



К. С. Бобкова, А. В. Машика,
А. В. Смагин

К. С. БОБКОВА, А. В. МАШИКА, А. В. СМАГИН



ДИНАМИКА
СОДЕРЖАНИЯ
УГЛЕРОДА
ОРГАНИЧЕСКОГО
ВЕЩЕСТВА
В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ
ЕЛЬНИКАХ
НА АВТОМОРФНЫХ
ПОЧВАХ

«НАУКА»



УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ
АКАДЕМИИ НАУК
Институт биологии
Коми научного центра
Уральского отделения РАН

К. С. Бобкова, А. В. Машика,
А. В. Смагин

ДИНАМИКА
СОДЕРЖАНИЯ УГЛЕРОДА
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ
НА АВТОМОРФНЫХ ПОЧВАХ

Ответственный редактор
Н. В. Лукина



Санкт-Петербург
«НАУКА»
2014

УДК 630*187:582.475:546.26 (1-924.82)

ББК 43.4

Б72

Бобкова К. С., Машика А. В., Смагин А. В. Динамика содержания углерода органического вещества в среднетаежных ельниках на автоморфных почках. — СПб.: Наука, 2014. — 270 с.

ISBN 978-5-02-038369-2

В работе приведены сведения о запасах углерода в фитоценозах и почве среднетаежных ельников, развитых на типичных подзолистых почвах. Рассматривается роль отдельных видов насаждений в накоплении фитомассы и углерода. Дана оценка годичной продукции органической массы и углерода в коренных и производных типах еловых сообществ. Особое внимание уделено динамике содержания углерода в почве в зависимости от экологических факторов. Охарактеризованы состав, динамика поступления, процессы разложения и минерализация растительного опада. Определена эмиссия CO_2 с поверхности почвы и его потоки в почвенном профиле. Приведены математические модели динамики органического углерода в почве. Составлен бюджет углерода в системе почва—фитоценоз в двух типах еловых сообществ. Монография представляет интерес для широкого круга специалистов — экологов, биологов, работников лесного хозяйства, почвоведов, физиологов растений, для студентов биологических факультетов университетов и лесных вузов. Библиогр. 451 назв. Ил. 53. Табл. 35.

Ответственный редактор

Н. В. Лукина, докт. биол. наук

Рецензенты:

И. Б. Арчелова, докт. биол. наук

А. П. Капелькина, докт. биол. наук

Bobkova K. S., Mashika A. V., Smagin A. V. Dynamics of carbon organic matter content of spruce forests in middle taiga growing on automorphic soils. — St. Petersburg: Nauka, 2014 — 270 с.

The present monograph provides data about carbon stocks in phytocenoses and soils of spruce forests in middle taiga developed on typical podzolic soils. The role of several plant species in phytomass and carbon storage is considered. Annual increment of organic mass and carbon in virgin and secondary types spruce phytocenoses are estimated. The particular notice is given to the dynamics of soil carbon content depending on environmental factors. Composition, dynamic of input, destruction and mineralization of litter are characterized. Emission of carbon dioxide from soil surface and CO_2 fluxes in soil profile are determined. Mathematical models of organic carbon dynamic in soil are presented. Carbon budget in system soil-phytocenosis for two types of spruce community is calculated. The present monograph will be useful for ecologist, biologist, forest manager, soil scientists, plant physiologist, students of universities and forest institutes. Bibliography 451 references. Ill. 53. Tabl. 35.

© Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2014

© К. С. Бобкова, А. В. Машика, А. В. Смагин

© Редакционно-издательское оформление.

ISBN 978-5-02-038369-2

Издательство «Наука», 2014.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из важнейших экологических функций лесных экосистем является регулирование баланса углерода в атмосфере (Baumgartner, 1979; Исаев и др. 1993; Экологические проблемы ..., 1996; Cannel, 1995; Saxe et al., 2001; Лесные экосистемы ..., 2002, Пулы и потоки ..., 2007). Продуктивность лесных биогеоценозов (БГЦ) рассматривается как основная характеристика, определяющая процессы обмена веществ и энергии в экосистемах и, в частности, используется в целях оценки их углероддепонирующей способности. Такой показатель, как первичная продукция (NPP), т. е. количество органического вещества, создаваемого продуцентами на единицу площади за единицу времени, является фундаментальной характеристикой экосистемы. Она определяет энергетический и вещественный вход в биоту экосистем атмосферного CO₂ (Одум, 1975; Уткин, 1975; Базилевич, 1993; Усольцев, 1993; Курбанов 2002, Замолодчиков, 2003; Моисеев, Филипчук, 2009). NPP представляет собой чистый «сток» углерода из атмосферы в растительный покров и поэтому используется в качестве показателя интенсивности поглощения атмосферного CO₂ наземными экосистемами, т. е. их углероддепонирующей емкости. К настоящему времени разработаны модели динамики NPP на разных уровнях. В них устанавливаются эмпирические взаимосвязи между климатическими факторами и характеристиками лесного покрова, что позволяет оценивать NPP как функцию таких климатических переменных, как температура, осадки, эвапотранспирация, а также различных видов антропогенных воздействий, как рубки, загрязнения (Nelson, Marks, 1994; Комаров и др., 2006; Замолодчиков и др., 2008; Shvidenko et al., 2010; Замолодчиков и др., 2011). Однако для глобальной модели динамики NPP ощущается нехватка эмпирических данных NPP на уровне экосистем (Усольцев, 2007; Воронин и др., 2010).

Расходная составляющая в цикле углерода лесного БГЦ связана, главным образом, с многоступенчатым окислением ассимилированных органических веществ (ОВ) как самими растениями в процессе их жизнедеятельности, так и дальнейшими их потребителями — участниками трофической сети — животными и органотрофными деструкторами (Кобак, 1988; Заварзин, 2003; Ведрова, 2005).

Роль почвы в деструкционном звене углеродного цикла является определяющей. В почве формируется основная часть потока CO_2 в атмосферу в результате трансформации отмирающей биомассы. Гетеротрофное дыхание в разных типах хвойных сообществ составляет 48—71 % общей эмиссии диоксида углерода экосистемы (Lavigne et al., 1997; Law et al., 2001). Выделяющийся с поверхности почвы CO_2 служит интегральным показателем ее биологического состояния, по которому судят об энергетике трансформационных процессов и плодородии почв (Костычев, 1886, цит. по 1949; Смирнов, 1955; Паршевников, 1960; Макаров, 1988; Raich, Schlesinger, 1992), а также важным источником воздушного углеродного питания растений (Кобак, 1988).

Большую роль почвы бореальных лесов играют в биосфере в связи со значительным и относительно долговременным связыванием органического углерода ($\text{C}_{\text{орг}}$) при лимитированном его возврате в атмосферу (Schlesinger, 1977; Дыхание почвы, 1993; Углерод в экосистемах ..., 1994). Часть углерода накапливается на поверхности почвы в лабильном фонде фитодетрита, часть — в относительно устойчивом к разложению почвенном ОВ (ПОВ), в его специфической форме — гумусе (Тюрин, 1937; Кононова, 1963; Александрова, 1980; Арчегова, 1985; Гришина, 1986; Орлов и др., 1996).

Изучение газовой функции почвы, как источника, стока и резервуара парниковых газов, а также аккумуляции ПОВ, во многом определяющего плодородие почвы и устойчивость экосистем, является одной из приоритетных задач современного экологического почвоведения (Орлов и др., 1996; Trumbore, 1997; Смагин, 2000; Регуляторная роль ..., 2002). Проблема количественной оценки вклада почвы в локальный и региональный баланс углерода бореальных лесов обуславливает необходимость натуральных исследований динамики содержания углерода, включая его газовые потоки (Schlentner, van Cleve, 1985; Valentini et al., 2000; Лесные экосистемы ..., 2002; Замолодчиков, 2003). Математическое моделирование климатических процессов в глобальном масштабе показывает, что увеличение атмосферного

CO₂ способно вызвать существенное повышение температуры в области высоких широт (Антропогенные изменения ..., 1987; Noughton et al., 1990). Потепление климата приведет к дополнительному поступлению углекислого газа в атмосферу за счет усиления деструкции лабильных форм ОВ в почвах Севера, что угрожает положительной обратной связью с парниковым эффектом (Raich, Schlesinger, 1992; Kirschbaum, 1995; Смагин, 1999). В связи с этим важно знать закономерности воздействия экологических факторов на динамику потоков углерода в почвах таежных экосистем.

Изучение бюджета органического углерода в системе почва—фитоценоз — атмосфера в лесных БГЦ имеет и непосредственное практическое значение для лесного хозяйства. Только на основе точного учета объемов вовлечения его растениями в жизненный цикл и слежения трансформационных процессов при поступлении в почву растительных остатков можно научно обосновать практические рекомендации в различных направлениях лесного хозяйства. Оценка баланса углерода в экосистемах позволит ближе подойти к решению проблемы управления продуктивностью и создания лесных насаждений, которые будут отвечать условиям более полного усвоения солнечной энергии и атмосферного CO₂ (Базилевич, Родин, 1969; Экологические проблемы ..., 2006).

В ходе многолетних комплексных исследований таежных БГЦ подзоны средней тайги Республики Коми изучены некоторые параметры углеродного цикла, характеризующие в основном вопросы стока углерода (Мартынюк и др., 1998; Тужилкина и др., 1998; Бобкова и др., 2000; Усольцев и др. 2004; Бобкова, Тужилкина, 2001, 2006, и др.) и экологию фотосинтеза (Ладанова, Тужилкина, 1992; Загирова, 1999). Почвенно-экологические исследования динамики углерода включали изучение поступления лесного опада в насаждениях, его накопления и разложения, а также определение содержания гумуса по почвенному профилю в некоторых типах лесных сообществ (Стенина, 1970; Продуктивность ..., 1975; Забоева, 1975; Арчегова, 1985; Бобкова, 2001; Кузнецов, 2010; Осипов, 2011). Работы по исследованию дыхания лесных почв республики немногочисленны (Фролова, 1961; Забоева, 1975; Машика, 2006).

В связи с вышеизложенным, является актуальным проведение более детальных исследований динамики органического углерода в системе почва—фитоценоз в доминирующих типах лесных БГЦ на европейском Севере, с учетом потоков CO₂,

определяемых современными методами с использованием математического моделирования.

Цель данной работы состоит в изучении пространственно-временной динамики углерода органического вещества в экосистемах ельников и хвойно-лиственного насаждения на подзолистых почвах подзоны средней тайги, включая резервуары, потоки и эмиссию.

Авторы выражают благодарность сотрудникам отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН и кафедры физики и мелиорации почв факультета почвоведения МГУ за консультации и оказанную помощь в проведении экспериментальных работ; сотрудникам экоаналитической лаборатории и отдела почвоведения Л. Ф. Акутиной, Г. А. Забоевой, Т. В. Зоновой, А. А. Естафьевой за помощь в выполнении физико-химических анализов почв и растений.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проектам: 02-04-48162а, 07-04-00104а. При поддержке этого же фонда проведены две экспедиции по проектам 03-04-63056к, 04-04-63130к.

Работа была выполнена на базе Института Биологии Коми НЦ УроРАН (Авторы К. С. Бобкова, А. В. Машика) и кафедры почвоведения Московского государственного Университета имени М. В. Ломоносова (автор А. В. Смагин).

Глава 1

РЕЗЕРВУАРЫ И ДИНАМИКА УГЛЕРОДА В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ

1. 1. Динамика углерода в лесных экосистемах

Глобальный круговорот углерода является одним из важнейших биогеохимических циклов Земли (Ковда, 1985). Он вызывает множество сопряженных биологически опосредованных реакций в биосфере (Заварзин, 2003). В лесных БГЦ сосредоточено примерно 85 % общих запасов углерода наземных экосистем (Schlesinger, 1977; Кольмайер и др., 1987). Они могут быть как источником поступления углерода в атмосферу (перестойные, в результате пожаров, болезней, вырубок, сведения их под пашни), когда поступление CO_2 при деструкции органического вещества явно превышает его фотосинтетическое поглощение, так и стоком, что в наибольшей мере характерно для молодняков (Ведрова и др., 2000). Бореальные леса с их медленной и сезонно-подавленной деструкцией считаются стоком углерода атмосферы с интенсивностью поглощения около $1.0 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$ (Антропогенные изменения ..., 1987; Экологические проблемы ..., 1996; Заварзин, 2000). Однако рост среднегодовой температуры воздуха, характеризующейся для территории России за XX в. линейно-положительным трендом с коэффициентом $0.9 \text{ }^\circ\text{C}/100 \text{ лет}$ (Исаев, 2003), вскоре может интенсифицировать процессы разложения ОВ и соответственно увеличить долю поступления CO_2 в атмосферу. Одну из ключевых ролей в прогнозируемых изменениях состава атмосферы будут играть лесные экосистемы Севера, являющиеся огромным депо лабильных форм органического углерода.

Почва в процессе функционирования оказывает существенное влияние на экологические условия в биосфере, являясь ее

Таблица 1

**Запасы углерода в фитомассе и почвах лесов России,
по данным разных авторов**

Лес	Запас углерода, Гт		Источник
	в фито-массе	в почве до глубины 1 м	
Лесной фонд	28.0	86.3	Алексеев, Бердси, 1994
То же	35.9	256.8	Замолодчиков и др., 2005
» »		183.4	Честных и др., 1999
Лесопокрытые земли	35.6		Уткин и др., 2001; Utkin et al., 2002
То же		118.0	Честных и др., 2004
» »	34.0	125.0	Исаев и др., 2004
Лесной фонд	36.2	253.2	Сонген и др., 2005
То же	33.0		Швиденко и др., 2000

подсистемой. Среди множества функций выделяют самую главную и общую: почва служит средой обитания живых организмов (растений, микроорганизмов, грибов, животных), определяет биоразнообразие суши (Структурно-функциональная роль ..., 1999; Мигунова, 2001; Регуляторная роль ..., 2002). Благодаря своему положению на границе различных сфер (атмосферы, литосферы и биосферы), почвенный покров выступает как узловая точка, место пересечения геологического и биологического круговорота (циклов, потоков) веществ в биогеосфере (Рожков и др., 1997; Добровольский и др., 2001) (табл. 1).

Проблема углеродного бюджета в бореальных лесах стала активно изучаться с начала 60-х годов XX в. и сейчас продолжает привлекать пристальное внимание ученых. В разные периоды ею занимались Л. Е. Родин с соавт. (1967), М. Ф. Макаревский (1991), А. А. Титлянова, М. Тесаржова (1991), Н. И. Базилевич (1993), А. С. Исаев с соавт. (1996), А. С. Мартынов с соавт. (1995), Б. Н. Моисеев с соавт. (2000), К. И. Кобак (2005), О. N. Krankina (2005), В. А. Усольцев (2007), В. А. Усольцев, С. В. Залесов (2005), и др. Из всего органического углерода наземных экосистем 92 % сосредоточено в лесных экосистемах, из них 28 % приходится на лесные сообщества Российской Федерации (Сонген и др., 2005). Значительные запасы углерода законсервированы в мертвом органическом веществе и гумусе лесных почв, а также в торфяных отложениях лесных болот (Уткин и др., 2001). Леса России, занимающие значительную часть Евразии, объединяют около 22 % мирового запаса лесных ресурсов (Иса-

ев, Коровин, 1997б) при величине чистой первичной продукции, равной 2.3 Гт/год (Замолодчиков, Уткин, 2000).

К настоящему времени имеется большое количество оценок запаса углерода в фитомассе и в почвах России. Некоторые из них приведены в табл. 1. Существенные расхождения в оценках объясняются различиями в применяемых методах расчета.

При анализе используются следующие показатели бюджета углерода в экосистемах. Депо углерода — хранилища различных соединений углерода (пересчитанные на углерод) в экосистемах. Потоки углерода — разнонаправленные перемещения, связывающие отдельное депо. Круговорот углерода представляет собой совокупность процессов продукционных, деструкционных, депонирования и ресинтеза органических соединений. Продукцирование — это сочетание процессов, приводящих к созданию растительного органического вещества. Деструкционные процессы включают в себя отмирание растений или их отдельных частей, образование мертвой фитомассы и распад последней до простых минеральных элементов. Процесс депонирования — это закрепление углерода в долго существующих компонентах экосистемы: деревьях, торфе, гумусе. Ресинтез является совокупностью процессов, приводящих к образованию новых органических соединений из продуктов переработки растительного вещества. Таким образом, в депонировании углерода органического вещества участвуют как производные продукционного (живая древесина и корни) и деструкционного (мортмасса) процессов, так и продукты ресинтеза (гумус) (Базилевич, Титлянова, 2008).

Лесные экосистемы умеренного и бореального поясов не только депонируют углерод в фитомассе, но и аккумулируют его в отмерших деревьях или их органах (усохшие ветви и сучья, корни), в слое лесной подстилки, формирующейся из опада листьев, хвои, ветвей, коры и т. п.

При оценке биосферного углеродного бюджета по биопродуктивности растительных сообществ цикл подразделяется на следующие категории:

1. Валовая первичная продукция соответствует всему углероду ассимилированному растениями (GPP).

2. Нетто-первичная продукция (NPP) соответствует разности между первичной продукцией и дыханием растений (R_a), т. е. количеству углерода, перешедшему в биомассу растений.

3. Нетто-экосистемная продукция (NEP) представляет разность между NPP и потерей углерода в деструкционных процес-

Таблица 2

**«Время жизни» углерода в разных депо для лесов России
(Исаев, Коровин, 1997а)**

Депо	«Время жизни» углерода, лет
Фитомасса	1...20—300 (до 600—700)
Лесная подстилка (по трем слоям)	1...10, 6—10...100, 5—100...200—700
Оторфованная подстилка	1 000
Сухостой	10...100 (250)
Валеж (без воздействия пожаров)	100—300...500
Гумус и торф	10 000—12 000

сах (R_n) (Моделирование ..., 2007; Пулы и потоки, 2007). Большая часть первичной продукции идет на метаболизм экосистемы, и лишь 20 % остается в биомассе (в деревьях, растениях нижнего яруса и в животных) (Спурр, Барнес, 1984).

Для любых наземных экосистем обязательным следует считать выделение следующих депо углерода: фитомассы, детрита, почвы и атмосферы (Уткин, 1995; Исаев, Коровин, 1997а). При определении запасов углерода и его основных потоков на уровне биосферы такой уровень детализации вполне достаточен. Но для описания функционирования локальных экосистем требуется более детальное разделение потока и депо. Так, целесообразно разделять депо фитодетрита на несколько самостоятельных: лесной подстилки, сухостойных деревьев и валежа вместе или раздельно. При учете запасов углерода в почве целесообразно раздельное выделение углерода гумуса и торфа, в ряде случаев — и погребенного гумуса.

Принципиально важно понимать разницу в особенностях формирования депо фитомассы и детрита, поскольку отмершие растительные остатки сразу и полностью вовлекаются в деструктивные процессы, тогда как органы живых растений имеют разнообразные механизмы защиты от консументов-фитофагов. Между разными депо прослеживаются различия не только в отношении размеров, но и характерного времени жизни углерода или хранения по абсолютным возрастам (табл. 2), которыми и определяется специфика углеродного цикла разных типов наземных экосистем.

Интенсивность потоков углерода в лесных экосистемах определяется: размерами пулов фитомассы и органического вещества почвы; временем пребывания углерода в пределах каждого пула; биологической продуктивностью и скоростью разло-

жения и гумификации растительных остатков в почве; трансформацией фитомассы и пулов органического вещества почвы при разного рода нарушениях (рубки, лесные пожары и т. д.) (Исаев, Коровин 1998).

Скорость обмена углеродом между почвой и атмосферой регулируется двумя основными процессами — минерализацией и гумификацией. Оценивая скорости этих процессов и величины пулов органического вещества почв, вовлеченных в них, можно проанализировать динамику органического вещества в почве.

В лесной экологии (биогеоценологии) более всего изучены крупные потоки углерода. К ним относятся: продуцирование, т. е. поступление углерода в систему любого объема; отмирание органического вещества, т. е. переход углерода в детрит; депонирование фитомассы как разность между продуцированием и отмиранием, разложение (деструкция) детрита; депонирование детрита как разность между отмиранием и разложением; гумификация, т. е. разложение в аэробных условиях уже сильно переработанного мезо— и микрофауной органического материала с образованием гумуса как комплекса органических кислот; торфообразование или седиментация растительных остатков в постоянно или длительно анаэробной среде (Исаев, Коровин 1997б; Пулы и потоки, 2007).

На европейском Севере России еловые леса произрастают на площади 33.4 млн га, что составляет около 48 % от его лесопокрытой площади (Лесной фонд ..., 2003). Биологическая продуктивность (NPP) фитоценоза ельников данного региона в зависимости от условий произрастания варьирует в пределах $2.5—11 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (Смирнов, 1971; Казимиров, Морозова, 1973; Мананов, Никонов, 1981; Вакуров, Полякова, 1982; Факторы регуляции ..., 1983; Руднева и др. 1996; Лукина, Никонов, 1996; Бобкова, 1999, 2001, 2007, и др.). Все эти работы включены в обобщающие сводки (базу данных) по биологической продуктивности (Уткин, 1975; Базилевич, 1993; Усольцев, 2001, 2007, 2010). Анализ данных фракционной структуры NPP по широтному градиенту, проведенный В. А. Усольцевым (2007), показал, что NPP 100-летних ельников закономерно возрастает от северной тайги ($3.9 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$) к средней (5.3) и далее к югу в подзонах хвойно-широколиственных ($10.0 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$). На Урале аналогичная закономерность прослеживается с севера на юг по подзонам лесотундры, северной и средней тайги для показателя надземной первичной продукции — соответственно 1.1; 1.23 и $1.64 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$.

На территории Республики Коми лесопокрытая площадь составляет около 30.6 млн га, из них 29.2 млн га отнесены к государственному лесному фонду. Лесные площади с доминированием в составе древостоя ели равны 16.2 млн га, из них 42 % располагается в средней подзоне тайги. Среднетаежные ельники в этой подзоне представлены в основном старовозрастными древостоями (73.9 %) (Леса ..., 1999). Установлено, что в среднетаежных ельниках запасы органической массы в фитоценозах различных условий местопроизрастания составляют 140—210 т·га⁻¹ (Продуктивность ..., 1975; Забоева, 1975, Биопродукционный процесс ..., 2001, Коренные еловые ..., 2006) NPP в них равен 5.2—8.2 т·га⁻¹ в год (Бобкова, 1987, 1999, 2001, 2007; Кузнецов, 2010).

Согласно С. Я. Трофимову (1992), одним из основных параметров, характеризующих функционирование почв в экосистеме, относятся запасы ОВ в почве, включая лесную подстилку, количество ОВ, ежегодно поступающих в почву и возвращаемых в атмосферу, и грунтовые воды в процессе минерализации. А. А. Роде (1971) указывал, что для постижения внутреннего существа процесса почвообразования, необходимо изучать все свойства, состав, происхождение и современную жизнь почвы на уровне простейших процессов. Среди последних он выделял: 1) обмен вещества и энергией между почвой и другими природными телами, 2) превращение веществ и энергии, происходящее в самом почвенном теле и 3) передвижение веществ и энергии в почве.

В первой группе процессов, особая значимость придавалась таким микропроцессам, как многосторонний обмен газами в системе атмосфера—почва—растение—грунт и безобменное одностороннее поступление в почву ОВ, синтезированного растением и несущего в себе трансформированную лучистую энергию Солнца. Из второй группы почвообразовательных микропроцессов особо выделяются многочисленные, разнообразные реакции разложения ОВ, входящие в состав растительных остатков, которым придавали большое значение выдающиеся почвоведы — П. А. Костычев (1886, цит. по: 1949), П. С. Косович (1916), В. Р. Вильямс (1949). И из третьей — закономерности передвижения влаги и газов внутри почвенного профиля в зависимости от внешних факторов. Рассматриваемая далее проблема почвенного углерода, начиная с момента поступления ОВ на поверхность почвы, его трансформации и заканчивая его стабилизацией в почвенном теле, составляет суть

Таблица 3

Содержание углерода в почвах Земли по оценкам разных авторов

Источник, год	Гт С _{орг} *	Источник, год	Гт С _{орг} *
Кононова, 1963	1500	Schlesinger, 1985	1515
Bohn, 1976	3000	Кобак, 1988	2104
Schlesinger, 1977	1456	Adams et al., 1990	1395
Woodwell et al., 1978	700—3000	Eswaran et al., 1993	1576
Базилевич, 1979	1021	Batjes, 1996	1462—1548
Горшков, 1981	1181	Смагин, 2000	1480
Zinke et al., 1984	1728		

Примечание. *1 Гт = 1 млрд т.

почвенных процессов и близка к главной задаче почвоведения — познанию механизма и сущности образования почвы.

На планетарном уровне депо углерода почвенного ОВ (С_{орг}) занимает третью позицию по величине после резервуаров углерода литосферы и мирового океана (Антропогенные изменения ..., 1987; Кобак, 1988; Смагин, 1999). Поэтому роль почвы в процессах регуляции цикла углерода, сбалансированного в течение длительного времени, трудно переоценить. Однако почвы, в том числе и лесные, до сих пор остаются одним из слабо изученных звеньев круговорота углерода, о чем свидетельствуют как большой разброс в оценках запасов, динамики, эмиссии почвенного углерода, так и отсутствие общепринятой методической базы.

Данные по запасам углерода, сосредоточенным в почвах и торфах, являются важнейшей информационной составляющей наземного баланса углерода. К настоящему времени накопилось немалое количество работ по оценке глобальных, поясных и региональных запасов органического углерода в почвах, в том числе и для почв Российской Федерации (табл. 3).

Одна из первых оценок глобального содержания органического углерода в почвах Земли принадлежит М. М. Кононовой (1976), которая основывалась на среднем содержании гумусовых веществ (ГВ) в главнейших типах почв и географических закономерностях гумусообразования. Размеры площадей для расчетов взяты ею из работы Н. И. Базилевич с соавт. (1970). Вычисленные таким приемом запасы углерода для почв Мира, при условии его среднего содержания в гумусе 58 %, достигают величины 1500 Гт С_{орг} в метровом слое. В работе Х. Бона приводится максимальная оценка запасов углерода в почвах —

3000 Гт (Bohn, 1976). В. Шлезингер (Schlesinger, 1977) дает величину запаса углерода, близкую к современным оценкам, равную 1456 Гт. Дж. Вудвелл с сотр. (Woodwell et al., 1978) по результатам литературного анализа приводят возможный диапазон содержания углерода в верхнем метровом слое почв планеты в пределах 700—3000 Гт. Последующие глобальные оценки запаса углерода в почвах (Базилевич, 1979; Горшков, 1981; Zinke, 1984; Кобак, 1988; Смагин, 2000, и др.) колебались в меньшем диапазоне (1021—2100 Гт).

В работах сотрудников Ок-Риджской национальной лаборатории под руководством В. Поста и Лесного департамента Университета Калифорнии (США) во главе с П. Цинке (Post et al., 1982; Zinke et al., 1984) глобальный почвенный запас углерода был оценен на базе фактических материалов, собранных в ходе аналитической обработки образцов по более чем 3500 почвенным профилям, и анализа литературных данных. При подсчете запасов учитывался объемный вес почвы и содержание в ней каменистого материала. Фактические данные о содержании углерода в генетических горизонтах пересчитывались на стандартные глубины. В результате концентрация органического углерода в почвах различных природных зон оценена в пределах от $2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ в почвах аридных районов до $30 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ в почвах влажных альпийских лугов, а глобальная оценка содержания органического углерода в метровом слое почв — 1309 Гт, при расчете по среднему содержанию углерода в почвах определенного биома, или 1728 Гт, при расчете по «среднеширотному» содержанию углерода.

В целом колебания величин говорят о том, что проблема подсчетов запасов углерода в глобальном масштабе пока не решена, и для ее решения необходимо преодолеть целый ряд методических проблем. По мнению В. А. Рожкова с сотр. (1997), широкий разброс существующих данных по запасам углерода свидетельствует о недостатке фактического материала, различных методических подходах к анализу почвенных образцов и подсчетов, разной глубине опробования, сложности учета таких показателей, как каменистость почв и содержание в них корневой массы. Д. С. Орлов с соавт. (1996) указывает также на несовпадение картографических основ, используемых для подсчета площадей, занимаемыми почвами различных типов. По нашему мнению, в качестве ориентировочной можно взять среднюю величину, которая близка к 1500 Гт С, приводимую в аналитических обзорах (Кольмайер и др., 1987; Trumbore, 1997;

Таблица 4

Распределение $C_{\text{орг}}$ почв в различных поясах

Пояс	Площадь		Содержание $C_{\text{орг}}$		
	10^6 км^2	%	$\text{кг} \cdot \text{м}^{-2}$	Гт	%
Тропический	56.3	42.1	10.3	579	27.5
Субтропический	25.7	19.3	12.9	330	15.7
Суббореальный	21.9	16.5	14.6	320	15.2
Бореальный	23.7	17.8	31.1	739	35.1
Полярный	5.7	4.3	23.9	136	6.5
Всего	133.4	100.0	15.8	2104	100.0

Schlesinger, Andrews, 2000; Смагин, 2000). В одной из работ Н. Баджиса (Batjes, 1996), на основании базы данных 4 353 почвенных профилей разных природных зон, приводится диапазон величины глобального запаса углерода в пределах 1462—1548 Гт $C_{\text{орг}}$.

Большое количество работ посвящено региональным и зональным оценкам содержания углерода в почвах (Billings et al., 1998; Кобак, 1988; Kauppi et al., 1992; Замолотчиков, 2003, и др.). В обзоре К. И. Кобак (1988), при анализе распределения $C_{\text{орг}}$ по поясам Земли, были выявлены широтные закономерности изменения концентрации углерода в почвах — увеличение от экватора к полюсам, с максимумом в бореальном поясе (табл. 4). Несмотря на несовпадение общих запасов углерода в глобальном масштабе, приводимых автором (2100 Гт С), относительные величины процентного соотношения запасов С по поясам близки к данным, приводимым в работах некоторых авторов (Batjes, 1996; Смагин, 2000).

Согласно В. Шлезингеру (Schlesinger, 1977) и В. Поста (Post et al., 1982), лесные почвы бореального пояса являются крупнейшим депо $C_{\text{орг}}$ и содержат около 15 % от глобальных запасов почвенного углерода.

В связи с признанием на междисциплинарном и межправительственном уровнях проблемы глобального изменения климата и парникового эффекта, которое выразилось в заключении Рамочной конвенции ООН об изменении климата (1992) и Киотского протокола к ней (1997), последовал всплеск работ по оценке пулов и потоков углерода в естественных и антропогенных ландшафтах отдельных стран мира, в том числе и в почвах. В этих исследованиях, часто проводившихся в рамках международных проектов, были оценены запасы почвенного углерода в

Канаде (Kurz et al., 1992; Apps, Kurz, 1993; Sitanen et al., 1997; Tarnocai et al., 2001), России (Орлов, Бирюкова, 1995; Рожков и др., 1997), США (Birdsey, 1992), Германии (Burschel et al., 1993), Великобритании (Dewar, Cannell, 1992; Milne et al., 2000), Финляндии (Karjalainen, Kellomaki, 1993; Kauppi et al., 1997), Швеции (Eriksson et al., 1991), Новой Зеландии (Hollinger et al., 1993), Китая (Wang et al., 2002; Fenga et al., 2002) и других странах. Мы не приводим фактический материал по отдельным странам, полученный в ходе этих исследований, однако отметим, что и на современном методическом уровне наблюдаются разные подходы к оценке запасов $C_{орг}$.

Наиболее рациональным, из известных нам, представляется подход специалистов департамента лесного хозяйства Канады. Ими был осуществлен масштабный проект по определению баланса углерода в лесных экосистемах страны (Kurz et al., 1992). Первоначально была проведена оценка общего запаса углерода в почвенном блоке лесного сектора, составившая 76.4 Гт в почвах и 135 Гт С — в торфяниках. При этом максимальная концентрация углерода (до 346 т · га⁻¹) отмечена в почвах субарктического пояса, а средневзвешенная по региону составила 189 т · га⁻¹. В дальнейшем авторами этой работы составлены различные модели динамики содержания углерода в лесных экосистемах в ответ на климатические изменения (Apps, Kurz, 1993), с учетом таких факторов, как пожары, возрастная и сукцессионная динамика, скорость прироста и разложения биомассы, интенсивность лесопользования (Kurz et al., 1995).

Одна из первых попыток вычисления запасов углерода в почвенном покрове России была сделана Д. С. Орловым и О. Н. Бирюковой (1995). В работе охвачен широкий список почв (~70), расположенных в восьми природно-сельскохозяйственных зонах. По данным авторов, средние запасы $C_{орг}$ для всей России оцениваются в 296 Гт (в слое 0—100 см), в том числе для почв равнинных территорий — около 236 Гт, для горных — 60 Гт. Следует отметить, что 22 % запасов углерода равнинных территорий приходится на почвы среднетаежных лесов, а на таежную зону в целом — 38.5 %. Однако в этой работе нет данных по запасам углерода в подстилках, не сделано поправок на каменистость и отсутствуют подсчеты запасов карбонатных форм углерода.

Эти недочеты попытались учесть В. А. Рожков с сотр. (1997), оценив общее количество $C_{орг}$ в почвах России в 342.1 Гт (метровый слой), из которых 119.5 Гт аккумулировано в органи-

генных горизонтах. Запасы углерода карбонатов, по их данным, составляют 111.3 Гт (25 %).

Говоря о карбонатном резервуаре почв при оценке общих запасов углерода, следует отметить его важное промежуточное положение между геологическим и биосферным круговоротом (Глазовская, 1996; Наумов, 2004). По данным В. Шлезингера (Schlesinger, 1985), карбонаты кальция в почвах аридных условий образуются в результате биотических процессов. Предположения о контролирующей роли живых организмов в иммобилизации CO_2 при химической диссоциации угольной кислоты имеются и в отечественных работах (Смагин, 1999). Запасы неорганических форм С в аридных почвах могут превышать запасы органического углерода в 4—7 раз (Schlesinger, 1985; Fenga et al., 2002). Однако, как отмечает К. И. Кобак (1988), глобальные оценки запасов углерода, сосредоточенного в карбонатах пустынь, крайне неопределенны — от 550 до 1800 Гт С. Существуют также проблемы разделения неорганических форм углерода по происхождению на литогенные и биогенные, и определения функциональной роли каждой группы в поведении углерода в почве (Рожков и др., 1997), включая его газовые потоки. К этому можно добавить неоднократно отмечаемую значимость учета данных по содержанию и выносу различных форм почвенного углерода с грунтовым и поверхностным водами (Richey, 1981; Telang et al., 1991; Орлов и др., 2000; Суранов, 2004).

В суммарном запасе органического углерода почв России основным резервуаром $\text{C}_{\text{орг}}$ являются болотные и заболоченные почвы (51.6 %) (Орлов, Бирюкова, 1995). Торфяные болота бореального пояса с аккумулятивным типом обмена веществ, являются огромным депо и стоком углерода биосферы Земли. В работах российских ученых проведен детальный подсчет запасов углерода в болотных экосистемах России. В одной из первых (Углерод в экосистемах ..., 1994), установлено, что болота содержат более 118 Гт углерода, из которых на собственно торфяные отложения приходится 43 %. Детальные подсчеты содержания углерода в болотах России проведены С. Э. Вомперским с сотр. (1994). По их данным, болота и заболоченные земли при их площади в 21.6 % от общей площади содержат 113.5 Гт С в метровом слое, т. е. близкую к ранее приведенной величине.

Первый качественный уровень исследования при определении пулов органических соединений в составе депонированного

углерода торфяных болот России приведен в работе Т. Т. Ефремовой с соавт. (1997). Ими выявлено, что в торфе болот и в болотных почвах России основная масса углерода представлена гумусовыми веществами — 44.2 Гт (37.3 %), компонентами нерастворимого остатка — 44.7 (37.8 %), а также полисахаридами — 21.1 Гт (17.8 %). Углеродный пул ГК составляет 25.0, ФК — 19.1 Гт. Отмечено, что интенсивность и глубина трансформации ОВ болотных и заболоченных экосистем будет зависеть от скорости изменения гидротермических условий.

В целом содержание углерода в почвах России, занимающей 1/8 площади суши, соответствует среднемировой величине, что обусловлено относительно низким вкладом в продукцию полярной области и области многолетней мерзлоты (Заварзин, 2000).

Оценки запасов углерода в регионах России, позволяют корректировать биогеохимические модели высшего ранга и решать проблему перехода на более мелкий масштаб (Титлянова и др., 1996; Пуртова, 1999; Честных и др., 1999; Мажитова и др., 2003). Так, общий запас $C_{орг}$ в слое 0—100 см в Сибири оценен в 190 Гт, что составляет 12.5 % глобального запаса углерода почвы (Титлянова и др., 1996). При этом содержание $C_{орг}$ максимально в болотных почвах — $800 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, находится в диапазоне 250—320 в черноземах, составляет около 200 в серых лесных и горно-лесных, минимально — в мерзлотно-таежных почвах (80). В работе Г. Г. Мажитовой с сотрудниками (2003) использован современный комплексный геоинформационный подход к проблеме исследования резервуаров $C_{орг}$, на основе которого выполнена электронная почвенная карта. Выявлено, что запас органического углерода в бассейне р. Уса площадью около 93 000 км² составляет 2654 Мт при расчете на глубину минеральных почв до горизонта ВС и полную мощность торфяников, со средним удельным запасом по бассейну в $29.5 \text{ кг C} \cdot \text{м}^{-2}$.

Подытоживая анализ данных по запасам углерода в почвах России, отметим, что приводимые закономерности его количественного географического распространения в целом соответствуют установленным ранее данным в классических работах по изучению гумусообразования в почвах России (Болотина, 1947; Докучаев, 1948; Тюрин, 1949). Результаты современных исследований запасов гумуса и соответственно углерода, указывают на более сложное пространственное распределение углерода в почвах как на зонально-провинциальном уровне (Лебедева, 1992, цит. по: Рожков и др., 1997), так и на уровне элементарных

почвенных структур (Прохорова, Фрид, 1993). Понимание естественной пространственной вариабельности углеродсодержащих веществ в почвенном профиле также важно для выяснения природы этой вариабельности и должно учитываться при определении запасов углерода в почвах.

Дискуссионным является и вопрос о глубине слоя, в котором учитываются запасы углерода в почве (Кобак, 1988; Рожков и др., 1997). Как правило, используется его верхняя метровая толща. Для большинства минеральных почв такая глубина при оценке $C_{\text{орг}}$ является излишней, так как содержание углерода убывает в профиле нечерноземных почв с первых десятков сантиметров. В органических же почвах, особенно в торфяниках, глубина распространения ОВ намного превышает этот условный уровень, и пренебрежение этим фактом приводит к большой недооценке запасов $C_{\text{орг}}$. По мнению А. Е. Черкинского и О. А. Чичаговой (1991), рационально было бы ограничить мощность слоя величиной, соответствующей 90—95 % запасов ОВ.

Наконец, следует подчеркнуть, что при определении и моделировании динамики запасов углерода в связи с климатическими изменениями необходимо учитывать время пребывания в почве его разных форм, или времени связывания углерода атмосферы в них. В модели взаимосвязи углеродного цикла с изменениями климата (Kurz et al., 1992) предусмотрено выделение трех резервуаров почвенного углерода: «быстрого» — с периодом полураспада 3—20 лет (верхняя часть подстилки), «среднего» — 20—100 лет (нижняя часть подстилки) и «медленного» — более 100 лет (ГВ). Стабильными компонентами ОВ почв, в которых возможно связывание углерода на длительное время, являются также лигнин и меланины грибов (Орлов и др., 2000). Аналогичное разделение по времени релаксации углерода в почвах на группы предлагалось ранее в работе К. И. Кобак (1988). Исходя из ее данных, полученных по балансовой модели круговорота углерода, время пребывания $C_{\text{орг}}$ в почвенном резервуаре разных климатических поясов и областей Земли варьирует от 200—300 до 1000—2700 лет для лабильного и от 600—900 до 4000—7600 лет для стабильного углерода ГВ. При этом суммарный ежегодный сток углерода в стабильный гумусовый резервуар составляет около 0.6 Гт С, с его максимальной интенсивностью в тропическом поясе (54 %) и минимальной в полярном (1 %), что подтверждается радиоуглеродными исследованиями.

Однако, по мнению И. М. Рыжковой (1992) и А. В. Смагина с сотр. (1994, 2001), подобная консервация углерода имеет место лишь при условии устойчивого функционирования самоорганизующейся нелинейной системы «биоценоз—почва». Потеря устойчивости в этой системе может привести к катастрофически быстрой минерализации накапливаемого веками гумуса, что подтверждается многочисленными примерами в работах по динамике ОВ в агроземах и мелиорируемых торфяниках (Антропогенные изменения ..., 1987; Кольмайер и др., 1987; Трибис, 1990; Сорокина, Когут, 1992; Титлянова и др., 1996; Вомперский и др., 2000, и др.).

В работах по радиоуглеродному датированию (Trumbore, 1997; Gaudinski, 2001) показано, что углерод верхних органогенных горизонтов почвы имеет кругооборот продолжительностью от 7 до 50 лет, а более глубокие минеральные горизонты — 200—2000 лет, опять-таки при условии устойчивого функционирования почвы. Указывается, что из всего объема органического углерода (1500 Гт) 20—40 % ПОВ имеют время оборота менее чем 100 лет: почвы северных регионов имеют больший потенциал сохранения углерода в почве (время оборота >60 лет), по сравнению с южными (<20 лет).

Средняя скорость аккумуляции углерода неодинакова и определяется различием гидротермических условий и характером растительности, но среднее ее значение может быть порядка 30—50 г·м⁻²·год⁻¹ (Кольмайер и др., 1987). К почвам с интенсивным стоком углерода относятся молодые естественные (например, вулканические) и посттехногенные почвы (Ведрова и др., 2002; Посттехногенные системы ..., 2002, и др.). В период активного развития происходит количественное наращивание биологической продукции и соответственно мощности слоя аккумуляции С_{орг}. С установлением системы трофических связей (биологического круговорота) общий объем биопродукции стабилизируется, а с этим и вся экосистема и, как компонент, ее гумусовый слой (Арчегова, Федорович, 2003).

Определение пула и потоков углерода в некоторых типах еловых экосистем Республики Коми показало что запасы углерода в спелых и перестойных еловых ценозах составляет 133—205 т·га, более половины которых концентрируется в почве, значительная часть органического углерода аккумулируется в лесной подстилке. Нетто-продукция фитомассы в них составляет 1.6—3.2 т·Сга⁻¹ (Бобкова, Тужилкина, 2001).

1. 2. Поступление и трансформация органического вещества

Как известно, баланс почвенного углерода складывается из прихода (стока), накопления (депонирования) и расхода в виде эмиссионного потока CO_2 . Пополнение запасов углерода происходит за счет поступления органических остатков, а убыль за счет процессов минерализации ОВ до конечных продуктов разложения и их транспорта в толще почвогрунтов (рис. 1). Формирование резервуаров устойчивых форм углерода определяется не столько продукционными процессами в экосистеме, сколько деструкционными (Кольмайер и др., 1987; Заварзин, 2000). Потенциальными источниками ПОВ можно считать все компоненты БГЦ, которые рано или поздно попадают на поверхность почвы или внутрь почвенного профиля и участвуют в процессах почвообразования (Гришина, 1986). К ним относятся надземная и подземная части растений, животные, микроорганизмы и продукты их метаболизма.

В лесных почвах основным источником ОВ для гумусообразования является подстилка, при подчиненном значении в этом процессе ОВ корневых систем древесных пород (Костычев, 1949; Основы ..., 1964). Подстилка образуется на поверхности почвы из отмирающих органических остатков, в основном растений, и представляет собой один из результатов жизнедеятельности организмов. Мощность подстилки напрямую связана с количеством ежегодного опада растений, его химическим составом и гидро-термическими условиями региона. Количество опада определяется условиями произрастания, возрастом, составом древостоя и величиной первичной биологической продуктивности фитоценоза (Родин, Базилевич, 1965; Карпачевский, 1981).

В литературе имеются обширные материалы по оценке количества отмирающей фитомассы в разных БГЦ, особенно по листовому опаду. При пересчете данных по массе опада на углерод в разных климатических поясах Земли (Кобак, 1988) обнаружилось, что наибольшее его количество наблюдается в тропическом поясе ($22.3 \cdot 10^{12}$ кг С \cdot год $^{-1}$), в полярном же оно в 50 раз меньше ($0.4 \cdot 10^{12}$ кг С \cdot год $^{-1}$). В тропическом поясе также отмечается самое большое количество опада на единицу площади (рис. 2). Глобальная оценка массы опада составляет 41 Гт С (Emanuel et al., 1984; Кобак, 1988).

В почвы лесных БГЦ ежегодно поступает от 30 до 50 ц \cdot га $^{-1}$ органического опада, содержащего зольные вещества, азот и уг-

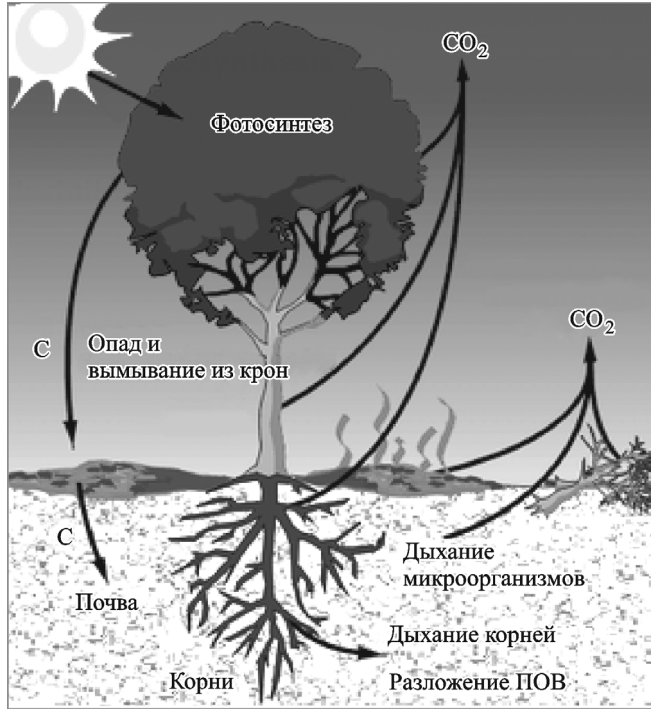


Рис. 1. Схема потоков углерода в лесной экосистеме.

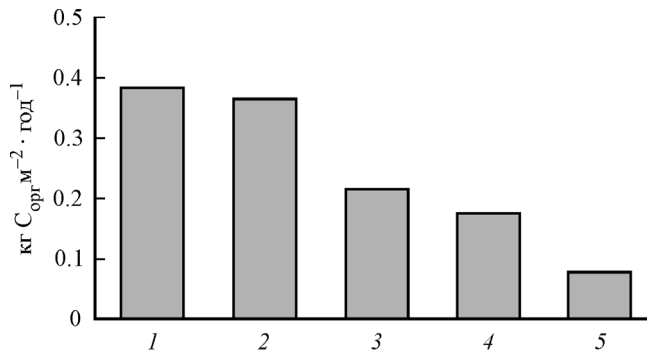


Рис. 2. Количество органического углерода, поступающего с опадом на поверхность почвы в разных климатических поясах (по: Кобак, 1988).

По оси абсцисс — климатический пояс; по оси ординат — количество органического углерода, кг C_{орг} · м⁻² · год⁻¹; 1 — тропический, 2 — субтропический, 3 — суббореальный, 4 — бореальный, 5 — полярный.

лерод (Основы ..., 1964). Зольные вещества поступают в почву, что же касается ОВ, то лишь малая часть его аккумулируется в виде ГВ. Экспериментальным путем установлено, что от $\frac{2}{3}$ до $\frac{3}{4}$ поступившего в почву опада минерализуется в течение года (Костычев, 1949; Родин, Базилевич, 1965; Александрова, 1980). Оставшиеся 20—30 % опада подвергаются деструкции в последующие годы, часть его гумифицируется и пополняет почвенный углеродный резервуар.

Основная доля CO_2 , образующаяся при разложении ОВ, поступает обратно в атмосферу, другая — насыщает почвенный воздух, почвенный раствор, адсорбируется на поверхности твердой фазы почвы и выносится с гравитационной влагой. В результате минерализации ОВ в почве, сопровождаемой эмиссией газов — продуктов метаболизма микроорганизмов, почва выступает не только в качестве поглотителя углерода атмосферы за счет перевода его из лабильного фонда биологического круговорота в относительно стабильный фонд ГВ ($\text{C}_{\text{орг}}$), но и в качестве поставщика CO_2 в атмосферу, в растения и в почвенные растворы, участвующие в водной миграции элементов (Заварзин, 2000).

Расходной статье баланса углерода, в частности дыханию почвы, посвящено большое количество работ. Следует отметить, что первоначально проблема углекислого газа в почве являлась больше прерогативой почвоведов, агрохимиков и агрономов. Позднее ею занялись микробиологи и физиологи растений и, наконец, экологи. Необходимость комплексного подхода в исследовании газовой фазы обусловлена сложностью, динамичностью и многообразием одновременно происходящих в почве биофизических и биохимических процессов, а также многофункциональным экологическим значением почвенного покрова в планетарном масштабе (Структурно-функциональная роль ..., 1999; Смагин, 2000).

Историческое начало систематизированного изучения проблемы почвенного воздуха и выделения отдельных газовых компонентов с почвенной поверхности положено в конце XIX—начале XX столетия классическими работами П. А. Костычева (1886, цит. по: 1949), Е. Букингема (Buckingham, 1904),¹ П. Ф. Баракова (1910),² А. Митчерлиха (Mitscherlich, 1910),¹

¹ Цит. по: Физические условия ..., 1955.

² Цит. по: Макарову (1988).

³ Цит. по: Николаевой (1970).

Э. Рассела и А. Эпельярда (Russell, Appleyard, 1915),¹ П. С. Коссовича (1916), Х. Лундегарда (Lündegartha, 1927), Ф. В. Марша (Marsh, 1928),¹ Г. Хамфильда (Humfield, 1930), Б. Кина (1933), А. Роммеля (Romell, 1935),¹ Ж. Буссенго (1936),¹ А. Г. Дояренко (1966) и других исследователей. Были выявлены основные компоненты газового состава почвенного воздуха, их связь с жизнедеятельностью растений и почвенных организмов, определены наиболее существенные механизмы газообмена почвы с атмосферой. Процесс выделения CO₂ с поверхности почвы в атмосферу был назван Х. Лундегардом (Lündegardh, 1927) дыханием почвы.

Скорость выделения CO₂ некоторые исследователи предлагали использовать в качестве критерия, характеризующего аэрацию и биологическую активность почвы (Lündegardh, 1927, Humfield, 1930). П. А. Костычев (1886, цит. по: 1949), а затем и другие отечественные ученые (Коссович, 1916; Макаров, 1988) по интенсивности выделения CO₂ определяли энергию разложения ПОВ.

Среди основных факторов, влияющих на газообмен между почвой и атмосферой, выделяли: диффузию газов, как главенствующий, физико-химические свойства почв и метеорологические условия, обуславливающие объемные движения воздуха (Кин, 1933, и др.).

Углекислоту стали рассматривать как важнейший фактор мобилизации элементов питания растений и создания условий плодородия почв. Считалось, что генерация CO₂ в почве и, как результат, эмиссия его в атмосферу тесно связаны с процессом почвообразования. Согласно некоторым данным (Коссович, 1916), парциальное давление почвенного CO₂, наряду с температурой, является важнейшим фактором, обуславливающим степень растворимости почвенных соединений. По мнению Н. П. Ремезова (1947), действие углекислоты в подзолистых почвах ограничивается вытеснением из алюмосиликатов оснований и последующим их выносом.

Развитие классических идей в 50—70-х гг. XX в. связано с исследованиями глобальных и региональных закономерностей состава и поведения основных компонентов почвенного воздуха, их роли в биохимических циклах воды, углерода, азота, серы и других веществ. В рамках этих исследований детально изучались процессы дыхания почвы, распределения некоторых газов по профилю, совершенствовались методы отбора проб и анализа почвенного воздуха. Наибольшую известность в то время в на-

шей стране получили работы П. В. Вершинина и Н. В. Кирилленко (1984), Б. Н. Макарова (1952, 1977, 1988), Н. П. Поясова (1959, цит. по: Смагин, 1999), В. Н. Мины (1957, 1962), И. Б. Ревута (1972), и др.

В наше время к приоритетным направлениям в области исследования газовой фазы почвы относят математическое моделирование пространственно-временной динамики компонентов почвенного воздуха, исследование кинетики межфазных взаимодействий, мониторинг экологических функций почвы как генератора и поглотителя парниковых газов (Смагин, 1999).

Б. Н. Макаровым (1988) дано развернутое определение газового режима почвы, под которым понимается совокупность всех взаимосвязанных явлений, обуславливающих содержание и состав воздуха в почве: поступление газов в почву и их передвижение по профилю, изменения содержания газов в почвенном воздухе в результате поглощения или выделения отдельных газов при биологических и биохимических процессах и обмена газами между почвой и атмосферой, а также между почвенным воздухом, твердой и жидкой фазами почвы.

По справедливому замечанию А. В. Наумова (2004), стремление образовать разные стороны многосложного природного процесса образования и выделения, перемешивания, перемещения и поглощения газов внутри почвы и их обмен с атмосферой привело к использованию одного и того же термина «дыхание почвы» в разных аспектах. По этой причине многообразие его смысловых вариантов делает необходимым условием для научных публикаций четкое описание объема используемого понятия. Согласно И. Б. Ревута (1972), под почвенным дыханием (ПД) понимается процесс выделения CO_2 и потребления кислорода почвой. Именно с этих позиций ПД рассматривают как суммарный показатель активности метаболизма населяющих почву организмов. Интенсивность выделения CO_2 почвой составляет величины порядка n ($10\text{—}1000$) $\text{мг}^1 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ и способна сильно варьировать в зависимости от термодинамических условий, характера почвы и ее обитателей. Кроме биологических процессов большое влияние на изменения в составе почвенного воздуха оказывают физико-химические процессы — сорбция газов на поверхности твердых частиц почвы и водных пленок, растворение газов в почвенном растворе, химическое взаимодействие CO_2 с почвенными карбонатами и другими минеральными соединениями (Шилова, Крейер, 1957; Хегай и др., 1980; Макаров, 1988).

Изучение ПД тесно связано с разработками теорий воздухообмена в почве. Известны несколько форм воздухообмена в почве: диффузия газов в системе почва—атмосфера, тепловое расширение (сжатие) воздуха, изменение барометрического давления, колебания влажности почвы и действие ветра (Kimball and Lemon, 1971; Ревут, 1972; Хегай и др., 1980; Макаров, 1988). При обычных колебаниях температуры почвы и атмосферного давления воздухообмен (замещение верхних слоев почвенного воздуха атмосферным) составляет 2—7 % (Смагин, 1999). Поэтому в большинстве случаев этой составляющей дыхания почвы, по-видимому, можно пренебречь. Механизм молекулярной диффузии газов в почвах традиционно считается преобладающим. Количественные различия в газовом составе почвенного и атмосферного воздуха обуславливают градиент концентрации отдельных их компонентов. Пока этот градиент существует, через свободные от воды почвенные поры происходит диффузионное передвижение газов в сторону меньшей концентрации.

Многими исследователями (Николаева, 1970; Ревут, 1972; Макаров, 1988; Смагин, 1999) отмечается ошибочность утверждений о том, что перемещение газов происходит в результате неизотермической встречной эффузии газов (термоэффузии) и сорбции газов и паров, зависящим от температурного режима, главенствующая роль которым отводится в некоторых работах (Турлюн, 1957; Дояренко, 1966). Однако С. Ю. Гольдман с сотр. (1987) продолжили развитие этой идеи, предположив наличие ротационного неизотермического механизма воздухообмена в системе почва—атмосфера. В его основе лежат физические явления термической диффузии и газодинамический массоперенос, объясняющий тот случай, когда в многокомпонентной неизотермической системе возникает массоперенос даже в отсутствии градиента концентрации ее составляющих. Этот механизм основан на неоднородности температурного поля, под действием которого возникает термодиффузия, направляющая воздухопоток из приземной атмосферы по микрокапиллярам в почву согласно законам Кнудсена. Если микропора соединена с макропорой, замкнутой на атмосферу, то эффузионный поток в микрокапиллярах переходит в газодинамический поток в макроканалах, приводящий к паузейлевскому истечению газов в атмосферу, и обуславливающий непрерывный ротационный газообмен в системе почва-атмосфера. Из других процессов массообмена почвенного воздуха описан конвективный циркуляционный перенос (Смагин, 1999).

Интенсивность сорбционных процессов в почве может преобладать над интенсивностью биологических процессов продуцирования углекислоты и поглощения кислорода, что будет проявляться в высоких значениях температурных коэффициентов почвенного дыхания в условиях неизотермического проведения экспериментов (Турлюн, 1957). Низкие значения дыхательного коэффициента (отношение количества выделившегося CO_2 к количеству поглощенного O_2) также могут быть связаны с физическими процессами, а не с метаболической активностью почвенной биоты. Наряду с обратимой физико-химической сорбцией наблюдается необратимое сорбирование углекислоты (Хегай и др., 1980). Природа этого явления не выяснена. Предполагается, что оно связано с проникновением молекул CO_2 внутрь твердых частиц или замкнутых пор.

