

ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ДЫХАНИЯ ЛЕСНЫХ ПОЧВ НА ПРИМЕРЕ ДЕРНОВО-ПОДБУРА ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА В ЮЖНОМ ПОДМОСКОВЬЕ

© 2023 г. И. В. Припутина^{а,*}, П. В. Фролов^а, В. Н. Шанин^{а,б}, С. С. Быховец^а, И. Н. Курганова^а,
В. О. Лопес де Гереню^а, Д. В. Сапронов^а, Е. В. Зубкова^а, Т. Н. Мякшина^а, Д. А. Хорошаев^а

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

^бЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
ул. Профсоюзная, 84/32, Москва, 117997 Россия

*e-mail: priputina@pbcras.ru

Поступила в редакцию 12.03.2023 г.

После доработки 12.05.2023 г.

Принята к публикации 12.05.2023 г.

Рассмотрены результаты расчетов гетеротрофного (HR) и общего дыхания дерново-подбура (Entic Carbic Podzol) под хвойно-широколиственным лесом в южном Подмосковье (54.89° N, 37.56° E), выполненные на основе почвенной модели Romul_Hum и новой версии системы моделей EFIMOD3. Результаты моделирования хорошо коррелируют с данными полевых измерений почвенного дыхания. Модель Romul_Hum лучше воспроизводит интенсивность HR исследуемой почвы во влажные годы, чем в засушливые, когда оценки HR завышаются. Пространственно-детализированное моделирование гетеротрофного и корневого дыхания с использованием EFIMOD3 учитывало вариабельность запасов и потоков углерода, связанную с неоднородностью распределения опада и гидротермических условий под пологом леса. Полученные данные показывают, что интенсивность HR в начале и середине вегетационного сезона различается примерно вдвое, а величины HR между разными участками имитационной площадки в один и тот же срок – более чем в 3.5 раза. Пространственная и временная изменчивость гетеротрофного дыхания почв влияет на точность оценок баланса углерода в лесных экосистемах. Используемые модели являются эффективным инструментом анализа изменений почвенных запасов углерода, дыхания почв и оценки стока углерода в лесных экосистемах, в том числе в задачах управления лесами.

Ключевые слова: гетеротрофное дыхание почв, пространственная и временная вариабельность, Entic Carbic Podzol, структура растительных сообществ, пространственно-детализированное моделирование, EFIMOD3, Romul_Hum

DOI: 10.31857/S0032180X23600439, EDN: RCDMDM

ВВЕДЕНИЕ

Признание роли лесов и лесных почв в долговременном депонировании (стоке) углерода и снижении последствий техногенной эмиссии CO₂ определило важность количественных оценок изменений углеродных пулов и потоков при обосновании лесохозяйственной деятельности, включая лесоклиматические проекты [39, 48, 79, 83, 85, 91]. Запасы и динамика органического углерода (C_{орг}), хранящегося в почве, зависят от его поступления с поверхностными и внутрипочвенными фракциями опада, с одной стороны, и потерями C_{орг} в виде CO₂ в результате гетеротрофного дыхания (*heterotrophic respiration*, HR) – с другой [9, 88, 89]. Корневое дыхание растений (*root respiration*, RR) как один из потоков автотрофного ды-

хания в наземных экосистемах является существенным компонентом экосистемного и почвенного дыхания [77]. В лесных почвах корневое дыхание напрямую зависит от физиологической активности деревьев, видоспецифичных особенностей их роста и отклика на изменения условий среды, а также морфологических особенностей строения и распространения корневых систем [69, 75]. Вклад растений лесного напочвенного покрова в экосистемное дыхание менее изучен, но есть данные, что в некоторых типах леса он может быть сопоставим с дыханием древостоев [28].

Для прогноза интенсивности общего дыхания почв (*soil respiration*, SR) на экосистемном уровне используют простые эмпирические [43, 65, 87] или более сложные математические модели [53, 57]. Надежность результатов моделирования, в

свою очередь, зависит от наличия данных, необходимых для параметризации и проверки (валидации) моделей. При этом показатели процессов почвенных циклов углерода, измеряемые в натуральных исследованиях, не всегда соответствуют используемым в моделях, что затрудняет их сравнительный анализ и повышает неопределенность оценок.

Наибольшее распространение получили полевые измерения SR с поверхности лесной подстилки [22, 25, 32, 44], реже – из разных почвенных горизонтов [69] и оценки HR после удаления корней растений [6, 11, 46]. В моделях динамики почвенного органического вещества (ПОВ), напротив, имитируется преимущественно дыхание микробного сообщества [50, 66] или совместно микробное и почвенной фауны, связанных трофическими сетями [71]. Совместные расчеты корневого и гетеротрофного дыхания требуют интеграции почвенных моделей с экофизиологическими моделями продуктивности растительных сообществ [49, 74].

Аналогично существует проблема несоответствия между пулами ПОВ, выделяемыми на основе их функций или неких характеристик, и фракциями, определяемыми инструментально в лабораторных условиях [41]. Органическое вещество в моделях, как правило, представлено несколькими пулами, разделение которых основано преимущественно на данных о разной скорости их оборачиваемости. Например, модель RothC оперирует пулами легко- и трудноразлагающихся растительных остатков, микробной биомассы и гумифицированного органического вещества, время оборота которых оценивается, соответственно, в 0.1, 3.3, 1.5 и 50.0 лет, а также рассматривает инертное ПОВ, обеспечивающее долговременное депонирование углерода в почвах [68]. В модели CENTURY [58] рассматриваются пулы углерода поверхностного и корневого опадов, активное ПОВ (представленное почвенным микробным сообществом и продуктами их жизнедеятельности), а также медленно оборачиваемое и пассивное. В модели CANDY [63] разлагаемое ПОВ разделено на биологически активное и стабилизированное. Модель SYMPHONY [80] включает углеродные пулы свежего ПОВ, биомассы организмов-деструкторов и стойкого ПОВ. Отечественные модели ROMUL [54] и Romul_Hum [71] оперируют тремя пулами органического вещества, которые обозначаются как L, F, H и соответствуют слаборазложившемуся растительному опад, лабильному и стабильному ПОВ.

Моделирование долгосрочной динамики ПОВ с использованием подхода, основанного на его разделении на несколько пулов с разными скоростями оборота, предполагает, что для анализируемых почв известно или может быть рассчитано

начальное соотношение углеродных пулов, от которого зависит экологическая функция почвы как источника или поглотителя атмосферного CO₂ [61, 62]. Если запасы ПОВ в легкоразлагаемых пулах заданы слишком высокими, оценки скорости минерализации могут быть завышены, что приведет к неправильным прогнозам динамики запасов ПОВ. И, напротив, переоценка стабильного (инертного) пула станет фактором занижения величины HR. Для расчета количества стабильного ПОВ в литературе предложено использовать либо отношение между содержанием стабильного C_{орг} и текстурой почвы [82], либо инертный пул оценивается как часть общего количества ПОВ [62]. Предложенный в работе [72] подход, основанный на классах порового пространства, связывает длительную стабилизацию органического вещества с его локализацией в почвенных микропорах, что позволяет соотнести его с пулом инертного или стабильного ПОВ имитационных моделей, используя данные о гранулометрическом составе почв.

Фактором неопределенности оценок баланса углерода и его эмиссионной составляющей на биогеоценотическом уровне является характерная для лесов вариабельность гидротермических условий под пологом древостоя, поступления фракций растительного опада, распределения запасов лесной подстилки и содержания C_{орг} в органико-минеральных горизонтах [13, 16, 37, 81, 86]. Имея разные пространственно-временные масштабы проявления, внутрибиогеоценотическая неоднородность влияет на локальную активность почвенной микробиоты и связанные с этим процессы минерализации [52, 60]. Предпринимаются попытки учесть пространственную изменчивость величины SR [12, 43], а также измерить импульсные составляющие почвенного дыхания, связанные с отмиранием отдельных деревьев и локальным поступлением большого количества опада хвои, листвы и отмирающих корней [13].

В длительных мониторинговых круглогодичных исследованиях, подобных [73], трудно учесть пространственные аспекты вариабельности почвенных потоков CO₂. С этим сопряжены определенные сложности валидации почвенных моделей динамики органического вещества, которые проиллюстрированы в настоящей статье на примере сравнительного анализа многолетних данных полевых измерений почвенного дыхания и результатов его имитационного моделирования.

В качестве объекта исследования выбраны дерново-подбуры (Entic Carbic Podzol) Приокско-Тerrasного государственного природного биосферного заповедника (ПТЗ), расположенного в южном Подмоскowie в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Круглогодичный еженедельный мониторинг дыхания почв проводится

на территории ПТЗ более 25 лет, начиная с осени 1997 г. и по настоящее время [73]. Методика и результаты полевых измерений нашли отражение в серии публикаций, в которых показано влияние климатических изменений и экстремальных погодных условий на эмиссионную составляющую углеродного цикла [23, 24].

