

УДК 581.1

СЕЗОННЫЙ СИГНАЛ ФОТОСИНТЕЗА ЛЕСОВ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

© 2019 г. П. Ю. Воронин^{а, *}, А. П. Максимов^б, П. В. Коновалов^а, Т. Х. Максимов^б, В. А. Мухин^с,
О. Л. Бурундукова^д, В. П. Седельников^е, Вл. В. Кузнецов^а, Ю. Н. Журавлев^д

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений
им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

^бФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем криолитозоны
Сибирского отделения Российской академии наук, Якутск, Россия

^сФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

^дФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Федерального научного центра Биоразнообразия
наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

^еФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный сибирский ботанический сад
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

*e-mail: pavel@ippras.ru

Поступила в редакцию 16.08.2018 г.

После доработки 29.11.2018 г.

Принята к публикации 30.11.2018 г.

Сезонная динамика водного потенциала ксилемы ветвей деревьев отражает динамику фотосинтетического $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ газообмена древостоя. Проанализировали многолетние значения водного потенциала ксилемы ветвей основных древесных пород лесов Восточной Сибири — лиственницы, сосны и березы. Минимум сезонной динамики водного потенциала приходился на первую половину вегетационного сезона. Время достижения этого минимума водного потенциала совпало с установленным ранее максимумом сезонной динамики нетто-экосистемного C-CO_2 газообмена (NEE) лесов Восточной Сибири. Статистический анализ многолетних рядов атмосферной концентрации CO_2 вдоль широтной полосы ($43^\circ 07' - 55^\circ 45'$ с.ш.) трансконтинентальной трансекты от Москвы ($55^\circ 45'$ с.ш. $37^\circ 34'$ в.д.) до Владивостока ($43^\circ 07'$ с.ш. $135^\circ 54'$ в.д.) подтвердил наличие сезонного атмосферного минимума CO_2 в первой половине вегетации. Однако время достижения этого трансконтинентального евразийского минимума атмосферного CO_2 примерно на месяц опережало соответствующий региональный минимум в лесах Восточной Сибири (Якутск, $62^\circ 05'$ с.ш.). Сделан вывод, что сезонный минимум атмосферной концентрации CO_2 является сезонным сигналом фотосинтеза лесных региональных экосистем, а смещение этого сигнала во времени может быть использовано в качестве показателя изменения регионального биогенного цикла углерода при изменении климата.

Ключевые слова: *Larix cajanderi*, *Pinus sylvestris*, *Betula platyphylla*, леса Северной Евразии, фотосинтез, транспирация, водный потенциал, изменение климата

DOI: 10.1134/S0015330319060149

ВВЕДЕНИЕ

Углеродно-кислородный баланс лесных экосистем определяется соотношением потоков фотосинтетического восстановления CO_2 в органическое вещество и обратной окислительной конверсии древесины и почвы в CO_2 . CO_2 -эмиссионная активность сапротрофных организмов [1] и рост древесных растений [2–4] связаны положительной зависимостью с температурой. Поэтому температура является одним из главных факторов сезонных изменений концентрации CO_2 в атмосфере бореальной зоны Северного полушария [5].

Сокращения: NEE — нетто экосистемный обмен C-CO_2 .

Многолетние инструментальные наблюдения за атмосферной концентрацией CO_2 лесорастительной зоны Западной Сибири показали, что сезонный минимум изменения концентрации атмосферной двуокиси углерода смещен к первой половине вегетационного сезона [6]. Это позволило предположить, что ограничение фотосинтетического связывания CO_2 обусловлено физиологическими закономерностями протекания продукционного процесса у древесных растений. Например, для лиственничных лесов Восточной Сибири хорошо известно, что максимумы экосистемного NEE [7–9] и эвапотранспирации [10–14] приходятся на первую половину (июнь–июль)

вегетационного сезона. При этом достижение максимума эмиссионного потока CO_2 приходится на июль–август, т.е. заметно запаздывает по сравнению с достижением максимума NEE [15, 16, с. 22]. Эти многолетние наблюдения в лиственничной тайге Восточной Сибири свидетельствуют об усилении эмиссионного потока CO_2 и ослаблении фотосинтетического связывания CO_2 начиная с июля. В этом случае баланс потоков со второй половины вегетации устанавливается при более высоком содержании атмосферного CO_2 на уровне кроны растительного покрова.

Совершенно очевидно, что изменение климата количественно и качественно изменит природные стоки и источники С- CO_2 обширных биомов России. Поэтому смещение по времени момента достижения минимума CO_2 на высоте кроны древостоя может служить индикатором перестройки природных потоков CO_2 в лесных фитоценозах. Для восточносибирской лесорастительной зоны имеются многолетние данные о сезонной динамике баланса всех потоков С- CO_2 растительного покрова (NEE) [10–14]. Однако данные о сезонной фотосинтетической активности древесной растительности в Восточной Сибири немногочисленны и фрагментарны [17]. Для выяснения относительного вклада фотосинтеза в проявление эффекта сезонного минимума CO_2 дополнительно необходимы многолетние данные характеризующие сезонную динамику фотосинтетического $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ газообмена.

