

УДК 630\*114.6+574.4

## ЗНАЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО И ВРЕМЕННОГО МАСШТАБА ПРИ АНАЛИЗЕ ФАКТОРОВ ЭМИССИИ CO<sub>2</sub> ИЗ ПОЧВЫ В ЛЕСАХ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ<sup>1</sup>

© 2019 г. Д. В. Карелин<sup>a, b, c, \*</sup>, А. И. Азовский<sup>a</sup>, А. С. Куманяев<sup>a</sup>, Д. Г. Замолотчиков<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова  
Россия, 119992, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

<sup>b</sup>Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН  
Россия, 117810, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

<sup>c</sup>Институт географии РАН Россия,  
119017, Москва, Старомонетный переулок, 29

\*E-mail: dkarelin7@gmail.com

Поступила в редакцию 16.09.2018 г.

После доработки 23.09.2018 г.

Принята к публикации 08.10.2018 г.

Статистический анализ данных многолетних наблюдений за эмиссией CO<sub>2</sub> из почвы в южнотаежном ельнике (Валдайский район Новгородской области, 2009–2017 гг.) показывает, насколько пространственно-временной масштаб исходных полевых данных способен повлиять на оценку вклада факторов этой важнейшей компоненты углеродного баланса и на точность ее предсказания. В частности, вклады в дисперсию эмиссии CO<sub>2</sub> пространственной (47%) и временной (53%) компонент с ежемесячными измерениями за ряд лет на 500-метровой линии наблюдений оказываются сходны, тогда как во внутригодовом масштабе наблюдений вклад пространственной изменчивости существенно меньше временной (14–33 и 39–49%, соответственно). Доля объясненной дисперсии дыхания почвы по регрессионным моделям, построенным только на основе факторов температуры и влажности верхнего горизонта почвы (0–10 см), также существенно зависит от пространственных и временных масштабов наблюдений. Анализ единого массива данных, полученных в исследуемой экосистеме, показывает, что в зависимости от применяемого масштаба эта величина может меняться от 27 до 72%. Полученные результаты заставляют более критически относиться к распространенной практике переноса регрессионных зависимостей, полученных на основе полевых данных, в геоинформационные модели меньшего масштаба.

*Ключевые слова:* эмиссия CO<sub>2</sub> из почвы, южнотаежный ельник, пространственно-временной масштаб.

DOI: 10.1134/S0024114819010078

Факторы эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы (ЭП) в атмосферу очень разнообразны и не всегда поддаются классификации. Известно, что не только временная, но и пространственная вариация потоков CO<sub>2</sub> из почвы в атмосферу в отдельных экосистемах и биотопах сильно зависит от масштаба измерений (Parkin, 1993, Robertson et al., 1997, Morris, 1999, Fang et al., 1998, Stoyan et al., 2000, Rayment, Jarvis, 2000, Xu, Qi, 2001, Maestre, Cortina, 2003,

Qi et al., 2010, Graf et al., 2012, Acosta et al., 2013, Карелин и др., 2014, Li et al., 2017, и др.). При оценке пространственной вариации имеют значения как размеры проб (измерительных камер), так и расстояния между ними, а также дистанция между наиболее удаленными точками их отбора. Если продолжать укрупнять масштаб, можно обнаружить, что точечное выделение углекислого газа в почве отличается даже на расстояниях в несколько сантиметров (Morris, 1999) или на разных участках одной гифы гриба (Parkin, 1993). Однако для большинства экологических исследований ЭП достаточно, чтобы размер напочвенных камер (проб) составлял от 78 до 1600 см<sup>2</sup> (Oechel et al., 1993, Fang et al., 1998, Rayment, Jarvis, 2000, Кудряков и др., 2007, Карелин, Замолотчиков, 2008, Graf et al., 2012, Acosta et al., 2013, Карелин и др.,

<sup>1</sup> Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда 16-17-00123 “Научные основы учета и прогноза бюджета углерода лесов России в системе международных обязательств по охране атмосферы и климата” (полевые работы 2016–2017 гг.) и в рамках темы Госзадания на 2017 г. ЦЭПЛ РАН № 0110-2014-0002 “Климатогенные и антропогенные модификации биосферных функций бореальных лесов и арктических экосистем России” (анализ данных).

2014–2017, Li-8100A, 2016, Алферов и др., 2017, Молчанов и др., 2017, Копчик и др., 2018, и др.).

Большой размер проб не имеет смысла, поскольку для повышения точности оценки среднего, медианы или дисперсии ЭП достаточно просто увеличить число (частоту) проб до величины, при которой относительная ошибка измерений интересующего статистического показателя достигает требуемого уровня, например, 30%, что приемлемо для полевых макроэкологических исследований (Карелин и др., 2015). С другой стороны, чтобы предсказать с требуемой точностью величину ЭП, нужно связать ее со значимыми переменными, определяющими ее дисперсию. Эти переменные обычно разделяют на пространственные и временные, хотя такое деление весьма условно и целиком зависит от исследователя.

Обычно фактор, который меньше меняется во времени, чем в пространстве, относят к пространственным, и наоборот. В частности, влажность почвы – скорее пространственная переменная, а ее температура – временная. Однако такое разделение существенно зависит от временного масштаба наблюдений. Оно справедливо, если рассматривать интервал от суток до месяца, но при увеличении его до пределов года и более характер изменчивости и вклады обоих факторов сближаются. В этом контексте имеет значение и пространственный масштаб наблюдений, однако в литературе редко встречаются попытки оценить это значение численно для конкретных экосистем.

