений (F = 18.66; p = 0.00000), так и методами измерений (F = 29.72; p = 0.00000), при этом для отдельных биотопов и сравниваемых методов различия могут быть незначимы, что и определяет ситуативные возможности и ограничения в их применении.

Метод *F*_{soil} следует считать контрольным для верификации значений дыхания, полученных

альтернативными методами измерений. Именно применение F_{soil} планируется нами в дальнейших работах. Вместе с тем выявленное отсутствие значимых различий в группе $F_{\text{diff}} - F_{\text{soil}}$ для выборки экосистем позволяет рассматривать метод F_{diff} в качестве возможной альтернативы измерениям динамическими камерами с поверхности почвы. При этом если F_{soil} технически более ориентирован на оценку пространственной изменчивости дыхания в пределах одного или нескольких биотопов и не предполагает систематических измерений на одной и той же выбранной точке из-за нарушения микроклиматических условий, то $F_{\rm diff}$ может дать возможность для систематических оценок зимнего дыхания на выбранных точках наблюлений. но прелусматривает высокую точность и повторность измерений характеристик снега и стационарный характер наблюдений.

Интенсивность зимнего дыхания в экосистемах среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири в зависимости от метода измерений варьирует в диапазоне от 0.549 ± 0.26 до $1.16 \pm$ \pm 0.13 µмоль м⁻² с⁻¹ при среднем значении 0.86 \pm ± 0.37 µмоль м⁻² с⁻¹. В результате сопоставления показателей интенсивности зимнего дыхания для разных экосистем с их средними значениями за вегетационный сезон (например [47]) отмечено, что зимний эмиссионный поток СО₂ в районе исследований варьирует от 8 до 45% от его летних значений в зависимости от биотопа. При этом наибольшая активность приходится на долю болотных экосистем, сохраняющих интенсивность зимнего дыхания на уровне 45% от летней эмиссии СО₂, и несколько меньшие значения (20-30%) отмечены на участках в темнохвойном и сосновых лесах. Насаждения с преобладанием листопадных пород деревьев, стабильно демонстрирующие наибольшие значения эмиссионного потока СО₂ в течение вегетационного сезона, в зимний период наименее активны (8% от летних показателей дыхания).

Продолжение работ по изучению зимнего дыхания и планируемое в дальнейшем сопряжение оценок, полученных для ключевых экосистем в районе обсерватории ZOTTO, с рассчитанными классами земной поверхности и их относительным вкладом в вариации концентраций парниковых газов в приземной атмосфере в зоне охвата измерений ("футпринта") обсерватории [19, 48] позволят определить долю зимней почвенной эмиссии экосистем в регистрируемой динамике содержания диоксида углерода в атмосфере.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда науки в рамках научного проекта № 18-45-243003 "Дыхание лесов Сибири: региональный анализ стоков и источников углерода атмосферы в экосистемах ключевых био-

климатических зон бассейна р. Енисей", Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научных проектов № 18-05-00235 А, № 18-05-60203 Арктика и Общества Макса Планка (Германия).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Schlesinger W.H., Andrews J.A. Soil respiration and the global carbon cycle // Biogeochemistry. 2000. V. 48. № 1. P. 7–20.
- Raich J.W., Potter C.S., Bhagawati D. Interannual variability in global soil respiration, 1980–94 // Glob. Chang. Biol. 2002. V. 8. № 8. P. 800–812.
- Bond-Lambert B., Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record // Nature. 2010. V. 464. P. 579–582.
- Sommerfeld R.A., Mosier A.R., Musselman R.C. CO₂, CH₄ and N₂O flux through a Wyoming snowpack and implications for global budgets // Nature. 1993. V. 361. P. 140–142.
- Zimov S.A., Davidov S.P., Voropaev Y.V. et al. Siberian CO₂ efflux in winter as a CO₂ source and cause of seasonality in atmospheric CO₂ // Climatic Change. 1996. V. 33. № 1. P. 111–120.
- Goulden M.L., Daube B.C., Fan S.-M. et al. Physiological responses of a black spruce forest to weather // J. Geophys. Res. 1997. V. 102. P. 28987–28996.
- Winston G.C., Sundquist E.T., Stephens B.B., Trumbore S.E. Winter CO₂ fluxes in a boreal forest // J. Geophys. Res. 1997. V. 102. № D24. P. 795–804.
- 8. *Кудеяров В.Н., Курганова И.Н.* Дыхание почв России: анализ базы данных, многолетний мониторинг, моделирование, общие оценки // Почвоведение. 2005. № 9. С. 1112–1121.
- 9. *Карелин Д.В.* Функционирование криогенных экосистем Северной Евразии и Аляски: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 56 с.
- Сапронов Д.В. Многолетняя динамика эмиссии СО₂ из серых лесных и дерново-подзолистых почв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 21 с.
- 11. *Курганова И.Н.* Эмиссия и баланс диоксида углерода в наземных экосистемах России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2010. 50 с.
- Merbold L., Rogiers N., Eugster W. Winter CO₂ fluxes in a sub-alpine grassland in relation to snow cover, radiation and temperature // Biogeochemistry. 2012. V. 111. P. 287–302.
- McDowell N.G., Marshall J.D., Hooker T.D., Musselman R. Estimating CO₂ flux from snowpacks at three sites in the Rocky Mountains // Tree Physiol. 2000. V. 20. P. 745–753.
- Larsen K.S., Ibrom A., Jonasson S. et al. Significance of cold-season respiration and photosynthesis in a subarctic heath ecosystem in northern Sweden // Global Change Biol. 2007. V. 13. № 7. P. 1498–1508.
- 15. *Seok B., Helmig D., Williams M.W.* et al. An automated system for continuous measurements of trace gas fluxes through snow: an evaluation of the gas diffusion meth-

