

Обмен диоксида углерода и влаги между ельником и атмосферой в весенне-летний период при разных погодных условиях

С. В. ЗАГИРОВА, О. А. МИХАЙЛОВ, В. В. ЕЛСАКОВ

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: zagirova@ib.komisc.ru*

Статья поступила 20.03.2018

После доработки 26.06.2018

Принята к печати 02.07.2018

АННОТАЦИЯ

Представлены результаты измерений потоков диоксида углерода и влаги над ельником в подзоне средней тайги методом микровихревых пульсаций с апреля по август 2013 и 2016 гг. Весной переход экосистемы елового леса от источника к стоку CO_2 наблюдали при отрицательных среднесуточных температурах воздуха в конце марта – начале апреля, в 2016 г. это произошло на две недели раньше, чем в 2013 г. Максимальные значения экосистемного нетто-обмена CO_2 (NEE) регистрировали в конце июня – начале июля. В 2016 г. отмечено снижение среднесуточных значений NEE при высокой температуре воздуха и малом количестве осадков в начале вегетационного периода, а также более ранний переход ельника от стока к источнику CO_2 в августе. Суммарный нетто-обмен CO_2 между ельником и атмосферой в апреле – августе 2013 г. достигал -327 г С/м^2 , а в 2016 г. -174 г С/м^2 . Суммарная эвапотранспирация елового леса в эти годы составила 239–247 мм/м², а среднее за сезон значение эффективности использования воды на фотосинтез (WUE) соответствовало 2,3–3,3 г С/кг H_2O . Относительное постоянство значений WUE в период вегетации указывает на тесную связь обмена CO_2 и влаги, основных процессов, обеспечивающих продукцию органического вещества в ельнике.

Ключевые слова: еловое насаждение, атмосфера, средняя тайга, нетто-обмен диоксида углерода, гросс-фотосинтез, экосистемное дыхание, эвапотранспирация, метод микровихревых пульсаций.

Более половины площади всех лесов мира занимают бореальные леса, в которых аккумуляровано $1095 \cdot 10^{15}$ углерода, среднее значение стока углерода в них составляет $0,130 \cdot 10^6 \text{ С/га}$ в год [Bradshaw, Warkentin, 2015]. Основным климатическим фактором, регулирующим потоки углерода в экосистемах северных широт, является температура, однако чувствительность лесов к температурным изменениям зависит от локального климата. Так, в темнохвойных и светло-

хвойных лесах европейской части России с повышением глобальной температуры и количества осадков в последние десятилетия увеличивался сток углерода, в то время как в лиственничниках северной тайги на территории Сибири выявлена обратная тенденция, связанная с аридизацией климата [Lapenis et al., 2005]. В связи с этим существует большая неопределенность в оценке последствий изменения глобального климата для бореальных лесов в ближайшем будущем. Согласно

климатическим сценариям, с повышением температуры лесные экосистемы в некоторых регионах могут превратиться в источник углерода уже к концу нынешнего столетия, прежде всего, это ожидается в зоне распространения многолетней мерзлоты [Gauthier et al., 2015]. Снижение баланса углерода в ненарушенных лесах будет связано с усилением скорости деструкции органического вещества почвы и повышением почвенного дыхания [Goulden et al., 1998]. При этом реакция CO_2 газообмена растений лесных фитоценозов на потепление климата может оказаться нейтральной как результат их акклимации [Bronson, Gower, 2010].

Анализ данных многолетних наблюдений в лесах северных широт показал, что реакция обмена CO_2 экосистемы на изменение температуры зависит от сезона года. Повышение температуры весной увеличивало продуктивность растений, а осенью усиливало экосистемное дыхание [Piao et al., 2008]. Тесная связь суммарного gross-фотосинтеза с температурой воздуха весной и в начальный период роста древесных растений установлена в ельниках Канады [Bergeron et al., 2007]. По мнению других авторов, годовой баланс вертикальных потоков CO_2 в бореальных лесах определяется температурой воздуха в осенний период [Ueyama et al., 2014].

В лесной экосистеме чувствительность вертикальных потоков CO_2 к температуре зависит от содержания влаги в атмосфере. По этой причине одновременное действие экстремально высокой температуры и дефицита атмосферной влаги приводило к значительному снижению gross-фотосинтеза и слабо влияло на экосистемное дыхание, в то время как при высокой температуре и достаточном атмосферном увлажнении усиливалось дыхание, а gross-фотосинтез менялся незначительно [Barr et al., 2007]. С атмосферной влагой и температурой положительно связаны дыхание микроорганизмов почвы и прирост массы подземных органов деревьев [Kukumägi et al., 2014].

В исследованиях энерго-массообмена экосистем бореальных лесов пульсационным методом установлена тесная связь углеродного обмена и эвапотранспирации [Brummer et al., 2012]. Незначительную межгодовую вариативность эффективности использования воды

на gross-фотосинтез авторы объясняют устьичным контролем проводимости H_2O и CO_2 у растений.

На европейском Северо-Востоке России в растительном покрове доминируют еловые фитоценозы, которые играют ключевую роль в углеродном цикле лесов таежной зоны. Древостои ельников характеризуются невысокой продуктивностью, что связано с недостатком тепла для роста растений и избыточным почвенным увлажнением [Леса..., 1999]. Измерения биогенных потоков CO_2 пульсационным методом показали, что в условиях современного климата старовозрастный ельник среднетаежной подзоны выполняет функцию стока углерода [Zagirova, Mikhailov, 2016]. Согласно климатическим прогнозам, в европейской части России повышение температуры и суммы осадков будет продолжаться до середины текущего столетия [Второй оценочный доклад..., 2014], что может существенно повлиять на направленность и интенсивность потоков CO_2 и обмен влаги в хвойных лесах таежной зоны. Однако для прогнозирования изменений в лесных экосистемах региона необходимы данные многолетних наблюдений.

Цель настоящей работы – оценка экосистемного обмена CO_2 и влаги елового леса в период вегетации двух лет наблюдений, различающихся по погодным условиям. В задачи исследований входило: установить суточный и сезонный ход потоков CO_2 и влаги между еловым лесом и атмосферой; определить влияние экосистемного дыхания (R_{eco}) на нетто-обмен CO_2 (NEE) в сезонной динамике; установить связь gross-фотосинтеза (P_{gross}) и эвапотранспирации (ET). Предполагается, что аномально высокая температура воздуха при малом количестве осадков усиливает экосистемное дыхание и снижает gross-фотосинтез, что приводит к снижению нетто-обмена CO_2 между ельником и атмосферой. В этих условиях возможно изменение эвапотранспирации и снижение эффективности использования воды на продукцию органического вещества в лесной экосистеме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали результаты измерений вертикальных потоков CO_2 и влаги методом микровихревых пульсаций, получен-

ные в весенне-летний период 2013 и 2016 гг. Измерительная система установлена в еловом насаждении на территории Ляльского лесозоологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН, в 83 км на север от г. Сыктывкар (подзона средней тайги, 62°16'01,9" с. ш., 50°41'04,5" в. д.). В пределах лесного массива развиваются черничный, разнотравно-черничный, чернично-сфагновый ельники и хвойно-лиственный фитоценоз [Биопродукционный процесс..., 2001; Коренные еловые леса..., 2006]. В еловых фитоценозах древостои разновозрастные, в их составе преобладает *Picea obovata* Ledeb., в примеси встречаются *Pinus sylvestris* L., *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L. Высота деревьев ели достигает 22 м, их возраст варьирует от 80 до 215 лет, число растущих деревьев – от 595 до 783 шт./га.

При характеристике структуры растительного покрова на участке проведения измерений использовали данные обработки четырех каналов спектральной спутниковой съемки Sentinel 2b (пространственного разрешения 10 м, от 8 августа 2016 г.) методами управляемой классификации по сигнатурам, полученным для выделенных при полевых исследованиях эталонов. Для статистических расчетов учитывали процентный вклад выделенных классов в пределах восьми секторов на площади радиусом 500 м от измерительной системы. Характеристика распределения основных типов сообществ в каждом из них представлена в табл. 1.

Для расчета соотношения хвойных и лиственных пород на участках применяли принципы субпиксельного разложения спектраль-

ных смесей (SMA-анализ) [Барталев и др., 2009]. Согласно полученным данным, в семи из восьми секторов ельники занимали 47–68 % территории. Площадь хвойно-лиственного леса, образованного елью, сосной, березой и осинкой, составляла 6–31 %. На преобладание хвойных растений на территории измерений указывает отношение породного состава (хвойные/лиственные), за исключением седьмого сектора, где более половины площади занимали зарастающие лесом сельскохозяйственные земли.

Разностный индекс состояния растительного покрова (NDVI) на участке измерений получен по данным съемки MODIS. Расчет показателя представлен как нормализованная разность яркости элементов изображения (пикселей) в видимом красном (0,6–0,7 мкм, максимум поглощения фитомассой) и ближнем инфракрасном (0,7–1,0 мкм, максимум отражения) диапазонах, что позволяет рассматривать NDVI как интегральный показатель фотосинтетической активности наземной растительности:

$$NDVI = (NIR - RED)/(NIR + RED), \quad (1)$$

где NIR – отражение в ближней инфракрасной области спектра; RED – отражение в красной области спектра.

