

УДК 574.36:574.45:630*114.351

ЗАПАСЫ И ПОТОКИ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА В ЭКОСИСТЕМЕ СПЕЛОГО СОСНЯКА ЧЕРНИЧНОГО СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

А. Ф. Осипов

*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28*

E-mail: osipov@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 05.05.2016 г.

Приведены данные о запасах углерода и распределении его по основным пулам в спелом сосняке черничном средней тайги. В экосистеме сосняка черничного сконцентрировано $158 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$. Показано, что верхний метровый слой почвы содержит 53 % запасов углерода в экосистеме, вклад фитомассы равен 44 %, роль крупных древесных остатков незначительна. Определена годовая нетто-продукция углерода и оценен вклад в нее отдельных компонентов фитоценоза. Выявлено, что на долю древостоя приходится 70 %, а на долю растений напочвенного покрова – 30 % общего прироста фитомассы. В древесном ярусе отмечено интенсивное накопление древесины ствола, участие которой составляет 36 % в нетто-продукции фитомассы. Охарактеризованы поступление органического вещества с растительным опадом и его распределение по фракциям. Общая масса опада в спелом сосняке черничном в течение трех лет варьировала от 1.13 до $1.53 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$, что составляет 5–6 % его аккумуляции в лесной подстилке. Преобладает опад древесных растений, в котором ведущая роль принадлежит остаткам листьев хвойных и лиственных деревьев. Отмечена значительная межгодовая вариация в поступлении неактивной фракции опада (ветви, шишки), что обусловлено погодными условиями и особенностями плодоношения в течение периода наблюдений. Дана характеристика динамики температуры почвы на нижней границе лесной подстилки. Установлено, что в виде CO_2 с поверхности почвы сосняка в течение вегетационного периода выделяется $2.28\text{--}3.21 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$.

Ключевые слова: запасы углерода, нетто-продукция, опад, разложение, эмиссия CO_2 , сосняк.

DOI: 10.15372/SJFS20170208

ВВЕДЕНИЕ

Бореальные леса, занимая значительные площади, являются крупнейшим резервуаром углерода органического вещества. По оценкам Y. Rap с соавт. (2011), они аккумулируют 22 % его мировых запасов. Определение депонирования диоксида углерода атмосферы для регулирования изменения климата с помощью лесохозяйственных мероприятий – актуальная задача современного лесоведения (Кудеяров и др., 2007; Швиденко, Щепашенко, 2014). Управление запасами углерода в лесных сообществах важно в связи с тем, что интенсивность стока CO_2 в леса бореального пояса снижается и существует вероятность превращения этого региона в крупный источник углерода (Bradshaw, Warkentin, 2015).

Лесной фонд России на 55 % представлен спелыми и перестойными насаждениями (За-

молодчиков и др., 2011). Ранее считали, что спелые древостои либо нейтральны, либо выделяют углерод в атмосферу (Milyukova et al., 2002). Однако, по данным S. Luysaert с соавт. (2008), спелые насаждения продолжают активно поглощать CO_2 из атмосферы. Аналогичные выводы получены и для перестойного ельника чернично-сфагнового в условиях средней тайги Республики Коми (Кузнецов, Бобкова, 2014), т. е. однозначного ответа на этот вопрос до сих пор нет. Поэтому получение сведений, характеризующих цикл углерода старовозрастных насаждений, произрастающих в различных лесорастительных условиях, по-прежнему актуально.

Цель данной работы – оценить запасы углерода и его потоки в продукционно-деструкционном процессе спелого среднетаежного сосняка черничного на торфянисто-подзолисто-глеевой иллювиально-гумусовой почве. Мы пред-

положили, что нетто-продукция углерода органического вещества в среднетаежном спелом сосняке черничном на торфянисто-подзолисто-глеевой иллювиально-гумусовой почве преобладает над его высвобождением в процессе деструкции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в спелом сосняке черничном на территории Чернамского лесного стационара Института биологии Коми научного центра УрО РАН (62°01'20.5" с. ш., 50°28'18.2" в. д.), растущем на очень пологом склоне. Древоустой сосняка IV класса бонитета сформирован *Pinus sylvestris* L. с примесью *Betula pubescens* Ehrh. и *Picea obovata* Ledeb. Его состав 9С1Б + Е. Густота растущих деревьев 1195 экз. · га⁻¹, запас древесины 220 м³ · га⁻¹. В сухостойных деревьях (100 экз. · га⁻¹) сосредоточено 12 м³ · га⁻¹ древесины. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus* L., встречаются *V. vitis-idaea* L., *Ledum palustre* L., *Empetrum nigrum* L., *V. uliginosum* L., *Carex globularis* L. Моховой покров сплошной, состоит из *Pleurozium schreberi* (Brid.), *Dicranum polysetum* Sw., пятен *Polytrichum commune* L. и

сфагновых мхов. Почва торфянисто-подзолисто-глееватая иллювиально-гумусовая, песчаная, подстилаемая с глубины 60 см суглинками.

Запасы и продукцию углерода фитоценоза определяли по биологической продуктивности. Массу и прирост деревьев сосны оценивали при помощи степенных уравнений зависимости их от диаметра ствола на высоте 1.3 м, выведенных нами на основании анализа 16 модельных деревьев (Усольцев, 2007). Характеристика уравнений приведена в табл. 1. Массу и формирование органического вещества деревьями ели и березы определяли по уравнениям, опубликованным ранее (Бобкова, 2001). Прирост коры принимали равным ее опад. Продукцию корней рассчитывали по соотношению массы и прироста отдельных фракций (Методы..., 2002).

Массу растений напочвенного покрова определяли методом укусов на площадках 25 × 25 см в 40-кратной повторности (Методы..., 2002). Для определения продукции растений отобрали по 20–100 экз. кустарничков разных видов, у которых отделили побеги текущего года. По соотношению массы побегов текущего года и предыдущих лет рассчитывали прирост (табл. 2).

