ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2005, № 6, с. 19-29

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*182.48:582.475.4:630*161.2

ЭМИССИЯ CO_2 С ПОВЕРХНОСТИ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ЛИСТВЕННИЧНИКАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЭВЕНКИИ*

© 2005 г. О. В. Масягина[1], С. Г. Прокушкин[1], А. П. Абаимов[1], Ш. Мори[2], Т. Койке[3]

[1] *Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН*
660036 Красноярск, Академгородок
[2] *FFPFI, Tohoku Research Center*
Morioka 020-0123, Japan
[3] *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_2 с поверхности напочвенного покрова и вклад отдельных компонентов в общий вынос CO_2 с поверхности почвы лесных фитоценозов.

Темновое дыхание, лиственничники, напочвенный покров, подстилка, эмиссия CO_2.

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_2 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_2 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°С, почвы на глубине 10 см +7.7°С, 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 лиственничных насаждений на пробных площадях*

Пр. пл.	Положение в рельефе, тип лиственничника	Состав	Средний возраст, лет	Средние диаметр, см/высота, м	Полнота	Густота, шт. га$^{-1}$	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 лиственничников приведены в табл. 2.

Измерение интенсивности темнового 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) респирационной камерой (6000-09 Soil Respiration Chamber), исключающей возможность ассимиляции CO_2 растительностью. Объем камеры для измерения дыхания 962 см^3, площадь почвенной поверхности камеры 78.5 см^2, скорость потока воздуха 0.1-2 л мин$^{-1}$. Респирационную камеру устанавливали на мохово-лишайниковый покров, заглубляя ее на 10 см. Поэтому в эмиссию CO_2 с поверхности живого напочвенного покрова входило автотрофное дыхание мхов, лишайников, корней и гетеротрофное

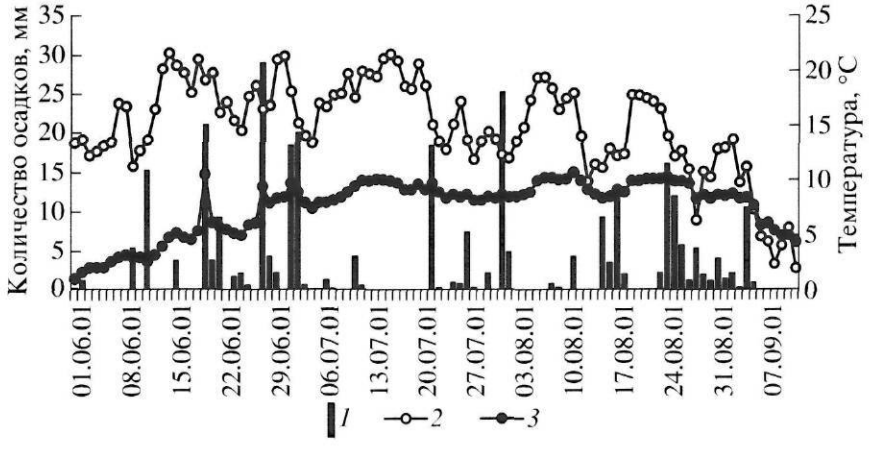

Рис. 1. Температура воздуха, почвы и количество осадков за период наблюдений: *1* – осадки, мм, *2* – температура воздуха, °С, *3* – температура почвы на глубине 10 см, °С.

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°С с 5° интервалом. Температура воздуха внутри камеры контролировалась по дисплею прибора с точностью до ±0.5°С. 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°С),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°С 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_2 с поверхности напочвенного покрова в отдельные периоды вегетации учитывался лишь температурный фактор.

Количество CO_2, выделяемое каждым компонентом напочвенного покрова (мхи и лишайники вместе с подстилкой и корнями, надземная часть кустарничков) лиственничных насаждений за счет темнового дыхания, рассчитывалось с учетом их запасов и температуры по формуле (1):

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

где $F^{комп}$ - выделение CO_2 с поверхности изученного компонента напочвенного покрова в процессе дыхания в отдельные периоды вегетации (кг га$^{-1}$ сут$^{-1}$); $R_{сут}^{комп}$ - среднесуточная интенсивность дыхания компонента напочвенного покрова в изучаемый период (мг CO_2 г$^{-1}$ а.с.м. ч$^{-1}$) (формулы расчета приведены в табл. 3); $B^{комп}$ - запас компонента напочвенного покрова (г га$^{-1}$); 10^{-6} - перевод мг CO_2 в кг CO_2; 24 - число часов в сутках.

