

УДК 630\*182.48:582.475.4:630\*161.2

## ЭМИССИЯ CO<sub>2</sub> С ПОВЕРХНОСТИ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ЛИСТВЕННИЧНИКАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЭВЕНКИИ\*

© 2005 г. О. В. Масягина<sup>1</sup>, С. Г. Прокушкин<sup>1</sup>, А. П. Абаимов<sup>1</sup>, Ш. Мори<sup>2</sup>, Т. Койке<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

<sup>2</sup> FFPFI, Tohoku Research Center

Morioka 020-0123, Japan

<sup>3</sup> Hokkaido University Forests, FSC

Sapporo 060-0809, Japan

Поступила в редакцию 23.12.2004 г.

В течение вегетационного периода исследовано темновое дыхание доминантов напочвенного покрова лиственничных насаждений Центральной Эвенкии в зависимости от температуры воздуха и влажности изучаемых компонентов. На основании температурных зависимостей их дыхания определена эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова и вклад отдельных компонентов в общий вынос CO<sub>2</sub> с поверхности почвы лесных фитоценозов.

*Темновое дыхание, лиственничники, напочвенный покров, подстилка, эмиссия CO<sub>2</sub>.*

Северные леса являются основным резервуаром органического углерода на планете и в настоящее время в связи с прогнозируемым потеплением климата привлекают внимание исследователей [19, 28, 32]. Особый интерес представляет напочвенный покров, который в лесах на многолетней мерзлоте играет существенную роль в круговороте биогенных веществ и бюджете углерода [20, 29]. Под термином "напочвенный покров" понимают совокупность живого напочвенного покрова (мхи, лишайники, кустарнички, травянистые растения и др.), подстилки [10], запасы которых в условиях Крайнего Севера составляют значительные величины. Необходимость количественной оценки эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова не вызывает сомнений, поскольку не выявлены закономерности ее варьирования в зависимости от его состава, запаса, температуры и влажности. Целью исследований являлось определение величины темнового дыхания отдельных компонентов напочвенного покрова в течение вегетации и их вклада в общую эмиссию CO<sub>2</sub> с его поверхности в зависимости от варьирования биомассы в разных типах леса.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в июне-сентябре 2001 г. на постоянных пробных площадях (пр. пл.), заложенных в наиболее распространенных типах

лиственничных лесов (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) Центральной Эвенкии (64°18' с.ш., 100°11' в.д.): кустарничково-сфагновом (пр. пл. I-1); шикшево-толокнянковом (пр. пл. I-2); бруснично-зеленомошном (пр. пл. I-3); бруснично-голубичном зеленомошно-лишайниковом (пр. пл. II-2); багульниково-голубичном лишайниково-зеленомошном (пр. пл. IV-2). Насаждения отличаются по гидротермическому режиму почвы, продуктивности древостоев и мощности напочвенного покрова. Лесотаксационная характеристика лиственничников приведена в табл. 1.

Климатические и почвенные условия района исследований приведены в работах А.П. Абаимова с соавт. [1, 17] и Ю.И. Ершова [6, 7]. В течение всего периода исследований на метеостанции стационара Института леса СО РАН (пос. Тура) ежедневно в одно и тоже время проводился замер температуры воздуха и почвы (рис. 1). Средняя температура воздуха за изучаемый период составила +15.0°C, почвы на глубине 10 см +7.7°C, сумма осадков 300 мм.

В качестве объектов исследования использованы компоненты напочвенного покрова - сфагновые и зеленые мхи, кустистые лишайники (вместе с подстилкой и корнями растений) и кустарнички (*Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L., *Ledum palustre* L., *Empetrum nigrum* L., *Arctostafillos uva-ursi* L). Они являются доминантами в исследованных типах леса, имеют наибольшее проективное покрытие и биомассу по сравнению с другими видами. Сфагновые и зеленые мхи, кустистые ли-

Работа поддержана Красноярским краевым фондом науки в 2002-2003 гг. (13G042) и РФФИ (03-04-48037).

Таблица 1. Характеристика лиственных насаждений на пробных площадях\*

Пр. пл.	Положение в рельефе, тип лиственного насаждения	Состав	Средний возраст, лет	Средние диаметр, см/высота, м	Полнота	Густота, шт.га <sup>-1</sup>	Класс бонитета	Мощность живого напочвенного покрова и подстилки, см	Тип почв**
I - насаждения с незначительным развитием мохово-лишайникового покрова и подстилки (3-5 см)									
I-2	Поверхность цокольной террасы, шикшево-толокнянковый	9ЛцБ	83	6.2/6.1	0.2	770	V	3-5	Палевый гранузем
II - насаждения со средним развитием мохово-лишайникового покрова и подстилки (6-10 см)									
I-3	Средняя часть юго-западного склона, бруснично-зеленомошный	10Лц	86	6.6/8.2	0.57	4400	Vб	8-10	Криозем гомогенный
II-2	Поверхность надпойменной террасы, бруснично-голубичный зеленомошно-лишайниковый	10Лц	149-260	7.8/7.4	0.30	2450	Vб	8-10	Криозем тиксотропный
III - насаждения с мощным развитием мохово-лишайникового покрова и подстилки (11 см и более)									
I-1	Предсклоновое понижение, кустарничково-сфагновый	10Лц	83	4.0/4.2	0.16	2670	Vв	20-25	Криозем гомогенный
IV-2	Средняя часть коренного склона восточной экспозиции, багульниково-голубичный лишайниково-зеленомошный	10Лц	150	9.0/8.0	0.37	2500	Vб	15-20	Криозем тиксотропный

\* По данным А.П. Абаимова с соавт. [17], С.Г. Прокушкина и др.[13].

\*\* Типы почв приведены по данным Ю.И. Ершова [6].

шайники не дифференцировались по видовому составу. Данные о составе, проективном покрытии и биомассе напочвенного покрова коренных лиственных насаждений приведены в табл. 2.

