

УДК 630*187:582.475:551.584.4

ЭКОСИСТЕМНЫЙ ОБМЕН ДИОКСИДА УГЛЕРОДА И ВЛАГИ В СОСНЯКЕ БРУСНИЧНО-ЛИШАЙНИКОВОМ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

© 2021 г. С. В. Загирова^а, *, О. А. Михайлов^а

^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия 167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

*e-mail: zagirova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 09.06.2020 г.

После доработки 20.11.2020 г.

Принята к публикации 26.11.2020 г.

Для определения экосистемного обмена диоксида углерода в сосняке бруснично-лишайниковом выполнен анализ 8790 измерений по методу микровихревых пульсаций в летне-осенний период. Годовой цикл потоков диоксида углерода между лесом и атмосферой восстановлен с использованием регрессионных уравнений. Суммарные значения нетто-обмена диоксида углерода, gross-фотосинтеза и экосистемного дыхания соснового насаждения соответствовали -103 , -407 и 304 г С м⁻² год⁻¹. Суммарная эвапотранспирация в июне–сентябре составила 98 мм, а эффективность использования воды на gross-фотосинтез менялась в пределах 2–3 г С кг⁻¹ Н₂О. Установлена тесная связь среднесуточных значений gross-фотосинтеза и суммарного испарения влаги над лесным пологом. Экосистемный обмен диоксида углерода и эвапотранспирация в сосняке бруснично-лишайниковом значительно ниже, чем в ельнике восточно-европейской тайги, что подтверждает гипотезу о влиянии структуры лесного покрова на характеристики энерго-массообмена в приземном слое атмосферы.

Ключевые слова: лесная экосистема, метод микровихревых пульсаций, потоки газа, баланс углерода, эвапотранспирация, эффективность использования воды на фотосинтез

DOI: 10.31857/S0367059721030100

Россия остается регионом мира, где потепление климата в последние десятилетия существенно превышает среднее глобальное изменение температуры [1]. Повышение температуры и увеличение продолжительности вегетационного периода положительно повлияли на сток углерода и продукцию фитомассы в большей части бореальных лесов России [2]. По мнению некоторых авторов [3], увеличение глобальной нетто-продукции наземных экосистем (NEP) вызвано возросшей концентрацией CO₂ в атмосфере, а увеличение температуры в регионах с холодным климатом усиливало этот эффект. В условиях современного климата бореальные леса вносят значительный вклад в связывание атмосферного CO₂, однако климатические события в текущем столетии могут превратить их в источник парниковых газов, в первую очередь в зоне распространения многолетней мерзлоты [4].

Прогнозные оценки функционального состояния лесов основываются на выявлении ключевых факторов, контролирующих экосистемный обмен вещества и энергии. В последние десятилетия в исследованиях энерго-массообмена локальных экосистем, прежде всего за рубежом, широ-

кое применение нашел метод микровихревых пульсаций [5]. С помощью этого метода установлено, что реакция обмена CO₂ в лесных насаждениях на повышение температуры зависит от водного баланса [6, 7]. При дефиците влаги в приземной атмосфере и экстремально высокой температуре в летний период снижаются фотосинтетический сток углерода [8, 9] и эффективность использования света на фотосинтез [10]. Компиляция результатов долговременных измерений методом микровихревых пульсаций показала, что суммарный нетто-обмен диоксида углерода в хвойных лесах бореальной зоны варьирует от -206 до 95 г С м⁻² год⁻¹ [11]. Пространственная вариабельность обмена CO₂ может быть обусловлена климатом, экологическими факторами, а также структурой и состоянием фитоценозов.

На Европейском Северо-Востоке России в растительном покрове преобладают еловые и сосновые фитоценозы [12], которые характеризуются невысокой эффективностью использования солнечной радиации на создание продукции [13] и низкой продуктивностью транспирации [14]. Применение метода микровихревых пульсаций позволило выявить суточную и сезонную дина-

мики нетто-обмена CO_2 и эвапотранспирации в ельнике среднетаежной подзоны при разных погодных условиях в период вегетации [9]. В сосновых фитоценозах Европейского Северо-Востока России подобные исследования ранее не проводили.

Цель настоящей работы состояла в оценке экосистемного обмена CO_2 и влаги в сосняке бруснично-лишайниковом восточно-европейской средней тайги по результатам измерений методом микровихревых пульсаций. В задачи исследований входило: 1) установить суточный и сезонный ход обмена CO_2 и влаги между сосновым лесом и приземной атмосферой в летне-осенний период; 2) выявить связь gross-фотосинтеза (P_{gross}) с основными экологическими факторами и эвапотранспирацией (ET); 3) оценить годовой баланс нетто-обмена CO_2 (NEE) экосистемы соснового леса. Предполагалось, что в сосняке бруснично-лишайниковом с невысоким индексом листовой поверхности, сформированном на относительно сухих и бедных песчаных почвах, обмен CO_2 и влаги будет заметно ниже, чем в ранее исследованном еловом насаждении средней тайги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории Якшинского участкового лесничества Печоро-Ильинского заповедника ($61^{\circ}49'$ с.ш., $56^{\circ}52'$ в.д., Республика Коми), который находится в 120 км от районного центра пос. Троицко-Печорск. На этом участке заповедника преобладают равнинные ландшафты с господством сосновых лесов и сфагновых болот, среди сосняков преобладают лишайниковые и брусничные типы [15]. Среднегодовая температура составляет -0.8°C , средняя многолетняя температура января -17.9°C , июля $+16.3^{\circ}\text{C}$, продолжительность безморозного периода — 83 дня. За год выпадает 627 мм осадков, большая их часть приходится на лето и начало осени.

В сосняке бруснично-лишайниковом древостой образован *Pinus sylvestris* L. в возрасте 70–320 лет, средняя высота — 14 м, запас древесины $-177 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ [12]. В напочвенном покрове доминируют кустарнички рода *Vaccinium* и лишайники рода *Cladina*. Сосняки лишайниковой группы типов леса в равнинных ландшафтах заповедника сформированы на бедных по минералогическому составу подзолах иллювиально-железистых со средней мощностью подстилки и низким содержанием гумуса (0.3–0.4%) [16]. В процессе развития они неоднократно подвергались действию пожаров. Индекс поверхности листьев древостоя (LAI), измеренный с помощью LAI-2200C plant canopy analyzer (Li-Cor, USA) на высоте 1.3 м от

поверхности земли в период максимального облиствления, соответствовал 1.5.

Система для измерений вертикальных потоков CO_2 (F_{CO_2}) и скорости теплообмена по методу микровихревых пульсаций включала ультразвуковой анемометр (Wind Master, Gill Instruments Ltd., США) и инфракрасный газоанализатор закрытого типа (EC-100, Campbell Scientific Inc., США). Оборудование установлено в июне 2013 г. на вышке высотой 22 м от поверхности земли. Одновременно регистрировали интенсивность фотосинтетически активной радиации (ΦAP), температуру воздуха (T_a), дефицит упругости водяного пара в атмосферном воздухе (DVP) над пологом, температуру (T_n) и объемное содержание влаги (OB) в почве. Для заполнения пропусков в микроклиматических измерениях использовали данные логгеров Hobo (Onset, США), установленных на вышке в 2012 г.