Сезонный ход NDVI в 2013 и 2016 гг. получен для пикселя (0,25 × 0,25 км), в котором непосредственно выполнены газометрические измерения. Значения коэффициента вариации, рассчитанные для окна в девять пикселей, не превышали 5 %.

Анализ футпринта показал, что в 76 % случаев 90 % общего объема потока возду-

Т а б л и ц а 1

Проективное покрытие разных классов сообществ растений на территории проведения измерений, %

Класс	Номер сектора							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Еловый лес	49,11	50,65	62,72	68,23	49,95	56,69	19,41	47,00
Хвойно-лиственный лес	27,95	19,98	5,78	20,53	30,90	18,28	3,17	26,78
Сосновый лес	2,50	7,19	12,87	2,25	5,31	0,00	0,50	0,00
Березовый лес	6,15	3,70	6,79	1,63	2,84	14,71	17,92	10,79
Зарастающие с/х земли	13,45	11,89	3,75	4,39	5,78	10,32	57,23	13,39
Зарастающая линия ЛЭП	0,83	6,59	8,11	2,86	5,02	0,00	1,78	2,02
Соотношение хвойные/ лиственные	0,75/0,25	0,72/0,28	0,71/0,25	0,78/0,21	0,77/0,21	0,74/0,26	0,46/0,54	0,73/0,27

ха, который использовался системой для расчета потока CO_2 (F_{CO_2}), формировалось на расстоянии менее 200 м от места расположения вышки, в 90 % случаев максимальный поток воздуха поступал с расстояния менее 100 м. Параметры микроклимата (интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР), температуру и влажность воздуха, температуру и объемное содержание влаги в почве) регистрировали автоматической метеостанцией с использованием регистратора CR3000 (Campbell Scientific Inc., США). Система для измерений газообмена CO_2 между экосистемой и атмосферой установлена на высоте 30 м. Для измерения скорости ветра в трех проекциях и акустической температуры воздуха использовали ультразвуковой анемометр (WindMaster, Gill Instruments Limited, США). Концентрацию CO_2 в турбулентном потоке воздуха измеряли в 2013 г. инфракрасным газоанализатором открытого типа (EC-150, Campbell Scientific Inc., США). В 2016 г. в связи с технической неисправностью его заменили на инфракрасный газоанализатор закрытого типа (Li-7200, Li-Cor Inc., США). Регистрация данных происходила с частотой 20 Гц, их обработку производили в программном обеспечении LoggerNet (Campbell Scientific Inc., США) и EddyPro (Li-Cor Inc., США) в соответствии с общепринятым методом статистической обработки первичных данных [Vickers, Mahrt, 1997]. При анализе данных в соответствующем программном обеспечении учитывали неопределенности в расчетах вертикальных потоков исследуемого газа, связанные с неустойчивой работой измерительной системы или неблагоприятными микроклиматическими факторами. Качество полученных данных оценивали по системе контроля, предложенной в работе [Mauder, Foken, 2006].

Программный анализ включал математическую и статистическую обработку первичных данных за 30-минутный интервал времени. Качество выбранных данных оценивали с учетом соотношения показателя стабильности в пограничном слое атмосферы (z/L) и “следа” измерений ($d_{\text{fetch}70}$) с динамической скоростью ветра (u^*) в момент измерения. Пороговое значение u^* для дальнейшего отбора данных составило $0,2 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Результаты измерений были представлены значения-

ми балансового потока CO_2 между экосистемой и атмосферой, эвапотранспирации и микроклиматических параметров, усредненных для 30-минутных интервалов. Из общего числа 30-минутных интервалов измерений CO_2 , полученных с 1 апреля по 31 августа, в работе использованы 5286 в 2013 г. и 6445 в 2016 г. Ограничение периода измерений осенью обусловлено обильными осадками в сентябре 2016 г., что привело к нестабильной работе системы и выпадению значительного объема данных.

Рассчитанный поток диоксида углерода F_{CO_2} эквивалентен нетто-обмену CO_2 (NEE), который представляет сумму двух разнонаправленных процессов – гросс-фотосинтеза (P_{gross}) и дыхания экосистемы (R_{eco}) [Greco, Baldocchi, 1996]:

$$\text{NEE} = P_{\text{gross}} + R_{\text{eco}} \quad (2)$$

Соответственно, гросс-фотосинтез рассчитывали по уравнению:

$$P_{\text{gross}} = \text{NEE} - R_{\text{eco}} \quad (3)$$

Абсолютные значения R_{eco} имеют знак “+”, а абсолютные значения P_{gross} – знак “–”. В уравнении баланса NEE будет иметь положительный знак, если R_{eco} превышает P_{gross} , и отрицательный – если P_{gross} превышает R_{eco} . NEE со знаком “–” соответствует направленности потока CO_2 из атмосферы в экосистему, а со знаком “+” – от поверхности растительного покрова в атмосферу.

Дыхание экосистемы моделировали по средней температуре воздуха (T_a) в ночное время за апрель – август в соответствии с экспоненциальными уравнениями:

$$R_{\text{eco}} = 0,0292e^{0,0966 \cdot T_a} \text{ в 2013 г.;} \quad (4)$$

$$R_{\text{eco}} = 0,0394e^{0,069 \cdot T_a} \text{ в 2016 г.} \quad (5)$$

Полученные значения коэффициента детерминации соответствовали 61 % в 2013 г. и 63 % – в 2016 г. Стандартная ошибка оценки регрессионных моделей составила 0,06022 ($p < 0,00000$) в 2013 г. и 0,04198 ($p < 0,0000$) – в 2016 г.

Результаты моделирования экстраполировали для оценки R_{eco} в дневное время суток. P_{gross} рассчитывали как разность между измеренной величиной NEE и смоделированным экосистемным дыханием. В ночное время (при

ФАР < 20 мкмоль/м²) значение NEE принимали равным R_{eco} .

Скорость суммарного испарения влаги или эвапотранспирации (ЕТ) над еловым насаждением соответствовала показаниям системы за 30-минутный интервал измерений. Отношение $P_{gross}/ЕТ$ отражало эффективность использования воды (WUE) на продукцию органического вещества фитоценоза [Grimmer et al., 2012].

Суммарная величина газообмена и эвапотранспирации за определенный промежуток времени рассчитана как интеграл данных с шагом 30-минутных измерений. Единичные пропуски в суточных 30-минутных измерениях заполняли средним значением этого показателя для данного временного интервала за 15 дней первой или второй половины месяца, как это предложено в работе [Замолотчиков и др., 2017].

Характеристика метеорологических условий в 2013 и 2016 гг. в районе проведения исследований представлена в соответствии с данными Росгидромета для станции Сыктывкар (<http://rp5.ru>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Погодные условия. Погодные условия в районе исследований существенно различались в период проведения измерений в 2013 и 2016 гг. (табл. 2). В 2013 г. холодная погода сохранялась до середины марта, в первой декаде месяца средняя температура воздуха в некоторые дни опускалась до $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Положительную среднесуточную температуру регистрировали после 13 апреля (рис. 1). Сход снежного покрова в лесу отмечен в начале мая. Относительно теплая погода отмечена в апреле – мае, а июнь оказался жарким со среднемесячной температурой воздуха, превышающей многолетнюю норму на $3,4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Теплая погода сохранялась в июле – августе. В 2013 г. продолжительность вегетационного периода (когда среднесуточная температура воздуха превышала $5\text{ }^{\circ}\text{C}$) составила 146 дней.

В мае отмечен незначительный недобор осадков, а в июне – августе сумма осадков была существенно ниже многолетней нормы. В апреле – августе выпало 30 % годовой суммы осадков.

В 2016 г. весна оказалась более ранней и теплой, чем в 2013 г., переход среднесуточной температуры в приземном слое атмосферы к положительным значениям отмечен в последних числах марта (см. рис. 1). Сход снежного покрова произошел в третьей декаде апреля. В апреле средняя температура воздуха была выше на $4\text{ }^{\circ}\text{C}$, чем 2013 г. В первой половине мая отмечали кратковременное понижение температуры, а во второй половине месяца установилась необычно теплая и сухая погода. Среднемесячная температура в мае оказалась на $2,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ выше, чем в 2013 г. (см. табл. 2).