ЭКОЛОГИЯ № 2 2021

od at a subalpine forest site, Niwot Ridge, Colorado // Biogeochemistry. 2009. V. 95. № 1. P. 95–113.

- Замолодчиков Д.Г. Баланс углерода в тундровых и лесных экосистемах России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 61 с.
- 17. Wang T., Ciais P., Piao S.L. et al. Controls on winter ecosystem respiration in temperate and boreal ecosystems // Biogeosciences. 2011. V. 8. № 7. P. 2009–2025.
- *Kittler F., Eugster W., Foken T.* et al. High-quality eddycovariance CO₂ budgets under cold climate conditions // J. Geophys. Res. Biogeosci. 2017. V. 122. P. 2064–2084.
- Heimann M., Schulze E.-D., Winderlich J. et al. The Zotino tall tower observatory (ZOTTO): quantifying large scale biogeochemical changes in Central Siberia // Nova Acta Leopoldina. 2014. V. 399. P. 51–64.
- Bowling D.R., Massman W.J. Persistent wind-induced enhancement of diffusive CO₂ transport in a mountain forest snowpack // J. Geophys. Res. 2011. V. 116. P. 1–15.
- 21. *Baldocchi D.D.* Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: Past, present and future // Global Change Biol. 2003. V. 9. № 4. P. 479–492.
- Burba G. Eddy covariance method for scientific, industrial, agricultural and regulatory applications: a field book on measuring ecosystem gas exchange and areal emission rates. Li-Cor Biosciences, Lincoln, NE, USA, 2013. 331 p.
- Reichstein M., Falge E., Baldocchi D. et al. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm // Glob. Chang. Biol. 2005. V. 11. № 9. P. 1424–1439.
- 24. *Massman W., Sommerfeld R.A., Mosier A.R.* et al. A model investigation of turbulence-driven pressurepumping effects on the rate of diffusion of CO₂, N₂O and CH₄ through layered snowpacks // J. Geophys. Res. 1997. V. 102. № D15. P. 18851–18863.
- Winston G.C., Stephens B.B., Sundquist E.T. et al. Seasonal variability in CO₂ transport through snow in a boreal forest: biogeochemistry of seasonally snow-covered catchments / Eds. Tonnessen K.A., Williams M.W. and Tranter M. IAHS Publ., 1995. P. 61–70.
- Mast M.A., Wickland K.P., Striegl R.T., Clow D.W. Winter fluxes of CO₂ and CH₄ from subalpine soils in Rocky Mountain National Park, Colorado // Global Biogeochem. Cycles. 1998. V. 12. P. 607–620.
- Seok B., Helmig D., Liptzin D. et al. Snowpack-atmosphere gas exchanges of carbon dioxide, ozone, and nitrogen oxides ata hardwood forest site in northern Michigan // Elementa: Science of the Anthropocene. 2015. V. 3. P. 1–20.
- Sommerfeld R.A., Massman W.J., Musselman R.C., Mosier A.R. Diffusional flux of CO₂ through snow: spatial and temporal variability among alpine-subalpine sites // Global Biogeochem. Cycles. 1996. V. 10. № 3. P. 473-482.
- Norman J.M., Kucharik C.J., Gower S.T. et al. A comparison of six methods for measuring soil surface carbon dioxide fluxes // J. Geophysical Res. 1998. V. 102. N

 D24. P. 28771–28777.