Нами использованы результаты измерений вертикальных потоков парниковых газов по методу микровихревых пульсаций с 26 июня по 31 декабря 2013 г. Данные регистрировали с частотой 20 Гц, их обработку производили в программном обеспечении LoggerNet (Campbell Scientific Inc., США) в соответствии с общепринятым методом статистического анализа [17]. Качество полученных средних значений 30-мин измерений оценивали с учетом стабильности атмосферных условий, выражающемся в отношении показателя шероховатости подстилающей поверхности Монина-Обухова (z/L) и футрпринта ($d_{\text{fetch}70}$) к динамической скорости ветра (u^*) в момент измерения. При очень стабильных ($z/L > 1$) и очень нестабильных ($z/L < -5$) атмосферных условиях наблюдали критическое значение $u^* < 0.2 \text{ м с}^{-1}$. Чаще всего это происходило в ночной период при низкой турбулентности в приземном слое атмосферы, поэтому такие данные исключали из дальнейшей обработки. Для статистического анализа выбрано 8790 измерений (97% от всего набора первичных данных). Единичные пропуски в суточных измерениях (до 2 ч) заполняли линейной аппроксимацией по методике [18].

Поток воздуха, который использовался системой для расчета потока CO_2 , формировался на расстоянии до 500 м от вышки в зависимости от скорости ветра над пологом леса. Рассчитанный вертикальный поток диоксида углерода F_{CO_2} эквивалентен нетто-обмену CO_2 (NEE), который представляет собой сумму двух разнонаправленных процессов — gross-фотосинтеза (P_{gross}) и дыхания экосистемы (R_{eco}) [19]:

$$NEE = P_{\text{gross}} + R_{\text{eco}}. \quad (1)$$

В уравнении баланса NEE имеет положительный знак, если R_{eco} превышает P_{gross} , и отрицательный —

Таблица 1. Температура воздуха и сумма осадков в период наблюдений*

Месяц	Средняя температура, °С		Сумма осадков, мм мес ⁻¹	
	2013 г.	2008–2012 гг.	2013 г.	2008–2012 гг.
Июнь	15.5	14.1	42	57
Июль	19.1	17.1	49	71
Август	14.4	12.5	65	92
Сентябрь	6.4	8.1	63	88
Октябрь	-0.9	2.3	86	58
Ноябрь	-1.6	-5.8	69	66
Декабрь	-10.9	-15.5	53	36

* Для метеостанции Троицко-Печорск по данным [20].

если P_{gross} превышает R_{eco} . Направленность потока CO_2 из атмосферы в экосистему соответствует NEE со знаком “-”, а со знаком “+” – от поверхности растительного покрова в атмосферу.

В ночное время ($\Phi AP < 20$ мкмоль м⁻² с⁻¹) фотосинтез приравнивался к нулю, а NEE соответствовал R_{eco} . Дыхание экосистемы в дневные часы рассчитывали по уравнению зависимости NEE от T_a в ночное время:

$$R_{\text{eco}} = 0.0293e^{0.0668 \cdot T_a} \quad (2)$$

Верификация этой модели по эмпирическим данным ночного дыхания в период с 26 июня по 31 декабря показала удовлетворительный результат ($r^2 = 0.7$). Стандартная ошибка оценки регрессионной модели составила 0.0157 ($p < 0.00000$); P_{gross} соответствовал разности между измеренной величиной NEE и смоделированным экосистемным дыханием.

Эвапотранспирацию (ET), или суммарное испарение, в июне-сентябре рассчитывали на основании регистрируемых системой затрат тепла на испарение воды (LE):

$$ET = LE/\lambda, \quad (3)$$

где λ – скрытая теплота парообразования (2.45 МДж/кг).

Эффективность использования влаги на гросс-фотосинтез определяли как отношение P_{gross}/ET [7].

Суммарный поток CO_2 и эвапотранспирация за определенный промежуток времени соответствовали интегралу значений с 30-мин шагом измерений. Нормальность распределения NEE и ET оценивали по критерию Колмогорова–Смирнова. Для выявления зависимости обмена CO_2 от факторов окружающей среды (ΦAP , температуры и влажности воздуха, температуры и объемного содержания влаги в почве) использовали корреляцию Пирсона и регрессионный анализ в программном пакете Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Метеорологические условия. В районе проведения исследований в летний период 2013 г. сохранялась умеренно-теплая погода, среднемесячные температуры превышали на 1–2°C средние многолетние значения за предыдущие пять лет (табл. 1). В сентябре–октябре погода была прохладнее, а в ноябре–декабре теплее, чем в 2008–2012 гг. Минимальная температура воздуха (-30°C) отмечена в декабре. В летние месяцы наблюдался незначительный дефицит осадков – с 1 июня по 31 декабря 2013 г. их сумма составила 426 мм. Снежный покров сформировался в середине октября.

Температура воздуха над древесным пологом соснового леса в некоторые дни июля повышалась в дневные часы до 30°C. Первые ночные заморозки наблюдали в конце сентября (рис. 1). Аномально теплая погода с температурой до 8°C установилась в начале ноября. В июне–начале июля среднее за сутки значение ΦAP , поступающей к земной поверхности, составило 640 мкмоль м⁻² с⁻¹, к концу сентября снизилось в 2 раза, в октябре оно не превышало 200 мкмоль м⁻² с⁻¹, а в ноябре–декабре – 30 мкмоль м⁻² с⁻¹. Альbedo соснового леса в летний период варьировало в пределах 0.15–0.25 и увеличилось до 0.3 в октябре после формирования снежного покрова (см. рис. 1). Кратковременное снижение альbedo отмечено в ноябре при аномально высокой температуре воздуха днем (до 8°C), что могло быть вызвано исчезновением снега с крон деревьев. Среднесуточное значение дефицита упругости водяного пара в атмосферном воздухе над пологом древостоя в июне–июле составило 0.4–1.6 кПа, однако в некоторые дни июля в дневные часы оно превышало 2.5 кПа. В августе–сентябре $ДУВП$ постепенно снижался, достигнув нулевого значения в октябре (см. рис. 1).

Температура верхнего горизонта почвы на глубине 20 см от поверхности в сосновом лесу следовала за изменением температуры воздуха – ее максимум наблюдали в конце июля, а минимум – в декабре (см. рис. 1). Минимальное объемное со-