В начале июня отмечена прохладная погода, теплая погода установилась во второй половине июня и июле, а в августе среднемесячная температура воздуха на $4,3\text{ }^{\circ}\text{C}$

Т а б л и ц а 2

Средняя за месяц температура приземного воздуха и сумма осадков в 2013 и 2016 гг.*

Месяц	2013 г.				2016 г.			
	температура, $^{\circ}\text{C}$		осадки, мм/мес		температура, $^{\circ}\text{C}$		осадки, мм/мес	
	среднее	отклонение**	среднее	отклонение**	среднее	отклонение**	среднее	отклонение**
Март	-14,4	-8,3	38,9	15,0	-4,7	1,4	13,7	-10,2
Апрель	2,2	1,0	15,3	-16,6	4,9	3,7	24	-7,9
Май	8,9	0,8	38,6	-2,1	11,5	3,3	6	-34,7
Июнь	17,4	3,4	34,9	-23,4	14,6	0,7	28,1	-30,2
Июль	19,5	2,4	31,3	-41,2	19,9	2,8	68,5	-4,0
Август	16,2	2,5	40,2	-19,1	18,1	4,3	101	41,7

*По данным Росгидромет для станции Сыктывкар (<http://rp5>).

**Отклонение от среднего за период 1961–1990 гг.

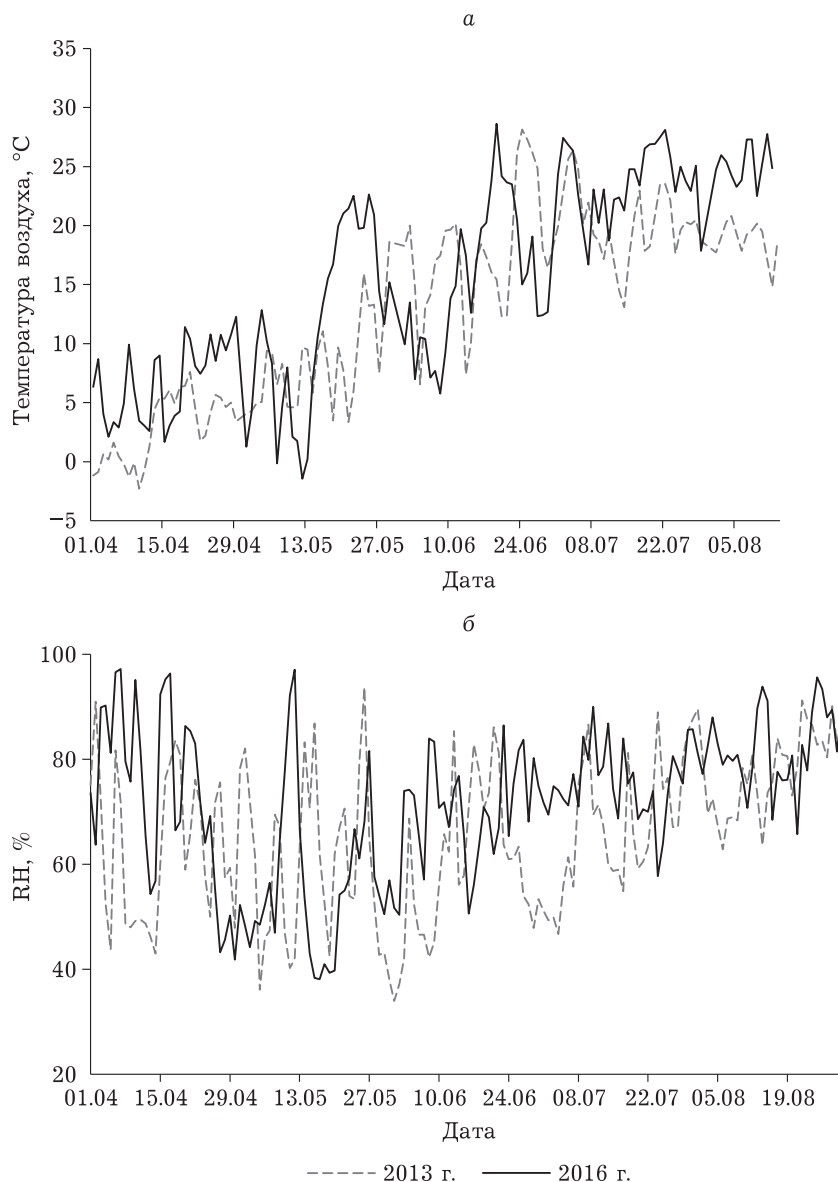


Рис. 1. Сезонный ход среднесуточных значений температуры воздуха (а) и относительной влажности воздуха (б) на высоте 30 м в еловом насаждении в 2013 и 2016 гг.

превышала среднюю многолетнюю норму. В 2016 г. число дней со среднесуточной температурой выше 5 °С соответствовало 156 дням. В течение вегетационного периода осадков выпало больше, чем в 2013 г., однако их распределение по месяцам было неравномерным. Сумма осадков в мае составила всего 12 %, в июне – 42, в июле – 94, в августе – 170 % многолетней нормы. Поэтому минимальное значение относительной влажности воздуха отмечено в мае (см. рис. 1). В апреле – августе выпало 40 % годовой суммы осадков.

Температура и содержание влаги в почве. Температура верхнего горизонта почвы

на глубине 20 см в ельнике постепенно повышалась в период вегетации, следуя за температурой воздуха (рис. 2). Весной 2013 г. до середины апреля она имела значения, близкие к нулю, заметное прогревание почвы наблюдали после 14 мая, когда днем температура воздуха достигла 15 °С. В 2016 г. переход от отрицательных температур воздуха к положительным отмечен гораздо раньше, поэтому в конце мая температура верхнего горизонта почвы оказалась значительно выше, чем в 2013 г. Температурный максимум почвы отмечен в начале августа. Сезонный ход содержания влаги в верхнем горизонте почвы ель-

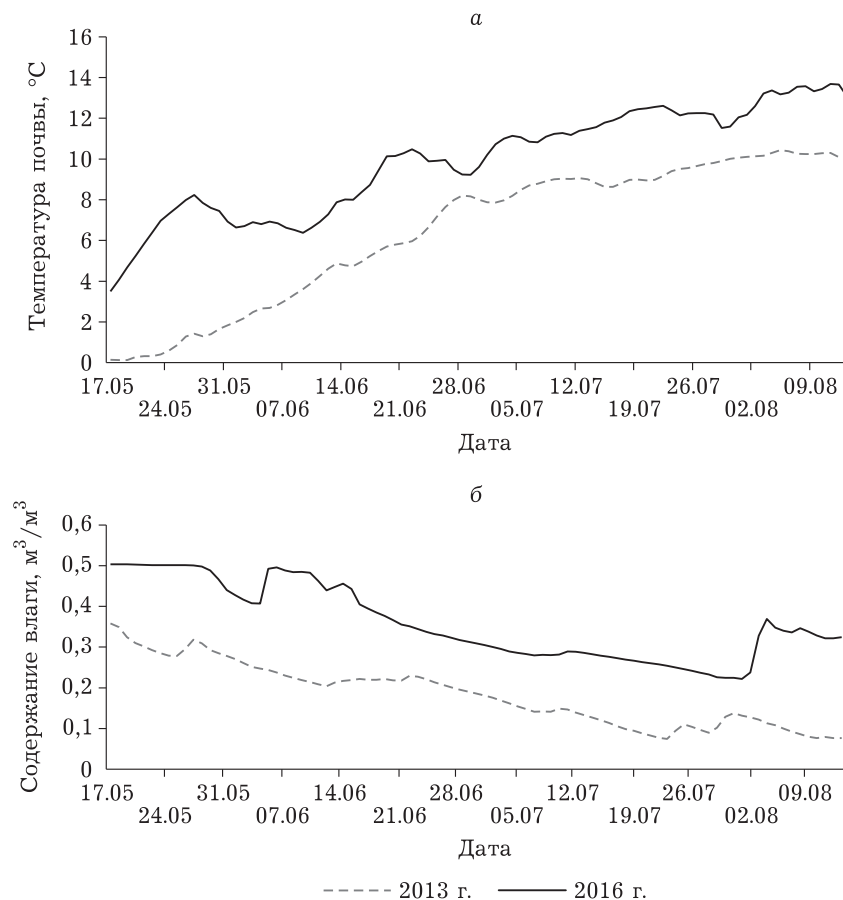


Рис. 2. Сезонный ход температуры (а) и объемного содержания влаги в почве елового насаждения на глубине 20 см (б) в 2013 и 2016 гг.

ника характеризовался обратной тенденцией, с максимумом в начале вегетации и с минимумом в конце июля – начале августа. Объемное содержание влаги в почве в 2016 г. было в 1,5–2,0 раза выше, чем в 2013 г.

Состояние растительного покрова. Различия в погодных условиях в 2013 и 2016 гг. повлияли на ход нормализованного разностного индекса состояния растительного покрова (NDVI). По данным анализа недельных композитов, весной 2016 г. устойчивый рост данного показателя для участка леса в радиусе действия измерительной системы происходил в более ранний период, чем в 2013 г. (рис. 3). В этот год достижение максимальных величин отмечено с двухнедельным опережением, а индекс NDVI достигал более высоких значений (до 0,93).

Обмен диоксида углерода. Ранней весной переход от источника к поглощению CO_2 в экосистеме ельника наблюдали при отрицательных температурах воздуха в конце мар-

та – начале апреля, когда в лесу еще сохранялся снежный покров (рис. 4).

