

УДК 631.433.3+574.45+551.583

АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ДЫХАНИЯ ПОЧВ В ЛЕСНОМ И ЛУГОВОМ ЦЕНОЗАХ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА В СВЕТЕ СОВРЕМЕННЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ТРЕНДОВ¹

© 2020 г. И. Н. Курганова^а, *, В. О. Лопес де Гереню^а, Д. А. Хорошаев^а,
Т. Н. Мякшина^а, Д. В. Сапронов^а, В. А. Жмурин^а, В. Н. Кудеяров^а

^аИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, 2, Пушкино, Московская область, 142290 Россия

*e-mail: ikurg@mail.ru

Поступила в редакцию 25.02.2020 г.

После доработки 16.03.2020 г.

Принята к публикации 27.04.2020 г.

Проведен сопряженный анализ современных климатических трендов и динамики дыхания дерново-слабоподзолистой супесчаной почвы (Retisol Arenic) под лесным и луговым ценозами в Приокско-Террасном биосферном заповеднике (юг Московской области). В период наблюдений (1998–2018 гг.) выявлены отчетливые тенденции роста среднегодовой температуры воздуха (T_{air}), усиления засушливости летнего периода и уменьшения продолжительности устойчивого снежного покрова. На этом фоне обнаружена общая тенденция снижения величин суммарных потоков CO_2 из дерново-слабоподзолистой супесчаной почвы лесного и лугового ценозов во все календарные сезоны и за годовой период в целом. Статистически достоверными ($P < 0.05$) были линейные тренды снижения годовых и осенних потоков CO_2 из почв в обоих ценозах. За весь 21-летний период наблюдений величина среднемесячных потоков CO_2 из почв тесно коррелировала со среднемесячной T_{air} ($r = 0.78–0.84$, $P < 0.001$). В засушливые годы температурная чувствительность почв, выраженная через коэффициент Q_{10} , была на 10–12% ниже, чем в нормальные по увлажненности годы. Среднепогодные величины годового дыхания (AnSR) дерново-слабоподзолистых почв в лесном и луговом ценозах составляли соответственно 581 ± 54 и 727 ± 71 г $C/(m^2 \text{ год})$ при межгодовой вариабельности 20–22%. Наиболее тесная зависимость отмечалась между AnSR и величиной летнего гидротермического коэффициента, объясняющая 51–56% дисперсии годовых потоков CO_2 из почв. Значительный вклад (73–77%) в годовое дыхание почв вносил теплый период года (май–октябрь), совпадающий с периодом активной вегетации растений. Вместе с тем доля холодного периода (ноябрь–апрель) в годовом потоке CO_2 из почв в отдельные годы могла достигать 38–39%. Необходимым условием для получения как более реалистичных оценок самих потоков CO_2 из почв, так и прогнозов отклика экосистем на текущие и будущие изменения климата, является расширение сети стационарных многолетних круглогодичных наблюдений за дыханием почв.

Ключевые слова: поток CO_2 из почв, межгодовая вариабельность, температурный коэффициент Q_{10} , засухи, погодные аномалии, дерново-слабоподзолистая супесчаная почва (Retisol Arenic), южное Подмосковье

DOI: 10.31857/S0032180X20100111

ВВЕДЕНИЕ

Дыхание почв (soil respiration, SR), под которым понимают эмиссию CO_2 из почвы в атмосферу [10, 57, 59] является одним из главных потоков в глобальном цикле углерода [4, 20, 23]. Согласно расчетам, выполненным в разное время, глобальное дыхание почв наземных экосистем варьирует от 50 до 98 Гт $C/\text{год}$ (1 Гт = 10^{15} г) [40, 61, 62]. Современная оценка годового потока CO_2 из почв

планеты, полученная с использованием наиболее полной базы данных экспериментальных измерений годовой величины SR и карты растительности на основе спутниковых данных MODIS, составляет 94.3 ± 17.9 Гт $C/\text{год}$ [66], что на порядок выше, чем эмиссия углекислого газа от сжигания ископаемого топлива, которая в 2009–2018 гг. в среднем равнялась 9.5 ± 0.5 Гт $C/\text{год}$ [28].

Средняя величина (± 1 STD, стандартное отклонение) годового потока SR для почв естественных экосистем в разных природно-климатических зонах составляет (г $C/(m^2 \text{ год})$): 109 ± 109 (арктическая), 383 ± 228 (бореальная), 745 ± 421

¹ Дополнительная информация для этой статьи доступна по doi 10.31857/S0032180X20100111 для авторизованных пользователей.

(умеренная), 813 ± 436 (средиземноморская), 776 ± 380 (субтропическая) и 1286 ± 633 (тропическая) [23]. Наряду с Австралией, Африкой и юго-восточной Азией, наименее изученными регионами в отношении почвенного дыхания являются Восточная Европа и Северная Азия [66], на территории которых расположена Российская Федерация. Занимая 1/9 часть суши, наземные экосистемы нашей страны играют существенную роль не только в формировании глобальных потоков и пулов углерода (C) [49], но и вносят существенный вклад в формирование неопределенностей оценок основных составляющих глобального баланса углерода в силу отсутствия сети стационарных наблюдений. Поэтому получение экспериментальных данных по определению дыхания почв в различных биоклиматических регионах Российской Федерации является сегодня весьма актуальным и востребованным.

Представляя собой сложную совокупность физико-химических [17] и биологических процессов [3], дыхание почв чутко реагирует на изменение абиотических (погодные условия, рельеф, гидротермический режим почв) и биотических (тип почвы, растительность, система обработки почв и др.) факторов среды. Их влияние проявляется как на локальном (экосистемном) уровне [33, 41, 42], так и на глобальном [21, 24, 57]. И если глобальное распределение величины SR обычно связывают с приуроченностью к той или иной биоклиматической зоне и осредненной температурой воздуха [23, 24, 59], то на уровне экосистем основными предикторами величины SR обычно выступают опосредованные связанные с погодными условиями гидротермические характеристики почв: температура, влажность почвы [7, 52, 55], а в болотных экосистемах, кроме того, уровень грунтовых вод [29, 34].

Учитывая, что эмиссионная составляющая углеродного цикла связана с климатом системой прямых и обратных связей [64], оценка влияния современных климатических трендов и экстремальных погодных явлений на величину SR приобретает сегодня особую актуальность. Так, сопряженный анализ глобальной базы данных SR и климатических данных высокого разрешения позволил заключить, что аномалия температуры воздуха (отклонение от среднего значения в 1961–1990 гг.) значимо и положительно коррелировали с изменениями величины глобального потока SR [24]. Расчеты авторов показали, что величина годового потока CO_2 из почв планеты в среднем увеличивалась на 0.1 Гт С/год между 1989 и 2008 гг., и ее отклик на повышение температуры воздуха (температурный коэффициент, Q_{10}) составил 1.5. Однако увеличение глобального значения SR не обязательно обусловлено положительной обратной связью с изменением температуры воздуха и усилением мобилизации связанного почвенного углерода. Одной из причин этой свя-

зи может быть большее поступление углерода в почву за счет увеличения продуктивности растительности [24]. Кроме того, нужно иметь в виду, что из-за возрастающей нестабильности климата прогнозирование отклика дыхания почв на изменение климата в отдаленном будущем не может быть выполнено с достаточно высокой степенью точности [64]. Значительная пространственно-временная изменчивость величины SR и отсутствие возможности дистанционных измерений, создают существенные ограничения для получения как глобальных, так и региональных оценок SR, моделирования их связи с климатом и дальнейшего прогресса в этой области [60].

Из-за трудоемкости процесса экспериментального определения дыхания почв в естественных экосистемах, которые обычно достаточно удалены от лабораторий и институтов, оценка почвенных потоков CO_2 базируется, как правило, на наблюдениях, проведенных в течение лишь нескольких вегетационных сезонов и с периодичностью, редко превышающей 1–2 измерения в месяц. Такие оценки нельзя признать реалистичными из-за высокой межгодовой вариабельности почвенных потоков CO_2 [45, 58] и недоучета эмиссионных потерь диоксида углерода из почв за пределами вегетации, которые могут представлять существенную часть годового потока CO_2 из почв [5, 44, 65, 67]. Многолетние наблюдения за дыханием почв, непрерывно проводимые в одних и тех же экосистемах более 3–5 лет, до настоящего времени являются редкими не только в России, но и в мире. В настоящей работе мы представляем анализ данных по определению дыхания дерново-подзолистой супесчаной почвы под лесной и луговой растительностью на территории Приокско-Террасного биосферного заповедника, которые были начаты в ноябре 1997 г. и продолжаются по сей день.

Основные задачи настоящего исследования включали: 1) выявление текущих климатических трендов и погодных аномалий в регионе исследований (южное Подмосковье); 2) анализ месячных, сезонных и годовых потоков CO_2 из почв и их временной вариабельности на основе непрерывного 21-летнего мониторинга, 3) оценку связи месячных, сезонных и годовых потоков SR с метеорологическими параметрами и 4) построение линейных трендов и оценку аномалий сезонных и годовых потоков CO_2 из почв, обусловленных современными тенденциями изменения климата в регионе.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Общая характеристика климата, растительности и почв. Исследования проводили на территории Приокско-Террасного биосферного заповедника (южное Подмосковье; $54^{\circ}55' \text{ N}$, $37^{\circ}34' \text{ E}$) в

смешанном лесу (4СЗЛп2Ос1Б ед Д) с хорошо развитым травянистым ярусом и на лесной поляне (луговой ценоз). Древостой образован сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), липой мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), топодем дрожачим (*Populus tremula* L.), дубом черешчатым (*Quercus robur* L.), возраст которых достигает 90–120 лет. Разнотравно-злаковый луг представляет полидоминантную ассоциацию с преобладанием манжетки (*Alchemilla* sp.), фиалки трехцветной (*Viola tricolor* L.), трищетинника желтоватого (*Trisetum flavescens* (L.) Beauv.), щавеля кислого (*Rumex acetosa* L.) и др. Почва участка – дерново-слабоподзолистая [9] на песчаных аллювиально-флювиогляциальных отложениях Приокской зандрово-аллювиальной равнины. В соответствии с [8] это тип дерново-подбуров или *Retisols Arenic* [27]. Регион исследований относится к зоне умеренно-континентального климата. Согласно данным многолетних метеонаблюдений, проводимых на Станции комплексного фоновго мониторинга, расположенной на территории Приокско-Террасного биосферного заповедника (Данки, Серпуховской район, Московская область), среднегодовая температура воздуха в 1973–2018 гг. в районе исследований составила $5.2 \pm 0.3^\circ\text{C}$, а среднегодовое количество осадков – 667 ± 34 мм. Гидротермический коэффициент Селянинова (hydrothermal coefficient, НТС) за летний период (июнь–август) варьировал от 0.70 до 2.40, при среднем многолетнем 1.49 ± 0.14 .

Почва экспериментальных площадок имеет супесчаный гранулометрический состав и кислую реакцию среды (табл. S1). Содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$) в почве под лесом (слой 0–10 см) составляет 12.2 ± 2.8 г С/кг почвы, что в 1.4 раза выше, чем в почве под лугом. Содержание общего азота ($N_{\text{общ}}$) в почвах примерно одинаковое, что и обусловило существенную разницу в величине С/Н. Под лесом почва имеет хорошо сформированную подстилку мощностью 2–4 см, запас $C_{\text{орг}}$ в которой составляет 0.58 ± 0.03 кг С/м².