Продукцию зеленых мхов принимали равной 20 %, а сфагновых – 15 % общей массы (Кази-

Таблица 1. Коэффициенты уравнений зависимости массы (кг) и продукции (кг) органического вещества деревьев сосны от диаметра ствола на высоте 1.3 м в сосняке черничном ($p < 0.05$)

Фракция	Коэффициент			SEE
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	
<i>Фитомасса</i>				
Хвоя	0.02	1.95	0.86	2.16
Ветви	0.01	2.55	0.95	3.21
Древесина	0.07	2.47	0.96	30.32
Кора	0.01	2.06	0.94	2.04
Корни	0.03	2.29	0.97	5.85
<i>Продукция</i>				
Хвоя	0.002	2.07	0.95	0.18
Ветви	0.004	1.65	0.65	0.23
Древесина	0.009	1.74	0.96	0.05

Примечание. SEE – стандартная ошибка регрессии.

Таблица 2. Годичный прирост кустарничков в спелом сосняке черничном

Вид	Доля прироста от массы кустарничка, %	SE	CV, %
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	37	3	29
<i>V. vitis-idaea</i> L.	30	3	34
<i>V. uliginosum</i> L.	25	3	29
<i>Empetrum nigrum</i> L.	19	2	21

Примечание. SE – стандартное отклонение.

миров и др., 1977). Прирост подземных органов трав и кустарничков составляет 25 % их массы (Эколого-физиологические основы..., 1993).

Запасы углерода в почве рассчитывали по данным плотности, мощности и концентрации углерода, свойственным отдельным горизонтам почвы. Отбор подстилки для определения ее массы осуществляли металлическим шаблоном площадью 98 см² в 30-кратной повторности.

К крупным древесным остаткам (КДО) относили валеж, сухостой и пни диаметром более 6 см (Russel et al., 2015). При перечете на постоянной пробной площади определяли диаметр на высоте 1.3 м, высоту, стадию гниения. Согласно рекомендациям В. Г. Стороженко (2007), выделили 5 стадий разложения. Объем древесины в валеже и сухостое определяли по региональным таблицам для оценки объема ствола в зависимости от морфометрических характеристик (Лесотаксационный справочник..., 2012). Объем пней рассчитывали по формуле усеченного конуса (Климченко и др., 2011). Массу КДО определяли по запасу древесины, сконцентрированной в КДО, и данным по ее базисной плотности с учетом стадии гниения, опубликованным нами ранее (Бобкова и др., 2015).

Поступление растительного опада древесного яруса проводили при помощи 20 опадоловителей размером 50 × 50 см. Ежегодный опад черники и голубики принимали равным 60, брусники – 30, мхов – 70 % их прироста (Бобкова, 2005). Опад корней трав и кустарничков равен их приросту, составляющему 25 % массы корней.

Пересчет массы органического вещества на углерод проводили с использованием коэффициентов, опубликованных в работе (Бобкова, Тужилкина, 2001). Содержание углерода в подстилке и почве определяли в Экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН на элементном анализаторе EA1110 (CHNS–O) (фирма «CE Instruments», Италия).

Поток С–СО₂ при разложении растительных остатков оценивали по эмиссии СО₂ с поверхности почвы, используя инфракрасный газоанализатор LiCor 8100 и данные среднесуточной температуры почвы на глубине 10 см, непрерывно измерявшейся датчиками фирмы НОВО. Определение скорости эмиссии проводили в течение вегетации 2–3 раза в месяц. Камеру газоанализатора устанавливали на стационарные кольца площадью 318 см², врезанные в почву в 5-кратной повторности. Надземную часть растений напочвенного покрова срезали и удаляли в случае повторного прорастания. Среднесу-

точную эмиссию рассчитывали по уравнению Я. Х. Вант-Гоффа (Davidson et al., 2006)

$$SR = R_{10} \times Q_{10}^{\left(\frac{T-10}{10}\right)}, \quad (1)$$

где SR – среднесуточная эмиссия, г С · м⁻²; R_{10} – эмиссия СО₂ при 10 °С, г С · м⁻² · сут⁻¹; Q_{10} – температурный коэффициент; T – среднесуточная температура почвы на глубине 10 см, °С. Эмиссию СО₂ при температуре 10 °С, которая определяется согласно уравнению зависимости потока СО₂ с поверхности почвы от ее температуры, можно считать референтной (Wang et al., 2010).

Температурный коэффициент Q_{10} рассчитывали в два этапа (Pavelka et al., 2007). На первом этапе строили уравнение зависимости потока диоксида углерода с поверхности почвы вида $y = kx + b$ по экспериментальным данным, где y – эмиссия СО₂, x – температура почвы на глубине 10 см, k и b – коэффициенты уравнения. На втором этапе рассчитывали температурный коэффициент по формуле

$$Q_{10} = \exp(10k), \quad (2)$$

где Q_{10} – температурный коэффициент; k – коэффициент полученной ранее модели.

Выделение С–СО₂ в течение вегетации рассчитывали суммированием среднесуточных значений.

Статистическая обработка данных выполнена с использованием программ Microsoft Excel и Statistica (Stat Soft, США). Определяли средние величины и SE . Для выявления регрессионного уравнения, наиболее точно описывающего результаты измерения модельных деревьев, проведен анализ уравнений, применяемых для определения фитомассы и прироста органического вещества древесного яруса. В первую очередь оценивали характер кривой, которая не должна пересекать ось абсцисс, тем самым давая отрицательное значение массы или продукции. Далее рассматривали сумму квадратов отклонений расчетных величин от фактических ($\sum (P_{\text{факт}} - P_{\text{расч}})^2$) и определяли SEE . Приемлемой считалась та функция, в которой эти показатели были ниже. Корреляционный анализ выполнен при 95%-м уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Запасы углерода в почве. Органическое вещество почвы ($C_{\text{орг}}$) является ключевым компонентом любой наземной экосистемы (Pan et al., 2011). При анализе данных по содержанию $C_{\text{орг}}$

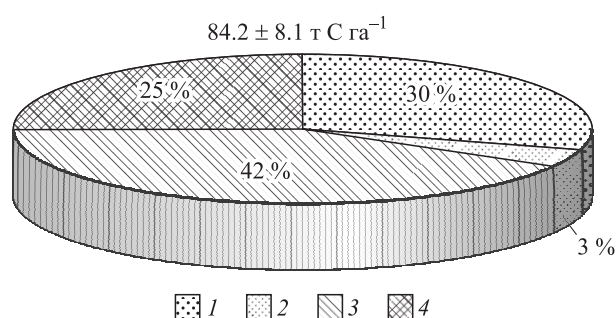


Рис. 1. Распределение органического углерода в почве сосняка черничного, т С · га⁻¹. 1 – лесная подстилка; слой, см: 2 – 10–20; 3 – 20–50; 4 – 50–100.