Цель данного исследования состояла в уточнении вклада фотосинтеза в достижение эффекта сезонного минимума CO_2 лесного покрова Восточной Сибири и в выяснении времени достижения усредненного для лесорастительной полосы вдоль широтной трансекты Северной Евразии концентрационного минимума CO_2 на высоте кроны древостоя.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Определение водного потенциала ксилемного экссудата ветвей. Объектами определения водного потенциала экссудата ветвей служили типичные древесные породы лесов Якутии: *Larix cajanderi*, *Pinus sylvestris*, *Betula platyphylla* – в окрестностях лесной станции “Спаская Падь” (62°14′ с.ш., 129°37′ в.д.) Института биологических проблем криолитозоны СО РАН в период 1995–2000 гг.

Подготовка образцов для измерения водного потенциала ксилемного экссудата. Фрагменты длиной 8–10 см и диаметром черенка 3–5 мм облиственной или охвоенной ветви дерева из освещенной части кроны на 3-метровой высоте срезали секатором и помещали в темный полиэтиленовый мешок. Водный потенциал ксилемного экс-

судата определяли с помощью камеры давления DIK-7000 (Daiki Rika Kogyo Co Ltd, Япония) с электронным блоком управления DIK-9222 (Daiki Soil & Moisture, Япония) по стандартной методике [18]. Фрагмент облиственной или охвоенной ветви помещали в камеру давления так, чтобы место среза было снаружи, а черенок вблизи места среза в месте его выхода из камеры давления был уплотнен резиновой манжетой. После этого давление в камере с помощью подсоединенного баллона со сжатым воздухом поднимали до момента появления капельки экссудата из места среза ветви. Это значение давления принимали в качестве водного потенциала ксилемного экссудата.

Определение атмосферной концентрации CO_2 .

Для круглосуточного, с периодичностью 15 мин определения атмосферной концентрации CO_2 в приземном слое атмосферы на уровне кронового пространства местного древостоя использовали инфракрасный датчик CO_2 C20 (GSS, Великобритания), размещенный на электронной плате Carbologic (ИЧП Коновалов Павел Вениаминович, Россия). Точность датчика составляла ± 2 ppm. Измерительные устройства размещали в герметичных пластмассовых корпусах. Каждое такое устройство размещали внутри лабораторного помещения 4–5 этажа того или иного Институтского лабораторно-административного корпуса вблизи окна, т.е. забор наружного атмосферного воздуха происходил с высоты 16–20 м от земли. Диффузионно-пассивный приток атмосферного воздуха снаружи к датчику происходил по полой алюминиевой трубке с внутренним диаметром 5 мм, выведенной за оконный проем наружу на 1.5 метра. Непрерывный мониторинг атмосферной концентрации CO_2 проводили в пяти географических точках Северной Евразии: Главный ботанический сад РАН, (г. Москва), Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, (г. Новосибирск), ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН (г. Владивосток), Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН (г. Якутск) (Якутск-I), биологическая станция “Спаская Падь” (Якутск-II) (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск) (рис. 1). Использование сравнительно грубых датчиков CO_2 позволяет выделять атмосферный сезонный сигнал фотосинтеза при условии фильтрации сопутствующих измерению случайных фоновых колебаний CO_2 атмосферы. Такую фильтрацию обеспечивали значительная географическая удаленность датчиков, осуществляющих одновременный непрерывный круглосуточный мониторинг концентрации атмосферного CO_2 , и ежемесячное усреднение многих тысяч измерений. Для целей нашего исследования было важным установить календарный период времени, в течение которого атмосферное содержание

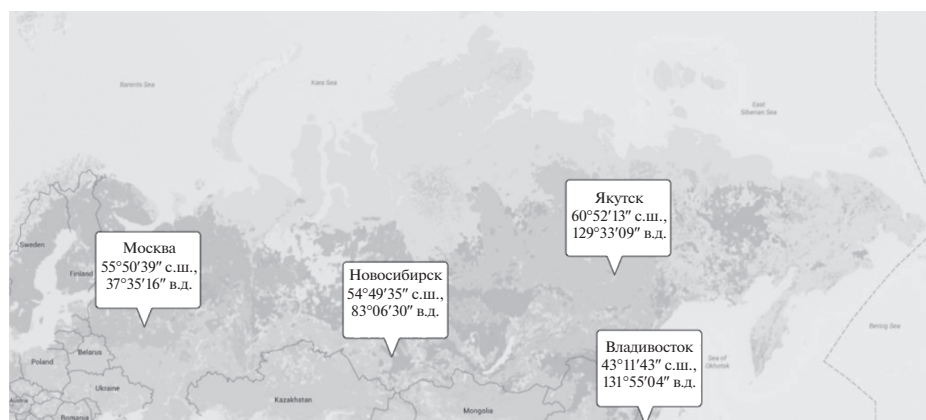


Рис. 1. Карта расположения мест мониторинга атмосферной концентрации CO_2 по трансконтинентальному трансекту Северной Евразии.