Определение дыхания почвы. Общее дыхание почвы (SR) определяли непрерывно, с периодичностью 3–5 раз в месяц в течение 1998–2018 гг. методом закрытых камер [52]. В лесу подстилку не удаляли и камеры устанавливали между растениями. В луговом ценозе надземную часть растений срезали на уровне почвы и затем врезали измерительные камеры. Таким образом, определяемый поток CO₂ из почв представлял собой сумму микробного и корневого компонентов. Скорость дыхания почв вычисляли по формуле [52]:

$$SR = (C_2 - C_1)Ht^{-1},$$

где SR – скорость дыхания почв, мг С/(м² ч); C_2 и C_1 – конечная и начальная концентрации CO₂ внутри изолятора, мг С/м³; H – высота изолятора

над поверхностью почвы, м; t – время экспозиции, ч. При расчетах допускали, что концентрация CO₂ в камере нарастает линейно в первые 30 и 90 мин в теплый (май–октябрь) и холодный (ноябрь–апрель) периоды соответственно.

Величину среднемесячной скорости почвенного дыхания (SR, мг С/(м² ч)) рассчитывали как арифметическое среднее из всех измерений, проведенных за каждый месяц. Суммарные месячные потоки CO₂ почв (monthly soil respiration, MoSR, г С/(м² мес.)) рассчитывали с учетом продолжительности соответствующего месяца. Сезонные (seasonal soil respiration, SeSR, г С/(м² сезон)) и годовые (annual soil respiration, AnSR, г С/(м² год)) потоки CO₂ из почв были получены суммированием соответствующих месячных потоков.

Анализ метеорологических данных. Работа с многолетними рядами метеорологических данных, любезно предоставленных сотрудниками станции комплексного фоновго мониторинга, включала построение линейных временных трендов за 46-летний цикл наблюдений (1973–2018 гг.) и за современный 21-летний период (1998–2016 гг.), сопряженный с многолетними непрерывными наблюдениями за дыханием почв лесного и лугового ценозов в заповеднике. Линейные тренды на годовом и сезонном уровнях осреднения строили для следующих метеорологических показателей: температура воздуха (T_{air}), сумма осадков (Σprec), продолжительность устойчивого снежного периода (DurSn) и максимальная высота снежного покрова (MaxSn). Для оценки меры засушливости климата был выбран гидротермический коэффициент Селянинова (НТС), рассчитанный для летнего периода и равный отношению суммы осадков за лето ($\Sigma\text{prec-лето}$, мм) к сумме среднесуточных температур воздуха, превышающих 10°C ($T_{\text{air}} > 10^\circ\text{C}$) за это же время, уменьшенной в 10 раз: $\text{НТС} = \Sigma\text{prec-лето} / 0.1 \cdot T_{\text{air}} > 10^\circ\text{C}$ [6, 19]. Интенсивность и знак наблюдаемых трендов характеризовали с помощью коэффициента линейной регрессии (a), который соответствует средней (с шагом в 10 лет) скорости изменения переменной. Статистическая достоверность полученных трендов оценивалась методом наименьших квадратов по коэффициенту детерминации R^2 и критической значимости тренда P .

Для всех метеорологических показателей были также рассчитаны аномалии по отношению к климатической норме, за которую в настоящее время принят период 1981–2010 гг. [1]. Если аномалия того или иного метеорологического параметра превышала величину STD, то год или сезон мы считали аномально теплым или холодным, влажным или сухим. В дополнение к линейным трендам рассчитали сумму аномалий для всех метеорологических показателей за четыре последние декады (10-летия), начиная с 1979 г.: 1979–

Таблица 1. Оценки линейных трендов среднегодовых и среднесезонных значений температуры воздуха (T_{air} , °C), суммы осадков (Σ_{prec} , мм), гидротермического коэффициента (НТС) за летний период, максимальной высоты снега (MaxSn, см) и продолжительности стабильного снежного покрова (DurSn, число дней) в 1973–2018 и 1998–2018 гг. (a – коэффициент линейного тренда, ед. изм./10 лет; R^2 – коэффициент детерминации; P – уровень достоверности)

Параметр	Период	1973–2018 (46 лет)			1998–2018 (21 год)		
		a	R^2	P	a	R^2	P
T_{air} , °C	Год	0.42	0.29	<0.001	0.44	0.21	0.04
	Зима	0.54	0.08	0.05	0.57	0.02	ns
	Весна	0.32	0.09	0.04	0.58	0.10	ns
	Лето	0.53	0.28	<0.001	0.31	0.02	ns
	Осень	0.34	0.11	0.02	0.56	0.09	ns
Σ_{prec} , мм	Год	–22.5	0.07	ns	–43.6	0.05	ns
	Зима	–3.3	0.014	ns	–0.34	0.00	ns
	Весна	1.3	0.00	ns	11.7	0.02	ns
	Лето	–12.1	0.06	ns	–34.9	0.09	ns
	Осень	–8.7	0.05	ns	–21.5	0.05	ns
НТС	Лето	–0.12	0.13	0.01	–0.25	0.11	ns
MaxSn, см	Зима	1.2	0.02	ns	–5.9	0.06	ns
DurSn, число дней	Зима	–2.4	0.02	ns	–17.8	0.22	0.03

Примечание. Жирным шрифтом показаны значимые тренды; ns – тренд не является значимым при $P < 0.05$.

1988, 1989–1998, 1999–2008 и 2009–2018 гг. Две последние декады совпали по продолжительности с периодом наблюдений за величиной SR.

Статистическую обработку и визуализацию данных проводили в программной среде R [56] и MS Excel 2016 (пакет “Анализ данных”). Достоверность различий между величиной SR в различных ценозах определяли по парному критерию Стьюдента. Связь величины SR с метеорологическими параметрами оценивали методом наименьших квадратов при уровне значимости 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ годовых и сезонных трендов основных метеорологических параметров в регионе южного Подмосковья. В соответствии с проведенными расчетами, в регионе исследований отмечался достоверный рост среднегодовой T_{air} со скоростью 0.42 и 0.44°C/10 лет в течение 1973–2018 и 1998–2018 гг. соответственно (табл. 1). Общее повышение температуры, обусловленное положительным трендом изменения среднегодовой T_{air} за 21 год исследований, в целом составило 0.92°C.

Статистически значимое ($P < 0.05$) увеличение T_{air} в районе исследований за рассматриваемый 46-летний период наблюдалось во все календарные сезоны, но наиболее значительное повышение зарегистрировано в летний и зимний сезоны ($a = 0.53–0.54$ °C/10 лет). В осенний и весенний периоды рост T_{air} в 1973–2018 гг. был менее выражен, но также происходил примерно с одинаковой скоростью: $a = 0.32–0.34$ °C/10 лет. За последние две декады выраженность осеннего и весеннего трендов T_{air} существенно увеличилась (в 1.6–

1.8 раза), а летний и зимние тренды сохранились на том же уровне. И хотя из-за высокой вариабельности погодных условий в 1998–2018 гг. отмеченные тренды были статистически не значимы, современная тенденция более отчетливого потепления климата в осенний, зимний и весенний периоды представляется очевидной.

На фоне наблюдаемого увеличения T_{air} временные тренды изменения количества осадков в течение 1973–2018 и 1998–2018 гг. были не значимы ($P < 0.05$) как за годовой период в целом, так и во все календарные сезоны. Направленность этих трендов свидетельствует о преимущественном уменьшении увлажнения во все сезоны года, за исключением весеннего, особенно в последние две декады (табл. 1). Совместное влияние трендов изменения температуры и количества осадков выразилось в значимом ($P = 0.013$) усилении засушливости климата в районе исследований в 1973–2018 гг., которая отмечалась и ранее [46, 48]. Особенно заметной аридизация климата была в последние две декады, в течение которых наблюдали 8 засух различной интенсивности с летним НТС < 1.0 . Аномально засушливыми были 2002, 2007, 2009, 2010, 2011, 2014, 2015 и 2018 гг., т. е. каждый второй–третий год в период проведения исследований был в той или иной степени засушливым. В последние две декады также отмечен значимый тренд уменьшения DurSn со скоростью 18 дней/10 лет. Аномально коротким был снежный период в 2007, 2014, 2016 и 2018 гг., когда его продолжительность была на 25–70 дней короче, чем климатическая норма.

Анализ аномалий среднегодовой и среднесезонных T_{air} по отношению к климатической норме позволяет говорить о смене знака аномалий с от-

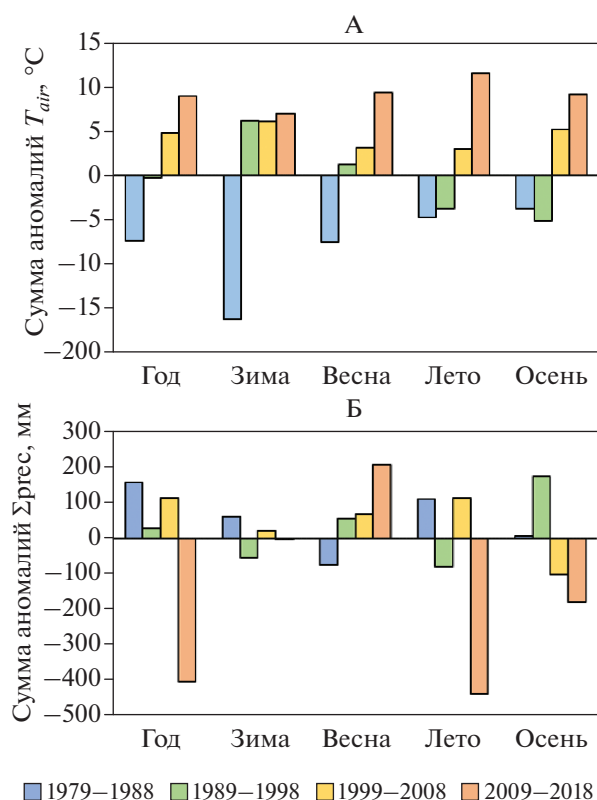


Рис. 1. Подекадная сумма аномалий температуры воздуха (А) и количества осадков (Б) за год и в отдельные календарные сезоны в 1979–2018 гг.

рицательных значений в течение 1979–1988 гг. на положительные и постепенный рост их величины в течение последующих трех деkad (рис. 1). Анализ подекадных аномалий $\Sigma_{\text{грес}}$ показал, что дефицит осадков был наиболее заметным в летний, осенний и годовой периоды в течение последнего десятилетия. В весенний период, напротив, дефицит осадков за последние четыре декады постепенно уменьшался, и в 1998–2018 гг. положительная сумма аномалий для $\Sigma_{\text{грес}}$ составила 207 мм. В зимний период динамика подекадного распределения $\Sigma_{\text{грес}}$ не была отчетливой.

Таким образом, в период проведения измерений дыхания почв (1998–2018 гг.) наиболее отчетливо были выражены тенденции увеличения среднегодовых и среднесезонных температур воздуха, усиления засушливости летнего периода и уменьшения продолжительности стабильного снежного периода. Следует отметить, что потепление климата отмечается во всех регионах страны [14], но из-за большой протяженности территории России изменение среднегодовой и среднесезонных значений T_{air} в различных природно-географических регионах происходит с неодинаковой скоростью [15, 16].