В настоящей работе мы попытались ответить на следующие вопросы: каков численный вклад пространственной вариации в общую (включая временную) вариацию ЭП за многолетний период наблюдений? меняется ли этот вклад за ряд лет в связи с увеличением доли погибшего древостоя? как численно влияет разный пространственно-временной масштаб наблюдений на долю объясненной дисперсии ЭП?

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Основой расчетов послужили данные многолетних наблюдений (2009–2017 гг.) в южной тайге на территории полигона “Таежный лог” Валдайского филиала Государственного Гидрологического института (ВФ ГГИ) Росгидромета (Валдайский район Новгородской области, 57°57'43.0" с.ш., 33°20'19.4" в.д.). Метеорологические данные по станции “Валдай” были предоставлены ВФ ГГИ Росгидромета. Подробные описания объекта и методов проводимых исследований опубликованы в коллективной монографии (Алферов и др., 2017) и ряде других публикаций (Карелин и др., 2014, 2017).

Исследуемые леса расположены на моренных отложениях и представляют собой, главным об-

разом, перестойные ельники мелкотравно-зеленомошные, с максимальным возрастом елей около 120 лет, с участием сосны и березы. Для участка наблюдений площадью около 1 км<sup>2</sup>, характерны многочисленные вывалы елей, которые в основном погибли в 2010–2014 гг. в результате экстремальной засухи и последующих атак насекомых-ксилофагов и корневой губки на ослабленные деревья. Эти увеличивающиеся из года в год свое присутствие участки формируют особые открытые биотопы в пределах еловых лесов, площадью от одного до нескольких гектаров. На них в период наблюдений преобладали виды папоротников и поросль кустарников высотой 1.3–2.0 м. Также значительную площадь занимали сухостойные стволы елей и их валеж. Общая площадь умеренного, слабого и с отсутствием покрытия живого древостоя ели, согласно нашему анализу спутниковой и полевой информации, в июле 2018 г. составила на участке наблюдений 0.25 км<sup>2</sup> – около 32%.

Оценку потоков CO<sub>2</sub> из почвы осуществляли закрытым камерным методом по изменению концентрации в непрозрачных цилиндрических ПВХ-камерах объемом от 1.2 до 1.5 л и площадью 90 см<sup>2</sup>, вкопанных в почву на глубину 3–4 см в постоянных точках. Наземную растительность в камерах удаляли. Камеры вне измерений были постоянно открыты. Оценки потоков проводили приборами, выполненными на основе портативного инфракрасного CO<sub>2</sub>-газоанализатора AZ 7752 (AZ Instrument Corp., Тайвань). Эти приборы периодически тестировали высокоточными CO<sub>2</sub>-анализаторами Li-6200 и Li-8100A (LiCor, Небраска, США). Детали измерительной методики и расчета потоков приведены в работе (Карелин и др., 2014).

Измерения проводились на постоянных трансектах: “короткой” (10 точек в черничном и кисличном вариантах ельника, а также 5 точек на участке распада древостоя, с расстояниями между точками 2–5 м, общее число измерений 1425 в 2009–2017 гг.) и “длинной” 500-метровой линейной трансекте (2013–2017 гг.), а также на площадке распада древостоя размером 15 × 15 м (2014–2017 гг.).

“Длинная” трансекта проходит через все основные биотопы ельника, включая заболоченные понижения, открытые участки с распадом древостоя и незатронутый этим процессом еловый лес. 50 оснований для камер установлены в постоянных точках через каждые 10 м в направлении “восток–запад”. За счет грядово-моренного сложения ландшафта перепад высот в пределах линии наблюдений составляет около 11 м. В апреле–ноябре 2013–2017 гг. здесь было проведено 22 измерения эмиссии (всего 22 × 50 = 1100 измерений). На площадке размером 15 × 15 м 10 камер расположены в постоянных точках в непосредственной

**Таблица 1.** Результаты множественного дисперсионного анализа (PERMANOVA) эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы на 500-метровой линии наблюдений по трем выбранным эффектам (полигон “Таежный лог” Валдайского филиала ГГИ Росгидромета РФ, 2014–2017 гг.)

Источник вариации	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>P(perm)</i>	<i>n</i>	<i>P(MC)</i>
Год*	3	0.45003	0.15001	20.227	0.001	999	0.001
Месяц*	6	1.0892	0.18154	24.478	0.001	998	0.001
Биотоп*	2	0.14131	0.07066	9.5271	0.001	998	0.001
Год × месяц*	8	0.84112	0.10514	14.177	0.001	998	0.001
Год × биотоп	6	0.04646	0.00774	1.0441	0.371	998	0.382
Месяц × биотоп	12	0.05682	0.00474	0.63853	0.755	999	0.795
Остаток	785	5.8218	0.74163	—	—	—	—
Всего	822	10.834	—	—	—	—	—

Примечание. В табл. 1–4: \* эффекты, значимые при  $P = 0.001$ ; *df* – число степеней свободы; *SS* – сумма квадратов; *MS* – средний квадрат; *Pseudo-F* – оценка критерия Фишера; *n* – число рандомизаций; *P(perm)* и *P(MC)* – оценки уровня значимости эффекта (точная и аппроксимация методом Монте-Карло). Прочерк означает отсутствие значений по смыслу.

близости от стволов сухостоя елей (в 10–20 см), и 10 камер – между стволами сухостоя, на расстоянии от 2 до 6 м до ближайшего. В апреле–ноябре 2014–2017 гг. на этой площадке было проведено 18 измерений (всего  $18 \times 20 = 360$  измерений) в те же даты, что и на “длинной” трансекте.