CO_2 за год достигало относительного минимума. Кроме того, переход от абсолютных значений атмосферной концентрации CO_2 к относительным величинам позволил отказаться от дорогостоящей время-затратной ежемесячной калибровки датчиков по абсолютным величинам концентрации CO_2 и обеспечил возможность приведения массивов измерений, полученных разными датчиками в разных географических местах к сопоставимому виду.

Климатическая характеристика мест измерения атмосферной концентрации CO_2 . Москва: средняя дневная температура 3.6°C , средняя температура воздуха за вегетационный период (май–сентябрь) составляет около 14°C , сумма осадков – 325 мм. Средняя минимальная температура воздуха в зимний период составляет -7.1°C . [19, с. 77]. Новосибирск: средняя дневная температура -0.2°C , средняя температура воздуха за вегетационный период (май–сентябрь) составляет около 14°C , сумма осадков – 273 мм, средняя минимальная температура воздуха в зимний период составляет -12.3°C [19, с. 78]. Владивосток: средняя дневная температура 3.9°C , средняя температура воздуха за вегетационный период (май–сентябрь) составляет около 15°C , сумма осадков – 721 мм, средняя минимальная температура воздуха в зимний период составляет -8.2°C . [19, с. 86]. Якутск: средняя дневная температура -10.2°C , средняя температура воздуха за вегетационный период (май–сентябрь) составляет около 12.2°C , сумма осадков – 213 мм, средняя минимальная температура воздуха в зимний период составляет -26.2°C [19, с. 73].

Статистический анализ временных рядов атмосферной концентрации CO_2 . Для каждого региона и года наблюдений среднемесячные значения атмосферной концентрации CO_2 выражали в виде безразмерной величины – результата арифмети-

ческого деления этого значения на минимальную для этого года и места наблюдения концентрацию CO_2 . После этого, безразмерные значения объединяли в два массива данных: (1) г. Якутск (Якутск-I) и биологическая станция “Спасская Падь” (Якутск-II), (2) трансконтинентальный пояс Москва–Новосибирск–Владивосток. Данные этих двух массивов парных соответствий “месяц – концентрация CO_2 ” были ранжированы по равным ранговым интервалам от меньших до больших значений концентрации CO_2 . Все значения из первых двух ранговых интервалов принимали в качестве наименьших значений всего массива данных. Частота выявления каждого месяца года из этих двух первых ранговых интервалов отражала вероятность проявления этого месяца как месяца с наименьшим значением атмосферной концентрации CO_2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 2 представлены многолетние результаты определения водного потенциала ксилемы отделенных ветвей эдификаторных лесообразующих пород Восточной Сибири – лиственницы, березы и сосны. Минимальные значения водного потенциала ксилемы для всех обследованных нами видов были обнаружены в 20 числах июня, т.е. в первую половину вегетационного сезона.

Использование сравнительно недорогих датчиков CO_2 позволяет выделять атмосферный сезонный сигнал фотосинтеза при условии фильтрации сопутствующих измерению случайных фоновых колебаний CO_2 атмосферы. Статистические характеристики выборки среднемесячных значений CO_2 в разные календарные месяцы разных лет и в разных местах нахождения датчиков CO_2 представлены в таблице 1. В отношении всего массива данных (табл. 1) применен метод дис-