Что касается наблюдаемой в регионе исследований аридизации климата, то увеличение частоты и площади засух отмечается сегодня не только

в регионах с прогнозируемым уменьшением количества осадков, но и в областях, где вследствие изменений климата сумма осадков показывает тенденцию роста [6]. Согласно модельным оценкам, вероятность этого тренда составляла более 66% в конце XX в. и продолжает сохраняться в текущем столетии [2]. Потепление зим также наблюдается во многих регионах мира и выражается в более позднем установлении снежного покрова, сокращении его высоты и регулярном нарушении его целостности [30, 32, 36, 39]. Увеличение доли дождевых осадков, вызванное потеплением, ведет к частым нарушениям сезонного снежного покрова, увеличению числа циклов промерзания–оттаивания и образованию ледяных корок на поверхности почв [43]. Уменьшение высоты снежного покрова в бореальной и суббореальной зонах вызывает снижение изолирующего действия снежного покрова, ведет к значительному охлаждению почв и их более глубокому и длительному промерзанию [22, 31]. Эти явления оказывают существенное влияние на функционирование почвенного и растительного покрова, а также на формирование потоков CO_2 из почв.

Анализ месячных потоков CO_2 из почв. Внутригодовая динамика среднемноголетней величины MoSR в изучаемых почвах имела классический для умеренной зоны характер: с минимальными величинами 20–25 г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{мес.})$ – в зимние месяцы и с максимальными 76–128 г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{мес.})$ – в летние (рис. 2). Вместе с тем аномально высокие значения MoSR в зимние месяцы (33–60 г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{мес.})$), обусловленные отсутствием промерзания почвы при значительных положительных аномалиях зимних температур воздуха, в некоторые годы были на уровне или даже превышали минимальные величины MoSR в летние месяцы (29–57 г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{мес.})$), которые были зарегистрированы в экстремально засушливые периоды 2002 и 2007 гг.

Наиболее высокая межгодовая вариабельность (38–56%) величин MoSR , как правило, была характерна для холодного периода (ноябрь–март) и августа (табл. S2). Размах варьирования в эти месяцы мог превышать среднее значение MoSR в 1.4–2.3 раза. Межгодовая вариабельность месячных потоков CO_2 из почвы лугового ценоза в большинстве случаев была выше соответствующих значений в почвах под лесом. Попарное сравнение величин MoSR в почвах лесного и лугового ценозов показало отсутствие значимых различий между ними с октября по март (рис. 2). С апреля по сентябрь дыхание почвы под луговой растительностью достоверно превышало таковое в почве лесного ценоза ($P < 0.01$). Наиболее существенно влияние растительности проявлялось с мая по август ($P < 0.001$), когда происходит активное отрастание и интенсивное дыхание корней травяной растительности и увеличивается вклад корневых систем в общий поток CO_2 из почвы

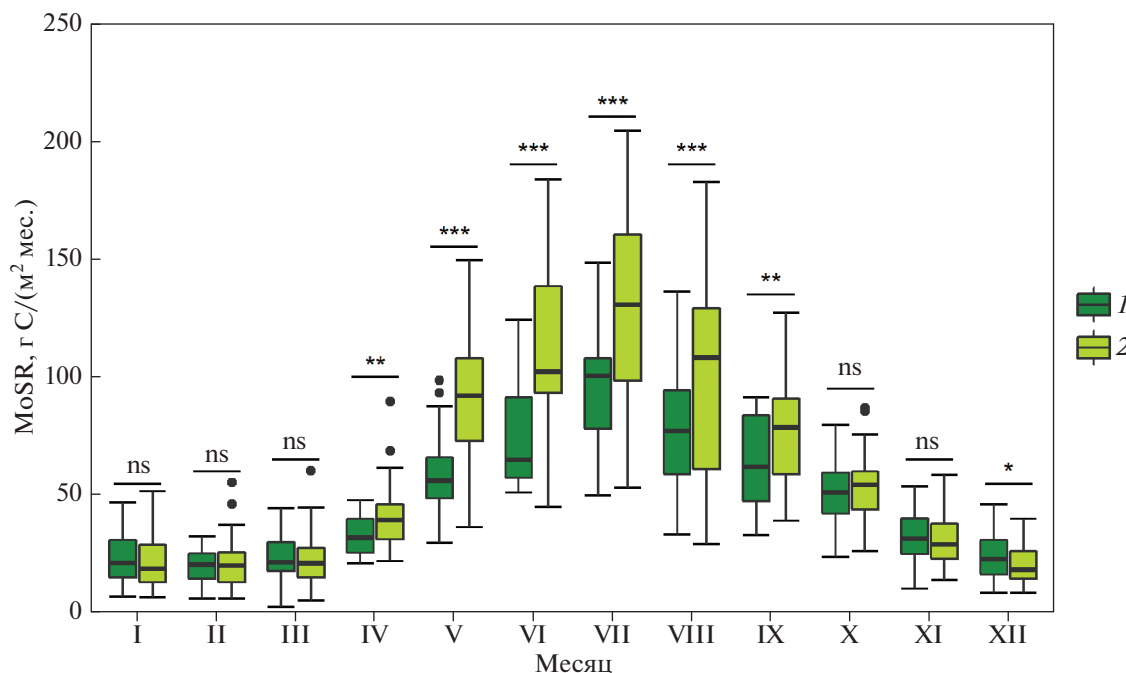


Рис. 2. Внутригодовая динамика месячных потоков CO_2 (MoSR, г С/(м² мес.)) из дерново-слабоподзолистой почвы под лесной (1) и луговой (2) растительностью. Показаны средние арифметические значения (черта), нижний (Q1) и верхний (Q3) квартили (“ящик”), величины $X_1 = Q_1 - 1.5 \text{ IQR}$ (межквартильный размах = $Q_3 - Q_1$) и $X_2 = Q_3 + 1.5 \text{ IQR}$ (“усы”), а также выбросы, не попадающие в область между X_1 и X_2 (точки над “усами”). Над горизонтальной чертой показана значимость различий, оцененная по результатам парного критерия Стьюдента (ns – не значимо, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

[12]. Вследствие этого дыхание почв под лугом в мае–июне было в среднем в 1.5 раза, а в июле–сентябре в 1.2–1.3 раза выше, чем из почв под лесной растительностью. Кроме того, в весенне-летний период температура почвы под лугом в слое 0–20 см была на 1.2–1.5°C выше, чем в почве лесного ценоза (усредненные данные температурных датчиков, установленных на глубинах 5 и 20 см) [11]. Поэтому в дерново-слабоподзолистой почве под луговой растительностью в отсутствие дефицита влаги отмечено более активное протекание минерализационных процессов органического вещества и усиление микробного дыхания по сравнению с почвой под лесом.

За весь 21-летний период наблюдений величина среднемесячных потоков CO_2 из почв тесно коррелировала со среднемесячной T_{air} (табл. 2). Связь между этими параметрами наиболее удовлетворительно описывалась экспоненциальной функцией (коэффициент корреляции $r = 0.78–0.84$; $P < 0.0001$), объясняя 61–70% вариальности месячных потоков CO_2 из почв. Наиболее часто применяемой функцией для оценки температурного отклика дыхания почв в пределах его годовой динамики является функция Вант-Гоффа, именуемая температурным коэффициентом Q_{10} [26, 35]. Существуют доказательства, что для одной и той же экосистемы температурный отклик SR (или коэффициент Q_{10}) не является постоян-

ным и зависит от температурного интервала и условий влагообеспеченности, в которых происходило эмпирическое определение SR как в условиях полевых экспериментов [11, 13, 35], так и в условиях модельных опытов [46, 54, 63]. Наши расчеты показали, что чувствительность величины MoSR под лугом к повышению температуры была более высокой, чем MoSR под лесной растительностью: значения Q_{10} составили соответственно 2.00 и 1.73 (табл. 2). Мы также оценили температурную чувствительность дыхания дерново-подзолистой почвы в зависимости от степени засушливости того или иного года наблюдений, определяемой по отношению величины летнего НТС к климатической норме (табл. 2, рис. S1). Если значения НТС превышали климатическую норму на величину $>1\text{STD}$, то год считали влажным. Если же величина НТС была ниже климатической нормы на величину $>1\text{STD}$, то год относили к засушливым. Дифференцированные расчеты показали, что в засушливые годы температурная чувствительность SR под лугом была существенно меньше ($Q_{10} = 1.85$), чем во влажные и нормальные годы ($Q_{10} = 2.11$). В почве под лесом значения температурного коэффициента для SR во влажные и засушливые годы были примерно одинаковыми, и заметно меньше, чем в нормальные по увлажненности годы (табл. 2). На примере почв средней тайги в Центральной Сибири были

Таблица 2. Температурные коэффициенты* MoSR в почвах под лесом и лугом в различные по увлажнению годы, а также весной и осенью

Ценоз	Все наблюдения, 21 год ($n = 252$)		Влажные ($n = 24$)		Засушливые ($n = 92$)		Нормальные ($n = 136$)		Весна ($n = 63$)		Осень ($n = 63$)	
	Q_{10}	R^2	Q_{10}	R^2	Q_{10}	R^2	Q_{10}	R^2	Q_{10}	R^2	Q_{10}	R^2
Лесной	1.73	0.61	1.63	0.69	1.65	0.64	1.83	0.62	1.91	0.44	1.74	0.42
Луговой	2.00	0.70	2.11	0.79	1.85	0.79	2.11	0.68	2.33	0.61	2.10	0.59

* Все полученные экспоненциальные зависимости значимы при $P < 0.001$.

сделаны сходные выводы о существенном снижении температурной чувствительности дыхания почв под влиянием дефицита увлажнения [13].

В дополнение к проведенным расчетам, теснота связи между среднемесячными потоками CO_2 из почв и среднемесячной T_{air} была оценена отдельно для совокупностей данных, распределенных в соответствии с календарными сезонами. В зимний (декабрь–февраль) и летний (июнь–август) периоды достоверных связей между величиной MoSR и T_{air} не выявлено. В весенние и осенние месяцы изменение температуры воздуха объясняло 42–61% вариальности величины MoSR (рис. 3, А, 3, Б). Температурные коэффициенты Q_{10} для дыхания почв под лесом в осенний и весенний периоды составили 1.74 и 1.91 соответственно (табл. 2). Температурная чувствительность дыхания почвы под лугом была существенно выше: коэффициент Q_{10} достигал 2.33 – весной и 2.11 – осенью. Вероятно, более слабая реакция величины MoSR под лесом к изменению температуры по сравнению с MoSR под лугом, выявленная для всех временных интервалов, связана с меньшим диапазоном изменения месячных потоков CO_2 из почв под пологом леса и обусловлена его экранирующей ролью, ослабляющей распространение тепловых потоков. Кроме того, почва под луговой растительностью содержит существенно больше тонких корней по сравнению с лесной почвой, которые дают более заметный отклик на повышение температуры по сравнению с массой почвы без корней [25].