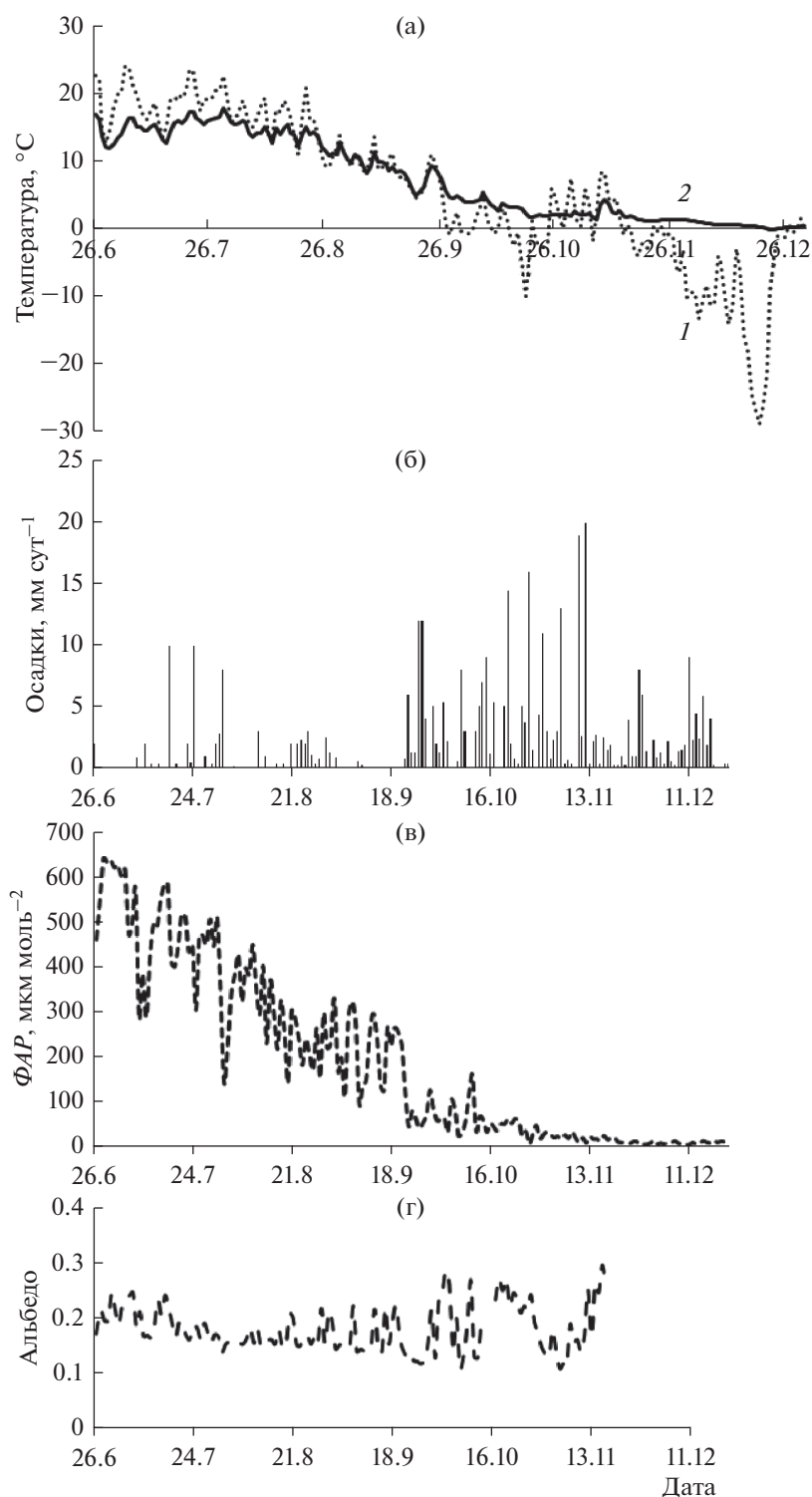


Рис. 1. Сезонный ход среднесуточных значений T_a (а, 1), T_p (а, 2), суммы осадков (б), ΦAP (в), альbedo (г), $ДУВП$ (д) на высоте 22 м и $ОВ$ почвы (е) на глубине 20 см в сосняке бруснично-лишайниковом.

держание влаги в верхних горизонтах почвы отмечено в середине июля, а максимальное — в ноябре. Увеличение $ОВ$ в 3 раза регистрировали в начале августа после выпадения обильных осадков ($Ос$).

Обмен CO_2 между лесом и приземной атмосферой в июне—декабре. Нетто-обмен CO_2 постепенно снижался в летне-осенний период. В начале наблюдений скорость экосистемного обмена

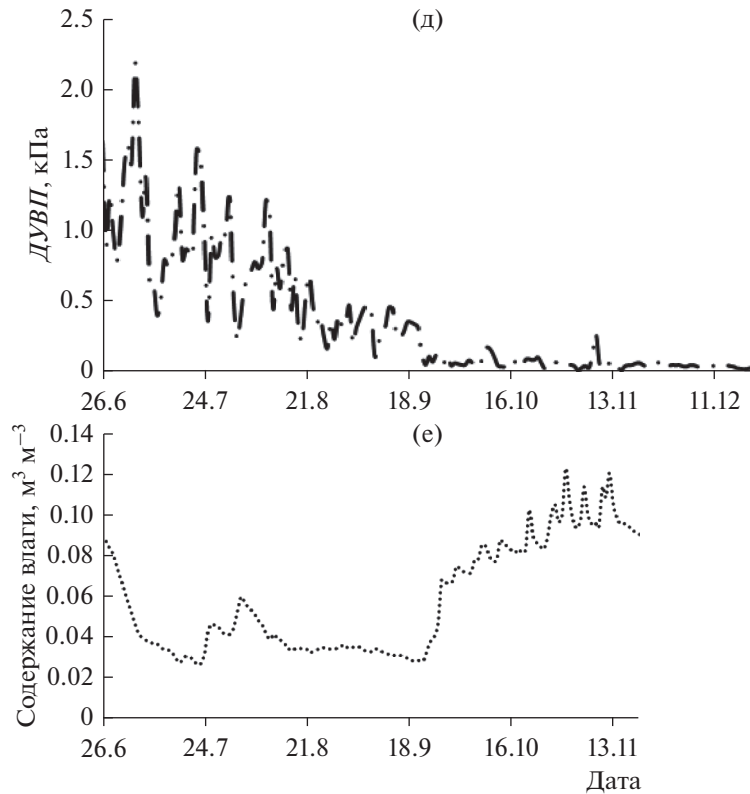


Рис. 1. Окончание.

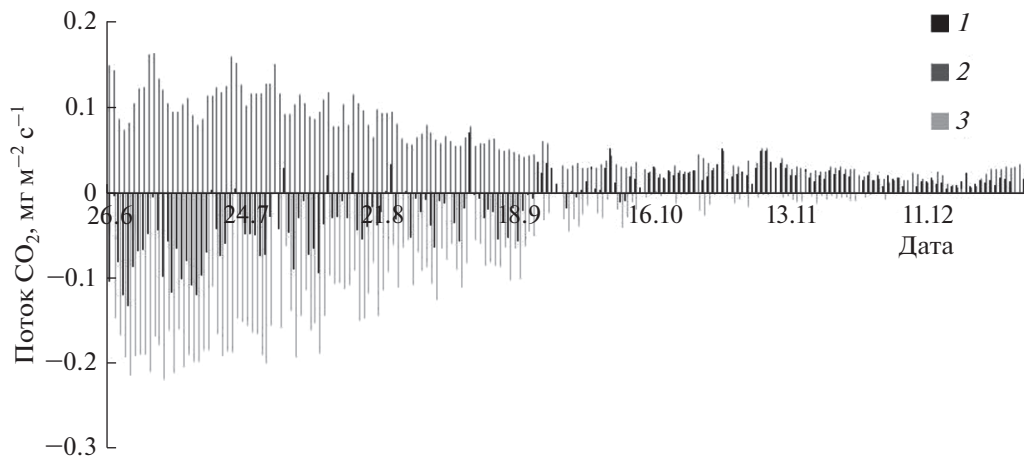


Рис. 2. Сезонный ход среднесуточных значений потоков NEE (1), R_{eco} (2) и P_{gross} (3) в экосистеме соснового леса в период наблюдений.