Таблица 2. Проективное покрытие (%) отдельных компонентов напочвенного покрова и их биомасса (т га$^{-1}$) в лиственничных насаждениях

Пр. пл.	Сфагновые мхи с подстилкой	Зеленые мхи с подстилкой	Лишайники с подстилкой	Кустарнички*	Общая биомасса, т га$^{-1}$
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$^{-1}$.

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 лиственничников северной тайги при увеличении температуры воздуха от +5 до +35°С в зависимости от фазы их развития варьировала у зеленых мхов вместе с подстилкой и корнями от 0.02 до 0.60 мг CO_2 г$^{-1}$ а.с.м. ч$^{-1}$ сфагновых мхов - от 0.02 до 0.49 мг CO_2 г$^{-1}$ а.с.м. ч$^{-1}$ лишайников (с подстилкой и корнями) - от 0.02 до 0.37 мг CO_2 г$^{-1}$ а.с.м. ч$^{-1}$, у надземной части кустарничков (багульник, брусника, голубика, толокнянка, шикша) - от 0.14 до 12.58 мг CO_2 г$^{-1}$ а.с.м. ч$^{-1}$ (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	$R_{сут}^{комп} = 0.0468e^{0.0206T}$
	Июль	$R_{сут}^{комп} = 0.0581e^{0.0404T}$
	Август	$R_{сут}^{комп} = 0.0788e^{0.0284T}$
	Сентябрь	$R_{сут}^{комп} = 0.1238e^{0.0297T}$
Зеленые мхи с подстилкой и корнями	Июнь	$R_{сут}^{комп} = 0.0574e^{0.0211T}$
	Июль	$R_{сут}^{комп} = 0.0433e^{0.0206T}$
	Август	$R_{сут}^{комп} = 0.0619e^{0.0283T}$
	Сентябрь	$R_{сут}^{комп} = 0.0881e^{0.0033T}$
Лишайники с подстилкой и корнями	Июнь	$R_{сут}^{комп} = 0.0222e^{0.0247T}$
	Июль	$R_{сут}^{комп} = 0.0575e^{0.0025T}$
	Август	$R_{сут}^{комп} = 0.0361e^{0.0297T}$
	Сентябрь	$R_{сут}^{комп} = 0.0735e^{0.0342T}$
Vaccinium vitis-idaea L. (надземная часть)	Июнь	$R_{сут}^{комп} = 0.8784e^{0.0314T}$
	Июль	$R_{сут}^{комп} = 2.9475e^{0.0222T}$
	Август	$R_{сут}^{комп} = 0.2946e^{0.0749T}$
	Сентябрь	$R_{сут}^{комп} = 4.137e^{0.0025T}$

* В уравнении $R_{сут}^{комп}$ – среднесуточная интенсивность дыхания компонента напочвенного покрова в изучаемый период, мг CO_2 $г^{-1}$ а.с.м. $ч^{-1}$; 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 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 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 CO_2 $г^{-1}$ а.с.м. $ч^{-1}$ у зеленых и 0.078...0.241 мг CO_2 $г^{-1}$ а.с.м. $ч^{-1}$ у сфагновых мхов (табл. 4). Дыхание почвы с находящимися в ней корнями из-за низкой температуры было незначительным и варьировало от 0.008 ± 0.0006 до 0.012 ± 0.0004 мг CO_2 $г^{-1}$ а.с.м. $ч^{-1}$ в шикшево-толокнянковом лиственничнике. В связи с этим ее вклад в общее выделение 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 CO_2 с поверхности этих ассоциаций в отдельные периоды вегетации. Эмиссия CO_2 с поверхности зеленых мхов в кустарничково-сфагновом лиственничнике в среднем составляет 6.59-152.86 и 129.29-295.94 кг CO_2 $га^{-1}$ $сут^{-1}$ 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 CO_2 в атмосферу. Вклад этих ассоциаций в выделение 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 CO_2 $г^{-1}$ а.с.м. $ч^{-1}$ (табл. 4). С учетом их запасов в лиственничных насаждениях Центральной Эвенкии (табл. 2), величина выделения CO_2 с поверхности лишайниковых ассоциаций в течение вегетации изменяется от 6.53 до 57.58 кг CO_2 $га^{-1}$ $сут^{-1}$ (табл. 4), и их вклад в общую эмиссию CO_2 с поверхности напочвенного покрова в исследуемых сообществах составляет 4-32%.