Связь среднемесячных потоков CO_2 из почв с месячным количеством осадков не была достоверной ни для всего ряда данных, ни в различные по увлажненности годы. И только в летний и весенний периоды связь между величиной MoSR и месячной $\Sigma_{грес}$ была значимой (рис. 3, В, 3, Г), объясняя 16–18% дисперсии среднемесячных потоков CO_2 от суммы осадков весной и 25–26% – летом. Влияние количества осадков на величину SR проявляется опосредованно через влажность почвы, поэтому связь эмиссии CO_2 с почвенной влажностью в летние месяцы обычно более тесная, чем с количеством осадков [52]. Анализ уравнений множественной регрессии, когда в каче-

стве независимых переменных выступали среднемесячная T_{air} и месячная $\Sigma_{грес}$, показал, что совокупное влияние этих параметров объясняло 66–67% вариальности величины MoSR для всего ряда данных ($n = 252$; $P < 0.0001$).

Анализ сезонных потоков CO_2 из почв. Средне-многолетние величины сезонных потоков CO_2 (SeSR) из почв лесного и лугового ценозов возрастали в следующем порядке: зимние (66–68 г C/m^2) < весенние (114–157 г C/m^2) < осенние (148–162 г C/m^2) < летние (251–343 г C/m^2). Самой высокой межгодовой вариальностью характеризовались суммарные потоки CO_2 в зимний период: CV = 39–44%, а размах варьирования превышал среднее в 1.3–1.6 раза (табл. S3). В остальное время года изменчивость величин SeSR была существенно меньше: CV = 26–29%, а размах варьирования колебался на уровне среднего значения. В весенний и летний сезоны величины SeSR в луговом ценозе были в 1.4 больше, чем в лесном ($P < 0.001$). В осенний период суммарный поток CO_2 из почвы под лугом незначительно, но достоверно ($P < 0.05$) превышал дыхание лесной почвы, а зимнее время почва под лесом дышала даже активнее луговой почвы (рис. 4). Это можно объяснить как поступлением свежего опада на поверхность почвы в лесу и его активной деструкцией в течение осени и зимы, так и снижением дыхательной активности тонких корней в луговом ценозе. Средне-многолетние потоки CO_2 из почв в течение теплого периода (май–октябрь) были в 2.7 (лесной ценоз) и 3.5 (луговой ценоз) раз выше таковых в холодный период года (ноябрь–апрель). Их межгодовая вариальность составляла 24–28%, а размах варьирования не превышал среднее (табл. S3).

Средне-многолетние величины годового дыхания дерново-слабоподзолистых почв в лесном и луговом ценозах равнялись 581 ± 54 и 727 ± 71 г $C/(m^2 \text{ год})$ соответственно, а межгодовой коэффициент вариальности составлял 20–22% (табл. S3). В холодный период года суммарное дыхание почв под лесом и лугом значимо не отличалось ($P > 0.05$), в то время как потоки CO_2 из почв в теплый период и в целом за год в почве под лесом были достоверно меньше ($P < 0.001$; рис. 4).

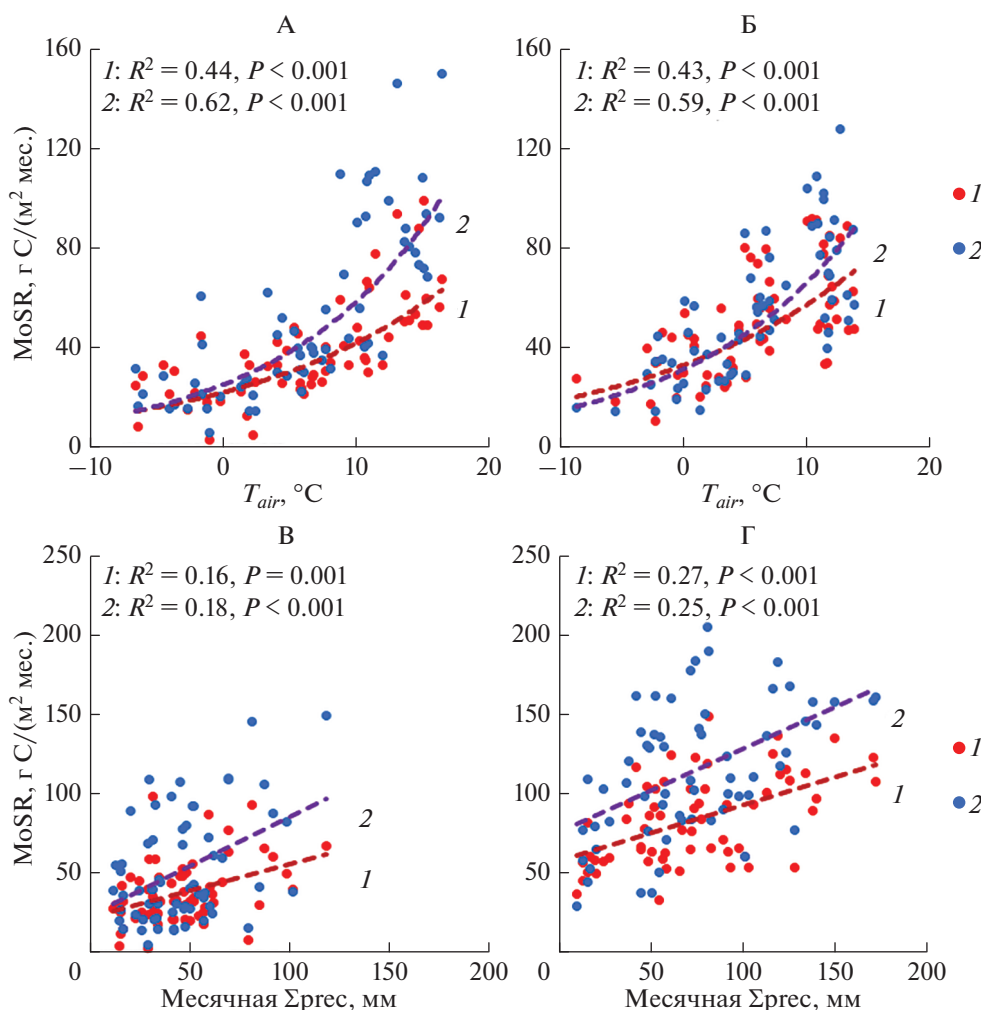


Рис. 3. Зависимость месячных потоков CO₂ (MoSR, г C/(м² мес.)) из дерново-слабоподзолистой почвы под лесной (1) и луговой (2) растительностью от среднемесячной температуры воздуха (T_{air}, °C) в весенний (А) и осенний (Б) сезоны и от месячной суммы осадков в весенний (В) и летний (Г) сезоны.

Анализ регрессионных зависимостей показал отсутствие значимых связей между сезонными потоками CO₂ из почв и основными метеорологическими характеристиками (среднесезонной T_{air}, сезонной Σррес, НТС, MaxSn, DurSn). Исключение составляли летние потоки C–CO₂, величина которых демонстрировала значимую (P < 0.001) положительную связь со значением летнего НТС и Σррес за лето, объясняющих 48–58% межгодовой вариабельности величины SeSR (рис. 5, А, Б). Для годовых потоков CO₂ из дерново-слабоподзолистой почвы лесного и лугового ценозов (AnSR) выявлены: значимая отрицательная зависимость от среднегодовой T_{air} (P < 0.01, рис. 5, В) и статистически достоверные положительные связи с величиной летнего НТС (P < 0.001, рис. 5, Г), Σррес за год (P < 0.01, рис. 5, Д) и Σррес за весну и лето (P < 0.001, рис. 5, Е). Наиболее тесная зависимость отмечалась между AnSR и величиной летнего НТС, объясняющая 51–56% дисперсии

годовых потоков CO₂ из почв. Ранее, для более коротких 12-летних рядов наблюдений, нами была выявлена наиболее тесная связь между годовыми потоками CO₂ из дерново-подзолистой и серой лесной почвами и суммой осадков за весну и лето [45].

Вклад сезонных потоков в годовое дыхание почв.

Наши расчеты показали, что летние потоки CO₂ из дерново-слабоподзолистой почвы лесного и лугового ценоза составляли 43–46% от величины AnSR, зимние – 9–12%, осенние – 23–25%, а весенние – 20–22% (рис. 6, табл. S4).

Наименьшая межгодовая изменчивость величины сезонных вкладов в годовой поток CO₂ из почв была характерна для летнего периода (11–13%), а наибольшая – для зимнего (37–40%). Вариабельность доли весенних и осенних потоков CO₂ из изучаемых почв в величину AnSR составляла 20–23% (табл. S4). Доля холодного периода (ноябрь–апрель) в годовом потоке диоксида углерода из

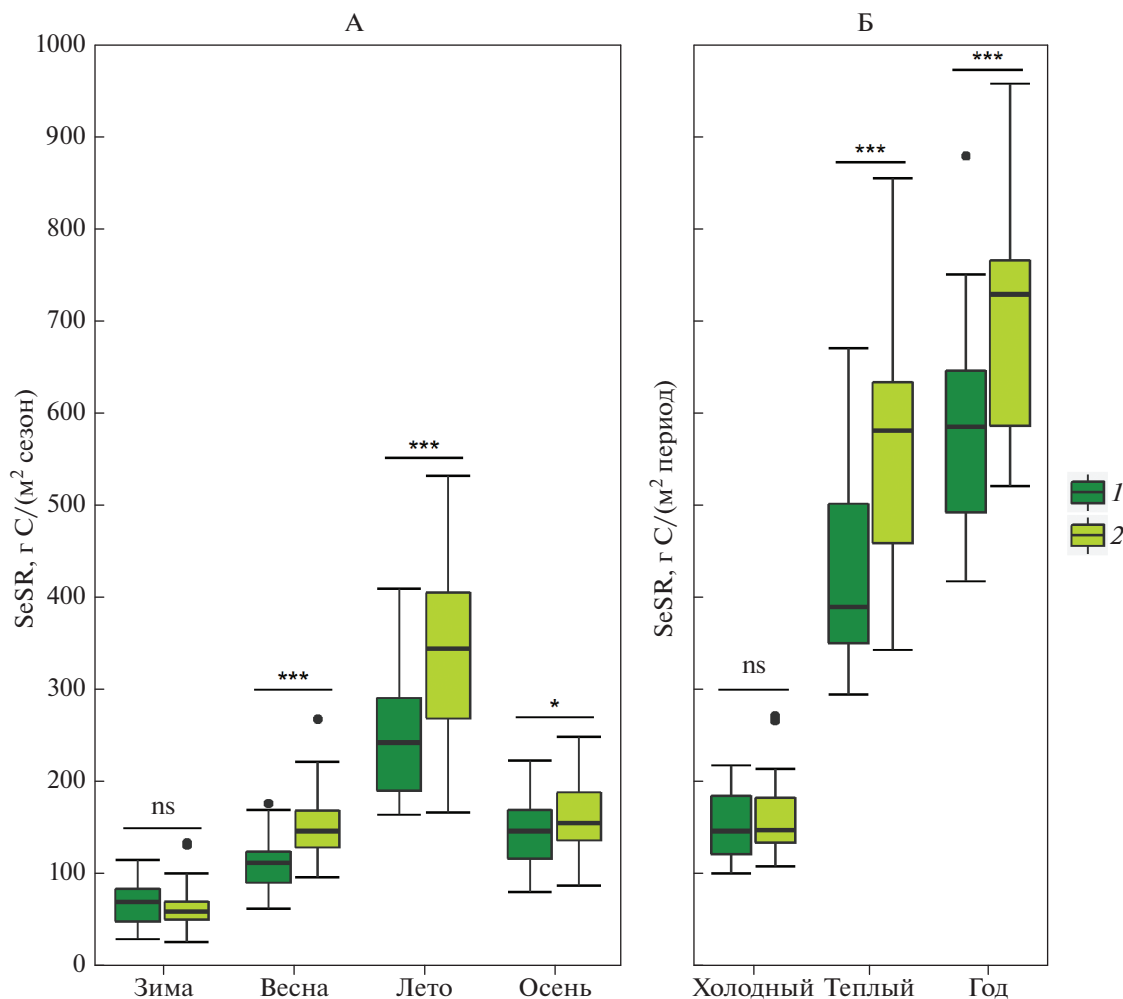


Рис. 4. Суммарные потоки CO₂ (SeSR, г C/(м² мес.)) из дерново-слабоподзолистой почвы под лесной (1) и луговой (2) растительностью за отдельные календарные сезоны (А), за холодный (ноябрь–апрель), теплый (май–октябрь) и годовой периоды (Б).