Эмиссионная составляющая баланса почвенного CO_2 многокомпонентна и складывается из микробного разложения ОВ, микробного разложения корневых выделений и остатков корней, корневого дыхания растений и дыхания ризосферных микроорганизмов и животных (Кузяков, 2000). Вклад каждой из составляющих в общий поток CO_2 из почвы зависит от конкретных условий и плохо поддается генерализации (Наумов, 2004). Чаще всего среди прочих компонентов, принимающих участие в почвенном дыхании, наибольший вклад вносят микроорганизмы (70—75 %), тогда как на долю корней в среднем приходится 25—30 % от общего потока CO_2 из почвы (Костычев, 1940; Кобак, 1988; Raich and Schlesinger, 1992; Смагин, 1999, и др.). Относительный вклад в общий поток CO_2 из почвы дыхания корней и микроорганизмов зависит от времени года (зимой корни угнетаются сильнее), фенофазы, особенностей развития растений и пр. (Ларионова и др., 2003).

Основными факторами, определяющими динамику эмиссии CO_2 , являются: температура и влажность почвы, содержание ОВ в почве, состав и количество микроорганизмов, тип растительности и особенности корневой системы, механический состав почвы, определяющий пористость аэрации, первичная нетто-продуктивность и др. (Lündegardh, 1927; Смирнов, 1955; Макаров, 1988; Schlesinger, Andrews, 2000, и др.).

Суточная динамика ПД (по выделению CO_2) зависит от типа экосистемы и биоклиматического пояса, определяющих в свою очередь биологическую активность и термодинамические условия протекания процесса (температуру, влажность почвы), величину рН, доступность оснований и питательных веществ (Schle-

singer, 1977; Ларионова, Розанова, 1993, и др.). Для сообществ умеренного климата характерны дневные и вечерние максимумы выделения CO_2 почвой при минимуме в утренние часы, объясняемые суточным ходом температур и биологической активностью (эвапотранспирацией, корневым дыханием, ритмикой микробоценоза) (Кобак и др., 1980; Смагин, 1999; Ялынская, 1999). Дневной поток из почвы составляет 30 % суточного почвенного потока (Кобак и др., 1980).

Температура является важнейшим параметром, определяющим интенсивность биологических процессов в почве (Lloyd, Taylor, 1994; Kirschbaum, 1995; Kätterer et al., 1998). В условиях оптимальной влажности почвы отмечается прямая положительная коррелятивная зависимость скорости эмиссии CO_2 от температуры почвы, особенно ее верхней части (Кобак, 1988; Смагин, 1999). Увеличение влажности приводит к усилению пространственного варьирования ПД, и по мере насыщения почвы влагой — к падению интенсивности процесса до $1\text{—}10 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ в связи с сокращением воздухоносной пористости и ухудшением газообмена с атмосферой (Макаров, 1988; Смагин, 1999). Поэтому в связи с отсутствием пор аэрации в торфяных, дерново-подзолистых и подзолистых почвах чаще всего наблюдается обратная зависимость между ПД и ее влажностью.

Другой важный фактор, влияющий на газовый режим почвы, — рост и развитие растений. Работами Я. В. Кузякова (2000) показано, что суточная динамика выделения CO_2 из почвы определяется в основном режимом фотосинтеза растений, благодаря которому регулируется приток—отток ассимилятов к корневой системе и соответственно интенсивность дыхания корней и ризосферных микроорганизмов.

Сезонная динамика CO_2 в почве проявляется наиболее активно в верхних ее горизонтах, где сосредоточены основные биогенные источники и в максимальной степени динамичен ход температуры и влажности. Это положение подтверждается прямыми наблюдениями за динамикой концентраций газа в почвенном профиле (Николаева, 1970; Макаров, 1988; Ларионова и др., 1988; Billings et al., 1998; Смагин, 1999). В бореальной зоне и умеренных широтах ПД начинается весной сразу же после таяния снега, усиливается по мере прогревания почвы и достигает максимума в июле—августе, в середине вегетационного сезона. К концу сентября выделение CO_2 почвой заметно снижается под травянистыми растениями, широколиственными лесами и лиственничниками, но продолжает оставаться достаточно интенсив-

ным в ельниках и сосняках (Смирнов, 1955). Свежий опад, органические удобрения усиливают процессы разложения и выделения CO_2 вплоть до нескольких граммов в час с квадратного метра поверхности почвы. В связи с этим в сезонной динамике этого показателя могут наблюдаться кратковременные максимумы в осеннее время до наступления холодов. Аномалии температурного режима или количества осадков могут также вносить некоторые изменения в сезонную динамику ПД (Кобак, 1988).

Для анализа факторов, влияющих на динамику углерода в почвах, необходимы более точные сведения о поведении каждого из компонентов, входящего в состав запасов стабильного и лабильного углерода почв. В работе Д. С. Орлова с сотр. (2000) показано, что основной вклад в эмиссию CO_2 вносит минерализация лабильных компонентов ОВ почвы, переходящих во фракцию фульвокислот ФК-1а и представленных олигосахаридами. В зависимости от запаса фракции ФК—1а в почвах вклад их в общую эмиссию CO_2 из почв составляет от 16 до 53 %.

Согласно работам В. Н. Смирнова (1955) и В. Н. Мины (1957), имеется прямая связь между интенсивностью ПД, типом леса и производительностью насаждений в лесных сообществах. Чем лучше рост надземных и подземных частей растений, чем выше температура (при оптимальной влажности) и плодородие почвы, тем интенсивнее происходит выделение CO_2 . В подзоне южной тайги максимальное выделение CO_2 наблюдалось в смешанном широколиственном лесу (около $4.3 \text{ г } \text{CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$), а минимальное — в сосняке лишайниковом и сфагновом (примерно $1.6 \text{ г } \text{CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$). Свежая вырубка лишайникового бора продуцировала примерно на 30 % меньше CO_2 , чем невырубленный лес, в то время как старая вырубка с травяным покровом в 2.4 раза больше (Смирнов, 1955). Близкие данные приведены в исследованиях С. Э. Вомперского с сотр. (2000). Показано, что максимальная эмиссия CO_2 характерна для почв зонально наиболее продуктивных ельников-кисличников и составляет $730 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, затем следуют сосняки чернично-зеленомошный 515 и лишайниково-зеленомошный — $450 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$.

Результаты исследований дыхания заболоченных почв показывают, что, как правило, эти почвы характеризуются низкими значениями интенсивности выделения CO_2 . Избыток влаги и связанный с этим недостаток кислорода ограничивают деструкцию ОВ и ДП. По данным В. Н. Смирнова (1955), интенсивность

ПД в заболоченных сосняках в 2 раза ниже, чем в сухих типах леса. Аналогичные закономерности отмечены в исследованиях К. И. Кобак (1988).

Осушение заболоченных лесов изменяет водный режим этих экосистем, активизирует микробиологические процессы, и в результате деструкции и минерализации органики мощность торфа уменьшается. Анализ результатов многочисленных наблюдений показывает, что по мере осушения выделение CO_2 почвой усиливается, причем наиболее интенсивно на относительно богатых почвах, а наименее — на бедных верховых торфяниках (Вомперский и др., 1975). Интенсивность выделения CO_2 осушенных торфяно-болотных почв может быть в 2—3 раза выше, чем дерново-подзолистых.

В работе Н. Л. Кураченко (1996) показано, что эмиссия CO_2 зависит от агрегатного состояния почвы. В модельном вегетационном опыте в агрофитоценозе пшеницы на почвах, различающихся по агрегатному составу в вариантах 0.25—1 мм, 1—3, 3—10 мм, первый вариант оказался нетто-источником углерода в атмосферу, остальные — стоком.

Известно также, что динамика эмиссии CO_2 тесно связана с окислительно-восстановительным потенциалом почв (E_h). Наблюдается прямая связь между содержанием воздуха в почве, его составом, влажностью почвы и E_h (Макаров, 1988). Максимальная скорость эмиссии CO_2 достигается при наименьших значениях E_h (Каспаров и др., 1986).

При исследовании роли CO_2 в педогенных процессах типичной сильноподзолистой почвы под ельником-кисличником (Шилова, Крейер, 1957) установлено, что при полном насыщении почвы водой, с замедлением диффузии CO_2 в атмосферу, выделяемый организмами углекислый газ поступает в почвенный раствор, достигая концентрации 200—300 мг · л⁻¹. При этом углекислота вступает во взаимодействие с почвенным поглощающим комплексом, образуя легкоподвижные карбонаты. Мобилизация оснований $2 \text{CO}_2 + 2 \text{H}_2\text{O} + \text{Ca}$ (почвенного поглощающего комплекса) $\rightleftharpoons \text{Ca} (\text{HCO}_3)_2$ изменяет кислотность раствора и ход многих биохимической реакцией, протекающих в почве. Величина щелочности зависит от поступления углекислоты и содержания подвижных форм Ca и Mg. В анаэробных условиях при недостатке Ca и Mg образуется $\text{Fe} (\text{HCO}_3)_2$. Этим важным почвенным реакциям в иммобилизации атмосферного CO_2 уделяется в настоящее время незначительное внимание (Банкина и др., 1996).

Следует отметить, что в последние годы большое значение отводится исследованиям послепожарной эмиссии CO_2 с поверхности почв, которая является одним из механизмов, вызывающих дополнительные выбросы почвенного CO_2 (O'Neill et al., 1997; Масягина, 2003). Как показано в работе Нейла с соавт. (O'Neill et al., 1997) первые несколько лет после пожара наблюдается нарастание эмиссии CO_2 с последующим постепенным ее уменьшением, по мере восстановления лесной экосистемы. На этот процесс оказывают влияние такие факторы как сезонный ход температуры и влажности почвы, а также степень повреждения напочвенного покрова.

Давнюю историю имеют споры относительно возможности потребления корнями растений CO_2 непосредственно из почвы для дальнейшего ее вовлечения в фотохимические реакции. Гумусовая теория питания растений, как известно, трактовала почву единственным источником всех питательных веществ, включая углерод. Затем утвердилось мнение, согласно которому обеспечение зеленых растений углеродом идет только за счет CO_2 воздуха, а почва снабжает растение лишь водой и минеральными веществами. В данном случае истина оказалась посередине. Еще В. Пфэффер в конце XIX в. предполагал, что растения имеют возможность ассимилировать CO_2 не только листьями из атмосферного воздуха, но и корнями из почвы. Анализируя литературу, Б. Хубер (Huber, 1960, цит. по: Мартынюк, 1997) пришел к выводу, что количество поглощенного корнями и доставленного транспирационным током к листьям углекислоты должно быть в пределах 8—20 % общего его количества ассимилированного растением. А из работы В. Н. Любименко (1935) следует, что она не может превышать 5 %.

Углекислый газ, поступая в припочвенный слой атмосферы, служит источником углеродного питания растений. Физиологами растений издавна уделялось внимание ПД при рассмотрении степени и характера воздействия CO_2 -фактора на процесс фотосинтеза. Очевидно, что часть CO_2 , образовавшегося в результате минерализации органики и дыхания корневых систем из почвы, попадая в атмосферу, тут же перехватываются листьями растений. Хотя, по мнению З. П. Мартынюка (1997), вопрос о его количестве можно было бы считать схоластическим, так как представляет собой выделившийся из почвы в атмосферу CO_2 , как не CO_2 атмосферы. Однако в этом имелся определенный практический смысл: если бы в продуктах фотосинтеза доля углерода «почвенного происхождения» оказалась довольно велика, то

увеличив ее, можно было улучшить углеродное питание растений и повысить таким образом их продуктивность.

Согласно А. А. Ничипоровичу (1955), соотношение почвенного CO_2 к атмосферному составляет в среднем 1:10 и колеблется в широких пределах в зависимости от типа растительности и почвы. Для агроценозов в зависимости от фазы развития входящих в его состав растений экспериментально определенная величина потока почвенного CO_2 составляет от 10—25 до 40 % от общего потока углекислоты (Кобак, 1988). Для лесных БГЦ установлено, что деревья удовлетворяют свою потребность в CO_2 , выделяемом почвой, на 15—20 % (Молчанов, 1977; Baldocchi et al., 1986; Кобак, 1988), причем количество почвенного CO_2 , участвующего в фотосинтезе, уменьшается от нижнего полога к верхнему и зависит от циркуляции воздуха. И, как заключает А. Г. Молчанов (2000), вопрос о том, в какой степени лесные насаждения удовлетворяют свою потребность в CO_2 за счет углекислоты свободной атмосферы (стока) или за счет углекислоты, образовавшейся в результате дыхания этих же растений и микроорганизмов почвы в настоящий период остается недостаточно изученным.

Получение глобальных оценок эмиссии CO_2 с поверхности почв затруднено по разным причинам: зависимости процесса от климата, типа почвы, степени воздействия на антропогенно измененные почвы и пр. (Raich, Schlesinger, 1992). Более того, некоторая часть CO_2 , продуцируемого в почве, попадает в грунтовые воды и выносятся с речным стоком в океан (Richey, 1981; Кольмайер и др., 1987; Telang et al., 1991; Рысков и др., 2003). Оценки К. И. Кобак, основанные на результатах натуральных измерений ПД разных типов почв (примерно $60 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$), несколько ниже оценок Г. Айти с сотр. (Ajtay et al., 1979) ($63 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$) и В. Шлезингера (Schlesinger, 1985, 2000) ($75 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$). П. Танс с сотр. (Tans et al., 1990) приводят величину глобальных потерь углерода из почвы также в $60 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$. Учитывая многочисленность данных о ПД в некоторых экосистемах, приходится признавать, что неопределенность глобальных оценок значительна ($15 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$). Это к тому же связано с различными способами экстраполяции и группировкой данных по дыханию почв (Raich, Schlesinger, 1992).

Некоторыми исследователями был использован иной подход для получения интегральных данных по интенсивности ПД, а именно, установление корреляционных связей между ПД и реальной эвапотранспирацией в отдельных экосистемах (Meente-

meyer et al., 1982). Использование карт эвапотранспирации позволило авторам рассчитать глобальный поток с поверхности почв, который оказался равным $54.8 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$, что согласуется с расчетами наших специалистов (Антропогенные изменения ..., 1987; Кобак, 1988). При сопоставлении интегрального потока CO_2 с поверхности почв ($60 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$) с потоком углерода, обусловленным минерализацией детрита и гумуса (около $42 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$), установлено, что за счет дыхания корней в атмосферу поступает примерно $18 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$, или около 30 % суммарного выделения CO_2 (Кобак, 1988).

В целом средняя скорость продуцирования CO_2 за вегетационный период резко различными по своим свойствам почвами варьирует в небольших пределах — $1.54\text{—}2.44 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (Кудеяров, 2000). Общая эмиссия CO_2 с поверхности почв зависит в большей степени от продолжительности вегетационного периода, нежели от запасов в них ОВ и других свойств почв. Исследования, проведенные в лесных экосистемах Подмосковья в зимнее время (Смагин, 1999), показали, что до 30 % CO_2 может выделяться из почв вне сроков вегетации. По данным В. Н. Кудеярова (2000), в течение вегетационного периода из почв России выделяется 53—82 % от годичной эмиссии CO_2 , которая в среднем составляет $4.5 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$. Близкая оценка приведена А. Т. Мокроносковым (1994), который рассчитал суммарную годичную величину эмиссии углекислоты для России, методом оценки первичной продукции (NPP) по хлорофилльному индексу, равную $4.4 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$. Из $4.81 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$ первичной нетто продукции экосистем России (Кудеяров, 2000), около $0.05 \text{ Гт С}_{\text{орг}} \cdot \text{год}^{-1}$ продукции уходят в стабильную форму С — гумус, из них в торф — 0.03 (Заварзин, 2000).

Значение эмиссии $4.5 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$ представляет собой общий почвенный источник CO_2 . Однако для целей установления баланса углекислоты необходимым показателем является величина чистого почвенного источника. Для ее получения установлена доля корневого дыхания, которую вычитают из общего почвенного источника. В результате, в зависимости от способа расчета величина чистого почвенного источника CO_2 на территории России составляет $2.6\text{—}3.0 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$ (Кудеяров, 2000).

При обобщении результатов по оценке эмиссии CO_2 с поверхности почв основных эоклиматических поясов (биомов) выявляется, что наименьшая интенсивность среднегодовой эмиссии CO_2 свойственна почвам тундры ($0.3\text{—}0.7 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$) и засушливых пустынь ($1.8\text{—}2.6$), а наибольшая — черноземам

(6—8 т С · га⁻¹ · год⁻¹), буроземам Дальнего Востока (6—8 т С · га⁻¹ · год⁻¹ и более), красным ферралитным почвам субтропиков и тропиков (5—9 и даже 12). Подзолистые и дерново-подзолистые почвы выделяют в среднем 2.5—3.0 т С · га⁻¹ · год⁻¹, серые и бурые лесные 2—6, каштановые — 2—4 т С · га⁻¹ · год⁻¹ (Взаимодействие ..., 1985; Raich, Schlesinger, 1992; Дыхание почвы, 1993; Смагин, 1999). К югу от лесостепной зоны этот показатель уменьшается вследствие недостатка влаги, а к северу — вследствие недостатка тепла, переувлажнения и снижения видового многообразия и численности микроорганизмов.

Региональные оценки эмиссии CO₂ почвы в общий объем этого потока в России представлены многочисленными работами. Их уровень отражен в российских и международных журналах по экологии и почвоведению, материалах конференций последних лет, к примеру, таких как «Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии». Согласно А. А. Титляновой (2000), почвы Западной Сибири ежегодно теряют 204 млн т С. Исследования, проведенные в условиях Карелии, показали, что в сосняке черничном максимальные значения выделения CO₂ за вегетацию равны 10.7 г CO₂ · м⁻² · сут⁻¹ (Ялынская, 1999); в заболоченном сосняке Подмосковья — 14.4, в суходольном сосняке того же региона — 12.6 г CO₂ · м⁻² · сут⁻¹ (Молчанов, 2000). Согласно данным В. В. Мамаева и А. Г. Молчанова (2004), при исследовании выделения CO₂ с поверхности почвы в дубравах южной лесостепи выявлено, что в сезонном цикле интенсивность ПД колебалась в пределах от 3 до 14 кг CO₂ · га⁻¹ · ч⁻¹ и зависела больше от уровня доступности влаги. Наблюдаемый оптимум выделения CO₂ из почвы лежал в температурном диапазоне 12—16 °С. Понижение продуктивности дубрав уменьшало вынос CO₂ из почвы. Установлено влияние на эмиссию CO₂ пирогенного фактора в условиях Центральной Эвенкии (Масягина, 2003), действие которого понижало поток диоксида углерода с поверхности почвы в два раза.

На основе круглогодичных полевых наблюдений (Лопес де Гереню и др., 2001) получены данные по непрерывной динамике эмиссии CO₂ из дерново-слабоподзолистых и серых лесных почв южнотаежной зоны в течение 26 мес. С ноября по апрель интенсивность ПД в различных экосистемах южной тайги была отлична от 0 и не превышала 100 мг С · м⁻², в мае—октябре скорость продуцирования CO₂ была в среднем в 3.5—4.5 раза выше, чем в холодный период. Величина годовых потоков CO₂ из почв южнотаежной зоны изменялась от 2.65 до 11.5 т С · га⁻¹ в зависимо-

сти от типа почвы, ценоза и погодных условий года исследований. Оценена доля холодного периода в годовом потоке почвенного CO_2 , составившая 21—27 % из почв естественных ценозов и 12—14 % — агроценозов.

Исследованиями, проведенными ранее в Республике Коми (Забоева, 1975), показано, что в ельнике зеленомошном интенсивность ПД за период вегетации изменяется от 0.15—0.25 до $0.6 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ в ч. В работе Л. Н. Фроловой (1961) показана динамика выделения CO_2 в течение вегетационного периода и в течение суток в среднетаежном ельнике черничном. Отмечено, что с 1 м^2 подстилки за 1 ч выделяется 0.120—0.640 г CO_2 . В суточной динамике показано, что в спелом еловом лесу максимум выделения углекислоты ($0.592 \text{ г} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{м}^{-2}$) приходится на 15 ч, минимум ($0.176 \text{ г} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{м}^{-2}$) — на 21 ч, что объясняется автором температурной зависимостью биологических процессов почвы и почвенных газов.

На основании приведенного анализа литературных данных очевидно, что как в теории, так и в практике изучения углеродного цикла в лесных экосистемах до сих пор существуют большие разночтения в оценках запасов углерода, потоков и эмиссии CO_2 . Это обуславливает необходимость проведения региональных исследований круговорота углерода в системе «почва—фитоценоз», в частности, в экосистемах таежной зоны европейского Северо-Востока, где процессы динамики содержания органического углерода изучены недостаточно. Оценка важной расходной статьи баланса углерода в среднетаежных зональных ельниках на качественно новой методической основе актуальна и для определения отклика органического вещества лесных экосистем на прогнозируемые изменения климатических условий.

Глава 2

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

2. 1. Физико-географические условия районов исследования

Еловые леса европейского Севера, являясь зональными типами сообществ, представляют собой длительно существующие, саморегулирующиеся экосистемы. Из 29.8 млн га лесопокрытой площади в Республике Коми 16.2 млн га занимают леса с преобладанием в составе ели (*Picea obovata* L.) (Леса ..., 1999). Средний состав древостоев Республики Коми выражается формулой 6Е2С2Б+Ос (Юдин, 1954).

Под еловыми лесами формируются как суглинистые, так и супесчаные подзолистые почвы, которые при проявлении признаков застойного увлажнения имеют разную степень оглеения и в последующем могут замещаться торфянистыми почвами (Леса ..., 1999). Для ельников средней подзоны тайги свойственно преобладание типичных подзолистых почв (Забоева, 1975; Чертовской, 1978). Особенности этих почв являются отсутствие аккумулятивного гумусового горизонта A_1 и малая мощность подзолистого горизонта A_2 (5—10 см). Биологические процессы протекают в основном в подстилке и в подзолистом горизонте (Фролова, 1961; Стенина, 1970; Забоева, 1975; Подзолистые почвы ..., 1979; Арчегова, 1985, и др.).

Исследования проводили в подзоне средней тайги на базе Ляльского лесозоологического стационара (62°17' с. ш. и 50°40' в. д.) Института биологии Коми НЦ УрО РАН (далее — стационар). Заказник «Ляльский» площадью 700 га расположен на юге Княжпогостского административного района Республики Коми, на водосборе р. Май, притока второго порядка р. Вымь. Участвуя в составе комплексной экспедиции в 2002 и 2003 гг., в

Печоро-Илычском биосферном заповеднике (далее — заповедник), нами были проведены маршрутные исследования в коренных ельниках на подзолистых почвах предгорного Урала ($62^{\circ}05'$ с. ш., $58^{\circ}24'$ в. д., 274 м над ур. м.).

Рельеф территории стационара равнинный. Плоские пространства с уклонами $1-3^{\circ}$ прорезаны долинами р. Май и ее притоков. Тип рельефа — речная долина с комплексом московских, валдайских и голоценовых террас. Средние абсолютные высоты по водосборам составляют 105—128 м над ур. м. Этот район является частью Мезенско-Вычегодской равнины, поверхность которой покрыта четвертичными отложениями мощностью в десятки метров. Отложения включают два горизонта морены, верхний был оставлен льдами Московского оледенения. Верхняя морена большей частью размыта и опесчанена, во многих местах перекрыта озерно-ледниковыми и флювиогляциальными отложениями (Атлас ..., 1964). Морена залегает с глубины 0.7—1.1 м под озерно-ледниковыми и флювиогляциальными отложениями, а местами — под почвенно-растительными слоями. Она сложена грубыми опесчаненными голубовато-серыми, с поверхности коричнево-бурыми, очень плотными суглинками с включениями гальки, гравия, щебня и известняка до 10—15 %, с линзами и слоями песка, щебня и известняка. Мощность слоя песка от нескольких сантиметров до 3 м и более, механический состав от пылевато-глинистого до крупного с галькой и валунами. Мощность слоя щебня известняка 0.3 м. Вскрытая мощность морены 17.4 м. Озерно-ледниковые отложения, мощностью 0.4—11.0 м, залегают непосредственно под почвенно-растительным слоем. Они состоят из голубовато-серого суглинка, с поверхности коричневого, с прослойками и линзами супеси, песка, местами с галькой и гравием (Водорегулирующая роль ..., 1990).

Подземные воды на территории стационара не имеют сплошного развития, расположены спорадически и приурочены к песчаным линзам и прослойкам в толще суглинистых отложений. Глубина залегания подземных вод от 5.0 до 15.5 м. Мощность водоносных слоев от нескольких сантиметров до 3-х и более метров (Водорегулирующая роль ..., 1990). При близком залегании слабоводопроницаемых грунтов имеет место сезонная верховодка, которая весной держится от 15 до 75 дней, а летом и осенью наблюдается во время сильных дождей. После суровых зим, когда почва промерзает до 0.5 м и более, отмечается надмерзлотная верховодка (Забоева, 1975; Продуктивность ..., 1975).

Согласно агроклиматическому районированию Республики Коми стационар расположен на границе прохладного и умеренно прохладного районов (Агроклиматические ресурсы .., 1973). Для данной территории осадки преобладают над суммарным испарением. Коэффициент увлажнения составляет 1.15. По данным многолетних наблюдений на метеостанции «Усть-Вымь», расположенной в 15 км от стационара, средняя годовая температура воздуха составляет 0.1 °С, средние минимальные и максимальные температуры соответственно равны -4.2° и +4.3 °С. Средняя температура воздуха за вегетационный период составляет 11.6 °С. Сумма положительных температур за год составляет 1835 °С. Продолжительность безморозного периода варьирует от 52 до 129 дней и в среднем приближается к 3 мес. Сумма осадков 500—600 мм. Осадки в годовом цикле распределены неравномерно, основная часть их приходится на апрель—октябрь — 442 мм, в том числе 332 на вегетационный период (табл. 5). Около 40 % осадков выпадают в виде снега. Сплошной снежный покров в среднем сохраняется в течение 6 мес: с начала ноября до начала мая. Максимальная высота его — 70 см, с запасом воды в снеге 174 мм.

По почвенно-географическому районированию территория стационара относится к Нившерско-Вымскому округу Двинско-Вычегодской провинции бореального пояса подзолистых почв (Атлас .., 1964). Почвообразующие породы представлены ледниковыми, озерно-ледниковыми, флювиогляциальными отложениями. Основную часть площади (около 80 %) занимают подзолистые почвы, подстилаемые тяжелыми суглинками (Забоева, 2001).

Леса Ляльского стационара расположены главным образом на территории Железнодорожного лесничества, и лишь небольшая их часть (около 25 %) отнесена к землепользованию совхоза «Железнодорожный». Покрытая лесом площадь составляет 90 % поверхности стационара. Леса характеризуются преобладанием хвойных насаждений, сформированных сосной обыкновенной и елью сибирской. Сосновые леса занимают 45, еловые — 21 % от покрытой лесом площади. Из лиственных наиболее распространены березовые насаждения (30 %). Осинники составляют всего 4 %. Для территории стационара в целом, так же как и для средней подзоны тайги, характерно преобладание (43 %) черничных типов леса. Долгомошные типы леса занимают 19 %, разнотравные 17, брусничные 10, кисличные 4, кустарничково-сфагновые 4 %. Наиболее распространены низкополотные насаждения

Таблица 5

Средние многолетние показатели температуры воздуха и осадков для Ляльского стационара
по данным гидрометеостанций Усть-Вьюмь и для Печоро-Илычского заповедника
по данным гидрометеостанций Якша (по: Атлас..., 1964)

Месяц	Температура, °С										Количество осадков, мм	
	средняя многолетняя					абсолютные						
	Усть-Вьюмь		Якша		максимум		минимум		Усть-Вьюмь		Якша	
Январь	-15.2	-18.8	3.0	4.6	-53.0	-52.7	50	38				
Февраль	-14.2	-16.9	2.0	4.9	-46.0	-50.9	39	29				
Март	-8.2	-9.4	13.0	12.0	-40.0	-45.0	43	33				
Апрель	0.7	0.3	24.0	23.5	-30.0	-33.2	39	37				
Май	6.8	6.6	30.0	30.7	-15.0	-18.2	50	53				
Июнь	13.7	13.1	35.0	35.2	-5.0	-5.9	70	59				
Июль	16.3	16.6	36.0	34.2	0	-1.0	71	76				
Август	13.7	13.1	35.0	33.5	-4.0	-4.4	69	73				
Сентябрь	7.6	6.9	29.0	28.2	-10.0	-10.1	72	61				
Октябрь	0.1	-1.1	20.0	20.3	-30.0	-33.7	71	59				
Ноябрь	-7.1	-8.7	9.0	7.8	-45.0	-46.5	59	54				
Декабрь	-13.3	-14.7	3.0	2.7	-47.0	-51.9	60	44				
За год	0.1	-1.1	36.0	35.5	-53.0	-52.7	693	626				
Вегетация (V—IX)	11.6	10.3	36.0	35.1	-15.0	-14.6	332	321				

IV класса бонитета. Средний класс бонитета IV.6, средняя полнота 0.49. Насаждения представлены как типично коренными хвойными, так и вторичными лесами, образовавшимися в результате сплошных рубок (Бобкова, 2001).

По геоботаническому районированию территория стационара входит в евроазиатскую таежную область, северо-европейскую таежную провинцию, Кольско-Печорскую подпровинцию (Растительность ..., 1980).

Печоро-Илычский заповедник был образован постановлением правительства РСФСР, принятом 4 мая 1930 г. С 1935 г. заповеднику придано государственное значение, а в 1985 г. ему присвоен статус биосферного заповедника (Заповедник ..., 1963; Кадастр ..., 1993, 1995). Площадь резервата в настоящее время составляет 721.3 тыс. га. В южной части заповедника создана охранная буферная зона площадью 500 тыс. га. Заповедник располагается на территории трех крупных ландшафтных зон: равнинной, предгорной и горной, каждая из которых отличается большим своеобразием, проявляющихся в особенностях геоморфологии, почвы, растительности (Заповедник ..., 1963; Леса ..., 1999).

Исследуемая территория заповедника относится к увалистой полосе предгорий, охватывая водораздел рек Печоры и Илыча, имеет ряд вытянутых параллельно Уральскому хребту увалов высотой 300—400 м, сложенных коренными породами, с поверхности перекрытых моренными флювиогляциальными и озерноледниковыми отложениями. Поверхность межувалистных понижений довольно сильно расчленена обособленными увалами и холмами. Такой расчлененный рельеф поверхности создается благодаря близкому залеганию коренных пород, представленных девонскими и силурийскими отложениями. Вершины увалов покрыты элювиально-делювиальными суглинками мощностью 20—40 см, подножья склонов достигают 1.5—2.0 м. Сглаженные увалы покрыты пылеватыми безвалунными суглинками (Забоева и др., 1972).

Согласно геоботаническому районированию территории Европейской части СССР (Растительность ..., 1980), Печоро-Илычский заповедник располагается в пределах Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции Европейской области. Отличительной особенностью растительного покрова заповедника является доминирование темнохвойных лесов с древостоями из ели сибирской с примесью пихты сибирской, кедра сибирского. По учету лесного

фонда на 1.01.2003 еловые леса занимают 453 тыс. га (72 %) от лесопокрытой площади и представлены главным образом спелыми и перестойными насаждениями (Карпенко .., 1980; Лавренко и др. 1995; Флора и растительность .., 1992). Покрытая лесом площадь составляет 86 % территории заповедника. Сосновые леса распространены преимущественно на песчаных почвах Якшинского участка. Неоднократно горели, поэтому возраст их различен. По мере продвижения к горам сосна уступает место пихтово-еловым насаждениям. В верховьях Илычских притоков Ыджид Ляга и Укью встречаются уникальные участки с преобладанием в составе древостоев кедра (сосны сибирской), который находится здесь на западной границе своего ареала. На территории Уральского участка заповедника проходит граница между подзонами средней и северной тайги. В среднетаежных лесах заметную роль наряду с елью играет пихта. Северотаежные ельники характеризуются более низкой продуктивностью, большей заболоченностью и увеличением доли кедра в составе насаждений. На месте старых гарей здесь формируются вторичные березняки и осинники. В горном районе заповедника хорошо выражены три вертикальных пояса растительности: горнолесной, подгольцовый, горнотундровый. Для горнолесного пояса характерна темнохвойная тайга северотаежного облика. Верхняя граница этого пояса достигает отметок 44—590 м над ур. м.

А. М. Леонтьев (1963) подразделил территорию резервата на 3 геоботанических района:

— район сосновых лесов и сфагновых болот Печорской низменности;

— район темнохвойных лесов увалистой предгорной полосы с подрайоном заболоченных темнохвойных лесов и сфагновых болот Верхнеилычской низменности;

— район горных темнохвойных лесов, субальпийских криволесий и лугов, горных тундр и гольцов Северного Урала.

Согласно данному геоботаническому районированию, территория заповедника располагается в зоне среднетаежных темнохвойных лесов увалистых предгорий с преобладанием коренных еловых и елово-пихтовых лесов с примесью березы и кедра.

Почвенный покров территории заповедника характеризуется значительным разнообразием; это объясняется неоднородностью природных условий почвообразования. Выделено 8 типов горных почв (горно-тундровые примитивно-аккумулятивные, горно-тундровые криогенные, горно-луговые дерновые,

горно-редколесные, горно-лесные дерновые, горно-лесные подзолистые, горно-лесные болотно-подзолистые, горные болотные) и 5 типов почв равнинной территорий (подзолистые, болотно-подзолистые, болотные, пойменные, карбонатные). Почвы исследуемой территории заповедника располагаются в увалистом почвенном округе, Шежимском районе глееподзолистых и дерново-карбонатных почв межувалистой всхолмленной равнины, прорезанной долиной р. Печора. Они относятся к группе равнинных, типу подзолистых, подтипу иллювиально-гумусовых, роду — гумусово-железистых (Забоева и др., 1972).

Заповедник находится в районе соприкосновения арктической и умеренной климатических зон. По данным метеостанции Якша, среднемесячные положительные температуры воздуха держатся в течение 6 мес, средняя продолжительность безморозного периода составляет 80—83 дня. Вегетационный период, когда среднесуточная температура превышает +10 °С составляет 80—85 дней с суммой биологически активных температур 1100—1200 °С. Среднегодовая температура воздуха в районе Якши и Усть-Уньи -1.1 °С. Средняя температура самого холодного месяца января -18.5 °С; самого теплого — июля +16.6 °С. Абсолютный минимум составляет -52.7 °С, абсолютный максимум +35.2 °С.

Общая годовая сумма осадков составляет: в равнинном районе 500—800 мм, в горном до 1000 мм. Основная часть осадков выпадает в теплый период года (апрель—октябрь). В виде снега выпадает до 40 % годового количества осадков. Средняя продолжительность залегания снежного покрова на равнине 197, в горах — 220 дней. Средняя дата образования устойчивого снежного покрова в районе Якши — 21 октября, стаивания — 7 мая. Климат района расположения заповедника более суровый и влажный, умеренно-континентальный, со сложным годовым ходом климатических явлений (табл. 5).

2. 2. Погодные условия в период наблюдений

Характеристика погодных условий для соответствующих периодов полевых наблюдений (2000—2003 и 2006—2008) для Ляльского стационара составлена по данным метеостанции Усть-Вымь, которые опубликованы в «Агроклиматических бюллетенях» Коми республиканского центра по гидрометеорологии (табл. 6, 7).

Таблица 6

Среднемесячная температура воздуха за период наблюдений (°С),
в скобках — отклонение от среднегодовой нормы (Справочник по климату ..., 1965)

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Средняя температура за период наблюдений, °С
2000	8.1 (1.3)	16.1 (2.4)	20.5 (4.2)	12.3 (-1.4)	7.6 (0.1)	3.0 (3.0)	11.3
2001	8.0 (1.2)	13.9 (0.2)	17.3 (1.0)	12.6 (-1.1)	9.5 (2.0)	-1.7 (-1.8)	9.9
2002	5.4 (-1.4)	12.7 (-1.0)	17.6 (1.3)	—	6.6 (-0.9)	0.7 (-0.8)	8.5
2003	10.9 (4.1)	10.8 (-2.9)	18.4 (2.1)	17.1 (3.4)	7.9 (0.4)	3.9 (3.8)	11.5
2006	9.5(2.7)	17.5(3.8)	14.5(-1.8)	13.5(-0.2)	8.6(1.1)	0(-0.1)	9.3
2007	8.3(1.5)	11.2(-2.5)	18.9(2.6)	16.0(2.3)	8.8(1.3)	3.4(3.3)	11.1
2008	5.5(-1.3)	14.3(0.6)	18.6(2.3)	13.3(-0.4)	6.5(-1.0)	3.9(3.8)	10.4

Таблица 7

Количество осадков (мм) за период наблюдений, в скобках — % от среднегодовой нормы
(Справочник по климату ..., 1968)

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	В целом за период наблюдений
2000	26 (54)	44 (66)	57 (87)	68 (101)	25 (37)	45 (78)	265
2001	41 (85)	27 (40)	72 (104)	134 (200)	17 (25)	50 (86)	341
2002	69 (144)	43 (64)	16 (23)	—	82 (122)	72 (124)	309*
2003	22 (45)	101 (151)	34 (49)	54 (81)	67 (100)	27 (47)	305
2006	39 (81)	68 (101)	96 (139)	44 (66)	80 (119)	62 (107)	389
2007	46 (96)	49 (73)	63 (91)	93 (139)	39 (58)	28 (48)	318
2008	51 (106)	48 (72)	42 (61)	144 (215)	72 (107)	55 (95)	412
Среднегодовая норма	48	67	69	67	67	57	375

Примечание. * Отсутствуют данные по третьей декаде августа.

В ряду рассматриваемых лет вегетационный период в 2000 г. характеризовался как умеренно теплый с жарким июлем, в 2002 г. — прохладный и в 2003 г. — теплый, с повышенным температурным режимом в течение осени. 2006 г. отмечался теплой весной, продолжительным летним периодом с контрастной погодой в середине лета и умеренной теплой осенью. В 2007 г. была ранняя, с возвратом холодов, затяжная весна, короткое умеренно теплое лето и продолжительная теплая осень. В 2008 г. наблюдалась ранняя с возвратом холодов весна, теплое в первой половине и прохладное во второй, короткое лето, пасмурная, умеренно теплая продолжительная осень. Количество осадков во все сезоны наблюдений было ниже нормы на 69 % в 2000 г., на 79 в 2002 г. и на 87 % в 2003 г.

2000 г. В июне на фоне повышенного температурного режима наблюдались кратковременные понижения температур. Необычно теплая и сухая погода наблюдалась в конце июня, сменившись в июле на жаркую. Лишь в отдельные дни выпадали кратковременные дожди, общая сумма которых была ниже среднемноголетней нормы. В августе с похолоданием пришла дождливая погода. Среднемесячная температура составила 11—13 °С и оказалась на 1—2 °С ниже нормы. Сумма эффективных температур выше 5 °С составила 1000—1350 °, что превысило норму на 234—354 °С. В сентябре выпадали частые и слабые дождевые осадки. Показатели температуры были близки к норме. В октябре же было теплее чем обычно на 3 °С. Лишь в последних числах октября резко похолодало, произошел переход температуры воздуха через 0 ° в сторону отрицательных значений, что позднее обычных сроков на 2 нед. 30 октября образовался устойчивый снежный покров и почва начала промерзать.

2002 г. Май характеризовался неустойчивой холодной погодой. Осадки выпадали смешанного характера и наблюдались часто. В июне теплые периоды чередовались с кратковременными похолоданиями. В первой половине июля отмечались заморозки интенсивностью –1 °. Основное количество осадков выпало в середине месяца. Недобор осадков составил 43 мм или 64 % нормы. Неустойчивая погода продолжалась и в июле, который начался жаркой погодой. В середине месяца произошло похолодание: максимальная температура воздуха не превышала 22 °С, минимальная — ночью понижалась до 4 °. Накопление эффективного тепла происходило неравномерно и было близко к норме. Осадки выпадали в виде редких ливневых дождей, с очень неравномерным распределением (23 % от нормы). В августе и

сентябре преобладала холодная дождливая погода. Превышение выпадения осадков над нормой в сентябре составили 22 %. Первые заморозки в воздухе зарегистрированы 9—12 сентября, на неделю позднее среднемноголетних дат. Переход среднесуточной температуры воздуха через $+5^{\circ}$ в сторону понижения произошел на 2 нед раньше обычных сроков (20 сентября). Октябрь характеризовался холодной погодой в первой половине и умеренно-теплой во второй. Среднемесячная температура составила -0.7° и оказалась ниже нормы на 0.8°C . Переход температуры воздуха через 0 в сторону отрицательных значений произошел в начале месяца. Но в теплые дни второй половины месяца среднесуточная температура воздуха повышалась до положительных значений. Осадки выпадали в основном смешанного характера и отмечались почти ежедневно (144 % месячной нормы). Снежный покров неоднократно образовывался и вновь таял.

2003 г. В мае преобладала теплая погода. Среднемесячная температура воздуха составила 10.9° и была выше нормы на 4.1° . В конце мая произошло сильное похолодание. Температура воздуха значительно понизилась и днем находилась в пределах $4-6^{\circ}$, ночью — до 1° . Устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха через $+5^{\circ}$ в сторону повышения произошел во второй пятидневке мая. Редкие осадки выпадали преимущественно в виде дождя (22 мм или 45 % нормы). Июнь характеризовался холодной погодой. Среднемесячная температура воздуха составила 10.8° и оказалась ниже нормы на 2.9° . Осадки выпадали часто. Количество их составило 101 мм осадков, что составило 151 % нормы. В июле и августе наблюдалась теплая погода. Среднемесячная температура воздуха составила 18.4 и 17.1°C соответственно, оказавшись выше нормы на 2.1 и 3.4°C . Оба месяца наблюдался недобор осадков, причем в июле (34 мм или 49 % от нормы) значительней, чем в августе (54 мм или 81 % нормы). Сентябрь характеризовался прохладной погодой в первой половине и теплой во второй. Среднемесячная температура воздуха составила 7.9° и оказалась близкой к норме. Первые заморозки были зарегистрированы в сроки, близкие к обычным — 4—5 сентября. Осадки выпадали преимущественно в виде дождя. В целом за месяц выпало количество осадков, соответствующее среднемноголетнему (67 мм).

В октябре преобладала теплая погода. Среднемесячная температура воздуха составила 3.9° , что на 3.8° выше средних многолетних значений, и на $4-5^{\circ}$ теплее, чем в 2002 г. Со второй декады началось постепенное понижение температуры. Переход

среднесуточной температуры воздуха через $+5^{\circ}$ в сторону понижения осуществился на 3—4 нед позднее обычных сроков — 15—16 октября. Переход среднесуточной температуры воздуха через 0° в сторону отрицательных значений произошел в конце месяца, что близко к обычным срокам. Осадки выпадали в основном в виде дождя. В целом за месяц выпало 27 мм или 47 % месячной нормы. Снежный покров образовался в 20-х числах месяца. Подмерзание почвы отмечено со второй половины октября.

2006 г. Май характеризовался теплой погодой. Средняя температура воздуха была на 2.7° выше нормы. В конце мая (17—20) наблюдалось значительное похолодание, когда температура воздуха понижалась до отрицательных значений (0 , -5°C) и выпадал снег. Осадки в мае были в пределах месячных норм. Июнь характеризовался теплой погодой. Среднемесячная температура воздуха в этом месяце составила 17.5°C , что на 3.8°C выше нормы. В июле наблюдалась контрастная погода, в периоды 1—7 и 20—31 июля было очень холодно (на 1.8°C). В период с 9 по 18 июля стояла необычно жаркая, преимущественно сухая погода. Максимальная температура повышалась до 31°C , а минимальная понижалась до $+4^{\circ}\text{C}$. Август был прохладным, отмечались первые осенние заморозки, что на 2—3 нед раньше нормы. В сентябре среднемесячная температура воздуха была 8.6°C , что на 1.1°C выше нормы. В октябре преобладала умеренно-холодная погода со среднемесячной температурой воздуха 0°C . Осадки в течение вегетационного сезона были ливневого характера и распределялись неравномерно. В мае—июне осадки были в пределах нормы, в июле и сентябре выпало 1.5 месячной нормы, а август был относительно сухим, наблюдался недосбор осадков. В октябре осадки выпадали в жидком и твердом виде. Снежный покров образовался 15—18 октября, устойчивый снежный покров — 30—31 октября.

2007 г. После теплого мая (среднесуточная температура воздуха была 8.3°C), июнь характеризовался преобладанием холодной погоды. Среднемесячная температура составила 11.2°C , что на 2.5°C ниже нормы. Во второй половине месяца температура повышается и последняя пятидневка оказалась необычно теплой — максимальная температура воздуха достигала до 29°C . В первой половине июля сохранялась жаркая погода (до 31°C), во второй половине месяца отмечалось резкое похолодание (до 5°C). В августе преобладала теплая погода. Сентябрь характеризовался прохладной в первой половине и теплой погодой

во второй половине месяца, поэтому вегетация растений продолжалась дольше обычных сроков. В октябре сохранялась теплая погода. Осадки в течение лета выпадали часто и в отдельные дни были очень интенсивные. В июне был недосбор, в июле осадки были в норме. В августе основное количество осадков пришлось на третью декаду: 93 мм или 139 %. Осень была относительно сухой. Основное количество осадков пришлось на первую половину сентября и вторую декаду октября.

2008 г. В мае преобладала холодная погода (5.5 °С), которая сохранилась и в начале июня. Постепенное повышение температуры произошло во второй декаде, теплая погода установилась лишь в третьей декаде месяца. В июле преобладала жаркая, в августе — умеренно-теплая, в сентябре — прохладная погода. Октябрь был очень теплым, среднемесячная температура превысила среднемноголетние значения на 3.8 °С и составила 3.9 °С. Осадки в мае были в норме, в июне, июле и первой декаде августа отмечается их недосбор. В период второй половины августа было очень дождливо, осадков выпало в 2 раза больше нормы. Осадки в осенний период распределялись неравномерно: в первой декаде сентября было дождливо, в октябре наблюдался недосбор.

2. 3. Объекты исследования

Исследования проведены в ельниках зеленомошной группы типов, развитых на автоморфных подзолистых почвах.

Хвойно-лиственное насаждение, генетически ельник черничный (*Piceetum myrtillosum*), ППП № 4 стационара, занимает приречный плоский увал, поверхность равнинная, заметен слабый уклон на юг к р. Мая (рис. 3). Древорост сложный по составу, с большой численностью деревьев (1518 шт·га⁻¹) состоит из ели (*Picea obovata* Ledeb.), сосны (*Pinus sylvestris* L.), березы (*Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth), осины (*Populus tremula* L.) и пихты (*Abies sibirica* Ledeb.). Краткая лесоводственно-таксационная характеристика приведена в табл. 8 Ель выполняет эдифицирующую роль и представлена несколькими возрастными генерациями. Древорост относится к III классу бонитета. В древоросте довольно много (584 экз·га⁻¹) сухостойных деревьев.

Подлесок слабо развит, состоит из единичных экземпляров ивы (*Salix* sp.), шиповника (*Rosa acicularis* Lindl.), можжевельни-



Рис. 3. Хвойно-лиственное насаждение.

ка (*Juniperus communis* L.), рябины (*Sorbus aucuparia* L.). Численность подроста достигает 9641 экз. · га⁻¹, состоит в основном из ели, в небольшом количестве присутствуют пихта, сосна, единично береза, осина. Отчетливо выражены травяно-кустарничковый и моховой ярусы, которые в структурном отношении довольно однородны.

Травяно-кустарничковый ярус с проективным покрытием 40—50 % образуют черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), кислица (*Oxalis acetosella* L.), майник (*Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt), седмичник (*Trientalis europaea* L.), линнея северная (*Linnaea borealis* L.) и др. Моховой покров с проективным покрытием 70 % формируют *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw. с незначительной примесью *Polytrichum commune* Hedw. и по понижениям сфагновых мхов (*Sphagnum* sp.) (табл. 9).

Микрорельеф почвенной поверхности биогенный, выражен валежом, старыми пнями и прикорневыми возвышениями. Почва — типичная подзолистая, характеризуется разрезом 5-2003-М, заложенным у северной границы ППП № 4 (рис. 4). Почвообразующие породы — моренные слабозавалуненные суглинки, с

Таблица 8

Лесоводственно-таксационная характеристика еловых насаждений

Тип леса (ППП)	Состав древостоя	Порода	Возраст, лет	Число деревьев, экз./га		Сумма площадей сечений м ² /га	Запас древесины, м ³ /га		Средние		Коли- чество подроста, экз./га ⁻¹	
				расту- щие	сухие		расту- щие	сухие	высота, м	диаметр, см		
Черничный (4)	3Е4Ос2С1Бед.ПХ	Ель	70—140	604	67	11.9	120	10.7	16	17	9355	
		Сосна	110	204	38	10.0	102	9.0	2	24	92	
		Осина	110	150	—	14.1	145	—	—	24	32	—
		Береза	50—110	263	8	3.0	30	3.2	—	17	13	—
		Пихта	110	12	—	—	1	—	—	13	13	194
Разнотрав- но-чернич- ный (38)	7ЕЗБ+Пх, Сед.Ос	Всего		1233	113	39.0	398	22.9			9641	
		Ель	80—160	575	167	22.0	216	25.00	18	22	6838	
		Береза	60—110	258	8	7.7	68	0.02	18	20	1450	
		Сосна	110	17	8	1.1	12	0.2	22	29	—	
		Пихта	110	33	17	0.9	10	0.02	18	19	—	
Черничный влажный (2)	5ЕЗК1Пх1Б	Осина	110	8	—	0.4	5	—	24	26	—	
		Всего		891	200	32.22	311	25.24			8288	
		Ель	110—220	450	60	16.3	159	6.5	18	21	1955	
		Пихта	80—180	185	30	3.9	30	8.9	14	16	1930	
		Кедр	160—220	50	—	9.0	88	—	22	48	90	
Береза	80—180	45	—	1.4	18	—	18	20	140			
Всего		730	90	30.6	295	15.4				4115		

Таблица 9

Видовой состав и обилие (баллы) растений словых фитоценозов

Жизненная форма, вид	Хвойно- лиственный черничный (ППП 4)	Разно- травно- черничный (ППП 38)	Черничный влажный (ППП 4)
Древесные растения			
древостой			
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	3	4	4
<i>Pinus sylvestris</i> L.	2	+	–
<i>Betula pendula</i> Roth	2	1	–
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	2	+	+
<i>Populus tremula</i> L.	3	+	–
<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	+	+	1
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.	–	–	2
подлесок			
<i>Lonicera pallasii</i> Ledeb.	+	–	–
<i>Salix</i> sp.	+	+	–
<i>Juniperus communis</i> L.	+	+	–
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+	1
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	+	+	+
Кустарнички			
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	4	3	5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	3	3	2
<i>Linnaea borealis</i> L.	4	4	5
Травы			
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop	+	–	1
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	1	1	–
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	–	–	+
<i>Fragaria vesca</i> L.	–	–	1
<i>Trientalis evropaea</i> L.	3	2	2
<i>Vicia</i> sp.	+	–	–
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	+	2	–
<i>Oxalis acetosella</i> L.	3	3	2
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	+	1	3
<i>Mainthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt.	5	4	1
<i>Carex</i> sp.	4	1	1
<i>Poa palustris</i> L.	–	–	–
<i>Solidago virgaurea</i> L.	1	1	–
<i>Deschampsia</i> sp.	1	1	–
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	1	2	+
<i>Carex globularis</i> L.	1	–	–
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	+	1	1
<i>Gymnocarpium Linnaea</i> (L.) Newm.	–	–	+

Таблица 9 (продолжение)

Жизненная форма, вид	Хвойно-лиственный черничный (ППП 4)	Разнотравно-черничный (ППП 38)	Черничный влажный (ППП 4)
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	1	1	—
<i>Rubus saxalis</i> L.	—	2	—
<i>Cirsium</i> sp.	+	—	—
<i>Avenella flexuosa</i>	+	2	+
<i>Lathyrus silvestris</i>	—	1	—
<i>Veronica chamaedrys</i>	—	1	—
Мхи и лишайники			
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	1	2	2
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid) Mitt.	1	3	3
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	+	1	+
<i>Dicranum polysetum</i> Sw. (Mich)	+	1	1
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Br., Sch et Gmb.	3	3	4
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst	—	1	—
<i>Sphagnum wulfianum</i> Girg.	1	—	1
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russ.	1	1	+
<i>Peltigera aphtoza</i> (L.) Willd.	+	—	+
<i>Cladina rangiferina</i>	+	—	+

Примечание. (+) — вид присутствует, (—) — вид отсутствует.

глубины 70—80 см встречаются карбонатные включения. Граница вскипания от 10%-ной HCl по стенке разреза наблюдается с 60 см.

A₀ 0—5 см. Лесная подстилка. Темнокоричневая, влажная, состоит из слаборазложившихся моховых остатков и древесного опада. В нижней части ее степень разложения возрастает, отмечается наличие углистых остатков. Переплетена корнями растений, переход резкий.

A_{2h} 5—8 см. Супесь темносерая, порошистая, рыхлая, много органических остатков подстилки. Пронизана тонкими корнями древесных растений.

A₂ 8—14 см. Супесчаный, серый с темносерыми пятнами, рыхло-слоевато-плитчатый. Встречаются корни древесных растений. Переход постепенный.

A_{2B} 14—22 см. Супесчаный, серовато-бурый со ржавыми пятнами, структура слоегато-листоватая. Переход четкий.

B₁ 22—40 см. Легкий суглинок, серовато-бурый, уплотнен, много вертикальных трещин, по ним — супесчаные за-



Рис. 4. Типичная подзолистая почва под хвойно-лиственным насаждением.

сыпки в виде узких языков. Структура четкая ореховато-комковатая, по поверхности структурных отдельностей светло-палевая кремнеземистая крупнопылеватая присыпка. Встречается галька. Переход постепенный.

B₂ 40—60 см. Тяжелый суглинок, серовато-бурый с коричневым оттенком, угловато-крупнокомковатый, легко рассыпается на структурные отдельности, имеются вертикальные трещины, плотность книзу возрастает. Переход постепенный.

BC_{ca} 60—80 см. Тяжелый суглинок, бурый с коричневым оттенком, структура четкая плитчато-комковатая, тонкие вертикальные трещины, по поверхности структурных отдельностей осветленная пылеватая кремнеземистая присыпка, книзу исчезает. Мелкие карбонатные включения диаметром 1—2 мм. Переход постепенный.

C_{ca} 80 см и глубже. Глина, мелкопризматическая, вязкая, очень плотная, темно-бурая, с желтовато-белесыми карбонатными включениями диаметром от 1 до 20 мм. В разрезе встречаются мелкие валуны диаметром 4—5 см.

Характерные для этой почвы темноцветный подподстилочный горизонт и темная окрашенность подзолистого горизонта,



Рис. 5. Спелый разновозрастный ельник разнотравно-черничный.

не свойственны морфологии типичных подзолистых почв (Забоева, 1975, Продуктивность ..., 1975). Как отмечает И. В. Забоева (2001), на формирование подобного профиля почв повлияла подсека, бывшая на этой территории около 100 лет назад. Согласно данным физико-химических анализов, подсека в жизни БГЦ не привела к существенной трансформации внутрипочвенных процессов, характерных для подзолистых почв. Почва осталась грубогумусной, происходит восстановление первичных качеств типичных подзолистых почв.

Ельник разнотравно-черничный (*Piceetum herboso-myrtillosum*). ППП 38 располагается на очень пологом юго-восточном склоне. Эти элементы мезорельефа в сущности представляют зоны выноса и частичного транзита воды, минеральных элементов, химических соединений и характеризуются относительной дренированностью почвенного профиля. Фитоценоз данного сообщества имеет признаки систем, достигших стадии стабилизации (спелости), и характеризуется сравнительно простым строением.

Древесный ярус состоит из *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, имеет

состав 7ЕЗБ+Пх,Сед.Ос. Характеризуется он более или менее равномерным распределением деревьев по площади. Древостой с умеренной численностью деревьев (891 шт·га⁻¹), относительно разновозрастный, его основу составляют деревья 100—120 лет. Молодые (70—80 лет) и более старшей генерации ели (130—160 лет) представлены небольшим числом особей (рис. 5). Древостой соответствует состоянию предшествующей выработанности, вертикальная структура его полога разновысотная, но ярусность не выражена. Формируют в основном деревья ели трех генераций. Древостой IV класса бонитета. Древесный ярус аккумулирует 311 м³·га⁻¹ стволовой древесины. Сухостой 200 экз·га⁻¹ с запасом древесины 25 м³·га⁻¹ представлен в основном елью (табл. 8). Подрост 8288 тыс. шт·га⁻¹, в основном из здоровой ели и пихты, мелкой и средней категории крупности. Большая часть (78 %) подроста имеет возраст до 30 лет. На поверхности почвы довольно много валежа (291 экз./га), состоит в основном из ели и березы, а также сосны.

