

УДК 630*187:582.475:551.584.4

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

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

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

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

Поступила в редакцию 09.06.2020 г.

После доработки 20.11.2020 г.

Принята к публикации 26.11.2020 г.

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

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

DOI: 10.31857/S0367059721030100

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

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

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

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

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

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

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

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

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

поверхности земли в период максимального облиствления, соответствовал 1.5.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

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

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

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

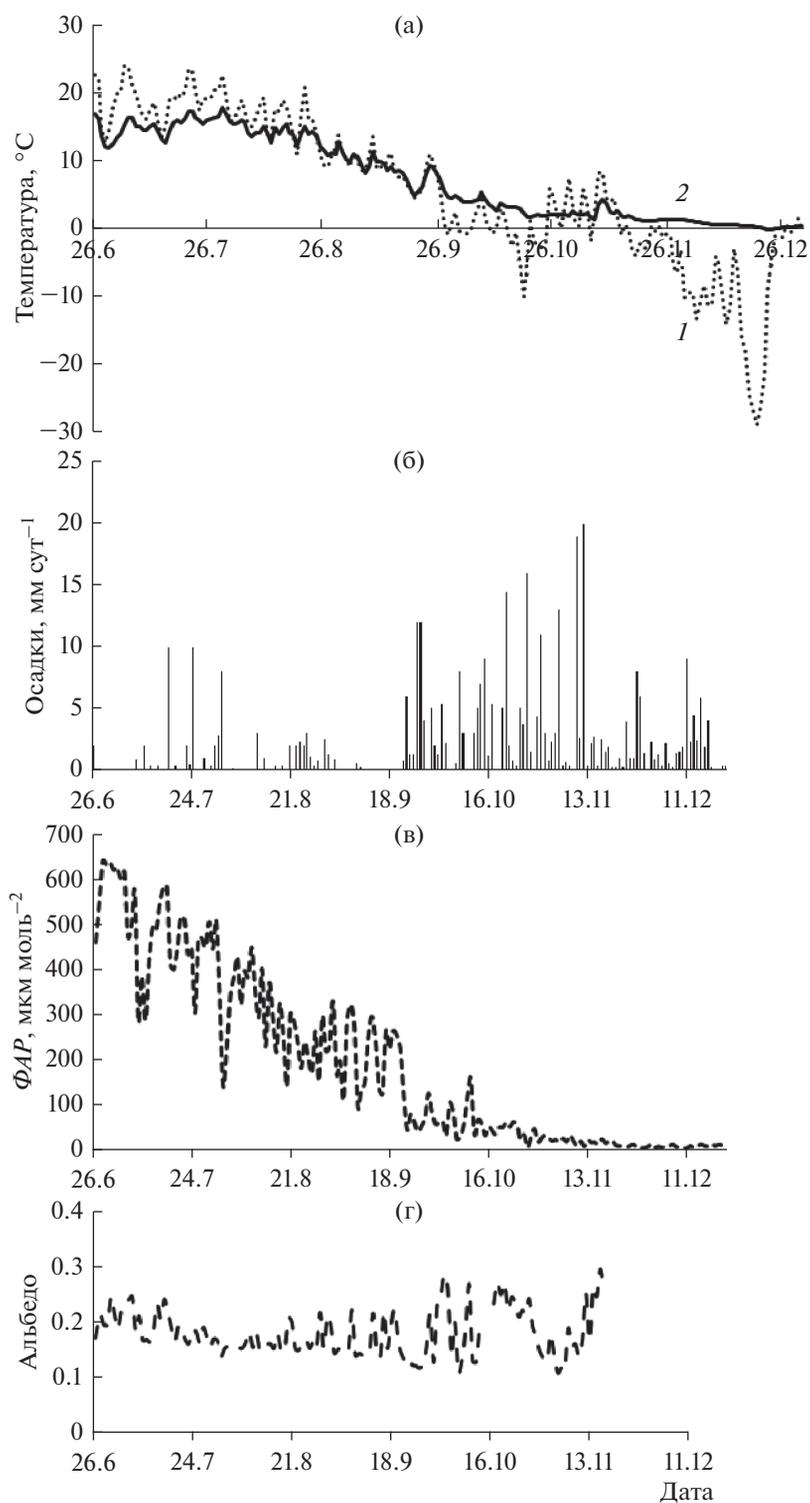


Рис. 1. Сезонный ход среднесуточных значений T_a (а, 1), T_p (а, 2), суммы осадков (б), ΦAP (в), альbedo (г), ДУВП (д) на высоте 22 м и OB почвы (е) на глубине 20 см в сосняке бруснично-лишайниковом.