В июле 2018 г. проведен полевой эксперимент, связанный с оценкой связи между пространственной частотой взятия газовых проб ЭП в изучаемом ельнике и величиной автокорреляции. Для этого использовали имеющуюся 500-метровую линейную трансекту и три варианта расположения на ней стандартных камер для измерения потоков ЭП с последовательным увеличением частоты их расположения: 1) 50 камер, установленных через 10 м, 2) 97 камер, установленных через 5 м, 3) 83 камеры, установленные через 2.5 м. Для устранения влияния постоянного расположения в одних точках в первом варианте все 50 исходных камер наблюдения за ЭП были переустановлены на новые точки со сдвигом на 15–20 см. Между вкапыванием камер и началом измерений прошло не менее сут. Результаты по каждому из вариантов оценки ЭП были получены в течение трех сут с 11.00 до 15.00 ч местного времени при сходных погодных условиях.

Статистическую обработку данных и расчеты проводили с помощью пакетов Microsoft Excel, SPSS Statistics V. 20.0 (IBM), PAST V. 3.17 (Oyvind Hammer) и PRIMER V. 7 (PRIMER-E Ltd). Для оценки вклада пространственных и временных факторов применяли метод непараметрического множественного дисперсионного анализа на матрицах сходства–различия (distance-based non-parametric multivariate analysis of variance, PERMANOVA). Оценку непараметрических аналогов *F*-статистик дисперсионной модели проводили методом рандомизации частных остатков модели с редукцией (999 повторностей), который отлича-

ется статистической мощностью при высокой точности в случаях сложных многофакторных моделей (Anderson et al., 2008).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительный анализ с помощью автокорреляционной функции Морана не выявил значимой пространственной автокорреляции между соседними точками отбора проб ЭП, так как автокорреляционная функция во всех случаях (оценки за отдельные сезоны и в отдельные дни измерений) сразу сходится к нулю. Такой результат был получен как для стандартно используемого 10-метрового интервала между точками отбора проб, так и при экспериментальном последовательном увеличении пространственного масштаба до 5 м, а затем 2.5 м (июль 2018 г.). Это говорит о том, что пространственный ряд можно подвергать статистическим методам анализа, в частности дисперсионному, как состоящий из независимых наблюдений. Поэтому величины эмиссии CO<sub>2</sub> по отдельным базам, расположенным на линейной 500-метровой трансекты с интервалом 10 м, в дальнейшем анализе рассматривали как независимые повторности внутри каждого биотопа, а величину остаточной дисперсии *V(Residual)* – меру пространственной вариации внутри каждого биотопа.

Были выделены следующие типы биотопов: 1) участки распада древостоя ели, 2) участки ельников с отсутствием видимого распада древостоя, 3) заболоченные участки внутри лесного массива.

Результаты непараметрического множественного дисперсионного анализа (PERMANOVA, мера различия – евклидово расстояние) общего массива данных приведены в табл. 1. Рассматривалась трехфакторная модель с тремя фиксированными эффектами: “год” (год проведения из-

**Таблица 2.** Результаты множественного дисперсионного анализа (PERMANOVA) всего массива наблюдений эмиссии CO<sub>2</sub> по трем выбранным эффектам (редуцированная модель)

Источник вариации	Доля объясненной вариации, %	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>P(perm)</i>	<i>n</i>	<i>P(MC)</i>
Год*	12.52	3	1.048	0.35	47.49	0.001	998	0.001
Месяц*	28.03	6	2.897	0.483	65.61	0.001	999	0.001
Биотоп*	2.80	2	0.215	0.1075	14.61	0.001	999	0.001
Год × месяц*	12.52	8	0.841	0.105	14.29	0.001	998	0.001
Остаток	44.13	803	5.91	0.0074	—	—	—	—
Всего	100	822	10.83	—	—	—	—	—

Примечание. Обозначения см. табл. 1.

мерений), “месяц” (календарный месяц измерений), “биотоп” (тип биотопа).

На первом шаге анализировали полную факторную модель со всеми взаимодействиями. Оказалось, что эффекты взаимодействий, включающие тип биотопа (“год × биотоп” и “месяц × биотоп”), статистически незначимы, а оценки дисперсии последнего отрицательны. Следовательно, пространственные и временные вариации потока CO<sub>2</sub> статистически независимы. Эффекты всех остальных членов модели высоко значимы ( $P = 0.001$ ).

Для корректной оценки вкладов различных факторов на следующем шаге была использована редуцированная модель с исключением двух последних эффектов (Anderson et al., 2008). Результаты анализа редуцированной модели приведен в табл. 2. Можно заключить, что вклад временной изменчивости несколько больший (суммарно более половины общей вариации), при этом вклад сезонной изменчивости значительно выше, чем межгодовой. Однако сравнительно высокий и достоверный вклад взаимодействия “год × месяц” говорит о том, что выраженность и ход сезонных колебаний варьируют по годам.

**Таблица 3.** Попарные различия эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы по фактору “год” (PERMANOVA)

Попарные сравнения лет наблюдений	<i>t</i>	<i>P(perm)</i>	<i>n</i>	<i>P(MC)</i>
2016, 2017	9.545	0.001	996	0.001
2016, 2014	7.6909	0.001	998	0.001
2016, 2015	3.9577	0.002	996	0.001
2017, 2014	4.9662	0.001	998	0.001
2017, 2015	5.5327	0.001	998	0.001
2014, 2015	1.0115	0.331	996	0.330

Примечание. Курсивом выделены пары лет, для которых различия значимы при  $P = 0.001$ . *t* – критерий Стьюдента. Остальные обозначения см. табл. 1.