В период вегетации скорость нетто-обмена CO_2 повышалась с увеличением температуры воздуха. В суточной динамике в июле

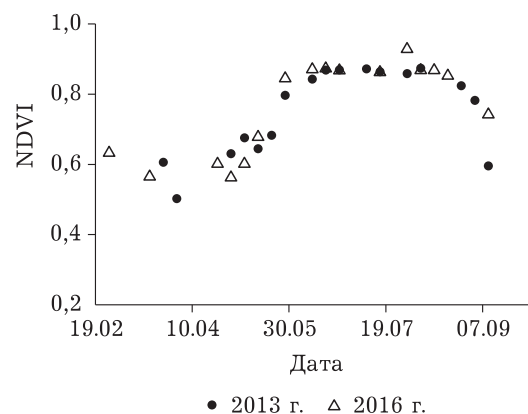


Рис. 3. Ход индекса NDVI для участка выполнения измерений по данным съемки MODIS для 2013 и 2016 гг.

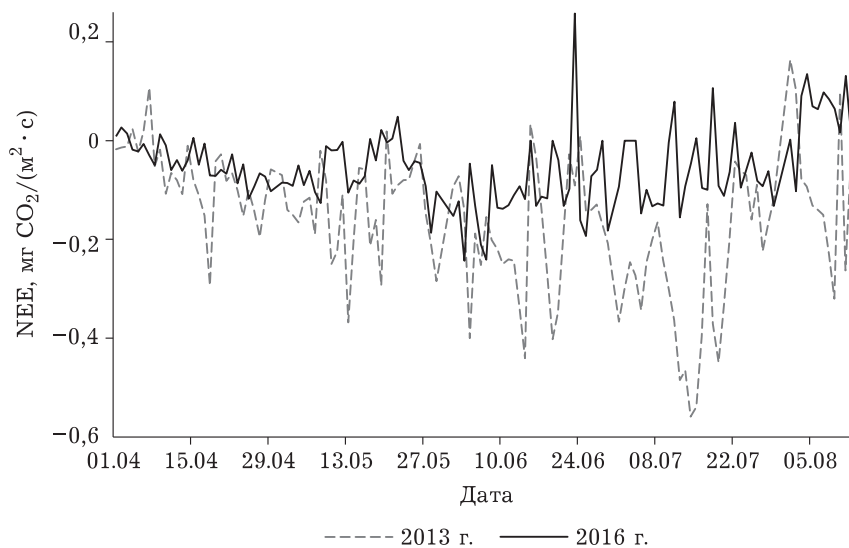


Рис. 4. Сезонный ход среднесуточных значений нетто-обмена CO_2 между ельником и атмосферой в 2013 и 2016 гг.

2013 г. она составила $-0,6 \text{ мг}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ (рис. 5). В этот же период отмечена максимальная скорость экосистемного дыхания и gross-фотосинтеза. В 2013 г. суммарный нетто-обмен CO_2 за сутки составил в апреле 41 %, мае – 66, июне – 67, августе – 31 % июльского значения.

В апреле – мае 2016 г. значения NEE елового леса оказались заметно ниже, чем с 2013 г. (см. рис. 4, 5). Со второй половины мая при аномально высокой температуре воздуха ельник становился источником CO_2 . Межгодовые различия выявлены не только в максимальной скорости, но и в продолжительности фотоассимиляции CO_2 в течение суток. Максимальное значение суммарного нетто-обмена CO_2 за сутки в этот год отмечено в июне (рис. 6). Суточный нетто-обмен составил в апреле 45 %, мае – 48, июле – 63 % июньского значения, а в августе баланс вертикальных потоков CO_2 между ельником и атмосферой стал отрицательным.

В оба года зависимость среднесуточного значения NEE от температуры воздуха была нелинейной. Верхний температурный порог перехода экосистемы елового леса от стока к источнику в 2016 г. соответствовал $25 \text{ }^\circ\text{C}$, а в 2013 г. он не выявлен (рис. 7). При высокой температуре воздуха в апреле – мае 2016 г. проявлялась зависимость среднесуточного значения NEE от дефицита упругости водяного пара в атмосферном воздухе (VPD), верхний порог VPD для перехода елового

леса от стока к источнику CO_2 соответствовал $1,5 \text{ кПа}$ (рис. 8).

Скорость экосистемного дыхания и gross-фотосинтеза в ельнике увеличивалась в апреле – июне и достигла максимальных значений в июле (см. рис. 5). Повышенная сумма экосистемного дыхания за сутки установлена в апреле и мае 2016 г., а в июне и июле она зафиксирована ниже, чем в 2013 г. (см. рис. 6). Суммарный за сутки P_{gross} в эти годы также значительно различался, в июле 2016 г. он оказался ниже на 30 %.

Доля экосистемного дыхания в gross-фотосинтезе достигала 80 % в апреле и августе, самые низкие значения R_{eco}/P_{gross} (30–60 %) отмечены в мае – первой половине июня. Доля экосистемного дыхания в суммарном gross-фотосинтезе в апреле – мае 2016 г. заметно выше, чем в 2013 г., а в июле – августе эти различия были минимальными.

В целом суммарный нетто-обмен CO_2 между еловым насаждением и атмосферой в апреле – августе 2016 г. составил $-174 \text{ г С}/\text{м}^2$, экосистемное дыхание и gross-фотосинтез соответствовали 368 и $-542 \text{ г С}/\text{м}^2$. В 2013 г. эти показатели газообмена CO_2 были заметно выше ($-327, 512$ и $-839 \text{ г С}/\text{м}^2$ соответственно).

Эвапотранспирация. Затраты тепла на эвапотранспирацию являются одной из основных расходных составляющих радиационного баланса в экосистеме леса и включают транспирацию растений и физическое испа-

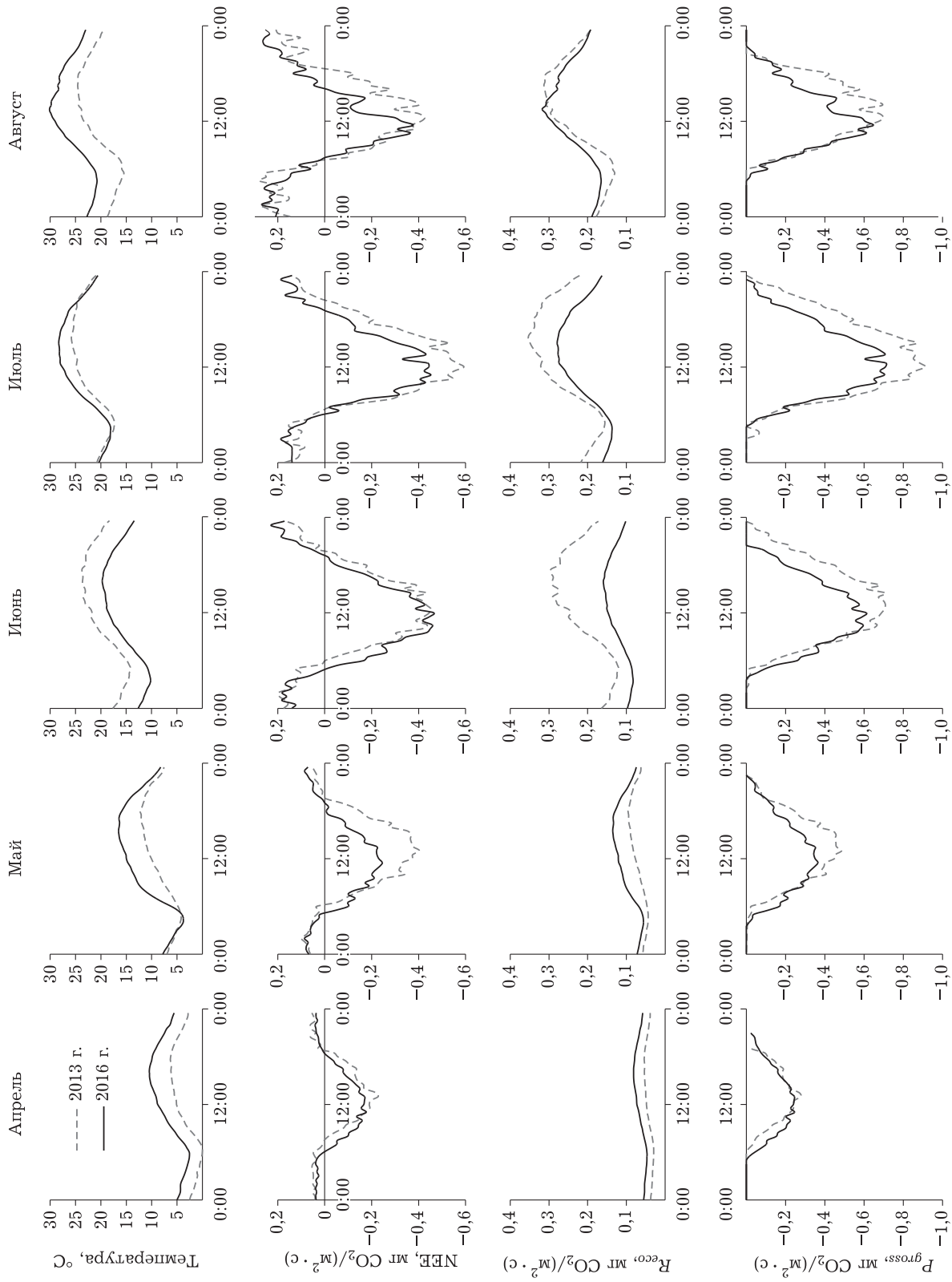


Рис. 5. Суточный ход температуры воздуха на высоте 30 м, NEE, R_{eco} и R_{gross} в экосистеме елового леса 2013 и 2016 гг. Графики построены по средним за месяц значениям 30-минутных измерений