- Law B.E., Baldocchi D.D., Anthoni P.M. Below canopy and soil CO₂ fluxes in a ponderosa pine forest // Agric. For. Meteorol. 1999. V. 94. P. 171–188.
- Janssens I.A., Kowalski A.S., Caulemans R. Forest floor CO₂ fluxes estimated by eddy covariance and chamberbased model // Agric. For. Meteorol. 2001. V. 106. № 1. P. 61–69.
- 32. Курбацкий А.Ф., Курбацкая Л.И. RANS-моделирование перемежающейся турбулентности в термически стратифицированном пограничном слое // Прикладная механика и техническая физика. 2013. Т. 54. № 4. С. 55–67.
- Brooks P.D., Schmidt S.K., Williams M.W. Winter production of CO₂ and N₂O from alpine tundra: environmental controls and relationship to intersystem C and N fluxes // Oecologia. 1997. V. 110. P. 403–413.
- Rains F.A., Stoy P.C., Welch C.M. et al. A comparison of methods reveals that enhanced diffusion helps explain cold-season soil CO₂ efflux in a Lodgepole pine ecosystem // Cold Reg. Sci. Technol. 2016. V. 121. P. 16–24.
- 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. № 5. P. 552–567.
- Albert M.R., Perron F.E. Ice layer and surface crust permeability in a seasonal snow pack // Hydrol. Processes. 2000. V. 14. № 18. P. 3207–3214.
- 37. Swanson A.L., Lefer B.L., Stroud V., Atlas E. Trace gas emissions through a winter snowpack in the subalpine ecosystem at Niwot Ridge, Colorado // Geophys. Res. Lett. 2005. V. 32. № 3. P. 1–5.
- Merbold L., Steinlin C., Hagedorn F. Winter greenhouse gas emissions (CO₂, CH₄ and N₂O) from a sub-alpine grassland // Biogeosci. Discuss. 2013. V. 10. P. 401–445.
- Лесные экосистемы Енисейского меридиана / Под ред. Плешикова Ф.И. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 356 с.
- 40. Чебакова Н.М., Выгодская Н.Н., Арнет А. и др. Энерго- и массообмен и продуктивность основных экосистем Сибири (по результатам измерений методом турбулентных пульсаций). 2. Углеродный обмен и продуктивность // Изв. РАН. Серия биологич. 2014. № 1. С. 65–75.
- Roser C., Montagnani L., Schulze E.-D. et al. Net CO₂ exchange rates in three different successional stages of the "Dark Taiga" of central Siberia // Tellus. 2002. V. 54B. № 5. P. 642–654.
- 42. *Monson R.K., Burns S.P., Williams M.W.* et al. The contribution of beneath-snow soil respiration to total ecosystem respiration in a high-elevation, subalpine forest // Global Biogeochem. Cycles. 2006. V. 20. № 3. P. 1–13.
- Замолодчиков Д.Г., Гитарский Л.М., Шилкин А.В. и др. Мониторинг циклов диоксида углерода и водяного пара на полигоне "Лог таежный" (Валдайский национальный парк) // Фундаментальная и прикладная климатология. 2017. Т. 1. С. 54–68.
- 44. *Tołoczko W., Niewiadomski A.* Seasonal and daily variability of CO₂ emissions from the Czerwone Bagno peat

ЭКОЛОГИЯ № 2 2021

bog in Biebrza Natiaonal Park (Ploand) // Polish Journal of Soil Science. 2017. V. L/2. P. 217–235.

- 45. Arneth A., Kurbatova J., Kolle O. et al. Comparative ecosystem-atmosphere exchange of energy and mass in a European Russian and a central Siberian bog II. Interpersonal and interannual variability of CO₂ fluxes // Tellus. 2002. V. 54B. № 5. P. 514–530.
- 46. Михайлов О.А., Загирова С.В., Мигловец М.Н., Вилле К. Потоки диоксида углерода в экосистеме мезоолиготрофного болота в переходный период осень – зима // Сибирский экологич. журн. 2013. № 2. С. 180–186. [Mikhailov O.A., Zagirova S.V., Miglovets M.N., Wille C. Carbon dioxide fluxes in the ecosystem of meso-oligotrophic peatland during the transition period from autumn to winter // Contemporary Problems of Ecology. 2013. V. 6. № 2. P. 143–148.]
- 47. Махныкина А.В., Прокушкин А.С., Меняйло О.В. и др. Влияние климатических факторов на эмиссию СО₂ из почв в среднетаежных лесах Центральной Сибири: эмиссия как функция температуры и влажности почвы // Экология. 2020. № 1. С. 51–61.
- 48. Урбан А.В., Прокушкин А.С., Корец М.А. и др. Влияние подстилающей поверхности на концентрации парниковых газов в Центральной Сибири // География и природные ресурсы. 2019. № 3. С. 32–40. [*Urban A.V., Prokushkin A.S., Korets M.A.* et al. Influence of the underlying surface on greenhouse gas concentrations in the atmosphere over central Siberia // Geography and Natural Resources. 2019. V. 40. № 3. P. 220–228.]