Различия между биотопами, хотя и статистически значимы, но невелики (менее 3% общей изменчивости), в то время как вклад вариации между точками наблюдений в пределах биотопа весьма значителен (44%). Следует оговориться, что последняя величина, помимо собственно пространственной вариации, может также включать множество других неучтенных факторов (суточные вариации, несистематические приборные ошибки, эффект пузырькового транспорта и др.).

Оценить вклад этих факторов трудно, хотя он может быть сопоставим с собственно пространственными вариациями. На величину межбиотопической компоненты может также оказывать влияние условность отнесения той или иной точки к конкретному биотопу. Поэтому оценить влияние распада древостоя на вклад пространственных и временных факторов надежнее провести не по доле биотопов, а по их соотношению в отдельные годы.

Далее были проведены попарные тесты сравнения для отдельных временных факторов. Как видим (табл. 3), не выявлено достоверных различий по уровню эмиссии только между 2014 и 2015 г., остальные года попарно достоверно различаются.

Из табл. 4. следует, что не выявлено достоверных различий между весенними (май–апрель) и осенними (октябрь) месяцами, а также между июнем и июлем. Все остальные различия достоверны. Это указывает на достоверно циклический (сезонный) характер почвенной эмиссии CO<sub>2</sub> между весной и осенью. Однако сравнительно высокий и достоверный вклад в дисперсию взаимодействия “год × месяц” говорит о том, что выраженность и ход сезонных колебаний варьируют по годам.

Например, в 2016 г. не было различий по эмиссии между маем и октябрём, июнем и июлем, но при этом весной (в мае) и осенью (в октябре) пространственная изменчивость потока была минимальна, а в июле – максимальна. Это свидетель-

**Таблица 4.** Попарные различия эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы по фактору “месяц” (PERMANOVA)

Попарные сравнения месяцев наблюдений	<i>t</i>	<i>P</i> ( <i>perm</i> )	<i>n</i>	<i>P</i> ( <i>MC</i> )
<i>Май, июнь</i>	8.3618	0.001	997	0.001
<i>Май, июль</i>	11.289	0.001	997	0.001
Май, октябрь	0.1441	0.872	999	0.889
<i>Май, август</i>	10.409	0.001	994	0.001
<i>Май, январь</i>	5.3007	0.001	997	0.001
Май, апрель	1.5749	0.131	999	0.124
Июнь, июль	1.3206	0.189	997	0.171
<i>Июнь, октябрь</i>	9.2415	0.001	997	0.001
Июнь, август	2.1108	0.035	997	0.035
Июнь, январь	2.8748	0.007	996	0.006
Июнь, апрель	<i>no test, df = 0</i>			
<i>Июль, октябрь</i>	11.103	0.001	997	0.001
<i>Июль, август</i>	4.9061	0.001	998	0.001
<i>Июль, январь</i>	6.2502	0.001	998	0.001
<i>Июль, апрель</i>	5.8899	0.001	997	0.001
<i>Октябрь, август</i>	5.9552	0.001	996	0.001
<i>Октябрь, январь</i>	6.6718	0.001	999	0.001
Октябрь, апрель	<i>no test, df = 0</i>			
Август, январь	<i>no test, df = 0</i>			
<i>Август, апрель</i>	8.9175	0.001	998	0.001
Январь, апрель	<i>no test, df = 0</i>			

Примечание. Курсивом выделены пары месяцев, для которых различия значимы при *P* = 0.001. “*no test, df = 0*” – обозначает, что для сравниваемой пары число степеней свободы равно нулю, что не позволяет проводить сравнение; *t* – критерий Стьюдента. Остальные обозначения см. табл. 1.

ствует о вкладе в пространственную дисперсию ЭП вегетирующей растительности.

Можно заключить, что вклады в дисперсию ЭП пространственной (сумма внутрибиотопической, межбиотопической и необъясненной изменчивости составляет 47%) и временной (53%) компонент в данном масштабе наблюдений (ежемесячные измерения за ряд лет, 500-метровая линия) сходны. Заметим, что это различие не учитывает некоторое занижение вклада пространственной изменчивости за счет времени (около 2 ч), которое уходит на измерение всей 500-метровой трансекты.

Поскольку вклад межгодовой изменчивости за 4 года невелик (12.5%), несмотря на то, что, судя по космическим снимкам и площадкам наблюдений, доля вывалов древостоя за этот период возросла почти в 3 раза (Алферов и др., 2017), можно ожидать, что это отношение с увеличением продолжительности наблюдений уже существенно не изменится. Раздельный анализ по каждому из 4 лет показал, что вклад чисто пространственных факторов (оцененный, как и выше, через сумму межбиотопической и внутрибиотопической изменчивости) в эмиссию CO<sub>2</sub> за этот период зна-

чительно колебался и составлял в отдельные годы от 13.7 до 33.3% (среднее – 23.5%), тогда как на долю внутригодовых колебаний приходилось в среднем 43.1%, а на вклад необъясненной дисперсии – 33.5%. Таким образом, динамическая составляющая даже в течение года превышает пространственную.

На имеющемся полевом материале мы также попытались оценить, как меняется доля объясненной дисперсии дыхания почвы по регрессионным моделям ЭП, построенным только на основе факторов температуры почвы на глубине 10 см (*T10*) и влажности (*W*) верхнего горизонта почвы (0–6 см) в зависимости от разных масштабов наблюдений. Обе переменные являются признанными ведущими факторами вариации эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы (Кудеяров и др., 2007).