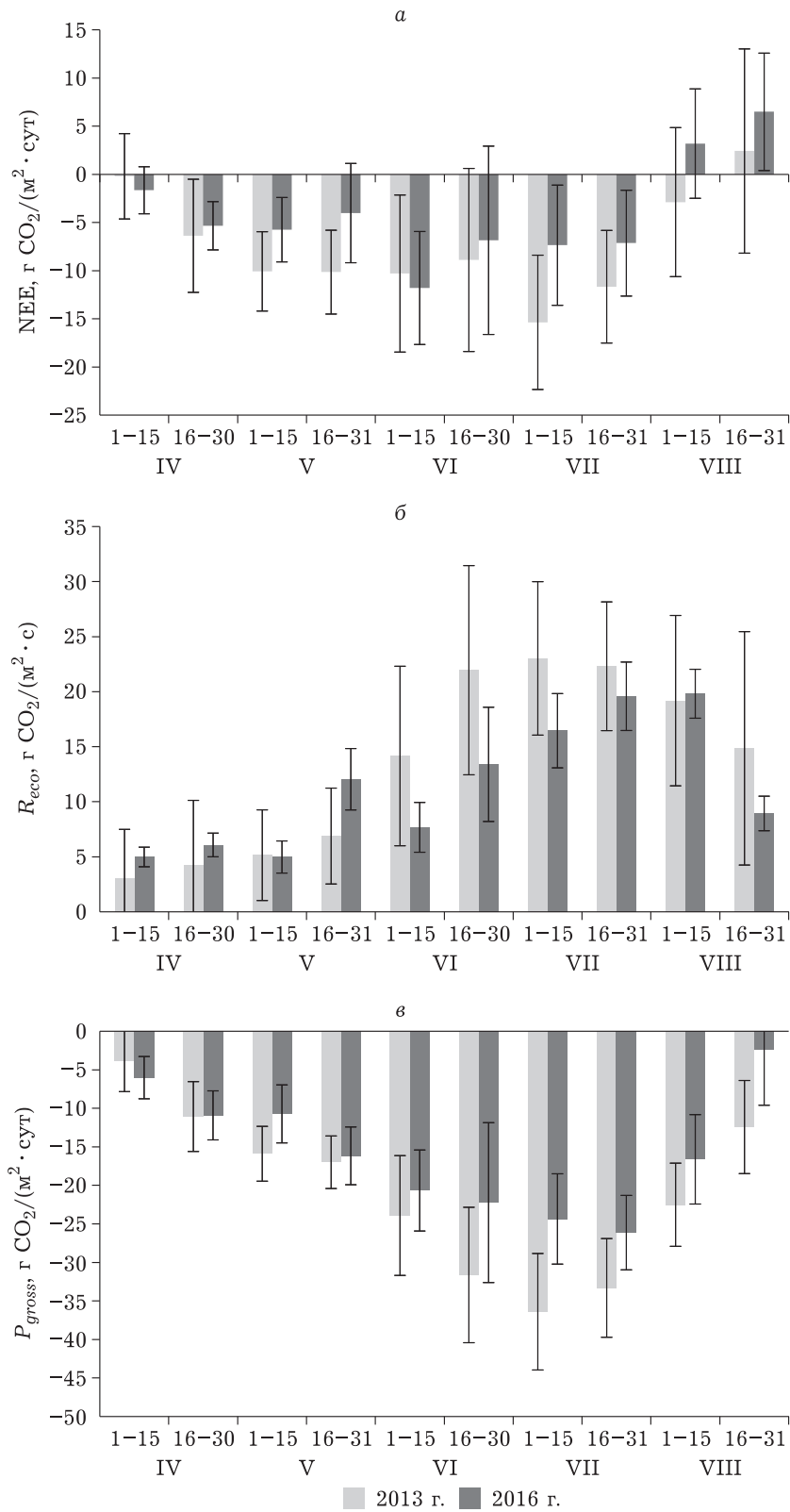


Рис. 6. Сумма нетто-обмена CO_2 (а), экосистемного дыхания (б), gross-фотосинтеза (в) в ельнике за сутки в апреле – августе 2013 и 2016 гг. Графики построены по среднесуточным значениям 30-минутных измерений за указанный период. Бары соответствуют стандартным отклонениям

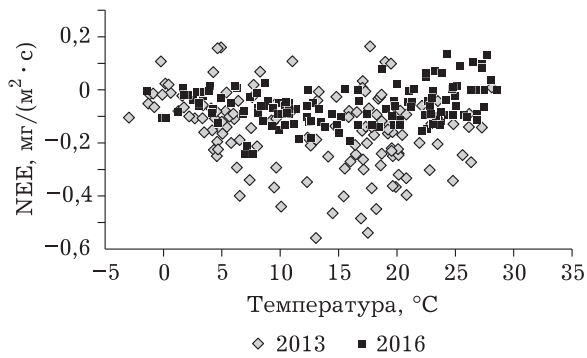


Рис. 7. Зависимость среднесуточных значений NEE от температуры воздуха в ельнике на высоте 30 м в мае – августе 2013 и 2016 гг.

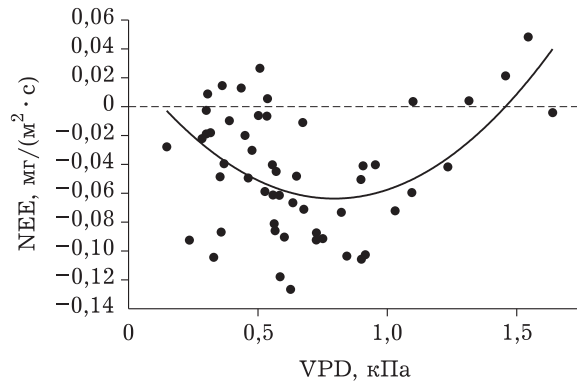


Рис. 8. Зависимость среднесуточных значений NEE от VPD в ельнике на высоте 30 м в апреле – мае 2016 г.

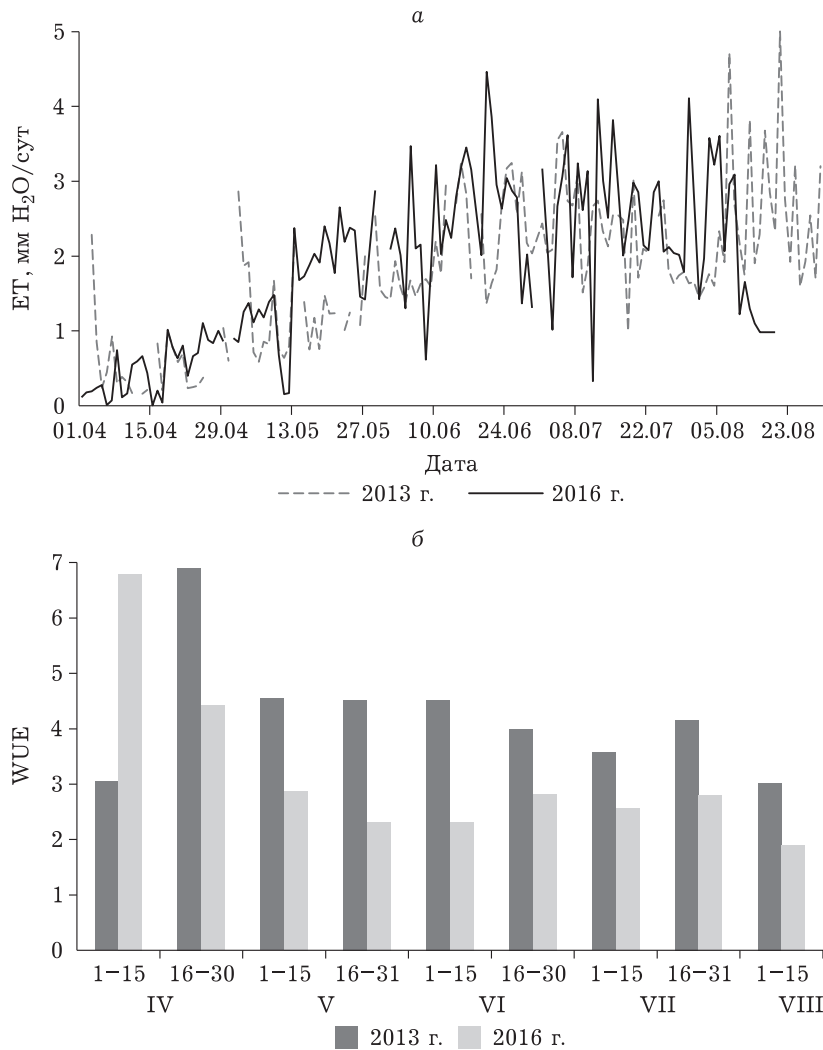


Рис. 9. Сезонный ход среднесуточных значений эвапотранспирации (а) и WUE (б) в экосистеме ельника в апреле – августе 2013 и 2016 гг.