Измерение интенсивности темного дыхания отдельных компонентов живого напочвенного покрова проводили в естественных условиях без нарушения его структуры при помощи инфракрасного газоанализатора Li-Cor 6200 (LI-COR, USA) с почвенной (темновой) респираторной ка-

мерой (6000-09 Soil Respiration Chamber), исключая возможность ассимиляции CO<sub>2</sub> растительностью. Объем камеры для измерения дыхания 962 см<sup>3</sup>, площадь почвенной поверхности камеры 78.5 см<sup>2</sup>, скорость потока воздуха 0.1-2 л мин<sup>-1</sup>. Респираторную камеру устанавливали на мохово-лишайниковый покров, заглубляя ее на 10 см. Поэтому в эмиссию CO<sub>2</sub> с поверхности живого напочвенного покрова входило автотрофное дыхание мхов, лишайников, корней и гетеротрофное

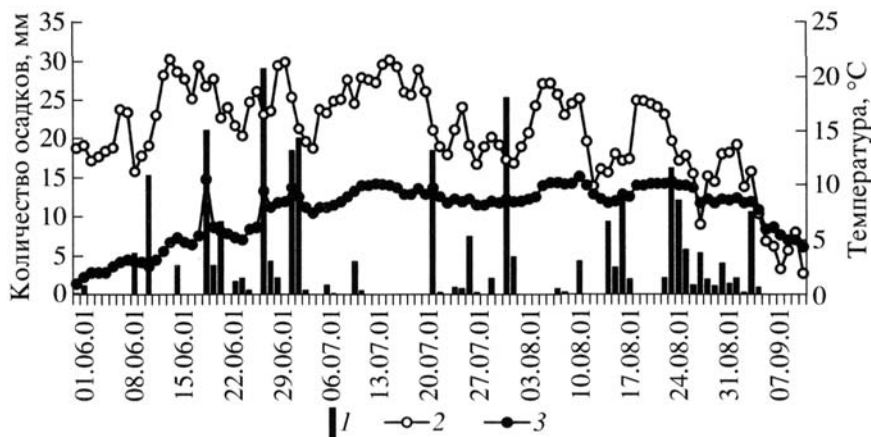


Рис. 1. Температура воздуха, почвы и количество осадков за период наблюдений: 1 - осадки, мм, 2 - температура воздуха, °C, 3 - температура почвы на глубине 10 см, °C.

дыхание подстилки и почвы с находившимися в них отмершими корнями растений.

При измерении дыхания у кустарничков камеру изолировали от мохово-лишайникового покрова на уровне корневой шейки при помощи изоляционных материалов, регистрируя таким образом только дыхание надземной части кустарничков.

В течение каждого месяца (с июня по сентябрь) изучали температурную зависимость интенсивности дыхания отдельных компонентов нижних ярусов фитоценозов в диапазоне температур в камере от +5 до +35...+40°C с 5° интервалом. Температура воздуха внутри камеры контролировалась по дисплею прибора с точностью до ±0.5°C. Для понижения температуры воздуха внутри камеры использовали пакеты со льдом, а для повышения - резервуары с горячей водой. Температура воздуха внутри респирационной камеры регистрировалась при помощи температурного сенсора (Linearized thermistor, точность ±0.5°C), установленного в камере. Каждому замеру дыхания при опытной температуре предшествовала 40-минутная экспозиция (период адаптации). Расчет интенсивности дыхания проводился на абсолютно сухую массу компонента. Для этого кустарнички и мохово-лишайниковый ярус с подстилкой и корнями после проведения эксперимента высушивались при 105°C до абсолютно сухой массы (а.с.м.).

В естественных условиях Центральной Эвенкии влажность компонентов напочвенного покрова, варьирующая в течение вегетации от 35 до 96%, не оказывала существенного влияния на интенсивность дыхания. Поэтому при расчете эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова в отдельные периоды вегетации учитывался лишь температурный фактор.

Количество CO<sub>2</sub>, выделяемое каждым компонентом напочвенного покрова (мхи и лишайники вместе с подстилкой и корнями, надземная часть кустарничков) лиственных насаждений за счет темного дыхания, рассчитывалось с учетом их запасов и температуры по формуле (1):

$$F^{\text{комп}} = \sum R^{\text{комп}}_{\text{сут}} B^{\text{комп}} \times 24 \times 10^{-6}, \quad (1)$$

где  $F^{\text{комп}}$  - выделение CO<sub>2</sub> с поверхности изученного компонента напочвенного покрова в процессе дыхания в отдельные периоды вегетации (кг га<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>);  $R^{\text{комп}}_{\text{сут}}$  - среднесуточная интенсивность дыхания компонента напочвенного покрова в изучаемый период (мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> а.с.м. ч<sup>-1</sup>) (формулы расчета приведены в табл. 3);  $B^{\text{комп}}$  - запас компонента напочвенного покрова (г га<sup>-1</sup>); 10<sup>-6</sup> - перевод мг CO<sub>2</sub> в кг CO<sub>2</sub>; 24 - число часов в сутках.

**Таблица 2.** Проективное покрытие (%) отдельных компонентов напочвенного покрова и их биомасса (т га<sup>-1</sup>) в лиственных насаждениях

Пр. пл.	Сфагновые мхи с подстилкой	Зеленые мхи с подстилкой	Лишайники с подстилкой	Кустарнички*	Общая биомасса, т га <sup>-1</sup>
I-1	20/81.39	26/4.48	32/8.08	27/0.69	94.64
I-2	-	-	8/9.12	33/3.60	12.72
I-3	-	55/57.72	6/10.95	14/2.07	70.74
II-2	-	47/19.99	34/14.48	17/2.12	36.59
IV-2	-	85/39.42	30/25.84	52/0.81	66.07

\* Кустарнички даны все вместе.

Примечание. Прочерк - данный вид отсутствует. Числитель - проективное покрытие, %; знаменатель - биомасса, т га<sup>-1</sup>.

В течение каждого месяца среднесуточное дыхание рассчитывалось с учетом среднесуточных температур из уравнений температурных зависимостей дыхания отдельного компонента напочвенного покрова, полученных нами (табл. 3).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что в северной тайге температура является основным лимитирующим фактором для функционирования лесных экосистем [4, 12]. При этом интенсивность дыхания растений, несмотря на их адаптацию к условиям Крайнего Севера, в значительной степени зависит от температуры [18]. Установлено, что интенсивность дыхания отдельных компонентов напочвенного покрова лиственных насаждений северной тайги при увеличении температуры воздуха от +5 до +35°C в зависимости от фазы их развития варьировала у зеленых мхов вместе с подстилкой и корнями от 0.02 до 0.60 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> а.с.м. ч<sup>-1</sup>, сфагновых мхов - от 0.02 до 0.49 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> а.с.м. ч<sup>-1</sup>, лишайников (с подстилкой и корнями) - от 0.02 до 0.37 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> а.с.м. ч<sup>-1</sup>, у надземной части кустарничков (багульник, брусника, голубика, толокнянка, шикша) - от 0.14 до 12.58 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> а.с.м. ч<sup>-1</sup> (рис. 2).