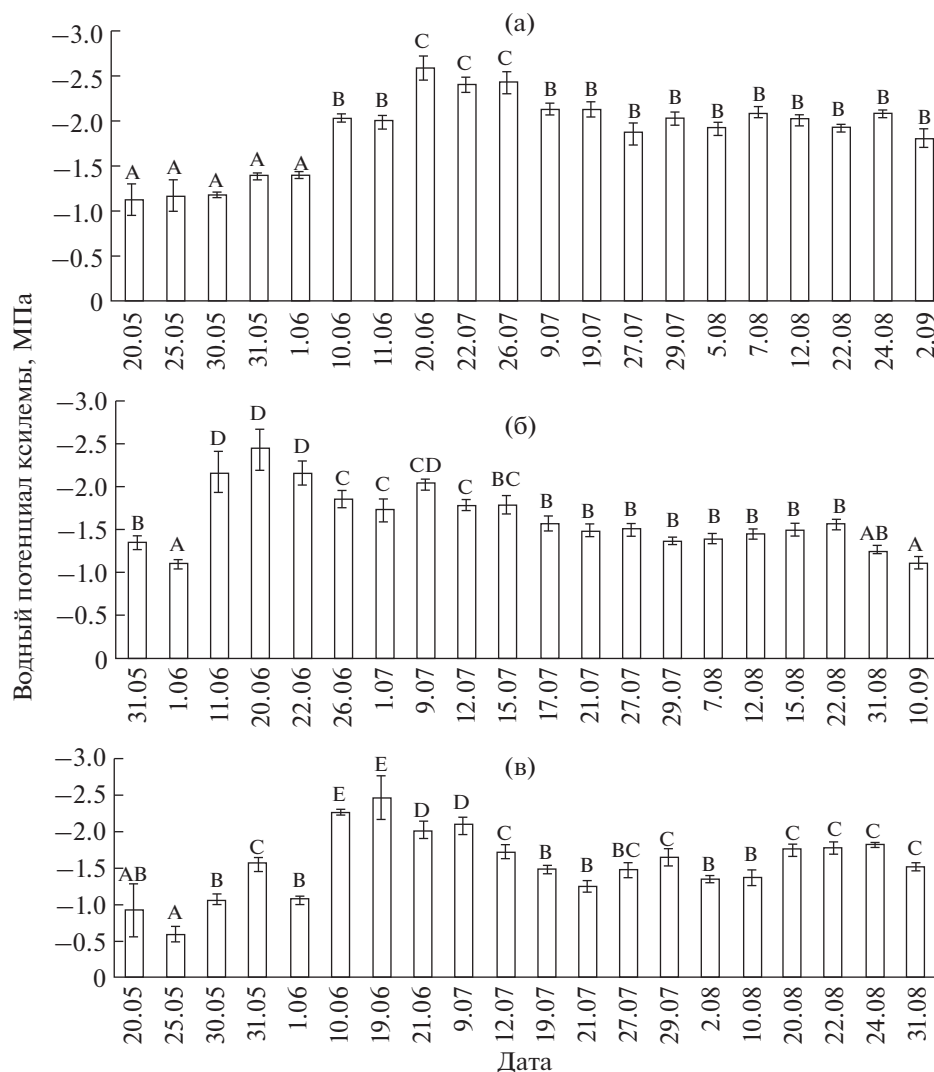


Рис. 2. Сезонный ход изменения водного потенциала ксилемы облиственных ветвей у лиственницы (а), березы (б) и сосны (в) на биостанции “Спасская Падь” под г. Якутском в Восточной Сибири.

персионного анализа по двум факторам – географический фактор (местонахождение датчика CO₂) и сезонный фактор (календарный месяц года). Материалы двухфакторного дисперсионного анализа всего массива наблюдений представлены в таблице 2. В результате установили, что в отношении географического фактора с высокой степенью достоверности ($P > 0.01$) нулевая статистическая гипотеза опровергается. Поэтому географический фактор является значимым фактором воздействия на атмосферную среднемесячную концентрацию CO₂. Однако, в отношении сезонного фактора не удалось опровергнуть нулевую статистическую гипотезу на минимально значимом уровне достоверности. Таким образом, в отношении сезонного фактора для всего массива данных многолетних наблюдений можно сделать

вывод лишь о случайном, нормальном распределении данных.

Для приведения сезонного хода атмосферной концентрации CO₂ разных лет и мест наблюдений (табл. 1) к сопоставимому виду массивы исходных данных подвергали предварительной обработке. Во-первых, для каждого региона и года наблюдений среднемесячные значения атмосферной концентрации CO₂ выражали в виде безразмерной величины – результата арифметического деления этого значения на минимальную для этого года и места наблюдения концентрацию CO₂. После этого наблюдения всего массива среднемесячных величин значений объединяли и ранжировали в упорядоченный от минимального до максимального значения ряд. Во-вторых, упорядоченный ряд объединенного массива данных по Якутску и

Таблица 1. Годовая динамика концентрации CO₂ в атмосфере на высоте кронового пространства лесного массива в различных регионах Северной Евразии

Год	Месяц	Москва		Новосибирск		Владивосток		Якутск-I		Якутск-II	
		CO ₂ , ppm	<i>n</i>	CO ₂ , ppm	<i>n</i>	CO ₂ , ppm	<i>n</i>	CO ₂ , ppm	<i>n</i>	CO ₂ , ppm	<i>n</i>
2009	11	—	—	379	645	—	—	—	—	—	—
2009	12	377	668	379	2248	—	—	—	—	—	—
2010	1	378	4536	—	—	—	—	—	—	—	—
2010	2	378	4099	—	—	—	—	—	—	—	—
2010	3	379	2974	377	4487	—	—	—	—	—	—
2010	4	379	4393	377	4372	—	—	—	—	—	—
2010	5	380	4527	377	1142	—	—	—	—	—	—
2010	6	381	4391	377	4378	—	—	—	—	—	—
2010	7	381	1221	378	4522	—	—	—	—	—	—
2010	8	380	1069	382	4523	—	—	—	—	—	—
2010	9	380	4373	382	4384	—	—	—	—	—	—
2010	10	380	4109	383	4504	376	2107	—	—	—	—
2010	11	380	4367	383	4380	376	4393	—	—	—	—
2010	12	380	4512	382	4531	377	4536	—	—	—	—
2011	1	380	4515	382	4531	377	4514	—	—	—	—
2011	2	380	4081	383	4094	377	4100	—	—	—	—
2011	3	380	4517	382	4511	377	4542	—	—	—	—
2011	4	380	4374	382	4392	377	4381	—	—	—	—
2011	5	380	4521	382	3815	377	4544	—	—	—	—
2011	6	381	4379	381	4395	377	4359	—	—	—	—
2011	7	383	4531	381	4540	377	4542	—	—	—	—
2011	8	383	4524	381	4539	378	4536	—	—	—	—
2011	9	384	2349	381	3664	378	4114	—	—	—	—
2011	10	384	3551	375	4034	377	4514	—	—	—	—
2011	11	387	212	378	3362	377	4384	378	16394	377	2057
2011	12	388	2914	378	4538	377	4533	377	20809	376	794
2012	1	384	2973	379	4536	377	4536	377	19364	376	1225
2012	2	383	2754	379	4245	377	4243	377	20649	376	2777
2012	3	382	2974	378	4537	379	4539	377	22146	376	2722
2012	4	381	2877	377	4398	377	4390	377	9363	376	2233
2012	5	377	1578	377	4547	378	4534	378	22098	376	2970
2012	6	377	2371	376	2514	378	3948	378	21254	376	2871
2012	7	375	2107	—	—	—	—	379	2492	376	169
2012	8	379	2365	—	—	—	—	379	1363	—	—
2012	9	382	2514	379	3327	379	13674	380	4182	—	—
2012	10	380	2510	378	4665	383	30175	379	4133	—	—
2012	11	381	1582	377	4514	386	28840	378	1661	—	—
2012	12	385	2970	376	4661	387	30486	379	4251	—	—
2013	1	384	2917	377	4662	384	29732	379	4248	—	—
2013	2	382	2601	377	4211	381	24275	380	3840	—	—
2013	3	380	2880	377	4667	—	—	379	4251	—	—