CO_2 соснового леса в дневные часы достигала $-0.6 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ и снизилась в 2 раза к концу августа. Максимальное среднесуточное значение NEE составило $-0.14 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (рис. 2). Осенний переход леса от стока к источнику CO_2 регистрировали в конце сентября, когда среднее за день значение ΦAP не превышало $200 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, а температура воздуха приближалась к нулю. В целом

суточный баланс NEE в августе составил около 40%, в сентябре – 20% июльских значений (табл. 2). С октября по декабрь сосновый лес являлся источником CO_2 для приземной атмосферы.

В июле при благоприятных погодных условиях суточный ход NEE соответствовал изменению ΦAP , его максимум отмечен в дневные часы (с 11.00 до 14.00). Экосистемное дыхание снижалось ночью, усиливалось в течение дня, достигая мак-

Таблица 2. Суточный ход обмена CO_2 ($\Gamma \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{сут}^{-1}$) и эвапотранспирация ($\text{мм H}_2\text{O} \text{сут}^{-1}$) в сосняке в июне–октябре 2013 г.

Период	NEE	R_{eco}	P_{gross}	ET
26–30 июня	-7.2	6.8	-13.9	1.8
1–15 июля	-6.9	7.9	-14.8	1.6
16–31 июля	-3.9	8.5	-12.4	1.4
1–15 августа	-2.8	6.9	-9.7	1.2
16–31 августа	-1.5	5.8	-7.3	0.9
1–15 сентября	-1.3	4.6	-5.9	0.5
16–30 сентября	-0.2	3.5	-3.7	0.2
1–15 октября	+2.5	2.5	0	0

симула в вечерние часы (рис. 3). Нарушение обычного суточного хода NEE наблюдали при дневной температуре воздуха $>25^\circ\text{C}$ и дефиците упругости водяного пара >2 кПа, в результате чего сосновый лес после полудня становился источником CO_2 .

Максимальные значения экосистемного дыхания соснового леса, смоделированного по изменению температуры воздуха, отмечены в июне–июле (см. рис. 2, табл. 2). В последующем дыхание снижалось, а в октябре–декабре варьировало в пределах $0.02\text{--}0.05 \text{ мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Всплеск дыхания произошел в ноябре при кратковременном повышении температуры воздуха.

Максимальные значения gross-фотосинтеза в сосновом насаждении отмечены в июне–июле, в период с наиболее благоприятными свето-температурными условиями для ассимиляции CO_2 (см. рис. 2, табл. 2). В последующем P_{gross} снижался, достигнув нулевых значений в начале октября. С gross-фотосинтезом связаны нетто-обмен CO_2 и экосистемное дыхание (рис. 4). В свою очередь P_{gross} в сосновом насаждении достоверно зависел от факторов окружающей среды (табл. 3): наиболее высокий коэффициент корреляции P_{gross} выявлен с $\PhiАР$ и T_a , самый низкий – с объемным содержанием влаги в почве. С температурой воздуха

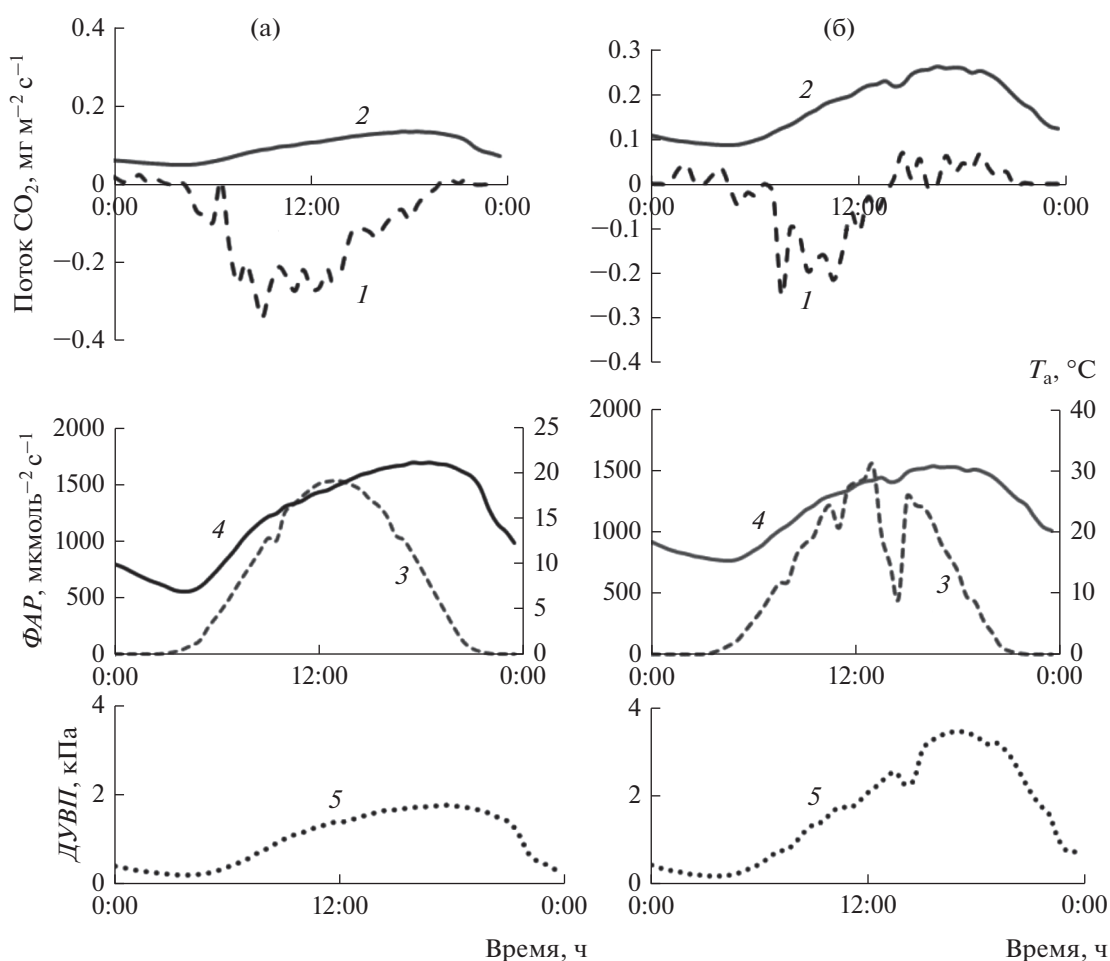


Рис. 3. Суточный ход NEE (1) и R_{eco} (2) в сосновом насаждении в малооблачную погоду при разном сочетании $\PhiАР$ (3), T_a (4) и $ДУВП$ (5): а – 15.07.2013; б – 21.07.2013.

коррелировали температура почвы и дефицит влажности воздуха.