Предварительный анализ показывает, что оба фактора весьма чувствительны как к временному, так и пространственному масштабу наблюдений, хотя, следуя наибольшей изменчивости, температуру традиционно относят к временным факторам, а влажность – к пространственным. Матрица, приведенная в табл. 5, требует пояснений. Она построена на всем имеющемся в нашем рас-

**Таблица 5.** Сравнение разных пространственно-временных масштабов наблюдений при оценке вкладов двух основных факторов эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы в объяснение ее общей дисперсии

Масштаб времени	Масштаб пространства		
	0 м	15–30 (1–5) м	500 (10) м
3 мин–2 ч (1 раз в 4–10 мин)	0 (0)	29.4% ( $N = 16$ ) ( $BETA(T10) = -0.17$ ; $BETA(W) = -0.29$ )	–
1 сутки (1 раз в 2 ч)	27% ( $N = 49$ ) ( $BETA(T10) = 0.28$ ; $BETA(W) = 0.04$ )	37% ( $N = 570$ ) ( $BETA(T10) = \mathbf{0.46}$ ; $BETA(W) = \mathbf{-0.3}$ )	–
Бесснежный сезон* (1 раз в 1–2 мес)	54% ( $N = 10$ ) ( $BETA(T10) = \mathbf{0.71}$ ; $BETA(W) = 0.07$ )	42% ( $N = 4$ ) ( $BETA(T10) = \mathbf{0.59}$ ; $BETA(W) = -0.04$ )	–
Бесснежные сезоны* за 4 года (1 раз в 1–2 мес)	59% ( $N = 50$ ) ( $BETA(T10) = \mathbf{0.71}$ ; $BETA(W) = -0.02$ )	70% ( $N = 17$ ) ( $BETA(T10) = \mathbf{0.58}$ ; $BETA(W) = \mathbf{-0.47}$ )	72% ( $N = 18$ ) ( $BETA(T10) = \mathbf{0.85}$ ; $BETA(W) = 0.023$ )

Примечание. \*Бесснежный сезон длится с апреля по ноябрь.  $T10$  – температура на глубине 10 см;  $W$  – объемная влажность верхнего горизонта почвы (0–6 см);  $N$  – число измерений. Для масштаба пространства в скобках приведено расстояние между пробами, для масштаба времени – частота измерений. Коэффициенты детерминации моделей (выражены в %) и стандартизованные коэффициенты  $BETA$  выделены полужирным шрифтом и подчеркнуты, если более половины расчетных значений, на основе которых вычисляли их среднее, значимы при  $P = 0.05$ . Проверки обозначают отсутствие данных.

поряжении массиве полевых данных с помощью множественной линейной регрессии с принудительным включением в модель указанных независимых переменных, что позволяет сравнивать между собой аналогичные модели не только по доле объясненной дисперсии, но и по отношению вклада выбранных переменных. Этот вклад оценивается по средним величинам стандартизованных коэффициентов регрессии ( $BETA$ ) при переменных в моделях.

Средние величины коэффициентов детерминации (выражены в табл. 5 в процентах), а также средние на основе полученных коэффициентов  $BETA$  вычислялись для конкретных пространственно-временных масштабов, соответствующих ячейкам таблицы, независимо от их уровней значимости. Важно, что в табл. 5 каждое среднее значение объясненной дисперсии, а также средние  $BETA$ , соответствующие определенному масштабу в ячейках таблицы, вычисляли на основе независимых выборок данных, взятых в разные периоды (для разных временных масштабов) или по разным участкам/трансектам (для разных пространственных масштабов). В случае крупного масштаба “0 м” оценивали изменчивость ЭП в отдельных точках (камерах или базах), в случае среднего масштаба использовали “короткую” линию или площадку распада древостоя размером 15 × 15 м, в случае мелкого масштаба – 500-метровую (“длинную”) линию наблюдений.

Такой подход позволяет численно оценить, насколько меняется значение двух избранных факторов эмиссии CO<sub>2</sub> в пределах отдельно взя-

той экосистемы в зависимости от масштабов наблюдений. Из полученных результатов (табл. 5) очевидно, что для южнотаежного перестойного леса фактор влажности почвы независимо от масштаба играет лишь подчиненную роль. Он оказался значимым только в промежуточном пространственном масштабе для внутрисуточных наблюдений и многолетнего интервала.

Однако даже в значимых случаях влажность верхнего горизонта почвы менее существенна, чем его температура, и отрицательно связана с эмиссией. Это говорит о том, что уровень влажности в этих лесных экосистемах обычно находится или в области оптимума для ЭП, или в области избыточного увлажнения, которое подавляет дыхание почвы. Лишь в аномально засушливое и жаркое лето 2010 г., когда на всей европейской части России установился длительный антициклон, для ряда точек “короткой” линии наблюдений связь дыхания почвы с влажностью по силе превысила связь с температурой и сменила знак на положительный ( $R^2 = 0.66$ ,  $BETA(T10) = 1.27$ ,  $BETA(W) = 1.48$ ,  $N = 6$ ). Положительная связь с температурой почвы даже в этом случае сохранилась.

Результаты, приведенные в табл. 5, демонстрируют, что уменьшение как временного, так и пространственного масштабов наблюдений в целом ведет к существенному увеличению доли объясненной дисперсии ЭП (от 27 до 72%). Таким образом, максимальный результат (72%) в нашем случае определен для многолетнего ряда наблюдений на 500-метровой линии наблюдений. Ис-

ключение составляет вариант временного масштаба, связанный с отдельными вегетационными (бесснежными) сезонами: в этом случае наблюдается снижение доли объясненной дисперсии с уменьшением пространственного масштаба.