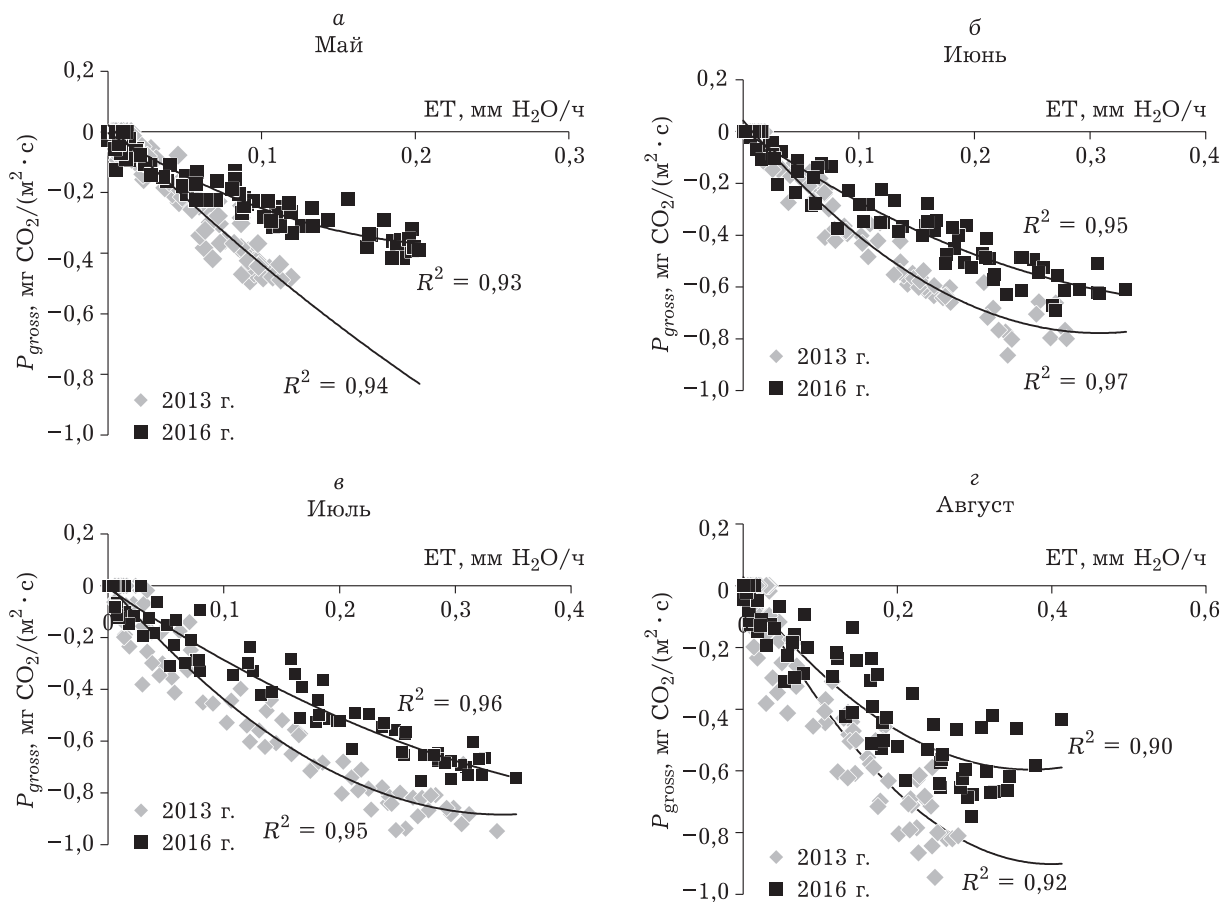


Рис. 10. Зависимость gross-фотосинтеза от эвапотранспирации в ельнике в суточной динамике в мае (а), июне (б), июле (в) и августе (з) 2013 и 2016 г. Точки соответствуют среднеарифметическим значениям 30-минутных измерений за месяц

рение влаги с поверхности растений и почвы. В период проведения наблюдений эвапотранспирация в ельнике в течение суток повышалась с апреля по июнь и достигла максимальных значений в июле – августе (рис. 9). Суммарное испарение влаги в ельнике с апреля по август 2013 г. соответствовало 247 мм, что на 50 % больше суммы осадков за этот же период. В апреле – августе 2016 г. оно соответствовало 239 мм, что превышало сумму осадков всего на 5 %.

В суточной динамике при положительных среднесуточных температурах воздуха gross-фотосинтез тесно связан с эвапотранспирацией (рис. 10). В связи с его более высокими значениями, эффективность использования влаги на продукцию органического вещества в ельнике в мае – августе 2013 г. зафиксирована в 1,5–2,0 раза больше, чем в 2016 г. Отношение среднесуточных значений P_{gross}/ET достигало максимума в апреле, снижалось в

мае и незначительно менялось в течение лета (см. рис. 9).

ОБСУЖДЕНИЕ

Бореальные леса образованы небольшим числом видов хвойных растений, способных поглощать CO_2 при отрицательной температуре воздуха [Дроздов, Курец, 2003; Arneth et al., 2006; Sevanto et al., 2006]. С этим согласуются полученные данные о переходе экосистемы елового леса от источника к стоку углерода ранней весной. В этот период транспирация растений и испарение влаги с поверхности растительного покрова минимальны, поэтому более 50 % радиационного баланса в экосистеме леса составляет турбулентный теплообмен [Павлов, 1984], и этого количества тепла оказывается достаточно для запуска фотосинтеза у хвойных растений. В этом случае в процессе фотосинтеза исполь-

зуется вода, накопленная в стволах деревьев, так как транспирационный поток влаги в растениях отсутствует [Tanja et al., 2003].

По мнению большинства авторов, в бореальных лесах температура определяет сезонный ход NEE, однако реакция обмена CO_2 на изменение температурных условий зависит от сезона года. Повышение температуры весной положительно влияет на продуктивность растений, а осенью – на экосистемное дыхание [Piao et al., 2008]. В ельниках Канады первичная продукция (GPP) строго зависела от температуры весной и в начале лета, а теплая зима и высокий снежный покров способствовали потере почвенного углерода в процессе дыхания [Bergeron et al., 2007]. Повышение температуры в середине лета также может приводить к усилению R_{eco} и снижению углеродного баланса в бореальных лесах [Goulden et al., 1998].

Согласно результатам проведенных исследований, в ельнике среднетаежной подзоны в начале вегетационного периода 2016 г. NEE и P_{gross} имели более низкие, а экосистемное дыхание – более высокие значения, чем в 2013 г. Несмотря на повышенную температуру воздуха и дефицит атмосферных осадков, в 2016 г. содержание влаги в почве было заметно выше. Снижение нетто-обмена CO_2 в экосистеме леса при избыточном увлажнении почвы отмечали другие авторы [Hollinger et al., 2004]. Возможно, повышенная температура и влажность почвы способствовали более активной деструкции органического вещества, что привело к увеличению R_{eco} и снижению NEE. Согласно имеющимся данным, эмиссия CO_2 увеличивается до влажности 22–25 вес. %, а при затоплении происходит ее подавление [Ларионова, Розанова, 1993]. При избыточном увлажнении снижается содержание кислорода в почве, подавляется всасывающая функция корней, что приводит к нарушению транспирации и фотосинтеза деревьев [Веретенников, 2002]. Следует отметить, что изменение влажности и температуры приводит к изменению целого комплекса почвенных процессов, которые требуют специальных исследований при изучении почвенного дыхания.

Таким образом, ранняя весна в 2016 г. не вызвала повышения суммарной фотоассимиляции CO_2 лесным фитоценозом за сезон. Пороговая температура перехода от стока к эмис-

сии CO_2 в экосистеме ельника в 2016 г. составила 25 °С. Согласно исследованиям Д. Г. Замолодчикова с соавт. [2017], в южно-таежном ельнике при жаркой и сухой погоде переход от стока к источнику CO_2 происходит при 27 °С. Кроме того, в 2016 г. уже в начале августа произошел осенний переход ельника от стока к источнику CO_2 , несмотря на благоприятные температурные условия и сохранение высоких показателей NDVI. Этот переход отмечен почти на месяц раньше, чем в 2013 г. Причиной такого снижения продолжительности стока CO_2 могло служить обилие осадков во второй половине вегетационного периода. В результате суммарный нетто-обмен CO_2 экосистемы за апрель – август в 2013 и 2016 г. различался почти в два раза.