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

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

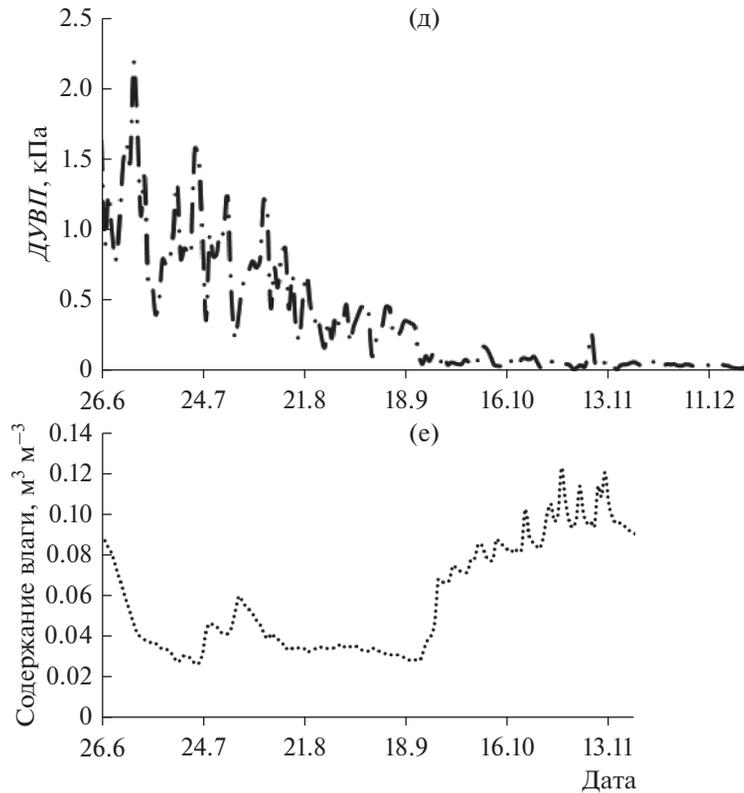


Рис. 1. Окончание.

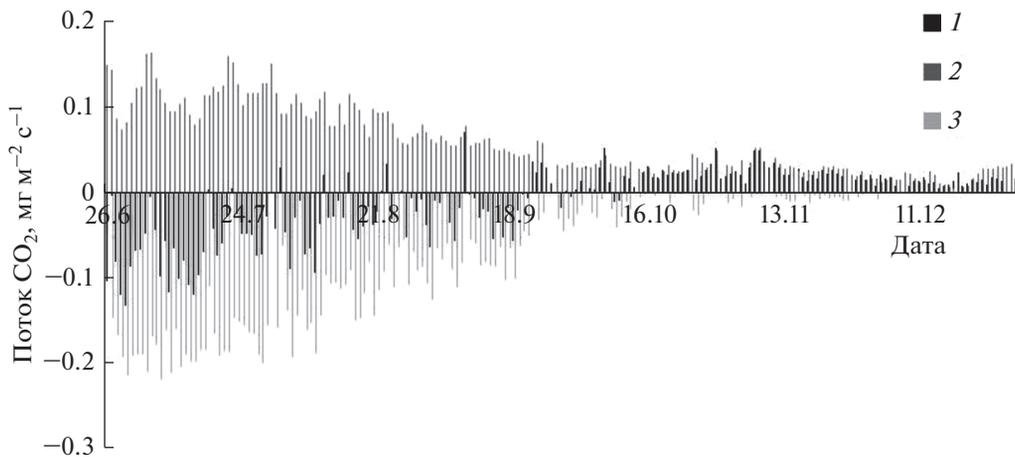


Рис. 2. Сезонный ход среднесуточных значений потоков NEE (1), R_{eco} (2) и P_{gross} (3) в экосистеме соснового леса в период наблюдений.