Подлесок почти не развит. Редко встречаются единичные кусты *Juniperus communis*, *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*, *Salix* sp. Травяно-кустарничковый ярус имеет простое синузальное строение, его составляют типичные бореальные растения 17 видов. Доминируют черника, брусника, майник двулистный, северная линнея, седмичник европейский. Моховой покров почти сплошной и образован в основном из *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* с незначительной примесью *Dicranum polysetum*, *Polytrichum commune*, встречаются пятна сфагновых мхов (табл. 9). Микрорельеф биогенный из опавших и заросших деревьев, старых пней. Почва типичная, подзолистая.

Подзолистая почва ельника разнотравно-черничного охарактеризована И. В. Забоевой (2001) и нами.

Разрез 1-98-3.

A'₀ 0—5 см. Подстилка темнокоричневая, состоящая из плохоразложившихся остатков древесного опада и моховой растительности, переплетена корнями.

A''₀ 5—6 см. Нижняя часть подстилки, темнокоричневая, образуют хорошо разложившиеся растительные остатки, много углистых частиц, порошистая, переход резкий.

A₂ 6—15 см. Супесь серовато-белесая, плотная, редко встречается галька. Структура слоисто-плитчатая, слои толщиной 3—4 мм покрыты коричневатыми пленками. Заметны признаки оглеения в виде сизых пятен, редкие мелкие ортш-

тейны по листоватым поверхностям. Имеются вертикальные трещины, переход постепенный.

A₂B 15—25 см. Средний моренный суглинок, серовато-светло-бурый, цвет неравномерный — есть рыжеватые пятна. Структура ореховато-призматическая, выражены вертикальные трещины с крупнопылеватой палеовой присыпкой, переход по плотности — книзу плотнее, тяжелее. По всему профилю встречаются галька, редкие валуны.

B 25—40 см. Средний суглинок, бурый, ореховато-плитчатой призматической структуры, трещины сужаются книзу, призматические отдельности откалываются, покрыты пылеватой присыпкой. Суглинок вязкий, пластичный, есть галька, структурные отдельности с поверхности палево-серые, переход постепенный.

B₁ 40—70 см. Суглинок тяжелый, темно-бурый, плотный, слитный, вязкий, однородный, мелкоореховатой структуры, вертикальные трещины покрыты пленкой кутан. В нижней части карбонатные включения, переход постепенный.

BC_{Ca} 70—80 см. Тяжелый суглинок, бурый, вязкий, сырой, мелкоореховатый, карбонатные включения в виде желтоватой «мягкой» гальки диаметром 2—3 мм, переход постепенный.

C_{Ca} 80—120 см. Такой же бурый однородный тяжелый суглинок, структура слитно-ореховато-комковатая, карбонатные включения те же, что и в B₁.

Разрез 2 (2006. Б)

A₀ 0—1 см. Листовой опад.

A₀ 1—5 см. Подстилка темно-коричневая. Плохо разложившаяся.

A₀^{'''} 5—6(8) см. Хорошо разложившиеся растительные остатки.

A_n 6—7(8) см. Супесь темно-серая, рыхлая, много органических остатков подстилки.

A₂ 8—15 см. Супесь серая, рыхловато-плитчатая, встречаются корни растений.

A₂B 15—21 см. Супесь серая, с ржавыми пятнами, слоевато-листоватая.

BA₂ 21—29 см. Супесь серовато-бурая, слоисто-комковатая.

B 29—38 см. Легкий суглинок, серовато-бурый с коричневым оттенком, ореховато—комковатый, по вертикальным трещинам супесчаные засыпки.

В 38—50 см. Тяжелый суглинок, серовато-бурый с коричневым оттенком.

ВС_{са} 50—63 см. Тяжелый суглинок, бурый с коричневым оттенком, плитчато-комковатой структуры.

ВС 63—80. Глина бурая с коричневым оттенком, вязкая, плотная, плитчато-комковатая.

С_{са} 100—150 см. Глина с карбонатными включениями.

Ельник черничный влажный (ППП № 2 заповедника) расположен на поверхности со слабым уклоном на север. Древостой с небольшой численностью деревьев (730 экз·га⁻¹ растущих деревьев и 90 сухостойных), сложный по составу, имеет разновысотное вертикальное строение (рис. 6). Он состоит из *Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, *Betula pubescens*. (табл. 8). Ель выполняет роль эдификатора. Древостой относится к IV классу бонитета. Подлесок развит слабо, состоит из *Sorbus aucuparia*. Численность подроста довольно большая — 4115 экз·га⁻¹, он представлен в основном елью и пихтой.

Травяно-кустарничковый и моховой ярусы выражены отчетливо. Первый с проективным покрытием 50—60 % образован черникой, брусникой, хвощем лесным, папоротником, морошкой, кислицей, седмичником европейским, майником и северной линнеей. Ярус мхов имеет проективное покрытие 95 %. Доминируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, пятнами встречается *Polytrichum commune*, а по понижениям — *Sphagnum sp.*

Довольно много деревьев в валеже (200 экз·га⁻¹) с запасом древесины 56.9 м³·га⁻¹. Микрорельеф поверхности выражен округлыми микропонижениями до 0.5—0.8 м глубиной и диаметром до 1.0 м. Много биогенных микроповышений, представленных валежом, старыми пнями, поросшими мхом и приствольными возвышениями. Участок закладки почвенного разреза имеет небольшой уклон (1—2 °) на север. Почва характеризуется следующим морфологическим строением (рис. 7).

Разрез 2—2002-М.

А₀ 0—9 см. Лесная подстилка, обильно переплетена корнями растений. Много гифов грибов желтого цвета. Переход резкой. Состоит из трех подгоризонтов:

А_{0'} 0—3 см — слаборазложившийся лесной опад темного рыжего цвета,



Рис. 6. Ельник черничный влажный.



Рис. 7. Глееподзолистая иллювиально-гумусово-железистая почва.

А₀'' 3—7 см — среднеразложившийся лесной опад и слаборазложившиеся моховые остатки, коричневого цвета,

А₀''' 7—9 см — темнобурый, мажущий подгоризонт, состоящий из полуразложившегося опада.

А_{2gh} 9—30 см. Супесь свежая серого цвета с сизым оттенком и бурыми пятнами, к которым приурочены растительные остатки. В верхней части сильно прогумусирован. Встречаются корни древесных растений, количество которых убывает с глубиной. Структура пластинчатая, книзу плитчато-пластинчатая, переход отчетливый крупноязыковатый.

А_{2В} 30—40 см. Супесчаный, свежий, серобурого цвета, много ржавых очагов. Структура зернистая, легко распадается на структурные отдельности, корни встречаются единично, переход постепенный.

В₁ 40—65 см. Суглинок легкий, светлобурый, ореховато-гороховатой структуры, легко распадается на отдельности, свежий, ржавых пятен меньше, корни единично, переход постепенный.

В_{2g} 65—90 см. Средний суглинок, свежий, бурый, с ржавыми железистыми включениями, мелкопризматической структуры, легко распадается на структурные отдельности по имеющимся кремнеземистым присыпкам, плотность книзу возрастает. Корней нет. Горизонт оглеен — встречаются крупные сизые пятна. Переход постепенный.

ВС_g 90—130 см. Тяжелый суглинок, темнобурый, с сизыми прослойками, имеются железистые включения, в виде черно-бурых вкраплений, структура комковато-крупнопризматическая, по поверхности структурных отдельностей имеется осветленная кремнеземистая присыпка, книзу исчезает. Встречаются тонкие белые нити, похожие на гифы грибов. Переход постепенный.

С ниже 130 см. Глина, плотная, свежая, плитчато-комковатой структуры, темно-бурого однородного цвета, продолжаютя крупноточечные черные вкрапления.

Почва — глееподзолистая иллювиально-гумусово-железистая супесчаная на суглинках. В качестве теста на присутствие в почве углекислого кальция на освеженную стенку разреза нанесли по несколько капель 10%-го раствора HCl вниз по профилю через каждые 5 см. При этом «вскипания» почвы не обнаружено до нижней границы разреза (160 см).

2. 4. Методы исследования

В рассматриваемых сообществах согласно ОСТ 56-69-83 заложены постоянные пробные площади (ППП) размером 0.2—0.24 га, на которых проведен сплошной пересчет деревьев. Высоты измеряли у 20—25 деревьев. Возраст определяли путем отбора кернов у 20—30 деревьев ели и у 5—10 деревьев сопутствующих древесных растений. Анализ таксационных материалов проведен по (Лесотаксационному справочнику .., 1986). Во всех изучаемых ельниках определяли массу и продукцию органического вещества древесных растений по методу модельных деревьев (Уткин, 1975). В ельнике черничном Ляльского стационара проанализировано 8 модельных деревьев ели, 3 пихты, 7 березы, в ельнике черничном Печоро-Ильчского заповедника — 6 модельных деревьев ели, 5 — пихты, 4 — кедра, 4 — березы. У каждого модельного дерева учитывали массу и прирост стволовой древесины, коры, ветвей, листьев (хвои), корней. Надземную массу растений напочвенного покрова определяли методом укусов на уровне почвы буром диаметром 10 см в 35—50-кратной повторности. Их продукцию вычисляли, отделяя побеги текущего года. По полученным соотношениям рассчитывали общий прирост растений. Данные переводились в абсолютно сухой вес высушиванием при температуре 105 °С. Массу корней определяли методом крупных и мелких монолитов (Орлов, 1967). Прирост корней деревьев определяли по формуле (Методы изучения ..., 2002).

$$P_{кр} = \frac{n_c \cdot K}{C},$$

где $P_{кр}$ — прирост корней (единицы массы); n_c — прирост стволов и ветвей (единицы массы); K — доля корней от суммарной массы ствола, ветвей и корней, %; C — доля ствола и ветвей от суммарной массы ствола, ветвей и корней, %.

Прирост стволовой древесины оценивали по текущему приросту модельных деревьев, определенного при помощи прибора LINTAB 5 с использованием программы Tsar Win Basic.

Применяли следующие методы для анализа почв: гранулометрический состав — по Качинскому с дисперсацией и кипячением в присутствии NaOH; валовое содержание органического углерода и азота — газохроматографическим («сухое» сжигание) методом на CHNS-O анализаторе EA-1110 фирмы Carlo

Егба; рН водный и солевой потенциометрически на ионометре «Анион-4100»; обменные катионы — вытеснением КСl с последующим атомно-абсорбционным определением на «Хутаги-180-60», подвижные формы калия и фосфора по Кирсанову.

Анализ выполнен в экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Оценка пула углерода в почве включает характеристики запасов $C_{\text{орг}}$, количества углерода, поступающего в систему с растительным опадом, закрепляющегося в депо ПОВ и потока CO_2 на выходе. Последний формируется в ходе минерализации ОВ и включает потери в виде диоксида углерода в газообразной и растворенной форме, его эмиссию с поверхности почв и формирование газового CO_2 профиля почвы. При изучении перечисленных параметров использовалась современная концептуальная и методическая основа, разработанная и реализуемая на факультете почвоведения МГУ (Смагин и др., 1999а, 2001; Полевые и лабораторные ..., 2001).

Закладку почвенных разрезов, описание, отбор и анализ почвенных образцов проводили общепринятыми методами изучения почв (Вадюнина, Корчагина, 1986). Дополнительно, в разных точках экспериментальных участков с помощью почвенного бура производили послыйный отбор образцов на определение содержания $C_{\text{орг}}$ в верхнем однометровом слое почвы.

Для нахождения запасов $C_{\text{орг}}$ в почвах ельников были использованы аналитические, полученные в процессе выполнения работы и опубликованные ранее (Продуктивность ..., 1975; Бобкова, 1987; Бобкова, 2001; Забоева, 2001) данные по содержанию гумуса относительно массы сухой почвы отдельных горизонтов ($C\%$) и плотности почвы в отдельных горизонтах (ρ_b). Расчет этого показателя осуществлялся по уравнению (1):

$$C_{[\text{г} \cdot \text{м}^{-2}]} = C\% \rho_b h, \quad (1)$$

где ρ_b ($\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$) — плотность почвы, h — мощность слоя почвы, в котором сосредоточен запас углерода.

При пересчете данных содержания гумуса на углерод использовали коэффициент 0.58 (Орлов и др., 1996). Концентрацию $C_{\text{орг}}$ в минеральных горизонтах почвы определяли методом И. В. Тюрина (1937) с последующим умножением на коэффициент 1.30 (Когут, Фрид, 1993). В случае отсутствия данных по объемной массе минеральных горизонтов использовали регрессию ее по углероду (Alexander, 1989). Запасы лесной подстилки

пересчитаны на углеродный эквивалент с использованием эмпирического коэффициента для подстилок зеленомошных типов леса, который, по данным К. С. Бобковой и В. В. Тужилкиной (2001), равен 0.48. По аналогии с работами (Углерод в экосистемах .., 1994; Рожков и др., 1997) основное внимание уделено слоям: 0—5 (7) см — подстилки, 0—20 см — соответствует основным запасам гумуса в подзолистых почвах, 0—50 см — корнеобитаемая толща почвы, 0—100 см — традиционно используемый в практике расчетов слой, необходимый для сравнительных оценок.

Для определения массы и фракционного состава ежегодно поступающего на поверхность почвы растительного опада проводили его систематический учет на отдельных участках в течение (2002—2004 и 2006—2007 гг.) по общепринятой методике (Методы изучения .., 1978). Сбор опада осуществляли с помощью опадоуловителей (ОУ), которые размещались на расстоянии 4—5 м вдоль границ обеих пробных площадей. Размеры деревянной рамки ОУ составляли 0.5×0.5 м с высотой боковых стенок 15 см. Дно ОУ обтягивали синтетической тканью, обеспечивающей свободный сток воды. Количество ОУ на экспериментальных участках составляло по 18—20 шт., что позволяло производить учет опада с ошибкой, не превышающей для общей массы 25 %. Сбор опада проводили по мере его накопления: в летний период 1—2 раза, в период листопада — 2—3 раза. Зимний опад учитывался суммарно после стаивания снега (в мае). Вес отдельных фракций опада взвешивали на лабораторных весах ВЛТ-150 П (ЗАО «Сартогосм», Россия) с точностью до 0.001 г, после чего осуществляли пересчет на массу опада в г, приходящегося на 1 м² (г·м⁻²). Массу опада кустарничков и мхов рассчитывали по их приросту. Пересчет массы опада на массу углерода осуществляли дифференцированно по отдельным компонентам с применением коэффициентов (0.45÷0.53), свойственных отдельным фракциям (Бобкова, Тужилкина, 2001).

Для оценки скорости трансформации и минерализации опада использовалась методика по разложению опада на прокаленном субстрате, схожая с применявшейся в работе А. А. Титляновой (1977). Она позволяет определить количество углерода опада, закрепляющегося в минеральном субстрате почвы и его весовые потери вследствие разложения. Для этого была взята супесчаная масса подзолистого горизонта, которую в течение 10 ч прокаливали при 500 °С в муфелье для удаления ОВ. Прокаленную су-



Рис. 8. Эксперимент по разложению опада на прокаленном субстрате.

песь промывали дистиллированной водой, просушивали до воздушно-сухого веса и просеивали через набор сит. Для эксперимента брали фракцию супеси 0.5—0.25 мм. Ее, в количестве 500 г, равномерно засыпали в металлические рамки с сетчатым дном, размерами 15×15×5 см, ячеистость сетки — 0.25 мм. Слой супеси в рамках составлял примерно 1 см. Рамки на экспериментальном участке (вдоль границы ППП № 4) закладывали в ранее подготовленные углубления в подстилке. Далее на поверхность супеси равномерно закладывали смешанный опад древесных пород в расчетном соотношении фракций, характерном для насаждения (рис. 8). Во избежание попадания свежего опада рамки закрывались синтетической тканью. Повторность эксперимента двадцатикратная.

Первая половина рамок была снята по окончании вегетационного периода (срок экспозиции — июнь—октябрь 2002 г.), другая — по истечению одного года. В сроки отбора рамки изымали, опад отделяли и тщательно очищали от супеси, а после разбирали по фракциям, высушивали и взвешивали. Из супеси отбирали среднюю пробу на определение содержания $C_{орг}$, в трехкратной повторности.

В дополнение к этому использовали традиционную методику (Heath et al., 1964) по изучению разложения компонентов опада в мешках из нейлоновой сетки (размер ячеек — 1×2 мм) и учете потерь массы. Пробы разных фракций древесного опада в 3—10-кратной повторности (в зависимости от типа фракции) закладывали на поверхность лесной подстилки и по истечении 12 мес определяли убыль в весе.

Также определяли скорость разложения (весовые потери) лесной подстилки. Для чего вырезали ее слой площадью 225 см^2 , срезали зеленую часть растений, освобождали от корней и очищали с нижней части от почвенных частиц. Образец взвешивали на весах с точностью до 0.1 г. Одновременно рядом с местом отбора брали 5 проб на определение влажности для вычисления абсолютно сухого веса экспериментального образца. Далее подстилочный образец изолировался нейлоновой сеткой и закладывался обратно в место его отбора. Повторность эксперимента пятикратная. Срок экспозиции — около 5 мес (с 29 мая по 22 октября). По окончании экспозиции образцы собирали и определяли их абсолютно сухой вес.

При оценке эмиссии CO_2 с поверхности почвы нами использовались две разновидности метода камер: закрытая статическая (накопительная) и открытая динамическая (принудительной продувки). Выбор этих методов измерения производился с учетом современных достижений исследования газовых потоков почвы (Nogman et al., 1997) и принципа действия имеющегося в доступе измерительного оборудования. Сравнение результатов, полученных разными методами, подразумевало выбор наиболее оптимального варианта для последующих исследований (Машика, 2004).

В качестве изоляторов применялись камеры из плексигласа, с толщиной стенок 5 мм. В верхней плоскости по диагонали камеры устанавливались штуцера для присоединения воздухопроводов. Размеры камер определяли исходя из задач исследования. Для участков с естественным растительным покровом, при определении его вклада в общую эмиссию CO_2 , применяли камеры размером $20 \times 20 \times 15$ (объем 6 л), а для участков с удаленной ассимилирующей частью напочвенного покрова — $20 \times 20 \times 5$ см (объем 2 л) (рис. 9).

В первом случае камеры устанавливались на участок с однородным видовым составом и количеством зеленых растений напочвенного покрова, характерным для исследуемого фитоценоза. Камеры устанавливались на неподвижное основание — предварительно заглубленную на 10 см металлическую рамку с

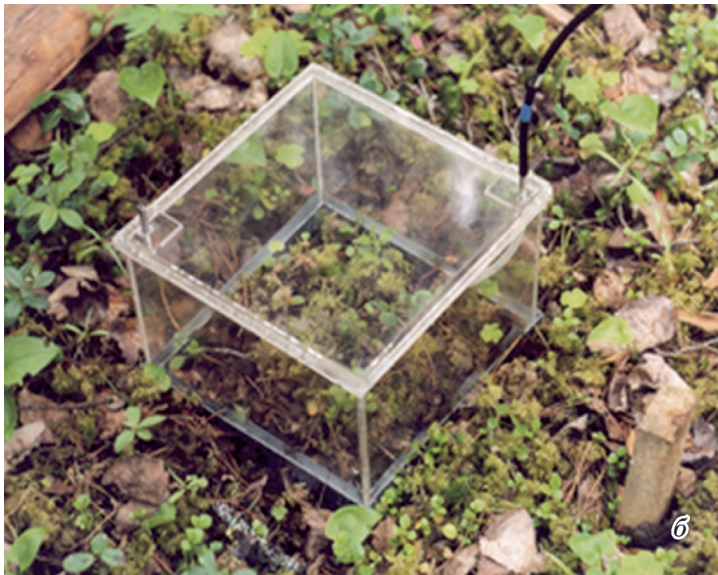


Рис. 9. Респираторные почвенные камеры.

а — для измерения почвенного дыхания, *б* — для количественного определения вклада в эмиссию CO_2 растения напочвенного покрова.

желобом (Crill, 1991). Желоб заполнялся водой, образуя гидрозатвор, препятствующий контакту внешнего воздуха с воздухом измерительной камеры. Рамки были выполнены из оцинкованной стали (0.7 мм), с размерами 21×21 см в экспериментальных мастерских Коми НЦ. Таким образом были получены фиксированные микроучастки, площадью 0.04 м², с которых производились измерения эмиссии СО₂. Количество точек измерения было равным пяти на двух экспериментальных участках. Измерения проводили в течение июля, августа—сентября 2000, вегетационных периодов 2002 и 2003 гг., а также в июне—июле 2004 г. Продолжительность измерений составляла от 3 до 5 сут с периодичностью 1—3 раза в месяц.

Концентрацию СО₂ в камерно-статическом методе измеряли с помощью портативного ИКГ ПГА-6 (РНИИ «Электронстандарт», Россия), модернизированного на входе трубкой с осушителем (CaCl₂), поглощающем пары воды в воздушной пробе. Выбор этого анализатора связан с рекомендациями специалистов факультета почвоведения МГУ и обусловлен его портативностью, простотой в обращении, относительно невысокой стоимостью, что открывает широкую перспективу его использования, особенно в полевых условиях (Полевые и лабораторные методы ..., 2001; Смагин и др., 2003).

В случае использования проточной системы применялась более сложная измерительная система с ИКГ Infracit-4 (VEB Junkalor, Германия), подключенном по абсолютной схеме определения концентрации СО₂. К его преимуществам относится наличие термостата (+60 °С), обеспечивающего надежную установку калибровочных значений. Недостатки Infracit-4 при определении концентрации СО₂ связаны с отсутствием поправки на пары Н₂О, имеющих с углекислым газом в инфракрасном спектре близкую область поглощения. По этой причине воздушные пробы должны проходить тщательную предварительную осушку, которая осуществлялась в нескольких функциональных блоках измерительной системы (рис. 10).

Порядок прохождения анализируемого воздуха из камеры был следующим. По трубке воздуховоду (ПВХ, Ø 4 мм, длина 15—20 м) газовая смесь из почвенной камеры компрессором нагнетается в ИКГ, проходя предварительно через холодильник и колонки с ангидроном (MgCl₂). На входе и выходе воздухопроводов устанавливаются сетчатые фильтры, предотвращающие попадание в измерительную систему механических примесей. В холодильнике температура потока снижается до +4 °С и сконденси-



Рис. 10. Проточная измерительная система с газоанализатором Infracit-4.

рованная влага отводится к патрубку (сифоноотводу), откуда она периодически сливается. После осушки газ направляется в измерительную кювету ИКГ, где происходит поглощение молекулами CO_2 инфракрасного излучения. Далее поток анализируемого газа проходит через контейнер с абсорбентом — натронной известью ($\text{NaOH} + \text{Ca}(\text{OH})_2$), где происходит поглощение CO_2 , и газовая смесь направляется в сравнительную кювету газоанализатора. По разнице показаний теплового излучения двух кювет определяется абсолютное содержание CO_2 в воздухе: тепловая энергия ИК-излучения преобразуется в электрический сигнал и передается на регистрирующее устройство (самописец или компьютер).

Скорость воздушного потока в измерительной системе имеет большое значение, так как ее величина определяет объем доставляемого в ИКГ воздуха и соответственно величину концентрации CO_2 . Регулирование скорости осуществлялось при помощи блока ротаметров. При этом мы придерживались наиболее часто используемого ее значения — $40 \text{ л} \cdot \text{ч}^{-1}$ (Кузин, 1994; Ялынская, 1999; Мамаев, Молчанов, 2004, и др.). Эта величина учитывается в формуле расчета потока CO_2 ; по ней также рассчитывали требуемое количество ангидрона и натронной извести (Справочник ..., 1965).

Интенсивность эмиссии CO_2 (q) с поверхности почвы с площади (S) рассчитывалась по формулам (2, 3) (Смагин, 1999):

а) в камерно-статическом методе по изменению концентрации газа в камере (ΔC) за период времени t :

$$q = \frac{\Delta Ch}{t}, \quad (2)$$

б) в случае использования проточной системы — по разности концентраций CO_2 (ΔC) входящего (C_1)* и выходящего из камеры воздуха (C_2) с учетом скорости продувки воздуха через камеру и площади поверхности почвы в камере:

$$q = \frac{f \cdot \Delta C}{S}, \quad (3)$$

где f — объемная скорость потока воздуха.

Пересчет в объемные % осуществлялся по значениям функции калибровочной кривой, получаемой при продувке через прибор ПГС с различными концентрациями CO_2 . Расчет концентрации газов из объемных процентов V (%) в весовые единицы C ($\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$) производился по формуле 4 (Справочник ..., 1965а):

$$C = 0.1604 \frac{V \cdot M \cdot P}{T}, \quad (4)$$

где M — молекулярный вес (для $\text{CO}_2 = 44 \text{ г} \cdot \text{моль}^{-1}$), P — давление (мм рт. ст.); T — температура (в К).

* *Примечание.* Забор входящего в камеру воздуха (C_1) производился с высоты 15 м (градиентная вышка), где мгновенные колебания концентрации CO_2 незначительны, и достаточно было проведения почасовых ее измерений.



Рис. 11. Сравнение трех методов измерения эмиссии CO_2 с поверхности почвы.

В 2004 г. в дополнение к вышеописанным методам измерения ПД для сравнения использовали ИКГ LI-COR 6400 (LI-COR Biosciences, США) с почвенной камерой LI 6400-09 (рис. 11). Учет таких факторов, влияющих на значения эмиссии CO_2 из почвы, как изменение давления внутри измерительной камеры при ее установке, способ перемешивания анализируемой воздушной смеси, рост концентрации CO_2 в камере и эффект растворения газа в водном паре, позволяет считать ее эталонной (Healy et al., 1996).

Учитывая важность корректности оценки потока CO_2 с поверхности почвы, дающего представление как о скорости трансформационных процессов ОВ в почве, так и о количестве углерода возвращаемого в атмосферу (Кобак, 1988), мы в отдельном разделе (2. 4) привели методический анализ результатов измерения используемых методов.

Параллельно на измерительных участках были установлены автономные термисторы Logger Novo (США), ведущие регистрацию температуры почвы с глубин 5, 10, 15 см в почасовом режиме в течение всего вегетационного периода. Для записи позднесенних, зимних и ранневесенних значений температуры почвы использовались большие глубины: 10, 20, 30, 50 см. Показатели температуры воздуха и количества осадков снимали с метеостанции LI-1200 (LI-COR Biosciences, США). В сроки изме-

рений производили отбор почвенных образцов для определения влажности почвы весовым методом термостатной (Роде, 1960) или микроволновой сушики. Показания атмосферного давления снимали с барометра-анероида.

Данные по температуре почвы (T) и атмосферному давлению (P), кроме их использования в качестве факторов, влияющих на эмиссию CO_2 , были необходимы при определении объемного содержания газов в почве. Последнюю величину рассчитывали исходя из формулы (5) (Смагин, 1999):

$$c = \frac{PXM}{100 \cdot RT}, \quad (5)$$

где c — концентрация газа ($\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$), P — атмосферное давление (Па), X — объемное содержание газа (%), M — молярная масса газа ($\text{г} \cdot \text{моль}^{-1}$), R — универсальная газовая постоянная ($8.31 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{К}^{-1}$), T — температура воздуха на данной глубине (К).

Определение объемного содержания CO_2 по профилю почвы производилось следующим образом. К перфорированной камере-пробоотборнику объемом 20 см^3 , выполненной из пластмассы, присоединяли тонкую гибкую трубку ($\varnothing 1 \text{ мм}$), выводимую на поверхность. Верхний отрезок трубки перекрывался специальным зажимом. Камеры закладывались в почвенные скважины на глубины 5, 10, 15, 20, 30, 50, 70 см. Для отбора газовой пробы брали шприц объемом 30 см^3 , ослабляли зажим, в выводную трубку вводили иглу до их герметичного соприкосновения и производили забор воздуха. После изъятия иглы выводную трубку зажимали. Измерение концентрации CO_2 производили при помощи ИКГ ПГА-6. Количество камер-пробоотборников соответствовало количеству глубин их расположения в двух-трех повторностях для обоих насаждений, полученные данные усреднялись. Наблюдения за динамикой профильного распределения CO_2 в почве производили в течение августа—октября 2002 и 2003 гг., с периодичностью измерений 1—3 нед по 2—3 дня. В начале и конце сезона измерения ограничивались тем, что в пробоотборники поступала вода.

Определение коэффициента диффузии CO_2 (D) в почве проводилось лабораторным методом, разработанным на факультете почвоведения МГУ с помощью специальных сосудов — диффузиметров. В их качестве использовали колбы Бунзена, тубусы которых герметизированы резиновыми шлангами, а пробки, за-

крывающие колбы, снабжены отверстием, в которое вставляли пластмассовые трубки с почвенным монолитом. В диффузиметре создавали избыток концентрации CO_2 или O_2 , и через некоторое время, необходимое для нейтрализации процессов сорбции и растворения газообразных компонентов образцом почвы, начинали определение убыли концентрации газа (c) в объеме (V) диффузиметра в зависимости от времени (t), используя газовый ИК-анализатор ПГА-7.

Расчет величины D ($\text{см}^2 \cdot \text{ч}^{-1}$) осуществляли графически по формуле (6) (Полевые и лабораторные .., 2001).

$$D = lV \operatorname{tg}\alpha / S, \quad (6)$$

где l — длина почвенного образца, S — поперечное сечение образца.

Анализ проводился при разных влажностях образца (пористости аэрации — ε_a), для получения зависимости D от ε_a .

Оценку основной гидрофизической характеристики (ОГХ) почвы проводили методом центрифугирования, в его микроварианте, на приборной базе кафедры физики и мелиорации почв факультета почвоведения МГУ. В используемой лабораторной центрифуге ЦЛС-3 (рис. 12) число оборотов n варьирует от 100 до 6000 об. · мин⁻¹, а диапазон измерения потенциала почвенной влаги при среднем радиусе вращения $R = 10$ см и высоте образца $h = 4.0$ см составляет $-0.5 < P < -650$ кПа и выше. Знак (–) ставится по определению давления почвенной влаги.

Процедура проведения эксперимента подробно описана в методическом руководстве (Смагин и др., 1999). Повторность для каждого почвенного горизонта трехкратная. Этот метод позволяет также рассчитать и другие важные гидрофизические показатели — функцию влагопроводности и коэффициент фильтрации в почве (раздел 6. 3).

Влияние ОВ почвы на гидрофизические характеристики почвы выявляли путем проведения дифференциального анализа ОГХ верхних генетических горизонтов в нативном состоянии и после дегумификации. Для удаления ПОВ использовался «жесткий» способ обработки (Смагин и др., 2004), заключающийся в прокаливании почвенных образцов при 500 °С в муфельной печи. Прокаленные образцы сохраняли рыхлое сложение (не спекались) и способность к смачиванию, а при насыщении влагой были близки по величине полной влагоемкости к исходным (нативным). При этом изменения в окраске образцов и тест на

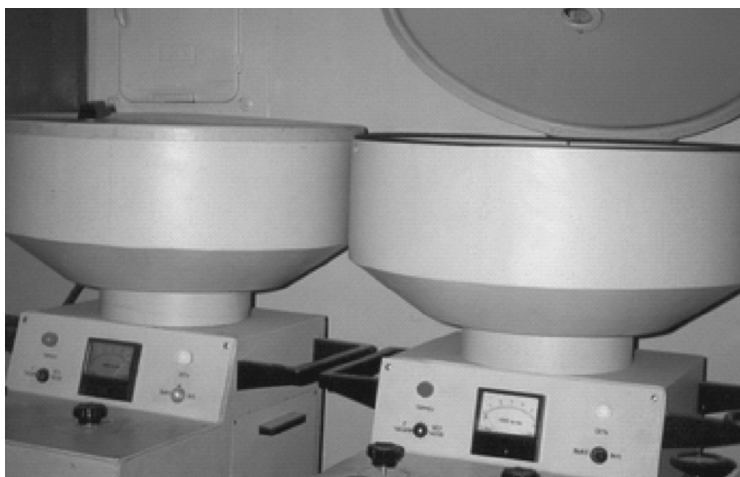


Рис. 12. Лаборатория центрифуга ЦЛС-3.

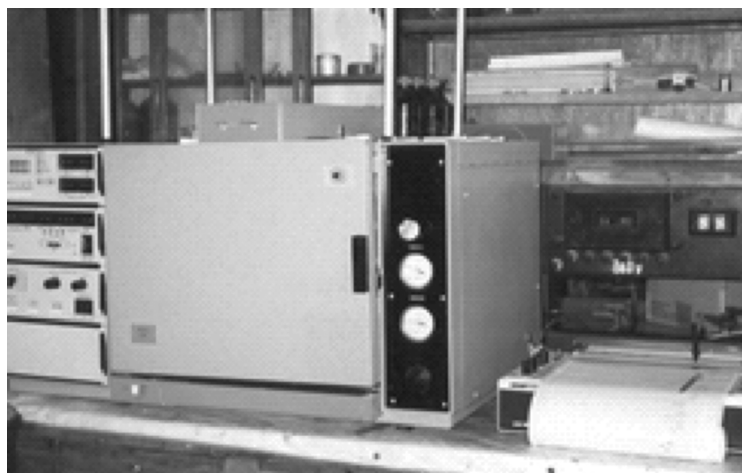


Рис. 13. Газовый хроматограф, модель ГХ 3700.

содержание углерода свидетельствовали о полном удалении ОВ из почв.

Определение ОГХ нативных почвенных образцов совмещали с экспериментом по оценке интенсивности минерализации ОВ почвы методом инкубации в модификации, описанной в работе (Полевые и лабораторные .., 2001). Для этого после каждого этапа центрифугирования брали пробирки с почвой, закрывали их резиновой пробкой и помещали в инкубационный флакон. В таком виде флаконы термостатировали и по прошествии 24 ч определяли прирост содержания CO_2 в воздушном пространстве с помощью газового хроматографа (ГХ). Модель ГХ 3700 (завод «Хроматограф», Москва), температура детектора — 180° , термостата — 25° , испарителя — 30°C . Разделение газовой смеси шло на 5-метровой колонке, заполненной полисорббом-1, газ-носитель — гелий, детектор — катарометр. Выходной сигнал регистрировался на самописце (рис. 13).

Концентрацию CO_2 в воздушной пробе (0.5 мл) определяли методом абсолютной калибровки (Аксенов, Банкин, 1986), основанной на предварительной калибровке прибора путем анализа газовой пробы с известной концентрацией CO_2 , близкой к концентрации его в анализируемой смеси.

Содержание CO_2 находили по формуле (7):

$$C = \frac{q_{cm} \cdot h}{h_{cm}} \cdot 100, \quad (7)$$

где h_{cm} и h — высоты пика CO_2 стандарта и анализируемой пробы, см; q_{cm} — масса стандарта.

Расчет интенсивности выделения CO_2 образцом (U) производился по формуле (8):

$$U = \frac{\Delta X \cdot P \cdot M \cdot V}{(100 \cdot R \cdot T \cdot m \cdot \Delta t)}, \quad (8)$$

где ΔX — прирост объемного содержания CO_2 во флаконе (%), P — барометрическое давление (Па), M — молярная масса CO_2 ($44 \text{ г} \cdot \text{моль}^{-1}$), V — объем флакона (м^3), R — универсальная газовая постоянная (равна $8.31 \text{ Дж} \cdot (\text{моль} \cdot \text{К})^{-1}$), T — температура воздуха (К), m — масса абсолютно сухой почвы (г), Δt — время инкубирования образца (ч).

Используемая модификация традиционного метода инкубации состояла в попытке учета межфазных взаимодействий CO_2 ,

при его растворении в почвенной влаге и адсорбции на почвенных частицах, путем его термодесорбции (3—5 мин в термостате при 80 °С). Разность температур (7, 20, 28 °С, $\delta \pm 1.0^\circ$) получали помещением флаконов на время инкубации в термостаты. Влажность почвенных образцов соответствовала кривой сушки, получаемой при их центрифугировании. Длительность комплексного эксперимента составляла 14 календарных дней до получения предельно низких значений влажности почвы.

Физико-химические анализы почвенных образцов проведены в аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии Коми научного центра УрО РАН по метрологически аттестованным методикам количественного химического анализа (№ РОСС RU.0001.511257).

При обработке результатов применялся статистический метод анализа, согласно руководству В. Боровикова (2003) на ПЭВМ, с использованием программ MS Excel 2002 и Statistica 6.0. На рисунках и таблицах представлены среднестатистические значения показателей и их стандартные ошибки. Математическое моделирование динамики содержания органического углерода в почве проводили согласно соответствующим научно-методическим пособиям (Смагин и др., 1999, 2001), с применением математических пакетов Sigmaplot 6.0 и Matlab 6.01.

2. 5. Сравнение трех методов измерения эмиссии CO₂

При изучении потока CO₂ с поверхности почвы в настоящее время используются различные методические подходы. Наиболее точные измерения эмиссии CO₂ могут производиться системой, не нарушающей сложение, дыхательную активность и градиент концентрации CO₂ в почве, а также давление и воздухообмен у ее поверхности (Мина, 1962; Norman et al., 1997; Janssens et al., 2000, и др.). Оценка потока почвенного CO₂ часто бывает затруднительной из-за многочисленных ошибок измерения, связанных с разностью методов, большой пространственной и временной изменчивостью процесса, зависимостью от многих экологических факторов, а также количества ОВ подстилки и почвы. Поэтому нередко выбор метода измерения ПД определяет и конечный результат исследования.

Наиболее часто при определении эмиссии CO₂ используют метод камер в различных модификациях, основанный на изоляции участка поверхности почвы и регистрации изменения кон-

центрации газа в камере (Rochette et al. 1997; Norman et al., 1997; Janssens et al. 2000; Steduto et al., 2002). Этот метод имеет давнюю историю своего развития. С ним связаны имена Х. Люндегарда (Lundegarh, 1927), предложившего в начале XX в. метод обогащения с измерительной воронкой, Х. Хамфильда (Humfield, 1930), разработавшего в 30-е гг. прошлого столетия метод протягивания воздуха через камеру, Б. Н. Макарова (1952), продолжившего разработку системы Люндегарда и сконструировавшего измерительную камеру, — названную впоследствии «стеклянным домиком» Макарова (Вадюнина, Корчагина, 1986). Позднее эти методы совершенствовались и к 80-м годам титриметрический метод определения количества CO₂ начал сменяться инфракрасной газометрией, обладающей высокой чувствительностью, компактностью и надежностью применения в полевых условиях (Мартынюк, 1997). Соответственно менялся и конструкторский дизайн измерительных систем: от простых камер измерения эмиссии CO₂ к автоматически ведущим регистрацию измерений с одной или нескольких точек (Blanke, 1996; Healy et al., 1996; Jensen et al., 1996; Rochette et al., 1997; Steduto et al., 2002; Edwards, Riggs, 2003, и др.).

Известны также методы расчета эмиссии CO₂, основанные на определении вертикального градиента концентрации CO₂ в почвенном воздухе и коэффициента диффузии газа в почве (De Jong, Shappert, 1972; Ларионова и др., 1988; Billings et al., 1998; Смагин, 1999). В последнее время усовершенствованы и получают широкое распространение микрометеорологические методы определения газовых потоков, основанные в одном варианте на сопряженном определении микровихревых пульсаций воздушных потоков и отклонений концентрации CO₂ в них, в другом — на измерении профильного градиента концентрации CO₂ и коэффициента турбулентности в пространстве ценоза. Метод турбулентной ковариации (eddy covariance) признается наиболее перспективным в исследованиях как почвенной эмиссии CO₂ (Baldocchi et al., 1986), так и на уровне экосистемного газообмена (Baldocchi, 2001), однако требует специализированного и дорогостоящего оборудования. В исследованиях К. И. Кобак с сотрудниками (1980) установлено, что величины почвенных потоков CO₂, полученные по расчетам перепадов их концентрации в пространстве фитоценоза и коэффициенту турбулентного обмена на 20—30 % ниже, чем при измерениях протяжкой воздуха через камеру, установленную на поверхность почвы. Сравнение результатов измерений камерным и микрометеорологическим

методами в типичных тундрах Чукотского п-ва (Замолодчиков и др., 2004) показали, что камерный метод переоценивает источник углерода в среднем на $0.75 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, и в расчете на сезон (4 мес) расхождение достигнет $80 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2}$. Поэтому авторы отмечают, что «... следует с известной долей осторожности относиться к сравнению оценок баланса, полученных разными методами».

В исследованиях ПД проводимых ранее в лесных насаждениях Республики Коми (Фролова, 1961; Забоева, 1975; Спицына, 1996) использовались различные варианты абсорбционного метода, недостатки которого хорошо известны. Так, в одной из методических работ (Norman et al., 1997) отмечается, что камерно-статический метод с химическими поглотителями трудоемок и ненадежен в полевых условиях, имея тенденцию к недооценке потока CO_2 на 10—100 %. В работе К. И. Кобак (1988) показано, что абсорбционные методы дают более низкие значения (на 20—30 %) относительно данных инфракрасной спектрометрии, особенно при температурах $20 \text{ }^\circ\text{C}$ и выше. Сказанное не относится к лабораторным условиям, когда ИКГ и абсорбционный метод дают близкие результаты. Как показывают некоторые исследования (Ларионова и др., 1993), возможности для применения абсорбционного метода для измерения ПД, несмотря на его недостатки, еще не исчерпаны, особенно там, где материальная база лабораторий не позволяет применять другие методы. Однако, как уже отмечалось выше, инфракрасная газометрия, быстро вытеснив титрометрические методы, является в настоящее время одним из наиболее широко используемых методов изучения CO_2 -газообмена почвы и растений.

Так как различные методы измерения эмиссии CO_2 отличаются своими преимуществами и недостатками, разной степенью подверженности к ошибкам измерения, то ни один из них не является абсолютно предпочтительным. Поэтому сравнение методов измерения ПД существенно для нахождения реальных величин этого важного потока углерода в газовом балансе лесной экосистемы и дает возможность сопоставления с данными других исследователей.

Нами в 2003 и 2004 гг. было проведено сравнение трех разновидностей камерного метода измерения CO_2 : в 2003 г. закрытой статической и открытой динамической (принудительной продувки) собственной конструкции (Машика, 2004) и в 2004 г., в дополнение к ним, закрытой воздушно-циркуляционной системой (LI-COR 6400, США) с почвенной камерой LI-6400-09 (раздел 2. 3).

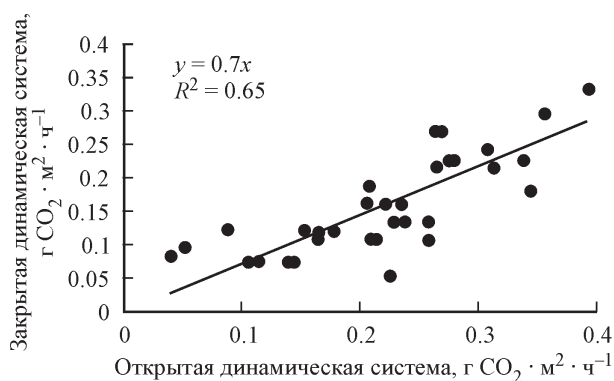


Рис. 14. Сравнение двух методов измерения эмиссии CO_2 с поверхности почвы.

Для сравнения первых двух методов измерения брались камеры равного объема, устанавливаемые поочередно в одни и те же рамки, и соответственно методу определялось количество CO_2 , выделяемое с единицы поверхности за определенное время ($\text{г СО}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$). Количество повторных измерительных процедур равнялось 32 ($n = 32$). Производились они в разные сроки наблюдений, как при низкой, так и при высокой интенсивности почвенного дыхания. На рис. 14 представлено графическое сравнение двух методов.

Данный рисунок наглядно иллюстрирует превалирование значений, полученных по проточной схеме. При их аппроксимации линейной функцией оказалось, что среднее отношение значений, полученных по статическому методу к значениям проточного метода составляет примерно 0.7. Вариабельность величин отношений достигала 46 %. В 15 % от общего количества проведенных измерений, в частности при низкой и средней интенсивности эмиссии CO_2 , наблюдались схожие и даже превосходящие в 1.5 раза значения, полученные по камерно-статическому методу. В целом же можно утверждать о систематическом занижении значений величины эмиссии CO_2 , фиксируемых по камерно-статическому методу в сравнении с проточным. Вероятно, это связано с замедлением диффузии CO_2 в пространство камеры при нарастании в ней концентрации выделяемого газа за срок экспозиции, хотя используемый при проведении измерений срок накопления CO_2 был согласован с литературными данными (Макаров, 1952; Вадюнина и др., 1986; Полевые и лабораторные ..., 2001) и составлял 10—30 мин в зависимости от интенсивности ПД.

Близкие к полученным нами результатам по измерению эмиссии CO_2 разными методами имеются и в специальных методических работах. Так, в одной из недавних работ (Norman et al., 1997) указывается на систематическое занижение фактической величины эмиссии CO_2 на 25—50 %, при использовании камерно-статического метода. В работе А. В. Смагина (1999) в этом случае предлагается введение поправки на диффузионный поток, выносящий часть газа из камеры. Желательно также использовать небольшой вентилятор для перемешивания камерного воздуха перед забором воздушной пробы, как это предусмотрено в камерно-статической системе П. Крилла (Crill, 1991). По данным работы Виткампа (Witkamp, 1969), камерно-статический метод недооценивает динамический метод на 20 %. Эдвардс и Соллинс (Edwards, Sollins, 1973) сообщили, что ошибки в статическом методе являются также зависимыми от температуры: поток CO_2 , измеренный этим методом составляют 63 % от динамического при 20 °С и 90 % при 12 °С.

К выявленным недостаткам открытой динамической системы относятся периодически возникающие отклонения давления в камере от нормального из-за разности объемных скоростей входящего и выходящего потоков, соответственно влияющей на изменение концентрации CO_2 . Эту проблему мы минимизировали путем контрольных измерений скоростей потоков портативным ротаметром, с их последующей корректировкой. Важным учетным моментом является и сама скорость продувки внутрикамерного потока воздуха. При больших ее значениях наблюдается временное повышение значений выделения CO_2 , с графически выраженным выходом на плато и постепенным их снижением, что вызывается выдуванием обогащенного CO_2 воздуха из верхних слоев почвы, ведущее к их обеднению. При очень низких скоростях наоборот наблюдается завышение значений эмиссии CO_2 , когда скорость выделения газа из почвы превышает проточную скорость в камере. Мы придерживались общепринятой скорости продувки, равной $40 \text{ л} \cdot \text{ч}^{-1}$ (Кузин, 1994; Ялынская, 1999, и др.), понижая ее по усмотрению в периоды низкой интенсивности ПД до $30 \text{ л} \cdot \text{ч}^{-1}$.

Следует отметить то, что проточная система с высокочувствительным ИКГ Infralit-4, несмотря на сложность ее обслуживания, позволяет переводить процедуру измерения ПД в автоматический режим с нескольких точек, но требует стационарного помещения и источник электропитания. Использование камерно-статического метода измерений с прибором ПГА-6 выгодно

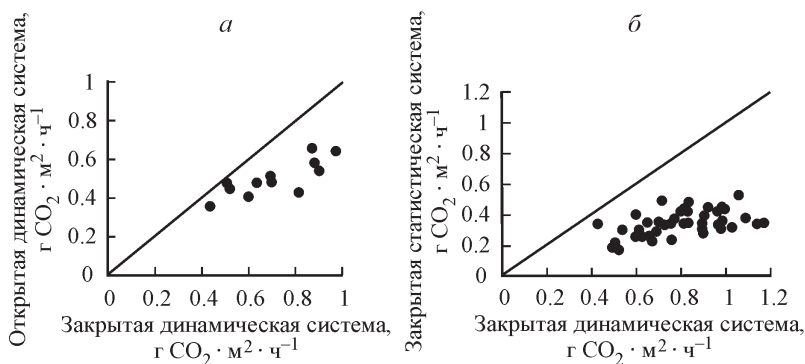


Рис. 15. Сравнительные графики методов измерения эмиссии CO₂ с поверхности почвы.

а — открытая и закрытая динамическая система, *б* — закрытая статистическая и закрытая динамическая система.

отличается, прежде всего, портативностью и простотой проведения измерительного цикла. С учетом поправок он может применяться при оценке интенсивности ПД и вариабельности процесса выделения CO₂ в ценозе.

Данная сравнительно-методическая работа была продолжена в 2004 г. в целях выявления существующих систематических ошибок двух используемых методов измерения эмиссии CO₂ и возможной поверки их сертифицированной измерительной системой LI-6400 с закрытой динамической почвенной камерой LI-6400-09. Измерения производились с 9 участков (пять точек на ППП № 4 и четыре на ППП № 38 стационара). Для сравнения брались пары значений эмиссии CO₂, полученные на одном и том же участке в одно и то же время. ПВХ-рамки для почвенной камеры LI-6400-09 устанавливали в непосредственной близости от металлических рамок за сутки до измерений.

На рис. 15 представлены сравнительные графики результатов измерения эмиссии диоксида углерода, полученных по проточной (открытой динамической) и накопительной схеме (закрытой статической) с результатами, которые получены с помощью почвенной камеры LI-6400. В большинстве случаев данные LI-COR превалировали над значениями ранее используемых нами методов. Соотношение величин потока углекислого газа по данным LI-6400 и двух камерных методов составляло в разных случаях от 0.9 до 2.5 раза. Наибольшие различия получены с камерно-статическим методом, который давал занижение

интенсивности эмиссии CO_2 на 21—70 % в зависимости от точки и времени отбора. Использование открытой динамической (проточной) системы показывало меньшие расхождения с показаниями почвенной камеры LI-6400-09 (5—40 %).

Согласно литературным данным, сравнение шести методов измерения эмиссии CO_2 из почвы в разных типах леса бореального пояса (Norman et al., 1997), показали, что все системы дают близкие результаты и изменяются от 0.93 до 1.45, с доверительным интервалом в 10—15 %, от значений принятой в исследовании эталонной (равной 1.0) системы LI-COR 6200 с почвенной камерой 6000-09.

Объяснение занижения потока CO_2 с поверхности почвы в нашем случае, по-видимому, кроется в устройстве измерительных систем. В системе LI-COR 6400 с почвенной камерой минимизированы несколько важных ошибок, связанных с измерениями потоков CO_2 с поверхности почвы: 1) в течение периода измерения, который длится всего 2—3 мин, концентрация CO_2 в камере ниже по сравнению с окружающей, благодаря чему минимизируется обратная связь между концентрацией CO_2 в почве и его потоком с поверхности, а также сводится к минимуму диффузионный отток из камеры, который обычно возникает в камерно-статическом методе; 2) быстрая балансировка давления между внутренней и внешней сторонами камеры, достигаемая работой насоса (менее чем за 1 с); 3) в процессе измерения идет параллельный учет доли углекислого газа, растворенного в водяном паре. Наши конструкционные схемы измерения почвенного CO_2 лишены учета всех факторов, понижающих значения интенсивности его выделения. Определенные сложности имеются и в принципиальном устройстве используемых приборов ИКГ (Infralit-4, ПГА-6), не способных вести параллельные измерения содержания паров воды в воздушной пробе. Для определения концентрации CO_2 приходится тщательно осушать воздух перед анализом, сначала в холодильнике, где пары воды конденсируются, растворяя часть углекислоты в пробе, затем в блоке химических осушителей (раздел 2. 3), где также наряду с водяными парами происходит сорбция молекул CO_2 .

Для приведения значений эмиссии CO_2 , полученных по разным методам, к единым величинам, считая оправданными те преимущества, которыми обладает измерительная система LI-COR 6400, в случае использования камерно-статического метода с ИКГ ПГА-6 (накопительная схема), имеющим грубую шкалу отсчета значений концентрации CO_2 , следует прибегать к

умножению на коэффициент 2.0, а для открытого динамического камерного метода (проточной схемы) — на 1.2.

Безусловно на достоверность данных сравнения в нашем исследовании определенное влияние оказала пространственная вариабельность процесса эмиссии CO_2 . В целях выявления ошибок, связанных с естественной вариацией условий в обоих фитоценозах, в июле 2004 г. была проведена работа в пределах каждой пробной площади. Для этого вдоль границ пробных площадей через каждые три метра были подготовлены по 20 измерительных микроучастков, площадью близкой к 100 см^2 , под почвенную камеру LI-6400-09. Несмотря на случайность выбора участков, как показало последующее геоботаническое описание, в их количество вошло все разнообразие растительных участков травяно-кустарничкового и мохового покрова, характерных для исследуемых насаждений. Измерение эмиссии CO_2 с поверхности почвы проводили в течение трех дней (6—8 июля 2004 г.), по одной серии последовательных измерений в день. На измерение с 20 микроучастков в среднем уходило 100—120 мин, что позволило допустить нам исключения на процесс выделения CO_2 влияния фактора времени. В каждой точке производилось по 4—6 циклов измерений. Для анализа брались последние (минимальные) значения потока CO_2 , так как измерения производились без рамки с непосредственным врезанием острого края камеры в подстилку на глубину 1 см, что первоначально вызывает небольшой всплеск выделения CO_2 . При последующих измерениях в другие дни камера помещалась на прежнее место.

В ходе обработки результатов эксперимента выяснилось, что в пределах одного типа леса интенсивность выделения CO_2 варьирует достаточно сильно, что определяется парцеллярным строением БГЦ. Коэффициент вариабельности в ельнике черничном составил 24—27 %, в хвойно-лиственном насаждении — 28 %. Причины столь высокой пространственной вариации эмиссии CO_2 кроются в мозаичности лесных почв, связанной с воздействием эдификаторов — древесных растений, влияющих на гумусонакопление, подкисление и выщелачивание, с пространственным распределением корневых систем деревьев, а также с происхождением, возрастом и видовым составом БГЦ (Карпачевский, 1981). Как более сложному по составу и парцеллярному строению хвойно-лиственному насаждению свойственна и большая пространственная вариабельность.

В литературе также имеются указания на необходимость учета пространственной вариабельности дыхания лесных почв.

Так, в отдельные сроки коэффициент вариации в дерново-подзолистой почве под ельником липняковым достигал 45 % (Карпачевский, Киселева, 1969). Пространственная вариабельность процесса эмиссии CO_2 с поверхности почвы молодого соснового леса составила в среднем 40 % (Law et al., 2001).

Таким образом, проведенные эксперименты позволили выявить эмпирические коэффициенты пересчета значений величин эмиссии CO_2 , полученных разными модификациями камерного метода. В случае вычисления значений по камерно-статическому методу, в нашем случае, следует вводить коэффициент 2.0, а по проточному — 1.2. Погрешность определения интенсивности выделения диоксида углерода с поверхности почв в пространстве фитоценоза составляет 24—27 % в ельнике черничном, 28 % — в хвойно-лиственном насаждении.

Глава 3

ПОЧВЕННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ЕЛЬНИКОВ ЧЕРНИЧНЫХ

Факторы почвенной среды имеют важнейшее значение в структурно-функциональной организации лесных БГЦ, определяя их состав, структуру, уровень организации, продуктивность, характер метаболизма и направленность обменных процессов (Основы ..., 1964; Лукина, Никонов, 1996; Мигунова, 2001; Регуляторная роль ..., 2002, и др.). Решающую роль имеют они и при оценке динамики почвенного углерода, интенсивности его аккумуляции, распределения и минерализации. В подзоне средней тайги Республики Коми выполнен ряд исследований свойств подзолистых почв еловых сообществ черничных типов (Фролова, 1965; Забоева, 1975, 2001; Продуктивность ..., 1975; Коренные еловые ..., 2006). В этой главе приведены данные о свойствах почв еловых сообществ черничного ряда постоянных экспериментальных участков Ляльского лесоэкологического стационара (ППП № 4, № 38 и биосферного Печоро-Ильчского заповедника — ППП № 2).