Обмен CO_2 между растением и атмосферой тесно связан с обменом влаги, и оба эти процесса контролируются проводимостью устьиц, которая в свою очередь зависит от температуры и увлажнения. Проводимость устьиц для CO_2 у хвойных растений повышается с увеличением дефицита влаги в атмосфере (VPD) до 2 кПа, а при более высоких значениях начинает снижаться [McCaughey et al., 2006]. У лиственницы сибирской скорость фотосинтеза и транспирации снижалась при увеличении VPD от 1 до 2 кПа [Zagirova, 2015]. В экосистеме исследованного ельника при жаркой погоде в начале вегетационного периода пороговое значение дефицита влаги в атмосферном воздухе для перехода от стока к эмиссии CO_2 в 2016 г. составило 1,5 кПа.

Согласно исследованиям некоторых авторов, влияние засухи на NEE в лесной экосистеме зависит от ее интенсивности и продолжительности [Barr et al., 2007]. При незначительном дефиците влаги в атмосфере и высокой температуре в период вегетации экосистемное дыхание снижалось, а гросс-фотосинтез оставался относительно постоянным, в результате нетто-обмен CO_2 заметно возрастал. При сильной засухе подавлялись одновременно R_{eco} и P_{gross} , поэтому величина NEE практически не менялась. В сосняке Сибири с увеличением дефицита упругости водяного пара в атмосфере до 30–40 гПа значения NEE снижались почти в 2 раза [Чебакова и др., 2014].

В результате компиляции измерений методом микровихревых пульсаций на 264 станциях разных континентов установлена тесная

корреляция пространственной вариации GPP и R_{eco} , поэтому для лесов разных климатических зон отношение R_{eco}/GPP является относительно постоянной величиной и составляет в среднем 0,87 [Chen et al., 2015]. В экосистеме исследованного ельника в течение вегетационного сезона 2013 г. отношение R_{eco}/GPP варьировало в пределах 32–69 %, а в 2016 г. – от 37 до 74 %. Максимальные значения этого показателя отмечены в апреле и августе, а минимальные – в мае и июне.

Таким образом, метеорологические условия в 2016 г. оказались менее благоприятными для нетто-обмена CO_2 между еловым лесом и атмосферой, по этой причине суммарное значение NEE за апрель – август в 2 раза ниже, чем в 2013 г. Полученные данные согласуются с результатами измерений газообмена CO_2 в темнохвойных лесах других регионов. В южной тайге европейской части России в старовозрастном ельнике сложном сток углерода составил 166 г С/м^2 в год [Ольчев и др., 2009]. В годы с аномально жарким летом южно-таежный ельник становился источником CO_2 [Замолодчиков и др., 2016]. В Сибири нетто-обмен CO_2 темнохвойного леса в возрасте 250 лет соответствовал -270 г С/м^2 за вегетационный период [Röer et al., 2002], в сосняке -156 г С/м^2 в год [Чебакова и др., 2014]. Сходные результаты были получены в бореальных еловых лесах Северной Америки [Hollinger et al., 1999]. Несколько ниже значения стока CO_2 ($40\text{--}80 \text{ г С/м}^2$ в год) отмечены в ельниках на севере Канады [Goulden et al., 1998]. По мнению некоторых авторов, положительный баланс обмена диоксида углерода с атмосферой сохраняется в лесных биогеоценозах в возрасте 200 лет и старше, средняя величина NEE в них соответствует -240 г С/м^2 в год [Luysaert et al., 2008].

По имеющимся данным, за вегетационный сезон в ельниках таежной зоны транспирация составляет 80 % суммарного испарения [Галенко, 1983], в сосняках – 43 % [Baldocchi et al., 2000]. Вклад почвы и напочвенного покрова в эвапотранспирацию в сосновых фитоценозах оценивается в 18–25 % [Launianen, 2010]. Как показали многолетние наблюдения, в годичном цикле суммарное испарение в бореальных лесах не является постоянной величиной и в некоторые годы может значительно превышать сумму выпавших осадков

[Barr et al., 2007]. Согласно проведенным наблюдениям, в теплый период года скорость эвапотранспирации в среднетаежном ельнике варьировала в пределах от 1 до 4 кг H_2O в сутки. В сезонной динамике она повышалась по мере увеличения температуры воздуха и достигала наибольших значений в июле – августе. Суммарная эвапотранспирация елового леса составила в мае – августе 2016 г. 239 кг H_2O , а в 2013 г. – 247 кг H_2O . Высокое испарение лесной экосистемы в начале вегетационного периода 2016 г. при дефиците атмосферных осадков могло обеспечиваться за счет почвенной влаги, содержание которой в этот год было заметно выше, чем в 2013 г. В то же время близкие значения суммарной эвапотранспирации ельника при разном количестве осадков в теплый период года двух лет наблюдений свидетельствуют о стабилизирующей роли лесных экосистем в гидрологическом цикле таежных ландшафтов.

Высокие значения WUE в исследованном среднетаежном ельнике отмечены в апреле, в мае этот показатель снижался и в течение лета менялся незначительно. Относительное постоянство данного показателя в период вегетации, а также корреляция P_{gross} и ET указывают на функциональную связь обмена CO_2 и H_2O в экосистеме. Среднее значение WUE за май – август 2013 г. составило 3,3, а в 2016 г. – 2,3 г С/кг H_2O . Полученные значения эффективности использования воды на фотосинтез в еловом насаждении согласуются с результатами, полученными для других типов бореальных лесов. В целом же соотношение величины гросс-фотосинтеза и эвапотранспирации зависит от структуры растительного покрова и в хвойных лесах может меняться от 2,6 до 3,7 г С/кг H_2O [Brummer et al., 2012].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты измерений методом микровихревых пульсаций в течение двух лет показали, что в теплый период года экосистема елового леса выполняет функцию стока CO_2 из атмосферы. Весенний переход от источника к стоку CO_2 в ельнике возможен при отрицательных температурах воздуха в конце марта – начале апреля. В период вегетации с увеличением температуры нетто-обмен CO_2

между ельником и атмосферой повышался, наиболее высокие значения НЕЕ наблюдали в конце июня – начале июля. В 2016 г. отмечено снижение значений НЕЕ при высокой температуре воздуха и малом количестве осадков в начале вегетационного периода, а также более ранний переход ельника от стока к источнику CO_2 в августе. В 2016 г. суммарное значение НЕЕ за сезон оказалось почти в два раза ниже, чем в 2013 г., а снижение P_{gross} привело к уменьшению эффективности использования воды в процессе фотосинтеза растениями. Относительное постоянство WUE в период вегетации указывало на тесную связь обмена CO_2 и влаги в ельнике, основных процессов, обеспечивающих продукцию органического вещества в лесном фитоценозе.

Работа поддержана Комплексной программой фундаментальных научных исследований УрО РАН 2018–2020 гг. (подпрограмма “Живая природа и климат”, проект № 18-4-4-17).