почв в среднем равнялась 27 и 23% в лесном и луговом ценозах соответственно, достигая в отдельные годы весьма значительных величин – 38–39%. Вклад теплого сезона в AnSR был наиболее стабильной величиной (коэффициент вариации CV = 8%) и его среднее многолетнее значение равнялось 73–77%, составляя ~3/4 величины AnSR (табл. S4). Тип растительности оказывал значимое влияние ($P < 0.001$) на величину вклада всех календарных сезонов, но для весеннего и осеннего сезонов это влияние было менее выраженным (рис. 6). Доля летнего сезона в годовом потоке CO₂ из почв значимо и положительно коррелировала с HTC летнего периода, $\Sigma_{грес}$ за летний и весенне-летний период. Для почвы под лесом обнаруженные связи были более тесные ($R^2 = 0.26–0.29$; $P = 0.01–0.02$), чем под лугом ($R^2 = 0.18–0.20$; $P = 0.04–0.05$). Статистически достоверные корреляции между долей других календарных сезонов и периодов с основными метеорологическими параметрами (среднесезонной T_{air} , сезонной

$\Sigma_{грес}$, HTC, MaxSn, DurSn) выявить не удалось. Слабая отрицательная зависимость просматривалась лишь между величиной вклада холодного периода в AnSR в луговом ценозе и DurSn. Учитывая изолирующую роль снежного покрова, который препятствует промерзанию почв, эта зависимость представляется логичной. Наши эксперименты по влиянию высоты снежного покрова на эмиссию CO₂ из серой почвы, занятой луговой растительностью, показали, что удаление снега в течение холодного периода приводило к существенному охлаждению почв и двухкратному снижению суммарного потока CO₂ из почв под луговой растительностью по сравнению с непромерзающими почвами [43].

Результаты круглогодичных определений дыхания почв в регионах с сезонным снежным покровом в литературе до сих пор представлены скудно, несмотря на огромное количество публикаций по оценке сезонных потоков CO₂ из почв. Наблюдения, проведенные в различных биокли-

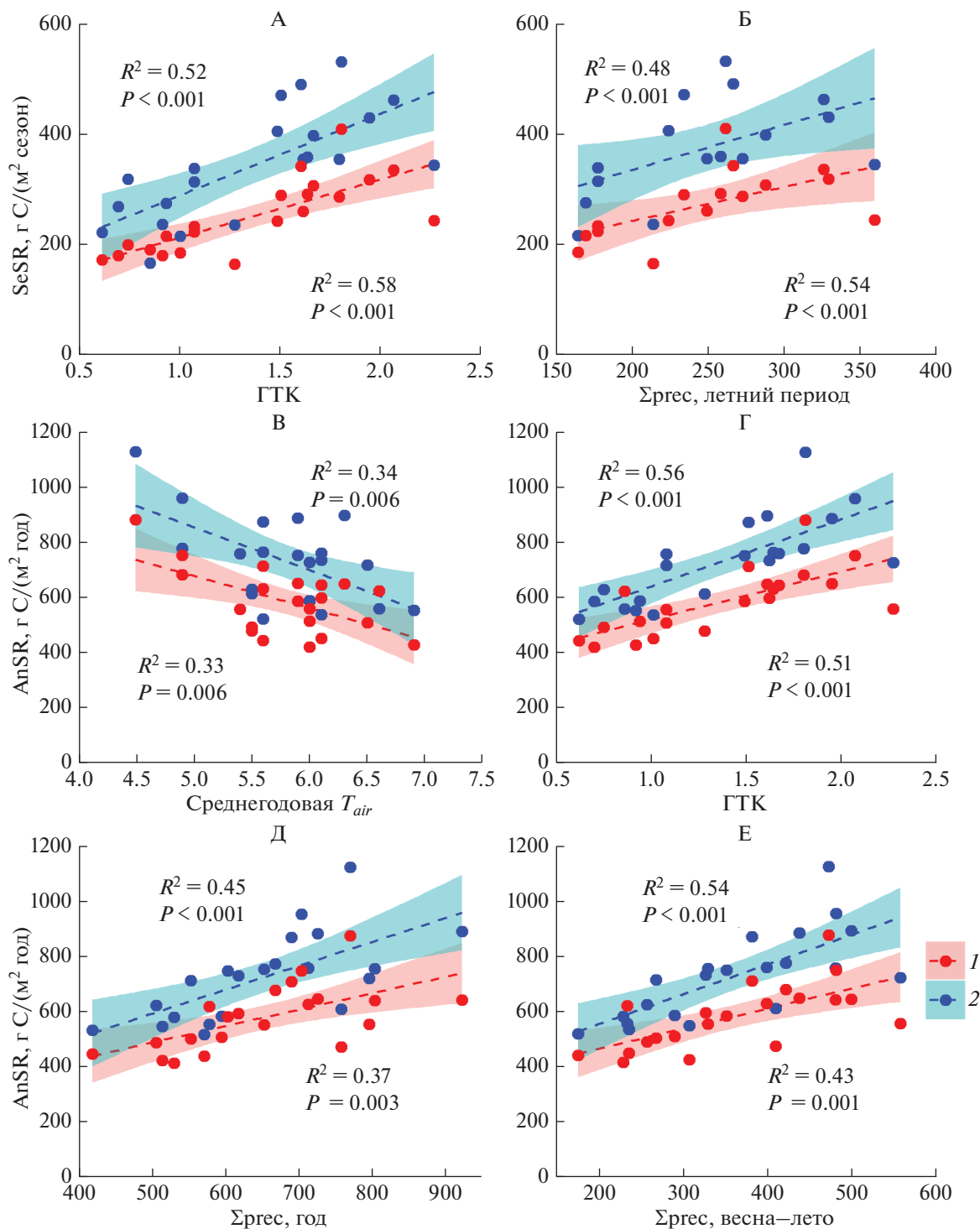


Рис. 5. Зависимости летних потоков (SeSR, г C/(м² сезон)) из дерново-слабоподзолистой почвы под лесной (1) и луговой (2) растительностью от значений НТК (А) и суммы осадков за летний период (Б) и годовых потоков (AnSR, г C/(м² год)) от среднегодовой температуры воздуха (В), летнего НТК (Г), суммы осадков за год (Д) и суммы осадков за весну и лето (Е).

матических зонах, показали, что вклад периода со снежным покровом в годовую эмиссию CO₂ из почв тундровой зоны русского Севера превышал 10% [5, 18, 67]. Близкие оценки получены для лес-

ных почв Китая [68]. Несколько меньшие величины долевого участия холодного периода (ноябрь–апрель) в годовом потоке CO₂ из почв выявлены для заболоченных почв южной тайги (6–8.5%) [34]

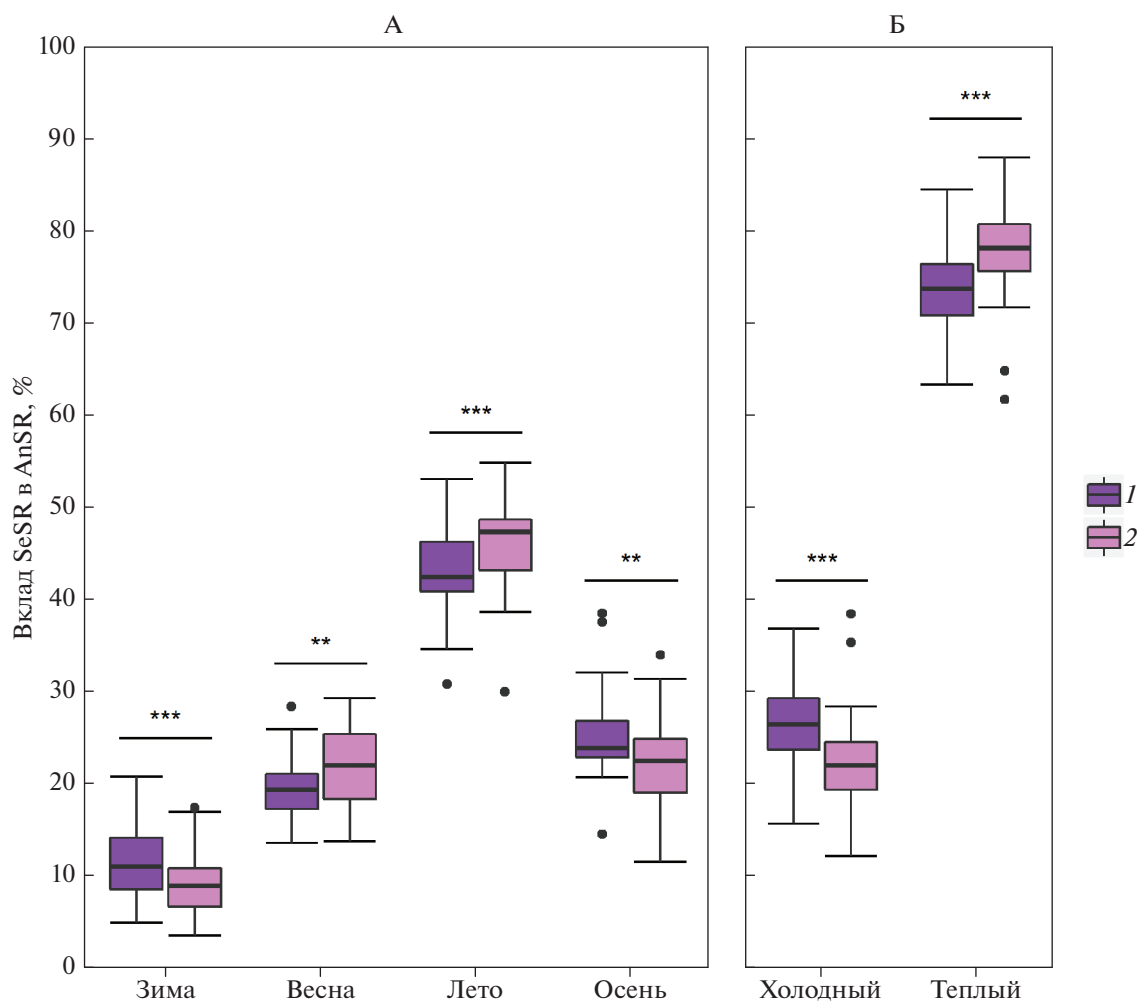


Рис. 6. Вклад различных сезонов (SeSR) в годовой поток CO₂ из дерново-слабоподзолистой почвы (AnSR) под лесной (1) и луговой (2) растительностью: А – за отдельные календарные сезоны, Б – за холодный (ноябрь–апрель) и теплый (май–октябрь) периоды.