3. 1. Физико-химические свойства

Почвообразующие породы исследуемых подзолистых почв ельников на территории стационара представлены моренными суглинками, неоднородными по механическому составу (Забоева, 2001). Как видно из табл. 10, с поверхности расположены супеси крупнопылеватые мощностью 25—30 см, которые достаточно четко через слой легкого суглинка переходят в тяжелый суглинок и глину с редкой галькой, валунами и включениями карбонатов. Согласно данным валового анализа (табл. 11), био-

Таблица 10

Гранулометрический состав подзолистых почв ельников

Разрез, почва	Горизонт	Глубина, см	Гигро-скопическая влага, %	Потеря от обра-ботки HCl, %	Содержание фракций, % (размер частиц, в мм)						Σ частиц <0.01 мм
					1.0—0.25	0.25—0.05	0.05—0.01	0.01—0.005	0.005—0.001	<0.001	
1-94-3, типичная подзолистая (стационар, ППП № 4)	A _{2h}	6—8	1.5	0.9	28	33	18	2	7	12	21
	A ₂	8—14	0.6	0.5	27	42	13	4	10	4	18
	A _{2B}	14—20	0.3	0.6	27	42	14	6	5	6	17
	A _{2B}	20—28	0.5	0.3	30	45	10	5	6	4	15
	B ₁	28—37	1.1	0.6	29	29	13	6	7	16	29
	B ₂	37—48	2.0	0.7	19	28	12	5	5	31	41
	BC	48—62	1.9	0.9	17	31	11	5	3	33	41
	BC	62—72	2.3	1.2	10	23	13	7	9	38	54
	C _k	100—110	1.9	8.3	8	23	16	3	11	39	53
	C _k	140—150	1.3	10.3	9	23	17	2	12	37	51
	A ₂	7—8	1.6	0.9	20	32	18	2	7	13	21
	A ₂	8—15	0.7	0.5	27	40	13	4	11	4	19
	A _{2B}	15—20	0.3	0.7	27	41	14	6	5	6	17
	BA ₂	20—29	0.5	0.4	30	54	10	5	6	4	15
2.2006-Б типичная подзолистая (стационар, ППП № 38)	B	29—38	1.2	0.7	29	28	13	5	13	16	30
	B	38—50	2.0	0.7	20	28	12	5	5	31	40
	BC	50—63	1.9	0.9	17	31	10	6	3	34	42
	BC	63—80	2.4	1.3	10	23	12	7	9	37	53

Таблица 10 (продолжение)

Разрез, почва	Горизонт	Глубина, см	Гигро-скопическая влага, %	Потеря от обра-ботки HCl, %	Содержание фракций, % (размер частиц, в мм)						Σ частиц <0.01 мм
					1.0—0.25	0.25—0.05	0.05—0.01	0.01—0.005	0.005—0.001	<0.001	
					8	23	15	3	11	40	
2-2002-М, иллеподзолистая мусово железистая (заповедник, ППП 2)	C _k	110—120	1.9	8.4	8	23	15	3	11	40	54
	C _k	140—150	1.3	10.4	8	23	16	2	13	37	52
	A _{2gh}	9—30	1.2	1.2	0.5	9	58	10	9	13	32
	A _{2B}	30—40	1.2	0.9	0.6	10	59	8	10	12	30
	B ₁	40—65	1.0	0.5	0.4	10	61	9	10	10	29
	B _{2g}	65—90	2.3	0.7	0.2	7	50	7	9	27	43
	BC _g	90—130	2.4	1.1	0	7	51	6	8	28	42
	C	ниже 130	2.3	1.1	0	5	54	6	7	28	41

Таблица 11

Валовой химический состав типичной подзолистой почвы (% к прокаленной почве)

Разрез	Горизонт	Глубина, см	SiO ₂	Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	P ₂ O ₅	CaO	MgO	MnO	K ₂ O	Na ₂ O	TiO ₂
ППП 4 1-94-3	A ₀	0—6	80.16	3.48	5.71	0.83	3.80	0.72	0.74	2.39	1.21	0.64
	A _{2h}	6—8	83.09	3.32	8.67	0.15	0.75	0.86	0.02	1.78	0.64	0.69
	A ₂	8—14	86.79	1.83	7.11	0.03	0.62	0.51	0.01	1.68	0.65	0.68
	A _{2B}	14—20	87.79	1.99	6.57	0.02	0.55	0.52	0.01	1.51	0.46	0.56
	A _{2B}	20—28	86.61	2.35	7.02	0.03	0.71	0.67	0.01	1.53	0.43	0.57
	B ₁	28—37	85.45	3.89	9.33	0.05	0.54	1.26	0.02	1.64	0.28	0.51
	B ₂	37—48	74.06	6.57	12.92	0.06	0.80	1.91	0.02	2.40	0.39	0.81

III 4 1-94-3	BC	48—62	75.09	6.63	11.91	0.07	0.97	1.73	0.02	2.28	0.44	0.82
	BC	62—72	71.91	7.84	13.00	0.08	1.19	1.90	0.03	2.57	0.51	0.94
	C _k	100—110	67.63	7.06	13.42	0.12	4.83	2.87	0.03	2.80	0.36	0.88
	C _k	140—150	67.09	6.64	13.24	0.12	5.87	2.92	0.03	2.81	0.41	0.87
	A ₀	0—6	50.94	1.67	2.16	12.31	12.11	2.21	2.23	0.49	0.21	0.68
	A ₂	6—18	80.51	1.72	9.57	0.08	0.80	0.46	0.04	2.13	1.28	0.67
	A ₂ B	18—30	75.38	2.75	12.10	0.04	0.58	0.86	0.04	2.09	1.46	0.70
	B ₁	30—70	73.20	4.31	15.31	0.06	1.06	1.54	0.08	2.20	1.38	0.67
	B ₂	70—100	72.85	4.89	16.12	0.07	0.98	1.38	0.09	2.43	1.30	0.70
	BC _{Ca}	100—150	74.81	5.06	14.92	0.08	1.05	1.41	0.05	2.28	1.33	0.70
III 38 2.2006-Б	A ₀	0—7	80.15	3.47	5.69	0.81	3.78	0.71	0.73	2.38	1.20	0.63
	A _{2h}	7—8	81.05	3.01	7.79	0.15	0.80	0.81	0.031	1.81	0.66	0.71
	A ₂	8—15	86.80	1.83	7.17	0.027	0.61	0.50	0.014	1.64	0.65	0.67
	A ₂ B	15—20	87.78	1.98	6.55	0.026	0.53	0.51	0.012	1.50	0.45	0.55
	BA ₂	20—29	86.62	2.34	7.01	0.027	0.71	0.65	0.012	1.51	0.42	0.56
	B	29—38	82.44	3.88	9.30	0.048	0.54	1.25	0.025	1.64	0.27	0.51
	B	38—50	74.06	6.56	12.89	0.063	0.80	1.92	0.022	2.41	0.39	0.81
	BC	50—63	75.10	6.63	11.82	0.072	0.95	1.72	0.022	2.29	0.43	0.81
	BC	63—80	71.90	7.84	13.04	0.082	1.18	1.91	0.039	2.56	0.50	0.92
	C _k	110—120	67.62	7.05	13.29	0.122	4.84	2.80	0.037	2.79	0.36	0.87
C _k	140—150	67.01	6.65	13.21	0.129	5.86	2.90	0.036	2.79	0.40	0.83	

Таблица 12

Химические свойства подзолистых почв (на абс. сух. навеску)

Разрез	Горизонт	Глубина, см	Потеря при прокаливании, %	Гигроскопическая влага, %	pH		Гидролитическая кислотность, мг-экв./100 г почвы	Гумус по Тюрину, %	Азот обший	Калий по Масловой	P ₂ O ₅ по Кирсанову	Обменные катионы				
					H ₂ O	НСl						Ca	Mg	N		
1-94-3	A ₀	0-6	51.7	5.5	5.4	4.7	21.4	—	870	124	17	59	21.9	5.6	5.6	
	A ₀ A _h	6-8	9.0	1.6	4.5	3.6	9.2	7.2	150	13	2	38	3.0	1.8	5.2	
	A ₂	8-14	2.1	0.7	4.8	3.7	4.7	1.5	40	4	1	21	0.3	0.2	1.8	
	A ₂ B	14-20	1.8	0.7	4.9	3.8	2.9	0.8	<50	4	1	19	0.4	0.3	2.4	
	A ₂ B	20-28	1.4	0.6	4.9	3.9	2.6	0.4	—	5	3	19	4.3	2.2	1.6	
	B ₁	28-37	2.6	1.2	4.9	3.9	4.1	0.6	—	10	3	27	1.3	0.7	3.6	
	B ₂	37-48	2.2	2.2	4.9	3.8	4.4	0.7	—	14	3	25	9.1	4.4	3.3	
	BC	48-62	2.7	2.3	5.0	3.8	3.6	0.3	—	15	6	19	13.6	6.2	1.5	
	BC	62-72	3.5	3.0	5.6	4.0	2.8	0.5	—	19	13	23	17.0	12.3	0.6	
	C _k	100-110	2.9	2.4	7.9	7.0	0.4	0.5	—	36	6	0.4	68.1	22.7	0.1	
	C _k	140-150	3.9	2.3	8.0	7.2	0.2	0.5	—	36	2	0.4	76.8	20.8	0.1	
	1-98-3	A ₀	0-5	72.3	11.3	4.4	3.4	113.0	—	—	151	—	10	—	1.4	20.4
		A ₀	5-6	40.9	6.0	4.0	3.0	115.0	27.3*	290	7	—	54	—	0.6	24.8
		A _{2h}	6-15	1.5	0.9	4.1	3.2	10.5	1.3	30	3	—	23	—	0.3	5.4
A ₂ B		15-25	1.8	1.4	5.1	3.9	6.4	0.8	30	4	—	17	—	0.8	2.7	
B ₁ (B ₁ A ₂)		25-40	1.5	3.8	5.5	3.7	4.4	0.4	30	10	—	9	—	3.3	0.9	

Ельник разнотравно-черничный (стационар, ППП 38), подзолистая

	B ₁	40—50	2.4	3.8	6.4	4.8	2.0	—	11	—	12	—	3.9	0.4
	B _{2к}	70—80	1.8	3.6	7.6	6.6	0.4	—	9	—	0	—	3.5	—
	C _к	110—120	1.5	3.7	7.8	6.9	0.3	—	10	—	0	—	3.4	—
<i>Ельлик разнотравно-черничный (станционар ППП 38), подзолистая</i>														
2-06-Б	A ₀	0—7	51.7	5.4	5.3	4.8	41.6	—	878	123	18	58	23.0	5.7
	A ₀ ^в	6—8	9.0	1.6	4.6	3.6	13.2	—	—	12	2	37	3.0	1.7
	A ₂	8—15	2.0	0.6	4.7	3.6	4.7	1.6	40	4	1	21	0.3	0.3
	A ₂ B	15—20	1.7	0.7	4.8	3.7	2.8	0.8	<50	4	1	18	0.4	0.3
	BA ₂	20—29	1.3	0.6	4.9	3.9	2.6	0.5	—	5	3	19	4.2	2.2
	B	29—38	2.5	1.0	4.8	3.8	4.0	0.7	—	10	3	27	1.3	0.7
	B	38—50	2.2	2.1	4.9	3.7	4.4	0.6	—	14	3	15	9.0	4.3
	BC	50—63	2.7	2.3	5.0	3.8	3.5	0.3	—	14	6	19	13.6	6.2
	BC	63—80	3.5	3.0	5.5	4.0	2.8	0.5	—	18	13	23	17	12.2
	C _к	110—120	2.8	2.3	7.8	7.0	0.4	0.5	—	34	6	0.4	67	22.7
	C _к	140—150	3.8	2.4	8.0	7.1	0.2	0.4	—	36	3	0.4	75.7	20.8

Ельлик черничный влажный (заповедник, ППП 2), глееподзолистая

2-02-М	A _{2gh}	9—30	4.4	1.2	4.2	3.7	11.9	2.6	—	5.2	13.7	58.6	0.1	0.01
	A ₂ B	30—40	3.7	1.2	4.3	3.9	8.9	1.2	—	4.1	4.5	42.0	0.1	0.03
	B ₁	40—65	2.4	1.1	4.4	3.3	8.0	1.2	—	5.3	5.5	23.9	0.3	0.15
	B _{2g}	65—90	4.4	2.5	4.5	3.4	7.1	1.0	—	14.3	7.2	11.6	7.6	3.14
	BC _g	90—130	4.3	2.7	5.0	3.9	3.8	0.9	—	19.9	18.8	15.0	10.4	3.55
	C	>130	4.2	2.9	5.2	4.1	2.7	0.7	—	16.6	18.2	14.1	8.8	3.8

Примечание. * — потеря при прокаливании, ** — K₂O и Fe²⁺ определены по Кирсанову.

фильные элементы (окислы кальция, железа, фосфора, калия и марганца) накапливаются в органогенном горизонте A_0 и в меньшей степени в контактном с минеральной частью подгоризонте A_{2h} , убывая вниз по профилю. Это указывает на наличие в почве аккумулятивного процесса, отвечающего ее трофным экологическим функциям. Разрушение алюможелезистых силикатов и относительное накопление кварца в подзолистых горизонтах A_2 и A_{2B} свидетельствуют о происходящем элювиальном процессе, отвечающем типичным условиям промывного водного режима подзолистой почвы под еловыми насаждениями. Содержание кремнезема уменьшается в тяжелых суглинках и глине нижних горизонтов, зато резко возрастает количество полуторных окислов.

Максимальная кислотность наблюдается в подподстильном горизонте (A_{2h}) — pH_{H_2O} достигает 4.0. Особенно высока гидролитическая кислотность в верхних горизонтах почвы ельника черничного, величина которой в два—пять раз превышает таковую в хвойно-лиственном насаждении (табл. 12). В нижних горизонтах pH значительно увеличивается, достигая 7—8 (pH_{H_2O}), за счет увеличения валового содержания CaO (с 0.8 % на 40 см до 5 % на глубине 120 см).

Характерной особенностью почвы хвойно-лиственного насаждения является образование под подстилкой на контакте с минеральной частью упомянутого маломощного горизонта A_{2h} , носящего аккумулятивные признаки в виде высокого содержания гумуса (до 7 %), обменных оснований и калия. Гумус представлен слабогумифицированными продуктами разложения растительных остатков, а также водорастворимым гумусом, поступающим из подстилки. Подзолистый горизонт хотя и имеет темно-серые пятна, содержание в нем гумуса падает до 1.0—1.5 %, здесь мало обменных оснований, а питательные элементы выщелочены. Наличие темных пятен, вероятно, связано с наличием углистых остатков.

Групповой и фракционный состав гумуса (табл. 13) показывает высокую степень подвижности ГВ и их фульвокислотный характер (Забоева, 2001). Отношение ГК к ФК в горизонте A_{2h} достигает 0.8 при содержании общего углерода в них около 4 %. В подзолистом горизонте это соотношение равно 0.1—0.3. В фракционном составе ГК и ФК преобладают легкорастворимые фракции. Закрепление ГК в профиле происходит в форме соединений с полуторными окислами. Передвижение ОВ по профилю происходит в основном за счет водорастворимых форм (фракция Ia, частично I). Состав гумуса ельника черничного ана-

Таблица 13
Групповой и фракционный состав гумуса в типичных подзолистых почвах, % к общему С
(по Тюрину-Пономаревой)*

Горизонт	Глубина, см	С в исходной почве, %	ГК						ФК				Сумма выделенных фракций	Нерастворимый остаток	С _{ГК} С _{ФК}	
			I		II		III		Ia	I	II	III				сумма
			I	II	III	сумма										
<i>Хвойно-лиственное насаждение, разрез 1-95-3</i>																
A ₀ A _h	7-8	4.09	11.5	1.7	5.1	18.3	4.4	14.2	0	3.7	22.3	40.6	59.4	0.8		
A ₂	8-18	0.92	5.4	0	1.3	6.7	6.8	9.1	5.9	47.7	69.5	76.2	23.8	0.1		
A ₂ B	18-30	0.65	1.1	0	0	1.1	2.8	16.6	0	0.9	20.3	21.4	78.6	0.1		
<i>Ельник черничный, разрез 1-98-3</i>																
A' ₀	5-6	15.63	18.0	0	7.6	25.6	2.1	13.3	7.2	7.8	30.4	56.0	44.0	0.8		
A ₂	6-15	0.76	8.5	0	0	8.5	13.3	5.5	10.0	1.8	30.6	39.1	60.9	0.3		
A ₂ B	15-25	0.46	0.5	0	0	0.5	12.1	6.0	0	0	18.1	18.6	81.4	0.03		

Примечание. * По: И. В. Забоевой (2001).

Таблица 14

**Содержание микроэлементов (подвижные формы в 1н НСІ)
в подзолистых почвах, мг/кг на абс. сухую почву
(Забоева, 2001)**

Горизонт	Глубина, см	Cu	Zn	Mn	Co	Cd	Ni	Pb
A ₀	0—7	2.22	36.00	1307.89	1.60	0.117	4.41	3.57
A _{2h}	7—8	2.08	11.41	680.00	1.89	0.050	2.32	3.75
A ₂	8—18	1.70	3.64	210.83	0.84	0.023	1.53	3.18
A ₂ B	18—30	3.26	7.84	149.17	1.82	0.019	1.39	3.72
B ₁	30—42	3.60	9.44	155.00	1.32	0.049	2.03	3.07
B ₂	42—54	3.60	9.34	114.17	1.13	0.102	1.65	2.45
BC	60—80	2.88	12.99	238.33	1.45	0.060	1.20	2.46
C _{Ca}	90—100	2.32	11.81	267.76	1.68	0.087	0.88	3.12

логичен составу ГВ почвы хвойно-лиственного насаждения. Отличие состоит в отсутствии горизонта A₂A_h, названного И. В. Забоевой «остаточным иллювиально-аккумулятивным гумусовым», являющегося следствием подсечного периода жизни почвы.

Общим характерным свойством рассматриваемых подзолистых почв стационара является повышенное содержание в верхних горизонтах оксидов железа, что связано с сезонным оглеением вследствие водоупора тяжелосуглинистой подстилающей породой. Двучленность профиля почвы по гранулометрическому составу — подстиление верхних супесчаных горизонтов тяжелыми суглинками не является препятствием для элювиальных процессов, по профилю наблюдается вынос всех водорастворимых соединений. Это видно также по содержанию форм микроэлементов (табл. 14). Происходит биогенная аккумуляция их в подстилке и нисходящая миграция по всему профилю почвы. С глубины 80—90 см в горизонтах B₂C и C появляются карбонаты в виде мелких включений известьсодержащих пород. В этих горизонтах реакция среды от нейтральной до слабощелочной, резко возрастает содержание подвижных форм Ca, Mg, K. Однако отсутствуют признаки влияния карбонатов на внутрпочвенные процессы, нет восходящей миграции карбонатсодержащих соединений в вышележащие горизонты.

Анализ группового и фракционного состава гумуса (табл. 13) выявил высокую степень подвижности гумусовых соединений и их фульвокислотный характер. Отношение гуминовых кислот к фульвокислотам составляет в горизонте O_h 0.8 при содержании общего углерода в них 4 и 15.63 %. В подзолистом горизонте это

отношение равно 0.1—0.3. В фракционном составе гуминовых и фульвокислот преобладают легкорастворимые фракции, закрепление гумусовых кислот в профиле, а также их миграция происходит в основном в форме соединений с полуторными окислами. Вместе с тем передвижение органических соединений по профилю возможно и в водорастворимой форме (фр. Ia, частично I). Отсутствуют гуминовые кислоты, связанные кальцием (фр. II). В составе фульвокислот с полуторными окислами (Забоева, 2001).

Почвообразующие породы глееподзолистой иллювиально-гумусово-железистой почвы заповедника представлены пылеватыми безвалунными моренными суглинками (табл. 10). С поверхности расположены супеси крупнопылеватые мощностью 25—30 см, которые достаточно четко через слой легкого суглинка переходят в тяжелый суглинок.

Ненасыщенные гумусовые соединения накапливаются в A_{2gh} и B_1 (табл. 12). Они имеют максимальные гидролитическую (до 13 мг-экв / 100 г почвы) и обменную (до 6 мг-экв / 100 г почвы) кислотности, обусловленные обменным водородом и подвижным алюминием. Содержание железа не всегда коррелирует с содержанием иллювирированного гумуса и сильно варьирует в пределах одного горизонта ($v = 30—50 \%$). Максимальное среднее его количество приурочено к верхним горизонтам. В горизонте B_2 его содержание сначала падает, вновь повышаясь к низу с 70 см в горизонтах BC и C, из диффузного распределения переходя к зернистому, с формированием довольно крупных железистых ортштейнов. Содержание двух биофильных элементов — калия и фосфора — проявляет близкую тенденцию распределения по почвенному профилю: количество их уменьшается в переходном горизонте A_2B и постепенно увеличивается в горизонте BC. Такие особенности миграции и закрепления ГВ и химических соединений, в подзолистой почве ельника заповедника, видимо, связаны с несколько повышенным увлажнением в исследуемой почве, развивающейся вблизи с горными ландшафтами, где сумма годовых осадков (800 мм) выше, чем на равнинной территории (табл. 5).

3. 2. Водно-физические свойства

Среднетаежная подзона тайги относится к области достаточного увлажнения. Типичные подзолистые почвы развиваются в условиях промывного водного режима и подвержены значитель-

Таблица 15

Водно-физические свойства типичной подзолистой почвы, ППП № 4
(по: И. В. Забоева 2001 г.)

Горизонт	Глубина, см	УВ, г/см ³	ОВ, г/см ³	ε _а , %	Доля от объема почвы, %			Запас влаги (мм) при влажности, соответствующей	
					ПВ	ПВ	диапазон НВ	ПВ	НВ
Типичная подзолистая									
A ₀	0—5	1.70	0.05	97	97.1	13.9	13.6—14.3	48.5	7.0
A _{2h}	5—10	2.58	0.72	70	72.1	21.0	20.4—21.5	36.1	10.5
A ₂	10—20	2.67	1.37	49	48.7	27.4	26.7—28.1	48.7	27.4
A ₂ B	20—30	2.70	1.53	43	43.3	34.0	33.1—32.7	43.3	34.0
B ₁	40—50	2.74	1.61	41	41.2	32.8	32.0—33.7	41.2	32.8
B ₂	70—80	2.76	1.57	50	43.1	32.8	32.0—33.6	43.1	32.8
BC _{Ca}	110—120	2.79	1.68	40	39.8	32.9	32.1—34.6	39.8	32.9
C _{Ca}	140—150	2.79	1.67	40	40.1	30.6	29.8—31.3	40.1	30.6
Сильноподзолистая									
A ₀	0—6	1.65	0.04	98.0	96.1	11.5	—	—	—
A ₂	6—15	2.64	0.78	68.1	50.1	25.5	—	—	—
A ₂ B	15—30	2.74	1.40	48.0	42.0	28.0	—	—	—
B	30—80	2.71	1.55	43.0	44.1	32.1	—	—	—
B ₂	80—100	2.70	1.61	39.8	40.3	36.9	—	—	—
BC	100—150	2.64	1.66	38.6	42.1	37.0	—	—	—

ной его сезонной динамике. Влагонакопление в них происходит обычно в период весеннего и осеннего промачивания почвенной толщи атмосферными осадками (Забоева, 1975; Кононенко, 1986; Бобкова, 1987; Водорегулирующая роль ..., 1990, и др.). Ранее было отмечено (Забоева, 2001), что водный режим исследуемой типичной подзолистой почвы еловых сообществ стационара проявляет достаточно благоприятное обеспечение биоценозов влагой в течение большей части вегетационного периода. Максимальная влагозарядка имеет место весной за счет зимних осадков. В последующее летне-осеннее время влагообеспеченность растений зависит от количества выпадающих осадков.

Водно-физические свойства рассматриваемых подзолистых почв (табл. 15) определяются неоднородностью почвообразующих пород. Вследствие более легкого гранулометрического со-

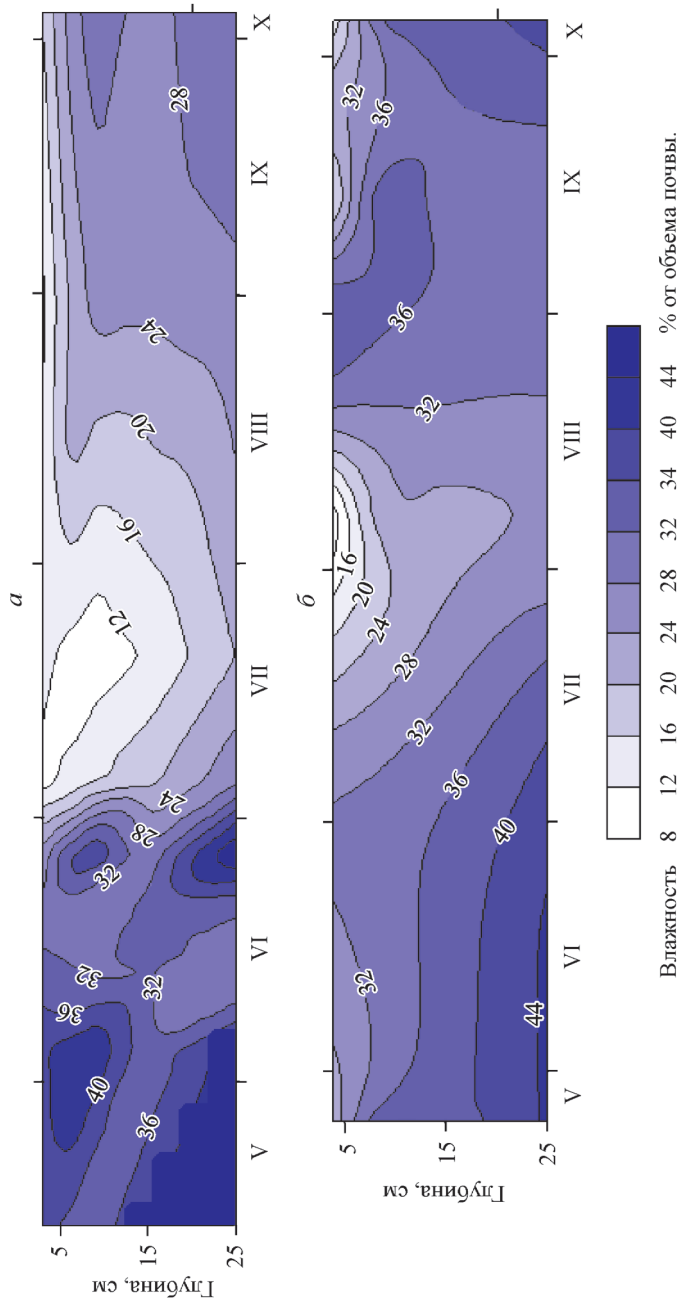


Рис. 16. Динамика влажности типичной подзолистой почвы.

a — 2002 г., *б* — 2003 г.

става верхние горизонты обладают большей пористостью аэрации (ϵ_a). Ниже (40 см и глубже) располагаются более плотные горизонты средних и тяжелых суглинков. В связи с этим запасы влаги при полной влагоемкости (ПВ) максимальны в верхнем 50-сантиметровом слое и снижаются вниз по профилю.

Наблюдения за динамикой влажности верхнего 30-сантиметрового слоя типичной подзолистой почвы нами проводились в теплый период года. Выбор глубины проведен с учетом того, что влажность почвы в этом слое является наиболее изменчивой. Здесь располагается основная масса корней, и максимально проявляются биологические процессы. В нижележащих горизонтах, как было отмечено выше, изменение влажности незначительно. Она довольно благоприятна для развития растений.

Годы наблюдений по количеству осадков в теплый период имели некоторые отклонения от нормы. За оба сезона наблюдался недобор осадков, с тем отличием, что в 2003 г. он был менее существенный — 13 %, чем в 2002 г. — 21 % (раздел 2. 1). Линейная экстраполяция результатов исследования динамики влажности подзолистой почвы представлена на рис. 16. В первой половине лета оба сезона в верхних горизонтах сохраняются остаточные весенние послемерзлотные влагозапасы в доступной форме от ПВ до НВ. Влажность подстилки в течение вегетационных периодов изменялась от 50 до 450 % от массы. В 2002 г. дополнительный вклад внесли обильные осадки: только в мае выпало 69 мм осадков или 144 % месячной нормы, что отразилось на повышении и относительно долгом сохранении уровня высокой влажности почвы. Влажность верхних слоев была выше НВ. В июле на фоне высоких температур, когда идет активное потребление влаги лесной растительностью, наблюдалось иссушение почвы в верхних слоях почвенного профиля. Запасы влаги опустились ниже НВ, и слой слабого иссушения в подзолистом и иллювиальном горизонтах сохранялся в течение одной-двух недель, продолжительней в 2002 г.

Таким образом, проведенные исследования влажности верхнего слоя типичной подзолистой почвы показали ее значительную пространственно-временную динамичность. При достаточно хорошем обеспечении хвойно-лиственного и елового насаждений влагой в летний период, в весенний и позднеосенний периоды почва содержала избыточный запас продуктивной влаги.

3. 3. Температурный режим

В одних и тех же климатических условиях термический режим почв обуславливается их типом, механическим составом и физическими свойствами (Димо, 1972; Продуктивность .., 1975; Галенко, 1979). Существенное влияние на температуру почвы оказывает лесной полог, ограничивающий доступ солнечной радиации и нивелирующий температурный режим воздуха. Особенности состава и строения древесного яруса, подлеска, напочвенного покрова, структуры и мощности подстилки также обуславливают различия в прогревании почв (Галенко, 1983). Известно, что почвы под еловыми лесами обычно всегда холоднее, чем под сосняками и мелколиственными лесами, что связано с более поздним сходом снега и оттаиванием почвы (Чертовской, 1978).

По температурному режиму исследуемые подзолистые почвы ельников относятся к типу холодных сезоннопромерзающих (Забоева, 2001). Наблюдения за динамикой температуры почвы в хвойно-лиственном и еловом насаждении стационара проводились А. И. Патовым в течение вегетационных периодов с мая по сентябрь в 1995—1998 гг. Выявлено, что почвы характеризуются небольшими тепловыми ресурсами. До температуры, приводящей к началу роста корней (3—4 °С, по: К. С. Бобковой, 1987) органогенный горизонт прогревается лишь в конце мая и начале июня, а на глубине 20 см — в середине июня.

Нами в 2002—2003 гг. были продолжены наблюдения за температурой верхнего метрового слоя почв. На рис. 17 графически представлен ход температуры почвы в корнеобитаемом слое 0—(15) 20 см. Как показали результаты, суточная динамика температуры почвы определяется дневным ходом Солнца над горизонтом. В период вегетации растительности на поверхности почвы максимальные температуры отмечены в 11—13 ч, минимальные — в 3—5 ч. С глубиной время наступления экстремальных температур запаздывает.

В исследуемых почвах, как и в других почвах зеленомошных типов леса подзоны средней тайги, вследствие малой теплопроводимости мохового покрова и подстилки, уже на 5-сантиметровой глубине разница между дневной и ночной температурами составляет лишь 1—2 °С, а в период максимальных значений температуры (июль) в слое 10—20 см она равна 0.3—1.2 °С. Затухание амплитуды суточного колебания температуры почвы в течение вегетационного периода происходит на глубине 30 см.

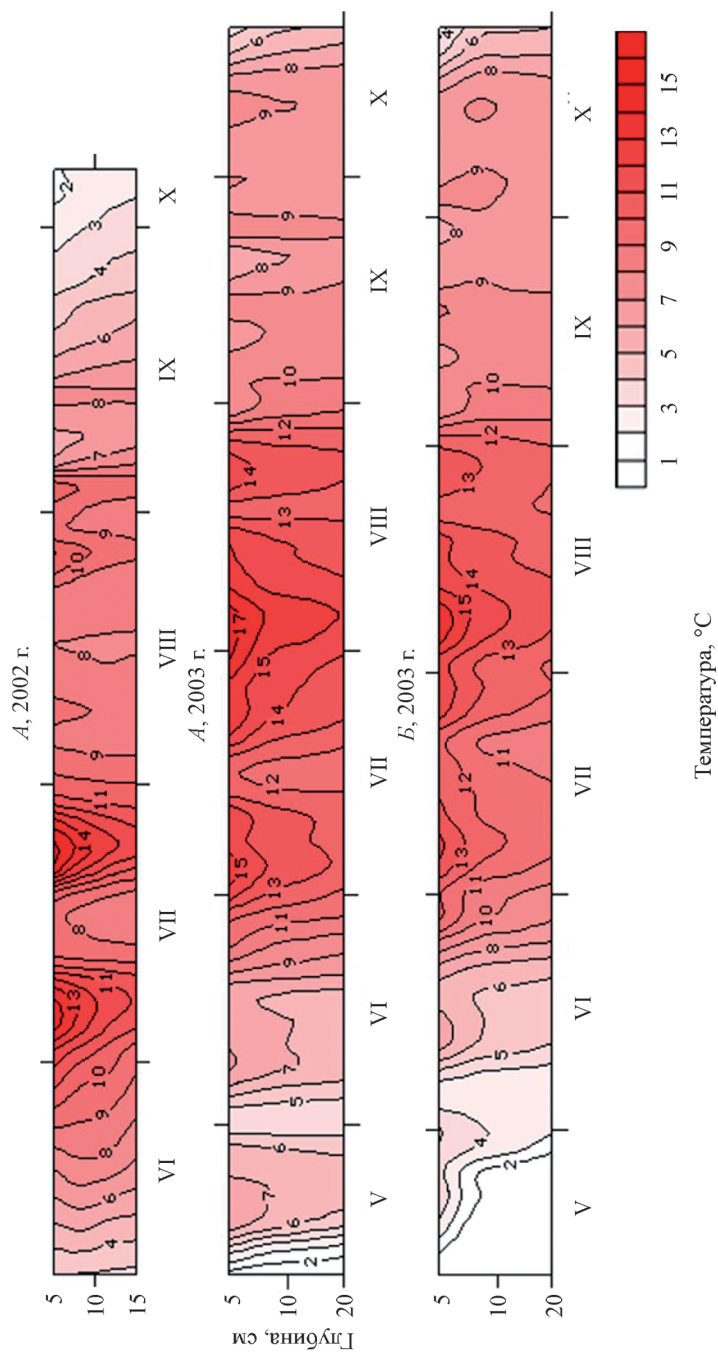


Рис. 17. Термоизошлеты типичной подзолистой почвы:

A — хвойно-лиственный, *B* — еловое насаждение, среднесуточная температура, °С.

В 2002 г. верхние горизонты почвы прогрелись до 5 °С и выше только в начале июня (рис. 17), тогда как в 2003 г. почва прогрелась до эффективных температур уже в середине мая. Обращает на себя внимание и скорость прогревания почвы в разные сезоны: медленное устойчивое прогревание в 2002 г. и быстрое в 2003 г. с последующей однодекадной потерей тепла, вызванной похолоданием в начале июня.

В 2002 г. в последней пятидневке июня верхний слой почвы прогрелся до биологически активных температур (10 °С и более), в более теплом 2003 г. — на неделю раньше. На этом уровне запасы тепла в корнеобитаемом слое держались почти 2,5 мес в 2002 г. — до первой декады сентября, в 2003 г. — почти 3 мес — до середины сентября. Периодические прогревы до 10 °С и выше отмечались также в конце сентября и начале необычно теплого октября. Максимальная глубина проникновения температуры более 10° С равнялась 40 см в 2002 г. и глубже 60 см в 2003 г. Прогревание нижележащих горизонтов происходило медленно. На глубине 50—60 см почва за вегетационные периоды прогревалась максимально в августе до 7—8 °С в 2002 г., до 12 °С в более теплый 2003 г. Во второй половине сентября 2002 г. происходила довольно быстрая потеря тепла почвой. В подстилке и подзолистом горизонте температура соответствовала 4—6 °С. В октябре 2003 г., благодаря теплой погоде, активная температура сравнительно дольше удерживалась в почве.

При сравнении хода температуры двух почв исследуемых насаждений, непрерывные данные для которых были получены в течение сезона 2003 г., оказалось, что почва ельника разно-травно-черничного прогревается медленнее и в меньшей степени, чем почва хвойно-лиственного насаждения. Это, вероятно, связано с особенностями состава и строения древостоя, большей мощностью подстилки, степенью увлажненности и с более поздним сходом снега в ельнике. По этой причине возникает относительная инертность отдачи тепла почвой ельника черничного. В целом обращает на себя внимание синхронность в динамике температуры почвы обоих насаждений.

Характеристики теплового режима почв подзолистых еловых сообществ подзоны средней тайги приведены ранее в работах А. В. Кононенко (Продуктивность ..., 1975), В. Г. Чертовского (1978), Э. П. Галенко (1979); К. С. Бобковой (1987) и И. В. Забоевой (2001). Отмечено, что подзолистые почвы ельников средней тайги характеризуются небольшими тепловыми ресур-

сами. До температуры 3—5 °С, когда начинается рост корней, органогенный горизонт прогревается лишь в конце мая начале июня, а на глубине 20 см — в первой — второй декадах июня. Прогревание ризосферы почвы до 8 °С (активный рост корней) наблюдается во второй половине июня и в начале июля. Глубина прогрева до 10 °С и выше отмечается до 60 см.

Глава 4

ЗАПАСЫ И ПОТОКИ УГЛЕРОДА В ЕЛЬНИКАХ НА ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВАХ

4. 1. Продуктивность ельников

Углерод фитомассы древостоя. Продуктивность лесных насаждений является основной характеристикой процессов их развития и оценки углерододепонирующей емкости лесных экосистем. Как было упомянуто в гл. 2, фитомасса и чистая продукция (NPP) определяются регрессивным методом, т. е. рассчитываются по уравнению зависимости каждой фракции органической массы от диаметра ствола, а затем на основе данных перечета деревьев по ступеням толщины рассчитываются фитомасса и продукция на пробной площади и га (Уткин, 1975; Усольцев, 2007).

В табл. 16 приведены данные уравнений для оценки фитомассы ели, пихты, кедра, сосны отдельно для ельников разно-травно-черничного и черничного влажного. Регрессионные уравнения взаимосвязи массы отдельных компонентов фитомассы от диаметра ствола в хвойно-лиственном насаждений приведены нами ранее (Биопродукционный процесс ..., 2001). Результаты определения фитомассы древесного яруса по данным модельных деревьев и регрессионных уравнений и по материалам инструментальной таксации древостоев исследуемых ельников приведены в табл. 17. Так, в спелом сложном по составу древостое хвойно-лиственного насаждения черничного (ППП4) на типичных подзолистых суглинистых почвах фитомасса живых органов древостоя в целом составляет $232.55 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ или $105.37 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Следует отметить, что запасы органической массы древостоя по сравнению с 1986 г. в 2006 г. увеличились на 42.19 т (Бобкова, 2001). К 2006 г. изменилось и соотношение

Таблица 16
Уравнение зависимости фитомассы деревьев от диаметра ствола в ельниках (абсолютно сухое вещество, кг)

Древесная порода	Фракция фитомассы	Вид уравнения	Коэффициенты		Корреляционное отношение (R ²)	Погрешность уравнения	
			a	b		абсолютная	относительная
Разнотравно-черничный (ППП 38)							
Ель	Ствол	ax ^b	0.041	2.577	0.971	10.0	0.12
	Кора стволовая	ax ^b	0.015	2.189	0.915	1.9	0.15
	Ветви живые	ax ^b	0.097	1.653	0.957	1.40	0.31
	Ветви сухие	ax ^b	0.001	2.786	0.731	5.0	0.28
	Хвоя	ax ^b	0.113	1.628	0.926	2.40	0.23
	Корни	a+bx	-13.266	2.908	0.964	4.24	0.10
Сосна	Ствол	ax ^b	0.094	2.357	0.949	30.95	0.18
	Кора стволовая	ax ^b	0.007	2.246	0.935	2.63	0.22
	Ветви живые	ax ^b	0.006	2.528	0.919	3.30	0.25
	Ветви сухие	ax ^b	0.001	2.659	0.903	1.48	0.15
	Хвоя	ax ^b	0.018	1.916	0.820	2.30	0.30
	Корни	a+bx	-19.864	2.000	0.962	5.25	0.27
Береза	Ствол	ax ^b	0.051	2.486	0.901	14.86	0.34
	Кора стволовая	ax ^b	0.023	2.08	0.896	16.43	0.25
	Ветви живые	ax ^b	0.007	2.544	0.938	0.44	0.15
	Ветви сухие	ax ^b	0.007	0.360	0.965	0.70	0.32
	Листья	ax ^b	0.001	2.326	0.867	0.52	0.34

Черничный влажный (ППП 2)

Ель	Ствол	ах ^b	0.048	2.499	0.968	7.28	0.09
	Кора стволовая	ах ^b	0.015	2.187	0.957	1.26	0.15
	Ветви живые	ах ^b	0.034	2.060	0.944	2.60	0.27
	Ветви сухие	ах ^b	0.001	2.674	0.848	3.18	0.12
Кедр	Хвоя	ах ^b	0.124	1.589	0.972	1.22	0.13
	Ствол	ах ^b	0.051	2.518	0.971	28.49	0.23
	Кора стволовая	ах ^b	0.026	1.927	0.963	1.44	0.13
	Ветви живые	ах ^b	0.008	2.592	0.934	8.48	0.20
Пихта	Ветви сухие	ах ^b	0.001	2.666	0.810	3.84	0.18
	Хвоя	ах ^b	0.050	1.771	0.931	3.0	0.19
	Ствол	ах ^b	0.071	2.310	0.261	3.00	0.09
	Кора стволовая	ах ^b	0.018	2.231	0.963	1.18	0.11
	Ветви живые	ах ^b	0.017	2.304	0.903	3.16	0.23
	Ветви сухие	ах ^b	0.010	1.974	0.914	3.01	0.18
	Хвоя	ах ^b	0.100	1.602	0.900	2.19	0.28

Таблица 17
Фитомасса (в числителе) и углерод (в знаменателе) в растущих органах растений еловых фитоценозов
(абсолютно сухое вещество, т·га⁻¹)

Тип леса	Порода	Хвоя	Ветви живые	Ствол		Надземная часть	Пни и корни	Итого
				древесина	кора			
Хвойно- лиственный чернич- ный	Ель	$\frac{5.69}{2.63}$	$\frac{5.61}{2.74}$	$\frac{36.96}{17.55}$	$\frac{3.86}{1.92}$	$\frac{52.12}{24.84}$	$\frac{14.30}{4.91}$	$\frac{66.42}{29.75}$
	Сосна	$\frac{1.65}{0.77}$	$\frac{4.42}{2.09}$	$\frac{39.17}{18.76}$	$\frac{2.00}{0.98}$	$\frac{47.24}{22.6}$	$\frac{9.74}{4.82}$	$\frac{56.98}{27.42}$
	Пихта	$\frac{0.09}{0.04}$	$\frac{0.08}{0.04}$	$\frac{0.41}{0.19}$	$\frac{0.05}{0.02}$	$\frac{0.63}{0.29}$	$\frac{0.16}{0.08}$	$\frac{0.79}{0.37}$
	Береза	$\frac{0.43}{0.20}$	$\frac{1.25}{0.58}$	$\frac{8.19}{3.68}$	$\frac{1.44}{1.24}$	$\frac{11.31}{5.7}$	$\frac{2.94}{1.37}$	$\frac{14.25}{7.07}$
	Осина	$\frac{3.60}{1.61}$	$\frac{10.72}{4.79}$	$\frac{55.98}{23.37}$	$\frac{5.51}{2.46}$	$\frac{75.81}{32.23}$	$\frac{18.30}{8.53}$	$\frac{94.11}{40.76}$
	Всего	$\frac{11.46}{5.25}$	$\frac{22.08}{10.24}$	$\frac{140.71}{63.55}$	$\frac{12.86}{6.62}$	$\frac{187.11}{85.66}$	$\frac{45.44}{19.71}$	$\frac{232.55}{105.37}$
Разнотравно- черничный	Ель	$\frac{9.78}{4.51}$	$\frac{9.77}{4.77}$	$\frac{81.06}{38.50}$	$\frac{7.69}{3.83}$	$\frac{108.3}{51.61}$	$\frac{31.38}{15.16}$	$\frac{139.68}{66.77}$
	Сосна	$\frac{0.18}{0.08}$	$\frac{0.52}{0.25}$	$\frac{4.51}{2.16}$	$\frac{0.23}{0.11}$	$\frac{5.44}{2.6}$	$\frac{1.12}{0.55}$	$\frac{6.56}{3.15}$
	Пихта	$\frac{0.44}{0.20}$	$\frac{0.44}{0.22}$	$\frac{3.12}{1.48}$	$\frac{0.32}{0.16}$	$\frac{4.32}{2.06}$	$\frac{1.21}{0.58}$	$\frac{5.53}{2.64}$

Береза	0.27	3.31	22.87	3.38	29.83	4.93	34.76
	0.12	1.62	10.74	1.70	14.18	2.30	16.48
Осина	0.02	0.2	1.40	0.20	1.82	0.28	2.10
	0.01	0.1	0.66	0.1	0.87	0.13	1.00
Всего	<u>10.69</u>	<u>14.24</u>	<u>112.96</u>	<u>11.82</u>	<u>149.71</u>	<u>38.92</u>	<u>188.63</u>
	4.93	5.91	53.54	5.91	71.32	18.72	90.04
Ель	7.18	7.17	60.47	5.68	80.50	23.41	103.91
	3.31	3.50	28.72	2.83	38.36	11.31	49.67
Кедр	2.05	8.13	64.19	3.03	77.40	15.47	92.87
	0.95	3.84	30.74	1.47	37.00	7.65	44.65
Пихта	1.87	1.85	12.12	1.27	17.11	4.69	21.80
	0.86	0.90	5.76	0.63	8.15	2.27	10.42
Береза	0.16	1.93	13.28	1.92	17.29	2.86	20.15
	0.08	0.89	6.24	0.97	8.18	1.33	9.51
Всего	<u>11.26</u>	<u>19.08</u>	<u>150.06</u>	<u>11.9</u>	<u>192.3</u>	<u>46.43</u>	<u>238.73</u>
	5.20	9.13	71.45	5.90	91.69	22.56	114.25

Черничный
влажный

участия отдельных видов древесных растений в формировании органической массы. Масса осины, образующей верхний полог, равна $94.11 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, ели и сосны, находящихся также в основном пологе древостоя, составляют 66.42 и $56.98 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ соответственно. Запасы органической массы березы незначительны ($14.25 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$), а пихты, единично распространенной по площади, равны всего лишь $0.79 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Соотношение компонентов, формирующих фитомассу в данном древостое, следующее. На долю стволовой древесины приходится 60.5% , ветвей — 9.5 , хвои (листьев) — 4.9 , стволовой коры — 5.5 , корней — 19.5% от общей массы живых органов.

Перестойный древостой разнотравно-черничного ельника (ППП 38), развивающийся на таких же почвах, что и хвойно-лиственный, формирует фитомассу растущих органов $188.63 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ или $90.0 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Почти всю массу органического вещества образуют ель ($139.68 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$) и береза ($34.76 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$).

В данном древостое распределение фитомассы и углерода по компонентам следующее: стволовая древесина занимает 59.9% , ветви — 7.5 , хвоя (листья) — 5.7 , стволовая кора — 6.2 , корни — 20.7% от общей массы древостоя.

В растущих органах деревьев сложного по составу древостоя коренного ельника черничного влажного (ППП2) аккумулируется $238.73 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ органической массы или $114.25 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. В рассматриваемом древостое основную фитомассу формируют ель 103.91 и кедр $92.87 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ или 49.67 и $44.65 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ соответственно. Небольшое количество фитомассы образуют пихта и береза — 21.8 и $20.15 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ соответственно. Распределение органической массы и углерода по компонентам следующее: стволовая древесина занимает 62.9% , ветви — 8.0 , хвоя (листья) — 4.7 , кора стволовая — 5.0 , корни — 19.4 от общих запасов.

Углерод фитодетрита. В фитоценозах исследуемых лесных экосистем в категорию фитодетрит включены сухостойные деревья, отмершие, но прикрепленные к стволу растущих деревьев сухие ветви и корни, а также древесина валежа и остолопа. Как было показано в гл. 2, количество сухостойных деревьев в хвойно-лиственном насаждении составляет $113 \text{ экз} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельнике разнотравном черничном — 200 , в ельнике черничном — $90 \text{ экз} \cdot \text{га}^{-1}$, число деревьев валежа разной стадии гниения древесины равно 367 , 166 и $200 \text{ экз} \cdot \text{га}^{-1}$ соответственно. Довольно много древесины сосредоточено в остолопе в основном 3-й стадии гниения. Общие запасы органической массы детрита цено-

зов значительны 7.3—12 % от общей фитомассы. В листвен-но-хвойном насаждении они составляют $20.87 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ или $8.78 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельнике разнотравно-черничном — $26.0 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ или $10.44 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, ельнике черничном — $36.73 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ или $14.38 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (табл. 18). Большая часть древесины дебриса приходится на стволовую древесину сухостойных деревьев и валежа. Сухостой и валеж в хвойно-лиственных насаждениях представлены елью и сосной, в ельнике разнотравно-черничном — елью, в ельнике черничном — елью и пихтой.

Углерод фитомассы подлеска и подрост. В спелом хвойно-лиственном фитоценозе подлесок из единичных экземпляров ивы, шиповника, рябины и можжевельника образует фитомассу $1029 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельнике разнотравном эти же виды древесных растений накапливают $846 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ фитомассы или 504 и $415 \text{ кг} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ соответственно. В перестойном ельнике черничном, влажном в подлеске стелющаяся форма пихты и рябина формируют $1130 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ фитомассы или $554 \text{ кг} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$.

Растущий подрост в количестве $9461 \text{ экз} \cdot \text{га}^{-1}$ и состава 99Е1Пх хвойно-лиственного фитоценоза концентрирует фитомассу $1134 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ или $544 \text{ кг} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. В ельнике разнотравно-черничном растения подроста $6206 \text{ экз} \cdot \text{га}^{-1}$ и составом 77Е23Пх+Б образуют $560 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ фитомассы или $270 \text{ кг} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. В перестойном коренном ельнике в древесных растениях подроста $4110 \text{ экз} \cdot \text{га}^{-1}$, имеющего состав 48Е47ПХ2К3Б, сосредоточено $499 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ массы или $240 \text{ кг} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$.

Углерод массы растений напочвенного покрова. Видовое разнообразие растений напочвенного покрова исследуемых ельников невысокое 13—21 вид (гл. 2). Ранее (Сукачев, 1934; Факторы ..., 1983; Коренные ..., 2006) отмечено, что ель как эдификатор оказывает сильное влияние на состав флоры и структурную организацию популяций кустарничков, трав и мхов. Ведущую роль в регулировании видового состава, строения и продуктивности травяно-кустарничкового яруса играют водно-воздушный и питательный режимы почвы. В таежной зоне важное значение имеет жесткость конкуренции между растениями, в частности, за усвояемые формы азота. Ограничивающее влияние на развитие травянистой растительности еловых лесов оказывает и очень кислая почва среды. По данным В. А. Алексеева (1975), Э. П. Галенко, (1983, 2010), в условиях средней тайги под пологом спелых ельников черничных типов фотосинтетическая активная радиация в пасмурную погоду составляет 12—20 % от интегральной. В исследуемом нами смешанном лиственно-хвой-

Таблица 18
Масса (в числителе) и углерод (в знаменателе) дестрита древесной растительности слесовых фитосенозов
(абсолютно сухое вещество, т · га⁻¹)

Тип леса	Порода	Сухостой				Итого	Валеж		Остолоп	Всего
		ствол	кора	ветви*)	корни		ствол	корень		
Хвойно- лиственный черничный	Ель	<u>3.85</u>	<u>0.26</u>	<u>2.17</u>	<u>0.87</u>	<u>7.15</u>	<u>2.6</u>	<u>0.39</u>	<u>0.12</u>	<u>10.26</u>
		<u>1.83</u>	<u>0.13</u>	<u>1.06</u>	<u>0.42</u>	<u>3.44</u>	<u>0.78</u>	<u>0.11</u>	<u>0.03</u>	<u>4.36</u>
	Сосна	<u>3.51</u>	<u>0.14</u>	<u>1.49</u>	<u>0.56</u>	<u>5.98</u>	<u>0.28</u>	<u>0.05</u>	—	<u>6.29</u>
		<u>1.68</u>	<u>0.07</u>	<u>0.70</u>	<u>0.28</u>	<u>2.86</u>	<u>0.06</u>	<u>0.02</u>	—	<u>2.94</u>
	Пихта	—	—	<u>0.02</u>	—	<u>0.02</u>	—	—	—	<u>0.02</u>
			<u>0.01</u>	—	<u>0.01</u>	—	—	—	<u>0.01</u>	
Береза		<u>0.08</u>	—	<u>0.05</u>	<u>0.0</u>	<u>0.15</u>	<u>2.17</u>	<u>0.32</u>	<u>0.93</u>	<u>3.56</u>
		<u>0.04</u>	—	<u>0.02</u>	<u>0.01</u>	<u>0.07</u>	<u>0.65</u>	<u>0.11</u>	<u>0.31</u>	<u>1.14</u>
	Осина	—	—	<u>0.74</u>	—	<u>0.74</u>	—	—	—	<u>0.74</u>
Всего		<u>7.44</u>	<u>0.4</u>	<u>4.47</u>	<u>1.73</u>	<u>14.04</u>	<u>5.05</u>	<u>0.79</u>	<u>1.05</u>	<u>20.85</u>
		<u>3.55</u>	<u>0.20</u>	<u>2.13</u>	<u>0.85</u>	<u>6.71</u>	<u>1.49</u>	<u>0.24</u>	<u>0.34</u>	<u>8.78</u>
Разнотравно- черничный	Ель	<u>6.72</u>	<u>0.56</u>	<u>4.61</u>	<u>2.6</u>	<u>14.49</u>	<u>5.9</u>	<u>1.11</u>	<u>0.94</u>	<u>22.44</u>
		<u>3.19</u>	<u>0.28</u>	<u>2.25</u>	<u>1.26</u>	<u>6.98</u>	<u>1.70</u>	<u>0.30</u>	<u>0.27</u>	<u>9.25</u>
	Сосна	<u>0.10</u>	<u>0.01</u>	<u>0.03</u>	<u>0.03</u>	<u>0.14</u>	—	—	—	<u>0.17</u>
		<u>0.05</u>	<u>0.01</u>	<u>0.01</u>	<u>0.02</u>	<u>0.08</u>	—	—	—	<u>0.08</u>
	Пихта	<u>0.07</u>	<u>0.01</u>	<u>0.17</u>	<u>0.03</u>	<u>0.28</u>	—	—	<u>0.62</u>	<u>0.90</u>
	<u>0.03</u>	<u>0.01</u>	<u>0.08</u>	<u>0.01</u>	<u>0.13</u>	—	—	<u>0.18</u>	<u>0.31</u>	

Черничный влажный	Береза	0.04	0.01	0.01	0.07	0.9	0.2	0.72	1.89
	Всего	0.02	0.01	0.01	0.03	0.20	0.06	0.21	0.50
Черничный влажный	Ель	6.93	1.18	4.83	15.61	6.8	1.31	2.28	26.00
	Всего	3.29	0.60	2.35	7.52	1.9	0.36	0.66	10.44
Черничный влажный	Ель	2.22	0.14	3.46	6.78	12.02	2.00	2.50	21.48
	Всего	1.05	0.07	1.69	3.27	3.50	0.85	0.75	7.62
Черничный влажный	Кедр	—	—	1.99	1.93	0.6	0.09	0.50	2.58
	Всего	—	—	0.94	0.94	0.20	0.04	1.18	1.11
Черничный влажный	Пихта	2.28	0.14	0.79	3.96	3.66	0.90	0.70	8.97
	Всего	1.08	0.07	0.39	1.90	1.40	0.31	0.24	3.36
Черничный влажный	Береза	—	—	0.02	0.02	—	0.21	0.80	1.03
	Всего	4.5	0.28	6.26	12.75	16.28	3.20	4.5	36.73
		2.14	0.14	3.03	6.12	5.50	1.31	1.45	14.38

Примечание. * — включены сухие ветви растущих деревьев.

ном древостое под полог поступает около 20 % ФАР (Кузин, 2001). Сравнивая эти величины со световым минимумом травянистых растений (2—3 %), можно отметить, что растения нижних ярусов получают достаточное количество света. Однако экологические условия почв в ризосфере для развития растений весьма неблагоприятны (гл. 3). В результате в исследуемых еловых сообществах, где довольно сильно проявляется средообразующая функция древостоев, масса растений нижних ярусов составляет 3.4—7.7 т·га⁻¹ или 1.5—3.4 т·С·га⁻¹, из них надземные органы занимают 44—77 % (табл. 19). Довольно близкие данные по биомассе надземных частей растений напочвенного покрова (1.5—1.8 т·га⁻¹) для спелых еловых сообществ средней тайги приведены в следующих работах (Продуктивность ..., 1975; Бобкова, 1987; Тужилкин, 2012). Следует отметить, что в надземной биомассе растений напочвенного покрова преобладает масса мхов. Как видно из табл. 19, в сложном по составу хвойно-лиственном фитоценозе кустарнички и травы накапливают 29 %, мхи — 71 % массы напочвенного покрова, в ельнике разнотравно-черничном и черничном влажном — 65 и 67 % соответственно. Большая часть органической массы растений кустарничков и трав сосредоточена в корнях, распространяющихся главным образом в верхних горизонтах почвы на глубине 0—30 см.