**Заключение.** Полученные результаты на примере многолетнего мониторинга отдельно взятой лесной экосистемы численно демонстрируют, насколько конкретный пространственно-временной масштаб полевых наблюдений способен повлиять на относительный вклад в дисперсию эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы ее пространственных и временных факторов, а также на точность предсказания этой важнейшей компоненты углеродного баланса в зависимости от ведущих факторов окружающей среды. Из этого, в частности, следует, что распространенная в моделировании практика переноса зависимостей, полученных на основе полевых данных, связанных с крупным масштабом, в геоинформационные модели меньшего масштаба, требует соответствующего учета и коррекции.

Авторы выражают глубокую благодарность руководству Валдайского филиала ГГИ Росгидромета в лице его директора А.С. Марунича за всестороннюю логистическую поддержку, а также студентам 2 курса биологического ф-та МГУ им. М.В. Ломоносова направления “Экология и природопользование”, за активное участие в сборе полевых данных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алферов А.М., Блинов В.Г., Гитарский М.Л., Грабар В.А., Замолодчиков Д.Г., Зинченко А.В., Иванова Н.П., Ивахов В.М., Карабань Р.Т., Карелин Д.В., Калюжный И.Л., Кашин Ф.В., Конюшков Д.Е., Коротков В.Н., Кровотынцев В.А., Лаэров С.А., Марунич А.С., Парамонова Н.Н., Романовская А.А., Трунов А.А., Шилкин А.В., Юзбеков А.К. Мониторинг потоков парниковых газов в природных экосистемах. Саратов: Амирит, 2017. 279 с.
- Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Углеродный обмен в криогенных экосистемах. М.: Наука, 2008. 344 с.
- Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г., Краев Г.Н. Методическое руководство по анализу эмиссий углерода из почв поселений в тундре. М., Изд-во ЦЭПЛ РАН, 2015. 64 с.
- Карелин Д.В., Почикалов А.В., Замолодчиков Д.Г. Эффект усиления эмиссии CO<sub>2</sub> в окнах распада лесов Валдая // Известия РАН. Серия географическая. 2017. № 2. С. 60–68.
- Карелин Д.В., Почикалов А.В., Замолодчиков Д.Г., Гитарский М.Л. Факторы пространственно-временной изменчивости потоков CO<sub>2</sub> из почв южнотаежного ельника на Валдае // Лесоведение. 2014. № 4. С. 56–66.
- Карелин Д.В., Горячкин С.В., Замолодчиков Д.Г., Долгих А.В., Зазовская Э.П., Шишков В.А., Почикалов А.В., Сирин А.А., Суворов Г.Г., Краев Г.Н. Влияние местных антропогенных факторов на почвенную эмиссию биогенных парниковых газов в криогенных экосистемах // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77. № 3. С. 167–181.
- Копчик Г.Н., Курпиянова Ю.В., Кадулин М.С. Пространственная изменчивость эмиссии диоксида углерода почвами в основных типах лесных экосистем Звенигородской биостанции МГУ им. М.В. Ломоносова // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2018. № 2. С. 40–47.
- Кудяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А., Борисов А.В., Воронин П.Ю., Демкин В.А., Демкина Т.С., Евдокимов И.В., Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Комаров А.С., Курганова И.Н., Ларионова А.А., Лонес де Гереню В.О., Уткин А.И., Чертов О.Г. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
- Молчанов А.Г., Курбатова Ю.А., Ольчев А.В. Влияние сплошной вырубki леса на эмиссию CO<sub>2</sub> с поверхности почвы // Известия РАН. Серия биологическая. 2017. № 2. С. 190–196.
- Acosta M., Pavelka M., Montagnani L., Kutsch W., Lindroth A., Juszczak R., Janouš D. Soil surface CO<sub>2</sub> efflux measurements in Norway spruce forests: Comparison between four different sites across Europe — from boreal to alpine forest // Geoderma. 2013. V. 192. P. 295–303.
- Anderson M.J., Gorley R.N., Clarke K.R. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. Plymouth: PRIMER-E Ltd, 2008. 214 p. [http://updates.primer-e.com/primer7/manuals/PERMANOVA+\\_manual.pdf](http://updates.primer-e.com/primer7/manuals/PERMANOVA+_manual.pdf). (date accessed 17.10.2018).
- Fang C., Moncrief J.B., Gholz H.L., Clark K.L. Soil CO<sub>2</sub> efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation // Plant and Soil. 1998. V. 205. № 2. P. 135–146.
- Graf A., Herbst M., Weihermüller L., Huisman J.A., Prolingheuer N., Bornemann L., Vereecken H. Analyzing spatiotemporal variability of heterotrophic soil respiration at the field scale using orthogonal functions // Geoderma. 2012. V. 181–182. P. 91–101.
- Li W., Bai Z., Jin C., Zhang X., Guan D., Wang A., Yuan F., Wu J. The influence of tree species on small scale spatial heterogeneity of soil respiration in a temperate mixed forest // Science of the Total Environment. 2017. V. 590–591. P. 242–248.
- LI-8100A Automated Soil Gas Flux System. Licor BioSciences, 2016. 24 p. / <https://www.licor.com/documents/yua24c0b4nfcg2vqqlsq>. (date accessed 17.10.2018).
- Maestre F.T., Cortina J. Small-scale spatial variation in soil CO<sub>2</sub> efflux in a Mediterranean semiarid steppe // Applied Soil Ecology. 2003. V. 23. № 3. P. 199–209.
- Morris S.J. Spatial distribution of fungal and bacterial biomass in southern Ohio hardwood forest soils: fine scale variability and microscale patterns // Soil Biology and Biochemistry. 1999. V. 31. № 10. P. 1375–1386.
- Oechel W.C., Hastings S.J., Vourlitis G., Jenkins M., Riechers G., Grulke N., Recent change of Arctic tundra ecosystems from a carbon sink to a source // Nature. 1993. V. 361. № 6412. P. 520–523.
- Parkin T.B. Spatial variability of microbial process in soil — A review // Journal of Environmental Quality. 1993. V. 22. № 3. P. 409–417.
- Qi Y.-C., Dong Y.-S., Jin Z., Peng Q., Xiao S.-S., He Y.-T. Spatial heterogeneity of soil nutrients and respiration in the desertified grasslands of Inner Mongolia, China // Pedosphere. 2010. V. 20. № 5. P. 655–665.