Интенсивность дыхания компонентов напочвенного покрова мохово-лишайниковых ассоциаций возрастала с увеличением температуры воздуха в экспоненциальной зависимости. У кустарничков же в течение вегетации отмечено два максимума интенсивности дыхания - в июле и в первую декаду сентября. Вероятно, первый максимум связан с активным процессом закладки генеративных органов (период бутонизации) и цветением [5, 15], а второй - с подготовкой к периоду покоя либо со стрессовой реакцией на раннеосен-

**Таблица 3.** Уравнения, описывающие зависимость дыхания компонентов напочвенного покрова от температуры воздуха

Компонент напочвенного покрова	Месяц	Уравнение*
Сфагновые мхи с подстилкой и корнями	Июнь	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0468e^{0.0206T}$
	Июль	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0581e^{0.0404T}$
	Август	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0788e^{0.0284T}$
	Сентябрь	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.1238e^{0.0297T}$
Зеленые мхи с подстилкой и корнями	Июнь	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0574e^{0.0211T}$
	Июль	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0433e^{0.0206T}$
	Август	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0619e^{0.0283T}$
	Сентябрь	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0881e^{0.0033T}$
Лишайники с подстилкой и корнями	Июнь	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0222e^{0.0247T}$
	Июль	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0575e^{0.0025T}$
	Август	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0361e^{0.0297T}$
	Сентябрь	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.0735e^{0.0342T}$
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. (надземная часть)	Июнь	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.8784e^{0.0314T}$
	Июль	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 2.9475e^{0.0222T}$
	Август	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 0.2946e^{0.0749T}$
	Сентябрь	$R_{\text{сут}}^{\text{комп}} = 4.137e^{0.0025T}$

\* В уравнении  $R_{\text{сут}}^{\text{комп}}$  - среднесуточная интенсивность дыхания компонента напочвенного покрова в изучаемый период, мг  $\text{CO}_2$   $\text{г}^{-1}$  а.с.м.  $\text{ч}^{-1}$ ;  $T$  - среднесуточная температура воздуха, °С.

ние заморозки [9]. У мхов и лишайников (вместе с подстилкой и корнями) в конце вегетации (сентябрь) также, несмотря на довольно низкую среднесуточную температуру воздуха (до 0°С), наблюдается некоторое повышение интенсивности дыхания (рис. 2). Это может быть связано с положительным градиентом температур в сентябре между напочвенным покровом и атмосферой, что вызывает увеличение потока  $\text{CO}_2$  с поверхности мохово-лишайникового покрова, отмеченное ранее А.В. Грязькиным и Е.В. Тарасовым [3]. Следовательно, в конце вегетации создаются более благоприятные условия для процесса диффузии  $\text{CO}_2$  из напочвенного покрова в атмосферу.

Интенсивность дыхания кустарничков в течение вегетационного периода на порядок выше, чем у мхов и лишайников. Было отмечено, что дыхание кустарничков при температуре воздуха +5°С несколько выше, чем при +10°С. Многие исследователи связывают это явление с изменением структурного состояния воды в растительных тканях в диапазоне температур -3...+5°С [2, 11, 22, 24].

Сходные данные, но с меньшим диапазоном варьирования дыхания при увеличении температуры воздуха от +5 до +30°С, зафиксированы У.Г. Лимбахом с соавт. [25] у брусники в условиях тундры Аляски.

Дыхание зеленых и сфагновых мхов вместе с подстилкой и корнями в течение вегетации изменялось незначительно и в среднем составляло 0.074...0.189 мг  $\text{CO}_2$   $\text{г}^{-1}$  а.с.м.  $\text{ч}^{-1}$  у зеленых и 0.078...0.241 мг  $\text{CO}_2$   $\text{г}^{-1}$  а.с.м.  $\text{ч}^{-1}$  у сфагновых мхов (табл. 4). Дыхание почвы с находящимися в ней корнями из-за низкой температуры было незначительным и варьировало от  $0.008 \pm 0.0006$  до  $0.012 \pm 0.0004$  мг  $\text{CO}_2$   $\text{г}^{-1}$  а.с.м.  $\text{ч}^{-1}$  в шикшево-толокнянковом лиственничнике. В связи с этим ее вклад в общее выделение  $\text{CO}_2$  с поверхности напочвенного покрова правомерно оценивать как минимальный.

На основе температурных зависимостей интенсивности дыхания напочвенного покрова в отдельные месяцы с учетом запасов его компонентов вместе с подстилкой и корнями в лиственничных насаждениях (табл. 2) было рассчитано выделение  $\text{CO}_2$  с поверхности этих ассоциаций в отдельные периоды вегетации. Эмиссия  $\text{CO}_2$  с поверхности зеленых мхов в кустарничково-сфагновом лиственничнике в среднем составляет 6.59-152.86 и 129.29-295.94 кг  $\text{CO}_2$   $\text{га}^{-1}$   $\text{сут}^{-1}$  с поверхности сфагновых мхов (табл. 4). Таким образом, ассоциации сфагновых и зеленых мхов, несмотря на низкую интенсивность их дыхания за счет больших запасов, являются существенным источником поступления  $\text{CO}_2$  в атмосферу. Вклад этих ассоциаций в выделение  $\text{CO}_2$  с поверхности напочвенного покрова вместе с кустарничками в течение вегетации составляет в зависимости от типа леса 2-86%.

Интенсивность дыхания лишайников (вместе с подстилкой и корнями) в среднем изменялась от 0.037 до 0.164 мг  $\text{CO}_2$   $\text{г}^{-1}$  а.с.м.  $\text{ч}^{-1}$  (табл. 4). С учетом их запасов в лиственничных насаждениях Центральной Эвенкии (табл. 2), величина выделения  $\text{CO}_2$  с поверхности лишайниковых ассоциаций в течение вегетации изменяется от 6.53 до 57.58 кг  $\text{CO}_2$   $\text{га}^{-1}$   $\text{сут}^{-1}$  (табл. 4), и их вклад в общую эмиссию  $\text{CO}_2$  с поверхности напочвенного покрова в исследуемых сообществах составляет 4-32%.