Общие запасы фитомассы. В исследуемых спелых и перестойных еловых сообществах на типичных подзолистых суглинистых почвах запасы органической массы фитоценозов составляют 219.83—284.84 т·га⁻¹ или 102.83—132.80 т·С·га⁻¹ (табл. 20). Основную часть фитомассы и углерода формирует древостой 84.7—90.0 %. Древесный дебрис (сухостой, валеж и сухие ветви) аккумулирует 8.0—12.8 %. Участие в запасании органического вещества подростом и растениями напочвенного покрова незначительное, каждый ярус менее 1 % от общих запасов органического углерода фитоценоза. Следует также отметить, что большая часть органической массы фитоценозов (79—81 %) сконцентрирована в компонентах фитомассы надземных органов. В пределах растительной подзоны средней тайги исследуемые растительные сообщества по продуктивности сопоставлены с ельниками черничного ряда европейского Севера России (Паршевников, 1962; Смирнов, 1971; Щербаков, Зайцева, 1971, Казимиров, Морозова, 1973; Вакуров, 1974; Продуктивность ..., 1975; Бобкова, 1987). Согласно этим исследователям, общие запасы органической массы фитоценоза без

Таблица 19

Запасы фитомассы и углерода в растениях напочвенного покрова слесовых насаждений
(абсолютно сухое вещество, кг · га⁻¹)

Жизненная форма, вид	Тип леса					
	хвойно-лиственный черничный		разнотравно-черничный		черничный влажный	
	фитомасса	углерод	фитомасса	углерод	фитомасса	углерод
Кустарнички	312.6±18.5*	157.21	341.0±21.0	170.2	804.8±80.9	398.2
В том числе:						
черника	199.6±13.1	97.94	248.3±13.3	121.7	729.6±80.9	358.0
брусника	88.4±7.9	47.2	70.4±7.9	37.6	—	—
лишайевая северная	24.6±2.8	12.07	22.3±1.3	10.9	75.2±7.1	40.2
Травы	201.0±15.2	84.42	188.0±11.8	79.0	307.3±95.0	150.7
Мхи	981.9±49	436.71	1298.8±39.8	577.7	2523.1±23.1	1061.3
В том числе:						
зеленые	707.4±50.3	320.17	938.2±40.1	424.6	1997.7±20.9	838.8
политриховые	29.0±3.8	12.69	42.0±3.9	18.3	—	—
сфагновые	245.5±18.9	103.85	318.6±24.1	134.8	526.0±29.0	222.50
Итого:						
Надземная часть	1495.5±113.6	678.34	1827.6±59.3	827.0	3635.2±198.9	1610.2
Корни кустарничков и трав	1908.8±201.3	801.61	1977.0±189.1	838.7	4111.8±396.0	1768.1
Всего	3404.3	1479.95	3804.61	1665.7	7747.0	3378.3

Примечание. * — стандартная ошибка.

Таблица 20
Общие запасы биомассы растений (в числителе) и углерода (в знаменателе) в сообществах слесовых лесов
(абсолютно сухое вещество, т · га⁻¹)

Тип леса	Фитомасса Углерод	Ярус растительности				Дебрис	Итого
		древостой	подлесок	подрост	напочвенный покров		
Хвойно-лиственный черничный	Надземная	<u>187.11</u>	<u>0.88</u>	<u>1.03</u>	<u>1.50</u>	<u>18.36</u>	<u>208.83</u>
	Подземная	<u>85.66</u>	<u>0.48</u>	<u>0.48</u>	<u>0.68</u>	<u>7.71</u>	<u>95.01</u>
	Общая	<u>45.44</u> <u>19.71</u>	<u>0.12</u> <u>0.06</u>	<u>0.11</u> <u>0.06</u>	<u>1.91</u> <u>0.80</u>	<u>1.71</u> <u>0.82</u>	<u>49.29</u> <u>21.45</u>
Разнотравно- черничный	Надземная	<u>232.55</u>	<u>1.00</u>	<u>1.14</u>	<u>3.41</u>	<u>20.07</u>	<u>258.17</u>
	Подземная	<u>105.37</u>	<u>0.54</u>	<u>0.54</u>	<u>1.48</u>	<u>8.53</u>	<u>116.46</u>
	Общая	<u>149.71</u> <u>71.32</u>	<u>0.72</u> <u>0.35</u>	<u>0.48</u> <u>0.24</u>	<u>1.83</u> <u>0.83</u>	<u>22.02</u> <u>8.79</u>	<u>174.76</u> <u>81.53</u>
Черничный влажный	Надземная	<u>38.92</u>	<u>0.13</u>	<u>0.06</u>	<u>1.98</u>	<u>3.98</u>	<u>45.07</u>
	Подземная	<u>18.72</u>	<u>0.06</u>	<u>0.03</u>	<u>0.84</u>	<u>1.56</u>	<u>21.03</u>
	Общая	<u>188.63</u> <u>90.04</u>	<u>0.85</u> <u>0.41</u>	<u>0.56</u> <u>0.27</u>	<u>3.81</u> <u>1.67</u>	<u>26.0</u> <u>10.44</u>	<u>219.83</u> <u>102.83</u>
Итого	Надземная	<u>192.3</u>	<u>0.95</u>	<u>0.44</u>	<u>3.64</u>	<u>31.82</u>	<u>229.15</u>
	Подземная	<u>91.69</u>	<u>0.46</u>	<u>0.21</u>	<u>1.61</u>	<u>12.25</u>	<u>106.22</u>
	Общая	<u>46.43</u> <u>22.56</u>	<u>0.18</u> <u>0.09</u>	<u>0.06</u> <u>0.03</u>	<u>4.11</u> <u>1.77</u>	<u>4.91</u> <u>2.13</u>	<u>55.69</u> <u>26.58</u>
Итого	Общая	<u>238.73</u> <u>114.25</u>	<u>1.13</u> <u>0.55</u>	<u>0.50</u> <u>0.24</u>	<u>7.75</u> <u>3.38</u>	<u>36.73</u> <u>14.38</u>	<u>284.84</u> <u>132.80</u>

фитодетрита в старовозрастных ельниках на типичных подзолистых почвах составляют 190—260 т·га⁻¹.

Продукция углерода фитомассы. Продукция фитомассы и ее состав отражают темпы воспроизводства органической массы в лесных насаждениях тех или иных биогеоценозов, характеризуя продуктивность и взаимодействие отдельных его компонентов. Исследованиями, проведенными в таежной зоне, показано, что текущий прирост фитомассы ельников колеблется в больших пределах и определяется в основном лесорастительными условиями. Так, в спелых ельниках экологического ряда средней тайги в европейской части России за год 1 га формирует 3.5—9.0 т органической массы (Паршевников, 1962; Смирнов, 1971; Казимиров, Морозова, 1973; Продуктивность ..., 1975; Эколого-биологические ..., 1981; Бобкова, 1999, и др.). В условиях северной тайги еловые леса накапливают меньшую фитомассу от 2 до 6.7 т·га⁻¹ (Вакуров, 1974; Забоева, 1975; Бобкова, Галенко, 1981; Манакон, Никонов, 1981; Лукина, Никонов, 1996). В ельниках южной тайги ежегодно формируется заметно большее количество органической массы — от 9 до 11.3 т/га (Смирнов, 1971; Алексеев, 1975).

В табл. 21 приведены данные о продукции древостоев исследуемых фитоценозов. В спелом, сложном по составу хвойно-лиственном насаждении годовичная продукция древесного яруса составляет 10.73 т·га⁻¹ или 4.95 т·С·га⁻¹. Как и для запасов фитомассы наибольшая доля прироста фитомассы в этом древостое принадлежит осине (57.9 %). На ель приходится 20.2 %, на сосну 15.7, на березу 6.1, на пихту 0.2 % от общей продукции органической массы. Прирост древесины ствола составляет 23.8 %, коры стволовой — 2.5, ветвей — 11.5, корней — 14.5, листьев (хвои) — 47.7 %. Следовательно, в формировании органического вещества как ели, так и лиственных древесных растений большую роль выполняют листья. Следует также отметить, что данный древостой находится в стадии интенсивного накопления фитомассы. В рассматриваемом фитоценозе продукция органической массы древостоя 26 лет назад составляла 9.6 т·га⁻¹ в год (Бобкова, 2001). В составе продукции за этот период уменьшилась доля ели (на 8 %) при соответственном увеличении участия в формировании фитомассы осины и сосны.

В перестойном разнотравно-черничном ельнике на подзолистых почвах древостой ежегодно накапливает 5.7 т·га⁻¹ органической массы или 2.8 т·С·га⁻¹. При формировании продукции в данном ценозе основную роль выполняют ель (73.9 %) и береза

Таблица 21
Продукция фитомассы (в числителе) и углерода (в знаменателе) древостоев еловых фитоценозов
(абсолютно сухое вещество, кг · га⁻¹)

Тип леса	Порода	Хвоя	Ветви		Ствол		Надземная часть	Корень	Итого
			живые	древесина	древесина	кора			
Хвойно-лиственный черничный	Ель	794	310	367	69	1540	615	2155	
		366	151	171	34	722	305	1027	
	Сосна	288	181	783	90	1342	348	1690	
		133	85	375	44	637	172	809	
	Пихта	12	7	4	1	24	1	25	
		6	3	2	1	12	1	13	
	Береза	430	75	80	20	605	50	655	
		198	37	40	10	285	23	308	
	Осина	3600	656	1320	90	5666	540	6206	
		1604	293	598	50	2547	248	2795	
Всего	5124	1229	2554	270	9177	1554	10731		
	2309	569	1184	139	4199	749	4952		
Разнотравно-черничный	Ель	1440	610	1299	190	3080	1169	4249	
		687	264	475	80	1506	564	2070	
	Сосна	24	21	101	4	130	30	180	
		11	10	39	2	62	15	82	
Пихта	66	22	67	5	130	30	190		
	30	10	17	2	59	15	89		

Береза	270 <u>126</u>	228 <u>105</u>	374 <u>128</u>	67 33	839 <u>392</u>	231 <u>108</u>	1070 <u>500</u>
Осина	20 10	2 3	28 13	1 1	51 27	12 6	63 33
Всего	1770 864	813 392	1410 672	237 118	4230 2046	1519 728	5749 2774
Ель	475 542	250 125	665 316	18 9	2108 992	725 350	2833 1342
Кедр	342 158	325 153	1050 479	60 30	1777 820	773 361	2550 1181
Пихта	214 99	85 40	194 95	23 11	516 245	132 64	648 309
Береза	160 75	116 53	190 82	36 15	502 225	104 49	606 274
Всего	1891 874	776 371	2002 932	137 65	4903 2282	1734 824	6637 3106

Черничный
влажный

Таблица 22

**Прирост растений напочвенного покрова еловых сообществ,
в числителе фитомасса, в знаменателе углерод
(абсолютно сухое вещество, кг · га⁻¹)**

Жизненная форма	Тип леса		
	хвойно-лиственный, черничный	разнотравно- черничный	черничный
Кустарнички	<u>66.0</u>	<u>88.0</u>	<u>201.0</u>
	33.0	44.0	99.0
Травы	<u>263.0</u>	<u>188.0</u>	<u>107.0</u>
	118.0	79.0	45.0
Мхи	<u>201.0</u>	<u>356.0</u>	<u>656.0</u>
	84.0	161.0	296.0
Корни кустарничков и трав	<u>478.0</u>	<u>494.0</u>	<u>1630.0</u>
	234.0	242.0	782.0
Всего	<u>1008.0</u>	<u>1126</u>	<u>2594</u>
	469.0	526	1222

(18.6 %). На долю сосны приходится 3.1 %, пихты — 3.3, осины — 1.1 % от общей продукции древостоя. В общем приросте органической массы древостоя хвоя и листья составляют 30.9 %, ветви — 14.1, древесина стволовая — 24.5, кора стволовая — 4.1, корни — 26.4 %.

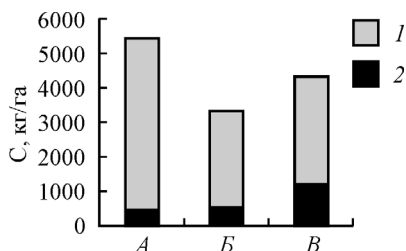
Сложный по составу старовозрастной древостой ельника черничного (ППП 2, Печоро-Илычского заповедника) ежегодно накапливает 6.64 т · га⁻¹ органической массы или 3.11 т · С · га⁻¹. В депонировании углерода основную роль в данном древостое выполняют ель и кедр 42.7 и 38.5 % соответственно. Пихта за год формирует 9.7, а береза 9.1 % продукции фитомассы. Значительная доля продукции приходится на зеленые части, стволовую древесину и корни.

В исследуемых лесных сообществах прирост массы растений напочвенного покрова составляет 1.0—2.6 т · га⁻¹ или 0.47—1.22 т · С · га⁻¹. Во всех рассматриваемых фитоценозах основную часть продукции фитомассы растений нижних ярусов формируют мхи и корни кустарничков, трав (табл. 22).

Суммарный текущий прирост рассматриваемых лесных фитоценозов приведен на рис. 18. Наиболее продуктивный спелый сложный по составу древостоя лиственно-хвойный фитоценоз. Биологическая продуктивность данного сообщества в единицах органического вещества равна 11.9 т · га⁻¹, а в единицах массы углерода 5.4 т · га⁻¹ в год почти на 22.8 % больше продукции фи-

Рис. 18. Продукция углерода органического вещества в хвойно-лиственном, черничном (А), разнотравно-черничном (Б), в черничном влажном (В) насаждениях.

По оси абсцисс — лесные насаждения; по оси ординат — продукция углерода органического вещества; 1 — древесные растения, 2 — растения напочвенного покрова.



томассы ельника черничного влажного, где прирост фитомассы составляет $9.18 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ или $4.33 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Годичный прирост органической массы разнотравно-черничного ельника равен $6.9 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ или $3.30 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Полученные данные согласуются с материалами, приведенными ранее для данного региона (Продуктивность ..., 1975; Бобкова, Тужилкина, 2006). В исследуемых сообществах NPP формирует главным образом древостой — (72—91 %). На долю растений напочвенного покрова приходится от 8.6 % в лиственно-хвойном ценозе до 28.1 % в ельнике черничном влажном. Продукция подроста и подлеска менее — 1 % от общего прироста фитомассы.

4. 2. Дено органического углерода в почве

Лесные почвы — это полноценные и полнопрофильные естественные почвы, на примере которых можно изучать почвообразование в его натуральном проявлении, с естественными свойствами и режимами (Карпачевский, 1981). Одним из ведущих процессов почвообразования является депонирование ОВ. К почвенному ОВ (ПОВ) относят всю совокупность разнообразных отмерших органических остатков растений, животных и микроорганизмов на поверхности почвы и в ее профиле, включая специфические ГВ (Лесная энциклопедия, 1985; Орлов и др., 1996). Последние составляют основную массу ПОВ (80—90 %) и представляют собой часть собственно ПОВ, утратившую связь с элементами структурной организации живых клеток и тканей. Остальная часть ПОВ (10—20 %) — неспецифические органические соединения — углеводы, жиры, белки, лигнин и другие ОВ, поступающие из разлагающихся органических остатков, корневых выделений и пр. (Александрова, 1980; Орлов и др., 1996). Специфические ГВ являются продуктами почвообразования и представляют собой темноокрашенные, азотсодержащие высо-

комолекулярные органические соединения кислотной природы (Орлов, 1985). Содержание гумуса в почве отражает одно из основных, хотя и неспецифичных, ее свойств — плодородие. Гумус служит мощнейшим концентратором солнечной энергии, эквивалентные суммарные запасы которой в ней достигают $42 \cdot 10^{23}$ Дж (Ковда, 1985), что намного превышает запасы энергии, сконцентрированные в наземной растительности. Гумусообразование составляет часть глобального процесса утилизации отмирающей биомассы наземных органов растительных сообществ (Арчегова, 1985).

Суммарное количество органических соединений, входящих в состав гумуса, определяет содержание его в почве (Орлов и др., 1996). Концентрация гумуса выражается в массовых долях (%) по отношению к почвенной массе в расчете на навеску абсолютно сухой почвы с применением наиболее распространенного приема — по содержанию органического углерода ($C_{орг}$), составляющему в среднем 58 % от массы навески. Несмотря на известные погрешности этого способа (Когут, Фрид, 1993; Орлов и др., 1996), он является самым распространенным в практике исследования ПОВ.

Для количественной характеристики депонирования углерода в почве используется величина его запаса, вычисленная в расчете на выбранный объем почвы: на 1 м², 1 га, на слой 0—20, 0—50, 0—100 см или на генетический горизонт. Запасы $C_{орг}$ в верхних горизонтах почвы являются функцией того или иного типа БГЦ (Карпачевский, 1981), а сам процесс гумусообразования и соответственно органического углерода, часто рассматривают как синоним процесса почвообразования (Пономарева, Плотникова, 1980; Арчегова, 1985).

Углерод в почве находится в состоянии динамического равновесия: с одной стороны, его количество пополняется за счет притока ОВ растительных остатков, с другой, убывает, подвергаясь окислению, микробному разложению и выносу за пределы почвенной толщи. Баланс между процессами аккумуляции, разложения и транспорта ОВ определяет в данных термодинамических условиях характер и форму стационарного распределения почвенного углерода (Смагин и др., 2001).

Каждому типу почв свойственно специфичное гумусное состояние — совокупность количественных уровней показателей, характеризующих содержание гумуса, его фракционно-групповой состав, свойства и распределение ПОВ по профилю (Гришина, 1986). Под гумусовым профилем понимается количество и

характер распределения гумуса в пределах почвенной толщи, а также его групповой и фракционный состав, свидетельствующий о соотношении между отдельными группами гумусовых веществ и характером связи их с минеральной частью почвы (Александрова, 1980).

Ранее И. В. Тюриным (1949), продолжающим развитие идей В. В. Докучаева о географической изменчивости содержания гумуса в почве, сформулированы базовые принципы зонального распределения запасов гумуса на территории России. Отмечено следующее: в почвах, расположенных к северу и югу от мощных черноземов, запасы гумуса постепенно уменьшаются, причем с большей интенсивностью к югу; сопоставление запасов гумуса в слое почвы 0—20 и 0—100 см дает несравнимые величины в зависимости от характера распределения гумуса по профилю различных почв. Так, для почв лесной зоны характерно быстрое убывание содержания гумуса с глубиной, и на верхний 0—20 см слой приходится более 50 % общего его запаса в метровом слое. Для подзолистых почв приводится величина запасов в метровом слое в среднем равная $99 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, а в слое 0—20 см — $53 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Впоследствии были проведены углубленные исследования географических закономерностей изменения содержания и состава гумуса в почвах разных биоклиматических зон (Арчегова, 1974; Титлянова, 1977; Пономарева, Плотникова, 1980; Орлов и др., 1996; Пуртова, 1999, и др.). Выявлено, что запасы и внутрипрофильное распределение $S_{\text{орг}}$ изменяются в очень широких пределах в зависимости от биоклиматических, литологических и геоморфологических условий.

Учет содержания углерода в подстилке является крайне важным при оценке углерод-депонирующей роли лесных почв Севера (Черкинский, Чичагова, 1991). Накопление подстилки определяется, во-первых, «холодной ловушкой» с характерной температурой, обуславливающей переключение от стока углекислоты к ее эмиссии (Замолотчиков, 2003), во-вторых, «анаэробной ловушкой», обусловленной переувлажнением и блокадой разложения лигноцеллюлозы аэробными грибами — основными деструкторами в лесных экосистемах Севера (Заварзин, 2000). Известно, что мощность, состав и запасы подстилки определяются, главным образом, условиями произрастания фитоценоза, в частности типом леса, составом и бонитетом древостоя. Режим увлажнения почвы является решающим фактором, обуславливающим интенсивность и направленность процессов минерализации и накопления подстилки (Казимиров,

Морозова, 1973; Чертовской, 1978; Бобкова, 1987, 2002; Богатырев, 1990).

Морфологически подстилка состоит из закономерно чередующихся подгоризонтов: листового (L), сложенного опадом, мощность которого варьирует в течение года, ферментативного (F), где идет активная переработка органических остатков и гумусового (H), состоящего из сильно разложившихся растительных остатков и продуктов гумификации. По нашим данным, содержание углерода в подгоризонтах подстилки ельника разнотравно-черничного в ельнике на стационаре составляет 44, 43, 32, произрастающего в Печоро-Илычском заповеднике 47 %, 43 и 39 % соответственно (зеленомошная подстилка), что несколько ниже среднестатистических данных, приведенных в работе В. А. Рожкова с сотрудниками (1997). Содержание азота в подгоризонтах L, F, H, ельника на стационаре составляет 1.46, 1.76, 1.34 %, а ельника заповедника 1.58, 1.70, 1.36. Отношение к C/N в этих подгоризонтах равен 24—30. Следовательно процесс разложения подстилки в ельниках происходит замедленно.

Согласно Л. А. Гришиной (1986), правомерность отнесения лесной подстилки к почвенному профилю подтверждается выполняемыми ею функциями. В подстилке распространены корни растений, которые используют питательные вещества, освобождающиеся при минерализации органических остатков. Это кладовая семян, определяющая их всхожесть, среда обитания беспозвоночных животных и микроорганизмов, свойственных и минеральному профилю, которые совершают вертикальные миграции и способствуют формированию почвенного профиля (Гиляров, 1965). Подстилка влияет на водный, воздушный, температурный, окислительно-восстановительный и питательный режимы почвы (Основы ..., 1964). Трансформация ОВ в подстилке определяет характер почвообразовательного процесса и плодородие лесных почв. Однако, по мнению других ученых (Карпачевский, 1981; Богатырев, 1996), подстилку не следует включать в почвенный профиль, рассматривая ее как особое природное тело, специфичный горизонт БГЦ, являющийся важным связующим звеном в системе растение—почва, обуславливающим частичную замкнутость биологического круговорота веществ. Ранее С. А. Захаров (1931) при рассмотрении морфологии почв относил скопление органических остатков подстилки к «надпочве». Согласно Л. Г. Богатыреву (1996), изучение подстилки и почвы подразумевает и разные методические подходы.

Если анализировать роль подстилки в биогеоценологических процессах Севера, в частности, при формировании таких лесообразующих пород как ель с поверхностной корневой системой, можно обнаружить ее функциональную тождественность с дерновым гумусово-аккумулятивным горизонтом (Мигунова, 2001). Лесные подстилки богаты биогенными элементами, поэтому, по мнению некоторых исследователей, наличие и развитость их должно быть не только одной из основных характеристик подзолистых почв, но и входить непосредственно в название этих почв, поскольку в противном случае игнорируется аккумулятивная ветвь почвообразовательного процесса (Арчегова, 1985).

Отдельные аспекты формирования подстилки в таежной зоне рассматриваются в работах (Паршевников, 1962; Фролова, 1965; Казимиров, Морозова, 1973; Забоева, 1975; Продуктивность ..., 1975; Смоленцева, 1979; Манаков, Никонов, 1981; Бобкова, 1987; Ушакова, 1997; Регуляторная роль ..., 2002; Кузнецов, Осипов, 2010, и др.). Большинство исследований проведено в хвойных насаждениях, где роль подстилки рассматривается в контексте биологического круговорота веществ.

Рассмотрим результаты наших исследований по содержанию $C_{орг}$. В типичной подзолистой почве хвойно-лиственного насаждения стационара запасы органического углерода гумуса в верхнем метровом слое составили 11.6 ± 0.3 кг · м⁻², ельника черничного — 6.9 ± 0.8 , в глееподзолистой иллювиально-гумусово-железистой почве ельника черничного заповедника — 12.2 ± 0.1 кг · м⁻² (табл. 23). Эти данные несколько превышают приведенные нами ранее для этих же экспериментальных участков (Машика, 2002). Расчет содержания углерода почвы в том случае был проведен на основании опубликованных материалов профильного распределения гумуса в четырех почвенных разрезах (Забоева, 2001). Согласно этим расчетам, в почве хвойно-лиственного насаждения в метровом слое концентрируется в среднем 6.4 ± 2.1 кг · м⁻², что составляет только 55 % от аналитически полученных нами. Пространственная вариабельность запасов углерода в метровом слое почвы, по более ранним оценкам составила 33 % (от 4.0 до 8.1 кг · м⁻²), и близкую к ним 29 % (от 8.8 до 15.4 кг · м⁻²) по последним расчетам. Это, видимо, объясняется как влиянием подсечного периода в жизни почвы, так и сложившейся естественной мозаичностью почвы в сложном по составу древостое (раздел 2. 1). Места закладки почвенных разрезов располагались на расстоянии 30—50 м друг от друга.

Таблица 23

**Запасы углерода органического вещества почв
ельников зеленомошных**

Объект, почва (№ ППП)	Запас углерода, кг · м ⁻²	Среднее	n	min	max	σ	υ, %
Хвойно- лиственное насаждение, типичная подзолистая (4)	C _{орг} до 20 см	5.3	5	3.1	6.9	0.2	29
	C _{орг} до 50 см	9.2	4	6.9	11.4	0.2	21
	C _{орг} до 100 см	11.6	4	8.9	15.4	0.3	25
	Углерод под- стилки	1.4	30	—	—	0.1	8
	Углерод в слое 0—100 см	13.0	4	10.3	16.9	2.9	22
Ельник разнотравно- черничный, типичная подзолистая (38)	C _{орг} до 20 см	2.8	2	2.6	3.1	0.3	12
	C _{орг} до 50 см	4.7	2	4.3	5.1	0.5	11
	C _{орг} до 100 см	6.9	2	6.3	7.5	0.8	12
	Углерод под- стилки	1.6	30	—	—	0.2	9
	Углерод в слое 0—100 см	8.5	2	7.9	9.1	0.8	10
Ельник черничный, глееподзолистая иллювиально- гумусово- железистая (2)	C _{орг} до 20 см	2.7	3	2.4	2.9	0.2	9
	C _{орг} до 50 см	6.8	3	6.3	7.7	0.8	11
	C _{орг} до 100 см	12.2	2	11.1	13.2	0.1	12
	Углерод под- стилки	2.9	21	1.7	4.7	0.8	26
	Углерод в слое 0—100 см	15.1	2	14.1	16.1	1.4	9

Следует отметить, что в одной из точек отбора почвенных образцов, заложенной нами в 2001 г. для исследования гидрофизических свойств почвы у восточной границы ППП № 4, при определении в них запасов C_{орг} в метровом слое обнаружилось его повышенное содержание, составившее 15.4 кг · м⁻². Предположительно на полученные результаты могли повлиять следующие факторы. Во-первых, согласно данным И. В. Забоевой (2001), на этой территории был период временного аграрного использования в виде подсечно-огневого хозяйства, нарушившего естественный ход развития елового насаждения. На участках подсеки произошло возобновление лиственных пород: березы и осины, что сыграло своеобразную роль в гумусонакоплении. Известны работы, показывающие относительно высокую интенсивность депонирования углерода в почвах лиственных и хвойно-лиственных молодняков, интенсивно накапливающих фитомассу (Казимиров, Морозова, 1973; Ведрова и др., 2000; Лесные экосистемы .., 2002; Посттехногенные экосистемы .., 2002,

и др.). Во-вторых, отбор почвенных образцов проводился в месте расположения осиново-еловой парцеллы. Листья осины хорошо разлагаются (Ведрова и др., 2000) и поэтому создают повышенные концентрации углерода в почве. По нашим данным содержание его составляет в слое 5—20 см — около 6,9, в слое 5—50 см — 11,4 кг $C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^{-2}$. В-третьих, отбор почвенных образцов производился осенью — 23 октября, после обильного листопада, когда нисходящие токи почвенного раствора приносили новообразованный гумус, пополняющий затраченные в период активной вегетации растений его запасы, что согласуется с результатами специальных исследований по сезонной динамике гумуса (Тюлин, 1955; Макаров, 1986, и др.).

Так, А. Ф. Тюлин (1995) наблюдал значительное уменьшение запасов гумуса в верхнем слое почвы в течение периода интенсивного прироста фитомассы и максимального расхода воды растениями через транспирацию. При удалении из почвы живых корней убыли гумуса в течение лета не наблюдалось. Основное уменьшение его без растений происходило в ноябре—мае следующего года. Такие колебания гумуса объясняются автором динамикой двух качественно различных групп водопрочных агрегатов — кальций-гуматных и железо-гуматных. Повышенное количество гумуса в верхнем слое почв под пологом древостоя находилось в прямой связи с содержанием железо-гуматных, или прикорневых агрегатов.

Расчетные оценки запасов $C_{\text{орг}}$ в ельнике черничном меньше выявленных нами аналитически в полтора раза. Запасы углерода в почве хвойно-лиственного насаждения превышают таковые в почве ельника также в полтора раза. Отличие в первом случае может объясняться мозаичностью в строении БГЦ, а во втором — отсутствием под подстилкой почвы ельника прогумусированного горизонта (A_{2h}), относительным однообразием и инертностью к биохимической переработке опада елового насаждения, о чем будет сказано ниже (раздел 4. 3).

Известно, что запасы и мощность подстилки определяются влажностью, температурным режимом почв, погодными условиями, а также структурой растительного покрова (Родин, Базилевич, 1965; Карпачевский, 1977; Структурно-функциональная роль ..., 1999, и др.). В ельниках разных типов, произрастающих на территории Республики Коми, запасы лесной подстилки варьируют от 2,6 до 7,5 кг $\cdot \text{м}^{-2}$ (Бобкова, 1987). Запасы подстилки в лиственно-хвойном насаждении, которые расположены территориально близко к нашим объектам исследований, составляли в

разные годы $3.5 \div 3.9 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ (Пристова, 2003). В лиственно-хвойных насаждениях разного возраста в условиях Карелии, запасы подстилки меняются от 2.4 до $3.0 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ (Казимиров, Морозова, 1973).

Проведенные нами исследования в глее-подзолистых иллювиально-гумусово-железистых почвах среднетаежных коренных ельников зеленомошных предгорного Урала, на территории Печоро-Илычского заповедника, показали, что запасы ОВ подстилки мощностью 6—17 см, определенные на основе данных трех типов сообществ, составляют $6.1 \div 7.7 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$. На объектах Ляльского стационара они, при мощности подстилки 4—6 см, равны: 3.0 ± 0.2 в хвойно-лиственном и $3.3 \pm 0.3 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ в еловом насаждениях (Бобкова, 2001), что соответствует 1.4 ± 0.1 и $1.6 \pm 0.2 \text{ кгС} \cdot \text{м}^{-2}$. В ельнике зеленомошном на типичных подзолистых почвах запасы подстилки составляют $2.6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ или $1.23 \text{ кгС} \cdot \text{м}^{-2}$ (Продуктивность... 1975). Накоплению относительно больших запасов подстилки в регионе способствует замедленный тип разложения растительных остатков, особенно заторможенный в ельниках черничных (Фролова, 1965; Продуктивность ..., 1975).

Таким образом, общие запасы органического углерода в исследуемых подзолистых почвах стационара под хвойно-лиственным насаждением составили 13.0 ± 2.9 , под еловым — 8.5 ± 0.8 , а под ельником черничным заповедника — $15.1 \pm 1.4 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ (табл. 23). В органомном горизонте, являющемся основным источником углерода для нижележащих минеральных горизонтов, аккумулируется от 11 до 21 % общих запасов углерода почвы.

Значения коэффициента вариабельности запасов углерода в почвенном профиле, как правило, были выше в верхних горизонтах (ППП № 4, 38), уменьшаясь книзу. Причины этого, вероятно, состоят в неоднородности пространственной структуры фитоценозов, определяющей локализацию фитодетрита — основного источника гумусообразования.

При оценке величины запасов органического углерода ПОВ в среднетаежных ельниках Республики Коми, включая запасы углерода подстилки, отмечается их значительная вариабельность: от $5.7 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ в типичной сильноподзолистой суглинистой почве (Продуктивность ..., 1975), 9.4 в торфянисто-подзолисто-глееватой (Бобкова, 1987) и $5.4 \div 9.5$ в типичной подзолистой (Бобкова, 2001; Забоева, 2001) (рис. 19).

Значительный диапазон приведенных оценок запасов $C_{\text{орг}}$ в почвах среднетаежных ельников (от 5.4 до $15.1 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$) является

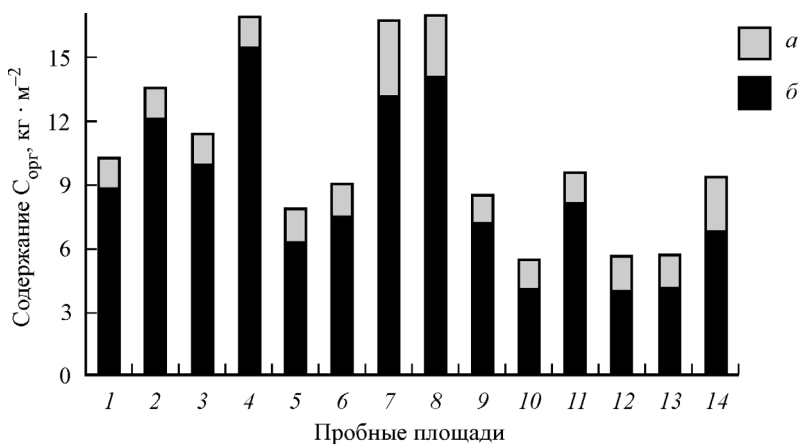


Рис. 19. Запасы $C_{\text{орг}}$ в метровом слое почв ельников:

1—4 — хвойно-лиственное насаждение (Ляльский стационар), 5—6 — ельник черничный (Ляльский стационар), 7 — ельник черничный (Печоро-Илычский заповедник), 8 — ельник черничный влажный (Печоро-Илычский заповедник), 9—11 — хвойно-лиственное насаждение (Ляльский стационар, ранние оценки), 12 — ельник черничный (Ляльский стационар, ранние оценки), 13 — ельник зеленомошный (водораздел рек Дырнос и Човью), 14 — ельник черничный влажный (Чернамский стационар); а — подстилки, б — с гумуса.

следствием изменчивости лесорастительных условий и соответственно темпов гумусообразования и детритонакопления в них. Кроме того, широкой вариабельности запасов почвенного углерода способствуют такие факторы, как климат, доминирующая растительность, тип материнской породы, рельеф и режим влажности (Goulden et al., 1998). Относительно высокие запасы углерода в глееподзолистой иллювиально-гумусово-железистой почве ельника влажного предгорного Урала, так же как и в торфянисто-подзолистой глееватой, можно объяснить замедленным темпом разложения ПОВ в более гидроморфных условиях и, как следствие, большим накоплением углерода в подстилке.

В литературе имеются указания на широкую вариабельность запасов углерода в почвах бореальных лесов (Gaudinski, 2001), когда в пределах трех типов леса они в слое 0—80 см изменялись от 4.9 до 14.6 кгС · м⁻². Большой размах величин депонированного углерода автор объясняет, главным образом, интенсивностью накопления органических горизонтов. Согласно Р. Силтанену с соавт. (Siltanen et al., 1997), в бореальной экоклиматической зоне Канады средние запасы органического углерода в минеральных горизонтах почвы на западе страны составили 5.4 ± 0.2 кгС · м⁻², на востоке — 7.3 ± 0.3 , а в органогенных гори-

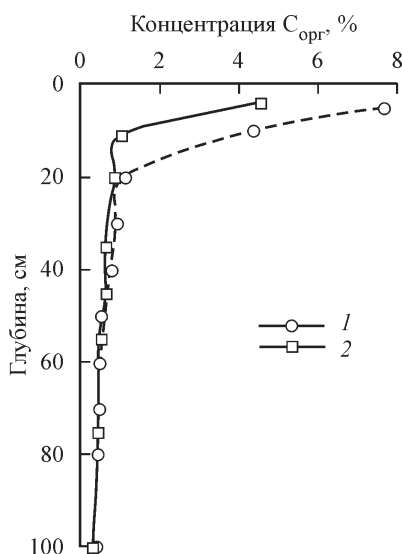


Рис. 20. Профильное распределение углерода гумуса:

1 — в подзолистой почве хвойно-лиственного насаждения (1) и ельника разнотравно-черничного (2).

По оси абсцисс — углерод гумуса, %; по оси ординат — глубина, см.

зонтах — 2.7 ± 0.1 и 3.8 ± 0.2 кг $C \cdot m^{-2}$ соответственно. По данным В. Поста с соавт. (Post et al., 1982), диапазон запасов $C_{орг}$ в верхнем метровом слое почв бореальных лесов составляет 11.6—19.3 кг $C \cdot m^{-2}$. Исходя из обобщающего обзора, приведенного К. И. Кобак (1988), для подзолистых и дерново-подзолистых почв кон-

центрация углерода в однометровом слое колеблется от 5.7 до 21.0 кг $C \cdot m^{-2}$. При оценке запасов углерода в лесных почвах США (Birdsey, 1992) выявлено, что наибольшие запасы $C_{орг}$ наблюдаются в еловых лесах и составляют 13.0—16.2 кг $C \cdot m^{-2}$. Из работ отечественных специалистов (Регуляторная роль..., 2002), проведенных на территории Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника в южно-таежных ельниках следует, что запасы углерода в профиле варьируют от 5.60 в палеоподзолистой слабогумусированной почве под ельником папоротниково-черничным до 11.3 кг $C \cdot m^{-2}$ в оторфованной белоподзолистой иллювиально-гумусово-железистой почве под ельником чернично-сфагновым, что объясняется нарастанием степени гидроморфности и, как следствие, увеличением запасов органического углерода в подстилках. Приведем еще тот факт, что одной из характерных черт депонирования ОВ в почвах средней тайги является перекрывание максимума и минимума запасов углерода, составляющих по обобщенным оценкам от 4.0 до 14.0 кг $C \cdot m^{-2}$ (Углерод в экосистемах ..., 1994). Как видно, количественные данные, приведенные нами, согласуются с результатами исследований вышеприведенных авторов.

На рис. 20 представлены примеры профилей вертикального распределения органического углерода гумуса определенного аналитически в исследуемых нами почвах (в процентах от абс. сух. веса почвы). В хвойно-лиственном насаждении в слое

0—20 см концентрируется 50—60, в слое 0—50 см — 76—88 % запасов углерода от аккумулированного в верхнем метровом слое почвы, в ельнике черничном — 46—59 и 73—75 % соответственно. В минеральных горизонтах содержание углерода резко падает. Это, по И. В. Забоевой (1975), формы углерода вымытого из подстилочного горизонта. Согласно некоторым работам (Костычев, 1940; Основы ..., 1964), доля корневого источника в гумусообразовании почв лесных экосистем незначительна, следовательно, основным источником углерода является наземный древесный опад и подстилка.

Таким образом, в верхнем метровом слое почв среднетаежных ельников зеленомошной группы депонируется от 5.4 до 15.1 кг · м⁻² органического углерода. Такой широкий диапазон оценок запасов С_{орг} является одной из характерных черт накопления ОВ в почвах хвойных сообществ средней тайги, отображающих разнообразие лесорастительных условий при слабой степени гумификации органических остатков. В органогенном горизонте — лесной подстилке — аккумулируется от 11 до 21 % общих запасов углерода в метровом слое почвы. Накоплению запасов подстилки способствует характерный для региона замедленный тип разложения растительных остатков, складывающийся в условиях сезонного периодического переувлажнения почв тяжелого состава почвообразующих пород.

4. 3. Состав и динамика лесного опада

Механизм образования углеродного профиля почвы тесно связан с процессом трансформации растительных и других органических остатков, в ходе которого формируются ГВ. Интенсивность образования ГВ обусловлена количеством, составом и локализацией растительных остатков, а также активностью жизнедеятельности характерных для конкретных условий групп животных и микроорганизмов (Арчегова, Козловская, 1983). Как известно, основным источником органического углерода в почве лесных БГЦ является растительный опад.

Под опадом понимают совокупность опавших в течение года на поверхность почвы листьев, хвои, ветвей, сучьев, коры, плодов и других остатков лесной растительности (Лесная энциклопедия ..., 1985); или количество ежегодно отмирающего ОВ на единицу площади. В составе общего опада различают листовой опад — опадающие части деревьев и кустарников, опад расте-

ний напочвенного покрова и отпад — деревья, отмирающие в насаждении в результате естественного изреживания древостоя с возрастом (Родин, Базилевич, 1965). Безусловно, в опад должна включаться и масса отмирающих корней (так называемый корнепад), сразу оказывающихся в толще почвогрунта и активно участвующих в процессах гумусообразования (Костычев, 1940).

Лесной опад является важнейшим звеном в биологическом круговороте веществ между фитоценозом и почвой (Родин, Базилевич, 1965). Количество поступающего опада, его состав, интенсивность разложения влияют на характер формирования лесной подстилки, морфологию и свойства почвы. При разложении опада и подстилки пополняются запасы органического углерода и зольных элементов, изъятых растительностью в процессе почвенного питания; происходит новообразование гумуса, определяющего плодородие почвы; под влиянием микроэлементов и органических кислот формируется характерная реакция почвы, свойственные ей состав и обилие почвенных животных и микроорганизмов (Основы ..., 1964; Евдокимова, 1995). При этом нижние слои атмосферы обогащаются одним из основных конечных продуктов разложения ОВ — углекислым газом, обладающим теплосорбционной способностью, повышающим интенсивность фотосинтеза растений.

В хвойных насаждениях бореальной зоны ежегодная масса опада составляет от 200 до 700 г · м⁻², обычно уменьшаясь с юга на север (Родин, Базилевич, 1965). Количество опада меняется с возрастом насаждений, плавно достигая максимума в таежной зоне в 40—50 лет, с постепенным его снижением. На величину опада и его фракционный состав также влияют многочисленные экологические факторы: почвенно-климатические условия, погодные условия текущего и предыдущего годов, степень воздействия листоядных насекомых, полнота, возраст и состав древостоя (Карпачевский, 1981).

В структуре общего опада значительную долю составляет опад древесной растительности, меньшую травяно-кустарничковой и моховой. В структуре годичного опада характерно преобладание зеленой части — 40—50 %, на многолетние надземные части приходится 30—40 % и на корневые остатки — 5—20 % (Родин, Базилевич, 1965). Ключевую роль в круговороте углерода в системе почва—растение выполняет лиственный опад (Подзолыстые почвы ..., 1979; Лукина, Никонов, 1998).

В исследуемых фитоценозах масса листового опада (в среднем для трех лет наблюдений) составила 235.7 ± 23.8 г · м⁻² в

Таблица 24

Средний за три года состав листового опада в ельниках, г · м⁻²

Тип леса	Хвоя (листья)	Ветви	Кора	Шишки
Хвойно-лиственное насаждение	155.4 ± 36.0	46.8 ± 10.8	9.0 ± 0.2	14.1 ± 6.4
Ельник разнотравно-черничный	145.1 ± 1.4	31.2 ± 0.3	1.8 ± 0.78	12.2 ± 10.5

Таблица 24 (продолжение)

Тип леса	Эпифиты	Прочие компоненты	Всего
Хвойно-лиственное насаждение	2.9 ± 3.0	7.1 ± 4.4	235.7 ± 23.8
Ельник разнотравно-черничный	0.9 ± 0.3	3.4 ± 0.3	194.6 ± 19.1

Таблица 25

Масса опада древостоя, г · м⁻² абс. сух. в-ва

Тип леса	Вид	Годы наблюдений			Межгодовая вариация, %
		2002—2003	2003—2004	2006—2007	
Хвойно-лиственное насаждение	Ель	47.6	74.4	61.6	31
	Сосна	55.7	70.6	63.7	17
	Осина	75.7	81.8	79.7	5
	Береза	25.1	23.7	25.2	4
	В сумме для древостоя	221.9	254.9	230.2	9
	Трвяно-кустарн. ярус	16.3	—	20.1	
Ельник разнотравно-черничный	Ель	120.4	145.9	136.8	14
	Сосна	25.0	13.6	24.1	25
	Осина	16.3	13.8	15.1	5
	Береза	16.9	27.1	23.1	36
	В сумме для древостоя	178.6	206.0	199.1	10
	Трвяно-кустарн. ярус	42.0	—		

хвойно-лиственном и $194.6 \pm 19.2 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ в ельнике черничном (табл. 24). Эти величины соответствуют 1.2 и 1.3 % ОВ, заключенного в надземной фитомассе древесного яруса данных сообществ, или 25 и 27 % их ежегодного прироста. Так, фитомасса растущих органов древесной растительности в хвойно-лиственном насаждении равна $232.55 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельнике черничном — $188.63 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, годичный прирост ее — 10.73 и $5.75 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ соответственно (табл. 17, 21).

В древесном опаде, по классификации предложенной Л. О. Карпачевским (1981), выделяют две части: активную и неактивную. К активной относятся листья (хвоя), почечные чешуи, семена, пыльца; к неактивной — ветви, шишки, кора и лишайники. В зависимости от возрастного состояния дерева и мощности его репродуктивного аппарата доля активной фракции в опаде может достигать 68—95 %, неактивной — 5—32 %. На долю активной части в хвойно-лиственном насаждении приходится 63 % от общей массы, в ельнике черничном — 72, неактивной — 35 и 27 % соответственно. В активной части опада хвойно-лиственного насаждения преобладают листья осины и хвоя ели (39 и 25 %); на долю опада хвои сосны и листьев березы приходится (21 и 15 %). В ельнике черничном ситуация несколько иная: преобладающим является опад хвои ели (72 %), меньшую долю от активной части опада имеют береза (14 %), осина (9 %) и сосна (5 %) (табл. 25). Для ели характерна небольшая по сравнению с другими породами доля ветвей (7—9 %) в опаде, для осины, березы и сосны она значительней (16—24 %).

Разные фракции имели разную степень пространственно-временного варьирования. Наиболее сильно варьирует опад ветвей (20—48 %) и шишек (37—57 %). Максимум опада регистрируется у стволов деревьев. По данным работы Н. Д. Кожевниковой и В. Н. Второвой (1988), в зависимости от возрастного состояния елей отклонения в массе поступающего опада в приствольных частях, по сравнению с периферийными участками проекций крон, достигают 20—40 %.

Обнаруживаются и выраженные различия в питательном режиме почв (Лукина, Никонов, Исаева 2006). По обобщенным данным Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1965), величина листового опада в ельниках европейской части России в восточных и центральных районах составляет 190—340, а в западных увеличивается до 370—430 $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$. Приведенные нами значения массы листового опада в табл. 25 вполне вписываются в эти пределы. Согласно исследованиям А. Л. Паршевникова (1962), опад в

ельнике зеленомошном средней тайги достигает $500 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Среднегодовое количество опада в 105-летнем среднетаежном ельнике составляет $220 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, из них 66 приходится на хвою, 12 на листья, 21 на ветви и около 1 % на шишки и кору (Смирнов, 1971).

Полученные данные несколько отличаются от результатов определения поступления опада в исследуемых насаждениях, полученных 12 лет назад (Бобкова, 2001). За этот период наблюдается значительное уменьшение поступления листового опада. Доля фракции опада листьев и хвои в хвойно-лиственном насаждении снизилась с 375 до $156 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, а в еловом — с 186 до $149 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Причины этого могут быть в следующем. Во-первых, динамика падения растительных остатков значительно меняется по годам и в большей степени зависит от погодных условий и уровня влагообеспеченности насаждений (Карпачевский, 1981). Во-вторых, на массу опада большое влияние оказывает естественный ход развития насаждений. Развитие древесных пород, приходящееся на приспевающий возраст (у лиственных пород — 40—90 лет, а у хвойных — 80—90 лет), наблюдаемое в начале 1986-х гг., в лиственно-хвойном фитоценозе характеризовалось интенсивным накоплением фитомассы, в том числе и быстро сменяющихся и опадающих зеленых ассимилирующих органов, составляющих основную массу опада. Так, по данным Н. И. Казиминова и Р. М. Морозовой (1973), опад древостоя в 25-летнем ельнике черничном составил $198 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, в 68-летнем — 470 и в 138-летнем — $390 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Кроме того, со времени последнего лесотаксационного перечета произошел значительный отпад деревьев и переход большей их части в стадию спелости, для которой характерно замедление метаболических и ростовых процессов, что не могло не отразиться на массе листового опада.

Межгодовые колебания массы поступающего опада в лесных насаждениях определяются главным образом погодными условиями. В двух исследуемых насаждениях межгодовая вариативность поступления листового опада (хвоя, листья, генеративные органы, ветви, кора, эпифиты) оказалась синхронной и составила 9.8 в хвойно-лиственном насаждении и 10.1 % в ельнике черничном (табл. 25). Количество листового опада, поступившего в 2003—2004 г., превысило его количество за предыдущий 2002—2003 г. За счет более сухого и жаркого июля 2003 г. наблюдалось увеличение опада хвои ели (в 1.2—2.0 раза). В 2006—2007 гг. наблюдалось снова снижение массы опада.

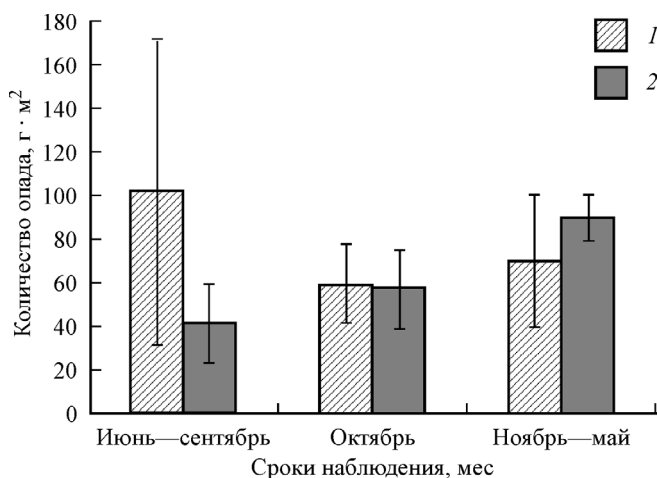


Рис. 21. Динамика поступления древесного опада в годовом цикле в хвойно-лиственном насаждении (1), в ельнике разнотравно-черничном (2).

По оси абсцисс — время, мес; по оси ординат — количество опада, г·м².

Известно, что опадение растительных остатков на поверхность почвы в лесных экосистемах происходит круглогодично, неравномерно, и видовой состав их по месяцам сильно варьирует (Фролова, 1965; Продуктивность ..., 1975). Согласно исследованиям Л. О. Карпачевского (1981), для лесов умеренного климатического пояса поступление опада резко увеличивается в осенние и весенние месяцы. По данным Н. П. Ремезова с соавт. (1959), в ельниках зеленомошных и сложных ельниках южной тайги основная масса хвои опадает в зимне-весенний период. Наибольшая часть древесного опада в ельниках средней тайги в годовом цикле поступает с октября по май (63 %) (Продуктивность ..., 1975). В наших исследованиях выявлено, что за период июнь—сентябрь в хвойно-лиственном насаждении поступает 43 %, в течение октября, с продолжением опада листвы, — 26, а с ноября по май — 31 %. В ельнике черничном соотношение количества поступающего опада во времени отличается и составляет 22, 31 и 47 % соответственно (рис. 21). Таким образом, в хвойно-лиственном насаждении за холодный период года (с ноября по май) поступает около трети всей массы опада, а в еловом — примерно половина. В летние месяцы (июнь—август) в опаде ельника черничного преобладала хвоя ели. В осенние месяцы (сентябрь—октябрь) происходит резкий скачок в поступлении опада преимущественно за счет ак-

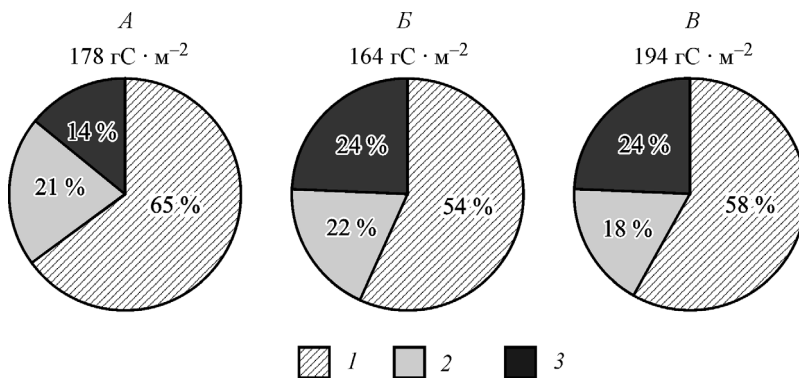


Рис. 22. Распределение углерода растительного опада по основным фракциям в хвойно-лиственном (А); ельнике разнотравно-черничном (Б); ельнике зеленомошном (Б).

1 — наземный листово-древесный (хвоя, листья, ветви, шишки), 2 — растения напочвенного покрова, 3 — опада корней, в рамке — общая масса углерода (по: Продуктивность ..., 1975).

тивной фракции, главным образом, опада листьев осины и березы.

В формировании наземного опада, помимо древесного яруса активно участвуют растения напочвенного покрова, масса которого составляет 74 ± 4 в хвойно-лиственном и 78 ± 1 г · м⁻² в еловом насаждениях. Доля участия внеярусной растительности в формировании наземного опада, в частности, эпифитных лишайников, незначительна и составляла по нашим данным 0.1—1.0 % от наземного опада древесного яруса.

Значительная часть общего опада в лесных фитоценозах представлена подземными органами растений. В хвойно-лиственном насаждении они составляют 16 и в еловом — 24.5 %.

Количественные характеристики годичного поступления ОВ на поверхность почвы или вглубь ее профиля послужили исходными данными для оценки интенсивности входного потока углерода в почву, для чего был произведен пересчет фитомассы опада на углеродный эквивалент. Она составила 178 в хвойно-лиственном и 164 гС · м⁻² · год⁻¹ в еловом насаждении. Максимальное количество углерода поступает с наземным древесным опадом и составляет 115 ± 14 гС · м⁻² · год⁻¹ в хвойно-лиственном насаждении и 89 ± 11 гС · м⁻² · год⁻¹ в еловом (рис. 22). Доля углерода травяно-кустарничковой и моховой растительности, согласно данным по массе их опада, составляет 21 и 24 %. Поступ-

ление углерода от подземной части органов фитоценозов, составляет 14 и 22 % соответственно в хвойно-лиственном и еловом насаждениях.

4. 4. Разложение растительных остатков

Поступающий на поверхность почвы растительный опад подвергается биологической трансформации, в основном различными группами почвенных беспозвоночных, грибами и микроорганизмами. При этом одна часть его разлагается до CO_2 , а другая переходит в лесную подстилку. Интенсивность разложения и накопления мертвого ОВ, образующегося в результате ежегодного опада и отмирания растений, является важным показателем интенсивности биологического круговорота (Карпачевский, 1981; Богатырев, 1996).

Скорость трансформации растительных остатков колеблется в широких пределах в зависимости от совокупности разнообразных факторов (вещественного состава остатков, деятельности биоты, условий среды) и возрастает от подзолистых к дерново-подзолистым, бурым лесным и аллювиальным дерново-луговым почвам (Гришина и др., 1991). Д. С. Орлов с сотр. (1996) все факторы, влияющие на интенсивность трансформации растительных остатков, подразделяет на две группы. В первую группу входят факторы, влияющие на жизнедеятельность почвенной биоты, и соответственно лимитирующие или интенсифицирующие процесс разложения и гумификации, согласно закону оптимума. К ним относятся температурный и водный режим, химическая реакция среды, обеспеченность биоты элементами питания в почве, наличие токсинов или стимуляторов. Ко второй группе факторов относится устойчивость органических соединений к химическим и биохимическим воздействиям. К их числу принадлежат структурные особенности молекул, состав минеральных компонентов и пр.

Отношение массы подстилки к массе опада $\left(\frac{П}{О}\right)$, используют для оценки скорости разложения опада и высвобождения химических элементов. Чем выше индекс $\frac{П}{О}$, тем меньше интенсивность биологического круговорота в той или иной экосистеме (Пономарева, Плотникова, 1980; Никонов, Лукина, 1994,

и др.). Наиболее замедленное преобразование растительных остатков, с коэффициентом равным 10 и более, наблюдается в хвойных насаждениях северной тайги. В заболоченных лесах он достигает 20—30, а в условиях благоприятствующих разложению опада — южной тайге — не превышает 3—5 (Родин, Базилевич, 1965). В лесах зеленомошной группы типов леса в средней тайге, по данным К. С. Бобковой (Эколого-физиологические ..., 1989), подстилочно-опадный коэффициент составляет 13—19. Этот диапазон оценок находится в соответствии с результатами исследований на экспериментальных участках: в хвойно-лиственном насаждении индекс равен 12.6, а в ельнике черничном — 17.1, что свидетельствует о заторможенных темпах минерализации растительных остатков, особенно в ельнике, в котором превалирует опад хвои.

Интенсивность разложения ОВ зависит от реактивной способности субстрата (Кобак, 1988). Она различна и определяется химическим составом растений. Высокреактивные соединения (олигосахариды, спирты) являются источником вещества и энергии для очень большой группы микроорганизмов, вследствие чего они быстро разрушаются. Наименее реактивноспособные соединения могут использоваться только специфическими микроорганизмами, вследствие чего их деструкция усложняется и замедляется. Полисахариды разрушаются значительно медленнее, чем олигосахариды, очень медленно разлагается лигнин (в его минерализации участвуют в основном грибы и некоторые группы микроорганизмов и актиномицетов) и еще медленнее — соединения липоидной природы (кутин и особенно суберин). Поэтому в лесу можно часто заметить отмершие стволы подроста хвойных, превратившиеся в полые трубки с целиком сгнившей древесиной и сохранившейся корой.