основное внимание уделено слоям: 0–20 см, соответствующему максимальным концентрациям углерода органического вещества в подзолистых почвах, 0–50 см – корнеобитаемому горизонту и 0–100 см, используемому для сравнительных оценок углерода в почве. Как показано на рис. 1, на верхний 20-сантиметровый слой приходится 33 % C_{орг}, который формирует в основном лесная подстилка мощностью (10 ± 2) см. Большая часть (75 %) общих запасов углерода в почве сосняка черничного концентрируется в корнеобитаемом слое 0–50 см. Также важная роль в накоплении C_{орг} в ризосфере принадлежит агрегатам и органоминеральным комплексам, приуроченным к корням растений, которые облегчают их создание за счет увеличения микробной биомассы, производящей полимеры, выступающие в качестве связующих агентов (Chen, Shrestha, 2012). Общие запасы углерода в метровом слое торфянисто-подзолисто-глеевой иллювиально-гумусовой почвы сосняка черничного составляют (84.2 ± 8.1) т С · га⁻¹.

Запасы и нетто-продукция углерода. В древесном ярусе спелого сосняка черничного сконцентрировано 66.4 т С · га⁻¹ (табл. 3). Деревья сосны формируют 91 % биомассы древостоя, участие березы и ели составляет 6 и 3 % соответственно. Древесина ствола и корни, на которые приходится соответственно 66 и 18 %, являются основными депо фитомассы и углерода. На долю ветвей приходится 8 %, коры и ассимиляционного аппарата – по 4 %.

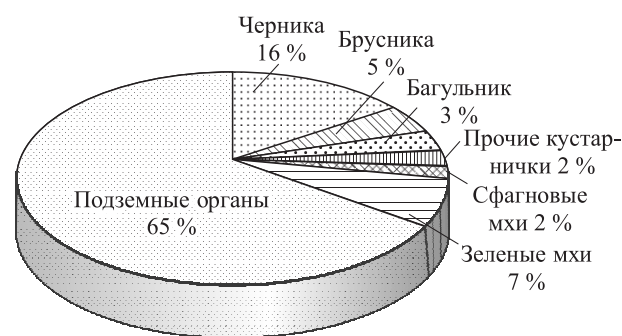


Рис. 2. Запасы и распределение углерода органического вещества в растениях напочвенного покрова сосняка черничного.

Запасы органического вещества в растениях напочвенного покрова составляют 5.86 т · га⁻¹, или 2.84 т С · га⁻¹ (рис. 2). Большая часть (65 %) сосредоточена в подземных органах кустарничков и трав. В надземных органах травяно-кустарничкового яруса концентрируется 0.76 т С · га⁻¹. Значительна доля *Vaccinium myrtillus* L. (61 %) и *V. vitis-idaea* L. (22 %). Участие *Ledum palustre* L., *V. uliginosum* L., *Empetrum nigrum* L. составляет 11.5 и 1 % соответственно. Единично встречаются *Andromeda polifolia* L. и травы. Масса растений мохово-лишайникового яруса сосняка черничного, сформированного преимущественно зелеными мхами, составляет 0.24 т С · га⁻¹.

Таким образом, общие запасы углерода в фитомассе спелого сосняка черничного средней тайги составляют 69.2 т С · га⁻¹, большая часть которого (96 %) сосредоточена в древостое.

Нетто-продукция служит важным показателем углеродного обмена между атмосферой и фитоценозом. Годичный прирост фитомассы спелого сосняка черничного равен 5.23 т · га⁻¹ · год⁻¹ с депонированием 2.51 т С · га⁻¹ (рис. 3).

Доля древостоя в нетто-продукции составляет 70, а растений напочвенного покрова – 30 %. Следует отметить, что в таежной зоне в условиях переувлажнения почв в формировании органического вещества фитоценоза значима роль растений нижних ярусов, хотя их участие в общих запасах органического вещества фитоценоза незначительно. В древесном ярусе отмече-

Таблица 3. Запасы органического углерода в древостое спелого сосняка черничного средней тайги, т С · га⁻¹

Порода	Хвоя (листья)	Древесина ствола	Кора ствола	Ветви	Корни	Всего
Сосна	1.91 ± 0.79	40.56 ± 8.11	2.45 ± 0.52	4.51 ± 0.81	11.07 ± 2.10	60.50 ± 12.33
Ель	0.30 ± 0.07	1.08 ± 0.12	0.15 ± 0.02	0.30 ± 0.07	0.43 ± 0.05	2.26 ± 0.33
Береза	0.03 ± 0.01	2.16 ± 0.73	0.41 ± 0.11	0.30 ± 0.05	0.75 ± 0.25	3.65 ± 1.15
Итого	2.24 ± 0.87	43.80 ± 8.96	3.01 ± 0.65	5.11 ± 0.93	12.25 ± 2.40	66.41 ± 13.81