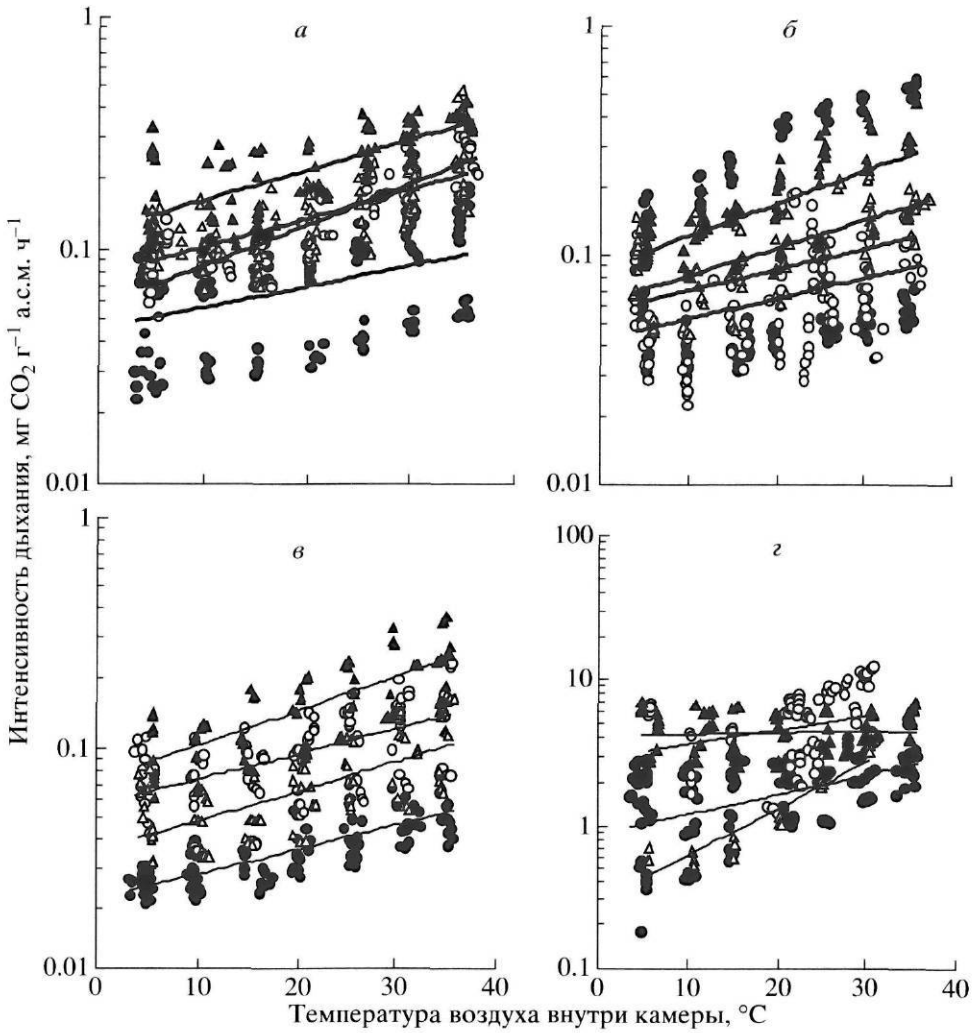

Рис. 2. Интенсивность темнового дыхания отдельных компонентов напочвенного покрова в зависимости от температуры: *а* – сфагновые мхи с подстилкой и корнями; *б* – зеленые мхи с подстилкой и корнями; *в* – лишайники с подстилкой и корнями; *г* – *Vaccinium vitis-idaea* L.

В целом вклад мохово-лишайниковых ассоциаций в эмиссию CO_2 с поверхности напочвенного покрова в отдельных лиственничниках 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_2 $г^{-1}$ а.с.м. $ч^{-1}$. С учетом их запасов в исследуемых насаждениях (табл. 2) выделение CO_2 надземной частью кустарничков составляет 0.22-99.70 кг CO_2 $га^{-1}$ $сут^{-1}$ (табл. 4). Следовательно, дыхание кустарничков в некоторых типах лиственничников является существенной составляющей суммарной эмиссии CO_2 с поверхности напочвенного покрова. Их вклад может изменяться от 6 до 90% от общей величины выделения CO_2 (рис. 3). При этом наиболее интенсивным дыханием характеризуется багульник болотный, а минимальным - голубика.