ЛИТЕРАТУРА

- Барталев С. А., Ховратович Т. С., Елсаков В. В. Использование спутниковых изображений для оценки потерь углерода лесными экосистемами в результате вырубок // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2009. Вып. 6, т. 2. С. 343–351.
- Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2011. 278 с.
- Веретенников А. В. Физиология растений: учебник. Воронеж: Воронеж. гос. лесотехн. акад., 2002. 272 с.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2014. 58 с.
- Галенко Э. П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 129 с.
- Дроздов С. Н., Курец В. К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 2003. 172 с.
- Замолодчиков Д. Г., Гитарский М. Л., Шилкин А. В., Марунич А. С., Карелин Д. В., Блинов В. Г., Иващенко А. И. Мониторинг циклов диоксида углерода и водяного пара на полигоне “Лог таежный” (Валдайский национальный парк) // Фундамент. и прикл. климатология. 2017. Т. 1. С. 54–68.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / под ред. К. С. Бобковой, Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Ларионова А. А., Розонова Л. Н. Влияние температуры и влажности почв на эмиссию CO_2 // Дыхание почвы / под ред. Г. А. Заварзина, В. Н. Кудеярова. Пущино, 1993. С. 68–75.
- Леса Республики Коми / под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева М., 1999. 332 с.
- Ольчев А. В., Курбатова Ю. А., Татаринов Ф. А., Молчанов А. Г., Варлагин А. В., Горшков И.И., Выгодская Н. Н. Оценка первичной валовой и чистой продуктивности еловых лесов центрально-европейской части России с помощью полевых измерений и математической модели // Успехи соврем. биологии. 2009. Т. 129, № 6. С. 565–578.
- Павлов А. В. Энергообмен в ландшафтной сфере Земли. Новосибирск: Наука, 1984. 254 с.
- Чебакова Н. М., Выгодская Н. Н., Арнет А., Белелли-Маркезини Л., Курбатова Ю. А., Парфенова Е. И., Валентини Р., Верховец С. В., Ваганов Е. А., Шульце Е.-Д. Энерго- и массообмен и продуктивность основных экосистем Сибири (по результатам измерений методом турбулентных пульсаций). 2. Углеродный обмен и продуктивность // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2014. № 1. С. 65–75.
- Arneeth A., Veenendaal E. M., Best C., Timmermans W., Kolle O., Montagnani L., Shibistova O. Water use strategies and ecosystem-atmosphere exchange of CO_2 in two highly seasonal environments // Biogeosciences. 2006. Vol. 3. P. 421–437.
- Baldocchi D., Kelliher F. M., Black T. A., Jarvis P. Climate and vegetation controls on boreal zone energy exchange // Global Change Biol. 2000. Vol. 6 (Suppl. 1). P. 69–83.
- Barr A., Black T., Hogg E., Griffiths T., Morgenstern K., Kljun N., Theede A., Nesic Z. Climatic controls on the carbon water balances of a boreal aspen forests, 1994–2003 // Ibid. 2007. Vol. 13. P. 561–576.
- Bergeron O., Margolis H., Black T. A., Coursolle C., Dunn A., Barr A. G., Wofsy S. Comparison of carbon dioxide fluxes over three boreal black spruce forests in Canada // Ibid. 2007. Vol. 13. P. 89–107.
- Bradshaw C., Warkentin I. Global estimates forest carbon stocks and flux // Global and Plant Change. 2015. Vol. 128. P. 24–30.
- Bronson D., Gower S. Ecosystem warming does not affect photosynthesis or aboveground autotrophic respiration for boreal black spruce // Tree Physiology. 2010. Vol. 30. P. 441–449.
- Brummer Ch., Black T. A., Jassal R., Grant N., Spittlehouse D., Chen B., Nesic Z., Amiro B., Arain M. A., Barr A., Bourque Ch., Coursolle C., Dunn A., Flanagan L. B., Humphreys E., Lafleur P., Margolis H., McCoughey J. H., Wofsy S. How climate and vegetation type influence evapotranspiration and water use efficiency in Canadian forest, peatland and grassland ecosystems // Agricult. Forest Meteorol. 2012. Vol. 153. P. 14–30.
- Chen Z., Guirui Y., Zhu X., Wang Q., Niu S., Hu Z. Covariation between gross primary production and ecosystem respiration across space and the underlying mechanisms: A global synthesis // Ibid. 2015. Vol. 203. P. 180–190.
- Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T., Shvidenko A. Z., Schepaschenko D. G. Boreal forest health and global change // Science. 2015. Vol. 349. P. 819–822.
- Goulden M., Wofsy S., Harden J., Trumbore S., Crill P., Gower S., Fires T., Daube B., Fan S.-M., Sutton D., Bazzaz A., Munger J. Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil thaw // Ibid. 1998. N 279. P. 214–217.
- Greco S., Baldocchi D. D. Seasonal variations of CO_2 and water vapor exchange rates over a temperate deciduous forest // Global Change Biol. 1996. Vol. 2. P. 183–197.

- Hollinger D. Y., Golts S. M., Davidson E. A., Lee J. T., Tu K., Valentine H. T. Seasonal patterns and environmental controls of carbon dioxide and water vapor exchange in an ecotonal boreal forest // *Ibid.* 1999. Vol. 5. P. 891–902.
- Hollinger D. Y., Abber J., Davidson E. A., Goltz S. M., Hughes H., Leclerc M. Y., Lee J. T., Richardson A. D., Rodrigues C., Scott N. A., Achuatavariar D., Walsh J. Spatial and temporal variability in forest-atmosphere CO₂ exchange // *Ibid.* 2004. Vol. 10. P. 1689–1706.
- Kukumägi M., Ostonen I., Kupper P., Truu M., Tulva I., Varik Mats, Aosaar J., Söber J., Lõhmus K. The effects of elevated atmospheric humidity on soil respiration components in a young silver birch forest // *Agricult. Forest Meteorol.* 2014. Vol. 194. P. 167–174.
- Lapenis A., Shvidenko A., Shepaschenko D., Nillson S., Ayyer A. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate // *Global Change Biol.* 2005. Vol. 11. P. 2090–2102.
- Launianen S. Seasonal and inter-annual variability of energy exchange above a boreal Scots pine forest // *Biogeosciences.* 2010. Vol. 7. P. 3921–3940.
- Luyssaert S., Schulze E.-D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B., Ciais P., Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks // *Nature.* 2008. Vol. 455. P. 213–215.
- Mauder M., Foken T. Impact of post-field data processing on eddy covariance flux estimates and energy balance closure // *Meteorologische Zeitschrift.* 2006. Vol. 15, N 6. P. 597–609.
- McCaughy J. H., Pejam M. R., Arain M. A., Cameron D. A. Carbon dioxide and energy fluxes from a boreal mixedwood forest ecosystem in Ontario, Canada // *Agricult. Forest Meteorol.* 2006. Vol. 140. P. 79–96.
- Piao S., Ciais P., Friedlingstein P., Peylin P., Reichstein M., Luyssaert S., Margolis H., Fang J., Barr A., Chen A., Grelle A., Holliger D., Laurila T., Lindroth A., Richardson A., Vesala T. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming // *Nature.* 2008. N 456. P. 49–52.
- Röer C., Montagnani L., Schulze E.-D., Mollicone D., Kolle O., Meroni M., Papale D., Marchesini L. B., Federici S., Valentini R. Net CO₂ exchange rates in three different succession stages of “dark taiga” of central Siberia // *Tellus.* 2002. N 54. B. P. 642–654.
- Sevanto S., Suni T., Pumpanen L., Grönholm T., Kolari P., Nikinmaa E., Hari P., Vesala T. Wintertime photosynthesis and water uptake in boreal forest // *Tree Physiol.* 2006. Vol. 26. P. 749–757.
- Tanja S., Berninger F., Vesala T., Markkanen T., Hari P., Makela A., Ilvesniemi H., Hanninen H., Nikinmaa E., Huttula T., Laurila T., Aurela M., Grelle A., Lindroth A., Arneth A., Shibistova O., Lloyd J. Air temperature triggers the recovery of evergreen boreal forest photosynthesis in spring // *Global Change Biol.* 2003. N 9. P. 1410–1426.
- Ueyama M., Iwata H., Harazono Y. Autumn warming reduces the CO₂ sink of a black spruce forest in interior Alaska on a nine-year eddy covariance measurement // *Ibid.* 2014. Vol. 20. P. 1161–1173.
- Vickers D., Mahrt L. Quality control and flux sampling problems for tower and aircraft data // *J. Atmospheric and Oceanic Technol.* 1997. Vol. 14. P. 512–526.
- Zagirova S. V. Structure, pigment content, and photosynthesis of Siberian larch needles in Northern and SubArctic Urals // *Contemporary Problems of Ecology.* 2015. Vol. 8, N 7. P. 871–878.
- Zagirova S. V., Mikhailov O. A. Biogenic fluxes of carbon dioxide in the old-growth spruce forest in the middle taiga: Results of eddy covariance measurements // *Ibid.* 2016. Vol. 9, N 7. P. 873–883.

Carbon Dioxide and Water Exchange Between Spruce and Atmosphere in the Spring-Summer in Different Weather Conditions

S. V. ZAGIROVA, O. A. MIKHAILOV, V. V. ELSAKOV

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of RAS
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28
E-mail: zagirova@ib.komisc.ru*

The results of eddy covariance measurements of carbon dioxide and water fluxes above spruce forest in the middle taiga subzone from April to August in 2013 and 2016 are presented. The ecosystem of spruce forest turned from source to sink of CO₂ at average daily air temperatures below zero in late March and early April, in 2016 it was two weeks earlier than in 2013. The maximum net ecosystem exchange (NEE) of CO₂ was recorded at the end of June and the beginning of July. In 2016 the average daily NEE of spruce forest decreased at high air temperature and a low amount of precipitation at the beginning of the growing season, and turning from the sink of CO₂ to the source was observed in early August. Net exchange of CO₂ between spruce and the atmosphere from April to August in 2013 reached –327 g C/m², and in 2016 –174 g C/m². Seasonal evapotranspiration of spruce forest in those years was 239–247 mm / m², and the average value of the water use efficiency (WUE) for photosynthesis in the season was 2.3–3.3 g C/kg H₂O. WUE was relatively constant during the growing season as a result of a close relationship between the exchange of CO₂ and water, the main processes ensuring the production of organic matter in the spruce forest ecosystem.

Key words: spruce forest ecosystem, atmosphere, middle taiga, ecosystem net exchange of carbon dioxide, gross photosynthesis, ecosystem respiration, evapotranspiration, eddy covariance measurements.