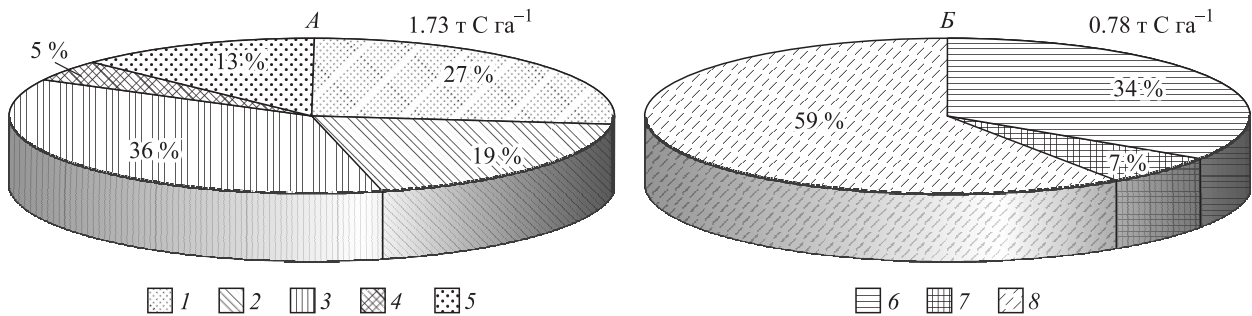


Рис. 3. Продукция органического вещества и углерода в древостое (А) и растениях напочвенного покрова (Б) спелого сосняка черничного средней тайги: 1 – хвоя (листья); 2 – ветви; 3 – древесина ствола; 4 – кора ствола; 5 – корни; 6 – надземные органы кустарничков и трав; 7 – мхи; 8 – подземные органы трав и кустарничков. Справа указана продукция компонента фитоценоза.

но интенсивное накопление древесины ствола, о чем свидетельствует ее участие (36 %) в нетто-продукции фитомассы. На долю ассимиляционного аппарата в депонировании органического вещества приходится 27 %, ветвей – 19, корней – 13, коры – 5 %. Подземные органы кустарничков и трав формируют 60 % продукции растений напочвенного покрова, надземные органы кустарничков и трав – 34, мхов – 6 %.

Согласно базе данных, созданной В. А. Усольцевым (2007), запасы фитомассы в сосняках черничного типа IV–V классов бонитета сходного возраста изменяются от 120 до 164 т · га⁻¹ (что эквивалентно 60–82 т С · га⁻¹). В фитоценозе сосняка зеленомошного в условиях Сибири к спелому возрасту накапливается 103 т С · га⁻¹ с годичным приростом 2.9 т С · га⁻¹ (Трефилова и др., 2011). Отмечено (Таблицы..., 2008), что в нормальных сосновых насаждениях IV класса бонитета в возрасте 90–100 лет запасы углерода равны 83 т · га⁻¹, а нетто-продукция составляет 3.7 т С · га⁻¹ · год⁻¹, тогда как в сосняках V класса бонитета концентрируется 61 т С · га⁻¹ с ежегодной продукцией 3.0 т С · га⁻¹ · год⁻¹.

Запасы углерода в крупных древесных остатках. Запасы КДО представляют собой критический этап цикла углерода при переходе живой биомассы в другие пулы (атмосфера, органическое вещество почвы) при ее разложении (Russell et al., 2015). В спелом сосняке черничном большую часть КДО (76 %) формируют деревья сосны (рис. 4). На долю березы приходится 19, ели – 5 %. Общая масса КДО равна 4.85 т С · га⁻¹, что составляет 7 % запасов углерода древостоя. Половина массы КДО представлена валежом, участие сухостоя составляет 42, пней и остолопов – 8 %.

Спелый сосняк черничный находится на такой стадии развития древостоя, во время кото-

рой изменение массы КДО происходит за счет вывала одного или нескольких деревьев и не приводит к значительному его увеличению.

Особенностью углерода органического вещества, заключенного в КДО, является длительное нахождение в этом резервуаре вследствие невысокой скорости деструкции. Согласно данным, приведенным J. Rock с соавторами (2008), константы разложения древесины сосны в зависимости от региона произрастания варьируют от 0.01 до 0.07 год⁻¹, в среднем 0.04 год⁻¹, ели – от 0.004 до 0.071 год⁻¹, в среднем 0.03 год⁻¹. Авторами отмечено, что использование констант разложения из литературных источников позволяет довольно точно описывать потери углерода при разложении КДО. Согласно исследованиям О. В. Трефиловой с соавт. (2011), константы разложения КДО в сосняках зеленомошных Сибири изменяются от 0.004 до 0.014 год⁻¹. Для европейских бореальных лесов Е. Shorohova и Е. Karitsa (2014) приводят сведения, что скорость разложения древесины различных пород в среднем варьирует от 0.014

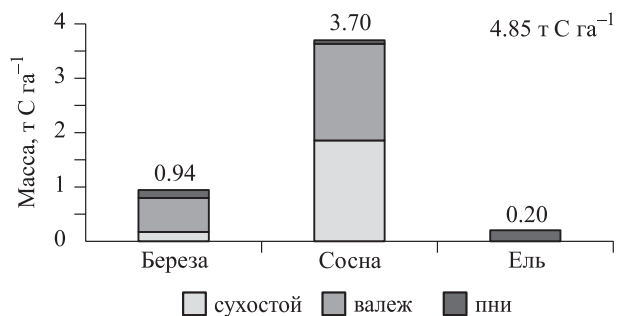


Рис. 4. Распределение и запасы углерода в крупных древесных остатках сосняка черничного. В рамке над диаграммой – масса углерода для отдельной породы, в верхнем правом углу – общая масса в спелом сосняке черничном.

Таблица 4. Масса органического углерода, поступающего с древесным опадом сосняка черничного

Фракция	Масса в период учета, кг С · га ⁻¹ · год ⁻¹			Среднее за 3 года, кг · га ⁻¹	Межгодовая вариация, %
	2011–2012 гг.	2012–2013 гг.	2013–2014 гг.		
Хвоя сосны	393 ± 12	577 ± 33	480 ± 26	484 ± 53	19
Ветви	60 ± 18	85 ± 18	266 ± 80	138 ± 64	81
Кора сосны	88 ± 5	115 ± 8	139 ± 8	115 ± 15	22
Шишки	10 ± 6	96 ± 22	151 ± 27	86 ± 41	82
Хвоя ели	2 ± 1	18 ± 7	35 ± 13	23 ± 7	48
Листья березы	102 ± 20	97 ± 18	95 ± 20	94 ± 19	3
Растительные остатки	34 ± 6	43 ± 3	78 ± 4	53 ± 13	42
Итого	689 ± 16	1031 ± 59	1244 ± 97	993 ± 174	29

(сосна) до 0.066 год⁻¹ (осина). Следовательно, если применить константы разложения из литературных данных, то рассчитанный нами поток С–СО₂ при деструкции КДО исследованного сосняка черничного составит 0.12 т С · га⁻¹ · год⁻¹.