Величина эмиссии CO_2 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_{10} [14]. Его величина у зеленых мхов с подстилкой и корнями в диапазоне температур +5...+35°С 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_{10} 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_2 (т.е. на диффузию CO_2) [14]. Подобные пределы варьирования температурно-

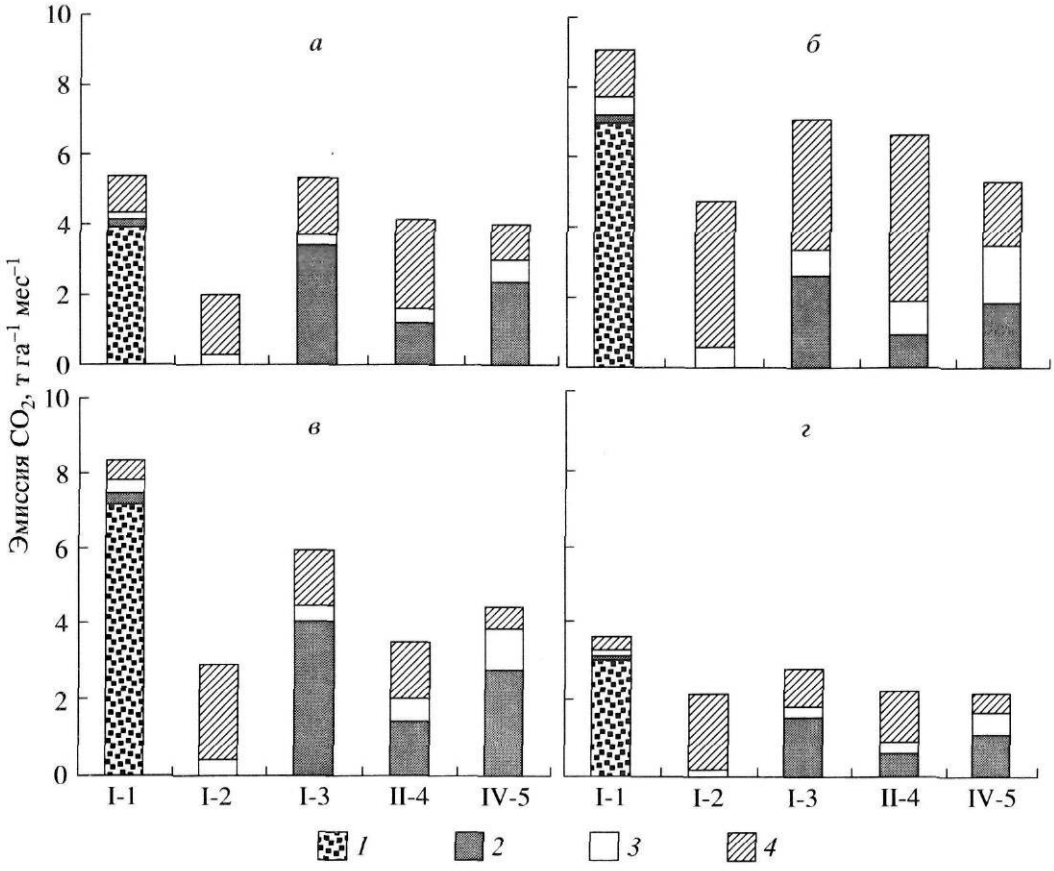

Рис. 3. Эмиссия CO_2 с поверхности моховых (сфагновых и зеленомошных) и лишайниковых ассоциаций с кустарничками: *а* – июнь, *б* – июль, *в* – август, *г* – сентябрь; *1* – сфагнум, *2* – зеленые мхи, *3* – лишайники, *4* – кустарнички; I-1, I-2, I-3, II-2, IV-2 – номер пр. пл.

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_2 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°С) [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°С) нами не наблюдалось, 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