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

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

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

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

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

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

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

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

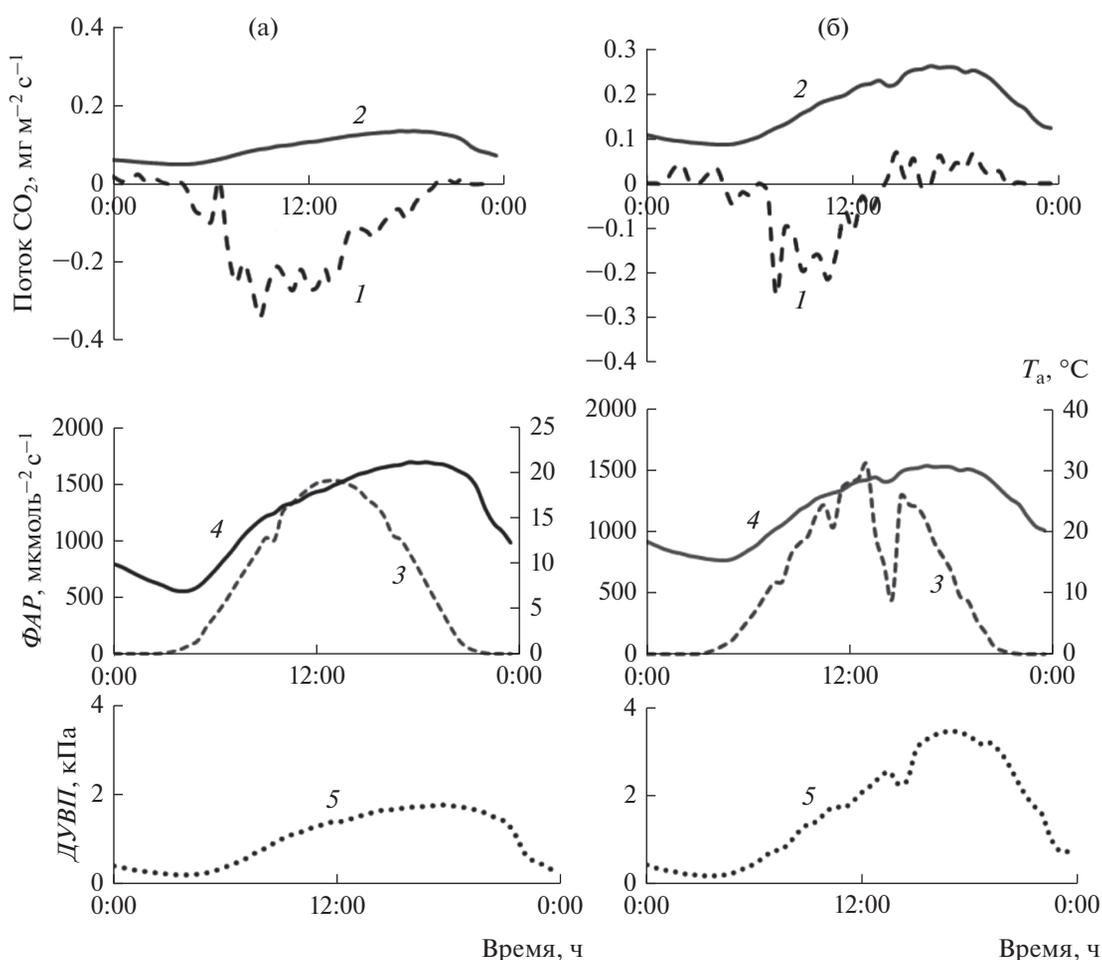


Рис. 3. Суточный ход NEE (1) и R_{eco} (2) в сосновом насаждении в малооблачную погоду при разном сочетании ΦAP (3), T_a (4) и $ДУВП$ (5): а – 15.07.2013; б – 21.07.2013.

коррелировали температура почвы и дефицит влажности воздуха.

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

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

Скорость обмена выражали в $mg\ CO_2\ m^{-2}\ c^{-1}$. Верификация модели gross-фотосинтеза показала удовлетворительный результат сходимости с данными, полученными в июне–сентябре (рис. 5). Найденное уравнение использовали для оценки мгновенных величин P_{gross} в годовичном цикле. Мгновенные значения R_{eco} рассчитывали по уравнению (2), а NEE – по уравнению (1).