Поступление растительных остатков с опадом. Поступление растительных остатков с опадом на поверхность почвы – это ключевой процесс круговорота веществ, обеспечивающий возврат элементов питания в почву. Согласно Л. О. Карпачевскому (1981), выделяются две фракции опада по скорости его деструкции – активная (листья, хвоя, семена) и неактивная (ветви, кора, шишки).

Опад древесных растений сосняка черничного составляет 0.69–1.24 т С · га⁻¹ (табл. 4).

Преобладает активная фракция (55–60 %), на долю неактивной приходится 36–42 %. Растительные остатки, представленные почечными чешуйками и другими труднодифференцируемыми отмершими остатками растений, занимают 3–4 %. В активной фракции опада существенную роль выполняют хвоя сосны (0.39–0.58 т С · га⁻¹) и листья березы (около 0.10 т С · га⁻¹), а неактивной фракции опада – кора сосны (0.09–0.14 т С · га⁻¹) и ветви (0.06–0.27 т С · га⁻¹). В среднем за 3 года на хвою сосны приходится 49 %, хвою ели – 2, листья березы – 9, ветви – 14, кору сосны – 12, шишки сосны – 9, растительные остатки – 5 %. Небольшая межгодовая вариабельность отмечена для листьев березы (коэффициент вариации 3 %), хвои (19 %) и коры (22 %) сосны и довольно высокая – для хвои ели (48 %), ветвей (81 %) и шишек (82 %). Фактором, контролирующим поступление опада древостоя в разные годы, являются погодные условия. Так, М. Portillo-Estrada с соавт. (2013) в результате непрерывных 13-летних наблюдений отмечают, что экстремальные погодные явления оказывают непо-

средственное влияние на формирование опада. Авторы также выявили значимую роль сильных ветров и количества снега для опада ветвей и хвои.

Существенный ежегодный прирост и отмирание растений напочвенного покрова обеспечивают значительный вклад в общую массу опада, несмотря на небольшую биомассу. Это способствует более интенсивному круговороту углерода в системе «фитоценоз–почва» (Бобкова, 2005). В исследуемом спелом сосняке черничном масса опада растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов составляет 0.64 т С · га⁻¹ · год⁻¹, большая часть которого образована подземными органами (табл. 5). В надземной части более существенный вклад вносит черника (0.10 т С · га⁻¹), что составляет 57 % общей массы опада растений напочвенного покрова. Доля опада брусники равна 8 %, голубики – 3, остальных кустарничков – 4, трав – 8, мхов – 20 % надземной массы опада.

Таким образом, общая масса опада в сосняке черничном равна 1.33–1.63 т С · га⁻¹ · год⁻¹, что составляет 5–6 % его аккумуляции в лесной подстилке. Полученная величина несколько меньше

Таблица 5. Масса органического углерода, поступающего с опадом растений напочвенного покрова, в сосняке черничном

Компонент опада	Масса, кг С · га ⁻¹	Доля, %
Черника	98 ± 7	15.4
Брусника	15 ± 1	2.4
Голубика	5 ± 1	0.8
Остальные кустарнички	7 ± 1	1.1
Травянистые растения	2 ± 3	1.9
Мхи	32 ± 5	5.0
Корни трав и кустарничков	468 ± 70	73.4
Итого	637 ± 88	100

имеющихся в литературе данных для сосняков схожего типа. Вероятно, это связано с более низкой продуктивностью сосняка черничного, обусловленной избыточным увлажнением почвы.

Так, в спелых сосняках черничных Карелии ежегодно с опадом поступает $3.2\text{--}3.5 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Казимиров и др., 1977), а в сосняках зеленомошных в Сибири – $2.91\text{--}3.12 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Трефилова и др., 2011). М. Portillo-Estrada с соавторами (2013) отмечают, что в условиях Южной Финляндии масса опада сосняка варьировала от 2 до $4.8 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ со средним значением $2.9 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$.

Эмиссия диоксида углерода с поверхности почвы. Большая часть углерода, высвобожденного при деструкции органического вещества, с эмиссией CO_2 поступает в атмосферу. В лесных экосистемах Севера среди факторов, влияющих на скорость разложения растительных остатков и вынос диоксида углерода, наиболее значимыми являются температура и влажность почвы, а также количество и качество поступающего опада (Кудеяров, Курганова, 2005). Традиционно основой для расчета выноса $\text{C}\text{--}\text{CO}_2$ с поверхности почвы служит температура (Davidson et al., 2006). Кривая хода среднесуточной температуры почвы спелого сосняка черничного в течение вегетации 2011–2013 гг. на нижней границе лесной подстилки характеризуется постепенным повышением с конца мая до второй половины июля – начала августа (рис. 5).

Максимальные значения ее в 2011 г. составили $11.8 \text{ }^\circ\text{C}$, в 2012 г. – 12.8 , в 2013 г. – $13.4 \text{ }^\circ\text{C}$. В конце лета 2011 г. на глубине 10 см среднесуточная температура почвы достигла $9.8 \text{ }^\circ\text{C}$, в 2012 г. – 10.1 , в 2013 г. – $11.5 \text{ }^\circ\text{C}$. Более благоприятные температурные условия в целом на рассматриваемой глубине отмечены в 2013 г.,

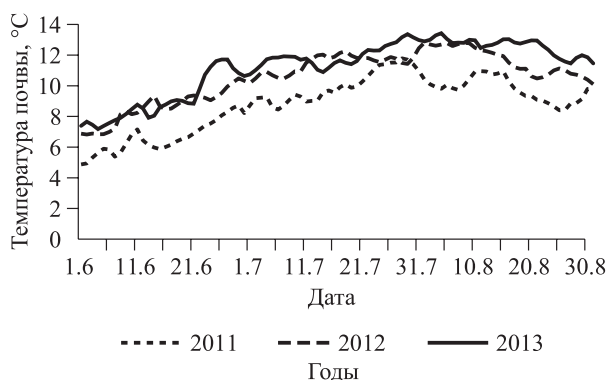


Рис. 5. Динамика температуры почвы на глубине 10 см в сосняке черничном в течение летних месяцев (дата указывается в формате ДД. ММ).