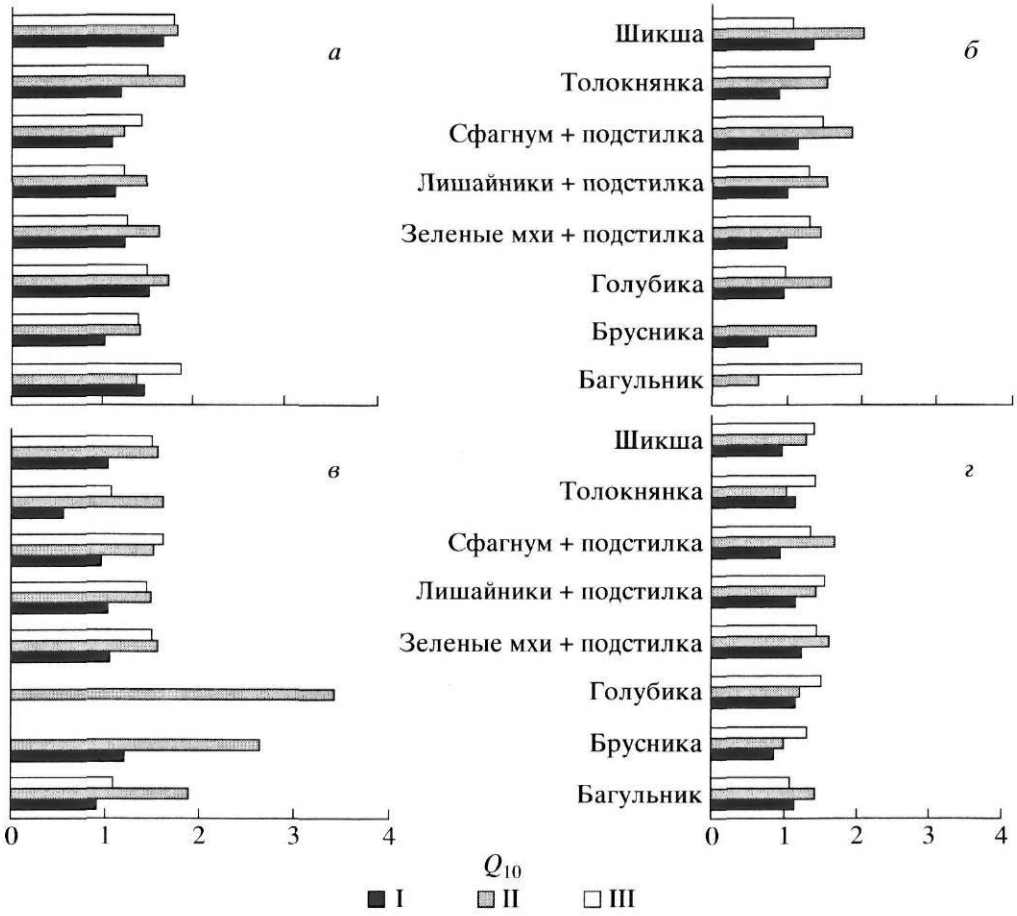

Рис. 4. Температурный коэффициент дыхания (Q_{10}) отдельных компонентов напочвенного покрова в течение вегетации: *а* – июнь, *б* – июль, *в* – август, *г* – сентябрь; I – 5–15°С, II – 15–25°С, III – 25–35°С.

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_2 с поверхности напочвенного покрова в зависимости от типа леса. Лишь в лиственничнике шикшево-толокнянковом интенсивность эмиссии CO_2 кустарничками превосходит аналогичную величину, установленную для лишайниковых ассоциаций.

Вклад мохово-лишайниковой ассоциации в выделение CO_2 с поверхности напочвенного покрова варьирует незначительно. Вероятно, это связано со стабильностью погодных условий в период наблюдений 2001 г. (рис. 1). Поскольку распределение 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_2 через напочвенный покров из мхов и лишайников. Поэтому их вклад в общее выделение CO_2 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_2 с поверхности напочвенного покрова, что связано с увеличением вклада дыхания кустарничков в этот период.

Суммарная эмиссия CO_2 с поверхности напочвенного покрова лиственничников за июнь—сентябрь составляет 114...257 кг га$^{-1}$ сут$^{-1}$, или

Таблица 4. Дыхание отдельных компонентов напочвенного покрова и эмиссия CO_2 с их поверхности

Компонент напочвенного покрова	Интенсивность дыхания, мг CO_2 $г^{-1}$ а.с.м. $ч^{-1}$*				Эмиссия CO_2, кг CO_2 $га^{-1}$ $сут^{-1}$			
	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	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
То же								
Лишайники	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
То же								
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 $га^{-1}$ за 102 сут (табл. 5). Полученные величины эмиссий CO_2 с поверхности напочвенного покрова лиственничных экосистем Центральной Эвенкии превосходят уровень его выделения тундровыми экосистемами и экосистемами северных болот [8, 21, 30, 31].