Цель настоящей работы – акцентировать внимание на роли пространственно-видовой структуры лесной растительности в формировании вариативности почвенных потоков CO_2 и связанной с этим неопределенности оценок углеродного баланса для лесов, имеющих полидоминантный состав древостоя и напочвенного покрова. Анализ основан на результатах имитационного моделирования с использованием модели динамики органического вещества почв Romul_Hum [55, 71] и новой версии системы моделей EFIMOD3 [49], которая позволяет моделировать сопряженную динамику биогенного круговорота углерода и азота в лесных экосистемах с учетом пространственно-видовой структуры растительных сообществ и вариативности почвенных условий.

В статье обсуждаются результаты двух вариантов модельных оценок дыхания почвы. Первый (на основе Romul_Hum) – представляет собой традиционный подход, в котором моделируется сезонная и многолетняя динамика гетеротрофного дыхания почвы, а в качестве входных данных о первоначальных запасах ПОВ и поступлении фракций растительных опавов использованы материалы натурных исследований на участке мониторинга почвенного дыхания в ПТЗ. В зависимости от имеющихся данных такой подход позволяет получить “точечную” или усредненную оценку величин HR без учета пространственной вариативности условий под пологом леса. Второй подход (на основе EFIMOD3) позволил для той же лесной почвы получить пространственно-детализованные оценки динамики гетеротрофного и одновременно корневого дыхания с учетом структуры древесного яруса и напочвенного покрова, формируемых ими фракций растительных опавов и неоднородности почвенных гидротермических условий. В этом подходе реализованы возможности 3D-моделирования, что является следующим шагом, расширяющим сферу приложения биогеохимических моделей.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Характеристика участка мониторинга почвенной эмиссии CO_2

Ландшафты ПТЗ сформировались в условиях водно-ледниковой – лимно-флювиогляциальной равнины московской стадии днепровского оледенения [10]. Это определило преобладание на его территории поверхностных отложений легкого

гранулометрического состава. Основные почвообразующие породы – пески, имеющие мощность от <1 до 5 м и более, подстилаемые прослоями глин, моренных и лимногляциальных суглинков, а также известняками и доломитами. Практически вся площадь заповедника (более 90%) занята лесами, имеющими длительную историю интенсивного хозяйственного использования (рубки, распашка, пожары и др.), что привело к разнообразию почвенно-растительных условий. С 1946 г. территория развивается в условиях заповедного режима.

Лесной фитоценоз, в котором проводили многолетний мониторинг почвенного дыхания (рис. S1), сформировался в результате естественного зарастания участка после вырубki сосновых древостоев в 1930-х гг. [47]. Помимо пионерных видов: сосны (*Pinus sylvestris* L.), березы (*Betula* spp.) и осины (*Populus tremula* L.), к моменту начала мониторинговых исследований в составе древесного яруса была широко представлена липа (*Tilia cordata* Mill.) и в меньшей степени дуб (*Quercus robur* L.). Формула древостоя – 4С3Лп2Ос1Б ед. Д, относительная полнота – 0.7–0.8. Возраст сосны – около 100 лет (у отдельных деревьев – 150 и более), березы и осины – 80–85, липы и дуба – 40–50. За время мониторинга видовой состав древесного яруса практически не изменился, хотя началось отмирание березы и осины (ведущее к образованию “окон” разного масштаба), и параллельно усилилась роль липы в древесном пологе. Липа совместно с кленом (*Acer platanoides* L.) формирует ярус подростa. Кустарниковый ярус выражен слабо. В напочвенном покрове преобладают многолетние корневишные виды – кислица (*Oxalis acetosella* L.), копытень (*Asarum europaeum* L.), осока (*Carex pilosa* Scop.), сныть (*Aegopodium podagraria* L.); в начале вегетационного сезона распространены первоцветы – медуница (*Pulmonaria obscura* Dumort.) и ветреница (*Anemone ranunculoides* L.). Проективное покрытие напочвенного покрова неравномерное, с парцеллярной (мозаичной) структурой, которая проявляется в доминировании разных видов на микросайтах разного размера (рис. S2). Дополнительным фактором пространственной неоднородности почвенных условий являются валеж и крупные древесные остатки (рис. S3).

Согласно [17], почва участка мониторинга относится к типу дерново-подбуров (формула профиля О–АУ–Вf–ВС–С); в публикациях [22, 23] использовано таксономическое название дерново-слабоподзолистая в соответствии с [18]. Лесная подстилка, сформированная хвойно-лиственным и веточным опадом полидоминантного древостоя (рис. S4), имеет мощность 2–5 см, включает в основном подгоризонты О1 и О2, что позволяет определить ее тип как ферментативный [2]. Мощность гумусово-аккумулятивного

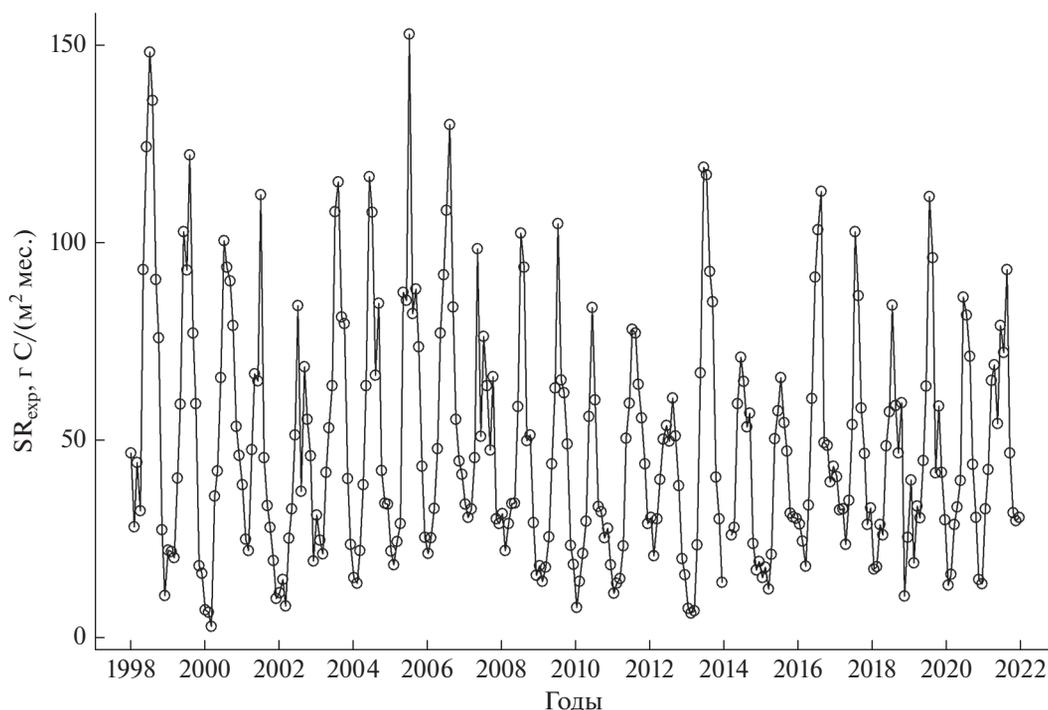


Рис. 1. Динамика общего дыхания почвы (SR_{exp}) в 1998–2021 гг. по данным полевых наблюдений.

горизонта (AУ), имеющего темно-серую окраску, варьирует от 8–10 до 12–13 см. Для него характерны супесчаный гранулометрический состав, кислая реакция (pH_{KCl} 3.65–3.70), низкое содержание углерода ($C_{\text{орг}}$ 1–2%) и азота ($N_{\text{общ}} \approx 0.1\%$). В нижележащем иллювиальном горизонте (Bf) наблюдается небольшое увеличение фракции песка и снижение к глубине 30–50 см содержания $C_{\text{орг}}$ и $N_{\text{общ}}$ до 0.2–0.3 и 0.01%, соответственно. Показатели объемной массы, напротив, с глубиной возрастают: от 1.15 г/см³ в горизонте АУ до 1.6–1.7 г/см³, начиная с 40–50 см.

Данные натурных исследований

Общее дыхание почвы. По данным полевых измерений в 1998–2021 гг. интенсивность SR варьировала от 10–30 г С/(м² мес.) зимой до 60–150 — летом (рис. 1). Помимо выраженной сезонной динамики величины SR , наблюдали заметные межгодовые различия (особенно в летние месяцы), связанные с погодными условиями конкретных лет [23].

Поверхностный опад древесного яруса. В 2010–2015 гг. примерно в 30–40 м к северо-востоку от места проведения мониторинга дыхания почвы изучали состав и количественное поступление поверхностных фракций опада древесного яруса. Четыре опадоловителя установили в периферийных частях взаимно перекрывающихся крон

нескольких соседних деревьев разных видов и в межкروновых пространствах. Растительный материал отбирали ежемесячно с марта по декабрь. Согласно полученным данным (табл. S1), основную массу опада (около 40%) составляли листья (березы, липы, клена, осины, дуба). Чуть меньше был суммарный вклад сосновой хвои и шишек. Доля мелких ветвей составляла около 20% от суммарной массы опадов, и около 6% составили крылатки липы и клена и отмершие почки.