Таблица 1. Окончание

Год	Месяц	Москва		Новосибирск		Владивосток		Якутск-I		Якутск-II	
		CO ₂ , ppm	<i>n</i>	CO ₂ , ppm	<i>n</i>	CO ₂ , ppm	<i>n</i>	CO ₂ , ppm	<i>n</i>	CO ₂ , ppm	<i>n</i>
2013	4	379	2787	377	4511	—	—	379	4113	—	—
2013	5	379	2879	377	4667	378	7793	379	4236	—	—
2013	6	378	2783	377	4518	377	27857	380	4110	—	—
2013	7	375	2871	377	4671	374	29370	381	4251	—	—
2013	8	378	2902	378	4666	369	14737	382	2552	—	—
2013	9	380	2787	377	4512	367	23260	384	4088	—	—
2013	10	378	2880	378	4666	375	17018	383	4248	—	—
2013	11	378	2815	377	4508	376	28607	383	4114	—	—
2013	12	381	2959	377	4667	378	7803	382	4251	—	—
2014	1	380	2880	377	4666	380	14954	383	4250	—	—
2014	2	382	2601	376	4214	377	28193	385	3840	—	—
2014	3	379	2880	377	4667	371	29965	385	4251	—	—
2014	4	381	2787	377	4518	369	21126	385	4075	—	—
2014	5	378	2879	376	4666	377	29094	382	4251	—	—
2014	6	377	2787	377	4515	369	31835	382	4109	—	—
2014	7	375	2880	377	4671	368	25486	383	4251	—	—
2014	8	375	2912	377	4669	366	11349	384	4249	—	—
2014	9	376	2840	377	4377	366	5346	385	4111	—	—
2014	10	377	1451	378	4664	371	4501	386	3030	—	—
2014	11	—	—	377	4517	370	4503	387	2778	378	1305
2014	12	—	—	377	4665	371	4660	388	2879	378	4535
2015	1	—	—	—	—	371	4644	387	2880	378	4536
2015	2	—	—	—	—	371	4196	386	2601	378	4098
2015	3	—	—	—	—	370	4661	387	2880	378	4539
2015	4	—	—	—	—	370	4512	388	2783	378	4397
2015	5	—	—	—	—	370	4650	385	1058	378	4539
2015	6	—	—	—	—	371	4493	380	1739	377	4302
2015	7	—	—	—	—	371	4665	379	2871	377	4511
2015	8	—	—	—	—	371	4666	379	2878	377	4442
2015	9	—	—	—	—	371	4499	384	2787	377	4384
2015	10	—	—	—	—	372	4663	384	2880	377	4540
2015	11	—	—	—	—	373	4456	387	2785	378	4387
2015	12	—	—	—	—	373	4533	392	2880	378	4535
2016	1	—	—	—	—	373	4656	392	2879	378	4536
2016	2	—	—	—	—	373	4341	392	2694	378	4241
2016	3	—	—	—	—	372	4659	390	2880	378	4540
2016	4	—	—	—	—	372	4509	388	2779	378	4392
2016	5	—	—	—	—	372	4656	388	2876	378	9196
2016	6	—	—	—	—	373	4477	384	2785	—	—
2016	7	—	—	—	—	372	1674	384	963	—	—

Примечание. Представлены средние значения и число измерений в течение месяца (*n*). Отсутствие данных отмечено прочерком “—”.