Нами был проведен биохимический анализ растительного опада (станция агрохимической службы «Сыктывкарская»), а именно листьев осины, до и после периода годового разложения. Листья были собраны в хвойно-лиственном насаждении сразу после опада и высушены до воздушно-сухого веса. Часть из них хранилась до анализа в тканевых мешочках, а часть — заложена в подстилку в синтетических мешочках на разложение. В табл. 26 представлены результаты анализа определения содержания некоторых форм олиго- и полисахаридов, а именно водорастворимых сахаридов ($C_6H_{12}O_6 + C_{12}H_{22}O_{11}$), крахмала ($(C_6H_{10}O_5)_n$) и клетчатки ($(C_6H_{10}O_5)_n$), как наиболее распространенных структурообразователей растительных тканей, за

Таблица 26

**Результаты биохимического анализа листьев осины
до и после разложения (годовая экспозиция)**

Листья осины	% от абс. сух. веса		
	водорастворимые сахараиды	крахмал	клетчатка
До разложения	1.3 ± 0.0	2.1 ± 0.1	27.1 ± 0.6
После разложения	0.78 ± 0.0	1.8 ± 0.2	25.4 ± 0.8

годовой период. По этим веществам мы попытались проследить влияние процесса минерализации на углеводный состав растительных остатков и степень устойчивости их отдельных форм.

Судя по количеству углеводов до и после разложения, за годовую экспозицию в естественных условиях происходят значительные их потери, особенно более энергетически доступных форм, а именно водорастворимых сахаридов (38 %). Далее, по мере увеличения устойчивости к деструкционным факторам, следуют крахмал (13 %) и клетчатка (6 %). Однако при подобных анализах следует учитывать не только процент изменения от массы абсолютно-сухой навески, но и фактическое изменение содержания вещественного состава в весовых единицах в расчете на количество убывшего ОВ в результате процессов разложения и выщелачивания листового опада. Эта величина будет характеризовать внутренние стороны процесса изменения их содержания в ходе разложения.

В проведенном эксперименте годовые потери массы листьев осины, при исходном значении 10.02 ± 0.03 и конечном 6.57 ± 0.5 г, составили 34.4 ± 5 % (повторность 14-кратная). Подставляя процентные величины концентрации анализируемых форм углеводов в массу исходного и конечного материала, оказалось, что соотношение реальных величин убыли по их массе меняется. А именно, максимальные весовые потери свойственны крахмалу (67 %), немного меньшие — водорастворимым сахаридам (62 %) и минимальные, — как и при процентных расчетах, — клетчатке (38 %). Последняя форма углеводов, как более устойчивая к деструкции, сохраняет устойчивость в наибольшей степени по сравнению с двумя первыми. Количественное изменение процентного соотношения по массе крахмала и водорастворимых сахаридов объяснить сложнее, так как их гидролиз и окисление происходят под совокупным действием множества физико-химических и биологических факторов. Можно предположить, что

причина большей убыли в содержании крахмала кроется в его подверженности гидролизу (вещественной убыли), при котором образуются водорастворимые сахараиды. Это приводит к адекватному увеличению состава последних в анализируемых образцах. К тому же дополнительным источником водорастворимых сахараидов, фиксируемых при анализе, может быть отмершая биомасса микроорганизмов, обильно поселяющихся на растительных остатках и потребляющих их.

Переходя с рассмотрения вещественного на компонентный (фракционный) состав опада отметим, что он представляет собой смесь фитомассы разной степени доступности для микроорганизмов. Вполне естественно, что наиболее быстро минерализуются растительные остатки, богатые растворимыми углеводами, белками, жирами и бедные лигнином. В лесных фитоценозах наиболее интенсивно минерализуется опад трав, мхов, листьев (Подзолистые почвы ..., 1979). Они более богаты азотом, фосфором, калием и кальцием, содержат мало дубильных и смоляных веществ. Значительно медленнее разлагается кора и ветви, поэтому они встречаются даже в нижних слоях подстилки.

Н. И. Германовой (2000) для сравнения скорости разложения ОВ предлагается условное разделение опада по химическому составу на три группы: трудноразлагаемые растения с длительным (в несколько лет) периодом разложения, теряющие за первый год не более 40 % исходной массы (опад древесного яруса — сучья березы, ели, сосны, хвоя ели и сосны, а также мхи). В группе II — растения, теряющие за год 40—60 % первоначальной массы и значительно быстрее минерализующиеся (листья березы, осины, стебли кустарничков, хвощ, щитовник и др.). В основном эти растительные остатки участвуют в формировании почвенного гумуса. В группе III — мягкие травянистые растения, теряющие за 60—90 % массы, т. е. почти полностью разлагающиеся в течение года. Это доступный фонд питательных элементов для вегетирующих растений и микроорганизмов.

Известно, что к наиболее многочисленным по числу видов организмам, выполняющим функции разрушения ОВ и его минерализации относятся насекомые и микроорганизмы (Козловская, 1976; Арчегова, Козловская, 1983; Бабьева, Зенова, 1983; Евдокимова, 1995, и др.). Начальная неполная переработка растительных остатков осуществляется в основном комплексом почвенных беспозвоночных животных, а конечная минерализация ОВ — разными функциональными группами микроорганизмов (Козловская, 1976). Для лесов бореального пояса процессы

минерализации растительных остатков во многих местообитаниях ослаблены (Уткин, 1975). Разложение растительных остатков является первой фазой процесса гумусообразования (Кононова, 1963; Курчева, 1971). Личинки разных групп насекомых, черви, используя опад в пищу, измельчают его, изменяют химический состав, перемешивают с почвой, иногда затаскивая на глубину. Насекомые увеличивают зольность опада, содержание в нем азота и восстановительную способность и уменьшают содержание гемицеллюлозы и целлюлозы (Карпачевский, 1981; Бабьева, Зенова, 1983). Велика в разложении опада роль дождевых червей (*Lumbricidae*), изоляция от которых в 2—3 раза замедляет разложение листьев (Козловская, 1976; Арчегова, Козловская, 1983). Согласно данным Г. А. Заварзина (2003), опад является областью развития гидролитических аэробных организмов. В связи с тем, что опад представлен в основном лигноцеллюлозой, здесь обильно развиваются сапрофитные грибы (*Alternaria*, *Cladosporium*), а в нижележащем гумусовом слое доминируют *Penicillium*, *Trichoderma*, *Fusarium*. Как показали исследования скорости разложения листового опада, помещенного в сетки с ячейками разного размера, в грубогумусной почве, каковой является подзолистая почва, ведущую роль в процессе деструкции имеет микрофауна (размеры 0.02—1.28 мм, по: Бабьевой, Зеновой, 1983) и микрофлора.

Результаты изучения почвенной микрофауны в исследуемых и близких к ним по структуре насаждениях (Смоленцева, 1979; Мелехина, 2001) показали, что почвенные беспозвоночные распространены в основном в органогенном слое почвы. Среди изученных групп мелких членистоногих преобладали сапрофаги (клещи и ногохвостки) — около 90 %. Почвенное население более крупной размерности в изучаемых ельниках (мезофауна — 1.28—10 мм) представлено всеми основными группами постоянных обитателей таежных почв: дождевыми червями, многоножками, наземными моллюсками, жуужелицами и стафилинидами.

Разложение опада ведет к сукцессии микроорганизмов. В начальной стадии развиваются плесневые грибы и сапрофитные бактерии, потребляющие крахмал, протеины, гемицеллюлозы (Рыбалкина, Кононенко, 1959; Александрова, 1980). На второй фазе преобладают специализированные формы бактерий, потребляющих минеральные формы азота и целлюлозу. Слизистая масса миксобактерий в процессе отмирания и разложения образует бурые аморфные ГВ. Продукты разложения опада грибами

служат субстратом для микофильных бактерий. На заключительной стадии обильно развиваются актиномицеты, использующие трудноразлагающиеся компоненты растительных тканей и новообразованные ГВ.

Кроме аэробных микроорганизмов большое значение в деструкции органики имеют анаэробы, распространенные в плохо аэрируемых и переувлажненных почвах на поверхности почвенных агрегатов, а при нормальных условиях внутри их (Верховцева и др., 2004).

ГВ, несмотря на относительную устойчивость, также подвержены разложению со стороны специфической группы микроорганизмов, названной академиком С. Н. Виноградским (1952) «автохтонной». Установлено, что к ним относятся артробактеры и нокардии (Теппер, 1976, цит. по: Заварзин, 2003). Другие исследователи связывают эти процессы с деятельностью всего микробного комплекса почвы (Александрова, 1980, и др.). Согласно Л. Н. Александровой (1980), в разложении гумуса основным агентом является деятельность актиномицетов. Этот процесс существенно ускоряется, если в ассоциации актиномицетов развиваются некоторые бактерии (например, *Pseudomonas fluorescens*).

Исследованиями Ф. М. Хабибуллиной (2001) показано, что в подзолистой почве ельника чернично-зеленомошного средней тайги, насчитывается 52 вида сахаролитических микромицетов, среди которых преобладали представители родов *Penicillium*, *Mucor*, *Mortirella*. Целлюлозоразрушающие грибы представлены 16 видами. Доминируют в этой группе роды *Trichoderma* и *Chaetomium*. Межсезонные колебания численности грибов наблюдаются по всему профилю подзолистой почвы, но их максимум регистрируется в гумусовом горизонте и подстилке (до 100 см). Автором отмечается, что микромицеты доминируют среди микроорганизмов-целлюлозолитиков и составляют около 83 % от общего их количества.

Исследования почвенной микрофлоры в Республике Коми (Стенина, 1970; Смоленцева, 1979) показали, что среди изученных групп микроорганизмов преобладают неспороносные флюоресцирующие бактерии — 80.5 % общей численности. Остальную часть составляют желто-пигментные бактерии, миксобактерии и бациллы. Вертикальное распределение микроорганизмов по подстилке неравномерно и отражает стадии разложения ОВ (Подзолистые почвы ..., 1979). Различен и качественный состав в органогенных и минеральных горизонтах. Верхние слои изоби-

луют флюоресцирующими бактериями. Желто-пигментные бактерии и бациллы, характерные для более поздних стадий разложения ОВ, преобладали в нижнем горизонте подстилки. В горизонте А₂, вниз по профилю почвы количество микроорганизмов резко уменьшается: с глубины 50 см они практически исчезают. Присутствие в почвах в большом количестве флюоресцирующих бактерий свидетельствует о неглубоких процессах превращения ОВ, приводящих к разрушению легкогидролизуемых соединений целлюлозы и гемицеллюлозы растительных тканей. Опад же в хвойных фитоценозах характеризуется содержанием трудногидролизуемых веществ (Фролова, 1965). В результате распад органических остатков задерживается на начальных стадиях.

Несмотря на активное участие организмов в разложении растительных остатков, в умеренном климатическом поясе интенсивность разложения опада и подстилки даже в лучших местообитаниях не превышает 50—75 % (Уткин, 1975). Полевые опыты с разложением листового опада с использованием отпугивающих беспозвоночных веществ (парафин, толуол, нафталин) способствовали получению информации о вкладе абиотических факторов. По данным Г. Ф. Курчевой (1971), в лесостепных дубравах России на долю абиотических факторов в разложении фитодетрита приходилось в разные годы от 12 до 23 %, на долю микроорганизмов — 11—15 %, микрофауны — 24—37 %, мезофауны — 29—49 %; сапрофаги здесь могут утилизировать 10—40 % от общего годовичного опада. Более скромным этот вклад оказывается в условиях подзоны средней тайги Республики Коми, который, по результатам аналогичного двухгодового эксперимента, проведенного в сосново-еловом древостое, оказался равным 4.6 % для листьев березы, 9.4 % для хвой ели и 9.6 % для хвой сосны (Смоленцева, 1979).

Скорость разложения определяется также величиной отношения C/N в подстилке и растительном опаде (Никонов, Лукина 1994; Ведрова и др., 2000). Показатель C/N — одна из характеристик биохимического состава растительных остатков (Аристовская, 1965; Курчева, 1971; Козловская, 1976, и др.). Низкая степень разложения древесного опада характеризуется высоким значением этого показателя, равного 57, для кустарничков он составляет 34. Промежуточное положение по этому показателю занимают мхи — C/N равно 39. Таким образом, опад древостоя, кустарничков и мхов характеризуется потенциально низкой степенью разложения. Согласно Т. В. Аристовской (1965), чтобы

распад растительных остатков происходил достаточно быстро значение C/N не должно превышать 25—30.

В лесных сообществах таежной зоны, важную роль в деструкции растительных остатков играет выщелачивание водорастворимых ОБ. Растворенный органический углерод (РОУ) существенно важен во многих биогеохимических процессах в почвах. Это главный пищевой субстрат для микробных сообществ (Quails, Haines, 1992; Никонов, Лукина, 1994), он во многом определяет реакцию почвенных вод, контролирует доступность питательных элементов для растений и микроорганизмов через формирование комплексов. Состав РОУ лизиметрических вод отражает биологическую продуктивность, интенсивность биохимического разложения, физико-химическую адсорбцию и транспортные процессы в почве.

Выщелачивание и минерализация ОБ до CO_2 — два отдельных механизма потерь массы опада. Однако, из-за трудности дифференциации этих механизмов в природных условиях, массовые потери в исследованиях разложения подстилки и опада обычно измеряется как единый процесс. Наибольший выход водорастворимых продуктов наблюдается при разложении травянистых остатков (Арчегова, Козловская, 1983). В составе лизиметрических вод лесных почв находят сложные органические кислоты, которые относят к гуминовым или предгуминовым веществам, состоящих из продуктов разложения и микробных остатков (Guggenberger, Zech, 1994). В условиях подзоны средней тайги продукты вымывания представлены в основном низкомолекулярными соединениями, в частности, органическими кислотами (лимонной, щавелевой, янтарной и др.). Эти кислоты способны образовывать устойчивые растворимые комплексы по типу хелатной связи с минеральными элементами (Фролова, 1965).

Длительность разложения хвойного опада оценивается исследователями различно. Согласно работам некоторых авторов (Ведрова и др., 2000; Смагин и др., 2001), опад еловой и сосновой хвои минерализуется за 3—8 лет. Э. Ф. Ведровой с сотр. (2000) выявлено, что при близкой интенсивности опада в хвойных и лиственных (кроме ели) древостоях запас углерода в подстилках насаждений осины и березы в 2.5—4 раза ниже. В целом под кронами хвойных, по данным тех же авторов, накапливается 4—5 летняя масса опада, под лиственными 1.5—2-летняя. Большие запасы ОБ на поверхности почвы под хвойными насаждениями обусловлены замедленной скоростью

деструкции ($0.18—0.24 \text{ т}\cdot\text{год}^{-1}$) по сравнению с лиственными ($0.38—0.39 \text{ т}\cdot\text{год}^{-1}$).

Исследования разложения опада, проведенные в хвойных сообществах подзоны средней тайги, немногочисленны. В ельниках зеленомошных Республики Коми величина годичной деструкции древесного опада составляет 32.9 % (Продуктивность .., 1975), в сосново-еловых 30 % (Смоленцева, 1979). Согласно данным К. С. Бобковой с сотр. (Эколого-физиологические .., 1989), скорость разложения надземной части опада хвойных насаждений средней тайги в первый год составляет 15—30 %, в результате чего происходит образование грубогумусной мощной подстилки (от 5 до 20 см). В лиственно-еловом насаждении средней тайги скорость разложения опада древесного и травяно-кустарничкового ярусов в среднем составляет 46.6 % (Пристова, 2003), что несколько выше, чем в хвойных.

Деструкция растительного ОВ в хвойно-лиственном насаждении (ППП № 4) исследовалась на фракциях опада, играющих главную роль в его общей массе (кроме стволовой части деревьев, относящихся к отпаду), т. е. хвои ели и сосны, листьев осины и березы, их ветвей и коры. Результаты показали, что в течение года наиболее интенсивно разлагается активная часть опада: листья березы ($37.9 \pm 1.4 \%$), осины ($34.4 \pm 5 \%$). Медленнее разлагается хвоя сосны и ели (26.7 ± 4.2 и $12.6 \pm 1 \%$), вследствие большего содержания в ней лигнина и смолистых веществ. Компоненты древесного опада, относящиеся к неактивной фракции, распадаются очень медленно. К примеру, потеря веса ветвей осины диаметром 3—5 мм составила 18.1 ± 1.9 , ели — $16.8 \pm 1.3 \%$. Эти данные характеризуют результаты эксперимента по разложению отдельных компонентов листового опада в нейлоновых мешочках, находящихся в прямом контакте с подстилкой.

Эксперименты по разложению смешанного опада в рамках с сетчатым дном, когда его компоненты закладывались на поверхность минерального субстрата, показали несколько иные результаты. В связи с тем, что сверху рамки существовал барьер в виде синтетической ткани, препятствующей попаданию новых порций опада и ухудшающей свободное проникновение почвенной микрофауны, скорость разложения компонентов опада оказалась несколько ниже, чем при закладке их в мешочки (табл. 27). Несмотря на это, при снятии экспериментальных рамок, отделении от минеральной массы и разборе опада, в них были обнаружены различные представители лесной мезо- и микрофауны, та-

Таблица 27

**Потеря массы при разложении основных компонентов
древесного опада, %**

Компонент опада	Хвойно-лиственное насаждение		Ельник черничный за год
	за 4 месяца	за год	
Ель			
Хвоя	13.9 ± 2.9	16.6 ± 1.3	22.0 ± 0.9
Ветви	—	11.5 ± 2.4	9.1 ± 1.0
Шишки	4.4 ± 0.9	4.9 ± 1.3	3.9 ± 0.7
Кора	—	2.6 ± 0.3	2.5 ± 0.1
Сосна			
Хвоя	14.7 ± 3.5	21.8 ± 2.9	26.0 ± 1.3
Кора	5.7 ± 2.0	7.7 ± 3.1	6.9 ± 2.4
Шишки	5.1 ± 1.4	7.1 ± 4.2	6.0 ± 3.3
Осина			
Листья	20.2 ± 4.1	24.2 ± 1.1	—
Ветви	—	11.5 ± 3.4	—
Береза			
Листья	30.2 ± 5.6	34.8 ± 8.8	35.7 ± 7.1
Ветви	4.1 ± 2.3	4.7 ± 1.9	5.6 ± 0.8
Кустарнички, травы			
Черника	—	63.0 ± 5.9	51.0 ± 4.1
Брусника	—	—	29.8 ± 1.4
Разнотравье	—	61.0 ± 5.1	56.0 ± 3.8
Мхи зеленые	—	32.0 ± 4.3	28.0 ± 3.1
Мхи политриховые	—	—	26.0 ± 2.6
Подстилка	—	30.0 ± 0.6	15.6 ± 3.0

Примечание. — не определяли.

кие как пауки, жуки, многоножки, мелкие черви и др. Опад имел характерный запах плесневых грибов, скопления которых в виде белых гифов в большом количестве наблюдались на растительных остатках и минеральном субстрате. Листья (хвоя) древесных растений побурели и стали более ломкими по сравнению с исходным растительным материалом. Поэтому в целом можно заключить, что условия и результаты эксперимента были близки к полученным в натуральных условиях и позволяют судить о тенденциях процесса разложения растительных остатков.

Как видно, процесс разложения опада происходит неравномерно в течение заданного срока опыта (табл. 27). Наибольшая

потеря массы компонентов опада наблюдается в первые месяцы разложения, что соответствует литературным данным (Кононова, 1963; Кобак, 1988; Германова, 2000, и др.). Максимальная интенсивность разложения из исследованных компонентов опада за 4 мес экспозиции свойственна листьям березы и осины (30 и 20 % соответственно), медленнее происходит разложение хвои (сосны — 15 %, ели — 14 %). Минимальная скорость разложения характерна для неактивной фракции — ветвей и шишек.

С увеличением срока экспозиции опада в природных условиях процесс разложения замедляется, что, согласно К. И. Кобак (1988), связано с расходом легкоподвижных или высокореактивных веществ в растительных остатках и относительным увеличением доли стойких лигно-целлюлозных соединений.

В итоге за один год опыта потеря массы листьев березы в процессе разложения составила 35 %, осины — 24, хвои ели — 17, хвои сосны — 22 %. Ветви этих древесных растений за год теряют от 5 до 12 %, шишки — 5—7 %. Средняя величина годового разложения от общей суммы исследуемых компонентов опада в данном эксперименте составила 15 %. Основная масса растительных остатков разлагается в теплый летне-осенний период. Однако еще раз оговоримся, что в опыте с помещением фракций опада в нейлоновые мешочки, имеющими прямой контакт с подстилкой и ее обитателями, величина разложения оказалась выше в 1.1—1.5 раза и ближе к имеющимся данным по региону.

Скорость разложения растительных остатков травяно-кустарничкового яруса несколько выше, чем древесных растений и колеблется от 26 до 63 % в год и растения располагаются по убыванию в следующий ряд разнотравье > черника > брусника > зеленые мхи > кукушкин лен. Потери в весе подстилки составляют 16—30 % (табл. 27). По Т. А. Пристовой (2003), на территориально близком экспериментальном участке стационара в лиственнично-хвойном насаждении. Согласно ее данным, скорость разложения компонентов опада растений травяно-кустарничкового яруса варьирует от 16 до 77 % в год. Наибольшей скоростью разложения отличается разнотравье, менее интенсивно разлагаются злаки. У мхов ежегодное поступление ОВ в подстилку происходит за счет отмирающих нижних частей надземных органов и ризоидов. По убыванию скорости разложения компоненты опада располагаются следующим образом: бодяк разнолистный > майник > костяника > герань лесная > ятрыш-

ник > золотая розга > седмичник > черника > полевица тонкая > кукушкин лен.

Исследованиями Л. О. Карпачевского (1981), Л. Г. Богатырева (1996), Э. Ф. Ведровой (1997) показано, что подстилка представляет собой очень динамичное образование. Нашими исследованиями установлено, что за 5 мес подстилка минерализуется на 1—7 %. Степень минерализации зависела от состава (слабее разлагалась сфагновая подстилка — 0.8—1.0, сильнее зеленомошная — 5.4—7.4 %). В ранее проведенных исследованиях по разложению подстилки в ельнике зеленомошном средней тайги показано, что за год минерализуется 14.7 % от исходной массы (Продуктивность ..., 1975). Расхождение результатов связано с различием сроков экспозиции и погодными условиями. Вегетационный период 2003 г., когда проводилось исследование, был влажным и прохладным (раздел 2. 2).

Скорость разложения растительного материала в почвенном профиле ниже, чем на поверхности. Однако разложение растительных остатков в толще почвы сопровождается большим новообразованием ГВ по сравнению с разложением на поверхности (Костычев, 1949; Фокин, 1974). Согласно нашим данным, тонкие (1—2 мм) и нитевидные корни (<1 мм) сосны разлагаются за год в среднем на 11, ели — 10 %.

Химический состав растительного опада значительно меняется в процессе разложения. Основную часть при потере веса в результате разложения за год составляет органический углерод (Лесные экосистемы ..., 2002). Снижение массы углерода в процессе превращения растительных остатков составляет около 50 %, что связано с вымыванием водно-растворимых низкомолекулярных веществ и биологическим разрушением (Пристова, 2003). Содержание углерода снижается у листьев березы с 50.6 до 45.6 %, осины — с 50.7 до 43.1, кустарничков — с 51.1 до 42.3 %.

Для описания процессов минерализации ОВ почвы используют различные эмпирические модели. В основе их лежит либо один, либо несколько комплексных эмпирических коэффициентов k в выражении $[e^{-kt}]$, указывающих величину массовых потерь растительных остатков через определенное время (Olson, 1963). Для описания процесса разложения ОВ компонентов опада мы использовали экспоненциальное уравнение (9):

$$\frac{C_t}{C_0} = e^{-kt}, \quad (9)$$

по которому рассчитывали константу скорости разложения для отдельных компонентов опада (k , год⁻¹) (Ведрова и др., 2000; Смагин и др., 2001):

$$-k = \frac{\left(\ln \frac{C_t}{C_0} \right)}{t} \quad (10)$$

где C_0 и C_t — запас углерода в начале и в конце периода разложения (кг С · м⁻²), t — длительность периода разложения (год).

Константы скорости разложения растительных остатков на поверхности и в толще почвы, определенные в полевых условиях (k , год⁻¹) (табл. 28), соответствуют литературным данным (Продуктивность ..., 1975; Ведрова и др., 2000; Смагин и др., 2001). Максимальная скорость разложения характерна для растений напочвенного покрова, минимальная — отмершим корням.

Данные, приведенные в табл. 28, мы использовали для определения интенсивности разложения растительных остатков, которую определяли исходя из уравнения

$$\Delta C = C_0(1 - e^{-kt}), \quad (11)$$

где ΔC — интенсивность разложения, г С · м⁻² · год⁻¹, C_0 — количество углерода в исходных образцах опада (г С · м⁻²), рассчитанное по его массе (раздел 4. 2).

Результаты расчетов приведены в табл. 29. Необходимо отметить, что для расчетов интенсивности разложения опада в обоих насаждениях, кроме данных по массе углерода, поступающих с отдельными компонентами (раздел 4. 2), были взяты обобщенные данные по потере массы за годовой срок, полученные в эксперименте по разложению опада на минеральном субстрате.

Всего за первый год разложения листовой опад теряет 20.3 г С м⁻² в хвойно-лиственном насаждении и 15.9 г С м⁻² в ельнике черничном. При этом в первом случае большее участие в минерализации опада принимают осина и сосна (38.5 и 24.8 %), с примерно равным соотношением доли ели и березы (18.2 и 18.5 %). В ельнике черничном основные потери углерода происходят за счет ели (50.6 %) и березы (29.8 %). Причины более замедленного возврата углерода опада в ельнике черничном обсуждались выше и связаны с более инертным к разложению

Таблица 28

**Константы скорости разложения (*k*) растительных остатков
в хвойно-лиственном насаждении**

Вид растительных остатков	Потеря массы при разложении, %	<i>k</i> , год ⁻¹
Лесная подстилка	7	0.17
Компоненты наземного древесного опада, в среднем	15	0.16
Напочвенный покров	55	0.80
Подземная мортмасса (в среднем для корней ели и сосны)	10	0.11
Мортмасса в целом	22	0.26

химическим составом компонентов опада (хвои ели) и с меньшим его поступлением на поверхность почвы.

Добавляя к нашим данным оценки интенсивности разложения опада напочвенного покрова и корней ели и сосны, мы провели приблизительный расчет общих потерь углерода, совершающихся за счет выщелачивания и минерализации этих компонентов растительного опада. В итоге выявлено, что годовые потери, из учтенных компонентов опада, в исследуемых на-

Таблица 29

**Годовые потери углерода при разложении компонентов
листового опада в ельниках (г С м⁻² год⁻¹)**

Древесная порода	Компоненты опада				Всего
	листья (хвоя)	ветви	кора	шишки	
Хвойно-лиственное насаждение					
Ель	2.98	0.47	0.04	0.21	3.70
Сосна	3.76	0.67	0.30	0.32	5.05
Осина	6.83	1.00	—	—	7.83
Береза	3.70	0.05	—	—	3.75
Итого	17.27	2.19	0.34	0.53	20.33
Еловое насаждение					
Ель	7.01	0.74	0.01	0.29	8.05
Сосна	0.86	0.17	0.06	0.01	1.10
Осина	1.74	0.24	—	—	1.98
Береза	4.67	0.07	—	—	4.74
Итого	14.28	1.22	0.07	0.30	15.87

Примечание. — данные отсутствуют.

саждениях близки и составили 43.4 в хвойно-лиственном и 41.1 г С м⁻² в ельнике разнотравно-черничном.

Следует принимать во внимание то, что реальные годовые величины потерь углерода будут несколько выше по причине отсутствия данных по разложению неучтенных компонентов годичного опада, разлагающихся компонентов опада 2-го, 3-го и более ранних лет, потерям в ходе минерализации ГВ и отпадающей древесины, которая не входит в состав опада и подстилки. Кроме того, в эксперименте по разложению, опад первого года оказывается изолированным от общего процесса трансформации и контакта с компонентами фитодетрита, поступивших в почву ранее, что в некоторой степени может исказить реальные процессы разложения.

Оставшаяся неразложившаяся часть растительных остатков формирует лесную подстилку, стратиграфически представляющую собой этапы их разложения и начало перехода в устойчивые формы ОВ почвы, главным образом в ГВ. Аккумуляция С_{орг} в почве, являющаяся результатом гумификации опада, подстилки и отмерших корней, представляет собой более сложный процесс, чем минерализация, так как помимо реакций метаболизма включает в себя реакции ресинтеза и анаболизма (Кононова, 1963). Первой фазой гумусообразования является разложение растительных и животных остатков до более простых химически индивидуальных соединений, в том числе и до продуктов полной минерализации. Второй фазой является синтез органических соединений с образованием высокомолекулярных ГВ специфической природы. Согласно кинетической теории гумификации, предложенной Д. С. Орловым (Орлов и др., 1996), глубина гумификации находится в функциональной зависимости от количества растительных остатков. Для процесса гумусообразования важное значение имеет состав, оставшейся после годичного разложения массы ОВ. В работе Н. И. Германовой (2000) отмечена почвоулучшающая роль березы.

Исследования М. М. Кононовой (1963) показали, что количество вновь образовавшихся ГВ не превышает 10 % исходной массы опада и в среднем составляет 6. Однако следует учитывать, что не вся масса новообразующихся ГВ сохраняется в почве и поступает в стабильный резервуар почвенного углерода. Часть их (более 1/2) вновь вовлекается в биологические процессы, поэтому ее называют лабильным (биологически активным) гумусом. Другая часть (долговременный вывод ГВ) составляет стабильный резервуар. Из общей массы ПОВ лабильные

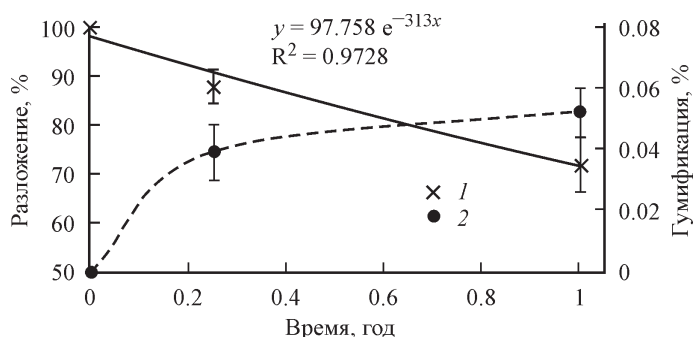


Рис. 23. Данные по деструкции опада (1) и закреплению органического углерода (2) в минеральном субстрате, полученные по результатам годичного полевого эксперимента в рамках.

составляют $\frac{1}{3}$, а стабильные — $\frac{2}{3}$ почвенного резервуара (Кобак, 1988).

Согласно теории А. Д. Фокина (1978) о достройке ГВ, биологически устойчивая часть новообразованного гумуса закрепляется в почве, участвуя в обновлении периферической части молекул собственно ГК почвы, пополняя запас гумуса.

По расчетам К. И. Кобак (1988), сток углерода в почвы земного шара за счет новообразования ГВ составляет $2.5 \cdot 10^{12}$ кг · год⁻¹ или 0.1 % суммарного запаса $C_{\text{орг}}$ почв. Большая часть вновь образовавшихся ГВ ($1.5 \cdot 10^{12}$ кг С) подвергается дальнейшей биологической переработке, в стабильный резервуар поступает около $1.0 \cdot 10^{12}$ кг С.

Гумификация представляет собой совокупность сложных биохимических процессов, полный количественный учет которых в природе затруднителен, мы попытались оценить долю $C_{\text{орг}}$, закрепляющегося в толще минерального субстрата при годовом разложении опада. За меру этой величины мы принимали прирост содержания $C_{\text{орг}}$ в минеральном субстрате, полученную в эксперименте по разложению смешанного опада в рамках. При определении содержания органического углерода в первой партии (экспозиция 4 мес) оказалось, что в субстрате ($n = 5$) закрепилось 0.039 ± 0.009 % $C_{\text{орг}}$, а за год ($n = 16$) эта величина составила 0.052 ± 0.008 %.

На рис. 23 приведены два основных параметра трансформации ОВ типичной подзолистой почвы: деструкция опада и процент закрепляемого при этом в субстрате органического углерода. Данные последнего хорошо описываются экспоненциальной функцией, применяемой при моделировании динамики ОВ почвы.

Данные по поступлению, разложению опада и закреплению $C_{\text{орг}}$ в минеральном субстрате почвы послужили основой для последующих расчетов и моделирования динамики содержания углерода в типичной подзолистой почве (гл. 6). Однако не следует забывать еще об одном важном параметре баланса почвенного углерода, фиксируемом на «выходе» из почвенной системы и замыкающим цикл органического углерода, по которому судят об интенсивности процессов разложения опада и гумуса, жизнедеятельности микроорганизмов и корневой системы растений. Эмиссия CO_2 с поверхности почвы служит важнейшей составляющей общего поступления парниковых газов в атмосферу. Характеристике газовой CO_2 -функции типичной подзолистой почвы ельников посвящена очередная глава.

Глава 5

ЭМИССИЯ CO₂ С ПОВЕРХНОСТИ ПОЧВЫ И ПОТОКИ ЕГО В ПОЧВЕННОМ ПРОФИЛЕ

5. 1. Закономерности выделения CO₂

Выделение CO₂ с поверхности почв является интегральным показателем интенсивности метаболизма почвенных животных, микроорганизмов и корней растений, а также физико-химических процессов. Количество CO₂, выделяемое различными почвами, определяется различными факторами, как биологически — стадией развития и темпом жизнедеятельности почвенной флоры и фауны, дыханием корней, так и климатическими — температурой, влажностью воздуха и почвы, количеством поступающих осадков, ветром и др. (Кобак, 1988; Макаров, 1988). Интенсивность эмиссии CO₂ из почвы, являясь показателем почвенно-биологических процессов, служит одним из факторов продуктивности фитоценоза (Смирнов, 1955; Мина, 1957). Как правило, наиболее продуктивные насаждения характеризуются более интенсивным выделением CO₂ из почв (Кобак, 1988).

Нами изучалась суточная и сезонная динамика эмиссии CO₂ с поверхности почвы в периоды июль, сентябрь—октябрь 2000 г., май—октябрь 2002 и 2003 гг. и июнь—июль 2004 г. в хвойно-лиственном насаждении и ельнике разнотравно-черничном на территории Ляльского лесозоологического стационара. Задачи исследования в разные годы менялись. В 2000 г. проводилась работа по оценке вклада растений напочвенного покрова в общий эмиссионный поток CO₂ с поверхности почвы хвойно-лиственного насаждения, включая его связь с освещенностью. В 2002—2003 гг. исследовалась динамика суточного и сезонного (май (июнь)—октябрь) изменений ПД и его зависимость от гидротермических условий почв в обоих исследуемых насаждениях.

Погодные условия периодов измерения характеризовались как жаркие в 2000 и 2004 гг., прохладные в 2002 и теплые в 2003 г. (раздел 2. 1). Количество выпавших осадков, в основном было ниже нормы и составляло 0—60 % в июле—сентябре 2000 г., 79 % в 2002 г. и 87 % в 2003 г. Динамика экологических факторов (влажности и температуры почвы) приведена в гл. 3. В связи с изменениями погодных и гидротермических условий почвы, фаз развития фито— и микробценоза динамично протекает и процесс выделения CO_2 с поверхности почвы. Как известно, интенсивность выделения потока CO_2 с поверхности почвы обнаруживает выраженные суточные и сезонные колебания. Для нахождения среднесуточных значений эмиссии CO_2 с поверхности почвы фитоценоза мы брали средние данные потока по пяти (ППП № 4) и четырем постоянным точкам наблюдения (ППП № 38). Имеющееся количество полученной информации позволило выявить основные тенденции процесса эмиссии CO_2 подзолистой почвой и его зависимости от гидротермических условий. На рис. 24 приведен пример сезонной динамики выделения CO_2 подзолистой почвы хвойно-лиственного насаждения.

Выявлено, что с начала сезона происходит увеличение количества выделяющегося CO_2 из почвы в середине мая, после схода снега с $0.10\text{—}0.20 \text{ гСО}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, постепенное в 2002 и более резкое в 2003 гг., достигая максимума в июле—августе до $1.0\text{—}1.5 \text{ гСО}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ и последующее постепенное снижение к осени (в конце октября $0.04\text{—}0.10 \text{ гСО}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$). Подобный ход кривой сезонной динамики эмиссии CO_2 из почв лесных сообществ отмечался В. Н. Смирновой (1955), К. И. Кобак (1988), Б. Н. Макаровым (1988), А. В. Смагиным (1999) и др., согласно данных которых, изменения ПД связаны с сезонным различием гидротермического режима и интенсивности биологических процессов в почве. Как известно, июль—начало августа — период максимального развития биоты, когда эмиссия CO_2 из почвы достигает своих наибольших абсолютных значений (Смирнов, 1955; Кобак, 1988; Макаров, 1988; Смагин, 1999; Мамаев, Молчанов, 2004; Кузнецов, 2010; Осипов 2011, и др.). Согласно наших исследований, этот период соответствует максимальному накоплению тепла в верхних слоях почвы.

В исследуемых нами еловых сообществах, развивающихся в условиях достаточной и повышенной влажности почвы (раздел 3. 2), в основном отмечалась прямая положительная коррелятивная зависимость скорости эмиссии CO_2 от температуры почвы, особенно ее верхней части. Форма кривых интенсивно-

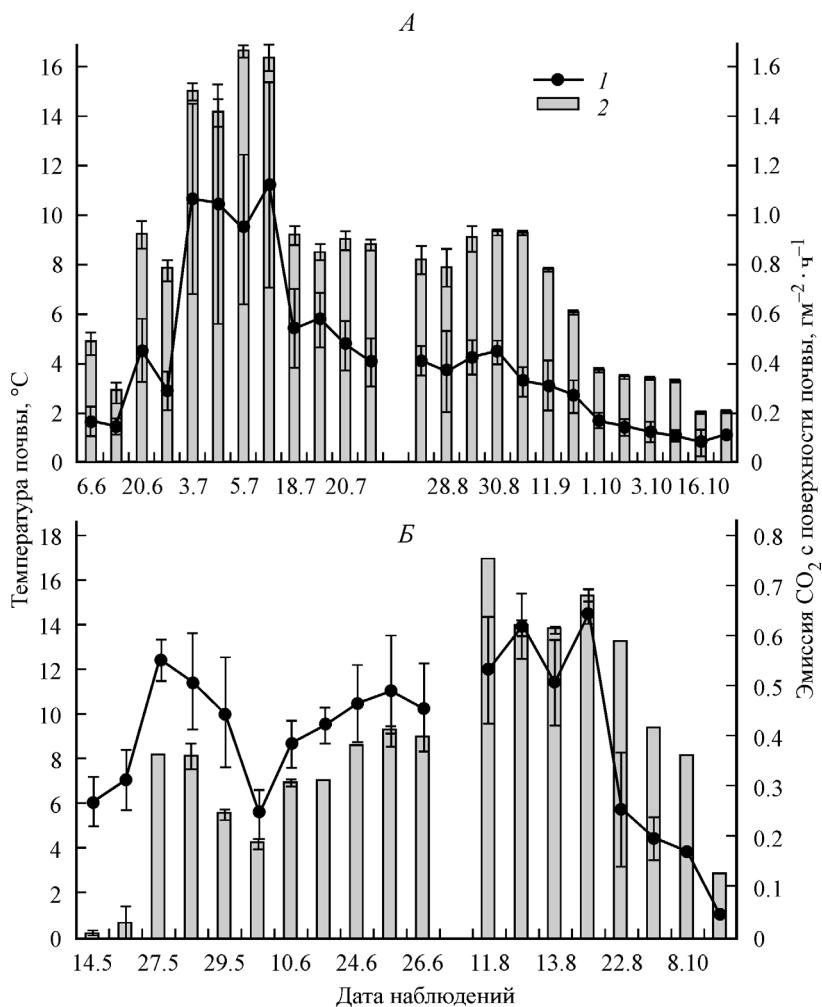


Рис. 24. Сезонная динамика эмиссии CO₂ подзолистой почвы в 2002 г. (А) и 2003 г. (Б).

1 — эмиссия CO₂, 2 — температура почвы на глубине 5 см; по оси абсцисс — дата наблюдений, по оси ординат — Т °С.

сти ПД в общих чертах повторяет ход динамики температуры на 5-сантиметровой глубине (рис. 24), а это верхний подподстилочный слой. При заметных похолоданиях в середине июля 2002 г. и в первой декаде июня 2003 г. синхронно снижалась скорость выделения CO₂ и наоборот. Линейная корреляция между среднесуточными значениями этих переменных характеризуется как

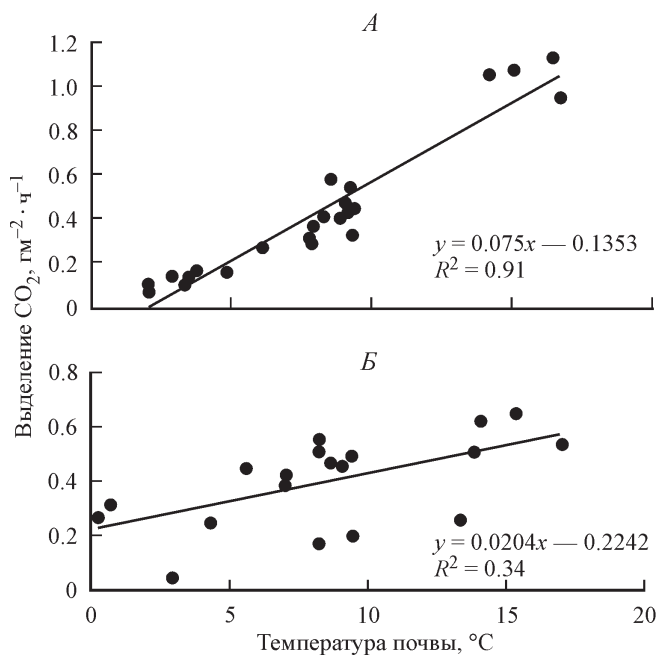


Рис. 25. Взаимосвязь температуры почвы и эмиссии CO₂.
 А — 2002 г., Б — 2003 г.

сильная положительная в 2002 г. ($r = 0.91$) и как слабая положительная в 2003 г. ($r = 0.34$) (рис. 25). Очевидно, повышенная влажность почвы, отмечаемая в сезон 2003 г., нарушает тесную связь переменных эмиссии CO₂ и температуры почвы, несмотря на большие значения последней. Так как в разные годы вычисления производились по разным выборкам, мы произвели сравнение коэффициентов корреляции и вычисление двустороннего уровня их значимости (p), который оказался статистически высокозначимым и равным 0.0009.

Имея сгруппированные данные по эмиссии CO₂ и температуре почвы в разные периоды наблюдений мы дополнительно воспользовались ранговым коэффициентом корреляции Спирмена, который для данных 2002 г. составил 0.93, 2003 г. — 0.58, при $p < 0.05$.

Температурную зависимость дыхания почвы часто описывают с применением эмпирического коэффициента Q_{10} , который показывает насколько повышается интенсивность процесса ПД с увеличением температуры на 10 °C. Однако имеются некоторые расхождения относительно того, с помощью какого уравне-

ния рассчитывать Q_{10} и в каком диапазоне должна располагаться температура для описания процесса ПД в целом. Чаще всего для вычисления Q_{10} используют уравнение Ван-Гоффа, применяемое, к примеру, в работе Фанг и Монкрифф (Fang и Moncrieff, 2001):

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{(10/(T_2 - T_1))}, \quad (12)$$

где R_1 и R_2 — средневзвешенные значения ПД при температурах T_1 и T_2 соответственно.

Дж. Ллойд и Дж. Тэйлор (Lloyd, Taylor, 1994) обнаружили, что относительная чувствительность эмиссии CO_2 к температурному изменению выше в почвах северных широт, что подтверждается ими примером, когда при нормальном содержании влажности повышение температуры с 0 до 1 °C ведет к 22%-ому увеличению ПД, в то время как при повышении температуры с 25 до 26 °C ПД увеличивается всего на 5 %.

Коэффициент Q_{10} , рассчитанный для изменений интенсивности ПД (12), в разное время наблюдений для ельника черничного существенно варьировал. При расчетах мы обнаружили, что в разных диапазонах температур, т. е. в различные периоды измерений эмиссии CO_2 , температурный коэффициент принимал различные значения. Для экспериментальных данных июня 2002 г. Q_{10} при температурном интервале 3.9—8.4 °C был равен 6.9. Увеличение температуры в июле с 8.6 до 16.4 °C приводило к понижению Q_{10} до 2.0. При последующем остывании почвы в сентябре значение Q_{10} вновь увеличивалось до 6.7 (температурный интервал –2.0 °C). Эти данные согласуются с данными литературных источников, судя по которым в температурном интервале от 5 до 20 °C коэффициент Q_{10} составлял 1.8—2.5, достигая 7.5, и зависел от типа экосистемы, почвы, гидротермических условий и связанных с ними микробиологической активности (Drobnik, 1962; Singh, Gupta, 1977; O'Connell, 1990; Lavigne et al., 1997; Смагин и др., 2001). Более детальное рассмотрение зависимости Q_{10} приведено в разделе 8. 2.

Влияние влажности почвы на эмиссию CO_2 с ее поверхности неоднозначно и проследить его сложнее из-за сравнительно небольших колебаний. При взятии средних значений объемной влажности верхних слоев почвы и среднесуточной интенсивности ПД, линейный корреляционный анализ показывает довольно тесную отрицательную связь переменных, наибольшую в подзо-

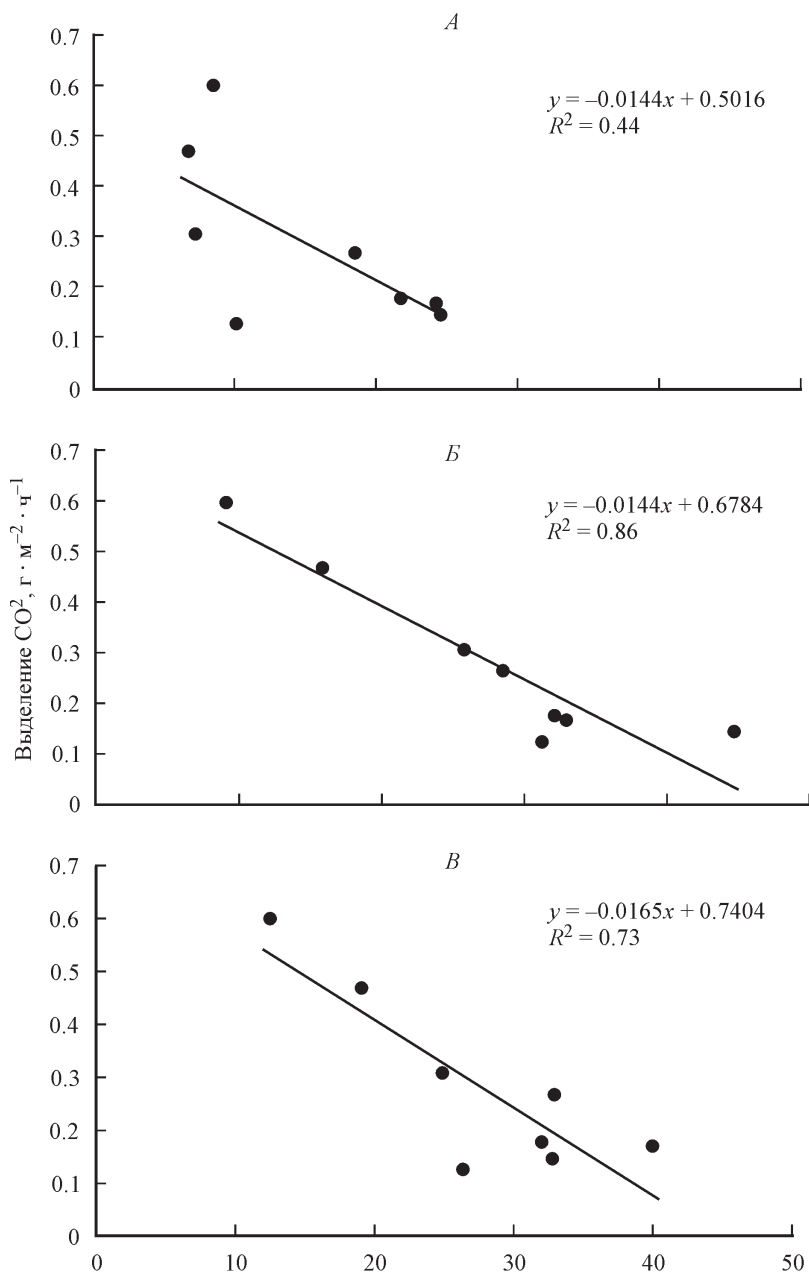


Рис. 26. Зависимость влажности почвы и эмиссии CO₂.

Влажность почвы, %

A — гор. А₀, B — гор. А₂, B — гор. В₁.

листом горизонте ($R^2 = 0.86$) (рис. 26). Вероятно это свидетельствует о том, что повышенная влажность исследуемых почв оказывает в основном лимитирующее действие на скорость выделения CO_2 , а при иссушении верхних горизонтов на фоне повышающейся температуры к середине лета наблюдается активизация как биологических, так и чисто физических процессов, а именно увеличения скорости диффузии в высвобождающихся от влаги порах и десорбции адсорбированного и растворенного в почвенном растворе CO_2 .

При параллельном взятии ранжированных переменных: зависимых по эмиссии CO_2 с поверхности почвы и независимых по температуре и влажности почвы за периоды наблюдений, мы провели ее аппроксимацию полиномом третьего порядка методом квадратичного сглаживания (рис. 27). Независимость переменных температуры и влажности были проверены с помощью t -теста ($t = 4.3$, при $df = 14$, $p = 0.0007$). В результате полученные параметры модели:

$$E = 0.5655 - 0.0268 \cdot W + 0.0439 \cdot T + 0.0003 \cdot W^2 - 0.0004 \cdot W \cdot T - 0.0014 \cdot T^2, \quad (13)$$

где T — температура почвы на глубине 5 см, W — влажность почвы на глубине 7—10 см (A_2), мы использовали впоследствии для приблизительного подсчета количества углерода, выделяющегося с поверхности почвы в процессе ПД с единицы площади (раздел 6. 1).

Такие тенденции динамики выделения CO_2 из почвы характерны для осредненных значений по нескольким постоянным точкам. В целом же описание процесса выделения CO_2 осложняется его пространственной вариабельностью, связанной с гетерогенностью строения лесного ценоза, неравномерным распределением корневой системы древесных и травяно-кустарничковых растений в почве и разной мощностью подстилки. Так, замечено, что в точках, расположенных в приствольной части дерева, часто наблюдались значения в 1.5—2.0 раза превышающие данные, получаемые в «окнах» древостоя. В результате пространственная вариабельность эмиссии CO_2 в большинстве случаев составляла 20—30 %, а в отдельные сроки измерений, в частности, в начале июля 2002 г., достигала 40 и даже 60 %, в период наибольшей активности роста корней, когда отмечали максимальные абсолютные значения ее (1.0 — $1.2 \text{ гCO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$). В начале сезона и по его завершению коэффициент пространст-

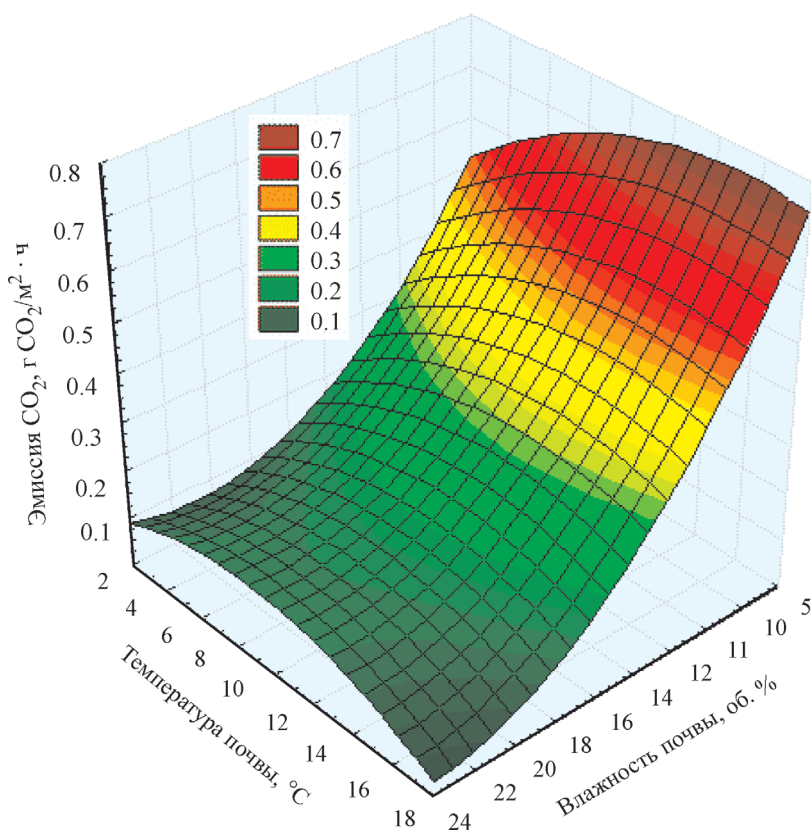


Рис. 27. Закономерности выделения CO_2 с поверхности почвы в зависимости от температуры почвы на глубине 5 см и ее влажности на глубине 7—10 см.

венной вариабельности не превышал 20 %. Близкие данные были получены и при проведении работы по сравнению методов измерения эмиссии CO_2 в 2004 г. (раздел 2. 4), когда ν колебался в диапазоне 24—27 % в ельнике черничном и 28 % в хвойно-лиственном насаждении. Это затрудняет точную экстраполяцию материалов по эмиссии CO_2 с поверхности почвы при переходе с локального уровня на большую территорию. Хотя в одной из работ (Ларионова, Розанова, 1993) при оценке дисперсии и коэффициента вариации интенсивности ПД указывается, что достаточно 9—12 точек, равноудаленных на 1 м, для экстраполяции результатов на участок в несколько сотен кв. метров.

Сравнение данных синхронных измерений ПД в хвойно-лиственном и еловом лесонасаждениях (t -тест) показали, что отли-

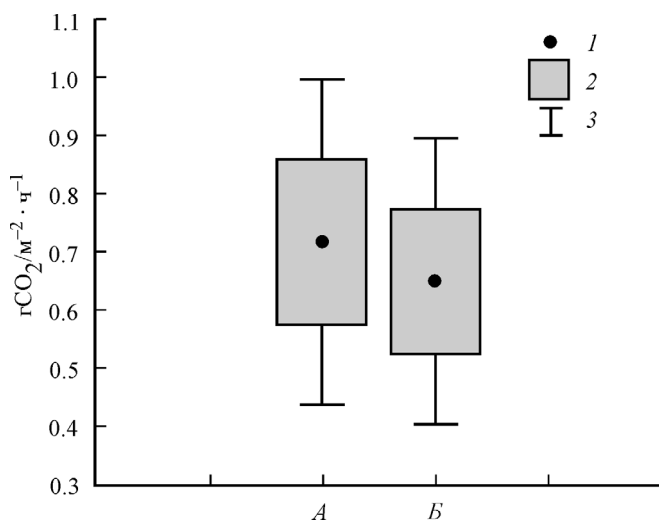


Рис. 28. Сравнение среднесуточных значений эмиссии CO_2 с поверхности почв хвойно-лиственного (А) и елового (Б) насаждений.

1 — среднее значение 2 — среднее отклонение, 3 — стандартное отклонение.

чия средних значений эмиссии CO_2 с поверхности почв этих типов леса являются недостоверными ($t = 0.36$, $df = 20$, при $p = 0.72$ для среднесуточных данных (рис. 28) и $t = 0.87$, $df = 92$, при $p = 0.39$ для отдельных измерений по точкам) и лежат в пределах ошибки. Незначительное превалирование значений ПД, полученных на экспериментальном участке хвойно-лиственного насаждения по сравнению с еловым, можно объяснить более интенсивными биологическими процессами в нем.