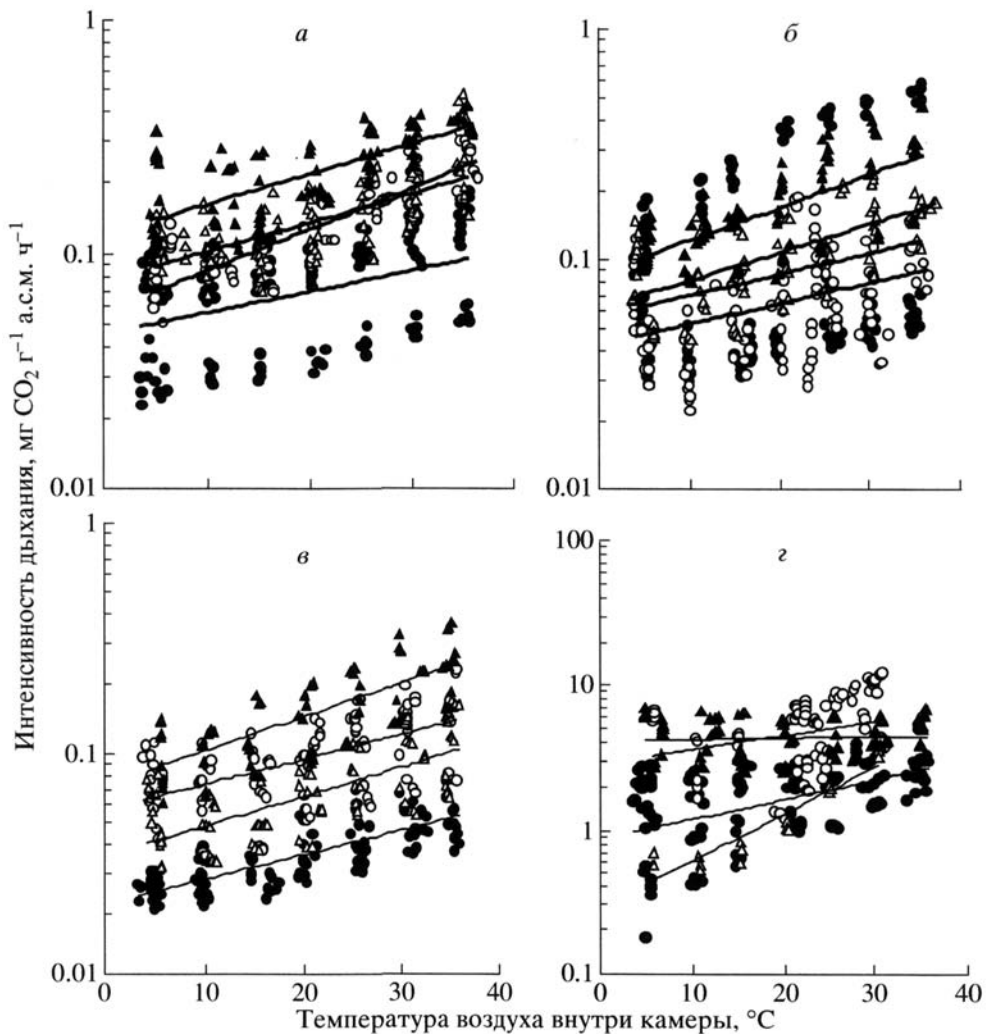


Рис. 2. Интенсивность темного дыхания отдельных компонентов напочвенного покрова в зависимости от температуры: а - сфагновые мхи с подстилкой и корнями; б - зеленые мхи с подстилкой и корнями; в - лишайники с подстилкой и корнями; г - *Vaccinium vitis-idaea* L.

В целом вклад мохово-лишайниковых ассоциаций в эмиссию CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова в отдельных листовничниках в течение вегетационного периода варьирует от 10 до 94% от ее общей величины.

Дыхание кустарничков в период наблюдений в среднем составляло 0.65-5.54 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> а.с.м. ч<sup>-1</sup>. С учетом их запасов в исследуемых насаждениях (табл. 2) выделение CO<sub>2</sub> надземной частью кустарничков составляет 0.22-99.70 кг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup> (табл. 4). Следовательно, дыхание кустарничков в некоторых типах листовничников является существенной составляющей суммарной эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова. Их вклад может изменяться от 6 до 90% от общей величины выделения CO<sub>2</sub> (рис. 3). При этом наиболее интенсивным дыханием характеризуется багульник болотный, а минимальным - голубика.

Величина эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова была наибольшей в июле - в период активного роста, что связано с повышением затрат дыхания на формирование и развитие тканей растений в этот период. Одним из основных показателей эффективности дыхания является температурный коэффициент дыхания Q<sub>10</sub> [14]. Его величина у зеленых мхов с подстилкой и корнями в диапазоне температур +5...+35°C изменялась от 0.96 до 1.61, у сфагновых мхов с подстилкой и корнями - от 0.92 до 1.88, у лишайников с подстилкой - от 0.99 до 1.55, у кустарничков - от 0.63 до 3.42 (рис. 4). Значения Q<sub>10</sub> менее 1.88 у мхов и лишайников в течение всей вегетации свидетельствуют о преимущественном влиянии температуры не на дыхание растительности, микрофлоры и беспозвоночных, а на физическое выделение CO<sub>2</sub> (т.е. на диффузию CO<sub>2</sub>) [14]. Подобные пределы варьирования температурно-