Таблица 2. Статистическая характеристика массива данных атмосферной концентрации CO₂

Факторы	Общая сумма квадратов (D)	Степени свободы	Дисперсия	F _ф	F _{st}	
					0.05	0.01
Общий (y)	5319.1	267	19.9	1.1	1.2	1.3
Географический (A)	2245.1	4	561.3	31.1	2.4	3.4
Сезонный (B)	151.9	11	13.8	0.8	2.5	3.7
Совместный (AB)	229.6	44	5.2	0.3	1.5	1.8
A + B + AB	2626.7	59	44.5	2.5	1.4	1.7
Остаточный (z)	2692.4	149	18.1			

биостанции “Спасская Падь” разбивали на 35 равных ранговых интервалов (рис. 3а). Для южно-таежной трансконтинентальной полосы Северной Евразии данные ранжировали по 40 интервалам (рис. 3б). Два самых низших ранга каждого массива содержали примерно половину всех данных (рис. 3). Поскольку с каждым значением атмосферной концентрации CO₂ связан вполне определенный календарный месяц года, то весь массив данных представляет собой ассоциативный ряд пар “месяц – атмосферная концентрация CO₂” (табл. 1). Поэтому приняли, что частота встречаемости того или иного месяца среди значений из первых двух низших рангов отражает вероятность проявления этого месяца в качестве месяца с наименьшей концентрацией CO₂. Для всех месяцев года эту вероятность характеризует график на рис. 4. Такой статистический анализ всего ассоциативного массива пар данных “месяц – атмосферная концентрация CO₂” из двух первых ранговых интервалов показал, что в Северной Евразии (рис. 1), для Центральной Якутии наиболее вероятно сезонный минимум атмосферной концентрации CO₂ приходится на май (рис. 4а) и для южно-таежной трансконтинентальной полосы Северной Евразии на апрель (рис. 4б).

ОБСУЖДЕНИЕ

В восточносибирской тайге по степени распространенности безусловной доминантой является лиственница, которая занимает свыше 95% лесной площади. Доля сосновых лесов сравнительно невелика. Для сосновых лесов характерно компактное расположение на сухих возвышенных участках с песчаными почвами. Береза выступает минорным компонентом таежного сообщества, и как пионерный вид осваивает в первую очередь гари и вырубки, далеко продвигаясь на север в составе лесотундровых растительных сообществ. Поэтому представляется оправданным использование этих пород деревьев в качестве эдификаторных древесных видов Восточной Сибири.

Для Восточной Сибири имеются сведения о синхронном сезонном изменении транспирации лесной экосистемы и ее NEE [10, 11, 17, 20]. Прямая зависимость фотосинтеза от водного транс-

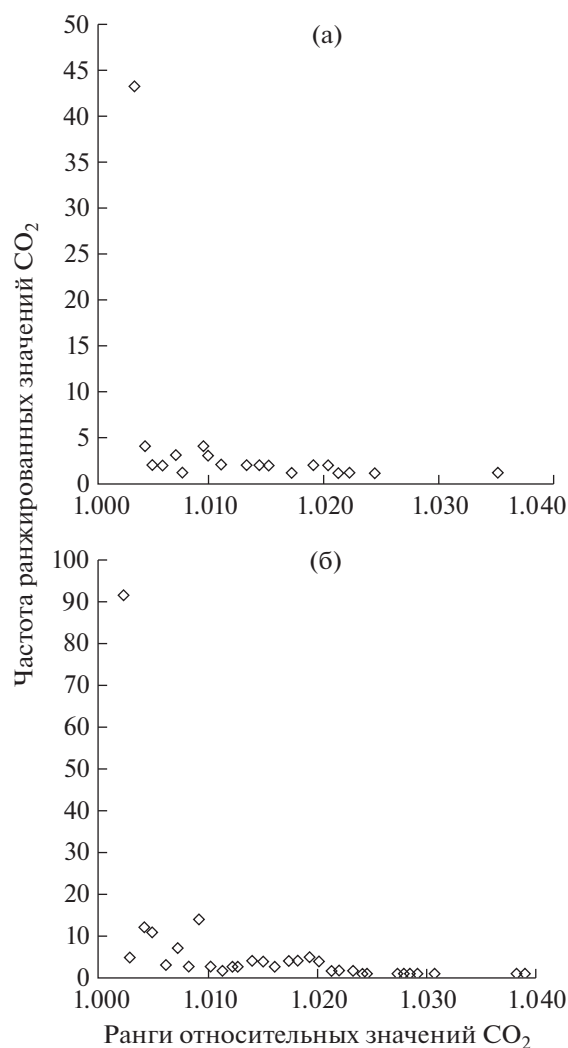


Рис. 3. Ранжирование массива нормализованных данных атмосферной концентрации CO₂ в Якутске и биостанции “Спасская Падь” (а) и вдоль трансекты Москва–Новосибирск–Владивосток Северной Евразии (б).

порта определяется тесным сопряжением фотосинтетической ассимиляции CO_2 и транспирации в ходе $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ газообмена листа. В свою очередь снижение водного потенциала ксилемы означает усиление нагнетания воды из почвы в растение, т.е. увеличение транспирации и фотосинтеза. Таким образом, временная динамика ксилемного водного потенциала отражает сезонное изменение фотосинтетической ассимиляции CO_2 древесным. Судя по сезонной динамике ксилемного водного потенциала ветвей, максимум фотосинтетической функции достигается в конце июня – начале июля (рис. 2), что соответствует сезонному максимуму эвапотранспирации растительного покрова [7–9]. При этом в первой половине вегетации эмиссия CO_2 древесного фитосенноза заметно отстает от фотосинтеза [15, 16, с. 22].