менее – в 2011 г. Так, число дней с эффективной температурой почвы (выше $+ 10 \text{ }^\circ\text{C}$) в 2011 г. составило 24 дня, в 2012 г. – 68, в 2013 г. – 87 дней.

Наши исследования показали, что в течение вегетационного сезона в виде CO_2 с поверхности почвы спелого сосняка черничного в разные годы выделялось $2.28\text{--}3.21 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$ (рис. 6). Более высокие значения суммарной эмиссии отмечены в 2013 г., который характеризовался благоприятными температурными условиями.

В 2011 г. наблюдались более низкие величины выноса углерода с потоком CO_2 с поверхности почвы. Согласно базе данных (Кудеяров, Курганова, 2005), интенсивность эмиссии $\text{C}\text{--}\text{CO}_2$ из болотно-подзолистых почв составляет $1.7\text{--}2.2 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$. А. И. Матвиенко с соавт. (2014) отметили, что в процессе дыхания почвы сосняка выделяется $2.5 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$.

Несмотря на имеющиеся в литературе данные по эмиссии диоксида углерода с поверхности почвы, дискуссионным остается разделение общего дыхания почвы на авто- и гетеротрофное (микробное). Так, по данным В. Н. Кудеярова, И. Н. Кургановой (2005) и И. В. Евдокимова с соавт. (2010), вклад дыхания корней в общую эмиссию CO_2 серой лесной почвы составляет $\sim 1/3$. Согласно обзору литературы, выполненному Р. J. Hanson с соавт. (2000), доля автотрофного дыхания в потоке диоксида углерода с поверхности почвы в атмосферу варьирует в широких пределах. Так, для сосновых сообществ эта величина изменяется от 44 до 90 %. Авторы также отмечают, что в среднем вклад автотрофного дыхания в лесных почвах составляет 46 %. Следовательно, если применить эти значения для общего дыхания почвы в исследуемом сосняке, то получим, что автотрофное дыхание составляет $0.83\text{--}1.18 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$, а если исполь-

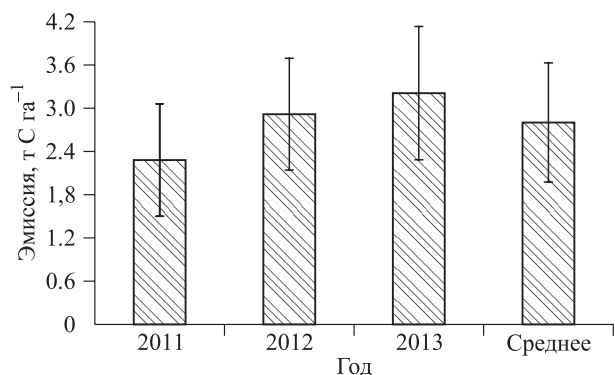


Рис. 6. Выделение углерода с эмиссией CO_2 в течение вегетации с поверхности почвы сосняка черничного в годы исследований.

зовать среднюю величину, приведенную в работах В. Н. Кудярова, И. Н. Кургановой (2005) и И. В. Евдокимова с соавт. (2010), то $0.60\text{--}0.85 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$.

Для оценки скорости высвобождения углерода при разложении органического вещества нами использованы коэффициент минерализации лесной подстилки и скорость оборота органического вещества по формулам, предложенным J. S. Olson (1963):

$$k = P/L,$$

где k – коэффициент минерализации лесной подстилки, P – поступление углерода с опадом, L – запасы углерода в лесной подстилке.

Среднее время (в годах) оборачиваемости органического вещества подстилки (MRT) представляет собой величину, обратную коэффициенту минерализации, и рассчитывается как

$$MRT = 1/k.$$

Наши расчеты показали, что в среднетаежном спелом сосняке черничном коэффициент минерализации органического вещества лесной подстилки невысок и составляет $0.053\text{--}0.093 \text{ год}^{-1}$, а MRT органического вещества в этом пуле углерода варьирует в пределах 13–19 лет. Следовательно, при деструкции подстилки выделяется $1.34\text{--}1.88 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$.

Оценка баланса углерода в экосистеме сосняка черничного. В экосистеме спелого сосняка черничного сосредоточено $158 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в верхнем метровом слое почвы (включая подстилку) концентрируется 53 %, в фитоценозе – 44, в КДО – 3 %. Годичная нетто-продукция составляет $2.5 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$, а суммарный поток углерода при разложении органического вещества опада, КДО и лесной подстилки – $1.5\text{--}2.0 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$. Отмечена высокая доля продукции древесины ствола ($0.62 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$), являющейся долговременным пулом углерода. Выявлено, что наши результаты продукции углерода несколько выше данных, приведенных в таблицах хода роста для спелого среднетаежного сосняка европейской части России (Таблицы..., 2008). Текущий прирост древесины составляет $1.84\text{--}2.25 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$, что эквивалентно $0.46\text{--}0.56 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$. Спелый сосняк зеленомошный в условиях Сибири, сопоставимый по запасам углерода ($151 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$), служит стоком для $1.7 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ (Трефилова и др., 2011). Однако приведенные нами оценки нельзя считать окончательными, так как они не содержат сведений об образовании гумуса, что увеличи-

вает сток углерода в экосистему, и о круговороте тонких корней, который продолжает оставаться дискуссионным и малоизученным компонентом цикла углерода.

В условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока на фоне недостатка тепла и достаточного увлажнения факторы почвенной среды во многом определяют биологические процессы в сосняках. Невысокая продуктивность и замедленный круговорот веществ во многом обусловлены факторами почвенной среды. Высокая кислотность (рН около 3.5), переувлажнение и низкие температуры лесной подстилки в сосняке черничном на торфянисто-подзолисто-глеевой иллювиально-гумусовой почве создают неблагоприятные условия для жизнедеятельности тонких корней растений и деструкторов органического вещества. Верхние минеральные горизонты почвы сложены песками. В результате органическое вещество и элементы минерального питания мигрируют из верхних в глубокие слои почвы и становятся недоступными для корней растений (Казимиров и др., 1977; Арчегова, 1985). Невысокие показатели, характеризующие эмиссию CO_2 , обусловлены низкой скоростью разложения растительных остатков опада и лесной подстилки, что, видимо, определяется химическим составом разлагаемого материала. Трудноразлагаемые вещества (лигнин, липиды, фенолы и смола), содержащиеся в растительных остатках ветвей, коры и хвои, затрудняют разрушение органического вещества деструкторами (преимущественно грибами и беспозвоночными). В растительных остатках листьев березы и растений напочвенного покрова содержание этих элементов гораздо меньше. Согласно данным D. A. Wardle с соавт. (2003), хвоя сосны содержит 21 % лигнина, листья березы – 15, черника – 11, брусника – 34, зеленые мхи – 23 %. Отрицательная роль фенольных соединений, высвобожденных при разложении опада, заключается в образовании комплексных соединений с белками и формированием вторичного вещества с ограниченной биологической доступностью для корней растений (Gundale et al., 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в условиях средней тайги спелый сосняк черничный на торфянисто-подзолисто-глеевой иллювиально-гумусовой почве характеризуется невысокой продуктивностью. Вследствие этого основным резервуаром угле-

рода в экосистеме (53 %) является почва. Незначительная доля участия углерода в крупных древесных остатках (3 %) определяется стадией развития древостоя. В период вступления его в возраст спелости (94 года) в первую очередь происходит отпад тонкомерных деревьев, которые вносят незначительный вклад в фитомассу ценоза. Годичная нетто-продукция фитоценоза сосняка черничного в среднем составляет $2.5 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$, четверть которой формирует древесина ствола. Отмечено относительно высокое (30 %) участие в накоплении прироста фитомассы растений напочвенного покрова, что является характерной чертой для лесных сообществ на переувлажненных почвах. С растительным опадом на поверхность почвы поступает $1.3\text{--}1.9 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$, что в $1.5\text{--}1.8$ раза меньше, чем нетто-продукция фитоценоза. В виде CO_2 с поверхности почвы спелого сосняка черничного в течение вегетации выделяется $2.28\text{--}3.21 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$. Расчеты, выполненные на основе литературных данных, показали, что на автотрофное дыхание приходится $0.60\text{--}0.85 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$, остальное поступает в атмосферу в результате гетеротрофного дыхания. Следовательно, можно сказать, что в экосистеме спелого среднетаежного сосняка черничного на торфянисто-подзолисто-глеевой иллювиально-гумусовой почве связывание углерода в процессе фотосинтеза превышает его потери в результате деструкции органического вещества.

Автор выражает благодарность д-ру биол. наук, проф. Капитолине Степановне Бобковой (Институт биологии Коми научного центра УрО РАН) и д-ру биол. наук, проф. Олегу Георгиевичу Чертову (Бингенский политехнический университет, Германия) за ценные советы при подготовке статьи.

Работа выполнена в рамках темы НИР № 115012860034 «Биогеоэкологические основы продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока» и при частичной финансовой поддержке гранта Президента Российской Федерации для молодых кандидатов наук МК-6670.2016.5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арчегова И. Б. Почвы некоторых типов хвойных фитоценозов среднетаежной подзоны // Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока: тр. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1985. № 73. С. 70–82.
- Бобкова К. С. Еловые леса // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. К. С. Бобковой, Э. П. Галенко. СПб., 2001. 278 с.
- Бобкова К. С. Биологическая продуктивность и компоненты баланса углерода в молодняках сосны // Лесоведение. 2005. № 6. С. 30–37.
- Бобкова К. С., Тужилкина В. В. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера // Экология. 2001. № 1. С. 69–71.
- Бобкова К. С., Кузнецов М. А., Осипов А. Ф. Запасы крупных древесных остатков в ельниках средней тайги европейского Северо-Востока // ИВУЗ. Лесн. журн. 2015. № 2. С. 9–20.
- Евдокимов И. В., Ларионова А. А., Шмитт М., Лопес де Гереню В. О., Бан М. Определение вклада корней растений в эмиссию CO_2 из почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2010. № 3. С. 349–355.
- Замолодчиков Д. Г., Грабовский В. И., Краев Г. Н. Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия // Лесоведение. 2011. № 6. С. 16–28.
- Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах европейского Севера. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 304 с.
- Карпачевский Л. О. Лес и лесные почвы. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 264 с.
- Климченко А. В., Верховец С. В., Слинкина О. А., Кошурникова Н. Н. Запасы крупных древесных остатков в среднетаежных экосистемах Приенисейской Сибири // География и природ. ресурсы. 2011. № 2. С. 91–97.
- Кудеяров В. Н., Курганова И. Н. Дыхание почв России: анализ базы данных, многолетний мониторинг, общие оценки // Почвоведение. 2005. № 9. С. 1112–1121.
- Кудеяров В. Н., Заварзин Г. А., Благодатский С. А., Борисов А. В., Воронин П. Ю., Демкин В. А., Демкина Т. С., Евдокимов И. В., Замолодчиков Д. Г., Карелин Д. В., Комаров А. С., Курганова И. Н., Ларионова А. А., Лопес де Гереню В. О., Уткин А. И., Чертов О. Г. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
- Кузнецов М. А., Бобкова К. С. Потоки органического углерода в системе почва–фитоценоз ельника чернично-сфагнового средней тайги Республики Коми // Экология. 2014. № 5. С. 338–345.
- Лесотаксационный справочник по Северо-Востоку европейской части Российской Федерации. Архангельск: ОАО ИПП «Правда Севера», 2012. 358 с.