Имитационные оценки дыхания почв

Модели и имитационные сценарии. Модель Romul_Hum [71] воспроизводит динамику запасов С и N в лесной подстилке, лабильных и стабильных фракциях ПОВ органо-минеральных горизонтов, а также величину HR. Ранее, результаты валидации Romul_Hum по данным полевых измерений дыхания серой лесной почвы (Albic Luvisol) под вторичным лиственным лесом показали адекватность получаемых оценок HR [37]. Модель может работать как с месячным, так и с суточным шагом. В этой работе Romul_Hum использована как самостоятельная почвенная модель в имитационном сценарии “AvE” (*average evaluation*) для расчета гетеротрофного дыхания на основе входных данных, которые получены в разные годы на участке мониторинга в ПТЗ и отражают усредненные показатели запасов ПОВ и фракций опада. Помимо того, что такой подход наиболее рас-

пространен при моделировании гетеротрофного дыхания почв разных экосистем, он позволил протестировать “чувствительность” Romul_Hum к гидротермическим условиям, количеству и составу фракций растительных опадов.

Система моделей EFIMOD хорошо известна по многочисленным публикациям [51, 70, 84, 85]. Ее новая версия – EFIMOD3 (включающая в качестве одного из структурных блоков почвенную модель Romul_Hum) подробно описана в работе [49]. EFIMOD3 функционирует с суточным шагом. Пространство лесного участка моделируется в виде квадратной площадки, разделенной на квадратные ячейки произвольного размера (в данной работе размер имитационного участка составляет 25×25 м, ячейки – 0.5×0.5 м). Система моделей EFIMOD3 использована в сценарии “SpE” (*spatial evaluation*), что позволило учесть в имитационном эксперименте пространственную неоднородность распределения фракций опада, почвенных запасов $C_{орг}$ и дыхания почв в зависимости от структуры древесного яруса и напочвенного покрова, схожих с сообществом участка мониторинговых исследований.

Данные для имитационных сценариев. Необходимые для инициализации модели Romul_Hum начальные величины пулов углерода в лесной подстилке и органо-минеральной части профиля исследуемого дерново-подбуря рассчитали на основе данных о содержании $C_{орг}$ и плотности почвенных горизонтов. Согласно оценкам для середины вегетационного сезона запасы углерода в подстилке составляют в среднем 0.646 кг/м^2 , $C : N = 25$; для органо-минеральной части профиля запасы оцениваются в среднем на уровне 2.135 кг C/м^2 , отношение $C : N = 9.3$. Начальное соотношение лабильного и стабильного пулов ПОВ в органо-минеральной части почвы, рассчитанное согласно [72] с учетом данных о гранулометрическом составе, составило $0.4 : 0.6$. Начальные почвенные данные одинаковы для двух сценариев.

Для оценки скорости минерализации ПОВ в сценарии “AvE” использовали данные о температуре и влажности лесной подстилки и органо-минеральных горизонтов, полученные на основе модели SCLISS [4]. Значения водно-физических свойств (влажность завядания, наименьшая полевая влагемкость и полная влагемкость) оценивали для подстилки по ее плотности, для органо-минеральных горизонтов – по гранулометрическому составу и содержанию $C_{орг}$. В сценарии “SpE” гидротермические условия почв моделировали в рамках соответствующей подмодели системы моделей EFIMOD3 [49]. Необходимые для выполнения расчетов метеорологические данные по температуре и влажности воздуха получили из архива ВНИИГМИ – МЦД [3]. Данные о количестве осадков и поступлении азота с атмосферны-

ми осадками ($N_{деп}$) – по наблюдениям Станции комплексного фоновое мониторинга, расположенной на территории ПТЗ примерно в 100 м от участка мониторинга почвенного дыхания. Уровень поступления азота из атмосферы $N_{деп}$ приняли в обоих сценариях постоянной величиной, равной $0.05 \text{ г N/(м}^2 \text{ мес.)}$ (или 6 кг/(га год)).

Вычислительные эксперименты выполняли для временного отрезка 1991–2021 гг., что дольше фактического периода полевых измерений эмиссии CO_2 , но было необходимо для начальной “раскрутки” (“spin-up”) моделей. При анализе результатов учитывали особенности метеорологических условий конкретных лет и их возможное влияние на величины почвенного дыхания. Согласно [21], 1998, 2006, 2008, 2013 и 2016 гг. характеризуются как влажные, а 2002, 2007, 2009, 2010 и 2014 – как сухие.

Основные различия входных данных в имитационных сценариях связаны с поступлением растительных опадов. В сценарии “AvE” использовали натурные данные о поверхностных фракциях опадов древесного яруса из опадоуловителей. Расчеты для 2010–2015 гг. выполняли по фактическим данным о составе и массах опадов в соответствующие месяцы, а в другие годы использовали средние за 6 лет показатели по каждой из фракций (табл. 1). В отсутствии натурных данных о массе отмирающих тонких корней древостоя использовали литературные данные [59], период оборота тонких корней принят равным 1 году. Время жизни хвои у сосны принималось равным 4 годам. Соответственно, массу отмирающих корней для сосны считали равным 4-кратной величине опада хвои. Рассчитанные показатели отпада корней распределяли равномерно в течение года. Поступление поверхностного опада травяного яруса, в отсутствие натурных данных, приняли равным 10% от суммарной массы опада листвы и хвои [7, 38]. Массу ежегодно отмирающих корней лесного разнотравья считали равной 25% от массы поверхностного опада [20, 33]. Содержание C и N во фракциях отмерших корней деревьев и трав определили по литературным [64] и собственным данным полевых исследований.

В сценарии “SpE” для моделируемого лесного участка сгенерировали пространственно-видовую структуру древостоя, соответствующую таксационным характеристикам участка мониторинга почвенного дыхания. Дополнительно на основе геоботанических описаний сгенерировали напочвенный покров. Количество всех фракций опадов древесного яруса и напочвенного покрова рассчитывали (в рамках соответствующих блоков системы моделей EFIMOD3) с месячным шагом, отдельно для каждой ячейки 0.5×0.5 м, с учетом положения деревьев и видов напочвенного покрова в пространстве имитационной пло-

Таблица 1. Массы и показатели C : N разных фракций опада, использованные в расчетах в имитационном сценарии AvE, г/(м² мес.)

Месяц	Древостой						Напочвенный покров	
	листья N = 42	хвоя C : N = 84	ветви C : N = 100	шишки C : N = 84	корни лиственных видов C : N = 42	корни хвойных видов C : N = 105	листья C : N = 28	корни C : N = 42
Январь	0	0	0	0	19.0	29.6	0	0
Февраль	0	0	0	0	19.0	29.6	0	0
Март	4.5	11.2	19.1	9.1	19.0	29.6	0	0
Апрель	3.1	6.8	13.5	3.4	19.0	29.6	0	0
Май	10.5	3.6	25.1	22.9	19.0	29.6	0	1.0
Июнь	5.2	2.4	11.5	32.8	19.0	29.6	3.0	1.0
Июль	7.7	2.9	10.7	15.0	19.0	29.6	2.0	1.0
Август	23.4	8.3	6.3	17.4	19.0	29.6	6.0	1.0
Сентябрь	89.2	28.3	7.4	11.8	19.0	29.6	8.0	2.0
Октябрь	116.9	20.9	19.8	15.0	19.0	29.6	4.0	1.0
Ноябрь	3.2	4.6	4.7	10.9	19.0	29.6	0	1.0
Декабрь	0	0	0	0	19.0	29.6	0	0

щадки и характерных для них стадий вегетации. Содержание C и N во фракциях опавов разных видов определили по литературным данным ранее, на стадии параметризации новой версии EFIMOD3 [49]. Начальные пулы запасов $C_{орг}$ в лесной подстилке и органо-минеральной части почвы в данном сценарии были аналогичными сценарию “AvE” и одинаковыми для всех ячеек имитационной площадки. По мере дифференцированного поступления фракций опада в вычислительном эксперименте происходила пространственная дифференциация почвенных характеристик имитационного участка.

Точность имитационных оценок. Рассчитанные с помощью модели величины HR и SR соотносили с фактическими данными натурных измерений. Для этого пары значений в координатах смоделированное–фактическое аппроксимировали прямой вида $y = s \times x$. Для оценки соответствия между результатами моделирования и натурными данными использовали коэффициент детерминации R^2 , который характеризует случайные отклонения, и коэффициент наклона аппроксимирующей прямой s , характеризующий систематические отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Имитационные оценки гетеротрофного дыхания почв по усредненным данным (сценарий “AvE”). Сравнительный анализ результатов полевых измерений и вычислительного эксперимента в сценарии “AvE” актуален с оговоркой, что данные

моделирования не учитывают вклад RR в общее дыхание почвы, которое измеряли в рамках мониторинговых исследований. В силу этого, в весенние, осенние и зимние месяцы, когда интенсивность дыхания растений понижена или минимальна, наблюдается относительное соответствие расчетных данных измеренным величинам (рис. 2). Использование в расчетах фактических данных о поступлении поверхностных фракций опавов с привязкой к соответствующим годам повысило качество имитационных оценок (рис. 2b–2d). Анализ показал, что модель Romul_Num лучше воспроизводит интенсивность гетеротрофного дыхания исследуемой почвы во влажные годы (рис. 2c). В сухие годы модельные оценки несколько превышают величину HR, что может объясняться как легким гранулометрическим составом исследуемого дерново-подбуря, так и влиянием других факторов.