Моделирование годичного цикла нетто-обмена CO₂. Восстановление годичного цикла нетто-обмена CO₂ в сосновом насаждении выполнено с использованием моделей gross-фотосинтеза и экосистемного дыхания. Для моделирования P_{gross} в качестве независимых переменных использованы среднесуточные значения ΦAP и T_a . Методом подбора выбрано уравнение линейной регрессии P_{gross} , которое давало наибольший коэффициент детерминации для этих переменных ($R^2 = 0.95$, $F(2, 91) = 844$, $p < 0.01$):

$$P_{gross} = -15.27T_a - 0.5\Phi AP. \quad (4)$$

Скорость обмена выражали в $\text{мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$. Верификация модели gross-фотосинтеза показала удовлетворительный результат сходимости с данными, полученными в июне–сентябре (рис. 5). Найденное уравнение использовали для оценки мгновенных величин P_{gross} в годичном цикле. Мгновенные значения R_{eco} рассчитывали по уравнению (2), а NEE – по уравнению (1).

В соответствии с модельными данными gross-фотосинтез в сосновом насаждении весной начался в апреле при отрицательных температурах воздуха. В этот период скорость P_{gross} в среднем за сутки не превышала $-200 \text{ мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$, в мае увеличилась в два раза, достигнув максимума в июле (рис. 6). Среднесуточные значения NEE в середине апреля составляли около $-50 \text{ мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$, повышались в мае и в первой половине июня достигали $-240 \text{ мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$. В последующем постепенное снижение NEE сопровождалось усилением экосистемного дыхания. В соответствии с моделью фотосинтетический сток углерода прекратился в октябре при отрицательных температурах воздуха, что соответствовало результатам инструментальных измерений обмена CO₂. Однако gross-фотосинтез отмечен в ноябре при положительных среднесуточных температурах. В целом за год суммарный P_{gross} соснового насаждения составил $-1222 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ год}^{-1}$, R_{eco} и NEE – 913 и $-309 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ соответственно (рис. 7).

Эвапотранспирация, или суммарное испарение воды с подстилающей поверхности, представляет собой сумму двух основных процессов – физического испарения и транспирации растений. В июне–августе среднесуточное значение ET в сосняке составило $0.06 \pm 0.02 \text{ мм ч}^{-1}$. Наиболее высокая скорость эвапотранспирации отмечена в июне–июле, в последующем она снижалась и достигала нулевых значений в октябре (рис. 8). Летом снижение ET наблюдали также в пасмурные дни при $\Phi AP < 300 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Установлена тесная связь среднесуточных значений ET и P_{gross}

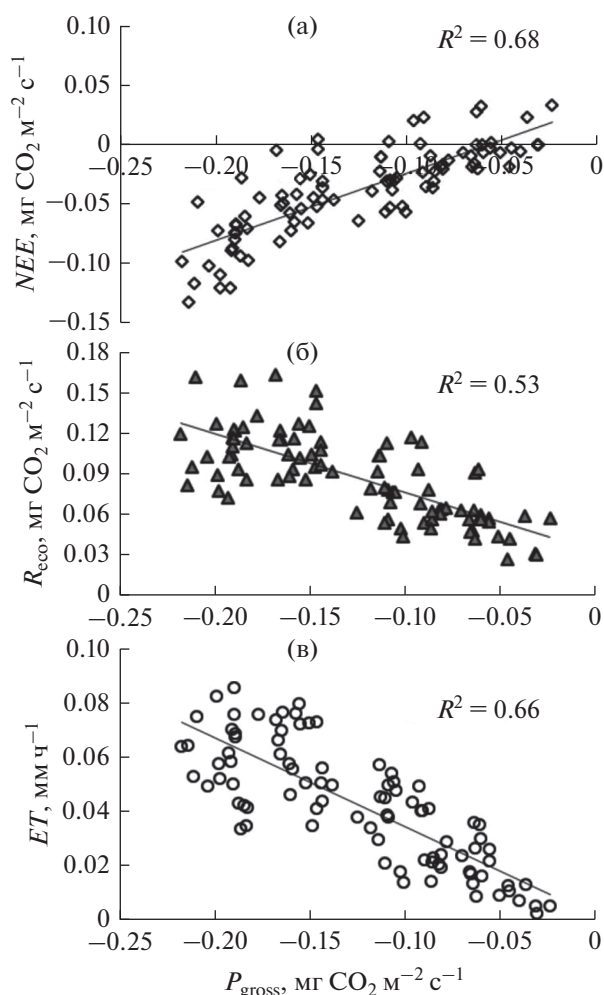


Рис. 4. Зависимость среднесуточных значений NEE (а), R_{eco} (б) и ET (в) от gross-фотосинтеза в сосняке бруснично-лишайниковом в июне–сентябре 2013 г.

(см. рис. 4). Суммарная за сутки эвапотранспирация в конце августа составила около 50%, а в сентябре – 30% июльских значений (см. табл. 2). В теплый период года суммарное испарение влаги превышало сумму осадков – разница между ними достигала 2 мм сут^{-1} , за исключением нескольких

Таблица 3. Корреляционная матрица среднесуточных значений в июне–сентябре ($n = 91$, $p < 0.05$)

Показатель	P_{gross}^*	ΦAP	T_a	T_n	VPD	OB
P_{gross}	1					
ΦAP	-0.76	1				
T_a	-0.75	0.59	1			
T_n	-0.70	0.47	0.95	1		
$ДВП$	-0.70	0.46	0.94	0.98	1	
OB	-0.25	0.20	0.10	0.10	0.10	1

* Используются абсолютные значения P_{gross} со знаком “–”.

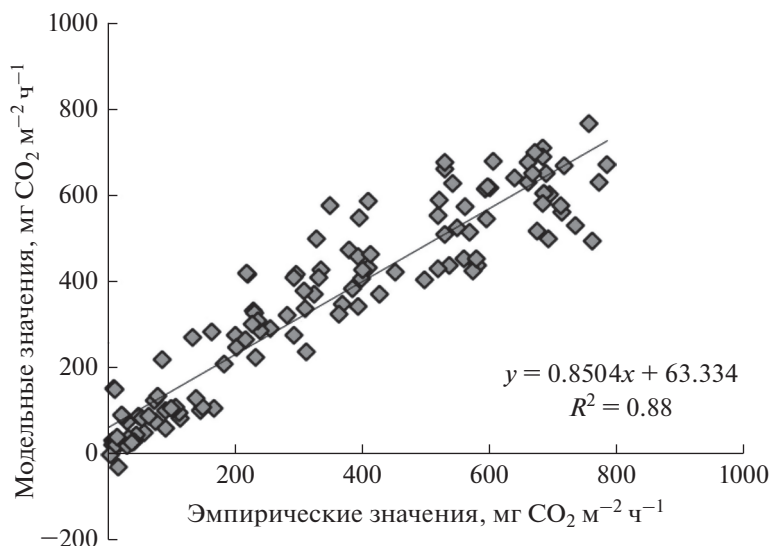


Рис. 5. Корреляция модельных и эмпирических среднесуточных значений gross-фотосинтеза ($-P_{\text{gross}}$) в сосняке бруснично-лишайниковом в июне–сентябре 2013 г.