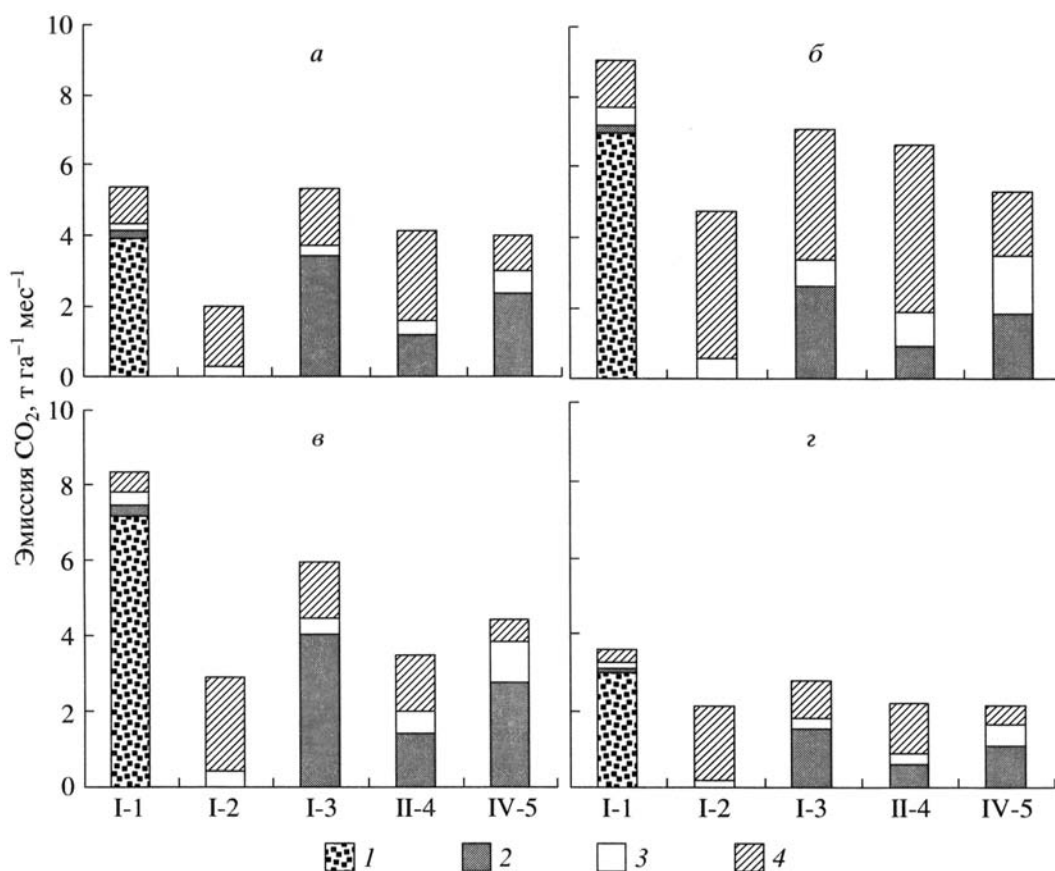


Рис. 3. Эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности моховых (сфагновых и зеленомошных) и лишайниковых ассоциаций с кустарничками: а - июнь, б - июль, в - август, г - сентябрь; 1 - сфагнум, 2 - зеленые мхи, 3 - лишайники, 4 - кустарнички; I-1, I-2, I-3, II-2, IV-2 - номер пр. пл.

го коэффициента дыхания ( $Q_{10}$ ) напочвенного покрова приводит и объясняет их причины Е.Е. Ялынская [16] в сосняке черничном. Она также высказывает предположение об участии в эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова не только ферментативного процесса дыхания организмов, но и физического процесса - газовой диффузии. Некоторые исследователи отмечают высокий температурный коэффициент дыхания ( $Q_{10}$ ) у растений в диапазоне низких температур (+5...+10°C) [33], однако он встречается только у нехолодоустойчивых видов в период их адаптации к низким температурам. В то же время Л.М. Лукьянова с соавт. [9], наоборот, отмечает высокие значения  $Q_{10}$  в диапазоне низких температур у кустарничков и травянистых растений Хибинского массива, адаптированных к температурам Севера. Это противоречит отмеченному ранее, но, как предполагают авторы, здесь может иметь значение используемый метод исследования. В условиях многолетней мерзлоты Центральной Эвенкии подобного увеличения температурного коэффициента дыхания в диапазоне низких температур (+5...+15°C) нами не на-

блюдалось, что может свидетельствовать об адаптации исследуемых видов в процессе эволюции к температурным условиям Крайнего Севера.

Кроме того, следует отметить, что температурный коэффициент дыхания у летнезеленых кустарничков по сравнению с вечнозелеными выше ( $Q_{10} = 1.55$  и  $1.29...1.38$  соответственно), что указывает на их большую чувствительность к изменению температуры, и для нормального функционирования в экстремальных условиях им требуются дополнительные затраты энергии.

Среди рассматриваемых типов леса максимальная величина эмиссии углекислоты с поверхности напочвенного покрова в течение вегетационного периода характерна для лиственничника кустарничково-сфагнового - пр. пл. I-1 (табл. 5). Это связано с преобладанием в этом сообществе ассоциаций из сфагновых мхов и их значительными запасами (табл. 2). Поэтому, несмотря на низкую в целом интенсивность дыхания сфагновых мхов (рис. 2, а), суммарное выделение ими углекислоты оказывается значительным (рис. 3). Эмиссия углекислоты с поверхности остальных