Имитационные оценки дыхания почв с учетом пространственной неоднородности лесных экосистем (сценарий “SpE”). Совместное моделирование гетеротрофного и корневого дыхания с использованием системы моделей EFIMOD3, учитывающее формируемую растительным сообществом вариабельность распределения в пространстве пулов и потоков органического вещества, показало адекватное воспроизведение в модельных оценках величин и соотношения этих составляющих почвенного дыхания. На уровне средних значений для имитационной площадки варьирование рассчитанных величин SR составило для зимнего периода 10–20 г C/(м² мес.) и 115–125 – для лета

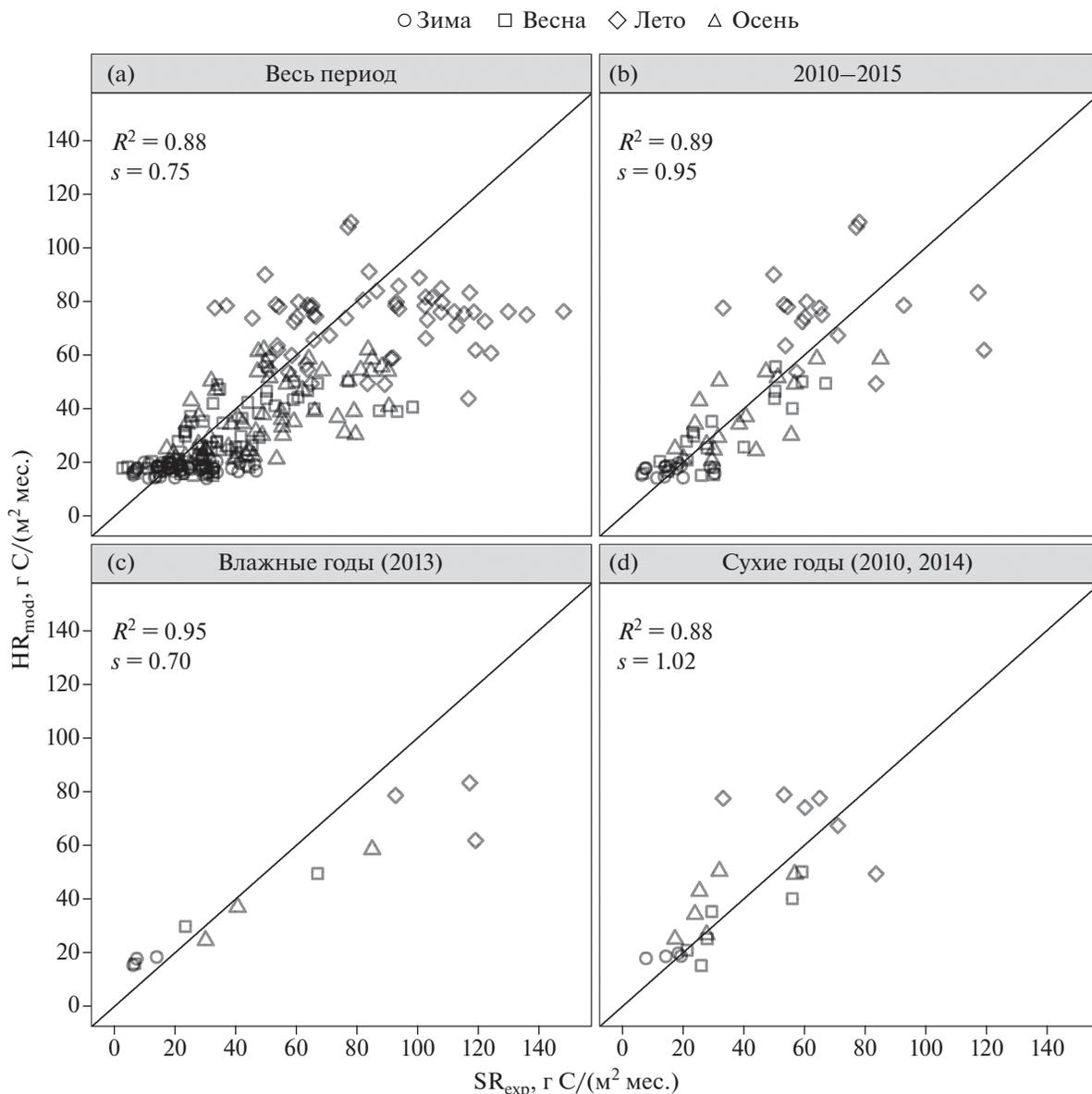


Рис. 2. Сравнение результатов моделирования гетеротрофного дыхания почвы (HR_{mod}) за отдельные месяцы в сценарии “AvE” и данных полевых измерений общего дыхания почвы (SR_{exp}): (a) весь имитационный период (1998–2021 гг.), (b) 2010–2015 гг. с фактическими данными поверхностных опадов древесного яруса, (c) влажный 2013 год с фактическими данными опадов, (d) сухие 2010 и 2014 гг. с фактическими данными опадов. На графиках приведены коэффициент детерминации R^2 и коэффициент наклона аппроксимирующей прямой s .

(рис. 3а). Полученные результаты хорошо коррелируют с экспериментальными данными ($R^2 = 0.84$, $s = 1.06$, $p < 0.0001$).

При схожей сезонной динамике корневого и гетеротрофного дыхания (с максимумом в летние и минимумом в зимние месяцы) их соотношение в пределах года сильно варьирует. Согласно полученным оценкам, в летний период вклад корневого дыхания исследуемого фитоценоза в среднем составляет 40–45% от общего дыхания почвы, а зимой снижается до 5% (рис. 3б). По результатам имитационного эксперимента, наиболее часто

максимальные величины корневого дыхания соответствовали июньским оценкам, а гетеротрофного дыхания – в июле и августе.

В качестве примера пространственной картины неоднородности распределения величин HR в пределах имитационной площадки на рис. 4 приведены данные расчетов для июля 2018 г. Схожий характер пространственного распределения интенсивности гетеротрофного дыхания получен и для других месяцев вегетационного сезона. В начале и середине вегетации (соответственно, май и июль) абсолютные значения различаются при-

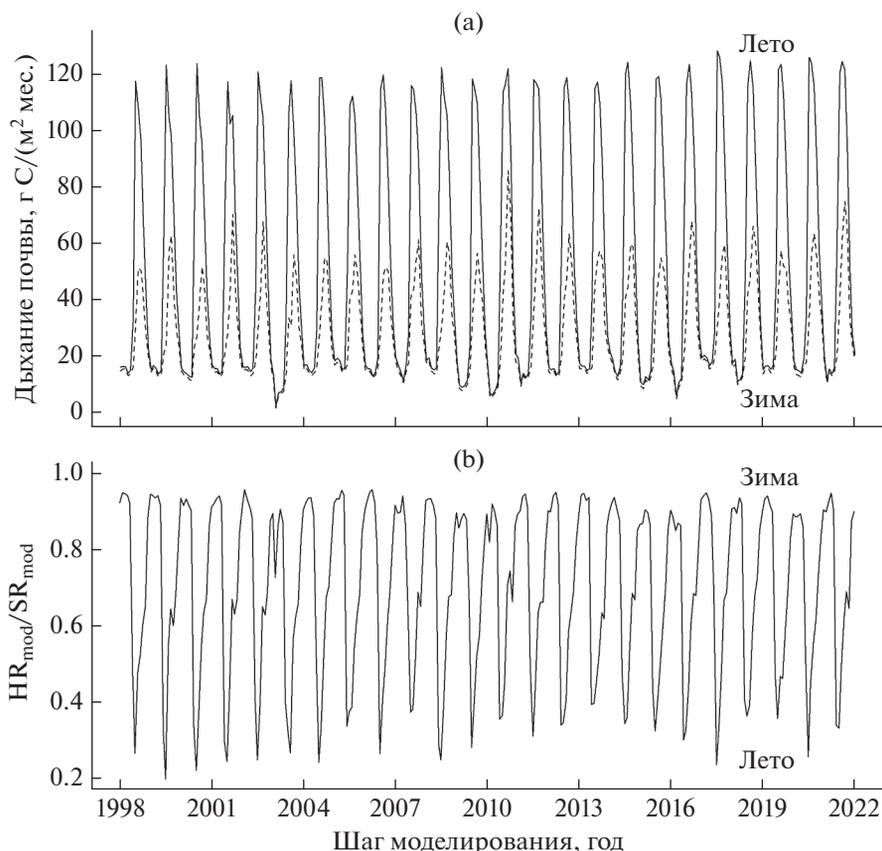


Рис. 3. Результаты моделирования (а) гетеротрофного (пунктирная линия) и суммарного (сплошная линия) почвенного дыхания и (б) доля гетеротрофного дыхания (HR_{mod}) в общем дыхании почвы (SR_{mod}) в сценарии “SpE”. Приведены средние значения для имитационного участка 25×25 м.