и лесостепных почв Китая (3.5–7%) [65]. Таким образом, недоучет эмиссии CO₂ за пределами вегетации вызывает недооценку эмиссионной составляющей углеродного цикла и увеличивает неопределенность оценок баланса С в экосистемах.

Анализ современных трендов и аномалий дыхания почв. Имея в своем распоряжении данные 21-летнего мониторинга, мы построили временные линейные тренды для годовых и сезонных потоков CO₂ из изучаемых почв. В большинстве случаев полученные тренды были отрицательными, указывая на общую тенденцию уменьшения величин AnSR и SeSR во все сезоны года в почвах и лесного и лугового ценозов (табл. 3).

Достоверными при $P < 0.05$ были временные тренды для годовых и осенних потоков CO₂ из почв в обоих ценозах, а также для величины SeSR в теплый период года в лесном ценозе и величины SeSR в холодный период года – в луговом. В последнем случае линейный тренд объяснял 40%

дисперсии суммарного потока CO₂ из почвы под лугом в холодный период года в течение 1998–2018 гг. с высоким уровнем вероятности $P = 0.002$.

Обнаруженные тенденции уменьшения годовых (AnSR) и сезонных (SeSR) потоков CO₂ из почв лесного и лугового ценозов ярко демонстрируют суммарные аномалии этих величин по отношению к их средней многолетней за 21 год наблюдений, рассчитанные для трех семилетних интервалов: 1998–2004, 2005–2011 и 2012–2018 гг. (рис. 7, А, 7, Б). Так, сумма аномалий величин SeSR и AnSR первого семилетнего периода в почвах обоих ценозов была высокой и положительной для всех рассматриваемых периодов. В течение второго периода сумма аномалий во все сезоны была существенно меньше по величине, а по знаку могла быть как положительной, так и отрицательной. В последний 7-летний период, во все сезоны года знак суммы аномалий был отрицательным (за исключением SeSR в почве под лесом в зим-

Таблица 3. Оценка линейных трендов изменения сезонных и годовых потоков CO₂ из дерново-слабоподзолистой почвы в 1998–2018 гг. (*a* – коэффициент линейного тренда, г С/(м² год); *R*² – коэффициент детерминации; *P* – уровень достоверности)

Период	Лесной ценоз			Луговой ценоз		
	<i>a</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>	<i>a</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
Год	–9.18	0.23	0.03	–11.4	0.20	0.04
Теплый	–8.00	0.24	0.03	–6.00	0.09	>0.10
Холодный	–1.19	0.03	>0.10	–4.59	0.40	0.002
Зима	0.004	0.00	>0.10	–1.66	0.13	>0.10
Весна	–1.52	0.10	>0.10	–2.44	0.13	>0.10
Лето	–4.32	0.16	>0.10	–4.16	0.06	>0.10
Осень	–3.35	0.27	0.02	–3.11	0.19	0.05

Примечание. Жирным шрифтом показаны тренды, значимые при $P < 0.05$.

ний сезон), но их абсолютная величина в почвах обоих ценозов была достаточно высокой только в осенний сезон (146 г С/м²) и в целом за годовой период (225–253 г С/м²).

Длительный ряд наблюдений за дыханием почв в лесном и луговом ценозах включал серии из нескольких (от 2 до 8) “экстремальных” лет, в течение которых рассматриваемые в работе метеорологические показатели (среднесезонная и среднегодовая T_{air} , сезонная и годовая $\Sigma_{грес}$, летний НТС, MaxSn, DurSn) отклонялись от климатической нормы более, чем на величину 1STD. Все остальные годы мы считали “нормальными” по отношению к тому или иному метеорологическому параметру, и для этих лет были оценены средние величины $AnSR_{norm}$ и $SeSR_{norm}$. Для совокупности лет, являющихся экстремальными по тому или иному метеорологическому параметру, были оценены относительные аномалии годовых и сезонных потоков CO₂ из почв. Они представляли собой нормализованную по отношению к $AnSR_{norm}$ и $SeSR_{norm}$ разность между значениями $SeSR(AnSR)$ в экстремальные и нормальные годы. Проведенные расчеты показали, что отрицательные аномалии величин $AnSR$ и $SeSR$ в почвах обоих ценозов вызывали засухи, аномально холодные зимы, дефицит осадков во все сезоны (кроме зимнего) и избыток осадков в весенний период (рис. 7, В).

Наиболее заметное (более 30%) уменьшение сезонных потоков CO₂ из почв лесного и лугового ценозов было сопряжено с засухами и дефицитом осадков в весенний и летний периоды. В луговом ценозе экстремально холодные зимы вызвали 35% уменьшение зимних потоков CO₂ из почв, в то время как в лесном ценозе эта величина была почти в 2 раза меньше. Относительные аномалии были положительными только в случае отклика годовых потоков CO₂ на экстремально высокие количества годовых осадков. Реакция дыхания почвы под лугом на проявление “экстремальных” погодных явлений была более выражена, чем в почве под лесом.

Проведенный анализ дает основания полагать, что современные климатические изменения в исследуемом регионе (потепление, участвовавшие засухи, уменьшение продолжительности снежного покрова), приводящие к уменьшению потерь CO₂ из дерново-слабоподзолистой супесчаной почвы, могли способствовать усилению стока углерода в этих экосистемах, если их продуктивность сохранялась или убывала с меньшей скоростью, чем величина SR. Именно увеличение стока CO₂ в лесные экосистемы южного Подмосковья при усилении аридизации климата было выявлено на примере лесных экосистем южного Подмосковья [48]. Вместе с тем нужно иметь в виду, что реакция дыхания почв более тяжелого гранулометрического состава на усиление засушливости климата в регионе исследований может быть иной, поскольку по сравнению с супесчаными почвами они обладают большим запасом продуктивной влаги, способным поддерживать метаболизм микробного сообщества и корневых систем растений даже при остром дефиците осадков. Кроме того, в условиях умеренного и бореального климата существенное влияние на формирование сезонных потоков CO₂ из почв оказывают все более частые в условиях современного климата циклы промерзания–оттаивания и увлажнения–высушивания почв, представляющие собой существенный абиотический стресс для почвенной микробиоты и растений [37, 38, 50, 51, 53].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Непрерывный 21-летний ряд наблюдений за дыханием дерново-слабоподзолистой супесчаной почвы лесного и лугового ценозов на территории Приокско-Террасного биосферного заповедника, не имеющий аналогов в мировой практике, еще раз продемонстрировал высокую временную вариативность месячных, сезонных и годовых потоков CO₂ из почв и позволил связать ее с современными тенденциями изменения климата в регионе. Выявлены достоверные тренды роста среднесезонных и среднегодовых температур воздуха в 1973–2018 гг.,

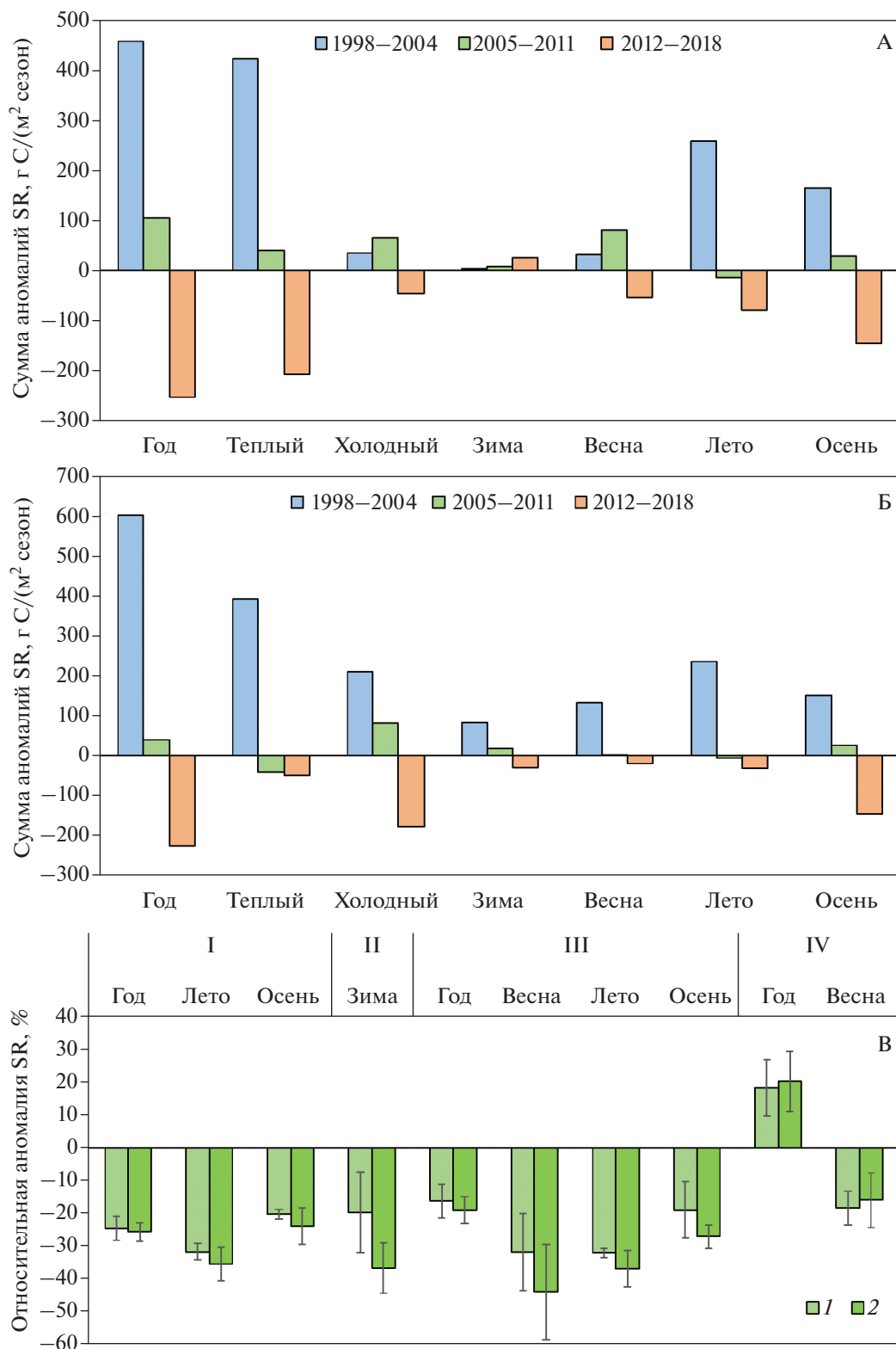


Рис. 7. Сумма аномалий годовых и сезонных потоков CO_2 из почв лесного (А) и лугового (Б) ценозов за весь период наблюдений (1998–2018 гг.), разделенный на 7-летние интервалы и средние относительные аномалии годовых и сезонных потоков CO_2 из почв лесного (1) и лугового (2) ценозов в ответ на “экстремальные” погодные явления (В): I – засухи; II – холодные зимы; III – дефицит осадков; IV – избыток осадков. Вертикальные линии показывают значения стандартной ошибки (SE).