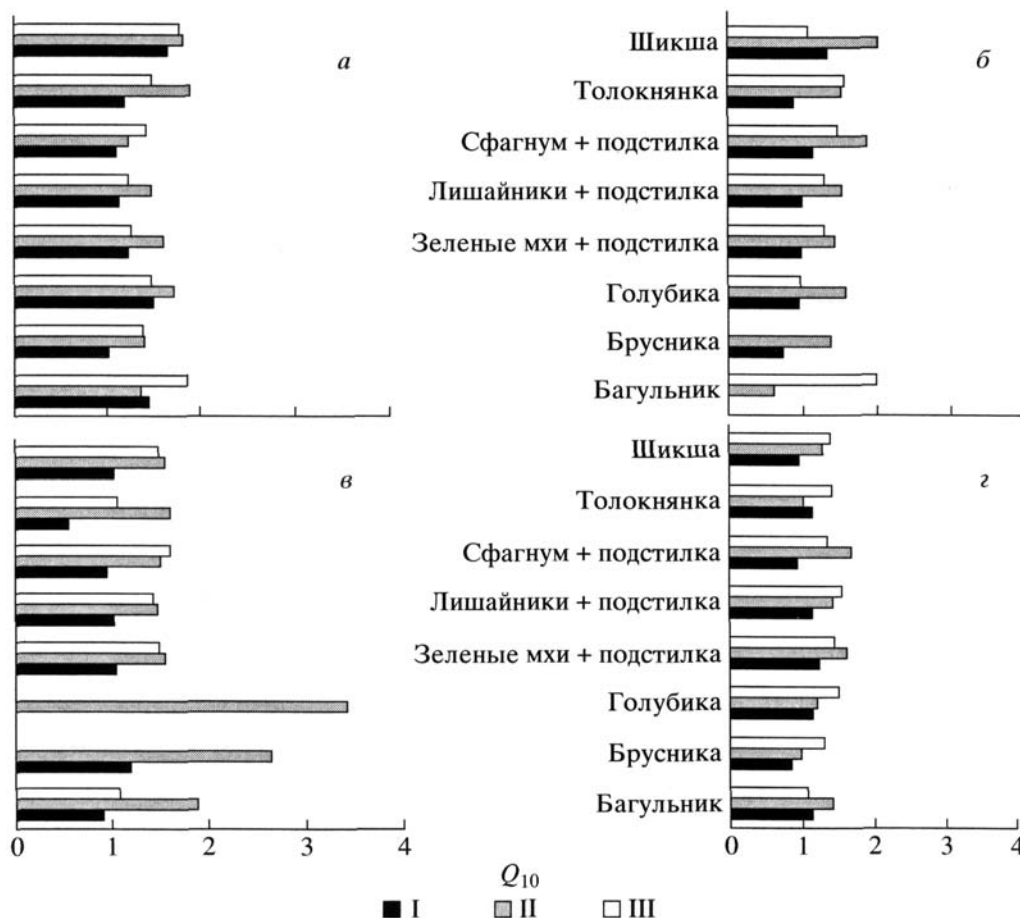


Рис. 4. Температурный коэффициент дыхания ( $Q_{10}$ ) отдельных компонентов напочвенного покрова в течение вегетации: а - июнь, б - июль, в - август, г - сентябрь; I - 5-15°C, II - 15-25°C, III - 25-35°C.

ассоциаций в этом фитоценозе не превышает 30% от ее общей величины.

Биомасса надземной части кустарничков составляет около 0.7% от общей биомассы напочвенного покрова на пр. пл. I-1; 28 - на пр. пл. I-2; 2.9 - на пр. пл. I-3; 5.8 - на пр. пл. II-2; 1.2% - на пр. пл. IV-2. Поэтому кустарнички наряду со мхами (с подстилкой) также являются важной составляющей суммарной эмиссии углекислоты напочвенным покровом, особенно в июле, когда происходит их активный рост. Суммарный вклад кустарничков может изменяться от 6 до 90% от общей эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова в зависимости от типа леса. Лишь в лиственничнике шикшево-толокнянковом интенсивность эмиссии CO<sub>2</sub> кустарничками превосходит аналогичную величину, установленную для лишайниковых ассоциаций.

Вклад мохово-лишайниковой ассоциации в выделение CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова варьирует незначительно. Вероятно, это связано со стабильностью погодных условий в период наблюдений 2001 г. (рис. 1). Поскольку рас-

пределение осадков было достаточно равномерным (июнь - 99, июль - 99, август - 87, первая декада сентября - 15 мм), оно не сказывалось на физических параметрах напочвенного покрова и подстилки (пористость сложения, размер пор, воздухопроницаемость и т.д.), а следовательно, и на скорости диффузии CO<sub>2</sub> через напочвенный покров из мхов и лишайников. Поэтому их вклад в общее выделение CO<sub>2</sub> напочвенным покровом был стабильным в течение всего периода и особенно в насаждениях со значительными запасами биомассы этих компонентов (пр. пл. I-1, I-3 и IV-2). Эмиссия углекислоты с поверхности мохово-лишайниковых ассоциаций в этих фитоценозах в соответствии с изменениями температуры варьировала в пределах 20%. Лишь в июле произошло некоторое снижение вклада мохово-лишайниковых ассоциаций в общее выделение CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова, что связано с увеличением вклада дыхания кустарничков в этот период.

Суммарная эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова лиственничников за июнь-сентябрь составляет 114...257 кг га<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>, или

Таблица 4. Дыхание отдельных компонентов напочвенного покрова и эмиссия CO<sub>2</sub> с их поверхности

Компонент напочвенного покрова	Интенсивность дыхания, мг CO <sub>2</sub> г <sup>-1</sup> а.с.м. ч <sup>-1</sup> *				Эмиссия CO <sub>2</sub> , кг CO <sub>2</sub> га <sup>-1</sup> сут <sup>-1</sup>			
	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Зеленые мхи с подстилкой и корнями	0.146 ± 0.014	0.074 ± 0.004	0.123 ± 0.006	0.189 ± 0.011	от 8.80 ± 0.10 до 113.42 ± 1.33	от 6.59 ± 0.07 до 84.90 ± 0.89	от 10.01 ± 0.16 до 128.92 ± 2.07	от 11.87 ± 0.48 до 152.86 ± 6.17
Сфагновые мхи То же	0.078 ± 0.003	0.149 ± 0.007	0.155 ± 0.008	0.241 ± 0.010	129.29 ± 1.48	225.04 ± 4.63	231.75 ± 3.74	295.94 ± 10.72
Лишайники То же	0.037 ± 0.001	0.105 ± 0.005	0.074 ± 0.004	0.164 ± 0.009	от 6.53 ± 0.09 до 20.87 ± 0.29	от 17.01 ± 0.22 до 54.38 ± 0.69	от 10.74 ± 0.18 до 34.35 ± 0.58	от 18.00 ± 0.75 до 57.58 ± 2.41
Багульник**	1.37 ± 0.06	3.19 ± 0.14	1.33 ± 0.06	2.86 ± 0.16	от 4.00 ± 0.10 до 41.92 ± 1.02	от 9.52 ± 0.09 до 99.70 ± 0.97	от 3.99 ± 0.11 до 41.80 ± 1.11	от 7.38 ± 0.21 до 77.31 ± 2.25
Брусника**	1.88 ± 0.08	5.54 ± 0.32	1.43 ± 0.26	4.56 ± 0.15	от 2.15 ± 0.04 до 16.83 ± 0.29	от 6.17 ± 0.07 до 48.35 ± 0.55	от 1.27 ± 0.05 до 9.95 ± 0.42	от 6.07 ± 0.02 до 47.44 ± 0.14
Голубика**	3.17 ± 0.13	3.19 ± 0.14	1.52 ± 0.16	3.10 ± 0.20	от 0.60 ± 0.02 до 27.50 ± 0.72	от 0.57 ± 0.01 до 26.33 ± 0.27	от 0.22 ± 0.01 до 10.01 ± 0.58	от 0.37 ± 0.02 до 17.15 ± 0.76
Толокнянка**	0.85 ± 0.04	1.45 ± 0.06	1.10 ± 0.04	2.84 ± 0.10	19.31 ± 0.50	35.04 ± 0.50	30.71 ± 0.12	69.47 ± 1.29
Шикша**	0.65 ± 0.04	1.40 ± 0.07	1.20 ± 0.06	2.06 ± 0.07	от 0.41 ± 0.01 до 16.19 ± 0.54	от 0.93 ± 0.02 до 36.56 ± 0.74	от 0.87 ± 0.01 до 33.99 ± 0.57	от 1.55 ± 0.03 до 60.76 ± 1.09

\* Среднемесячная интенсивность дыхания получена на основании температурных зависимостей дыхания в течение каждого месяца.