Большое значение при изучении газового режима CO_2 имеет определение суточного хода интенсивности выделения его из почвы (Макаров, 1988). Суточная динамика эмиссии CO_2 , хотя и менее выражена, также связана с биоритмами живых организмов и со сменой условий внешней среды. Связь эмиссии CO_2 с гидротермическими условиями обнаруживалась не всегда. В большинстве случаев она была теснее с температурой, чем с влажностью почвы. Довольно часто наблюдалась температурная инерционность выделения CO_2 , с характерным запаздыванием его крайних значений (максимума и минимума) от крайних значений суточного хода температуры на несколько часов (рис. 29). Наблюдалось понижение интенсивности потока в утренние (5—8 ч) и повышение в вечерние и ночные часы (19—24 ч), но не в таких больших размахах от среднесуточных значений в

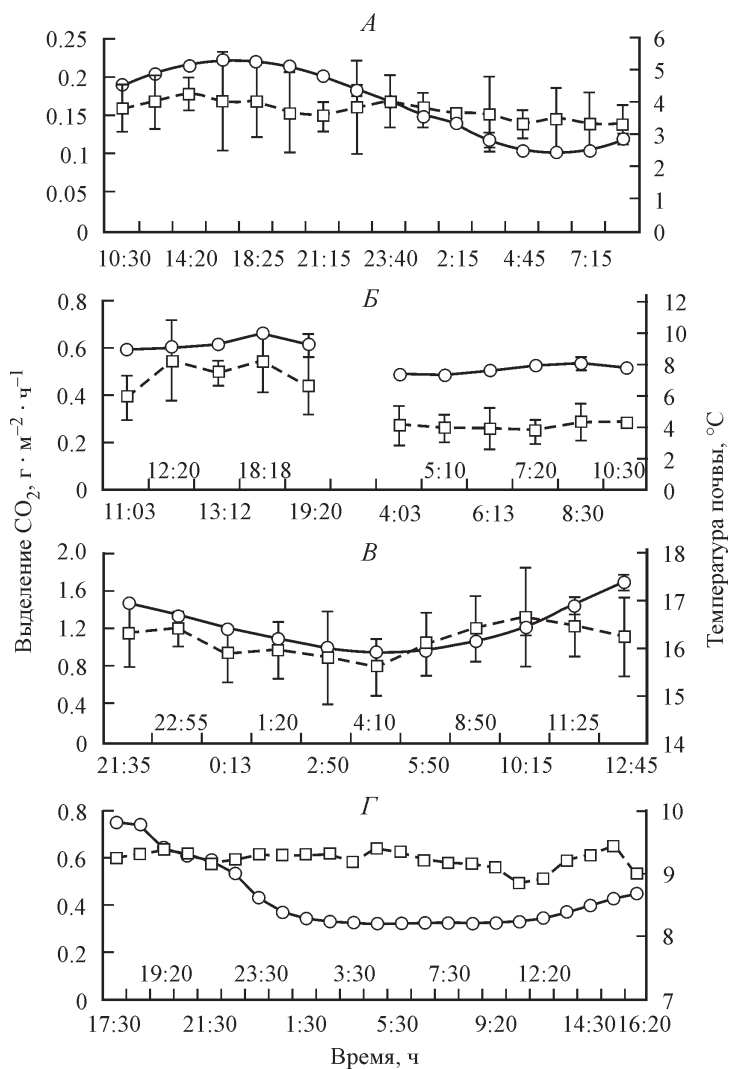


Рис. 29. Суточный ход эмиссии CO_2 из почвы 2002 г.

А — 6—7 июня, Б — 20—21 июня, В — 5—6 июля, Г — 18—19 июля, Д — 27—28 августа, Е — 10—11 сентября, Ж — 1—2 октября, 1 — эмиссия CO_2 , 2 — температура почвы на глубине 5 см.

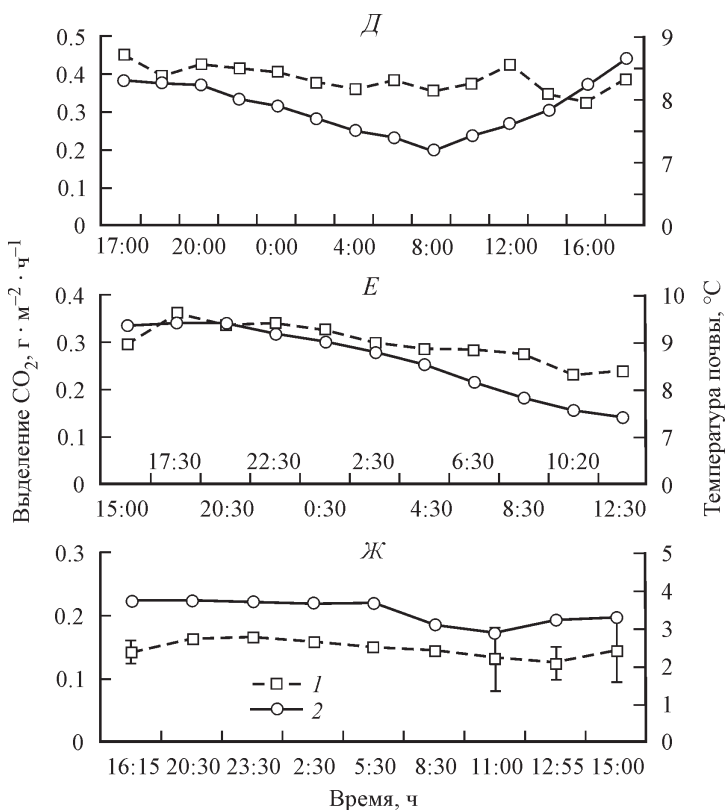


Рис. 29 (продолжение).

25—43 и даже 125 %, которые отмечают некоторыми исследователями (Ларионова, Розанова, 1993). При более низких температурах почвы кривая хода интенсивности эмиссии CO₂ с поверхности почвы имела более сглаженный вид.

Суточные колебания значений эмиссии CO₂ от средних ее величин, если брать значения отдельных фиксированных точек, не превышали 20 % и составляли в основном 5—15 %. Различия внутрисуточных значений в большинстве случаев были незначительны.

Примечание: В случае отсутствия планок погрешностей (стандартной ошибки, характеризующей пространственную вариабельность) на рис. 29 (Г, Д, Е) приведены данные, полученные по результатам суточных измерений с одной постоянной точки в автоматизированном режиме.

Коэффициент корреляции между эмиссией и температурой на глубине 5 см принимал следующие значения: 6—7 июля 2002 г. $r = 0.61$ (рис. 29, А), при вариабельности ($n = 5$) 10—40 %, 20—21 июня $r = 0.66$ (рис. 29, Б), 5—6 июля — 0.29 (рис. 29, В). В конце июля и в августе зависимость между этими переменными была значима ($r = 0.1$) (рис. 29, Г), повышаясь в осенний период: 10—11 сентября $r = 0.82$ (рис. 29, Д), 1—2 октября — 0.5 (рис. 29, Е). В конце периода измерений (16—17 октября) связь между выделением CO_2 из почвы и температурой почвы не обнаруживалась (рис. 29, Ж).

Известно, что влажность почвы оказывает существенное влияние на интенсивность процессов разложения почвенной органики и, как следствие этого, на величину общего потока CO_2 с поверхности почвы. Многолетние исследования, проведенные в условиях средней тайги, показали, что содержание влаги в подзолистых почвах ельников черничных вполне достаточно, а весной и осенью избыточно для жизнедеятельности растений и почвенных животных. В верхних горизонтах почвы она в основном в легкодоступной форме. Практически не наблюдается дефицита влаги (Забоева, 1975; Продуктивность ..., 1975; Бобкова, 1987; Пахучий, 1994). Как показали наши исследования, влажность лесной подстилки и почвы в периоды наблюдений была довольно высокой (раздел 3. 2, рис. 17) и в течение дня колебалась незначительно. К примеру, 19.09.2000 влажность почвы на глубине 8 см была: в 9 ч — 26 %, в 15 и в 21 ч — 24 %. Влажность лесной подстилки изменялась в пределах от 35 до 40 %. Изменение данного показателя в течение суток не оказывало заметного влияния на динамику выделения CO_2 .

Кроме перечисленных абиогенных экологических факторов, на суточную динамику эмиссии CO_2 большое влияние оказывает дыхание корней древесных растений, которые в полдень оказываются в состоянии депрессии, а также процессы транспорта и оттока ассимилятов в ризосфере (Ялынская, 1999; Мамаев, Молчанов, 2004, и др.).

Как известно, традиционно для изучения закономерностей ПД камерным методом предварительно срезают зеленую часть растений напочвенного покрова и производят измерения с поверхности подстилки. Для измерения полной эмиссии CO_2 , включающей ПД и дыхание растений, используют темную камеру, устанавливаемую на характерные участки напочвенного покрова. Обеими методиками исключается возможность учета ассимиляции выделяемого CO_2 напочвенной растительностью

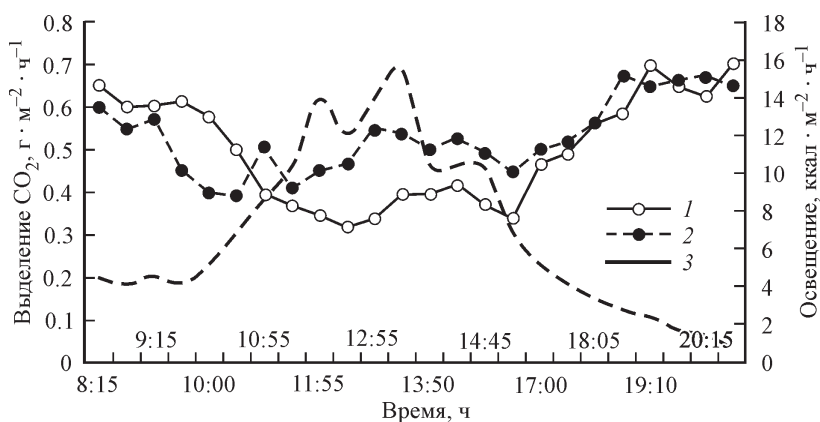


Рис. 30. Дневной ход выделения CO₂ с напочвенного покрова в условиях естественного освещения (1) и в темноте (2), 3 — интенсивность поступления солнечной радиации.

(Кобак, 1988; Макаров, 1988; Полевые и лабораторные ..., 2001). Полученные таким образом результаты, должны в полной мере характеризовать поток углекислого газа с поверхности почвы. Однако нельзя пренебрегать оценкой вклада фотосинтетической деятельности напочвенного покрова в уменьшение общего потока CO₂.

На рис. 30 представлена динамика выделения CO₂ в течение светлого периода дня по данным измерений темной и прозрачной камерами, т. е. в условиях искусственного затенения и нормального освещения (17 июля 2000 г.). Дневное понижение интенсивности выделения CO₂ почвой и растениями напочвенного покрова по результатам, полученным с применением прозрачной камеры, можно объяснить процессом ассимиляции углекислого газа зелеными растениями травяно-кустарничкового и мохового ярусов в светлое время суток. С повышением уровня солнечной радиации происходит рост интенсивности фотосинтеза растений напочвенного покрова, что вызывает уменьшение концентрации CO₂ в потоке с поверхности почвы. В июле, когда фотосинтетический аппарат растений достигает полного развития, наблюдаемое поглощение CO₂, выделившегося с поверхности почвы, напочвенным покровом в дневные часы достигает максимальных значений и составляет в 12—14 ч 0.10—0.22 гCO₂·м⁻²·ч⁻¹. Вечером, ночью и ранним утром ход кривых интенсивности выделения CO₂ был близким. Влияние фактора пространственной variability в точках измерения

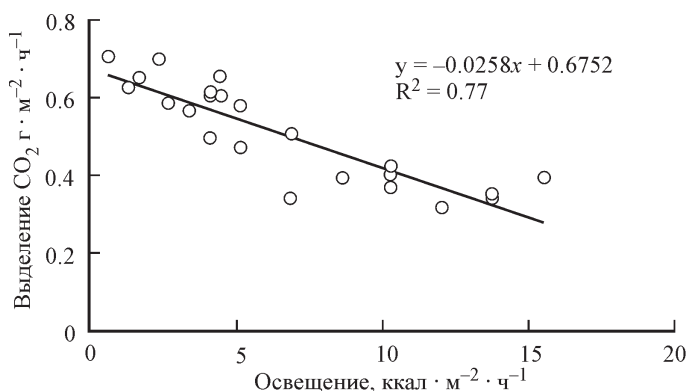


Рис. 31. Зависимость интенсивности выделения CO_2 с поверхности почвы и напочвенного покрова от интенсивности освещения (17 июля 2000 г.).

мы исключаем, так как были выбраны близкорасположенные участки с почти одинаковым видовым составом и структурой растений напочвенного покрова. Подобных различий между результатами измерений в прозрачной и затемненной камерах в начале лета и осенью мы не наблюдали.

Регрессионный анализ данных (июль 2000 г.) показал близкую к функциональной зависимость (коэффициент корреляции — r — варьировал от 0.6 до 0.8) понижения уровня концентрации углекислого газа в потоке с поверхности почвы от интенсивности солнечной радиации (рис. 31).

В другие периоды измерения также наблюдалась отрицательная корреляционная связь эмиссии CO_2 с уровнем освещения, при этом коэффициент регрессии r в начале июля имел значения 0.3—0.5, в начале сентября — 0.4—0.6.

Из других факторов, влияющих на эмиссию CO_2 , неоднократно замечалось действие сильных ливней в теплое время сезона, после прохождения которых наблюдалось повышение интенсивности эмиссии CO_2 с последующим постепенным ее снижением до исходного уровня. Например, 20 июня 2002 г. после кратковременного дождя в 2 мм скорость эмиссии CO_2 , измеренная через 4 ч оказалась выше в 1.2—1.8 раза, то же самое наблюдалось и 7 июля 2002 г.; 30 июня 2004 г. после ливневого дождя интенсивностью 1 мм через 1.5 ч она увеличилась в 1.2—1.5 раза. Вероятные причины этого явления состоят в повышении биологической активности микроорганизмов и растений, а также в физическом механизме, заключающемся в десорбции CO_2 при испарении насыщенной им дождевой воды.

При сопоставлении наших данных изучения эмиссии CO_2 из почвы с материалами других авторов, в частности, в ельниках зеленомошной группы в условиях средней тайги (Фролова, 1961; Забоева, 1975), наблюдаются некоторые расхождения, вероятно связанные с различием применяемых методов измерения. Как уже говорилось выше, абсорбционные методы с химическими поглотителями CO_2 существенно (в 1.5—2 раза) занижают оценки потока ПД. Современные исследования динамики эмиссии CO_2 с поверхности почвы с применением инфракрасной газометрии делают сопоставимыми результаты измерений, проведенных в разных типах лесных сообществ. Так, по данным Е. Е. Ялынской (1999), абсолютные значения и суточные колебания интенсивности потока CO_2 с поверхности почвы в сосняках Карелии составляют: в мае — 0.15—0.19 $\text{гCO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, в июне—июле — 0.2—0.65, в августе — 0.28—0.75 и в сентябре — 0.1—0.14 $\text{гCO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, что близко к результатам, полученных нами.

5. 2. Распределение и диффузия CO_2 в почве

Газовая фаза является самой динамичной составной частью почвы. При нормальной аэрации состав газовой фазы почв (ГФП) определяется в основном соотношением интенсивностей газообмена с атмосферой и внутрипочвенных процессов поглощения O_2 и выделения CO_2 , а также равновесием с жидкой и твердой фазами (рис. 32). Исследования почвенного воздуха показывают его существенное отличие от атмосферного как по количественному, так и по качественному составу. Наблюдаемое повышение концентрации CO_2 в почве обусловлено несоответствием между скоростями его образования и диффузии между почвенным и атмосферным воздухом.

CO_2 относят к макрокомпонентам почвенного воздуха, так как его содержание превышает условный порог концентраций в 100 ppm (0.01 % от объема ГФП). В аэрированных минеральных почвах содержание CO_2 обычно находится в диапазоне 0.05—1.0 % от объема пор аэрации (Физические условия ..., 1955; Мина, 1957; Макаров, 1988). Согласно данным Е. Бриджеса и Н. Баджеса (Bridjes, Batges, 1996, цит. по: Смагину, 1999), средняя концентрация CO_2 почвенного воздуха равна 0.25, а по К. И. Кобак (1988) — 2—2.5 %. При этом большая часть CO_2 (до 90 % от общего количества) продуцируется в верхних горизон-

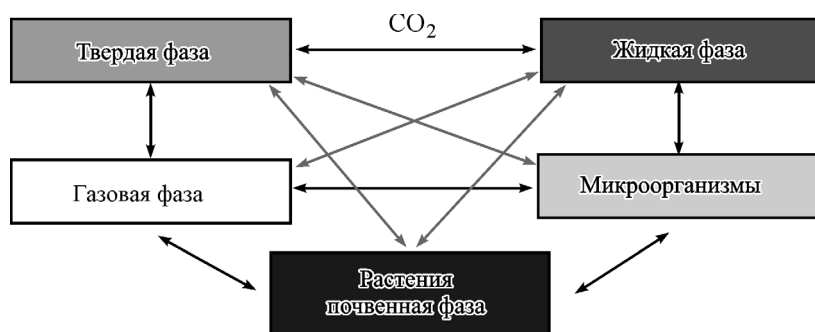


Рис. 32. Схема взаимодействия углекислого газа с компонентами и фазами почвы.

тах (0—10 см) почвы за счет дыхания корней и микроорганизмов (Pietikainen et al., 1999). Кроме этого поступление CO_2 в ГФП происходит в результате биохимического окисления ОВ в процессе разложения и минерализации органических остатков, протекающем при участии ферментов микроорганизмов. По данным Б. Н. Макарова (1988), интенсивность выделения CO_2 уменьшается примерно от $740 \text{ мг } \text{CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ в слое почвы 0—10 см до $250 \text{ мг } \text{CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ на глубине 60 см. Определенную роль играют такие физические и химические процессы, как выделение CO_2 из грунтовых вод при их испарении и химические превращения карбонатов. В профиле почвы концентрация углекислого газа, возрастая сверху вниз достигает максимальных величин (до 20 %) над уровнем грунтовых вод (Роде, Смирнов, 1972).

Различные данные о концентрации CO_2 в почвенном воздухе объясняются большим количеством факторов, влияющих на его продуцирование и транспорт в почве, т. е. это функция продуктивности и диффузии, коррелирующей с метеорологическими факторами — температурными колебаниями, изменениями атмосферного давления, влажности и др. (Кобак, 1988).

Изменение состава почвенного воздуха в профиле почвы вызывает изменение биохимических процессов, влияющих на ее свойства и происходящие внутрипочвенные процессы. В частности, общепризнанным является важное значение концентрации CO_2 для процессов выветривания первичных минералов в почве (Робинсон, 1932; Лайон, Бакмен, 1947, цит. по Физические условия .., 1955). Присутствие углекислоты в почве, при воздействии на карбонатно-фосфатный комплекс, повышает растворимость соединений фосфора (Мак-Джордж, Бразил, 1931, цит. по: Физи-

ческие условия ..., 1955). Равновесие концентрации кальция в виде гидроокиси, карбонатов и бикарбонатов выражается в виде функции от парциального давления CO_2 , влияющего таким образом на распределение форм кальция в почве (Спозито, 1984).

При изучении балансового отношения выделения и поглощения CO_2 в четырех типах почв (Банкина и др., 1996), установлено, что образующийся в результате микробиологической минерализации CO_2 частично поглощается нейтральным и слабощелочным почвенным раствором и выводится таким образом из планетарного круговорота. Средний коэффициент сорбции диоксида углерода составляет при этом 1.3. Этим показан один из механизмов замедления роста концентрации CO_2 в атмосфере почвами.

Почвенный CO_2 имеет большое значение в жизни растений как элемент минерального питания, происходящего через корни, как источник атмосферного углерода, усиливающий фотосинтез растений. Интенсивность выделения CO_2 из почвы является одним из показателей биологической активности и интенсивности разложения OB , при котором высвобождаются минеральные элементы, используемые растениями (Костычев, 1886, цит. по: 1949; Тюрин, 1937). Концентрация CO_2 в почве также влияет на процессы развития растений. Поэтому отдельный интерес, лежащий в области физиологии растений, представляют собой экспериментальные исследования воздействия различных концентраций углекислого газа на рост корней. Считается, что для оптимальных условий роста большинства растений содержание пор аэрации должно быть не менее 20—25 % ($\epsilon_a > 0.20$). Избыточное увлажнение приводит к сокращению пористости аэрации, застою почвенного воздуха из-за нарушения газообмена с атмосферой и развитию анаэробных процессов (Кобак, 1988). В таких почвах содержание кислорода падает до 15—19 %, а доля углекислого газа возрастает до 3—4 % и более. Для многих культур превышение 3%-ного содержания CO_2 приводят к кислородному голоданию и токсикозу корневых систем (Рассел, 1955; Орлов, 1966; Веретенников, 1968). При рассмотрении этого вопроса следует учитывать не только критическую концентрацию, но и скорости аэрации почвы и поглощения (выделения) газов организмами (рис. 33).

Разногласия в оценке роли CO_2 в почвообразовании и питании растений можно объяснить сложностью проблемы и неясностью толкования вопроса о количественном соотношении источников CO_2 в почве. Сравнительные исследования интенсивности

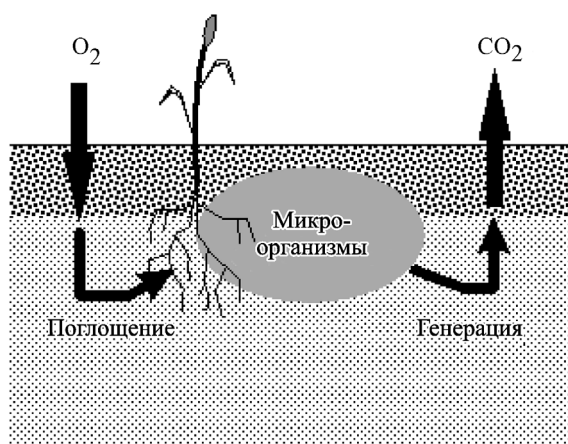


Рис. 33. Схема газообмена O_2 и CO_2 в почве.

дыхания, проводимые в лабораторных условиях (Ястребов, 1958; Мина, 1960, цит. по: Шилова, 1967), показывали значительно более энергичное выделение CO_2 культурами микроорганизмов в сравнении с продуцированием CO_2 корнями растений на единицу сухого веса. При этом было принято, что при дыхании корней образуется лишь одна треть общего количества CO_2 , выделяемого почвой, а две трети ее образуется в результате жизнедеятельности микроорганизмов, разлагающих мертвые растительные остатки и корневые выделения. Напротив, в параллельно проводимых исследованиях дыхания почвы в природных условиях (Макаров, 1952; Николаева, 1970) показано, что динамика углекислого газа определяется в основном дыханием корней растений. В этом случае следует понимать относительность всех выводов по этому вопросу, так как итоговые данные будут всецело зависеть от типа и стадии развития фитоценоза, мощности и доступности органического материала почвы, обилия и активности деструкторов (прежде всего микроорганизмов), а также климатических условий. Как уже упоминалось, в настоящее время, при расчетах вклада долей компонент в общую эмиссию CO_2 с поверхности почвы, традиционно используют условные выводы о соотношении дыхания корней и микроорганизмов, как $\frac{1}{3} : \frac{2}{3}$.

Б. Н. Макаровым (1962, цит. по: Вадюнина, Корчагина, 1986), вслед за Х. Лундегардом (Lundegarth, 1927), предложен метод оценки аэрации почвы по интенсивности дыхания почвы и содержанию CO_2 в ней:

$$D = \frac{Q \cdot 0.2 \cdot 100}{1.97 \cdot (C - 0.03)} \quad (\text{л CO}_2 / 0.2 \text{ м}^3), \quad (14)$$

где Q — интенсивность выделения CO_2 ($\text{г CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$), 0.2 — слой почвы (м), 1.97 — вес 1 л CO_2 , C — содержание CO_2 в слое почвы 0—20 см (об. %).

В более поздней своей работе Б. Н. Макаров (1988) обозначил ее как синоним скорости диффузии CO_2 . Согласно этой формуле, мы произвели пример расчета показателя аэрации для исследуемой подзолистой почвы ельника черничного. В наших наблюдениях выявлено, что средняя концентрация CO_2 в почвенном воздухе на глубине 20 см по объему колеблется на уровне значений 0.2—0.3 %, а интенсивность выделения CO_2 — в диапазоне 0.8—1.2 $\text{г CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$. Тогда, получим диапазон показателя аэрации 35—45 л $\text{CO}_2 / 0.2 \text{ м}^3$. Соответственно, чем глубже взятый слой почвы, тем замедленнее будет происходить воздухообмен компонентов почвенного воздуха, в частности CO_2 . При всей простоте этот метод приемлем лишь для ориентировочной оценки, поскольку в поток CO_2 с поверхности, помимо диффузионного, вносят свой вклад и другие механизмы, например, конвективный перенос по градиентам барометрического давления и температуры.

Наряду со свободным воздухом в почве имеется воздух, растворенный в почвенном растворе и адсорбированный почвенными коллоидами и частицами. Небольшие придержки по этому вопросу, касающиеся сорбции свободного углекислого газа жидкой и твердой фазами, приведены далее в разделе 5. 3.

В распределении по почвенному профилю обычно наблюдается возрастание концентрации CO_2 в нижних слоях почвы. Между тем продуцирование CO_2 значительно интенсивнее протекает в верхних слоях за счет биологических процессов (раздел 5. 3). Такое распределение углекислого газа по профилю объясняется некоторыми исследователями гравитационным стеканием относительно тяжелого газа с верхних горизонтов (перегнойно-аккумулятивного) (Мина, 1957). Другими исследователями предложено альтернативное объяснение, согласно которому высокое содержание CO_2 в почвенном воздухе нижних слоев почвы обусловлено затрудненным газообменом с атмосферой верхних горизонтов почвы (Подзолистые почвы ..., 1979; Хегай и др., 1980; Ковалева, Булаткин, 1987; Макаров, 1988).

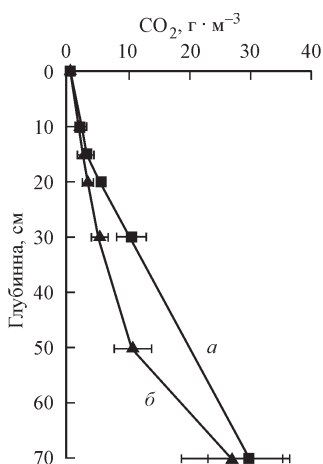


Рис. 34. Средние значения концентраций CO₂ в профиле почв хвойно-лиственного (а) и елового (б) насаждений за период наблюдений с августа по октябрь 2003 г.

Проведенные нами наблюдения показали, что на глубине 10 см концентрация CO₂ в исследуемых подзолистых почвах в среднем в течение периода наблюдения составляла 0.15—0.21 %, с глубины 60—70 см она увеличивается до 1.0 и на отдельных участках достигала 2.0 %. Для общего представления о диапазоне варьирования содержания

CO₂ в подзолистых почвах мы произвели расчет средних значений для хвойно-лиственного насаждения и ельника черничного за весь период наблюдений (август—октябрь 2003 г.) на глубинах 5, 10, 15, 20, 30, 50, 70 см по 2—3 повторности. В результате выяснилось, что вариабельность концентраций углекислого газа в пространственно-временной динамике по различным глубинам невелика и находится в диапазоне 11—30 % (рис. 34). Исключение составил горизонт почвы хвойно-лиственного насаждения, находящийся на глубине 15 см, где коэффициент ν достигал 45 %. Вероятная причина столь высокой вариабельности состоит в неравномерности распределения корневой системы растений на этой глубине, а также различием в мощности и структуре почвенных горизонтов. Так, даже в расположенных на расстоянии 3 м пробоотборниках хвойно-лиственного насаждения, установленных на глубинах 20 и 30 см (по 2 и 3 повторности), постоянно наблюдались концентрации, различающиеся в 2—5 раз. К примеру, 17 сентября на глубине 20 см крайние значения составили 0.22 и 0.38, 30 см — 0.23 и 0.98 %, 23 октября 0.12 и 0.34; 0.10 и 0.54 % CO₂ соответственно. При этом пробоотборник с большими значениями концентрации CO₂ находился в непосредственной близости с елью, что, по всей вероятности, отражает значительный вклад в величину концентрации почвенного CO₂ дыхания корней.

В почве елового насаждения, как правило, наблюдались меньшие значения концентрации CO₂, достоверно отличающиеся в средней части профиля на глубине 20—50 см. Иллюстрация

сезонного изменения концентраций CO_2 в почвах двух насаждений будет рассмотрена ниже.

Из сравнения величин концентраций CO_2 , полученных нами, из данных литературы, следует, что под дубовым и березовым насаждением она выше: на глубине 10 см — 0.6—0.9, 2 м — 2.3 %, а в почвах елового и соснового насаждений содержание CO_2 значительно ниже: 0.3—0.4 % в верхних слоях почвы 1 % — на глубине 2 м, причем в них меньше и сезонные различия (Мина, 1957). Б. Н. Макаровым (1988) приводятся данные, подтверждающие о возрастании концентрации CO_2 в смешанном листовом насаждении Подмосковья до глубины 3 м, достигая 5 %, что объясняется глубоким проникновением корневой системы.

Таким образом, очевидно, что большое влияние на режим CO_2 в почве оказывают физиологические процессы высших растений и деятельности микрофлоры. Наибольшие концентрации CO_2 в почве летом наблюдаются в период интенсивного роста корней растений и активной микробиологической деятельности. Это соответствует литературным данным (Подзолистые почвы ..., 1979; Pumranen et al., 2003, и др.).

Изменения концентрации CO_2 в почве в течение суток согласно нашим данным незначительны и происходят лишь в верхней 3—40-сантиметровой толще, соответствуя ходу температурной кривой: повышаясь к позднему вечеру и понижаясь к утру. На рис. 35 приведен пример газового профиля подзолистой почвы ельника черничного наблюдаемый за утро, день и вечер 28.08.2002. Как видно, концентрация диоксида углерода варьирует, что, в принципе, характерно для всех компонентов газовой фазы, как наиболее мобильной составляющей почвенной физической системы.

В ходе утренних наблюдений было произведено измерение в трех точках для выявления пространственной вариабельности (дальность расположения пробоотборников ~1 м). Она в это время составила 21—25 % для глубин 5, 10, 20 см и снижалась до 3 % и менее вниз по профилю. И если условно принять такую вариабельность за постоянную, то достоверное отличие результатов измерений в течение дня отмечается лишь для глубин 30 и 40 см. Для верхних воздухоносных горизонтов результаты измерения недостоверны, что, вероятно, связано с пространственной неоднородностью расположения биологических источников CO_2 в почве (корней и микроорганизмов).

Полученные профильные распределения концентраций углекислого газа достаточно типичны для исследуемой почвы. Угле-

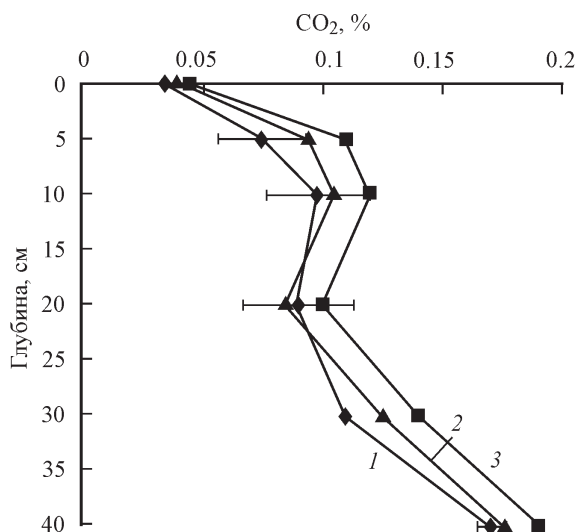


Рис. 35. Суточная динамика концентраций CO_2 в подзолистой почве ельника черничного (29.08.2002).

1 — 10.00, 2 — 16.00, 3 — 20.00 часов.

По оси абсцисс — концентрация CO_2 , %; по оси ординат — глубина, см.

кислый газ выделяется в почве и поступает в атмосферу, где его концентрация минимальна. Поэтому верхние горизонты из-за непрерывно идущего газообмена с атмосферой обедняются диоксидом углерода, а на глубинах, удаленных от поверхности почвы, он способен накапливаться из-за большей ее плотности. Этому также способствует естественная конвекция CO_2 в поле силы тяжести в газообразной форме (гравитационное стекание) и в составе почвенной влаги, поскольку CO_2 является хорошо растворимым газом.

Как известно, суточные и сезонные колебания в составе свободного почвенного воздуха вызываются главным образом закономерностями динамики (био)химических процессов, протекающих в почве и приводящих к образованию или поглощению углекислоты и физических процессов, влияющих на обмен газов между почвой и атмосферой и ослабляющих различие между их составом (Физические условия ..., 1955). Они зависят также от сложения почвы и уровня залегания грунтовых вод. Изменение в количестве CO_2 по профилю подзолистой почвы в течение вегетационного периода незначительно, что свидетельствует об их невысокой биологической активности и отчасти обусловлено их достаточной аэрацией (табл. 30). Наибольшее количество CO_2 в

Таблица 30

Изменения концентрации CO₂ в профиле подзолистой почвы (об. %) хвойно-лиственного насаждения (над чертой) и ельника черничного (под чертой) за август—октябрь 2003 г.

Глубина, см	13/08/03	22/08/03	17/09/03	8/10/03	23/10/03
10	0.18/—	0.15/—	0.12/—	0.12/—	0.07/—
15	25/0.18	0.25/0.20	0.13/0.13	0.13/0.13	0.08/0.09
20	0.31/0.22	0.31/0.22	0.30/0.21	0.31/0.19	0.23/0.12
30	0.41/0.32	0.69/0.40	0.60/0.28	0.64/0.27	0.46/0.18
50	—/0.64	—/0.74	—/0.58	—/0.60	—/0.31
70	1.83/0.86	1.76/1.13	1.87/1.63	1.45/1.94	1.01/1.57

Примечание. — данные отсутствуют.

почвенном воздухе (и, как следствие, его выделения с поверхности) накапливается к августу, а уменьшение происходит к поздней осени. Хотя мы наблюдали в отдельные сроки довольно высокие значения концентрации CO₂ и в сентябре.

Как видно из рис. 36, в почве хвойно-лиственного насаждения наблюдаются бóльшие значения концентрации CO₂ в верхних горизонтах по сравнению с ельником черничным, что, вероятно, объясняется более интенсивными биологическими процессами при разложении опада, в составе которого больше листьев осины и березы, значительным количеством депонированного ПОВ, а также повышенным дыханием корней лиственных древесных растений насаждения. При этом максимальные величины концентрации углекислого газа в почве ельника во времени сдвинуты сильнее к осени, что сопоставимо с данными по распределению температуры почвы (раздел 3. 3).

Результаты проведенных исследований находятся в соответствии с данными литературы. Так, Ю. Пумпаненом с сотр. (Pumpanen et al., 2003), проводившие мониторинг CO₂ потоков в подзолистых почвах сосняков и ельников Финляндии, отметили, что в середине лета наблюдались концентрации CO₂ вдвое большие (в гор. А₀ 0.058—0.078, в гор. С — 1.36—1.45 %), чем осенью и весной. Выявление динамики концентрации CO₂ серых лесных почв в поле и в лесу проводились А. Е. Ковалевой и Г. А. Булаткиным (1987). Согласно данных этих авторов, максимум концентрации CO₂ в лесу по сравнению с полями сдвинут на конец лета—начало осени, что связывается с различными гидрологическими условиями в лесу и в поле, а также отставанием прогревания почвы в лесу. Для подзолистых и дерново-под-

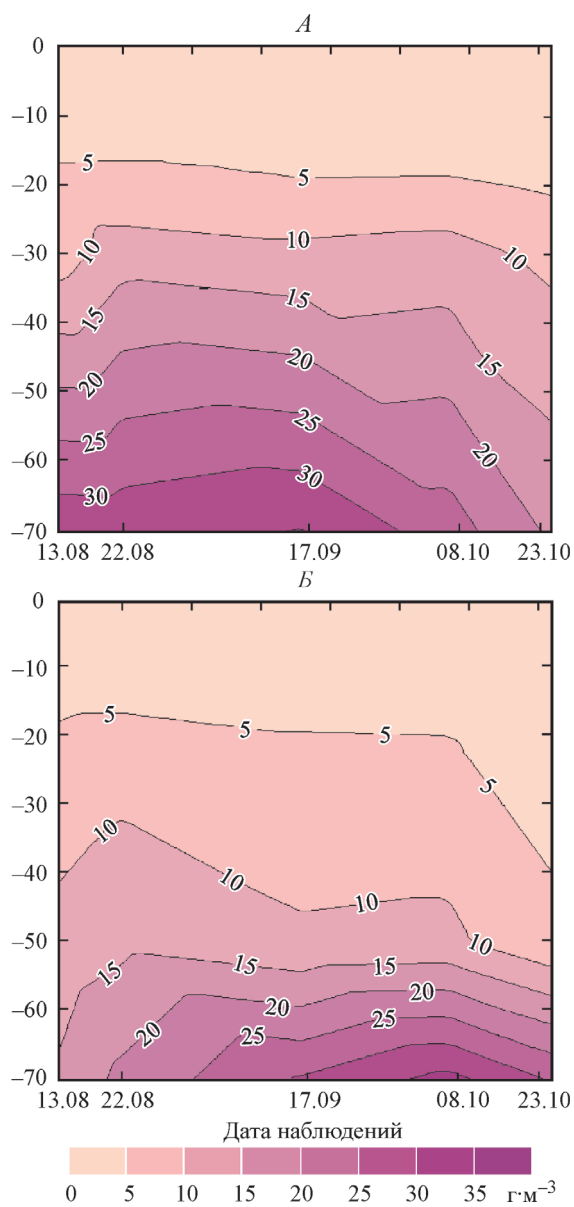


Рис. 36. Динамика CO_2 в подзолистых почвах хвойно-лиственного (*A*) и елового (*B*) насаждений в течение августа—октября 2003 г. ($\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$).

золистых почв отмечены высокие значения концентрации CO_2 в конце зимы—начале весны, когда газообмен между почвой и атмосферой затрудняется ледяной коркой на поверхности почвы (Хегай и др., 1980; Pumpanen et al., 2003).

Коэффициент диффузии газов в подзолистой почве. Для прогноза передвижения и вычисления gross-продукции почвой CO_2 с помощью математических моделей требуется точная информация не только о концентрациях CO_2 в почве, но и о значениях коэффициента диффузии и потока CO_2 с поверхности почвы (Смагин и др., 2001). Диффузия считается наиболее важным механизмом массопереноса газов, в частности CO_2 , особенно в почвах среднего и тяжелого гранулометрического состава (Lundegardth, 1927; Макаров, 1988).

Обычной или концентрационной диффузией называют процесс перемещения компонентов газовой смеси в направлении от большей к меньшей концентрации, причем отдельные газы, входящие в состав почвенного воздуха и атмосферы, движутся под влиянием различий в парциальном давлении каждого из этих газов (Физические условия ..., 1955; Вадюнина, Корчагина, 1986). Количество вещества Q , переносимого диффузионным потоком, подчиняется первому закону Фика:

$$Q = -DSt \frac{dc}{dx}, \quad (15)$$

где знак «—» означает перенос вещества в сторону убывающей концентрации, D — коэффициент диффузии, равный количеству вещества, диффундирующего через слой площадью в 1 см^2 и толщиной в 1 см за время $t = 1 \text{ с}$ при $\frac{dc}{dx} = 1$ (в абсолютной системе единиц размерность $D = \text{см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$), $\frac{dc}{dx}$ — градиент концентрации вдоль направления диффузионного потока x , S — площадь сечения, см^2 .

Отсюда коэффициент D определяют из уравнения:

$$D = \frac{Q}{St \frac{dc}{dx}}. \quad (16)$$

Поскольку в почве в большинстве случаев доминируют вертикальные градиенты концентраций газообразных компонентов,

допустимо рассматривать одномерное движение, описываемое вышеприведенным уравнением. Однако, в отличие от свободного движения в газообразной среде (например, атмосфере), массоперенос в почве ограничен пределами ее порового пространства (пор аэрации). При этом скорость аэрации зависит как от общего количества пор, так и от их размера (Lundegardth, 1927). Потому коэффициент диффузии газов и паров в почве (D) всегда меньше аналогичной величины для атмосферы (D_0) и является функцией от пористости аэрации (ε_a) — части пор не занятых влагой и доступных для движения компонентов газовой фазы (Penman, 1940, и др.).

В зависимости от размера пор и дисперсности почвы выделяют ряд самостоятельных диффузионных механизмов массопереноса (Фролов, 1989, цит. по: Смагин, 1999). К ним относятся нормальная диффузия в макропорах, сопряженная с ламинарным (вязким) течением газообразных компонентов, диффузия в мезопорах, размер которых соизмерим с длиной свободного пробега молекул, что приводит к кнудсеновскому режиму течения газа. В микропорах возникает явление активированной диффузии, возникающей при преодолении молекулами силовых полей поверхностей порового пространства. Сорбция газообразных компонентов на поверхности твердых частиц почвы может приводить к процессу поверхностной диффузии в адсорбционном слое, интенсивность которого зависит от константы адсорбции (константа Генри) и удельной поверхности почвенных частиц. Наконец, если поровое пространство почвы заполнено водной фазой, диффузия газов будет происходить в жидкой среде, причем соответствующий коэффициент (D_{H_2O}) на четыре порядка меньше аналогичной величины для диффузии в воздушной среде (D_0).

Феноменологическая теория массопереноса объединяет все вышеперечисленные механизмы в единое уравнение, так как в любом из этих механизмов движущей силой переноса является градиент концентраций газообразных компонентов (dc/dz). Последнее обстоятельство позволяет ввести интегральную величину D — эффективный коэффициент диффузии газа в почве для оценки суммарного вклада всех возможных механизмов диффузионного массопереноса (Смагин, 1999).

Выявление и анализ коэффициента диффузии газов мы проводили на примере подзолистой почвы хвойно-лиственного насаждения. Образцы для эксперимента брали из верхних воздушно-носных горизонтов почвы (A_0 , A_{2h} , A_2 , B_1 , B_2). В качестве газов, диагностирующих закономерности диффузионного газопереноса, использовали кислород или углекислый газ. Следует пони-

мать, что в подобных экспериментах правильнее использовать инертные, не связанные с метаболическими процессами, газы, например, Ne, Ar, либо стерилизовать почву (Аксенов, Банкин, 1986). Однако при выдерживании избыточной концентрации O_2 или CO_2 в диффузиметре в течение одного часа, до первых измерений изменения концентрации, необходимого для процессов их сорбции и растворения в анализируемом почвенном монолите, допустимо использовать и эти газы (Полевые и лабораторные .., 2001).

Выявлено, что коэффициент диффузии (D), диагностируемый по O_2 , в лесной подстилке варьировал в зависимости от пористости аэрации (ε_a) от 25 до 127 $см^2 \cdot ч^{-1}$ (при ε_a 0.6—0.9). При увеличении ε_a , закономерно увеличивается D . В монолитике, отобранном с глубины 10—15 см (подзолистый горизонт), при увеличении пористости почвы с 0.1 до 0.5, коэффициент диффузии возрастает от 10 до 76 $см^2 \cdot ч^{-1}$. С увеличением глубины отбора образцов пористость аэрации и коэффициент диффузии закономерно уменьшались. Так, в иллювиальном горизонте B_1 коэффициент диффузии не превышал 40 $см^2 \cdot ч^{-1}$ при увеличении ε_a с 0.06 (5 $см^2 \cdot ч^{-1}$) до 0.4.

Согласно классическим исследованиям Х. Лундегарда (Lundegardth, 1927), для нормального протекания биологических процессов минимальный коэффициент диффузии должен быть не ниже 32.4 $см^2 \cdot ч^{-1}$. Условия, создаваемые для поддержания достаточного уровня аэрации почвы, в исследуемых нами насаждениях наблюдаются непродолжительное время: с конца июня по сентябрь. Остальное время, аэрация затруднена по причинам либо сезонной верховодки, либо обильных осадков в весеннее и осеннее время, что часто приводит к анаэробным процессам, диагностируемым по оглееным пятнам в почве, и накоплению содержания CO_2 книзу по профилю почвы.

Зависимость скорости диффузии газов в почве и пористости аэрации может быть линейной, экспоненциальной и степенной (Хегай и др., 1980; Moldrup et al., 1996). Функциональная зависимость скорости диффузии и ε_a сохраняют линейный характер в довольно широких пределах, особенно в тех случаях, когда объем наполненных воздухом пустот служит действительным показателем объема пор доступных диффузии (Физические условия .., 1955). Линейность зависимости нарушается из-за наличия изолированных почвенных пор, не имеющих непосредственной связи с атмосферой вследствие заполнения водой соответствующих канальцев. Примеры моделей, описывающих диффузию газов в почве, приведены в гл. 6.

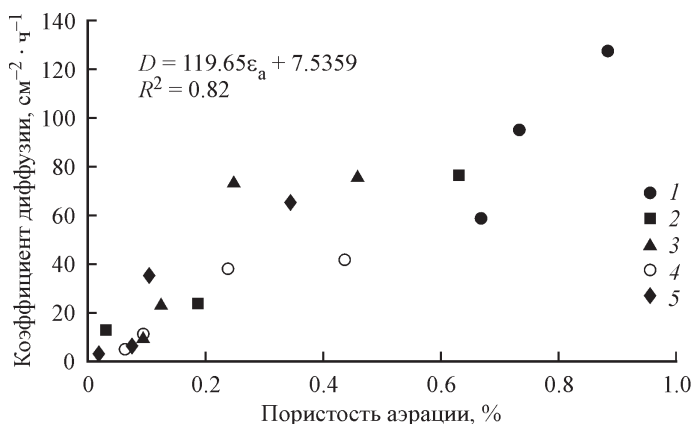


Рис. 37. Обобщенная зависимость эффективного коэффициента диффузии газов (D) в подзолистой почве от пористости аэрации (ϵ_a).
 1 — слой 0—5 (A_0), 2 — слой 5—10 (A_{2h}), 3 — слой 10—15 (A_2), 4 — слой 30—35 (B_1),
 5 — слой 40—45 см (B_2).

Результаты проведенных нами экспериментов показали, что коэффициент D для исследованных горизонтов подзолистой почвы в диапазоне различных величин ϵ_a имеет нелинейный характер функции $D(\epsilon_a)$ и обуславливается различными механизмами диффузии в полидисперсных пористых средах, защемлением воздуха в тупиковых порах при поступлении воды и другими факторами. Наилучшим образом аппроксимация переменных D и ϵ_a осуществляется полиномом второй степени при коэффициенте детерминации $R^2 = 0.91—0.99$.

Для макропористых сред (например, в случае анализа подстилки и горизонта A_{2h} с хорошо агрегированной структурой) зависимость $D(\epsilon_a)$ близка к линейной. Это подтверждается классическими экспериментальными исследованиями Пенмана, согласно которым в оструктуренных и грубодисперсных почвах с малым содержанием влаги (большой пористостью аэрации) $D = 0.66 \epsilon_a$ (Penman, 1940). Линейность нарушается при наличии изолированных от атмосферы почвенных пор, в результате заполнения их водой.

На рис. 37 приведен обобщенный график зависимости эффективного коэффициента диффузии газов от пористости аэрации по данным верхних горизонтов подзолистой почвы. Как видно, в целом, сохраняется довольно тесная линейная положительная зависимость $D(\epsilon_a)$.

5. 3. Потенциальное продуцирование CO₂ почвой

Как известно, для получения информации о генерировании CO₂ почвой недостаточно определения интенсивности ПД, так как продукция углекислого газа почвой не эквивалентна его эмиссии (Дояренко, 1966; Смагин, 1999). Помимо потенциальной иммобилизации CO₂ при его адсорбции, растворении и (био)химических реакциях возможен перенос газа в глубь профиля, обусловленный (термо)диффузией, градиентами пневматического давления и естественной конвекцией в поле силы тяжести, т. е. движением в растворенном виде с почвенной влагой и гравитационным стеканием. Обратимая (физическая адсорбция, растворение) и необратимая иммобилизация CO₂ совместно с геотропическим массопереносом, по-видимому, дают основание рассматривать почву не только как источник, но и как сток части диоксида углерода (Хегай и др., 1980; Банкина и др., 1996; Смагин, 1999). Для более полной оценки вклада почвы в продуцирование CO₂ важно также знать потенциальную долю участия в этом процессе отдельных горизонтов почвенного профиля.

Метод инкубации почвы в закрытых сосудах достаточно давно используется в почвоведении и микробиологии в качестве теста на биологическую активность, характеристики газовой функции почвы и интенсивности минерализации ПОВ (Ревут, 1972, Аксенов, Банкин, 1986). Инкубирование образцов при разных температурах и влажностях позволяет определить влияние этих факторов на выделение CO₂ в виде определенных функциональных зависимостей (Смагин и др., 2001). Согласно методическому пособию (Полевые и лабораторные ..., 2001), при проведении подобных анализов не всегда учитывается особенность почвы как трехфазной пористой физической системы, и соответственно возможность взаимодействия газообразных компонентов с твердой (сорбция) и жидкой (растворение-дегазация) составляющими почвы. Поэтому для более полного учета количества CO₂ предлагается десорбция газа из почвенного монолитика путем его быстрого нагревания, так как растворимость газов в воде при повышении температуры, к примеру, на 40 °С уменьшается почти в два раза (Аксенов, Банкин, 1986; Полевые и лабораторные ..., 2001).

Динамика продуцирования CO₂ (U , мг · кг⁻¹ · ч⁻¹) образцами лесной подстилки и верхнего гумусированного горизонта A_{2h} при разной температуре и влажности в вариантах традиционного инкубационного метода представлена на рис. 38, с последую-

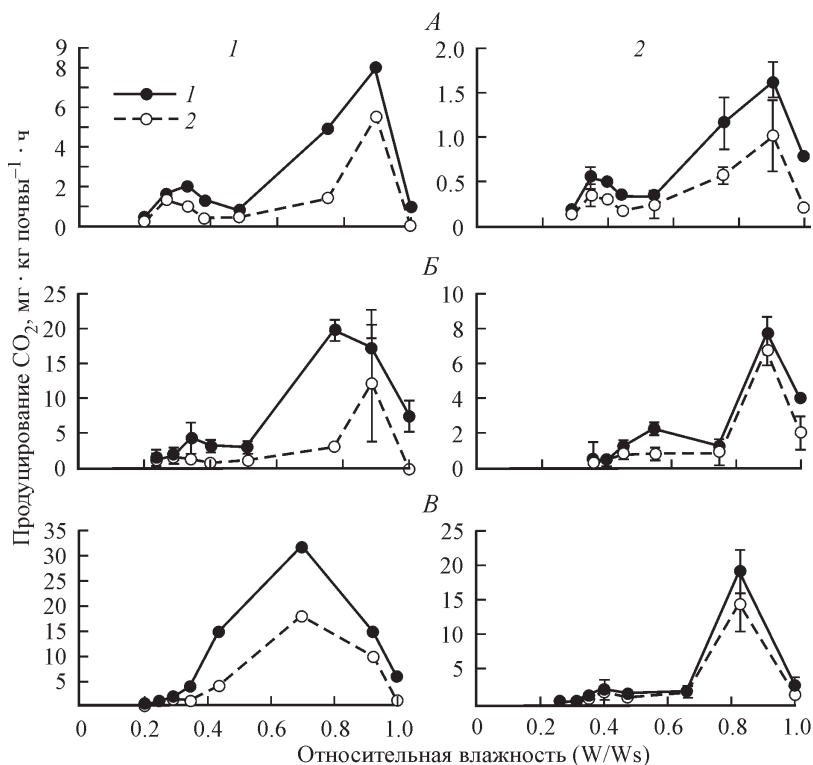


Рис. 38. Динамика продуцирования CO_2 образцами лесной подстилки (А) и горизонта A_{2h} (Б).

Температура — 7°C (А), 20°C (Б), 28°C (В); диапазон влажности $0.2 \div 1.0$; 1 — инкубационный метод; 2 — с поправкой на термодесорбцию газа; W/W_s — влажность образца, отнесенная к влажности насыщения.

щей термодесорбцией — на рис. 39 (эксперимент 2001 г.). Большие интенсивности выделения CO_2 были свойственны подстилке, что является следствием относительно высокой степени доступности к биодegradации растительных остатков и заселенности микроорганизмами. Это соответствует исследованиям биологической активности почв, проведенным в ельниках средней тайги (Фролова, 1961; Стенина, 1970; Хабибуллина, 2009).

По результатам эксперимента также видно, что недоучет межфазных взаимодействий CO_2 в почве, в большинстве случаев, приводит к статистически достоверному занижению результатов в 1.5—3 раза. Реальная интенсивность выделения CO_2 с поправкой на термодесорбцию оказывается гораздо выше, т. е. при нагреве, по окончании срока экспозиции в воздушное про-

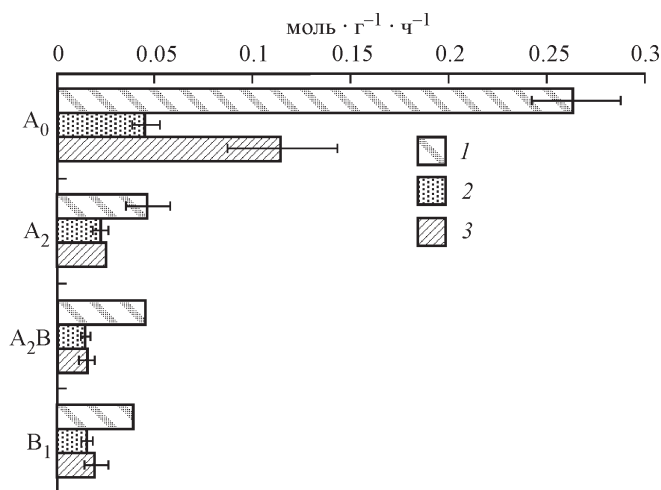


Рис. 39. Интенсивность поглощения O₂ (1) и выделения CO₂ без (2) и с термодесорбцией (3) почвенными образцами в инкубационном эксперименте.

странство инкубационного флакона выходит дополнительное количество CO₂, адсорбированного в ходе эксперимента твердой фазой и растворенного в почвенной влаге. По этой причине в вышеупомянутом методическом пособии (Полевые и лабораторные ..., 2001) для расчета потенциальной минерализации ПОВ в зависимости от влажности и температуры предлагается использовать результаты инкубационных опытов с термодесорбцией CO₂.

Теоретически растворимость CO₂ в обычных температурных условиях близка к единице, т. е. в жидкой фазе почвы при равновесии находится столько же газа, сколько и в почвенном воздухе (Спозито, 1984; Смагин, 1999). Это справедливо для почв с кислой реакцией среды. Повышение pH значительно увеличивает эффективную растворимость. Так, при pH = 7 эта величина возрастает в 5, а при pH = 8 — в 43 раза. Таким образом, почвенный раствор с нейтральной и щелочной реакцией может при равновесии содержать в десятки раз больше CO₂, чем газовая фаза. Схожая ситуация наблюдается и при взаимодействии CO₂ с твердой фазой почвы. Как показали специальные исследования, проведенные А. В. Смагиным (1999), величины констант Генри, которые оценивают в первом приближении равновесие «газ—твердая фаза почв» для CO₂, варьируют от нескольких единиц до десятков, увеличиваясь при обогащении почвы ОВ и достигая значений 40—60 в гумусовых горизонтах некоторых почв, под-

Таблица 31

Выделение CO_2 ($\text{мг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) в процессе инкубации образцов подзолистой почвы при $t = 20^\circ\text{C}$ и $W/W_s = 0.7\text{—}0.9$.

Почвенный горизонт, глубина отбора, см	Метод определения		U_2/U_1
	инкубационный (U_1)	с термодесорбцией (U_2)	
A ₀ , 2—4	12.2 ± 8.2	17.4 ± 5.0	1.4
A _{2h} , 6—8	6.8 ± 0.93	7.8 ± 0.95	1.1
A _{2s} , 10—12	0.8 ± 0.3	2.5 ± 0.5	3.1
B ₁ , 34—38	0.3 ± 0.01	1.8 ± 1.1	4.3
B ₂ , 50—55	0.2	0.6	3
C, 85—90	0.4 ± 0.2	3.5 ± 1.2	8.7

стилках и торфах. Таким образом, сорбция CO_2 твердой фазой, равно как и растворение могут приводить к его аккумуляции в количествах значительно превышающих равновесное содержание в почвенном воздухе.

Для выявления закономерностей выделения CO_2 образцами разных почвенных горизонтов был проведен их сравнительный анализ. В табл. 31 представлены результаты инкубационного опыта (эксперимент 2001 г.), термодинамические условия которого соответствовали условиям, создаваемым при определении часто применяемого в почвенной микробиологии параметра под названием фонового дыхания (basal respiration) ($t = 20^\circ\text{C}$ и диапазон относительной влажности почвы 0.7—0.9).

Установлено, что с глубиной величины U закономерно уменьшаются. Это, очевидно, отражает снижение численности и биологической активности почвенных микроорганизмов по мере удаления от основного источника ПОВ — растительных остатков на поверхности почвы. Доля сорбированного газа с переходом от верхних горизонтов к нижним возрастает. Отношение U_2/U_1 увеличивается с 1.1—3.1 — для верхних горизонтов A₀—A₂ до 4—9 — для нижележащих иллювиальных горизонтов и материнской породы. Интенсивность перехода углекислоты в газовую фазу зависит от многих факторов: влажности, степени дисперсности образца, кислотности почвенного раствора и других факторов (Смагин, 1999). В исследуемой текстурно-дифференцированной подзолистой почве книзу по профилю наблюдается как «утяжеление» механического состава почвы (увеличение удельной сорбционной поверхности), так и снижение степени кислотности (раздел 3. 1), что, вероятно, и объясняет рост уровня поглощения углекислоты. Полученные значения ва-

риант U_2 верхних почвенных горизонтов характеризовались меньшим разбросом от среднего ($v = 12\text{—}20\%$) по сравнению со значениями, полученными для нижних горизонтов ($v = 35\text{—}60\%$) (табл. 31).

Описание процессов сорбции (десорбции) углекислого газа в минеральных почвенных горизонтах осложняется как их многофакторной зависимостью, так и пространственным варьированием свойств почвы. К тому же нужно учитывать тот факт, что нагревание экспериментальных образцов при термодесорбции CO_2 до высоких температур, неестественных для обычных условий существования почвенной микрофлоры, очевидно, приводит к его частичной стерилизации.