Величина сезонного запаздывания эмиссии CO_2 от фотосинтеза предопределена температурно-влажностным режимом почвы и физиологическими особенностями протекания продукционного процесса древесной растительности. Хорошо известно, что в нормальных естественных условиях фотосинтез может быть ограничен запросом на фотоассимилянты со стороны растущих органов и тканей [21, с. 97].

В свою очередь запрос на фотоассимилянты в теле древесного растения сопровождается переходом фотосинтетического углерода внутри древесного растения из накопительного пула медленного окисления в быстроокисляемый ростовой пул [22]. Так достижение во второй половине вегетации равенства фотосинтеза и дыхания ограничивает фотосинтетический сток углерода. Таким образом, в лиственничной тайге Восточной Сибири достижение концентрационного минимума атмосферного CO_2 в первой половине вегетации обусловлено сочетанием достижения сезонного максимума фотосинтетической функции растительного покрова к июлю (рис. 3) и запаздывающего увеличения температуры почвы, являющейся драйвером экосистемной эмиссии CO_2 [15, 16, с. 22]. Анализ многолетних временных рядов данных о концентрации CO_2 в атмосфере вдоль широтной трансекты Северной Евразии (рис. 1) подтвердил наличие сезонного минимума CO_2 в первой половине вегетации (рис. 4). Климатические условия вдоль широтной трансекты Северной Евразии заметно мягче регионального климата центральной Якутии. Среднегодовые значения температуры вдоль широтной трансекты Северной Евразии на $1.5\text{--}2^\circ\text{C}$ выше значений центральной Якутии (см. раздел Методика). В этой южно-таежной лесной трансконтинентальной полосе по сравнению с лесами центральной Якутии обнаружено смещение сезонного мини-

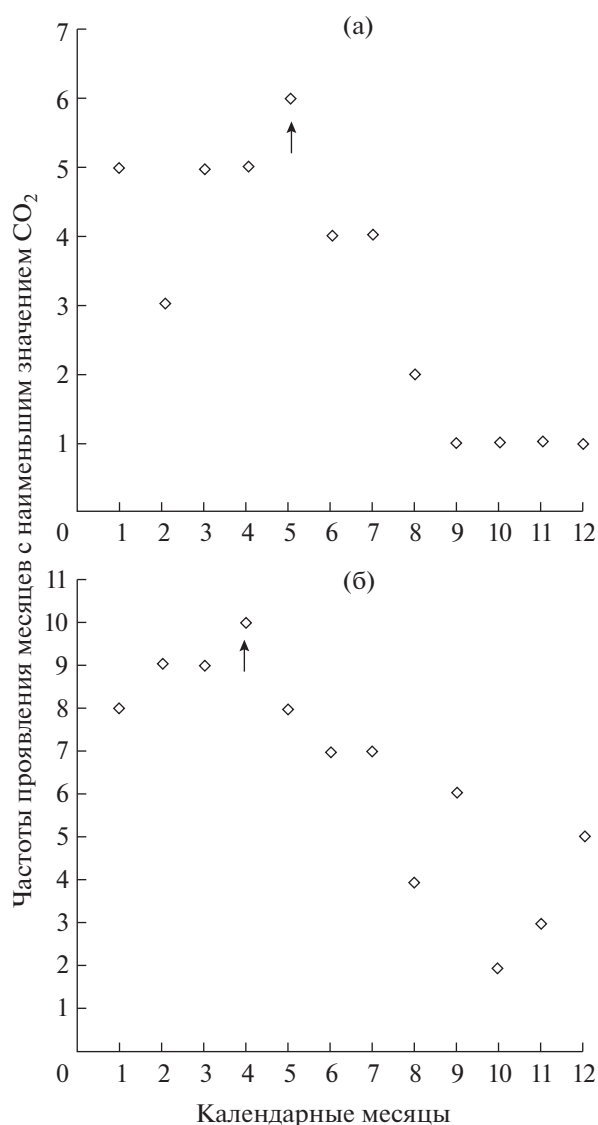


Рис. 4. Распределение частот появления месяцев года с наименьшим значением CO_2 в атмосфере по массиву данных г. Якутска и биостанции “Спаская Падь” под г. Якутском (а) и вдоль трансекты Москва–Новосибирск–Владивосток Северной Евразии (б). Стрелками отмечены наибольшие значения частот выявления месяцев года в ассоциативных рядах “месяц – атмосферная концентрация CO_2 ” из рангового интервала, содержащего наименьшие значения атмосферного CO_2 .

мум CO_2 на более ранний срок вегетационного периода (рис. 4).