В соответствии с модельными данными gross-фотосинтез в сосновом насаждении весной начался в апреле при отрицательных температурах воздуха. В этот период скорость P_{gross} в среднем за сутки не превышала $-200\ mg\ CO_2\ m^{-2}\ c^{-1}$, в мае увеличилась в два раза, достигнув максимума в июле (рис. 6). Среднесуточные значения NEE в середине апреля составляли около $-50\ mg\ CO_2\ m^{-2}\ c^{-1}$, повышались в мае и в первой половине июня достигали $-240\ mg\ CO_2\ m^{-2}\ c^{-1}$. В последующем постепенное снижение NEE сопровождалось усилением экосистемного дыхания. В соответствии с моделью фотосинтетический сток углерода прекратился в октябре при отрицательных температурах воздуха, что соответствовало результатам инструментальных измерений обмена CO₂. Однако gross-фотосинтез отмечен в ноябре при положительных среднесуточных температурах. В целом за год суммарный P_{gross} соснового насаждения составил $-1222\ g\ CO_2\ m^{-2}\ год^{-1}$, R_{eco} и NEE – 913 и $-309\ g\ CO_2\ m^{-2}\ год^{-1}$ соответственно (рис. 7).

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

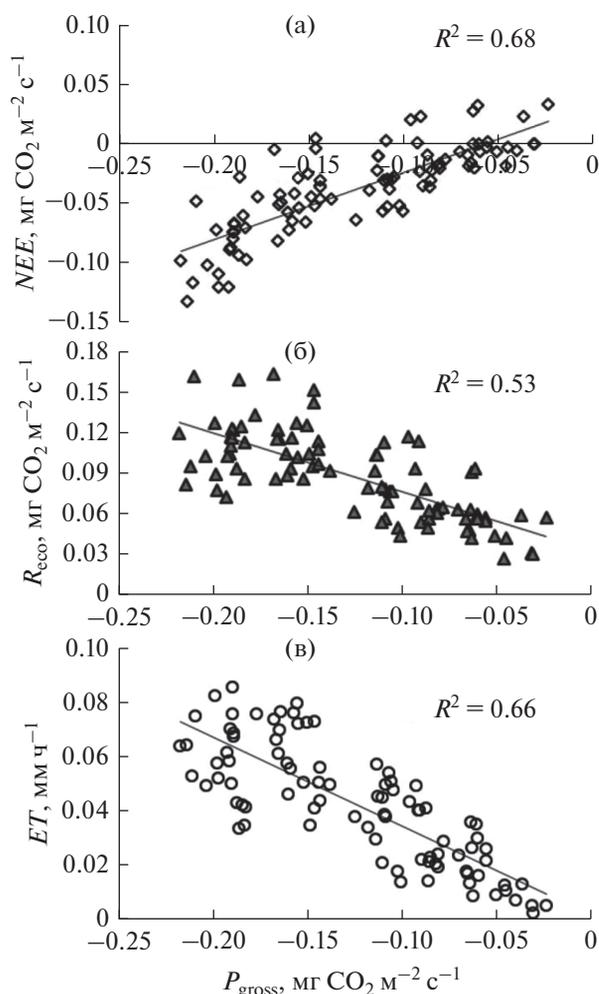


Рис. 4. Зависимость среднесуточных значений NEE (а), R_{eco} (б) и ET (в) от gross-фотосинтеза в сосняке бруснично-лишайниковом в июне–сентябре 2013 г.

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

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

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

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

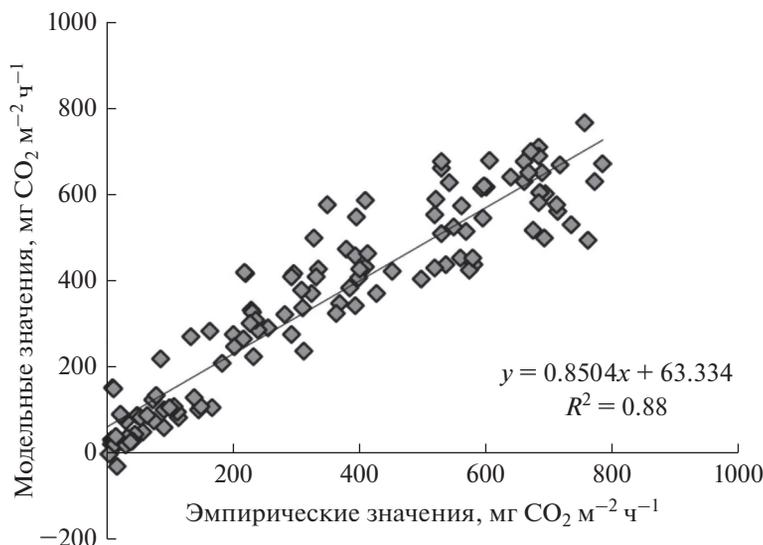


Рис. 5. Корреляция модельных и эмпирических среднесуточных значений gross-фотосинтеза ($-P_{\text{gross}}$) в сосняке бруснично-лишайниковом в июне–сентябре 2013 г.