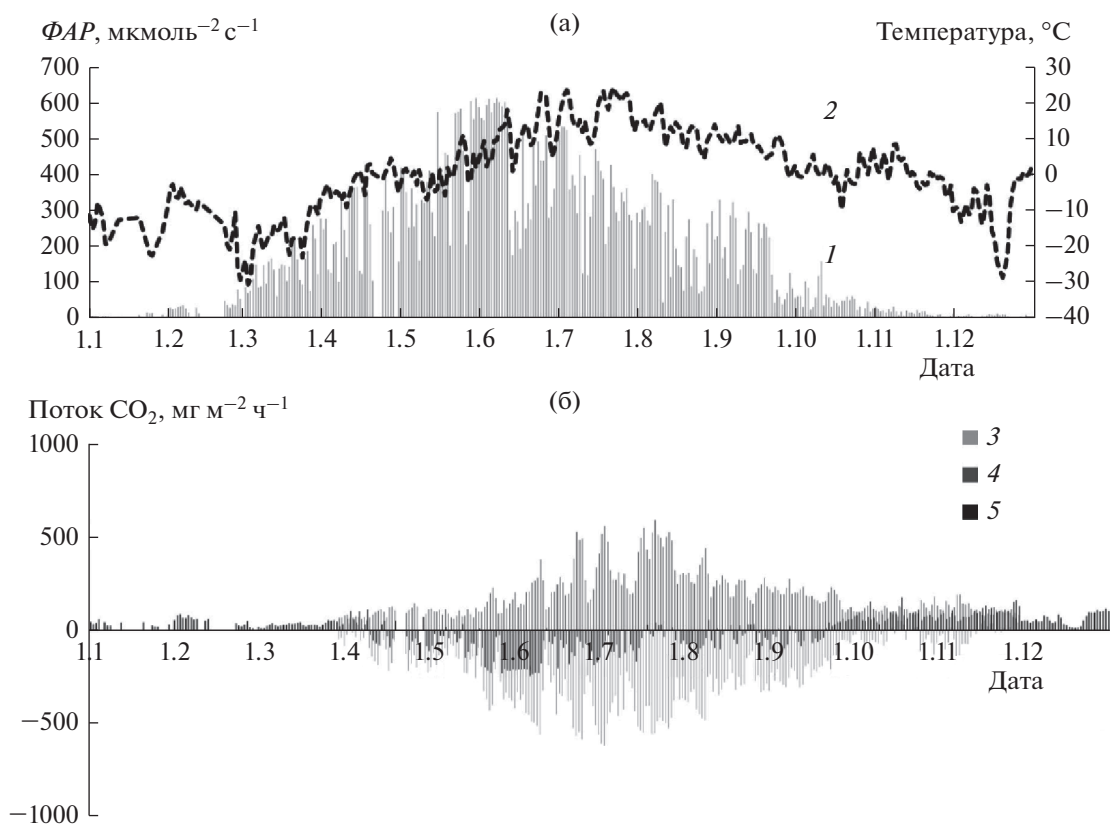


Рис. 6. Годовой цикл ΦAP (а, 1), T_a (а, 2) и модельных значений P_{gross} (б, 3) R_{eco} (б, 4), NEE (б, 5) в сосновом насаждении в 2013 г.

дней с обильными дождями (см. рис. 8). За период наблюдений с 26 июня по 30 сентября кумулятивное значение ET в сосняке составило 98.4 мм, а эффективность использования воды на фото-

синтез варьировала в пределах 2–3 г С кг^{-1} H_2O . Отсутствие данных теплообмена с 1 января по 25 июня 2013 г. не позволило оценить годичный цикл эвапотранспирации соснового леса.

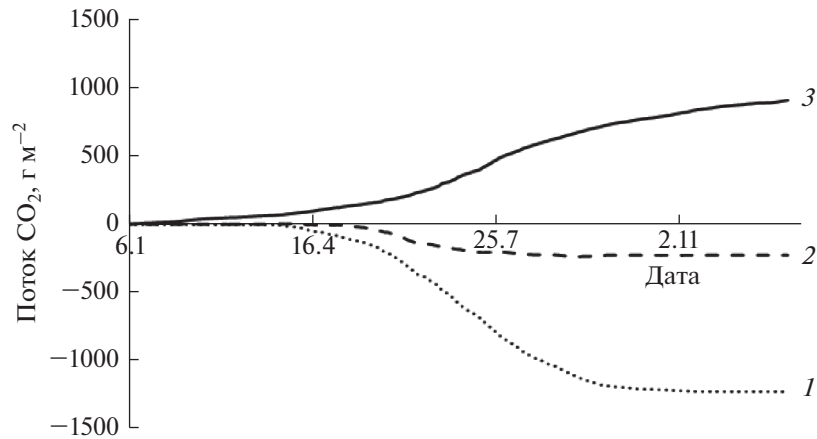


Рис. 7. Кумулятивные значения P_{gross} (1), NEE (2) и R_{eco} (3) в сосняке бруснично-лишайниковом в 2013 г.

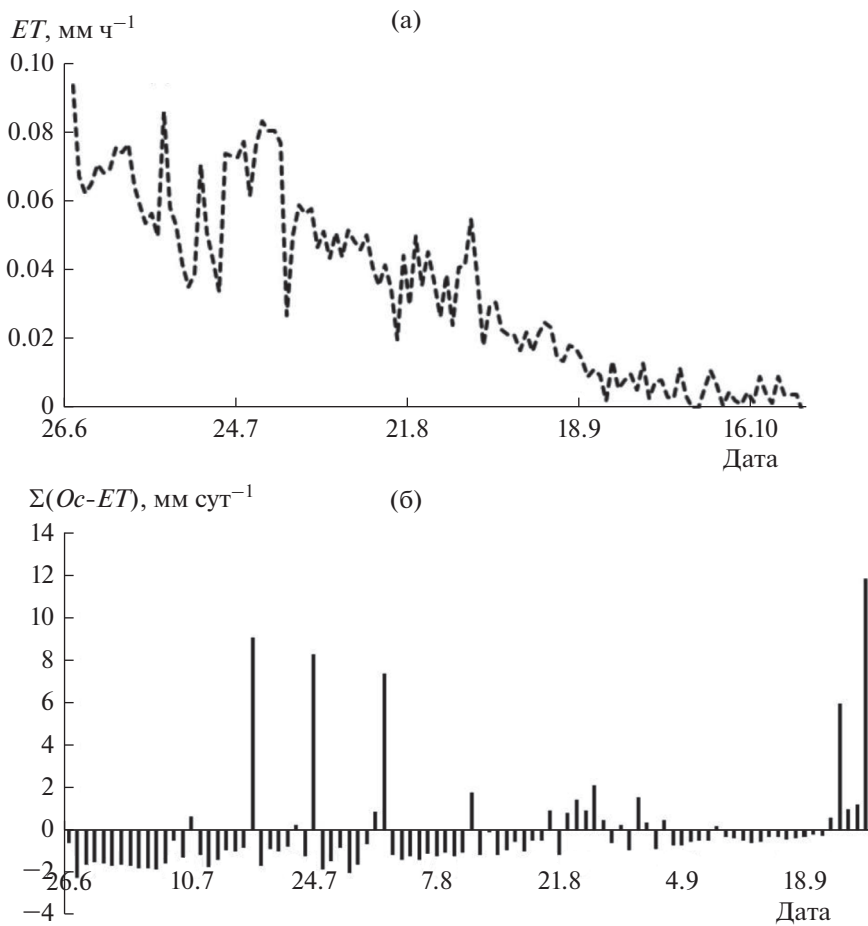


Рис. 8. Сезонный ход среднесуточных значений эвапотранспирации (а) и баланса влаги $\Sigma(Oc-ET)$ (б) над пологом соснового леса в летне-осенний период 2013 г.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В сосняке бруснично-лишайниковом среднесуточная скорость нетто-обмена CO_2 в июне–июле достигала $-0.14 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, что значительно меньше результатов, полученных в сосно-