Rayment M.B., Jarvis P.G. Temporal and spatial variation of soil CO<sub>2</sub> efflux in a Canadian boreal forest // *Soil Biology and Biochemistry*. 2000. V. 32. № 1. P. 35–45.

Robertson G.P., Klingensmith K.M., Klug M.J., Paul E.A., Crum J.R., Ellis B.G. Soil resources, microbial activity, and primary production across an agricultural ecosystem // *Ecological Applications*. 1997. V. 7. № 1. P. 158–170.

Stoyan H., De-Polli H., Böhm S., Robertson G.P., Paul E.A. Spatial heterogeneity of soil respiration and related properties at the plant scale // *Plant and Soil*. 2000. V. 222. № 1. P. 203–214.

Xu M., Qi Y. Soil-surface CO<sub>2</sub> efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California // *Global Change Biology*. 2001. V. 7. № 6. P. 667–677.

## Role of Spatial and Temporal Scales in Factor Studies of Soil CO<sub>2</sub> Fluxes in Forests of Valdai Hills

D. V. Karelin<sup>1, 2, 3, \*</sup>, A. I. Azovskii<sup>1</sup>, A. S. Kumanyaev<sup>1</sup>, and D. G. Zamolodchikov<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University  
Leninskie Gory 1 bldg. 12, Moscow, 119991 Russia

<sup>2</sup>Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences  
Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997 Russia

<sup>3</sup>Institute of Geography, Russian Academy of Sciences  
Staromonetny ln. 29, Moscow, 119017 Russia

\*E-mail: dkarelin7@gmail.com

Received 16 September 2018

Revised 23 September 2018

Accepted 8 October 2018

Statistical analysis of long-term series of soil CO<sub>2</sub> fluxes shows how spatiotemporal resolution of raw field data could affect estimates of contribution and prediction accuracy of this important component of carbon balance. The monitoring data have been collected in boreal spruce forest in Valdai District of Novgorod Oblast' during 2009–17. Contribution of spatial and temporal components to dispersion of CO<sub>2</sub> emission measured monthly over several years along the 500 m transect turn out to be similar, 47% and 53%, respectively. Contrarily, contribution of spatial variability is significantly less than temporal variability (14–33% and 33–49%, respectively) over an inter-annual interval. Proportion of variance of soil respiration predicted by regression models, basing on temperature and topsoil moisture content (0–10 cm horizon), depends on the spatial and temporal scales as well. Its value ranges from 27 to 72%, depending on the scale of analysis of the complete massive of the data. Our results provoke a critical look to a widespread practice of applying regression relationships built up on a large-scale field data to geo-information models of a lower scale.

*Keywords:* soil CO<sub>2</sub> fluxes, boreal spruce forest, spatiotemporal scales.

**Acknowledgements:** This study was supported by the Russian Science Foundation (grant no. 16-17-00123 “Fundamentals of accounting and prediction of forest carbon budget in Russia in the framework of the International responsibilities on atmospheric and climatic security” (fieldworks of 2016–17)) and the State appointment to the CEPF RAS for 2017 (project no. 0110-2014-0002 “Climate- and human-induced modifications of biospheric functions of boreal forests and Arctic ecosystems (data analysis)).

### REFERENCES

Acosta M., Pavelka M., Montagnani L., Kutsch W., Lindroth A., Juszczak R., Janouš D., Soil surface CO<sub>2</sub> efflux measurements in Norway spruce forests: Comparison between four different sites across Europe — from boreal to alpine forest, *Geoderma*, 2013, Vol. 192, pp. 295–303.

Alferov A.M., Blinov V.G., Ginarskii M.L., Grabar V.A., Zamolodchikov D.G., Zinchenko A.V., Ivanova N.P., Ivakhov V.M., Karaban' R.T., Karelin D.V., Kalyuzhnyi I.L., Kashin F.V., Konyushkov D.E., Korotkov V.N., Krovotyntsev V.A., Lavrov S.A., Marunich A.S., Paramonova N.N., Romanovskaya A.A., Trunov A.A., Shilkin A.V., Yuzbekov A.K., *Monitoring potokov parnikovyykh gazov v prirod-*

*nykh ekosistemakh* (Monitoring of greenhouse gases fluxes in natural ecosystems), Saratov: Amirit, 2017, 279 p.

Fang C., Moncrieff J.B., Gholz H.L., Clark K.L., Soil CO<sub>2</sub> efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation, *Plant and Soil*, 1998, Vol. 205, No. 2, pp. 135–146.