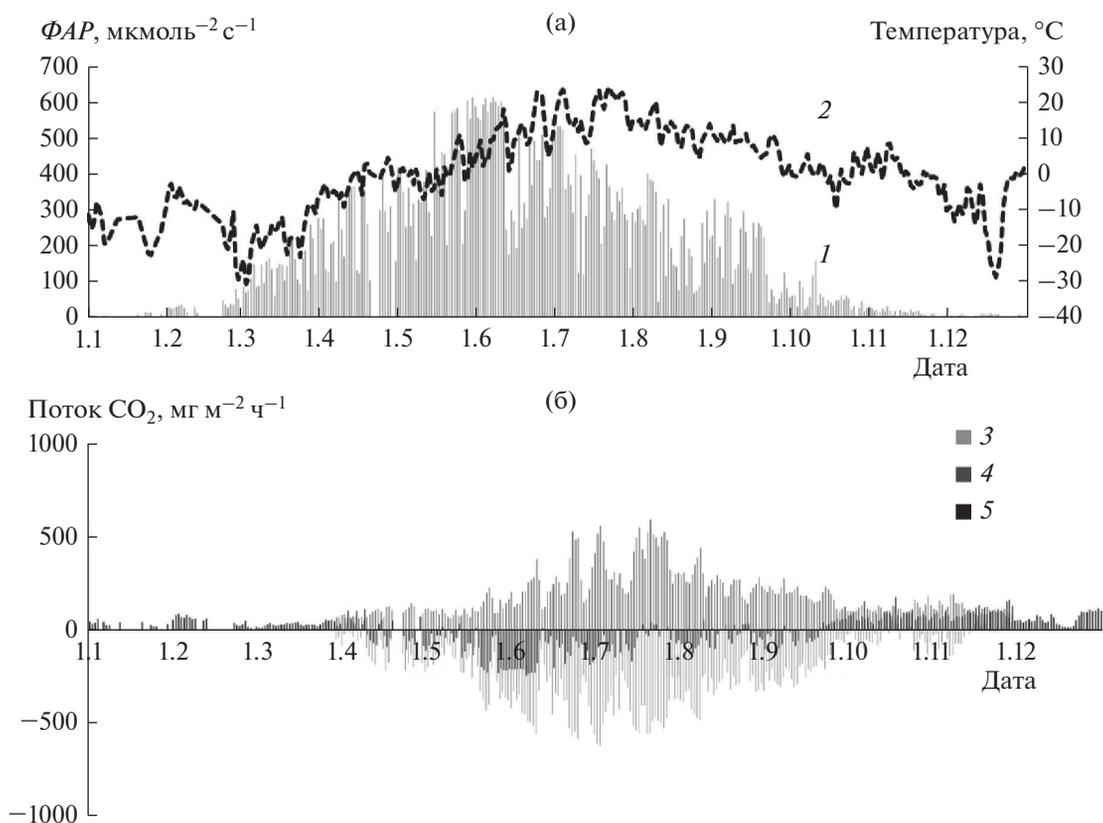


Рис. 6. Годовой цикл ΦAP (а, 1), T_a (а, 2) и модельных значений P_{gross} (б, 3) R_{eco} (б, 4), NEE (б, 5) в сосновом насаждении в 2013 г.