мерно вдвое с максимумом в июле, а к концу вегетации (ноябрь) снижаются в 3–4 раза. При этом различия рассчитанных величин HR между разными микросайтами (имитационными ячейками) в каждый из сроков – выше и составляют более 3.5 раз в мае и июле и более 5 – в ноябре (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние качества растительных остатков на интенсивность процессов минерализации в почве – хорошо известный факт, показанный в многочисленных лабораторных экспериментах и на-

Таблица 2. Описательные выборочные статистики распределения интенсивности гетеротрофного дыхания почвы ($г\ C/(м^2\ мес.)$) в пределах имитационной площадки по данным расчетов для разных сроков вегетационного сезона 2018 г.; сценарий “SpE”, размер выборки $n = 2500$

Месяц	Гетеротрофное дыхание почвы						Показатели варьирования		
	минимум	1-й квартиль	медиана	среднее	3-й квартиль	максимум	стандартное отклонение	среднее абсолютное отклонение	коэффициент вариации, %
Май	15.4	24.6	29.4	29.9	34.1	56.2	5.22	4.66	26.55
Июль	28.5	46.5	55.5	56.2	64.2	102.4	14.06	13.27	25.00
Ноябрь	6.9	12.4	15.4	15.9	18.6	35.0	7.34	6.77	31.28

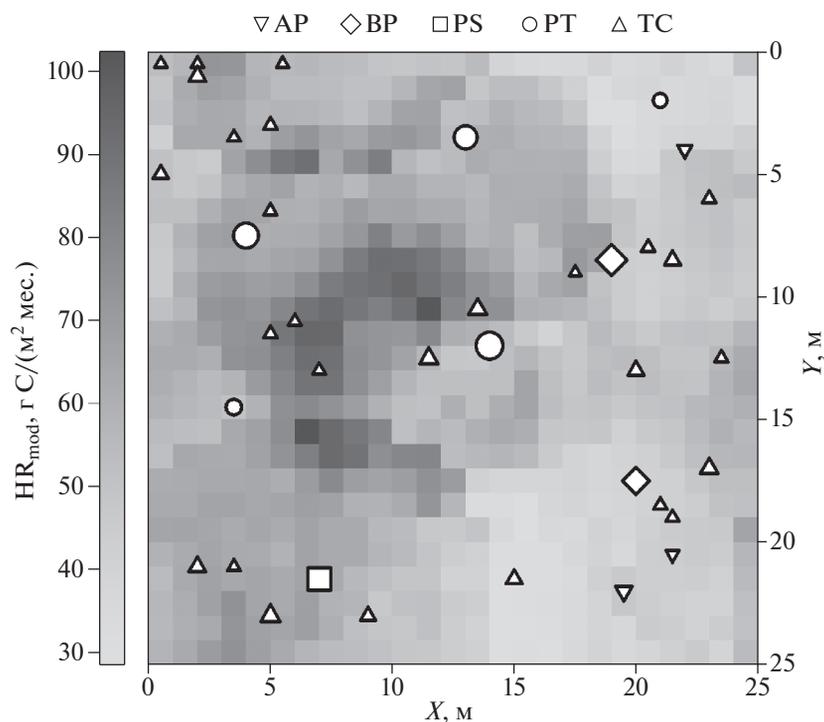


Рис. 4. Результаты пространственной оценки интенсивности гетеротрофного дыхания почв (HR_{mod}) в сценарии “SpE”; данные для июля 2018 г. Условными знаками отмечено расположение деревьев разных пород (AP – *Acer platanoides*, BP – *Betula* spp., PS – *Pinus sylvestris*, PT – *Populus tremula*, TC – *Tilia cordata*), размер знаков пропорционален диаметру деревьев.

турных исследованиях [26, 27, 31, 34], результаты которых, в том числе используются при разработке почвенных моделей динамики органического вещества [29, 54, 56]. В схожих зонально-климатических условиях видовой состав лесных сообществ во многом определяет эмиссионную составляющую их углеродного баланса [19, 30, 42, 69]. На экосистемном уровне этот биогенный фактор действует через пространственно-видовую структуру лесных фитоценозов, которая определяет мозаику почвенных условий и возможные различия в интенсивности дыхания почв локальных микросайтов [1, 16, 43, 90]. В хвойно-широколиственных лесах, примером которых является рассмотренный в данной работе сосняк сложный, в древесном ярусе соседствуют или сгруппированы виды, опад которых заметно отличается по срокам поступления и химическому составу (содержанию азота, лигнина, отношению C : N, зольности и др.), а наибольшие различия характерны для сосны и липы. Результаты вычислительного эксперимента в сценарии “SpE”, учитывающие пространственную дифференциацию поступления опавов и почвенно-гидротермических условий, во многом отражают подобную ситуацию, показывая более чем трехкратное различие в интенсивности дыхания почв в пределах относительно небольшого по размерам лесного

участка. При этом в имитационном сценарии в явном виде не учитывались эмиссионные потоки, связанные с образованием сухостоя и валежа, что способствует еще большей контрастности показателей эмиссии [5, 40].

Сроки опадания листьев и хвои, как основной фракции поверхностного опада в лесных экосистемах, также видоспецифичны. Как следствие, минерализация опада разных видов часто происходит при разных температурах и влажности лесной подстилки и почвы, что влияет на процессы гумификации и интенсивность дыхания почв [35, 78]. Фенологические фазы зависят также от погодных условий конкретных лет, а экстремальные (подобные засухе 2010 г. в центральной России) способны заметно сдвигать фенологические сроки. В этой связи использование в модельных расчетах полученных разово или усредненных данных о составе и сроках поступления опада снижает точность прогнозных оценок. И, напротив, как показали расчеты в сценарии “AvE”, использование фактических данных о количестве и составе опавов улучшает результаты оценки гетеротрофного дыхания.

Вопрос о соотношении гетеротрофной и корневой составляющей дыхания почв затрагивается во многих экспериментальных исследованиях [8, 14]. Представленные в литературе оценки вклада

RR в суммарное дыхание лесных почв разнятся в широком диапазоне — от 10 до 60–70%. Такая контрастность оценок объясняется многими факторами, включая разную динамику активности микробных и растительных сообществ в течение года в условиях выраженной сезонности климата [67]. Иллюстрацией этого служат полученные в настоящей работе результаты оценки корневого дыхания для сосняка сложного на дерново-подбуре в условиях южного Подмосковья. Согласно расчетам в сценарии “SpE”, в летний период автотрофная и гетеротрофная составляющие почвенного дыхания примерно одинаковы, весной и осенью, на фоне общего снижения интенсивности дыхания почв, вклад HR возрастает и достигает максимума в зимние месяцы. Полученные результаты свидетельствуют о сохранении зимой минимального потока автотрофного дыхания за счет присутствия в исследуемом сообществе сосны, что подтверждают экспериментальные данные [25].

Анализ результатов вычислительного эксперимента в сценарии “AvE” показал, что модель Romul_Num несколько завышает оценку гетеротрофного дыхания почвы в годы, которые по гидротермическому коэффициенту Селянинова определены как сухие [21]. В том числе это относится к 2010 г. с аномально жарким и сухим июлем, для которого полевые измерения показали суммарное дыхание почв на уровне 60 г С/(м² мес.), что в 1.5–2 раза ниже июльских показателей других лет. Помимо необходимости уточнения используемых в алгоритме Romul_Num зависимостей скорости минерализации органического вещества в диапазоне повышенных температур и низких показателей влажности лесной подстилки и почвы, возможным объяснением переоценки дыхания почвы в модели может быть следующее. В зависимости от выбранного временного шага Romul_Num, в расчетах используются соответствующие ему среднесуточные или среднемесячные величины температуры подстилки и почвы, значения которых даже в июле 2010 г. не были аномальными для активности почвенных микробных сообществ, определяемой в лабораторных экспериментах [45, 76]. Тогда как в реальных условиях лета 2010 г. сильное иссушение подстилки и верхних горизонтов почвы в совокупности с аномально высокими температурами в послеобеденные часы могли быть причиной краткосрочного стресса почвенной микробиоты, который не компенсировался ночным снижением температур и незначительным повышением влажности подстилки в утренние часы, когда проводились измерения дыхания почв. В модельных оценках Romul_Num эти особенности суточной динамики температуры и влажности не учитывались. Аналогично проведение полевых измерений ежедневно с последующим пересчетом получен-

ных результатов в среднемесячные показатели, возможно, не учитывает краткосрочных “импульсов” в динамике суммарного почвенного дыхания, что на уровне арифметических расчетов способно повлиять на результаты сравнительного анализа с данными модельного эксперимента, выполненного с суточным шагом (сценарий “SpE”).