Таким образом, изменение сезонной динамики атмосферной концентрации CO_2 адекватно отражает сезонные изменения соотношения фотосинтеза и эмиссии CO_2 в лесной экосистеме и может быть использовано в качестве индикатора региональной перестройки биогенного углеродного цикла в лесных экосистемах при изменении климата.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мухин В.А., Воронин П.Ю., Сухарева А.В., Кузнецов В.В. Грибное разложение древесины при потеплении климата в бореально-гумидной лесорастительной зоне // Докл. Акад. наук. 2010. Т. 431. С. 423.
2. Ваганов Е.А., Терсков И.А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск: Наука, 1977. 94 с.
3. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
4. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
5. The Global Carbon Cycle: Integrating Humans, Climate, and the Natural World. SCOPE / С.В. Field, М.Р. Raupach. Eds. Wash.; Covelo; L. Island Press. 2004. V. 62. 529 p.
6. Воронин П.Ю., Мухин В.А., Коновалов П.В., Седельников В.П., Кузнецов В.В. Ограничение стока углерода в лесные экосистемы Западной Сибири // Докл. Акад. наук. 2015. Т. 460. С. 486.
7. Dolman A.J., Maximov T.Chr., Moors E.J., Maximov A.P., Elbers J.A., Kononov A.V., Ivanov B.I. Net Ecosystem Exchange of Carbon Dioxide and Water of Far Eastern Siberian Larch (*Larix gmelinii*) on Permafrost // Biogeosciences. 2004. V. 1. P. 275.
8. Максимов Т.Х., Долман А.Й., Мурс Э.Й., Ота Т., Сугимото А., Иванов Б.И. Параметры круговоротов углерода и воды в лесных экосистемах криолитозоны // Доклады РАН. 2005. Т. 408. С. 684.
9. van der Molen M.K., van Huissteden J., Parmentier F.J.W., Petrescu A.M.R., Dolman J., Maximov T.Chr., Kononov A.V., Karsanaev S.V., Suzdalov D.A. The growing season greenhouse gas balance of a continental tundra site in the Indigirka lowlands, NE Siberia // Biogeosciences. 2007. V. 4. P. 985.
10. Arneth A., Kelliher F.M., Bauer G., Hollinger D.Y., Byers J.N., Hunt J.E., McSeveny T.M., Ziegler W., Yagodskaya N.N., Milukova I., Sogachov A., Varlagin A., Schulze E.-D. Environmental regulation of xylem sap flow and total conductance of *Larix gmelinii* trees in eastern Siberia // Tree Physiol. 1996. V. 16. P. 247.
11. Ohta T., Hiyama T., Tanaka H., Kuwada T., Maximov T.Chr., Ohata T., Fukushima Y. Seasonal variation in the energy and water exchanges above and below a larch forest in eastern Siberia // Hydrol. Process. 2001. V. 15. P. 1459.
12. Sugimoto A., Yanagisawa N., Naito D., Maximov T.Chr., Fujita N. Importance of permafrost as a source of water for plants in east Siberia taiga // Ecol. Res. 2002. V. 17. P. 493.
13. Hamada Sh., Ohta T., Hiyama T., Kuwada T., Maximov T.Chr., Takahashi A. Hydrometeorological behaviour of pine and larch forests in eastern Siberia // Hydrol. Processes, 2003. V. 18. P. 23.
14. Maximov T.Chr., Ohta T., Dolman A.J. Water and energy exchange in East Siberian forest: A synthesis // Agric. For. Meteorol. 2008. V. 148. P. 2013.
15. Kononov A.V., Maximov T.C., Moors E. Soil temperature response of soil respiration in Central Yakitia // Proceedings of The International Semi-Open Workshop on C/H₂O/Energy Balance and Climate over Boreal Regions with Special Emphasis on Eastern Eurasia. Nagoya, Japan. 2007. P. 35.
16. Максимов Т.Х. Круговорот углерода в лиственничных лесах якутского сектора криолитозоны. Красноярск: изд-во ЯНЦ СО РАН, 2007. 46 с.
17. Максимов Т.Х., Максимов А.П., Кононов А.В., Долман А.Й., Сугимото А., Мурс Э.Й., ван дер Моллен М.К., Иванов Б.И. Эколого-физиологические особенности фотосинтеза лиственницы *Larix cajanderi* в условиях многолетней мерзлоты Якутии // Лесоведение. 2005. № 6. С. 3.
18. Turner N. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status // Plant Soil. 1981. V. 58. P. 339.
19. Muller M.J. Selected climatic data for a global set of standard stations for vegetation science. The Hague, Boston, London: Dr. W. Junk Publishers, 1982. 143 с.
20. Akiyama J., Ohta T., Maximov T.C., Kononov A.V., Maximov A., Nakai T., Matsumoto K., Daikoku K., Kodama Y., Hattory S. Characteristics of carbon dioxide exchange between the atmosphere and forests from the temperate to subarctic zones // Proceedings of 3rd International Workshop on C/H₂O/Energy Balance and Climate over Boreal Regions with Special Emphasis on Eastern Eurasia. Nagoya, Japan. 2007. P. 67.
21. Мокроносков А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. Москва: Наука, 1981. 196 с.
22. Воронин П.Ю., Кайбияйнен Л.К., Болондинский В.К., Коновалов П.В., Хейн Х.Я., Мокроносков А.Т. Участие экспортных продуктов фотосинтеза в СО₂-газообмене надземных скелетных частей сосны (*Pinus sylvestris* L.) // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 172.