\*\* Только для пр. пл. I-1, I-2, I-3.



12...26 т га<sup>-1</sup> за 102 сут (табл. 5). Полученные величины эмиссий CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова лиственных экосистем Центральной Эвенкии превосходят уровень его выделения тундровыми экосистемами и экосистемами северных болот [8, 21, 30, 31].

Надземная биомасса древостоя в бруснично-голубичном зеленомошно-лишайниковом лишайничнике (пр. пл. II-2) с густотой древостоя 2450 шт. га<sup>-1</sup> и средней высотой 5.5 м составляет 39 т га<sup>-1</sup> [23]. Дыхание надземной части 200-летней лиственницы Гмелина в этом древостое в среднем составляет 6.9  $\mu\text{моль CO}_2 \text{ дерево}^{-1} \text{ с}^{-1}$  при температуре воздуха +20°C [26]. Следовательно, выделение CO<sub>2</sub> надземной частью древостоя составляет около 64 кг га<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>. Биомасса живого напочвенного покрова и подстилки с корнями в этом типе леса оценивается нами в 33.6 т га<sup>-1</sup> [27], а выделение CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова составляет 159 кг га<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>. Следовательно, с поверхности напочвенного покрова при суммарной биомассе, практически равной биомассе древостоя, выделяется углекислоты в 2.5 раза больше, чем с надземной части древостоя (рис. 3). Если сравнить усредненную величину выделения CO<sub>2</sub> древостоем с показателями эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности живого напочвенного покрова рассматриваемых лесных фитоценозов, можно предположить, что доля последнего составляет 65-80% общего выноса CO<sub>2</sub> лиственными экосистемами.

**Заключение.** Таким образом, в результате выполненных исследований определена температурная зависимость дыхания кустарничков и мохово-лишайникового покрова (с подстилкой и корнями) в отдельные сроки вегетации. На основании этих данных выполнена оценка сезонной эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности живого напочвенного покрова и почвы.

Установлено, что продуцирование CO<sub>2</sub> напочвенным покровом в коренных лиственничниках Центральной Эвенкии варьирует в зависимости от типа леса. Сезонная динамика дыхания мхов и лишайников (вместе с подстилкой и корнями) не выражена, в то время как у кустарничков она отчетливо прослеживается. В их сезонном дыхании отмечено два максимума - в июле и сентябре и минимум - в августе. Эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности мохово-лишайниковых ассоциаций и особенно в сфагновой составляет значительную часть от общей эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова и в зависимости от типа леса может изменяться от 10 до 94% от суммарной эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова. Вклад дыхания почвы в общее выделение CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова незначителен. Вклад дыхания кустарничков в зависимости от типа леса

**Таблица 5.** Эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова и древостоя в лиственных насаждениях\*

Растительная ассоциация	Эмиссия CO <sub>2</sub> , кг CO <sub>2</sub> га <sup>-1</sup> сут <sup>-1</sup> **
Древостой	
Бруснично-голубичный зеленомошно-лишайниковый лишайничник (пр. пл. II-2)	64*
Напочвенный покров лишайничников	
Кустарничково-сфагновый лишайничник (пр. пл. I-1)	257
Шикшево-толокнянковый лишайничник (пр. пл. I-2)	114
Багульниково-брусничный зеленомошный лишайничник (пр. пл. I-3)	206
Бруснично-голубичный зеленомошно-лишайниковый лишайничник (пр. пл. II-2)	159
Багульниково-голубичный лишайниково-зеленомошный лишайничник (пр. пл. IV-2)	154

\* В среднем за вегетационный период.

\*\* По данным [26].

может изменяться от 6 до 90% общей эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности нижних ярусов лиственных ассоциаций.

Суммарная эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности напочвенного покрова может достигать 114...257 кг CO<sub>2</sub> га<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup> и составлять значительную долю от выноса CO<sub>2</sub> из лесных экосистем северной тайги. В исследованных насаждениях она превышает величину эмиссии углекислоты древостоем, что необходимо учитывать при изучении потоков CO<sub>2</sub> в этом регионе.

\* \* \*

Авторы признательны сотрудникам лаборатории лесоведения Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН канд. биол. наук О.А. Зыряновой и канд. биол. наук Т.Н. Бугаенко за предоставление сведений по проективному покрытию компонентов живого напочвенного покрова.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А.* Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН, 1997. 208 с.
2. *Альтергот В.Ф., Хитрово Е.В.* Дыхательный метаболизм как показатель сезонной метаболической активности древесных растений в Западной