С позиций прогнозных оценок баланса углерода в лесных экосистемах, высокая пространственно-временная вариабельность гетеротрофного дыхания почв влияет на точность оценок, получаемых на основе данных краткосрочных полевых исследований, которые проводятся, как правило, лишь несколько раз в течение вегетационного сезона. В этой связи возрастает роль долгосрочных мониторинговых исследований пульсов и потоков углерода в лесах с учетом характерной для них структурной неоднородности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Имитационные модели как инструмент для анализа и прогноза динамики наземных экосистем и их компонентов находят все более широкое применение, в том числе в задачах оценки углеродного баланса лесов в связи с изменениями климата или хозяйственной деятельностью человека. Представленные в работе результаты проверки модели динамики органического вещества почв Romul_Num по данным полевых измерений почвенного дыхания дерново-подбуря под хвойно-широколиственным лесом в Приокско-Террасном заповеднике показали сопоставимость получаемых оценок гетеротрофного дыхания почв с результатами натуральных измерений (с поправкой на вклад корневого дыхания растений в общее дыхание почв). Модельные расчеты адекватно отражают сезонную динамику и зависимость интенсивности гетеротрофного дыхания от количества и качественного состава фракций растительного опада.

Настоящая работа — пилотное тестирование новой версии пространственно-детализированной системы моделей EFIMOD3, позволяющей воспроизводить в вычислительных экспериментах характерную для лесных экосистем структурную неоднородность, имитируя сопряженную динамику древесного яруса, растений напочвенного покрова и почвы. Результаты вычислительного эксперимента позволили с высокой степенью пространственного разрешения оценить различия в интенсивности дыхания почв в пределах относительно небольшого по размерам лесного участка, связанные с различиями в количестве и качестве растительного опада и гидротермических условий под пологом леса.

БЛАГОДАРНОСТЬ

В основе настоящей работы лежит многолетнее научное сотрудничество авторов с проф., д. б. н. О.Г. Чертовым и д. ф.-м. н. П.Я. Грабарником, которым мы выражаем свою глубокую признательность. Благодарим руководство Приокско-Тerrasного государственного природного биосферного заповедника за предоставленную возможность проведения полевых исследований на территории заповедника. Химико-аналитические данные, использованные в работе, получены в разные годы в ЦКП ИФХиБПП РАН (ФИЦ ПНЦБИ РАН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджета углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. № 123030300031-6).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X23600439>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобрик А.А., Гончарова О.Ю., Матышак Г.В., Рыжова И.М., Макаров М.И., Тимофеева М.В. Распределение компонентов углеродного цикла почв лесных экосистем северной, средней и южной тайги Западной Сибири // Почвоведение. 2020. № 11. С. 1328–1340. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20110052>
2. Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Земсков Ф.И., Демидова А.Н., Бойко Г.А., Раппопорт А.В., Вартанов А.Н., Жилин Н.И., Госсе Д.Д., Демин В.В. Типология лесных подстилок некоторых типов насаждений Ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова (Ленинские Горы) // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2019. № 2. С. 3–15.
3. Булыгина О.Н., Веселов В.М., Разуваев В.Н., Александрова Т.М. Описание массива срочных данных об основных метеорологических параметрах на станциях России. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014620549. <http://meteo.ru/data/163-basic-parameters#описание-массива-данных> (дата обращения 06.09.2022).
4. Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом // Почвоведение. 2002. № 4. С. 443–452.
5. Гитарский М.Л., Замолодчиков Д.Г., Мухин В.А., Дьярова Д.К., Грабар В.А., Карелин Д.В., Иващенко А.И., Марунин А.С. Сезонная изменчивость эмиссии диоксида углерода при разложении елового валежа южной тайги Валдая // Лесоведение. 2020. № 3. С. 239–249. <https://doi.org/10.31857/S0024114820030055>
6. Гончарова О.Ю., Матышак Г.В., Бобрик А.А., Удовенко М.М., Сефилян А.Р. Методические подходы к полевому определению вклада корневого и микробного дыхания в эмиссию CO₂ почвами криотозоны // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2018. № 1. С. 46–51.
7. Грозовская И.С., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В., Романов М.С., Глухова Е.М. Биомасса напочвенного покрова в еловых лесах Костромской области // Лесоведение. 2015. № 1. С. 63–76.
8. Евдокимов И.В., Ларионова А.А., Шмитт М., Лопес де Гереню В.О., Бан М. Определение вклада дыхания корней растений в эмиссию CO₂ из почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2010. № 3. С. 349–355.
9. Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Гитарский М.Л., Блинов В.Г. Мониторинг потоков парниковых газов в природных экосистемах. Саратов: Амирит, 2017. 279 с.
10. Иванов И.В., Шадриков И.Г. Коэволюция почв и растительного покрова в южной тайге (на примере Приокско-Тerrasного заповедника) // Почвоведение. 2010. № 11. С. 1326–1333.
11. Кадулин М.С., Копчик Г.Н. Изменения потока диоксида углерода из почв лесных экосистем под воздействием техногенного загрязнения в Кольской Субарктике // Почвоведение. 2021. № 10. С. 1281–1292. <https://doi.org/10.31857/S0032180X21100075>
12. Карелин Д.В., Азовский А.И., Каманяев А.С., Замолодчиков Д.Г. Значение пространственного и временного масштаба при анализе факторов эмиссии CO₂ из почвы в лесах Валдайской возвышенности // Лесоведение. 2019. № 1. С. 29–37. <https://doi.org/10.1134/S0024114819010078>
13. Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г., Исаев А.С. Малоизвестные импульсные составляющие почвенной эмиссии диоксида углерода в таежных лесах // Доклады АН. 2017. Т. 475. № 4. С. 473–476. <https://doi.org/10.7868/S0869565217220248>
14. Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г., Каганов В.В., Почикалов А.В., Гитарский М.Л. Микробная и корневая составляющие дыхания дерново-подзолистых почв южной тайги // Лесоведение. 2017. № 3. С. 183–193.
15. Карелин Д.В., Почикалов А.В., Замолодчиков Д.Г. Эффект усиления эмиссии CO₂ в окнах распада лесов Валдая // Известия РАН. Сер. географическая. 2017. № 2. С. 60–68.
16. Карелин Д.В., Почикалов А.В., Замолодчиков Д.Г., Гитарский М.Л. Факторы пространственно-временной неоднородности потоков CO₂ из почв юж-

- но-таежного ельника на Валдае // Лесоведение. 2014. № 4. С. 56–66.
17. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
18. Классификация и диагностика почв. М.: Колос, 1977. 225 с.
19. *Копцик Г.Н., Куприянова Ю.В., Кадулин М.С.* Пространственная изменчивость эмиссии диоксида углерода почвами в основных типах лесных экосистем Звенигородской биостанции МГУ // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2018. № 2. С. 40–47.
20. *Кузнецов М.А.* Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запас подстилки в среднетаежном чернично-сфагновом ельнике // Лесоведение. 2010. № 6. С. 54–60.
21. *Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Аблеева В.А., Быховец С.С.* Климат южного Подмосковья: современные тренды и оценка экстремальности // Фундаментальная и прикладная климатология. 2017. № 4. С. 62–78. <https://doi.org/10.21513/2410-8758-2017-4-66-82>
22. *Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Кудяров В.Н.* Эмиссия CO₂ из почв различных экосистем южнотаежной зоны: анализ данных непрерывных 12-летних круглогодичных наблюдений // Доклады АН. 2011. Т. 436. № 6. С. 843–846.
23. *Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Петров А.С., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Аблеева В.А., Кудяров В.Н.* Влияние наблюдаемых климатических изменений и экстремальных погодных явлений на эмиссионную составляющую углеродного цикла в различных экосистемах южно-таежной зоны // Доклады АН. 2011. Т. 441. № 6. С. 845–849.
24. *Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Хорошаев Д.А., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Жмурин В.А., Кудяров В.Н.* Анализ многолетней динамики дыхания почв в лесном и луговом ценозах Приокско-Террасного биосферного заповедника в свете современных климатических трендов // Почвоведение. 2020. № 10. С. 1220–1236. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20100111>
25. *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.
26. *Ларионова А.А., Квиткина А.К., Быховец С.С., Лопес-де-Гереню В.О., Колягин Ю.Г., Каганов В.В.* Влияние азота на минерализацию и гумификацию лесных опадов в модельном эксперименте // Лесоведение. 2017. № 2. С. 128–139.
27. *Мальцева А.Н., Пинский Д.Л.* Механизмы стабилизации продуктов разложения растительных остатков денситметрическими фракциями суглинка // Почвоведение. 2020. № 10. С. 1206–1219. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20100123>
28. *Масягина О.В., Прокушкин С.Г., Абаимов А.П., Мори Ш., Койке Т.* Эмиссия CO₂ с поверхности напочвенного покрова в лиственничниках центральной Эвенкии // Лесоведение. 2005. № 6. С. 19–29.
29. *Надпорожская М.А.* Моделирование трансформации органического вещества растительных остатков в почве. Автореф. дис. ... канд. с-х. наук. СПб., 2000.
30. *Неведров Н.П., Саржанов Д.А., Проценко Е.П., Васенев И.И.* Пространственно-временная изменчивость эмиссии CO₂ из альфегумусовых песчаных почв лесостепной зоны на примере г. Курска // Почвоведение. 2022. № 11. С. 1366–1377. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22110090>
31. *Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Артемкина Н.А.* Влияние ели на кислотность и содержание элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных // Почвоведение. 2016. № 11. С. 1355–1367. <https://doi.org/10.7868/S0032180X16110071>
32. *Осинов А.Ф.* Влияние межгодовых различий метеорологических характеристик вегетационного периода на эмиссию CO₂ с поверхности почвы среднетаежного сосняка бруснично-лишайникового (Республика Коми) // Почвоведение. 2018. № 12. С. 1455–1463. <https://doi.org/10.1134/S0032180X18120080>
33. *Осинов А.Ф.* Запасы и потоки органического углерода в экосистеме спелого сосняка черничного средней тайги // Сибирский лесной журнал. 2017. № 2. С. 70–80. <https://doi.org/10.15372/SJFS20170208>
34. *Пинский Д.Л., Мальцева А.Н., Золотарева Б.Н., Дмитриева Е.Д.* Кинетика трансформации растительных остатков кукурузы и клевера в минеральных субстратах различного состава // Почвоведение. 2017. № 6. С. 690–697. <https://doi.org/10.7868/80032180X17060090>
35. *Почикалов А.В., Карелин Д.В.* Окологодичные наблюдения за разложением опада тундровых растений через потерю массы и эмиссию CO₂: роль биотических и абиотических факторов, сезонов года, биотопа и пространственно-временного масштаба // Журн. общей биологии. 2014. Т. 75. № 3. С. 163–181.
36. *Припутина И.В., Быховец С.С., Фролов П.В., Чертов О.Г., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Сапронов Д.В., Мякшина Т.Н.* Применение математических моделей ROMUL и Romul_Num для оценки эмиссии CO₂ и динамики органического вещества в серой лесной почве под лиственным лесом в южном Подмосковье // Почвоведение. 2020. № 10. С. 1262–1275. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20100159>
37. *Припутина И.В., Фролова Г.Г., Шанин В.Н., Мякшина Т.Н., Грабарник П.Я.* Распределение органического вещества и азота в дерново-подбурях Приокско-Террасного заповедника и его связь со структурой лесных фитоценозов // Почвоведение. 2020. № 8. С. 921–933. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20080122>
38. *Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М.* Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1959. 284 с.
39. *Рыжова И.М., Телеснина В.М., Ситникова А.А.* Динамика свойств почв и структуры запасов углерода