вых лесах Сибири ($-0.35 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, [21]) и Финляндии ($-0.66 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, [22]), а также в темнохвойных насаждениях бореальной зоны ($-0.57 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, [23]; $-0.44 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, [24]; $-0.6 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, [9]). В исследованном нами

сосняке баланс NEE составил $-309 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ (или $-103 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$), в то время как в сосняке лишайниковом Сибири среднее значение NEE за три года измерений соответствовало $-156 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ [21]. В разных типах хвойных лесов бореальной зоны баланс экосистемного обмена CO_2 варьирует от -206 до $95 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ [11]. При этом межгодовая вариабельность NEE может быть обусловлена разной чувствительностью gross-фотосинтеза и дыхания к изменению факторов среды. Тесная связь среднесуточных NEE и P_{gross} в экосистеме соснового леса указывает на то, что фотосинтез определяет баланс нетто-обмена CO_2 .

Фотосинтетическое связывание атмосферного углерода в экосистеме леса зависит от поступающей солнечной радиации. В исследованном нами сосняке бруснично-лишайниковом gross-фотосинтез тесно связан с ΦAP и температурой воздуха. Восстановленный по этим переменным годичный цикл gross-фотосинтеза начался в апреле при отрицательных среднесуточных температурах и $\Phi AP > 400 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Некоторые авторы [23, 25, 26] предполагают, что при отсутствии транспирационного потока влаги ранней весной хвойные растения в процессе фотосинтеза могут использовать воду, запасенную в стволах деревьев. О возможности фотосинтеза в хвойных фитоценозах в апреле свидетельствуют также суточные колебания концентрации CO_2 в приземном слое атмосферы над лесами Центральной Сибири [27].

Суммарный gross-фотосинтез в сосновом насаждении, рассчитанный по ΦAP и температуре воздуха, составил $-1222 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ (или $407 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$). Одним из важнейших предикторов пространственной вариабельности gross-фотосинтеза и нетто-обмена CO_2 в бореальных экосистемах является LAI [28]. Возможно, поэтому в исследованном сосняке бруснично-лишайниковом с низким LAI фотосинтетический сток углерода меньше, чем в еловом насаждении средней тайги [9]. Кроме того, сосняк отличался от ельника повышенным альбедо и соответственно имел более низкий радиационный баланс, что также могло повлиять на экосистемный обмен CO_2 и эвапотранспирацию.

Экосистемное дыхание лесного насаждения является результирующей дыхания двух компонентов — автотрофов и гетеротрофов, и его доля может превышать 50% gross-фотосинтеза [22, 29]. В сосняке бруснично-лишайниковом R_{eco} составило $913 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ год}^{-1}$, или $304 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$, что заметно меньше результатов, полученных в темнохвойных насаждениях средней тайги [9, 24]. Это может быть обусловлено продуктивностью насаждения, сформированного на бедных песчаных почвах. Отношение экосистемного дыхания к gross-фотосинтезу в июне—августе соответ-

ствовало $0.5-0.7$, в сентябре достигало 0.9 . Увеличение $R_{\text{eco}}/P_{\text{gross}}$ в осенний период обусловлено более быстрым снижением скорости фотосинтеза по сравнению с экосистемным дыханием (см. табл. 2) вследствие повышения облачности, снижения поступления ΦAP и температуры воздуха. Согласно исследованиям других авторов [10], в лесных экосистемах при теплой погоде весной среднее значение $R_{\text{eco}}/P_{\text{gross}}$ за период вегетации составляло $0.74-0.81$, а в годы с низкими температурами повышалось до 0.96 . В целом в лесах северного полушария среднее значение отношения $R_{\text{eco}}/P_{\text{gross}}$ соответствует $0.84-0.85$ [6, 29].

В дыхании лесной экосистемы доля гетеротрофного (почвенного) дыхания может составлять более 50% [30]. В Центральной Сибири экосистемное дыхание сосняка лишайникового достигало $1240 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сезон}^{-1}$ [21], а почвенная эмиссия в сосновых насаждениях в разные годы варьировала в пределах $300-800 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сезон}^{-1}$ [31]. При этом авторы отмечали повышение чувствительности дыхания почвы к температуре в засушливые годы. В сосняке бруснично-лишайниковом восточно-европейской тайги при среднесуточной температуре воздуха $10-15^\circ\text{C}$ дыхание почвы в разные годы составляло более $5 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ [32], что превышает 50% суточного экосистемного дыхания, полученного нами для этого же типа леса в июле—августе (см. табл. 2).

Тесная связь эвапотранспирации с gross-фотосинтезом в сосняке бруснично-лишайниковом ($r = 0.7$) указывает на способность растений регулировать оптимальное соотношение фотосинтеза и транспирации при разных погодных условиях [33, 34]. Этим же обусловлено относительное постоянство эффективности использования воды на фотосинтез в бореальных лесах [7]. Известно, что транспирация в темнохвойных насаждениях достигает 80%, а в сосняках — 60% суммарного испарения [13]. В теплый период года суммарное испарение с наземных экосистем не всегда зависит от суммы выпавших осадков [7], однако влажность воздуха в приземной атмосфере и эвапотранспирация связаны между собой [35]. В исследованном нами сосняке бруснично-лишайниковом значения ET заметно меньше, чем в ельнике среднетаежной подзоны [9], что могло быть обусловлено низкими LAI древостоя (1.5) и запасом почвенной влаги ($0.04-0.06 \text{ м}^3 \text{ м}^{-3}$). Эффективность использования воды на фотосинтез в сосняке составила в среднем $2-3 \text{ г C кг}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, что согласуется со значением продуктивности транспирации древостоев хвойных фитоценозов, рассчитанным весовым методом [14].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение метода микровихревых пульсаций и эмпирических моделей позволило определить годовой цикл вертикальных потоков CO₂ и эвапотранспирации над пологом соснового насаждения. Результаты проведенных исследований согласуются с мнением других авторов о влиянии наземных экосистем на суточные и сезонные колебания концентрации газов в приземном слое атмосферы. Сосняк бруснично-лишайниковый восточно-европейской средней тайги характеризовался невысокой скоростью экосистемного обмена диоксида углерода и эвапотранспирации. Согласно модельной оценке, суммарный гросс-фотосинтез и нетто-обмен CO₂ составили соответственно -1222 и -309 г CO₂ м⁻² год⁻¹, что соответствует -407 и -103 г С м⁻² год⁻¹. Выявлена тесная зависимость между нетто-обменом CO₂ и гросс-фотосинтезом в теплый период года. Максимальные значения эвапотранспирации отмечены в июне–июле: эффективность использования воды на фотосинтез составила $2-3$ г С кг⁻¹ H₂O. Различия скорости вертикальных потоков CO₂ и эвапотранспирации между еловым и сосновым насаждениями восточно-европейской средней тайги подтверждает гипотезу о влиянии структурной организации лесного покрова на энерго-массообмен в приземном слое атмосферы.