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

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

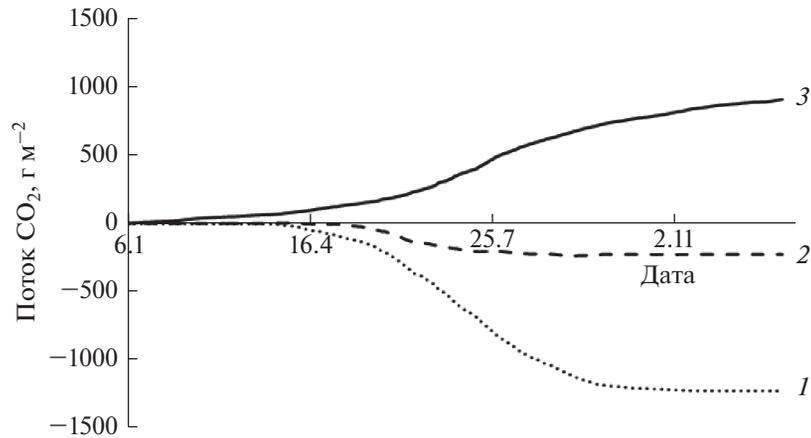


Рис. 7. Кумулятивные значения P_{gross} (1), NEE (2) и R_{eco} (3) в сосняке бруснично-лишайниковом в 2013 г.