- в постагрогенных экосистемах в процессе естественного лесовосстановления // Почвоведение. 2020. № 2. С. 230–243.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X20020100>
40. Сафонов С.С., Карелин Д.В., Грабар В.А., Латышев Б.А., Грабовский В.И., Уварова Н.Е., Замолотчиков Д.Г., Коротков В.Н., Гитарский М.Л. Эмиссия углерода от разложения валежа в южнотаежном ельнике // Лесоведение. 2012. № 5. С. 44–49.
 41. Семенов В.М., Иванникова Л.А., Тулина А.С. Стабилизация органического вещества в почве // Агрехимия. 2009. № 10. С. 77–96.
 42. Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И. Использование особенностей структурно-функциональной организации подстилок для оценки интенсивности круговорота в городских насаждениях (на примере Москвы) // Почвоведение. 2021. № 5. С. 592–605.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X21050178>
 43. Сморгалов И.А. Изменчивость дыхания почвы: оценка вклада пространства и времени с помощью алгоритма Random Forest // Экология. 2022. № 4. С. 299–311.
<https://doi.org/10.31857/S0367059722040059>
 44. Сморгалов И.А., Воробейчик Е.Л. Влияние условий крупного промышленного города на почвенное дыхание лесных экосистем // Почвоведение. 2015. № 1. С. 118–126.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X15010141>
 45. Тихонова Е.Н., Менько Е.В., Уланова Р.В., Ли Х., Кравченко И.К. Влияние температуры на таксономическую структуру бактериальных сообществ почв при разложении лесного опада // Микробиология. 2019. Т. 88. № 6. С. 744–748.
 46. Трефилова О.В. Интенсивность гетеротрофного дыхания в сосняках средней тайги // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 4–5. С. 467–473.
 47. Труды Приокско-Террасного заповедника. Вып. 2. Смирнов П.А. Флора Приокско-Террасного государственного заповедника. М., 1958. 247 с.
 48. Шанин В.Н., Фролов П.В., Коротков В.Н. Всегда ли искусственное лесовосстановление может быть лесоклиматическим проектом // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 2. Р. 106.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-106>
 49. Шанин В.Н., Фролов П.В., Припутина И.В., Чертов О.Г., Быховец С.С., Зубкова Е.В., Портнов А.М., Фролова Г.Г., Стаменов М.Н., Грабарник П.Я. Моделирование динамики лесных экосистем с учетом их структурной неоднородности на разных функциональных и пространственных уровнях // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 3.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-112>
 50. Abramoff R.Z., Davidson E.A., Finzi A.C. A parsimonious modular approach to building a mechanistic below-ground carbon and nitrogen model // J. Geophys. Res. Biogeosci. 2017. V. 122. P. 2418–2434.
<https://doi.org/10.1002/2017jg003796>
 51. Ahlikoski A., Rätö J., Juutinen A., Shanin V., Mäkipää R. Continuous Cover Forestry and Cost of Carbon Abatement on Mineral Soils and Peatlands // Front. Environ. Sci. 2022. V. 10.
<https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.837878>
 52. Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands // Soil Biol. Biochem. 2000. V. 32. P. 1625–1635.
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00077-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00077-8)
 53. Cameron D.R., Van Oijen M., Werner C., Butterbach-Bahl K., Grote R., Haas E., Heuvelink G.B.M., Kiese R., Kros J., Kuhnert M., Leip A., Reinds G.J., Reuter H.I., Schelhaas M.J., De Vries W., Yeluripati J. Environmental change impacts on the C- and N-cycle of European forests: a model comparison study // Biogeosciences. 2013. V. 10. P. 1751–1773.
<https://doi.org/10.5194/bg-10-1751-2013>
 54. Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling // Ecol Modell. 2001. V. 138. P. 289–308.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00409-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00409-9)
 55. Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E., Shashkov M. Romul_Hum – A model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity // Ecol Modell. 2017. V. 345. P. 125–139.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.10.024>
 56. Didion M., Frey B., Rogiers N., Thürig E. Validating tree litter decomposition in the Yasso07 carbon model // Ecol Modell. 2014. V. 291. P. 58–68.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.07.028>
 57. Dijkstra J.P.M., Reinds G.J., Kros H., Berg B., de Vries W. Modelling soil carbon sequestration of intensively monitored forest plots in Europe by three different approaches // For. Ecol. Manage. 2009. V. 258. P. 1780–1793.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.09.011>
 58. Dimassi B., Guenet B., Saby N.P.A., Munoz F., Bardy M., Millet F., Martin M.P. The impacts of CENTURY model initialization scenarios on soil organic carbon dynamics simulation in French long-term experiments // Geoderma. 2018. V. 311. P. 25–36.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.09.038>
 59. Ding Y., Leppälammä-Kujansuu J., Helmisaari H.-S. Fine root longevity and below- and aboveground litter production in a boreal *Betula pendula* forest // For. Ecol. Manage. 2019. V. 431. P. 17–25.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.039>
 60. Ettema C.H., Wardle D.A. Spatial soil ecology // Trends Ecology Evolution. 2002. V. 17. P. 177–183.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02496-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02496-5)
 61. Falloon P.D., Smith P. Modelling refractory soil organic matter // Biol. Fert. Soils. 2000. V. 30. P. 388–398.
<https://doi.org/10.1007/s003740050019>
 62. Falloon P., Smith P., Coleman K., Marshall S. Estimating the size of the inert organic matter pool from total soil organic carbon content for use in the Rothamsted carbon model // Soil Biol. Biochem. 1998. V. 30. P. 1207–1211.
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00256-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00256-3)
 63. Franko U., Kuka K., Romanenko I.A., Romanenkov V.A. Validation of the CANDY model with Russian long-