- Матвиенко А. И., Макаров М. И., Меняйло О. В. Биологические источники почвенного CO₂ под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной // Экология. 2014. № 3. С. 182–188.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб., 2002. 240 с.
- Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Тула: Гриф и К, 2007. 192 с.
- Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы) / Под ред. А. З. Швиденко. М., 2008. 886 с.
- Трефилова О. В., Ведрова Э. Ф., Кузьмичев В. В. Годичный цикл углерода в зеленомошных сосняках Енисейской равнины // Лесоведение. 2011. № 1. С. 3–11.
- Усольцев В. А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 637 с.
- Швиденко А. З., Щепиценко Д. Г. Углеродный бюджет лесов России // Сиб. лесн. журн. 2014. № 1. С. 69–92.
- Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов европейского Северо-Востока / Под ред. К. С. Бобковой. Сыктывкар, 1993. 176 с.
- Bradshaw C. J. A., Warkentin I. G. Global estimates of boreal forest carbon stocks and flux // Glob. Planet. Change. 2015. V. 128. P. 24–30.
- Chen H. Y. H., Shrestha B. M. Stand age, fire and clear cutting affect soil organic carbon and aggregation of mineral soils in boreal forests // Soil Biol. Biochem. 2012. V. 50. P. 149–157.
- Davidson E. A., Janssens I. A., Luo Y. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q₁₀ // Glob. Change Biol. 2006. V. 12. P. 154–164.
- Gundale M. J., Sverker J., Albrechtsen B. R., Nilsson M.-C., Wardle D. A. Variation in protein complexation capacity among and within six plant species across a boreal forest chronosequence // Plant Ecol. 2010. V. 211. P. 253–266.
- Hanson P. J., Edwards N. T., Garten C. T., Andrews J. A. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observation // Biogeochemistry. 2000. V. 48. P. 115–146.
- Luyssaert S., Schulze E.-D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B. E., Ciais P., Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks // Nature. 2008. V. 455. P. 213–215.
- Milyukova I. M., Kolle O., Varlagin A. V., Vygodskaya N. N., Schulze E.-D., Lloyd L. L. Carbon balance of a southern taiga spruce stand in European Russia // Tellus. 2002. V. 54B. P. 429–442.
- Olson J. S. Energy storage and balance of producers and decomposers in ecological systems // Ecology. 1963. V. 44. P. 322–331.
- Pan Y., Birdsey R. A., Fang J., Houghton R., Kauppi P. E., Kurz W. A., Phillips O. L., Shvidenko A., Lewis S. L., Canadell J. G., Ciais P., Jackson R. B., Pacala S. W., McGuire A., Piao S., Rautiainen A., Sitch S., Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests // Science. 2011. V. 333. P. 988–993.
- Pavelka M., Acosta M., Marek M. V., Kutsch W. Dependence of the Q₁₀ values on the depth of the soil temperature measuring point // Plant and Soil. 2007. V. 292. P. 171–179.
- Portillo-Estrada M., Korhonen J. F. J., Pihlatie M., Pumpanen J., Frumau A. K. F., Morillas L., Tosens T., Niinemets Ü. Inter- and intra-annual variations in canopy fine litterfall and carbon and nitrogen inputs to the forest floor in two European coniferous forests // Ann. For. Sc. 2013. V. 70. P. 367–379.
- Rock J., Badeck F.-W., Harmon M. E. Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources // Eur. J. For. Res. 2008. V. 127. P. 301–313.
- Russell M. B., Fraver S., Aakala T., Gove J. H., Woodall C. W., D'Amato A. W., Ducey M. J. Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review // For. Ecol. Manag. 2015. V. 350. P. 107–128.
- Shorohova E., Kapitsa E. Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests // For. Ecol. Manag. 2014. V. 315. P. 173–184.
- Wang W., Peng S., Fang J. Root respiration and its relation to nutrient contents in soil and root and EVI among 8 ecosystems, northern China // Plant and Soil. 2010. V. 333. P. 391–401.
- Wardle D. A., Nilsson M.-C., Zackrisson O., Gallet C. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest // Soil Biol. Biochem. 2003. V. 35. P. 827–835.

STOCKS AND FLUXES OF ORGANIC CARBON IN THE ECOSYSTEM OF MATURE BILBERRY PINE FOREST OF THE MIDDLE TAIGA

A. F. Osipov

*Institute of Biology, Komi Republic Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
Kommunisticheskaya str., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation*

E-mail: osipov@ib.komisc.ru

The data on carbon stock and its distribution on the main pools in the ecosystem are presented for mature pine forest bilberry type in the middle taiga. The ecosystem of mature pine forest bilberry type concentrates 158.2 t C ha⁻¹. Upper 1 m soil layer contribute 53 %, phytomass – 44, coarse woody debris – 3 % to total carbon stock. Net primary production is determined. Input of stand is 70 %, ground cover – 30 %. It is found active accumulation of wood. It forms about 36 % of biomass production. Litter fall and its distribution on separate fraction are characterized. Litter fall ranged from 1.13 to 1.53 t C ha⁻¹. It is equal 3–5 % of forest floor mass. The tree plants are generating the most part of litter weight. Needles and leaves play the key role in litter of stand. Inactive fraction (branches, cones) are characterized by big inter-annual variation in litter fall production due to changing weather conditions during study period. Dynamic soil temperature is described on lower boundary of forest floor. We estimate that during growing season carbon flux from soil surface is 2.28–3.21 t C ha⁻¹.

Keywords: *carbon stocks, NPP, litter fall, decomposition, CO₂ emission, pine forest.*

How to cite: *Osipov A. F. Stocks and fluxes of organic carbon in the ecosystem of mature bilberry pine forest of the middle taiga // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2017. N. 2: 70–80 (in Russian with English abstract).*