которые в период проведения мониторинга эмиссии CO_2 из почв (1998–2018 гг.) сохраняли ту же направленность и имели более высокой интенсивность проявления. На фоне потепления происходило уменьшение количества осадков в летний сезон, что выразилось в усилении засушливости климата в регионе южного Подмосковья и нашло отражение в негативном тренде НТС летнего периода. Потепление, отмечающееся в осенне-зимне-весенний период, оказало косвенное влияние на уменьшение длительности снежного покрова со скоростью ~ 18 см/10 лет в 1998–2018 гг. ($P = 0.03$) из-за его более позднего установления осенью и более раннего схода весной.

На фоне отмеченных тенденций изменения основных метеорологических параметров была выявлена общая тенденция уменьшения величин суммарных потоков CO_2 из дерново-слабоподзолистых супесчаных почв лесного и лугового ценозов во все календарные сезоны года и в целом за год. Статистически достоверными ($P < 0.05$) были линейные тренды для годовых и осенних потоков CO_2 из почв в обоих ценозах, а также для величины SeSR в теплый период года в лесном ценозе и величины SeSR в холодный период года – в луговом. Выявлены тесные положительные зависимости между суммарными летними и годовыми потоками CO_2 с величиной летнего ГТК, объясняющей 51–58% их межгодовой вариабельности. Хорошим предиктором годовых потоков CO_2 из дерново-слабоподзолистой почвы является количество осадков за весенне-летний период. Величина летних потоков CO_2 почв тесно коррелировала с суммой осадков за летний сезон, что подтверждает теорию об угнетении в условиях недостатка влаги процессов метаболизма микробных сообществ и корневых систем растений, играющих основную роль в формировании потоков CO_2 из почв. Отрицательные аномалии суммарных годовых и сезонных потоков SR, обусловленные засухами и дефицитом осадков, достигали 37–40%. На величине зимних потоков CO_2 из почв наиболее значительно отражались экстремально холодные зимы (со средней $T_{air} < -10^\circ\text{C}$), в результате которых в почве лугового ценоза их величина в среднем была на 36% меньше, чем в годы с T_{air} близкой к климатической норме.

Месячные потоки CO_2 из почв на протяжении всего периода наблюдений демонстрировали положительную экспоненциальную зависимость от среднемесячной T_{air} , которая объясняла 61–70% внутригодовой вариабельности величины MoSR. Дифференцированные расчеты показали, температурная чувствительность почвенного дыхания, оцененная с помощью Q_{10} , также зависела от степени увлажнения того или иного года. Так, в засушливые годы температурная чувствительность MoSR дерново-подзолистой почвы была на 10–12% ниже, чем в нормальные по увлажнению го-

ды. Летом и зимой связи между MoSR и T_{air} не выявлены, в то время как в весенние и осенние месяцы изменение температуры воздуха объясняло 42–61% вариабельности среднемесячных потоков CO_2 из почв. Температурные коэффициенты дыхания дерново-слабоподзолистой почвы были больше в весенний период ($Q_{10} = 1.91–2.33$), чем в осенний ($Q_{10} = 1.74–2.11$). Вероятно, более слабая реакция величины MoSR под лесом на изменение температуры по сравнению с MoSR под лугом, выявленная для всех временных интервалов, связана с меньшим диапазоном изменения среднемесячных потоков CO_2 из почв под пологом леса и обусловлена его экранирующей ролью, ослабляющей распространение тепловых потоков.

Среднемноголетние годовые потоки CO_2 из почв под лесной и луговой растительностью значительно отличались между собой ($P < 0.001$) и составили 581 ± 54 и 727 ± 71 г C/(м² год) соответственно. Влияние типа ценоза на суммарные потоки CO_2 из дерново-слабоподзолистой почвы проявлялось во все сезоны года, кроме зимнего, который отличался самой высокой межгодовой вариабельностью значений SeSR (39–44%). Около половины величины AnSR (43–47%) приходилось на дыхание почв в летний период. Однако в засушливые годы вклад летнего сезона мог опускаться до 30–31%, а доля зимних месяцев в эти годы возрастала до 17%. Наиболее стабильным показателем ($CV = 8\%$), характеризующим особенности сезонного распределения потоков CO_2 в пределах года, является вклад теплого периода (май–октябрь) в суммарный годовой поток CO_2 из почв, в среднем составлявший 73–77%. Поскольку теплый период практически совпадает с периодом активной вегетации растений, то мы можем рекомендовать использовать этот показатель для получения оценок годовых потоков CO_2 из почв на основе полевых определений, проведенных только в пределах вегетационного сезона. Учитывая высокую межгодовую вариабельность месячных и сезонных величин SR, получение реальных оценок сезонных и годовых потоков CO_2 из почв должно базироваться на многолетних рядах экспериментальных данных. Таким образом, расширение сети стационарных многолетних наблюдений за потоками CO_2 в экосистемах является необходимым условием для получения как более реалистичных оценок самих потоков, так и прогнозов отклика экосистем на текущие и будущие изменения климата.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы признательны сотрудникам Станции фоновый мониторинга (Данки, Серпуховский район, Московская область) любезно предоставившим данные метеорологических наблюдений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнялась в рамках государственного задания “Исследование почвенных предшественников, источников и стоков парниковых газов в связи с климатическими изменениями” (рег. № АААА-А18-118013190177-9) при финансовой поддержке полевых исследований из средств Программы Президиума РАН № 51 “Изменение климата: причины, риски, последствия, проблемы адаптации и регулирования” (рег. № АААА-А18-118013190179-3).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Таблица S1. Общая характеристика дерново-слабоподзолистой почвы (слой 0–10 см) под лесной и луговой растительностью.

Таблица S2. Статистические характеристики среднемесячной скорости дыхания почв лесного и лугового ценозов (21 год наблюдений).

Таблица S3. Статистические характеристики скорости дыхания почв лесного и лугового ценозов в различные сезоны года (21 год наблюдений).

Таблица S4. Статистические характеристики вклада (доли) различных сезонов в годовой поток CO₂ из почв лесного и лугового ценозов (21 год наблюдений).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. ВМО Технический регламент: Общие метеорологические стандарты и рекомендуемые практики. Женева: ВМО, 2017. 71 с.
2. Гулёв С.К., Катцов В.М., Соломина О.Н. Глобальное потепление климата продолжается // Вестник РАН. 2008. № 1(78). С. 20–27.
3. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой биологии. М.: Наука, 2003. 348 с.
4. Заварзин Г.А., Кудеяров В.Н. Почва как главный источник углекислоты и резервуар органического углерода на территории России // Вестник РАН. 2006. № 1(76). С. 14–29.
5. Замолодчиков Д.Г., Лопес де Гереню В.О., Иващенко А.И., Карелин Д.В., Честных О.В. Эмиссия углерода южными тундрами в холодный период года // Доклады Академии наук. 2000. № 5. С. 709–711.
6. Золотокрылин А.Н., Виноградова В.В., Черенкова В.А. Динамика засух в европейской России в ситуации глобального потепления // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2007. № 21. С. 160–182.
7. Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Углеродный обмен в криогенных экосистемах. М.: Наука, 2008. 342 с.
8. Классификация и диагностика почв России. М.: Ойкумена, 2004. 342 с.
9. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 225 с.
10. Кудеяров В.Н., Хакимов Ф.И., Деева Н.Ф., Ильина А.А., Кузнецова Т.В., Тимченко А.В. Оценка дыхания почв России // Почвоведение. 1995. № 1. С. 33–42.
11. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Розанова Л.Н., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Кудеяров В.Н. Многолетний мониторинг эмиссии CO₂ из дерново-подзолистой почвы: анализ влияния гидротермических условий и землепользования // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2007. Т. XXI. С. 23–44.
12. Ларионова А.А., Евдокимов И.В., Курганова И.Н., Сапронов Д.В., Кузнецова Л.Г., Лопес де Гереню В.О. Дыхание корней и его вклад в эмиссию CO₂ из почвы // Почвоведение. 2003. № 2. С. 183–194.
13. Махныкина А.В., Прокушкин А.С., Меняйло О.В., Верховец С.В., Тычков И.И., Урбан А.В., Рубцов А.В., Кошурникова Н.Н., Ваганов Е.А. Влияние климатических факторов на эмиссию CO₂ из почв в среднетаежных лесах Центральной Сибири: эмиссия как функция температуры и влажности почвы // Экология. 2020. № 1. С. 51–61.
14. Розгачева И.К. К проблеме прогноза изменений климата Земли // Климат и природа. 2012. № 1. С. 3–9.
15. Росгидромет Оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации: техническое резюме. М.: Росгидромет, 2008. 89 с.
16. Росгидромет Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации: общее резюме. М.: Росгидромет, 2014. 60 с.
17. Смагин А.В. Газовая функция почв // Почвоведение. 2000. № 10. С. 1211–1223.
18. Федоров-Давыдов Д.Г. Респираторная активность тундровых биогеоценозов и почв Колымской низменности // Почвоведение. 1997. № 3. С. 291–301.
19. Черенкова В.А., Золотокрылин А.Н. О сравнимости некоторых количественных показателей засухи // Фундаментальная и прикладная климатология. 2016. № 2. С. 79–94.
20. Adachi M., Ito A., Yonemura S., Takeuchi W. Estimation of global soil respiration by accounting for land-use changes derived from remote sensing data // J. Environ. Managem. 2017. V. 200. P. 97–104.
21. Bahn M., Reichstein M., Davidson E.A., Grünzweig J., Jung M., Carbone M.S., Epron D. et al. Soil respiration at mean annual temperature predicts annual total across vegetation types and biomes // Biogeosciences. 2010. V. 7. № 7. P. 2147–2157.
22. Bokhorst S., Phoenix G.K., Bjerke J.W., Callaghan T.V., Huyer-Brugman F., Berg M.P. Extreme winter warming events more negatively impact small rather than large soil fauna: shift in community composition explained by traits not taxa // Global Change Biology. 2012. V. 18. № 3. P. 1152–1162.
23. Bond-Lamberty B., Thomson A. A global database of soil respiration data // Biogeosciences. 2010. V. 7. № 6. P. 1915–1926.
24. Bond-Lamberty B., Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record // Nature. 2010. V. 464. № 7288. P. 579–582.
25. Boone R.D., Nadelhoffer K.J., Canary J.D., Kaye J.P. Roots exert a strong influence on the temperature sen-