- Сибири // Физиол. растений. 1970. Т. 17. Вып. 6. С. 1156-1163.
3. Грязькин А.В., Тарасов Е.В. Динамика выделения CO<sub>2</sub> из почвы в связи с факторами внешней среды // Экология и защита леса. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА, 1988. С. 16-19.
  4. Димо В.Н. Теплового режим почв СССР. М.: Колос, 1972. 359 с.
  5. Евдокимова Р.М. Рост и интенсивность дыхания побегов *Oxycoccus palustris* (Ericaceae) // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1237-1240.
  6. Еришов Ю.И. Закономерности почвообразования в пределах Средне-Сибирского плоскогорья // Почвоведение. 1995. № 7. С. 805-810.
  7. Еришов Ю.И. Почвенно-географическое районирование Красноярского края // География и природные ресурсы. 1998. № 2. С. 110-118.
  8. Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Иващенко А.И. Послепожарные изменения углеродного цикла в южных тундрах // Экология. 1998. № 4. С. 272-276.
  9. Лукьянова Л.М., Локтева Т.Н., Булычева Т.М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский массив). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1986. 126 с.
  10. Мелехов И.С. Лесоведение. Учебник для вузов. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 408 с.
  11. Мирославов Е.А. Структурные адаптации растений к холодному климату // Ботан. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 20-26.
  12. Поздняков Л.К. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука, 1986. 192 с.
  13. Прокушкин С.Г., Абаимов А.П., Прокушкин А.С., Каверзина Л.Н. Азотное питание лиственничников на мерзлотных почвах Средней Сибири // Сиб. экологический журн. 2002. № 2. С. 203-211.
  14. Семихатова О.В. Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений // Ботан. журн. 1968. Т. 53. № 8. С. 1069-1084.
  15. Шувалова Н.П. О различии в скорости CO<sub>2</sub>-газообмена листьев у *Perilla osuroides* (Lamiaceae) на коротком дне и при непрерывном освещении // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 1017-1021.
  16. Ялынская Е.Е. CO<sub>2</sub>-газообмен почвы и напочвенного покрова в сосняке черничном // Экология. 1999. № 6. С. 411-415.
  17. Abaimov A.P., Prokushkin S.G., Matsuura Y., Osawa A., Takenaka A., Kajimoto T. Wildfire and cutting effect on larch ecosystem permafrost dynamics in Central Siberia // Proc. of the 7<sup>th</sup> Symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1998 / Eds. Shibuya M. et al. Japan, Sapporo, 1999. P. 48-58.
  18. Amthor J.S. Plant respiratory responses to the environment and their effects on the carbon balance // Plant-Environmental Interactions / Ed. Wilkinson R.E. N.Y.: Marcel Dekker, 1994. P. 501-554.
  19. Apps M.J. Carbon budget of the boreal forests of the American continent. - Boreal Forests and Environment: Local, Regional and Global Scales // Abstracts of XI International Conference IBFRA and Workshop GOF, 5-9 Aug. 2002, Krasnoyarsk, Russia. V.N. Sukachev Institute of Forest. Siberian Branch. Russian Academy of Sciences, 2002. P. 8.
  20. Fukuda M. Occurrence of Ice-complex (Edoma) in Lena river delta region and big Lhyavosky island, high Arctic Eastern Siberia // Proc. of the 2<sup>th</sup> Symposium on the Joint Siberian Permafrost Studies between Japan and Russia in 1993. Japan, Tsukuba, 1994. P. 5-13.
  21. Harazono Y., Mano M., Yoshimoto M., Vourlitis G.L., Oechel W.C. CO<sub>2</sub> budget of the wet sedge tundra ecosystems in Alaska, analyzed by continuous flux measurements and a tundra CO<sub>2</sub> budget model (TCBM) // Proc. of the 6<sup>th</sup> symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1997. Japan, Sapporo, 1998. P. 159-174.
  22. Higgins P.D., Spomer G.G. Soil temperature effects on root respiration and the ecology of alpine and subalpine plants // Bot. Gaz. 1976. № 137(2). P. 110-120.
  23. Kajimoto T., Matsuura Y., Sofronov M.A., Volokitina A.V., Mori S., Osawa A., Abaimov A.P. Above- and belowground biomass and net primary production of a *Larix gmelinii* stand near Tura, central Siberia // Tree Physiology. 1999. № 19. P. 815-822.
  24. Landhausser S.M., Wein R.W., Lange P. Gas exchange and growth of three arctic tree-line tree species under different soil temperature and drought preconditioning regimes // Can. J. Bot. 1996. V. 74. № 5. P. 86-93.
  25. Limbach W.H., Oechel W.C., Lowell W. Photosynthetic and respiratory responses to temperature and light of three Alaskan tundra growth forms // Holarctic ecology. 1982. № 5. P. 150-157.
  26. Mori S., Prokushkin S.G., Masyagina O.V., Kajimoto T., Zyryanova O.A., Abaimov A.P., Koike T., Matsuura Y., Ueda R. Daytime whole-tree respiration under controlled air temperature utilising heat of permafrost and wood fire in a Siberian larch forest // Proc. of the 6<sup>th</sup> symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1997. Japan, Sapporo, 1998. P. 11-17.
  27. Prokushkin S.G., Abaimov A.P., Prokushkin A.S., Korotki T.I., Zyryanova O.A., Kajimoto T., Osawa A. Biomass of understory, ground vegetation and litter in larch ecosystems on permafrost soils of Central Siberia // Proc. of the 9<sup>th</sup> symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 2000. 23-24 Jan. 2001, Japan. Sapporo, 2001. P. 61-67.
  28. Raich J.W., Schlesinger W.H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate // Tellus. 1992. № 44B. P. 81-99.
  29. Schulze E.-D., Wirth C., Rebmann C., Vygodskaya N.N., Kelliher E.M., Valentini R. Carbon assimilation and growth of pine forest in Central Siberia // Abstracts of Workshop on Spatial-Temporal dimensions of high-latitude Ecosystem Change (The Siberian IGBP Transect). Krasnoyarsk, 1997. № 66. P. 29-30.
  30. Silvola J., Alm J., Ahlholm U., Nykanen H., Martikainen P.J. CO<sub>2</sub> fluxes from peat in boreal mires under varying temperature and moisture conditions // J. of ecology. 1996. № 84. P. 219-228.
  31. Vourlitis G.L., Harazono Y., Oechel W.C., Yoshimoto M., Mano M. Spatial and temporal variations in hectare-scale net CO<sub>2</sub> flux, respiration and gross primary pro-

- duction of Arctic tundra ecosystems // Functional ecology. 2000. № 14. P. 203-214.
32. Wang Y.P., Polglase P.J. Carbon balance in the tundra, boreal forest and humid tropical forest during climate change: scaling up from leaf physiology and soil carbon dynamics in Amazonia from 1992 to 1993 // Plant, Cell and Environ. 1995. V. 18. № 10. P. 1226-1244.
33. Yokota T., Hagihara A. Seasonal change in the temperature coefficient  $Q_{10}$  for respiration of field-grown Hinoki Cypress (*Chamaecyparis obtusa*) trees // J. For. Res. 1996. № 1. P. 165-168.

## **Carbon Dioxide Emission from the Ground Plant Cover in Larch Forests of Central Evenkia**

**O. V. Masyagina, S. G. Prokushkin, A. P. Abaimov, S. Mori, and T. Koike**

The dark respiration of dominant species of the ground cover in larch forests of Central Evenkia was studied during a growing period related to air temperature and humidity. The CO<sub>2</sub> emission from the ground plant cover and its contribution to the total CO<sub>2</sub> evolution from the forests was determined based on the temperature-respiration rate dependence of dominating plant cover components.