Надземная биомасса древостоя в брусничноголубичном зеленомошно-лишайниковом лиственничнике (пр. пл. II-2) с густотой древостоя 2450 шт. $га^{-1}$ и средней высотой 5.5 м составляет 39 т $га^{-1}$ [23]. Дыхание надземной части 200-летней лиственницы Гмелина в этом древостое в среднем составляет 6.9 μмоль CO_2 $дерево^{-1}$ $с^{-1}$ при температуре воздуха +20°С [26]. Следовательно, выделение CO_2 надземной частью древостоя составляет около 64 кг $га^{-1}$ $сут^{-1}$. Биомасса живого напочвенного покрова и подстилки с корнями в этом типе леса оценивается нами в 33.6 т $га^{-1}$ [27], а выделение CO_2 с поверхности напочвенного покрова составляет 159 кг $га^{-1}$ $сут^{-1}$. 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_2 древостоем с показателями эмиссии CO_2 с поверхности живого напочвенного покрова рассматриваемых лесных фитоценозов, можно предположить, что доля последнего составляет 65-80% общего выноса CO_2 лиственничными 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_2 с поверхности живого напочвенного покрова и почвы.

Установлено, что продуцирование CO_2 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_2 с поверхности мохово-лишайниковых ассоциаций и особенно в сфагновой составляет значительную часть от общей эмиссии CO_2 с поверхности напочвенного покрова и в зависимости от типа леса может изменяться от 10 до 94% от суммарной эмиссии CO_2 с поверхности напочвенного покрова. Вклад дыхания почвы в общее выделение CO_2 с поверхности напочвенного покрова незначителен. Вклад дыхания кустарничков в зависимости от типа леса может изменяться от 6 до 90% общей эмиссии CO_2 с поверхности нижних ярусов лиственничных ассоциаций.

Таблица 5. Эмиссия CO_2 с поверхности напочвенного покрова и древостоя в лиственничных насаждениях*

Растительная ассоциация	Эмиссия CO_2, кг CO_2 $га^{-1}$ $сут^{-1}$**
Древостой	
Брусничнo-голубичный зеленомошно-лишайниковый лиственничник (пр. пл. II-2)	64*
Напочвенный покров лиственничников	
Кустарничково-сфагновый лиственничник (пр. пл. I-1)	257
Шикшево-толокнянковый лиственничник (пр. пл. I-2)	114
Багульниково-брусничный зеленомошный лиственничник (пр. пл. I-3)	206
Брусничнo-голубичный зеленомошно-лишайниковый лиственничник (пр. пл. II-2)	159
Багульниково-голубичный лишайниково-зеленомошный лиственничник (пр. пл. IV-2)	154

* В среднем за вегетационный период.

** По данным [26].

Суммарная эмиссия CO_2 с поверхности напочвенного покрова может достигать 114...257 кг CO_2 $га^{-1}$ $сут^{-1}$ и составлять значительную долю от выноса CO_2 из лесных экосистем северной тайги. В исследованных насаждениях она превышает величину эмиссии углекислоты древостоем, что необходимо учитывать при изучении потоков CO_2 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_2 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.* Тепловой 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. *Ершов Ю.И.* Закономерности почвообразования в пределах Средне-Сибирского плоскогорья // Почвоведение. 1995. № 7. С. 805-810.
7. *Ершов 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 ЛМ., Локтева Т.Н., Булычева Т.М.* Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский массив). Апатиты: Изд-во КНЦРАН, 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. *ПоздняковЛ.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 И.П.* О различии в скорости CO_2-газообмена листьев у *Perilla ocymoides (Lamiaceae)* на коротком дне и при непрерывном освещении // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 1017-1021.
16. *Ялынская Е.Е.* CO_2-газообмен почвы и напочвенного покрова в сосняке черничном // Экология. **1999. № 6. С. 411-415.**
17. *Abaimov A.P., Prokushkin S.G., Matsuura Y., OsawaA., Takenaka A., Kajimoto T.* Wildfire and cutting effect on larch ecosystem permafrost dynamics in Central Siberia// Proc. of the 7th 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 GOFC, 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 2th 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_2 budget of the wet sedge tundra ecosystems in Alaska, analyzed by continuous flux measurements and a tundra CO_2 budget model (TCBM) // Proc. of the 6th 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. 86-693.
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., Veda R.* Daytime whole-tree respiration under controlled air temperature utilising heat of permafrost and wood fire in a Siberian larch forest // Proc. of the 6th 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. 1., 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 9th 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_2 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 hectar-scale net CO_2 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_2 emission from the ground plant cover and its contribution to the total CO_2 evolution from the forests was determined based on the temperature-respiration rate dependence of dominating plant cover components.