Graf A., Herbst M., Weihermüller L., Huisman J.A., Protingheuer N., Bornemann L., Vereecken H., Analyzing spatiotemporal variability of heterotrophic soil respiration at the field scale using orthogonal functions, *Geoderma*, 2012, Vol. 181–182, pp. 91–101. [http://updates.primers-e.com/primer7/manuals/PERMANOVA+\\_manual.pdf](http://updates.primers-e.com/primer7/manuals/PERMANOVA+_manual.pdf), <https://www.licor.com/documents/yya24c0b4nfcg2vqglqsq>.

Karelin D.V., Goriachkin S.V., Zamolodchikov D.G., Dolgikh A.V., Zazovskaya E.P., Shishkov V.A., Pochikalov A.V.,

- Sirin A.A., Suvorov G.G., Kraev G.N., Vliyanie mestnykh antropogennykh faktorov na pochvennyuyu emissiyu biogennykh parnikovyykh gazov v kriogennykh ekosistemakh (The influence of local anthropogenic factors on soil emission of biogenic greenhouse gases in cryogenic ecosystems), *Zhurnal obshchei biologii*, 2016, Vol. 77, No. 3, pp. 167–181.
- Karelin D.V., Pochikalov A.V., Zamolodchikov D.G., Efekt usileniya emissii CO<sub>2</sub> v oknakh raspada lesov Valdai (Effect of amplification of CO<sub>2</sub> emission in decay areas in Valday forests), *Izvestiya Rossiiskoi Akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2017, No. 2, pp. 60–68.
- Karelin D.V., Pochikalov A.V., Zamolodchikov D.G., Girtarskii M.L., Factors of spatiotemporal variability of CO<sub>2</sub> fluxes from soils of southern taiga spruce forests of Valdai, *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, Vol. 7, No. 7, pp. 743–751.
- Karelin D.V., Zamolodchikov D.G., *Uglerodnyi obmen v kriogennykh ekosistemakh* (Carbon exchange in cryogenic ecosystems), Moscow: Nauka, 2008, 344 p.
- Karelin D.V., Zamolodchikov D.G., Kraev G.N., *Metodicheskoe rukovodstvo po analizu emissii ugleroda iz pochv poselenii v tundre* (Technical handbook for study of soil carbon emissions in tundra settlements), Moscow: Izd-vo TsEPL RAN, 2015, 64 p.
- Koptsik G.N., Kupriianova Y.V., Kadulin M.S., Spatial variability of carbon dioxide emission by soils in the main types of forest ecosystems at the Zvenigorod biological station of Moscow State University, *Moscow University Soil Science Bulletin*, 2018, Vol. 73, No. 2, pp. 81–88.
- Kudeyarov V.N., Zavarzin G.A., Blagodatskii S.A., Borisov A.V., Voronin P.Y., Demkin V.A., Demkina T.S., Evdokimov I.V., Zamolodchikov D.G., Karelin D.V., Komarov A.S., Kurganova I.N., Larionova A.A., Lopes De Gerenyu V.O., Utkin A.I., Chertov O.G., *Puly i potoki ugleroda v nazemnykh ekosistemakh Rossii* (Pools and fluxes of carbon in terrestrial ecosystems of Russia), Moscow: Nauka, 2007, 315 p.
- Li W., Bai Z., Jin C., Zhang X., Guan D., Wang A., Yuan F., Wu J., The influence of tree species on small scale spatial heterogeneity of soil respiration in a temperate mixed forest, *Science of The Total Environment*, 2017, Vol. 590–591, pp. 242–248.
- Maestre F.T., Cortina J., Small-scale spatial variation in soil CO<sub>2</sub> efflux in a Mediterranean semiarid steppe, *Applied Soil Ecology*, 2003, Vol. 23, No. 3, pp. 199–209.
- Molchanov A.G., Kurbatova Y.A., Olchev A.V., Effect of clear-cutting on soil CO<sub>2</sub> emission, *Biology Bulletin*, 2017, Vol. 44, No. 2, pp. 218–223.
- Morris S.J., Spatial distribution of fungal and bacterial biomass in southern Ohio hardwood forest soils: fine scale variability and microscale patterns, *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, Vol. 31, No. 10, pp. 1375–1386.
- Oechel W.C., Hastings S.J., Vourlitis G., Jenkins M., Riechers G., Grulke N., Recent change of Arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source, *Nature*, 1993, Vol. 361, No. 6412, pp. 520–523.
- Parkin T.B., Spatial Variability of Microbial Processes in Soil—A Review, *Journal of Environmental Quality*, 1993, Vol. 22, No. 3, pp. 409–417.
- Qi Y.-C., Dong Y.-S., Jin Z., Peng Q., Xiao S.-S., He Y.-T., Spatial Heterogeneity of Soil Nutrients and Respiration in the Desertified Grasslands of Inner Mongolia, China, *Pedosphere*, 2010, Vol. 20, No. 5, pp. 655–665.
- Rayment M.B., Jarvis P.G., Temporal and spatial variation of soil CO<sub>2</sub> efflux in a Canadian boreal forest, *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, Vol. 32, No. 1, pp. 35–45.
- Robertson G.P., Klingensmith K.M., Klug M.J., Paul E.A., Crum J.R., Ellis B.G., Soil resources, microbial activity, and primary production across an agricultural ecosystem, *Ecological Applications*, 1997, Vol. 7, No. 1, pp. 158–170.
- Stoyan H., De-Polli H., Böhm S., Robertson G.P., Paul E.A., Spatial heterogeneity of soil respiration and related properties at the plant scale, *Plant and Soil*, 2000, Vol. 222, No. 1, pp. 203–214.
- Xu M., Qi Y., Soil-surface CO<sub>2</sub> efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California, *Global Change Biology*, 2001, Vol. 7, No. 6, pp. 667–677.