- term experiments // *Reg Environ Change*. 2007. V. 7. P. 79–91.
<https://doi.org/10.1007/s10113-007-0027-3>
64. *Gordon W.S., Jackson R.B.* Nutrient concentrations in fine roots // *Ecology*. 2000. V. 81. P. 275–280.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0275:NCIFR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0275:NCIFR]2.0.CO;2)
65. *Grüneberg E., Ziche D., Wellbrock N.* Organic carbon stocks and sequestration rates of forest soils in Germany // *Glob Chang Biol*. 2014. V. 20. P. 2644–2662.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12558>
66. *He L., Lipson D.A., Mazza Rodrigues J.L., Mayes M., Björk R.G., Glaser B., Xu X.* Dynamics of Fungal and Bacterial Biomass Carbon in Natural Ecosystems: Site-level Applications of the CLM-Microbe Model // *J. Adv. Model. Earth Syst*. 2020.
<https://doi.org/10.1029/2020ms002283>
67. *Heinemeyer A., Hartley I.P., Carreira de la Fuente J.A., Ineson P.* Forest soil CO₂ flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas // *Glob Chang Biol*. 2007. V. 13. P. 1786–1797.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01383.x>
68. *Herbst M., Welp G., Macdonald A., Jate M., Hädicke A., Scherer H., Gaiser T., Herrmann F., Amelung W., Vandenborgh J.* Correspondence of measured soil carbon fractions and RothC pools for equilibrium and non-equilibrium states // *Geoderma*. 2018. V. 314. P. 37–46.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.10.047>
69. *Jochheim H., Wirth S., Gartiser V., Paulus S., Haas C., Gerke H.H., Maier M.* Dynamics of soil CO₂ efflux and vertical CO₂ production in a European Beech and a Scots Pine forest // *Front. for. glob. change*. 2022. V. 5. P. 826298.
<https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.826298>
70. *Komarov A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., Bykhovets S., Zudina E., Zubkova E.* EF1-MOD 2 – A model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // *Ecol Modell*. 2003. V. 170. P. 373–392.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00240-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00240-0)
71. *Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E.* Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // *Ecol Modell*. 2017. V. 345. P. 113–124.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.08.007>
72. *Kuka K., Franko U., Rühlmann J.* Modelling the impact of pore space distribution on carbon turnover // *Ecol Modell*. 2007. V. 208. P. 295–306.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.06.002>
73. *Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Khoroshaev D., Myakshina T., Sapronov D., Zhmurin V.* Temperature sensitivity of soil respiration in two temperate forest ecosystems: The synthesis of a 24-year continuous observation // *Forests*. 2022. V. 13. 1374.
<https://doi.org/10.3390/f13091374>
74. *Lasch-Born P., Suckow F., Reyer C. P. O., Gutsch M., Kollas C., Badeck F.-W., Bugmann H. K. M., Grote R., Fürstenau F., Lindner M., Schaber J.* Description and evaluation of the process-based forest model 4C v2.2 at four European forest sites // *Geoscientific Model Development*. 2020. V. 13. P. 5311–5343.
<https://doi.org/10.5194/gmd-13-5311-2020>
75. *Law B.E., Ryan M.G., Anthoni P.M.* Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem // *Glob Chang Biol*. 1999. V. 5. P. 169–182.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1999.00214.x>
76. *Liu Y., He N., Wen X., Xu L., Sun X., Yu G., Liang L., Schipper L.A.* The optimum temperature of soil microbial respiration: Patterns and controls // *Soil Biol. Biochem*. 2018. V. 121. P. 35–42.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.019>
77. *Manzoni S., Čapek P., Porada P., Thurner M., Winterdahl M., Beer C., Brüchert V., Frouz J., Herrmann A.M., Lindahl B.D., Lyon S.W., Šantrůčková H., Vico G., Way D.* Reviews and syntheses: Carbon use efficiency from organisms to ecosystems – definitions, theories, and empirical evidence // *Biogeosciences*. V. 15. P. 5929–5949, 2018.
<https://doi.org/10.5194/bg-15-5929-2018>
78. *Mason-Jones K., Vrethen P., Koper K., Wang J., Van der Putten W.P., Veen G.F.* Short-term temperature history affects mineralization of fresh litter and extant soil organic matter, irrespective of agricultural management // *Soil Biol. Biochem*. 2020. V. 150. 10895.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107985>
79. *Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Phillips O.L. et al.* A large and persistent carbon sink in the world's forests // *Science*. 2011. V. 333. P. 988–993.
<https://doi.org/10.1126/science.1201609>
80. *Perveen N., Barot S., Alvarez G., Klumpp K., Martin R., Rapaport A., Herfurth D., Louault F., Fontaine S.* Priming effect and microbial diversity in ecosystem functioning and response to global change: a modeling approach using the SYMPHONY model // *Glob Chang Biol*. 2014. V. 20. P. 1174–1190.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12493>
81. *Qin Q., Wang H., Lei X., Li X., Xie Y., Zheng Y.* Spatial variability in the amount of forest litter at the local scale in northeastern China: Kriging and cokriging approaches to interpolation // *Ecol. Evol*. 2019. V. 10. P. 778–790.
<https://doi.org/10.1002/ece3.5934>
82. *Rühlmann J.* A new approach to estimating the pool of stable organic matter in soil using data from long-term field experiments // *Plant Soil*. 1999. V. 213. P. 149–160.
<https://doi.org/10.1023/A:1004552016182>
83. *Sievänen R., Salminen O., Lehtonen A., Ojanen P., Liski J., Ruosteenoja K., Tuomi M.* Carbon stock changes of forest land in Finland under different levels of wood use and climate change // *Ann. For. Sci*. 2013. V. 71. P. 255–265.
<https://doi.org/10.1007/s13595-013-0295-7>
84. *Shanin V., Chertov O.* Simulating the effect of forest fires, cuttings, and increased nitrogen deposition on dynamics of key forest ecosystem properties and processes in Russian North-West // *Eur. J. Forest Res*. 2020. V. 139. P. 665–683.
<https://doi.org/10.1007/s10342-020-01277-5>
85. *Shanin V., Juutinen A., Ahtikoski A., Frolov P., Chertov O., Rämö J., Lehtonen A., Laiho R., Mäkiranta P., Nieminen M., Laurén A., Sarkkola S., Penttilä T., Tupek B., Mäkipää R.* Simulation modelling of greenhouse gas

- balance in continuous-cover forestry of Norway spruce stands on nutrient-rich drained peatlands // *For. Ecol. Manage.* 2021. V. 496. P. 119479.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119479>
86. *Shorohova E., Kapitsa E.* Stand and landscape scale variability in the amount and diversity of coarse woody debris in primeval European boreal forests // *For. Ecol. Manage.* 2015. V. 356. P. 273–284.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.07.005>
87. *Stevens A., van Wesemael B.* Soil organic carbon dynamics at the regional scale as influenced by land use history: a case study in forest soils from southern Belgium // *Soil Use Manag.* 2008. V. 24. P. 69–79.
<https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2007.00135.x>
88. *Valentini R., Matteucci G., Dolman A.J., Schulze E.-D., Rebmann C., Moors E.J., Granier A., Gross P. et al.* Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests // *Nature.* 2000. V. 404. P. 861–865.
<https://doi.org/10.1038/35009084>
89. *Van Hees P.A.W., Jones D.L., Finlay R., Godbold D.L., Lundström U.S.* The carbon we do not see—the impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils: a review // *Soil Biol. Biochem.* 2005. V. 37. P. 1–13.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.06.010>
90. *Xu M., Qi Y.* Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California // *Glob Chang Biol.* 2001. V. 7. P. 667–677.
<https://doi.org/10.1046/j.1354-1013.2001.00435.x>
91. *Zhou X., Peng C., Dang Q.-L., Sun J., Wu H., Hua D.* Simulating carbon exchange in Canadian boreal forests. I. Model structure, validation, and sensitivity analysis // *Ecol Modell.* 2008. V. 219. P. 287–299.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.07.011>

Simulation Modeling of Forest Soil Respiration on the Example of Entic Carbic Podzol of Coniferous-Broad-Leaved Forest in the South of Moscow Region

I. V. Priputina¹*, P. V. Frolov¹, V. N. Shanin^{1, 2}, S. S. Bykhovets¹, I. N. Kurganova¹, V. O. Lopes de Gerenyu¹, D. V. Sapronov¹, E. V. Zubkova¹, T. N. Mjakshina¹, and D. A. Khoroshaev¹

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

²*Center for Forest Ecology and Productivity, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia*

*e-mail: priputina@pbcras.ru

The paper considers the results of calculations of the heterotrophic (HR) and total soil respiration for Entic Carbic Podzol under a coniferous-broad-leaved forest in the South of the Moscow region (54.89° N, 37.56° E), performed using the soil model Romul_Hum and a new version of the system of models EFIMOD3. The results of soil respiration modeling had a good correlation with the field measurement data. The Romul_Hum model simulates better the intensity of HR of the studied soil in wet than in dry years when it lightly overestimates the HR values. In the spatially detailed modeling of heterotrophic and root respiration using the EFIMOD3, the variability of carbon pools and fluxes associated with the distribution of the litterfall and hydrothermal conditions under the forest canopy was taken into account. The data obtained show that the intensity of HR at the beginning and middle of the growing season differs by about a factor of two, and HR values between different parts of the simulation site at the same time differ by more than 3.5 times. Spatial and temporal variability of the soil respiration affects the accuracy of estimates of C stocks in forest ecosystems. The used models are effective tools to analyze changes in soil carbon stocks, soil respiration, and carbon sink estimation in forest ecosystems, including tasks of forest management.

Keywords: heterotrophic respiration, spatiotemporal variability, Entic Carbic Podzol, plant community structure, spatially explicit modeling, EFIMOD3, Romul_Hum