Работа подготовлена в рамках государственного задания Института биологии Коми научного центра УрО РАН по теме “Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на Европейском Северо-Востоке России” (AAAA-A17-117122090014-8).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. В настоящей работе не содержатся какие либо исследования с участием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2014. 58 с.
- Lapenis A., Shvidenko A., Shepaschenko D. et al. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 2090–2102.
- Fernández-Martínez M., Sardans J., Chevallier J. et al. Global trends in carbon sinks and their relationships with CO₂ and temperature // *Nature Climate Change*. 2019. V. 9. P. 73–79. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0367-7>
- Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T. et al. Boreal forest health and global change // *Science*. 2015. V. 349. P. 819–822.
- Alekseychik P., Lappalainen H., Petäjä T. et al. Ground-based station network in Arctic and Subarctic Eurasia: an overview // *Geography. Environment. Sustainability*. 2016. V. 9. № 2. P. 75–81. https://doi.org/10.15356/2071-9388_02v09_2016_06
- Low B.E., Falge E., Gu L. et al. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation // *Agriculture and Forest Meteorology*. 2002. V. 113. P. 97–120.
- Brummer Ch., Black T., Jassal R. et al. How climate and vegetation type influence evapotranspiration and water use efficiency in Canadian forest, peatland and grassland ecosystems // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2012. V. 153. P. 14–30. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.04.008>
- Замолодчиков Д.Г., Гумарский М.Л., Шилкин А.В. и др. Мониторинг циклов диоксида углерода и водяного пара на полигоне “Лог таёжный” (Валдайский национальный парк) // *Фундаментальная и прикладная климатология*. 2017. Т. 1. С. 54–68.
- Zagirova S.V., Mikhailov O.A., Elsakov V.V. Carbon dioxide and water exchange between spruce forest and atmosphere in spring-summer under different weather conditions // *Contemporary Problems Ecology*. 2019. V. 12. P. 45–58.
- Barr A., Black T., Hogg E. et al. Climatic controls on the carbon and water balances of a boreal aspen forests, 1994–2003 // *Global Change Biology*. 2007. V. 13. P. 561–576. <https://doi.org/10.1111.j.1365-2486.2006.01220>
- Baldocchi D., Chu H., Reichstein M. Inter-annual variability of net and gross ecosystem carbon fluxes: A review // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2018. V. 249. P. 520–533. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.05.015>
- Углерод в лесных и болотных экосистемах особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2014. 202 с.
- Галенко Э.П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 129 с.
- Сенькина С.Н. Связь влагообмена с продукцией фитомассы древесного и травяно-кустарничкового ярусов в ельниках черничных средней подзоны тайги // *Растительные ресурсы*. 2014. Т. 50. С. 25–30.
- Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. 206 с.
- Почвы и почвенный покров Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2013. 328 с.
- Vickers D., Mahrt L. Quality control and flux sampling problems for tower and aircraft data // *J. of Atmospheric and Oceanic Technology*. 1997. V. 14. P. 512–526.
- Falge E., Baldocchi D., Olson R. et al. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2001. V. 107. P. 43–69.
- Greco S., Baldocchi D. Seasonal variations of CO₂ and water vapor exchange rates over a temperate deciduous forest // *Global Change Biology*. 1996. V. 2. P. 183–197.
- Novakovskiy A.B., Elsakov V.V. Hydrometeorological database (HMDB) for practical research in ecology //

- Data Science J. 2014. V. 13. P. 57–63.
<https://doi.org/10.2481/dsj.IFPDA-10>
21. Чебакова Н.М., Выгодская Н.Н., Арнет А. и др. Энерго-массообмен и продуктивность основных экосистем Сибири (по результатам измерений методом турбулентных пульсаций). 2. Углеродный обмен и продуктивность // Изв. РАН. Сер биологич. 2014. № 1. С. 65–75.
<https://doi.org/10.7868/S0002332914010044>
 22. Kolari P., Pumpanen J., Rannik U. et al. Carbon balance of different aged Scots pine forest in Southern Finland // *Global Change Biology*. 2004. V. 10. P. 1106–1119.
 23. Hollinger D.Y., Goltz S.M., Davidson E.A. et al. Seasonal patterns and environmental control of carbon dioxide and water vapor exchange in an ecotonal boreal forest // *Global Change Biology*. 1999. V. 5. P. 891–902.
 24. Röser C., Montagnani L., Schulze E.-D. et al. Net CO₂ exchange rates in three different succession stages of “dark taiga” of central Siberia // *Tellus*. 2002. № 54. P. 642–654.
 25. Suni T., Berninger F., Vesala T. et al. Air temperature triggers the recovery of evergreen boreal forest photosynthesis in spring // *Global Change Biology*. 2003. № 9. P. 1410–1426.
 26. Arneth A., Veenendaal E.M., Best C. et al. Water use strategies and ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ in two highly seasonal environments // *Biogeosciences*. 2006. V. 3. P. 421–437.
 27. Тимохина А.В., Прокушкин А.С., Онучин А.А. и др. Динамика приземной концентрации CO₂ в среднетаёжной подзоне Приенисейской Сибири // *Экология*. 2015. № 2. С. 110–119.
<https://doi.org/10.7868/S0367059715020122>
 28. Ueyama M., Iwata H., Harazono Y. et al. Growing season and spatial variations of carbon fluxes of Arctic and boreal ecosystems in Alaska (USA) // *Ecological Applications*. 2013. V. 23. P. 1798–1816.
 29. Chen Z., Guirui Y., Zhu X. et al. Covariation between gross primary production and ecosystem respiration across space and the underlying mechanisms: A global synthesis // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2015. V. 203. P. 180–190.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.01.012>
 30. Law B.E., Ryan M.G., Anthoni P.M. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem // *Global Change Biology*. 1999. V. 5. P. 169–182.
 31. Махныкина А.В., Прокушкин А.С., Меняйло О.В. и др. Влияние климатических факторов на эмиссию CO₂ из почв в среднетаёжных лесах Центральной Сибири: эмиссия как функция температуры и влажности // *Экология*. 2020. № 1. С. 51–61.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720010060>
 32. Осипов А.Ф. Влияние межгодовых различий метеорологических характеристик вегетационного периода на эмиссию CO₂ с поверхности почвы среднетаёжного сосняка бруснично-лишайникового (Республика Коми) // *Почвоведение*. 2018. № 12. С. 1455–1463.
 33. McCaughey J.H., Pejam M.R., Arain M.A., Cameron D.A. Carbon dioxide and energy fluxes from a boreal mixed-wood forest ecosystem in Ontario, Canada // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2006. V. 140. P. 79–96.
 34. Amiro B.D., Barr A.G., Black T.A. et al. Carbon, energy and water fluxes at mature and disturbed forest sites, Saskatchewan, Canada // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2006. V. 136. P. 237–251.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.11.012>
 35. Kasurinen V., Alfredsen K., Kolari P. et al. Latent heat exchange in the boreal and arctic biomes // *Global Change Biology*. 2014. V. 20. P. 3439–3456.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12640>