- sitivity of soil respiration // *Nature*. 1998. V. 396. № 6711. P. 570–572.
26. Davidson E.A., Janssens I.A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // *Nature*. 2006. V. 440. № 7081. P. 165–173.
 27. FAO World reference base for soil resources 2014: international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Rome: FAO, 2014.
 28. Friedlingstein P., Jones M.W., O'Sullivan M., Andrew R.M., Hauck J., Peters G.P., Peters W. et al. Global Carbon Budget 2019 // *Earth System Science Data*. 2019. V. 11. № 4. P. 1783–1838.
 29. Golovatskaya E.A., Dyukarev E.A. Carbon budget of oligotrophic mire sites in the Southern Taiga of Western Siberia // *Plant and Soil*. 2009. V. 315. № 1–2. P. 19–34.
 30. Groffman P.M., Rustad L.E., Templer P.H., Campbell J.L., Christenson L.M., Lany N.K., Soggi A.M. et al. Long-Term Integrated Studies Show Complex and Surprising Effects of Climate Change in the Northern Hardwood Forest // *BioScience*. 2012. V. 62. № 12. P. 1056–1066.
 31. Hardy J.P., Groffman P.M., Fitzhugh R.D., Henry K.S., Welman A.T., Demers J.D. et al. Snow depth manipulation and its influence on soil frost and water dynamics in a northern hardwood forest // *Biogeochemistry*. 2001. V. 56. № 2. P. 151–174.
 32. Henry H.A.L. Climate change and soil freezing dynamics: historical trends and projected changes // *Climatic Change*. 2008. V. 87. № 3–4. P. 421–434.
 33. Ivanov A.V., Braun M., Tataurov V.A. Seasonal and Daily Dynamics of the CO₂ Emission from Soils of Pinus koraiensis Forests in the South of the Sikhote-Alin Range // *Eurasian Soil Science*. 2018. V. 51. № 3. P. 290–295.
 34. Ivanov D., Tatarinov F., Kurbatova J. Soil respiration in paludified forests of European Russia // *J. Forestry Res.* 2019. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-00963-4>
 35. Janssens I.A., Pilegaard K. Large seasonal changes in Q₁₀ of soil respiration in a beech forest // *Global Change Biology*. 2003. V. 9. № 6. P. 911–918.
 36. Jylhä K., Fronzek S., Tuomenvirta H., Carter T.R., Ruosteenoja K. Changes in frost, snow and Baltic sea ice by the end of the twenty-first century based on climate model projections for Europe // *Climatic Change*. 2008. V. 86. № 3–4. P. 441–462.
 37. Karelin D.V., Goryachkin S.V., Kudikov A.V., Lopes de Gerenyu V.O., Lunin V.N., Dolgikh A.V., Lyuri D.I. Changes in carbon pool and CO₂ emission in the course of postglacial succession on gray soils (Luvic Phaeozems) in European Russia // *Eurasian Soil Science*. 2017. V. 50. № 5. P. 559–572.
 38. Karelin D.V., Zamolodchikov D.G., Kaganov V.V., Pochikalov A.V., Ginarskii M.L. Microbial and Root Components of Respiration of Sod-Podzolic Soils in Boreal Forest // *Contemporary Problems of Ecology*. 2017. V. 10. № 7. P. 717–727.
 39. Kreyling J., Henry H. Vanishing winters in Germany: soil frost dynamics and snow cover trends, and ecological implications // *Climate Res.* 2011. V. 46. № 3. P. 269–276.
 40. Kuddeyarov V.N. Soil Respiration and Biogenic Carbon Dioxide Sink in the Territory of Russia: An Analytical Review // *Eurasian Soil Science*. 2018. V. 51. № 6. P. 599–612.
 41. Kuddeyarov V.N., Kurganova I.N. Respiration of Russian Soils: Database Analysis, Long-Term Monitoring, and General Estimates // *Eurasian Soil Science*. 2005. V. 38. № 9. P. 983–992.
 42. Kurbatova J., Tatarinov F., Molchanov A., Varlagin A., Avilov V., Kozlov D., Ivanov D., Valentini R. Partitioning of ecosystem respiration in a paludified shallow-peat spruce forest in the southern taiga of European Russia // *Environ. Res. Lett.* 2013. V. 8. № 4. 045028.
 43. Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Khoroshaev D., Blagodatskaya E. Effect of snowpack pattern on cold-season CO₂ efflux from soils under temperate continental climate // *Geoderma*. 2017. V. 304. P. 28–39.
 44. Kurganova I.N., Rozanova L.N., Myakshina T.N., Kuddeyarov V.N. Monitoring of CO₂ emission from soils of different ecosystems in Southern part of Moscow region: data base analyses of long-term field observations // *Eurasian Soil Science*. 2004. V. 37. Suppl. 1. P. 74–78.
 45. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Kuddeyarov V.N. CO₂ emission from soils of various ecosystems of the Southern Taiga Zone: Data analysis of continuous 12-year monitoring // *Doklady Biological Sciences*. 2011. V. 436. № 1. P. 56–58.
 46. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Petrov A.S., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Ableeva V.A., Kuddeyarov V.N. Effect of the observed climate changes and extreme weather phenomena on the emission component of the carbon cycle in different ecosystems of the southern taiga zone // *Doklady Biological Sciences*. 2011. V. 441. № 1. P. 412–416.
 47. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Gallardo Lancha J.F., Oehm P.T. Evaluation of the rates of soil organic matter mineralization in forest ecosystems of temperate continental, mediterranean, and tropical monsoon climates // *Eurasian Soil Science*. 2012. V. 45. № 1. P. 68–79.
 48. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Savin I.Y., Shorohova E.V. Carbon Balance in Forest Ecosystems of Southern Part of Moscow Region under a Rising Aridity of Climate // *Contemporary Problems of Ecology*. 2017. V. 10. № 7. P. 748–760.
 49. Kurganova I.N., Kuddeyarov V.N. Ecosystems of Russia and Global Carbon Budget // *Science in Russia*. 2012. № 5. P. 25–32.
 50. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O. Contribution of abiotic factors to CO₂ emission from soils in the freeze–thaw cycles // *Eurasian Soil Science*. 2015. V. 48. № 9. P. 1009–1015.
 51. Larionova A.A., Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Zolotareva B.N., Yevdokimov I.V., Kuddeyarov V.N. Carbon dioxide emissions from agrogray soils under climate changes // *Eurasian Soil Science*. 2010. V. 43. № 2. P. 168–176.
 52. Lopes de Gerenyu V.O., Kurganova I.N., Rozanova L.N., Kuddeyarov V.N. Annual emission of carbon dioxide from soils of the Southern Taiga soils of Russia // *Eurasian Soil Science*. 2001. V. 34. P. 931–944.
 53. Lopes de Gerenyu V.O., Kurganova I.N., Khoroshaev D.A. The Effect of Contrasting Moistening Regimes on CO₂ Emission from the Gray Forest Soil under a Grass Vegetation and Bare Fallow // *Eurasian Soil Science*. 2018. V. 51. № 10. P. 1200–1213.
 54. Meyer N., Welp G., Amelung W. The Temperature Sensitivity (Q₁₀) of Soil Respiration: Controlling Factors and Spatial Prediction at Regional Scale Based on En-

- vironmental Soil Classes // *Global Biogeochemical Cycles*. 2018. V. 32. № 2. P. 306–323.
55. *Osipov A.F.* Carbon emission from the soil surface in a mature blueberry pine forest of the middle taiga (Republic of Komi) // *Eurasian Soil Science*. 2016. V. 49. № 8. P. 926–933.
 56. R Core Team R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2018.
 57. *Raich J.W., Potter P.S.* Global patterns of carbon dioxide emissions from soils // *Global Biogeochemical Cycles*. 1995. V. 9. № 1. P. 23–36.
 58. *Raich J.W., Potter P.S., Bhagawati D.* Interannual variability in global soil respiration, 1980–94 // *Global Change Biol.* 2002. V. 8. № 8. P. 800–812.
 59. *Raich J.W., Schlesinger W.H.* The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate // *Tellus B*. 1992. V. 44. № 2. P. 81–99.
 60. *Reichstein M., Beer P.* Soil respiration across scales: The importance of a model–data integration framework for data interpretation // *J. Plant Nutrition Soil Sci.* 2008. V. 171. № 3. P. 344–354.
 61. *Schlesinger W.H., Andrews J.A.* Soil respiration and global carbon cycle // *Biogeochemistry*. 2000. V. 48. № 1. P. 7–20.
 62. *Sitch S., Friedlingstein P., Gruber N., Jones S.D., Murray-Tortarolo G., Ahlström A., Doney S.P., Graven H., Heinze P. et al.* Recent trends and drivers of regional sources and sinks of carbon dioxide // *Biogeosciences*. 2015. V. 12. № 3. P. 653–679.
 63. *Tarkhov M.O., Matyshak G.V., Ryzhova I.M., Goncharova O.Y., Bobrik A.A., Petrov D.G., Petrzhik N.M.* Temperature Sensitivity of Soil Respiration in Palsa Peatlands of the North of Western Siberia // *Eurasian Soil Science*. 2019. V. 52. № 8. P. 945–953.
 64. *Vygodskaya N.N., Varlagin A.V., Kurbatova Y.A., Ol'chev A.V., Panferov O.I., Tatarinov F.A., Shalukhina N.V.* Response of taiga ecosystems to extreme weather conditions and climate anomalies // *Doklady Biological Sciences*. 2009. V. 429. № 1. P. 571–574.
 65. *Wang W., Peng S., Wang T., Fang J.* Winter soil CO₂ efflux and its contribution to annual soil respiration in different ecosystems of a forest–steppe ecotone, north China // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42. № 3. P. 451–458.
 66. *Xu M., Shang H.* Contribution of soil respiration to the global carbon equation // *J. Plant Physiology*. 2016. V. 203. P. 16–28.
 67. *Zamolodchikov D.G., Karelin D.V.* An empirical model of carbon fluxes in Russian tundra // *Global Change Biology*. 2001. V. 7. № 2. P. 147–161.
 68. *Zhou Z., Xu M., Kang F., Sun O.J.* Maximum temperature accounts for annual soil CO₂ efflux in temperate forests of Northern China // *Scientific Reports*. 2015. V. 5. № 1. 12142.

Analysis of the Long-Term Dynamics of Soil Respiration in Forest and Meadow Cenoses of the Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve in the Perspective of Current Climatic Trends

I. N. Kurganova^{1,*}, V. O. Lopes de Gerenyu¹, D. A. Khoroshaev¹, T. N. Myakshina¹,
D. V. Sapronov¹, V. A. Zhmurin¹, and V. N. Kudryarov¹

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia*

*e-mail: ikurg@mail.ru

A paired analysis of current climatic trends and dynamics of soil respiration (soddy–slightly podzolic soil, Retisol Arenic) in forest and meadow cenoses in the Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve (southern part of Moscow region) was carried out. During the observation period (1998–2018), distinct trends of an increase in the average annual air temperature (T_{air}) and aridity of the summer period and a decrease in the duration of stable snow cover were revealed. Over the past 21 years, we have also observed a general tendency of a decrease in the total CO₂ fluxes from Retisol Arenic in forest and meadow cenoses for all calendar seasons and throughout the year. In dry years, the temperature sensitivity of soils expressed through the Q₁₀ coefficient was 10–12% lower than in years with normal moistening. There were significant ($P < 0.05$) linear trends of the decrease in annual and autumn CO₂ fluxes from the soils in both cenoses. The mean long-term values of annual soil respiration (AnSR) in forest and meadow cenoses amounted to 581 ± 54 and 727 ± 71 g C/(m² year), respectively; their interannual variability was 20–22%. The closest relationship was revealed between the AnSR and the summer hydrothermal coefficient, explaining 51–56% of the variance of annual CO₂ fluxes from soils. The warm season (May–October), which coincides with the period of vegetation activity, contributed 73–77% to the annual soil respiration. At the same time, the share of the cold period (November–April) in the annual CO₂ flux from soils in some years could reach 38–39%. To obtain more realistic estimates of the CO₂ fluxes from soils and to predict ecosystem responses to current and future climate changes, the expansion of the network of the stationary long-term year-round soil respiration observations is strongly required.

Keywords: CO₂ flux from soils, interannual variability, temperature coefficient Q₁₀, droughts, weather anomalies, Retisol Arenic, southern part of Moscow Region