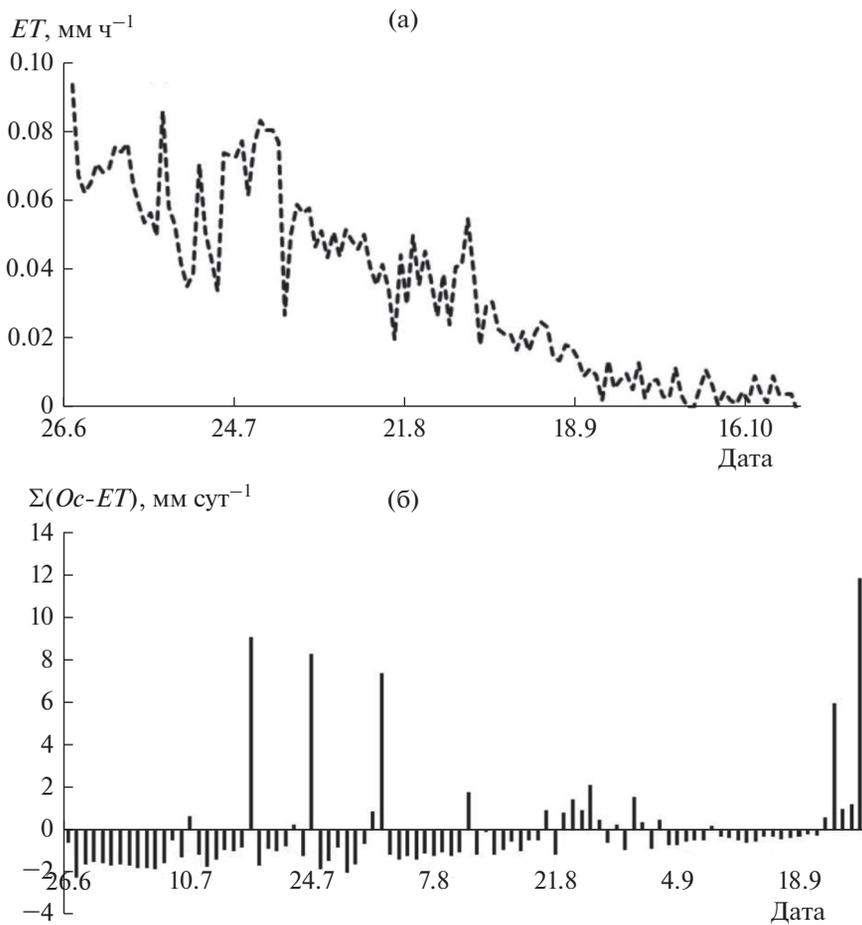


Рис. 8. Сезонный ход среднесуточных значений эвапотранспирации (а) и баланса влаги $\Sigma(Oc-ET)$ (б) над пологом соснового леса в летне-осенний период 2013 г.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение метода микровихревых пульсаций и эмпирических моделей позволило определить годовой цикл вертикальных потоков CO_2 и эвапотранспирации над пологом соснового насаждения. Результаты проведенных исследований согласуются с мнением других авторов о влиянии наземных экосистем на суточные и сезонные колебания концентрации газов в приземном слое атмосферы. Сосняк бруснично-лишайниковый восточно-европейской средней тайги характеризовался невысокой скоростью экосистемного обмена диоксида углерода и эвапотранспирации. Согласно модельной оценке, суммарный гросс-фотосинтез и нетто-обмен CO_2 составили соответственно -1222 и -309 г CO_2 м^{-2} год^{-1} , что соответствует -407 и -103 г С м^{-2} год^{-1} . Выявлена тесная зависимость между нетто-обменом CO_2 и гросс-фотосинтезом в теплый период года. Максимальные значения эвапотранспирации отмечены в июне–июле: эффективность использования воды на фотосинтез составила $2\text{--}3$ г С кг^{-1} H_2O . Различия скорости вертикальных потоков CO_2 и эвапотранспирации между еловым и сосновым насаждениями восточно-европейской средней тайги подтверждает гипотезу о влиянии структурной организации лесного покрова на энерго-массообмен в приземном слое атмосферы.

Работа подготовлена в рамках государственного задания Института биологии Коми научного центра УрО РАН по теме “Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на Европейском Северо-Востоке России” (АААА-А17-117122090014-8).

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2014. 58 с.
2. *Lapenis A., Shvidenko A., Shepaschenko D.* et al. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 2090–2102.
3. *Fernández-Martínez M., Sardans J., Chevallier J.* et al. Global trends in carbon sinks and their relationships with CO_2 and temperature // *Nature Climate Change*. 2019. V. 9. P. 73–79. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0367-7>
4. *Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T.* et al. Boreal forest health and global change // *Science*. 2015. V. 349. P. 819–822.
5. *Alekseychik P., Lappalainen H., Petäjä T.* et al. Ground-based station network in Arctic and Subarctic Eurasia:

- an overview // *Geography. Environment. Sustainability*. 2016. V. 9. № 2. P. 75–81. https://doi.org/10.15356/2071-9388_02v09_2016_06
6. *Low B.E., Falge E., Gu L.* et al. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation // *Agriculture and Forest Meteorology*. 2002. V. 113. P. 97–120.
 7. *Brunner Ch., Black T., Jassal R.* et al. How climate and vegetation type influence evapotranspiration and water use efficiency in Canadian forest, peatland and grassland ecosystems // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2012. V. 153. P. 14–30. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.04.008>
 8. *Замолодчиков Д.Г., Гутарский М.Л., Шилкин А.В.* и др. Мониторинг циклов диоксида углерода и водяного пара на полигоне “Лог таёжный” (Валдайский национальный парк) // *Фундаментальная и прикладная климатология*. 2017. Т. 1. С. 54–68.
 9. *Zagirova S.V., Mikhailov O.A., Elsakov V.V.* Carbon dioxide and water exchange between spruce forest and atmosphere in spring–summer under different weather conditions // *Contemporary Problems Ecology*. 2019. V. 12. P. 45–58.
 10. *Barr A., Black T., Hogg E.* et al. Climatic controls on the carbon and water balances of a boreal aspen forests, 1994–2003 // *Global Change Biology*. 2007. V. 13. P. 561–576. <https://doi.org/10.1111.j.1365-2486.2006.01220>
 11. *Baldocchi D., Chu H., Reichstein M.* Inter-annual variability of net and gross ecosystem carbon fluxes: A review // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2018. V. 249. P. 520–533. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.05.015>
 12. Углерод в лесных и болотных экосистемах особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2014. 202 с.
 13. *Галенко Э.П.* Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 129 с.
 14. *Сенькина С.Н.* Связь влагообмена с продукцией фитомассы древесного и травяно-кустарничкового ярусов в ельниках черничных средней подзоны тайги // *Растительные ресурсы*. 2014. Т. 50. С. 25–30.
 15. Закономерности полувекковой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. 206 с.
 16. Почвы и почвенный покров Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2013. 328 с.
 17. *Vickers D., Mahrt L.* Quality control and flux sampling problems for tower and aircraft data // *J. of Atmospheric and Oceanic Technology*. 1997. V. 14. P. 512–526.
 18. *Falg E., Baldocchi D., Olson R.* et al. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystems exchange // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2001. V. 107. P. 43–69.
 19. *Greco S., Baldocchi D.* Seasonal variations of CO_2 and water vapor exchange rates over a temperate deciduous forest // *Global Change Biology*. 1996. V. 2. P. 183–197.
 20. *Novakovskiy A.B., Elsakov V.V.* Hydrometeorological database (HMDB) for practical research in ecology //

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