Выделение CO_2 в воздушное пространство инкубационного флакона происходит за счет метаболических реакций микроорганизмов, потребляющих органический субстрат в почве. При дыхании микроорганизмов выделившееся количество CO_2 в данном объеме воздуха должно быть эквивалентно или близким к количеству поглощенного O_2 , который является главным акцептором при переносе электрона на субстрат. Для выявления соотношения количества выделяемого CO_2 и потребляемого при этом O_2 в 2002 г. был проведен схожий с вышеописанным инкубационный эксперимент с параллельным определением динамики концентрации этих газов за контрольный срок экспозиции. Для примера были взяты образцы глееподзолистой иллювиально-гумусово-железистой почвы супесчаной, развитой на суглинках под ельником черничным влажным (заповедник). За меру сопоставления брали количество вещества в молях выделенного (CO_2) и поглощенного (O_2) почвенным образцом газа.

Пересчет весовых массовых единиц газов (m , $\text{мг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) в число молей (v , $\text{моль} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) производили по известной формуле:

$$v = \frac{m}{M}, \quad (17)$$

где M — молекулярная масса (44 для CO_2 и $32 \text{ г} \cdot \text{моль}^{-1}$ для O_2).

На рис. 39 представлены результаты опыта по изменению количества CO_2 и O_2 в воздушном пространстве флакона в процессе инкубации образцов глееподзолистой иллювиально-гумусово-железистой почвы. Можно заключить, что методика с термодесорбцией продуцируемого CO_2 дает значения близкие к величинам поглощения кислорода, что обычно и наблюдается при

аэробных процессах деструкции ОВ. Результаты, полученные по обычной методике ниже в 2—3 раза из-за недоучета межфазных взаимодействий диоксида углерода в почве в процессе инкубации. В большинстве случаев количество CO_2 выделяемого почвой было ниже количества поглощенного O_2 , в некоторых — наоборот. Первое, вероятно, объясняет то, что не вся часть продуцированного CO_2 переходит в воздушное пространство инкубационного флакона, так как часть его остается в сорбированном виде в почве. Полный учет генерируемого почвой CO_2 , без разрушения образцов, требует дальнейшей методической доработки.

Проведенные инкубационные эксперименты дали возможность определить функциональные зависимости величины продуцирования CO_2 подзолистыми почвами ельников черничных от температуры и влажности. Рассмотрение их приведено в разделе 6. 2 следующей главы, посвященной моделированию динамики содержания органического углерода в почве.

Глава 6

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ДИНАМИКИ СОДЕРЖАНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА В ПОДЗОЛИСТОЙ ПОЧВЕ

Одним из главных функциональных процессов в лесных экосистемах является обмен веществами и энергией, который обеспечивает постоянное обновление биомассы путем взаимодействия противоположных процессов: анаболизма и катаболизма (Керженцев, 1992). Последние прямо или косвенно связаны с почвой. Благодаря постепенной трансформации и разложению опада в почве высвобождаются CO_2 и минеральные элементы, необходимые для синтеза первичной продукции фитоценозом. Совокупность взаимосвязанных процессов передачи и трансформации ОВ и энергии, обеспечивающих устойчивое развитие лесных экосистем, составляют суть функционирования почвы, которое концептуально и математически может быть представлено системой взаимосвязанных потоков (Регуляторная роль ..., 2002).

С позиций современной биогеофизики, почва представляет собой открытую, пористую, полидисперсную динамическую биокосную систему, состоящую из трех составных частей или фаз — твердой (включающей мертвые растительные и животные остатки, гумус и другие органо-минеральные комплексы), жидкой (почвенный раствор) и газообразной (почвенный воздух). Взаимодействие всех трех фаз на определенном пространственно-временном уровне определяет ее физическое состояние (Смагин, 1999; Наумов, 2004). Кроме трех перечисленных фаз, существует и живая фаза, в виде совокупности микроорганизмов, мелких беспозвоночных и некоторых позвоночных животных, активно участвующих в генезисе почвы (Роде, 1971). Изучение воздействия организмов и продуктов их жизнедея-

тельности на физическое состояние почв является одной из приоритетных задач современного почвоведения, касающихся исследования структурообразования, проницаемости, поглощательной и водоудерживающей способности почв под действием главных почвообразующих агентов — гумусовых веществ (Смагин, 2004).

Содержание ОВ в почве служит показателем ее состояния и физических условий, способствует образованию почвенных агрегатов и улучшению почвенной структуры (Физические условия ..., 1955). При обратном процессе — деструкции ПОВ — происходит неизбежная деградация благоприятных для почвенной биоты физических условий. Она фиксируется по ряду таких показателей, как уплотнение, потеря водопрочности агрегатов, ухудшение водоудерживания и способности почвы проводить влагу (Бондарев, 1994; Смагин и др., 2004). Поэтому особый интерес представляют исследования связи содержания ОВ почвы и ее базовых физических свойств.

Важнейшей и тесно связанной с изучением динамики содержания ОВ почвы является ее газовая функция, как источника, стока и резервуара парниковых газов, ответственных за изменение климата Земли (Raich, Schlesinger, 1992; Kirschbaum, 1995; Смагин и др., 2001). Этой экологической роли почвы в последние годы уделяется пристальное внимание, что следует из резко возросшего числа исследований и издаваемых научных работ по теме.

Одним из решений перечисленных проблем будет служить оценка динамики углерода почвы, находящегося в составе органических, органоминеральных и минеральных соединений, вовлеченных в круговорот вещества и энергии в лесной экосистеме. Анализ скоростей трансформации и транслокации потоков углерода в почвах на основе математического моделирования позволяет дать научно обоснованное описание роли того или иного фактора в функционировании системы и осуществить прогноз или реконструкцию ее поведения. Данному вопросу, применительно к подзолистым почвам ельников черничного типа подзоны средней тайги, посвящена эта глава.

6. 1. Динамика содержания органического углерода

Любая математическая модель есть не что иное, как некоторое абстрактное и упрощенное отражение моделируемого объекта. Точность модели состоит в ее способности количественно

воспроизводить те данные, на которых она построена, и предсказывать будущие изменения, что выявляется на этапе верификации (Математические модели ..., 1981). Моделирование процессов, связанных с функционированием почвы, как компонента БГЦ, не может существовать без опоры на конкретные полевые и лабораторные экспериментальные почвенные исследования, так же как и простой сбор эмпирической информации становится бессмысленным без его планирования и обработки с помощью концептуальных и математических моделей (Галицкий, Тюрюканов, 1981).

В настоящее время в почвоведении при изучении динамики ПОВ в основном широко используются линейные математические модели, которые хорошо описывают ее лишь в первом приближении (Гильманов, 1974; Базилевич, 1981; Бондаренко и др., 1981; Таргульян, 1986; Титлянова, 1989; Керженцев, 1992; Трофимов, Седов, 1997; Чертов, Комаров, 1996, и др.). В этих моделях учитывается влияние внешних факторов, но отсутствует возможность прогнозирования поведения системы за пределами квазиравновесного состояния, что тождественно ее разрушению. Поэтому разрабатываются новые методологические подходы в представлении «жизни» (Захаров, 1931) почвы как сложной, нелинейной, динамической биокосной системы, способной к самоорганизации в потоках вещества и энергии (Кремер, 1970; Худяков, 1972; Паников, 1988; Рыжова, 1992; Смагин и др., 2001; Регуляторная роль ..., 2002). При моделировании заимствуется аналитический аппарат синергетики, имеющей предметом своего изучения неравновесные системы, которые обладают индивидуальными особенностями с множественностью потенциальных физических состояний, далеких от стационарного. Синергетический подход может найти широкое практическое применение, к примеру, при прогнозировании экологической опасности сбоя функционирования почвы при нагрузке или возможной ее деградации.

Для представления организации почвы как системы, в виде математической модели необходимо выделить ее границы, основные показатели состояния, характеризующие свойства в фиксированных пространственно-временных координатах и изучить внутренние и внешние связи (Смагин и др., 2001). С этой целью в динамическом моделировании обычно используются наборы дифференциальных уравнений, решениями которых, при соответствующих начально-краевых условиях, служат функциональные зависимости переменных состояния от време-

ни и пространственных координат. Изменяя параметры в уравнениях, фиксирующих *внутренние связи* в системе, а также ее граничные условия (*внешнее воздействие*), в ходе численных экспериментов с моделью, удастся получить данные о роли того или иного фактора в функционировании системы и осуществить прогноз или реконструкцию ее поведения.

Ниже представлены примеры моделирования динамики органического углерода в исследуемых подзолистых почвах с учетом нескольких подходов на основе эмпирических материалов, полученных в ходе полевых и лабораторных исследований (главы 4, 5). При этом оговоримся, что в цели моделирования входило построение не единой и окончательной модели, а последовательности моделей все более сложных и более полно отражающих поведение углерода в почве.

Сначала воспользуемся простыми балансовыми и линейными кинетическими моделями, в которых в качестве переменной состояния используется *запас ОВ (углерода)* — масса на единице площади, что позволяет не учитывать процессы распределения вещества внутри почвы (неразделенные модели).

Балансовые модели трансформации ОВ появились в 70-х годах в связи с развитием стационарных исследований по биопродуктивности экосистем и использованием системного подхода при обобщении результатов этих исследований (Титлянова, 1977; Базилевич, 1979, 1981; Бондаренко и др., 1981; Ведрова и др., 2000, и др.). Структура таких моделей представлена совокупностью блоков-резервуаров ОВ, сообщающихся между собой посредством потоков ОВ. Наблюдения за динамикой ОВ в блоках за определенный промежуток времени позволяют рассчитать потоки между ними и составить полный баланс ОВ. При необходимости, данные об убыли-прибыли ОВ в резервуарах дополняются независимой оценкой каких-либо потоков ОВ и тогда неопределенные составляющие баланса оцениваются по разности.

Органический углерод в лесных экосистемах аккумулируется в следующих *блоках*: атмосфера, фитомасса растений по фракциям, подстилка, растительные остатки в почве, гумус (Уткин, 1995; Ведрова и др., 2000). Блоки характеризуются *запасами* на единицу площади ($\text{т С} \cdot \text{га}^{-1}$) и связаны между собой *потоками*: прирост, опад фракций надземной и подземной фитомассы древостоя, разложение опада-подстилки и подземной мортмассы: минерализация до CO_2 и гумификация. Потоки ОВ измеряются интенсивностью ($\text{т С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$).

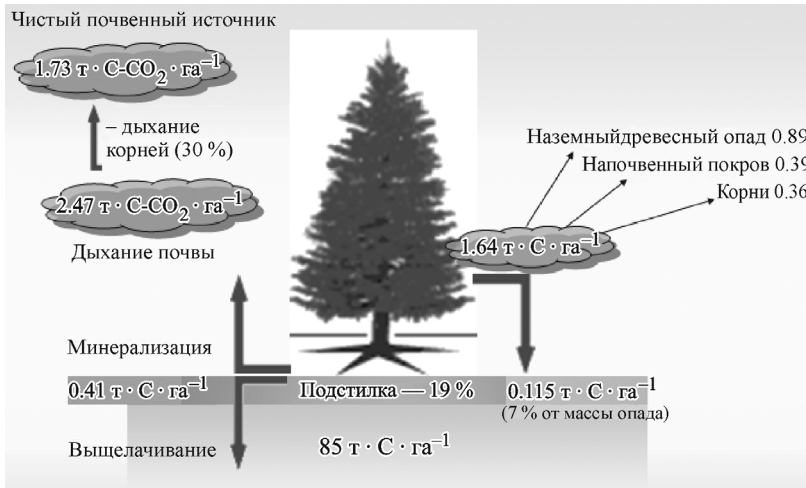


Рис. 40. Потоки углерода в подзолистой почве ельника черничного (по экспериментальным данным 2002—2003 гг.).

Для примера рассмотрим количественные характеристики для некоторых блоков и потоков углерода, связанных с его трансформацией в почве, применительно к исследуемой подзолистой почве ельника черничного (рис. 40). Разложение ОВ корней и подстилки, а также гумификация оценены по линейной кинетической модели (см. ниже) с постоянными коэффициентами минерализации и гумификации, определенными в ходе специального эксперимента с прокаленным минеральным субстратом.

Согласно данным по стационарному распределению органического углерода в почве, его запасы в верхнем однометровом слое составили $85 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, из которых 19 % концентрируется в подстилке. Запасы углерода в почве определяются балансом между процессами аккумуляции, разложения и транспорта ОВ. Входными переменными считали количество поступающих отмерших растительных остатков. Как видно, с опадом, включающим надземный и подземный опад древесного яруса и напочвенного покрова, поступает $1.64 \pm 0.16 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Из них 54 % составляет опад надземной части древостоя, 24 — напочвенного покрова, 22 % — корней. Общие годовые потери углерода, из учтенных компонентов растительных остатков, которые совершаются за счет процессов минерализации и выщелачивания, составили $0.41 \pm 0.04 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Расчетные данные результатов эксперимента по разложению смешанного опада в рамках показали,

что на 1 га закрепляется 115 кг $C_{\text{орг}}$ в год, что составило 7 % от массы поступающего опада ельника. Это согласуется с данными М. М. Кононовой (1963) по исследованию новообразования гумусовых веществ и практически совпадает с данными Э. Ф. Ведровой с соавт. (2000), которые выявили, что ежегодная аккумуляция углерода в эксперименте с суглинком под елью составляет 116 кг·га⁻¹.

На выходе из системы регистрировали интегральный поток углерода — эмиссию CO_2 (выходная переменная). Используя экспериментальные данные по температуре почвы (данные автономных термисторов — логгеров) и сезонной динамике влажности почвы, полученные за измерительные периоды, мы рассчитали примерное количество углерода CO_2 , выносимое из почвы в газообразном виде с единицы площади фитоценоза, используя эмпирическую модель (13, раздел 5. 1). Выявлено, что за сезон наблюдения 2002 г. (последняя декада мая—первая декада октября, всего 144 дня) с поверхности почвы ельника черничного выделилось 2.69 т $C \cdot \text{га}^{-1}$, а с вычетом доли корневого дыхания, традиционно экспертно оцениваемой в $\frac{1}{3}$ (Кобак, 1988; Кудеяров, 2000), чистый почвенный источник равен 1.88 т $C \cdot \text{га}^{-1}$. Применяя модель к данным гидротермических условий 2003 г. (145 дней), были получены несколько меньшие величины — 2.26 и 1.58 т $C \cdot \text{га}^{-1}$ соответственно, что вероятно связано с повышенным содержанием влаги в почве в этот сезон (раздел 3. 2). Отметим, что полученные данные находятся в соответствии с обобщенными оценками эмиссии CO_2 с поверхности почв, составляющими для подзолистых и дерново-подзолистых почв диапазон 2.0—3.0 т $C \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ (Взаимодействие ..., 1985; Добровольский, Никиктин, 1990; Raich, Schlesinger, 1992; Смагин, 1999; Pumpanen et al., 2003, и др.). В результате получены ориентировочные данные, которые могут быть использованы в качестве исходных для балансовой модели трансформации органического углерода в экосистеме ельника черничного.

При всей простоте и наглядности балансовые модели лишены возможности прогнозировать (или реконструировать) динамику $C_{\text{орг}}$ во времени (Смагин и др., 2001), так как они фиксируют некую структурно-функциональную организацию объекта в виде потоковых диаграмм только за короткий интервал времени (Гильманов, 1974; Бондаренко и др., 1981), несоизмеримый с темпами его развития. Выход из этого положения возможен при использовании *кинетического* подхода к исследованию организации и функционирования динамических систем, в рамках ко-

того определяются *связи* между переменными состояния (запасами, концентрациями ОВ) и скоростями их изменения (потоками). Когда известны подобные связи, легко определить, как будет развиваться система в дальнейшем, или что предшествовало ее данному состоянию. Кинетические модели, основанные на прямо пропорциональной связи между переменной состояния (C) и скоростью ее изменения ($v = dC/dt$, $v = \pm kC$, $k = \text{const}$), называются *линейными*. Эти модели можно получить из балансовых, полагая, что запасы ОВ в резервуарах и потоки, приводящие к изменениям этих запасов пропорциональны друг другу.

Примеры расчета интенсивности разложения растительных остатков, согласно известной кинетической линейной модели (11) по данным об убыли массы отдельных фракций, приведены в разделе 4.3. Выявлено, что константы (k , год⁻¹) разложения для разных фракций варьируют в диапазонах 0.1—0.2 для корней и подстилки, 0.2—0.8 — для компонентов наземного древесного опада и напочвенного покрова. Всего за первый год разложения листовая опад теряет 20.3 г С м⁻² в хвойно-лиственном насаждении и 15.9 г С м⁻² в ельнике черничном. Влияние гидротермических условий (T и W), а также ряда других факторов (рН, содержание лигнина, азота, зольных элементов и пр.) при необходимости учитывается регрессионными зависимостями константы k от этих показателей, получаемых опытным путем (Katterer et al., 1998, и др.).

При разделении обеих частей выражения (11) на C_0 и последующим логарифмированием, получают выражения, связывающие константу k с характерными временами полураспада ($C/C_0 = 0.5$) или разложения 95 % ОВ ($C/C_0 = 0.05$): $T_{0.5} = \ln 2/k$; $T_{0.95} = \ln 20/k$ (Смагин и др., 2001). Дополняя данные табл. 30, можно отметить, что деструкция фитодетрита в почвах происходит весьма быстрыми темпами: $T_{0.5}$, при средней величине 2.0, колеблется в интервале 0.9—2.5 лет для надземной части (опад древесного яруса и напочвенного покрова), достигая 2.9 лет для фракции отмирающих корней деревьев. Для большинства почв время оборота углерода растительных остатков $T_{0.95}$ находится в пределах нескольких лет и лишь в гидроморфных условиях при недостатке кислорода происходит консервация ОВ на десятилетия и более длительные сроки. Так, в исследуемых лесонасаждениях величина $T_{0.95}$ при средней величине для мортмассы в целом 11.5 лет изменяется от 3 (напочвенный покров) до 17—18 лет (компоненты надземного древесного опада), с максимальным периодом разложения до 27 лет для древесных корней.

Если учитывать наряду с разложением поступление ОВ в виде опада, то простейшее уравнение деструкции ОВ примет вид (Ильинская, Смагин, 1989):

$$\frac{dC}{dt} = L - kC, \quad (18)$$

где L — ежегодный опад ($\text{т} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$).

При начальных условиях ($t = 0, C = C_0$) модель (18) имеет следующее аналитическое решение:

$$C(t) = C_p - (C_0 - C_p) \exp(-kt), \quad C_p = L/k. \quad (19)$$

Отсюда следует, что по прошествии некоторого времени запас ОВ почвы (C) придет к равновесному состоянию (C_p), численно равному отношению величины опада к константе разложения. При неизменных параметрах L и k состояние C_p , независимо от начальных условий (C_0), будет стремиться к устойчивому (Смагин и др., 2001). Поэтому, если запас ОВ в почве достиг стационарного значения (C_p), константу k легко оценить по величине опадно-подстилочного коэффициента: $k = L/C_p$. Значение константы разложения $k = 1$ является условной границей процессов деструкции ($k > 1$) и аккумуляции ($k < 1$) ОВ в виде фитодетрита (рис. 41). Если $k > 1$, стационарные запасы подстилки будут меньше, чем ежегодное поступление опада ($C_p = L/k$), т. е.

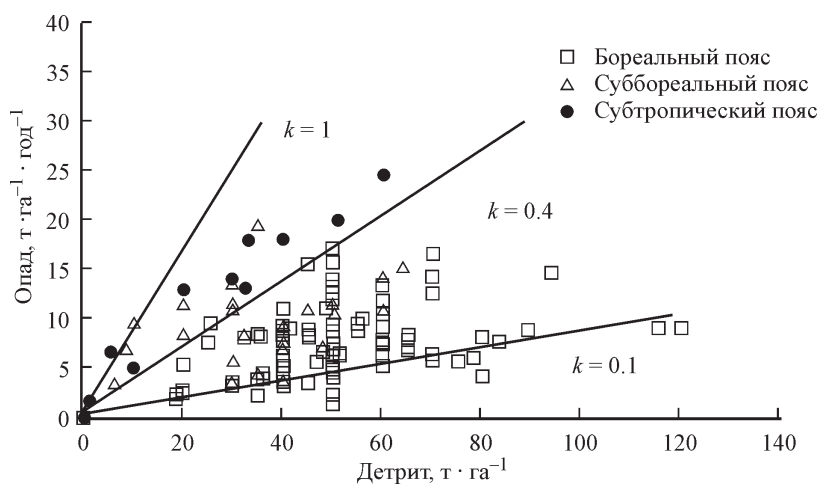


Рис. 41. Трансформация ОВ лесных экосистем.

с течением времени он не будет накапливаться на поверхности почвы в количестве, превышающем ежегодное поступление. В случае $k < 1$ запас ОВ в виде фитодетрита превышает ежегодное поступление опада, что свидетельствует о развитии аккумуляционных процессов, приводящих к формированию торфянистых горизонтов.

Коэффициенты деструкции фитодетрита в исследуемых нами лесных экосистемах, в зависимости от соотношения его запасов и количества ежегодно поступающего опада (опадно-подстилочный коэффициент), определенного в полевых условиях, колебались по годам в пределах 0.13—0.22 в хвойно-лиственном насаждении и 0.10—0.13 — в хвойном, что хорошо соотносится с экспериментальными данными по разложению опада.

В более сложных моделях наряду с учетом разложения и поступления ОВ с опадом берется во внимание еще и гумификация ОВ почвы. В них ПОВ подразделяется на разные фракции (детрит, гумус) и прогнозируется динамика органического углерода в связи с климатическими изменениями, агрокультурными мероприятиями и пр. (Чертов, 1985; Ильинская, Смагин, 1989; Смагин, 1994; Чертов, Комаров 1996; Kätterer et al, 1998). Мы использовали вариант моделей, предложенных в работе А. В. Смагина (1994):

$$\frac{dC}{dt} = L - (k_1 + k_2) \cdot C \quad \text{и} \quad \frac{dH}{dt} = k_2 C - k_3 H, \quad (20)$$

где C , H — запасы углерода детрита и гумусовых веществ, L — количество углерода, поступающего с опадом, $k_{1,2}$ — кинетические константы минерализации и гумификации детрита, k_3 — константа минерализации гумусовых веществ.

Аналитическое решение уравнений (20) выглядит как:

$$C_{(t)} = \frac{L}{k_1 + k_2} + A_0 \exp(-(k_1 + k_2) \cdot t),$$

$$H_{(t)} = \frac{k_2 L}{k_3(k_1 + k_2)} + \frac{k_2 A_0}{k_3 - (k_1 + k_2)} \exp(-(k_1 + k_2) \cdot t) + B_0 \exp(-k_3 t), \quad (21)$$

$$A_0 = C_0 - \frac{L}{k_1 + k_2}, \quad B_0 = H_0 - \frac{k_2 L}{k_3(k_1 + k_2)} - \frac{k_2 A_0}{k_3 - (k_1 + k_2)},$$

где H_0, C_0 — начальные запасы соответствующих фракций ОВ, A_0, B_0 — вспомогательные константы.

На рис. 42 представлена серия кривых $C_{(t)}$ (А), $H_{(t)}$ (Б), рассчитанных по уравнениям (20), для случаев аккумуляции и потерь углерода подзолистой почвы ельника черничного общим запасом $85 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ при среднегодовом поступлении углерода с

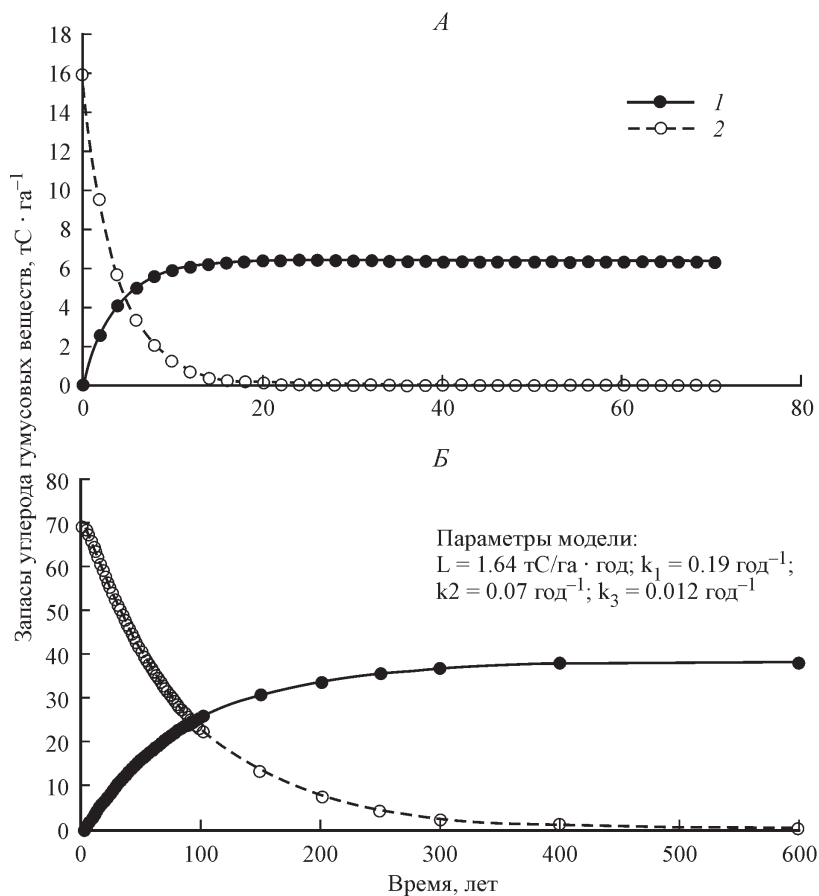


Рис. 42. Моделирование динамики аккумуляции и разложения (потерь) углерода ОВ подстилки (А) и гумусовых веществ (Б) при постоянных параметрах поступления и трансформации ОВ.

1 — $H(t)$ аккумуляции, 2 — $H(t)$ разложение.

растительным опадом $1.64 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Расчет параметров модели производился по стационарным запасам, с учетом экспериментальных данных по трансформации ОВ елового насаждения.

Помимо информации о минимальных временах аккумуляции и потерь органического углерода, графики иллюстрируют общую закономерность динамики $C_{\text{орг}}$, а именно — увеличение периода накопления и стойкости к деструкции при переходе от детрита (рис. 42, А) к гумусовым веществам (рис. 42, Б). При полном прекращении поступления растительных остатков ($L = 0$) вначале исчезает постилка. При этом она частично гумифицируется и компенсирует на первых этапах отсутствие внешнего источника ОВ более устойчивой к разложению фракции (Н). Далее процесс лимитируется замедленной скоростью деструкции ГВ. В целом, наряду с иерархией характерных времен деструкции разных фракций ПОВ, значительное количество аккумуляированного углерода в гумусе должно служить довольно надежным фактором устойчивости почвы по отношению к нарушениям поступления и трансформации ОВ (Керженцев, 1992).

Еще П. А. Костычев (1886, цит. по: 1949), впервые попытавшийся выразить интенсивность процесса разложения математически, допускал, что накопление ОВ в почве происходит довольно быстрыми темпами, после чего количество их в почве должно оставаться приблизительно постоянным. По его словам, реальное определение возраста может быть только приблизительно, так как речь идет о геологическом образовании. Однако отмечает, что большинство величин, используемых при моделировании динамики ПОВ, является более или менее постоянным и их можно получить точно (величина опада, температура и влажность почвы, определяющие темпы минерализации опада и гумуса). Предел накопления обуславливается не тем, сколько ОВ прирастает ежегодно, а тем, что образовавшиеся ОВ помещаются в почве так, что из них может разлагаться только незначительная часть.

С. А. Захаровым (1931) предложены следующие положения: 1) развитие почвы — это формирование почвы из породы до приобретения ею типичного профиля; 2) эволюция почвы — постепенное изменение зрелой почвы без изменения условий среды; 3) метаморфоз почвы — ее изменение в результате изменения среды, или факторов-почвообразователей.

В настоящее время существуют следующие основные модели педогенеза: нормальная, денудационная, седиментационная (Таргульян, 1982) и турбационная (Александровский, 1983).

Формирование современного исследуемого профиля подзолистой почвы происходило по нормальной модели педогенеза, чему соответствуют критерии ее развития: стабильная поверхность почвы и развитие профиля вглубь. Согласно А. Л. Александровскому (1983), хроноряды подобных почв демонстрируют достаточно строгую выдержанность скорости процессов и прохождения этапов развития почвы от начальной стадии до зрелого состояния профиля на протяжении времени до 2 тыс. лет, что позволяет определять возраст поверхности по степени развития профиля почвы при прочих равных условиях (породы, рельеф, биота). Так, для достижения первой стадии — появления профиля — подзолистых почв требуется около 10—15 лет, второй — появления диагностических горизонтов — 100—200 лет, а для формирования зрелого профиля требуется около 2000 лет.

Обратимся к результатам математического моделирования многолетней пространственно-временной динамики $C_{\text{орг}}$ в подзолистой почве (в качестве примера рассмотрена почва хвойно-лиственного насаждения). Для расчетов были использованы распределенные модели формирования органопрофиля, в которых в качестве основной переменной состояния выбирается *концентрация* углерода — масса $C_{\text{орг}}$, отнесенная к элементарному объему почвы, в котором она сосредоточена ($\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$). Эти модели позволяют оценить показатели трансформации и массопереноса $C_{\text{орг}}$ по стационарному профилю (Смагин и др., 2001). Учет вертикальной анизотропности почвы и отсутствие необходимости постановки трудоемких экспериментов по оценке параметров круговорота углерода делает модели подобного рода более практичными и перспективными для широкого применения, и отличает от вышеприведенных нераспределенных моделей, оперирующих только переменными запасов углерода на единице площади. В качестве первой иллюстрации рассмотрим простую модель органопрофиля почвы, используя допущение о диффузионном механизме распределения ОВ в сочетании с постоянно идущей биодеструкцией (Смагин и др., 2001):

$$\frac{dC}{dt} = D \frac{d^2C}{dz^2} - U, \quad (22)$$

где t — время (год), z — вертикальная координата (м), C — концентрация ОВ ($\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$), D — феноменологический показатель массопереноса (диффузии) ОВ ($\text{м}^2 \cdot \text{год}^{-1}$), U — функция биоде-

струкции гумуса ($\text{кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{год}$), соответствующая кинетике разложения ОВ почвы уравнению первого порядка: $U = kC$.

В качестве граничных условий модели (22) выбирали поток углерода в виде суммарного опада, (L , $\text{кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) закрепляемого в почве ($-D \frac{dC}{dz} = L$, при $z = 0$) и постоянства концентрации на большой глубине ($C = C_0$ при $z = h$ или при $z \rightarrow \infty$), так как $C_0 \neq 0$, т. е. на достаточном удалении от поверхности почвы сохраняется невысокий фон концентрации углерода, переменную C в модели углеродного органофилия представляли в виде разности $C = C_{(z)} - C_0$, где $C_{(z)}$ — концентрация $C_{\text{орг}}$ на данной глубине.

В стационарном состоянии ($dC/dt = 0$) модель (22) выглядит как:

$$\frac{dC}{dt} = D \frac{d^2C}{dz^2} - U \quad \text{или} \quad D \frac{d^2C}{dz^2} = kC. \quad (23)$$

При указанных выше граничных условиях она имеет аналитическое решение в виде следующего уравнения:

$$C_{(z)} = \left(C_0 + \frac{L}{\sqrt{kD}} \right) \exp \left(-\sqrt{\frac{k}{D}} z \right) + C_0. \quad (24)$$

Для определения показателей разложения (k) и массопереноса (D) по модели (24) данные профильного распределения $C_{\text{орг}}$ аппроксимировали экспоненциальной регрессией:

$$C_{(z)} - C_0 = A \exp(-bz) \quad (25)$$

и по параметрам аппроксимации A , b , а также известном поступлении опада (L) рассчитывали искомые величины.

Таким образом, выявлено, что профильное распределение $C_{\text{орг}}$ типичной подзолистой почвы хорошо аппроксимируется нелинейной функцией (25) с параметрами $A = 48.171$ и $b = 6.899$, $R^2 = 0.98$, $\sigma = 2.8$, тест на нормальность = 0.22, тест на вариабельность = 0.11.

Решая систему алгебраических уравнений:

$$\sqrt{\frac{k}{D}} = 6.899 \quad \text{и} \quad \frac{0.012}{\sqrt{kD}} = 48.171 \quad \text{при заданной величине поступ-$$

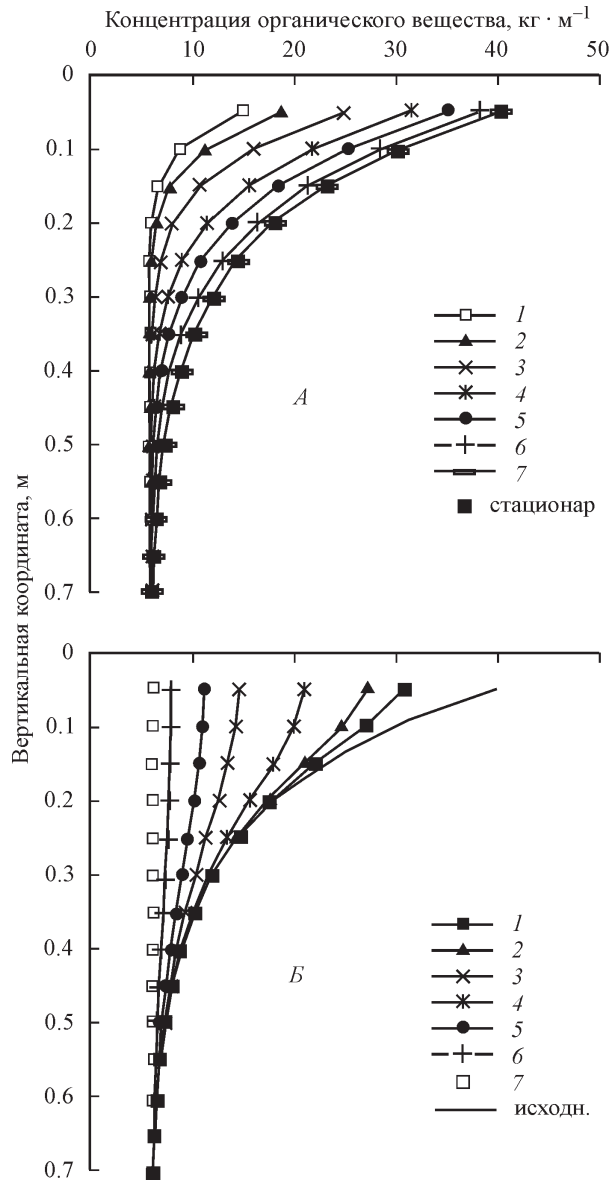


Рис. 43. Моделирование формирования (А) и деградации (Б, В) углеродного профиля типичной подзолистой почвы.

Параметры моделей: (А): $L = 0.012 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, $D = 0.000035 \text{ м}^2 \cdot \text{год}^{-1}$, $k = 0.00165 \text{ год}^{-1}$, аппроксимация реального стационарного профиля (на рис. 43, А стационар): $C(z) = 48.171 \exp(-6.899z) + 5.88$, $R^2 = 0.98$. (Б): $L = 0$. (В): $L = 0.06 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$; 1 — 60 лет, 2 — 100, 3 — 200, 4 — 400, 5 — 600, 6 — 1000, 7 — 200 лет.

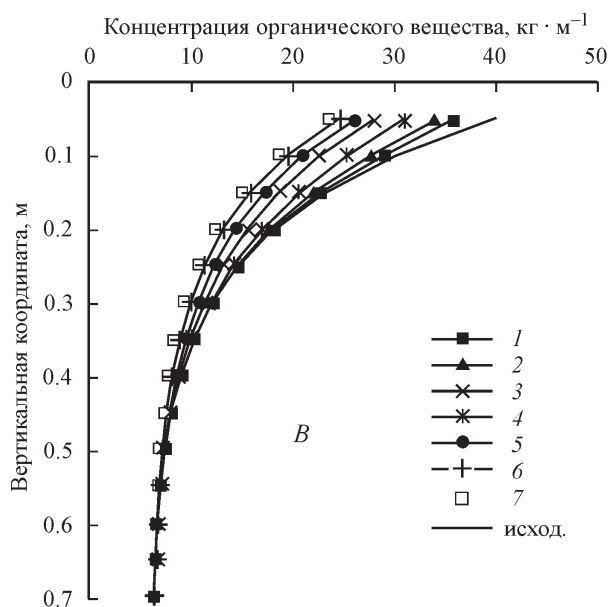


Рис. 43 (продолжение).

ления $C_{\text{орг}}$ из опада $L = 0.012 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, находим $D = 0.000035 \text{ м}^2 \cdot \text{год}^{-1}$, $k = 0.00165 \text{ год}^{-1}$.

Используя эти параметры, а также численные методы решения модели (24), мы попытались реконструировать динамику формирования углеродного органо профиля данной почвы (рис. 43, *A*) и осуществить прогноз ее деградации при полном отсутствии поступления углерода опада ($L = 0$, например, в случае сплошной вырубki) (рис. 43, *B*) или частичном его снижении (к примеру, в 2 раза), которое может наблюдаться в случаях выборочных вырубок, пожара, активной деятельности фитофагов и пр. (рис. 43, *B*).

Как видно (рис. 43, *A*), выход на стационарное состояние с наблюдаемым в настоящее время профильным распределением углерода осуществляется примерно в течение 2 тыс. лет, что находится в хорошем соответствии с данными хронорядов, описываемыми нормальными моделями педогенеза (Таргульян, 1982; Александровский, 1983). При этом, по аналогии с работой «Регуляторная роль...» (2002), можно выделить период относительно быстрого увеличения запасов углерода в почвенном профиле (аккумулятивный тип функционирования почвы) и период относительного затухания интенсивности происходящих изменений (квазистационарный тип).

При возникновении условий, вызывающих снижение продуктивности фитоценоза, и как следствие, ежегодного опада (вырубка, распашка, осушение, пожары, инвазии насекомых и пр.), количество поступающего в почву OB не обеспечивает потребности гетеротрофного блока и происходит деградация запасов аккумулированного углерода. В результате квазистационарный тип функционирования почвы сменяется на регрессивный.

Рассматривая темпы деградации типичной подзолистой почвы (рис. 43, *Б, В*), можно отметить, что при полном отсутствии источников $C_{орг}$ она теряет около четверти запасов от исходных примерно за 300 лет. Из сравнения этих данных с результатами моделирования деградации черноземов (Смагин и др., 2001) следует, что потери углерода в подзолистой почве происходят менее интенсивными темпами. Так, в упомянутой работе приводятся данные, что уже за 100 лет типичный чернозем теряет $\frac{3}{4}$ OB и $\frac{1}{2}$ — за 200 лет. Двукратное снижение поступления углерода в подзолистую почву (рис. 43, *В*), также способствует деградации ее углеродного бюджета, хотя и в более замедленных темпах. При этом, как видно из рисунков, основные и более интенсивные потери $C_{орг}$ происходят в верхних слоях.

Следует учитывать, что данные модели носят несколько идеальный характер и содержат ряд допущений. В них заданы постоянные усредненные эмпирические константы интенсивности поступления углерода в почву и его освобождения при разложении, варьирующие во времени и пространстве и зависящие от гидротермических условий и стадии развития лесной экосистемы. С этой точки зрения следует понимать относительность долгосрочных прогнозов и реконструкции динамики $C_{орг}$. Однако, при сохраняющихся существующих темпах поступления и минерализации растительных остатков и OB почвы, либо знания их изменений, они имеют право на существование. Поэтому допущения могут считаться вполне оправданными, поскольку они позволяют понять общие принципы выхода системы на стационарный режим и установления момента динамического равновесия ее с условиями среды. В подобных моделях необходимо точное определение величины поступления $C_{орг}$ в почву в специальных полевых экспериментах (раздел 2. 3), так как от этого зависят все последующие расчеты. Для масштабных прогнозов динамики углерода в почвах таежной зоны необходимо наращивать базу данных по объемной концентрации $C_{орг}$ в почвенных профилях и интенсивности гумификации OB в почвах разных типов леса.

6. 2. Минерализация органического вещества

В зависимости от чувствительности к биохимическому разложению и трансформации, ОВ почвы разделяют на две основные категории: лабильную, быстро минерализующуюся, обеспечивающую растения питательными веществами и устойчивую, консервативную часть гумуса, сохраняющуюся долгое время в почве (Кононова, 1963; Регуляторная роль .., 2002, и др.). Интенсивность образования и разложения ПОВ в лесных экосистемах зависит от химического состава поступающих на поверхность и в толщу почвы растительных остатков, климатических и гидрологических условий, содержания оснований в материнской породе, состава лесообразующих пород, их возраста, сомкнутости полога и пр.

Рассмотрим некоторые подходы к моделированию интенсивности минерализации $C_{орг}$, фиксируемых по конечному газообразному продукту трансформации ОВ почвы — углекислому газу. Очевидно, что для этого надо определить связь кинетических констант разложения (k), либо интенсивности продуцирования CO_2 с основными экологическими факторами, определяющими активность почвенных деструкторов, — температурой (T) и влажностью (W). В основу моделирования легли подходы, обобщенные в работах Сингха и Гупты (Singh, Gupta, 1977), Кэттерера с сотрудниками (Kätterer et al., 1998), Смагина с сотрудниками (1999, 2001), Пауля (Paul, 2001), и др.

Температура. Существующие в настоящее время данные, относительно чувствительности интенсивности разложения и ПД к изменению температуры, полученные в ходе глобальных и региональных исследований, неоднозначны. По мнению большинства исследователей (Рыжова, 1992; Kätterer et al., 1998; Смагин, 1999; Schlesinger, Andrews, 2000; Fang et al., 2005, и др.), повышение температуры в глобальном масштабе приведет к увеличению потока CO_2 с поверхности почвы, через усиление разложения равнозначно как лабильных, так и относительно стабильных фракций ПОВ, вызывая потери запасов $C_{орг}$ и, как следствие, самоусиление парникового эффекта. В работах других ученых (Liski et al., 1999; Giardina, Ryan, 2000; Thornley and Cannell, 2001) отстаивается идея о том, что более чувствительна к разложению в ответ на увеличение температуры лишь лабильная (биологически активная) фракция ОВ почвы, составляющая, согласно (Jenkinson, Rayner, 1977), менее 10 % от общих запасов

$C_{\text{орг}}$. Стабильные же компоненты ОВ почвы являются толерантными к ее действию. Отсюда делаются выводы о том, что почвы таежных и тундровых экосистем, при высоком содержании доли лабильного ОВ, в ответ на нагревание превратятся в мощные источники атмосферного углерода, в отличие от почв тропического пояса, содержащих устойчивые формы ОВ, которые хранятся к тому же на значительной глубине, что угрожает положительной обратной связью с климатом.

Понятия «лабильное» и «стабильное» ОВ почвы можно условно разделить, придерживаясь классификации устойчивости к разложению, приведенной в монографии (Регуляторная роль ..., 2002), где в качестве критерия выделения классов ОВ почвы использовалась величина коэффициента разложения k . I — активное ОВ ($k > 10\% C_{\text{орг}} / \text{мес}$); II — лабильное ОВ ($k = 2.5\text{—}10\% C_{\text{орг}} / \text{мес}$); III — устойчивое ОВ ($k = 1\text{—}2.5\% C_{\text{орг}} / \text{мес}$); IV — стабильное ОВ ($k < 1\% C_{\text{орг}} / \text{мес}$).

Согласно итогам широкомасштабных экспериментальных полевых работ по искусственному нагреванию экосистем, как аналога воздействия глобального потепления на разложение ПОВ (Rustad et al., 2001), продолжительное воздействие повышенной температуры (2—9 лет), первоначально вызывающее усиление разложения ОВ (на 20 %) впоследствии снижалось. Причины этого состояли в изменении состава и соотношения компонентов ПОВ, обладающих разной устойчивостью к повышенной температуре. Многими исследователями описывается эффект своеобразной акклиматизации микроорганизмов к повышению температуры (Kirschbaum, 1995, и др.), когда повышаемая на первых сроках интенсивность их жизнедеятельности, фиксируемая по выделению CO_2 , сменяется спадом и выходом на более менее постоянный уровень.

Как уже отмечалось (раздел 5. 2), влияние температуры на интенсивность деструкции и эмиссии CO_2 в первом приближении можно учесть с помощью коэффициента Q_{10} . Однако в полевых условиях (Liski et al., 1999; Giardina and Ryan, 2000; Thornley, Cannell, 2001) его применение не совсем корректно для подобной оценки из-за многофакторной зависимости этого интегрального процесса от многих внешних условий, на который дополнительно накладывается влияние дыхания корней — физиологического процесса, имеющего свой экологический спектр. Под температурной чувствительностью $C_{\text{орг}}$ к разложению понимается изменение интенсивности разложения под влиянием разных температур и постоянных прочих условиях (Fang,

Moncrieff, 2001). Подобные возможно создать лишь в контролируемых лабораторных условиях при проведении инкубационных экспериментов.

Детальное исследование зависимости $k_{(T)}$, получаемой при инкубировании почвенных образцов, содержится в обзоре (Kätterer et al., 1998). Его авторы предполагая, что влияние температуры одинаково распространяется на все фракции ОВ, как лабильные, так и относительно стабильные, может быть учтено с помощью температурного фактора $m_{(T)}$: $k_n = mk_{n \max}$, где k_n — кинетическая константа разложения какой-либо фракции ОВ ($n = 1, 2, 3\dots$), $k_{n \max}$ — значение константы при максимальной температуре (T_{\max}). Значение $m_{(T)}$ представляет собой математическую функцию, демонстрирующую относительный отклик интенсивности деструкционной микробиологической деятельности при увеличении температуры почвы (находится в диапазоне $0 < m_{(T)} < 1$) (Paul, 2001), и определяемую по одной из известных ниже перечисленных моделей (Kätterer et al., 1998):

1. Функция Аррениуса:

$$m_{(T)} = \exp \left[\frac{E}{R} \left(\frac{1}{T_m + 273} - \frac{1}{T + 273} \right) \right], \quad (26)$$

где T — температура, $^{\circ}\text{C}$, R — универсальная газовая постоянная ($8.31 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$), E — энергия активации ($\text{Дж} \cdot \text{моль}^{-1}$), T_m — значение температуры, $^{\circ}\text{C}$, при которой фактор $m = 1$.

2. Двухпараметрическая функция Ллойда-Тейлора (Lloyd, Taylor, 1994):

$$m_{(T)} = \exp \left[E_0 \left(\frac{1}{T_m + 273 - T_0} - \frac{1}{T + 273 - T_0} \right) \right], \quad (27)$$

где E_0 ($^{\circ}\text{C}$) и T_0 (K) температурные константы, определенные настройкой по экспериментальным данным ($E_0 = 35.41 \text{ }^{\circ}\text{C}$).

3. Экспоненциальная функция Q_{10} :

$$m_{(T)} = Q_{10}^{\frac{T - T_m}{10}}. \quad (28)$$

4. Функция Ратковского (Ratkowsky et al., 1982, цит. по: Kätterer et al., 1998):

$$m_{(T)} = \frac{(T - T_{\min})^2}{(T_m - T_{\min})}, \quad (29)$$

где T_{\min} — значение температуры, при которой прекращается деградация ($m = 0$).

Кроме перечисленных, согласно обзорам (Смагин и др., 2001; Paul, 2001), существует еще множество моделей, оценивающих воздействие температуры на разложение ОБ почвы. Так, при ограниченном температурном диапазоне используются модели GRAZPLAN и GRASP (McCaskill, Blair, 1990; Cooksley et al., 1993), допускающие линейную связь температуры с активностью почвенной микрофлоры. Простые экспоненциальные функции (например, APSIM) (Probert et al., 1998), CENTURY (Parton et al., 2001), Socrates (Grace et al., 2001), используются при принятии постоянной и возрастающей микробной активности с повышением температуры. Другие модели выражаются более сложными поликомпонентными функциями T_m , учитывающими чувствительность нескольких фракций ПОВ (например, CenW, G'day (Kirschbaum, 1995, 2000a) (цит. по: Paul, 2001). В отечественной литературе примеры таких моделей можно найти в работах Т. Г. Гильманова (1974), А. С. Керженцева (1992) и др. Все перечисленные модели объединяет принятие принципа линейности связей между запасами фракций и скоростями их трансформации.

Согласно проведенным расчетам авторов обзора (Katterer et al., 1998), выбор уравнений практически не влияет на результаты аппроксимации экспериментальных данных при правильно определенных температурных параметрах. Для всего массива данных наилучшее соответствие моделей эксперименту ($R^2 = 0.96$) было получено при следующих параметрах: $T_m = 30$ eC, $T_{\max} = 40$ °C, $E = 54.2$ Дж · моль⁻¹, $T_0 = 233$ K, $Q_{10} = 2.06$, $T_{\min} = -3.78$ °C. Наиболее простая функция (28), по данным А. В. Смагина с сотр. (2001), давала хорошие результаты в диапазоне $5 < T < 35$ °C. За пределами указанного диапазона рекомендовано использовать более сложные уравнения с несколькими параметрами.

Для применения функции (28) мы первоначально выявили степень варьирования среднего значения Q_{10} в разных генетических горизонтах подзолистой почвы, используя уравнение Ван-Гоффа (12). За основу вычислений послужили данные, полученные при 12-дневной инкубации горизонтов типичной под-

золистой почвы в кислородных условиях в диапазоне влажности W/W_s 0.2—1.0 (раздел 5. 3). В табл. 32 представлены обобщенные результаты вычислений значения Q_{10} отдельных горизонтов подзолистой почвы в зависимости от ее влажности. Для расчета коэффициента Q_{10} был взят интервал 5—20 °С, как более близкий к температурам, наблюдаемым в естественных условиях (раздел 3. 3).

Согласно данным табл. 32, коэффициент Q_{10} варьирует в относительно небольшом диапазоне для разных почвенных горизонтов: 1.31—2.14, по данным традиционной методики, и 1.25—2.08, по данным модифицированной методики с термодесорбцией.

Приведенные результаты согласуются с исследованиями температурной зависимости углеродной минерализации ОБ лесных почв (Palmer Winkler et al., 1996; Fang et al., 2005), по результатам которых выявлено, что Q_{10} в течение инкубации варьирует относительно слабо (1.7—2.2). На более широкую вариабельность коэффициента Q_{10} при инкубации торфяных почв указывают Сканлон и Мур (Scanlon, Mooge, 2000), значения которого при температурном интервале 4—14 °С составили 1—7.7, при среднем значении также близком к 2.

Выбор методики инкубации значимо не влиял на результаты получения Q_{10} . Также не отмечается явной зависимости от влажности почвы и от глубины залегания генетических горизонтов, что позволяет предположить об однозначном действии температуры на разложение разных фракций ОБ подзолистое почвы (например, Q_{10} лесной подстилки — 2.03 ± 0.39 , горизонта A_2B — 1.93 ± 0.63). Вывод о влиянии влажности почвы на Q_{10} согласуется с результатами работы Фанга и Монкриффа (Fang, Moncrieff, 2001), где также отмечено, что изменение объемного содержания влаги с 20 до 50 % не оказывало очевидного влияния на температурный отклик деструкции ОБ почвы.

Сравнивая результаты лабораторных опытов с данными полевых измерений интенсивности ПД, можно отметить, что коэффициент Q_{10} варьирует в гораздо меньшем диапазоне. Это, вероятно, свидетельствует о «чистоте» условий проведения модельного эксперимента, так как выделялась лишь одна варьирующая переменная (T) при относительном постоянстве других. К тому же при анализе полевых данных за основу вычислений брались разные температурные интервалы, что часто вызывает дополнительные расхождения. Также причиной меньшего варьирования в опытах могло быть удаление тонких корней, дыхание которых

Таблица 32

**Значения температурного коэффициента Q_{10} подзолистой почвы
в зависимости от глубины залегания горизонта
и влажности образцов
(согласно традиционной и модифицированной методик инкубации)**

Горизонт, глубина (см)	Диапазон относительной влажности (W/W_s)	Q_{10}^*
A ₀ (0—5)	>0.9	1.69/1.68
	0.9—0.7	1.68/2.52
	0.7—0.45	1.90/2.47
	0.45—0.35	1.53/1.78
	0.35—0.3	1.25/1.67
	<0.3	1.29/2.09
	в среднем	$1.55 \pm 0.25/2.03 \pm 0.39$
A _{2h} (5—8)	>0.9	2.20/1.66
	0.9—0.7	2.12/2.45
	0.7—0.5	1.89/1.45
	0.45—0.35	2.54/2.12
	0.35—0.3	2.01/2.90
	в среднем	$2.10 \pm 0.26/2.08 \pm 0.53$
	A ₂ (8—14)	0.9—0.7
0.7—0.5		2.34/2.07
0.45—0.35		1.40/1.27
в среднем		$1.92 \pm 0.47/1.82 \pm 0.48$
A ₂ B (14—22)	>0.9	1.03/1.65
	0.9—0.7	1.20/1.77
	0.7—0.5	2.44/1.95
	0.45—0.35	2.41/2.98
	0.35—0.3	1.91/1.31
	в среднем	$1.80 \pm 0.66/1.93 \pm 0.63$
B ₁ (22—40)	0.9—0.7	1.63/1.50
	0.7—0.5	1.00/1.01
	в среднем	$1.31 \pm 0.44/1.25 \pm 0.35$
B ₂ (40—60)	0.9—0.7	1.53/1.48
	0.7—0.5	1.42/1.23
	0.45—0.35	1.35/1.34
	0.35—0.3	1.37/1.09
	в среднем	$1.42 \pm 0.08/1.29 \pm 0.16$
BC (60—80)	0.9—0.7	1.95/1.34
	0.7—0.5	2.11/1.96
	0.45—0.35	2.49/1.35
	0.35—0.3	2.20/1.55
	в среднем	$2.14 \pm 0.22/1.45 \pm 0.33$

Примечание. В числителе значение, полученное по традиционной методике инкубирования почвенных образцов, в знаменателе — с термодесорбцией (см. разделы 2, 3, 5, 3).

Таблица 33

Величина температурного фактора $m_{(T)}$ в почве ельника черничного за 2003—2004 гг.

Месяц	Глубина, см			
	5	10	20	30
Май	0.14	0.12 ± 0.001	0.12 ± 0.01	0.124
Июнь	0.18	0.18 ± 0.01	0.18 ± 0.03	0.186
Июль	0.28	0.26 ± 0.02	0.26 ± 0.04	0.266
Август	0.30	0.26 ± 0.02	0.26 ± 0.003	0.243
Сентябрь	0.20	0.21 ± 0.002	0.22 ± 0.01	0.217
Октябрь	0.18	0.195	0.190	0.17
Ноябрь	—	0.122	0.138	0.135
Декабрь	—	0.115	0.128	0.124
Январь	—	0.111	0.122	0.118
Февраль	—	0.109	0.118	0.114
Март	—	0.113	0.120	0.113
Апрель	—	0.112	0.120	0.114

Примечание. — данные отсутствуют.

в естественных условиях имеет свои особенности и температурные оптимумы, зависящие от фазы развития растения (Singh, Gurta, 1977, и др.). Так, согласно данным (Boone et al., 1998), дыхание корней древесных растений является более чувствительным к температуре ($Q_{10} = 4.6$), чем чистое дыхание почвы с изъятый корневой системой ($Q_{10} = 2.5$).

Примечательно, что температурный коэффициент гумусово-аккумулятивного горизонта почвы (2.08) очень близок к среднему коэффициенту Q_{10} , приведенному в работе (Kätterer et al., 1998) — 2.06. Это, с определенной степенью приближенности, позволяет нам использовать вышеприведенные модельные параметры для прогноза отклика деструкции ОВ на изменения климата в дальнейших исследованиях.

Для нахождения температурного фактора $m_{(T)}$ почвы ельника черничного мы применяли экспоненциальную функцию (28) к имеющимся полевым температурным данным 2003—2004 гг. Расчеты показали (табл. 33), что $m_{(T)}$ типичной подзолистой почвы, при $T_m = 30$ °С, варьирует во времени и в пространстве незначительно (0.11—0.30). Наибольшие колебания $m_{(T)}$ характерны для верхних почвенных слоев (3—7 см). В летние месяцы они прогреваются быстрее и сильнее, и, как следствие, в них отмечаются большие значения фактора $m_{(T)}$. Зимой, при промерзании верхних слоев, нижележащие (20 см) остаются активными,

благодаря аккумулярованному теплу. Поэтому даже в зимнее время существует потенциальный температурный фон для разложения ОВ почвы.

Полученные данные по пространственно-временному варьированию фактора $m_{(T)}$, при известных величинах кинетических констант всех фракций ОВ почвы и подстилки ельника черничного, могут служить в качестве оценочных при прогнозировании нагревания почвы, и вычисления ожидаемых потерь $C_{орг}$. На данном этапе исследований мы не производили расчет потенциальных потерь углерода по данным проведенных инкубационных экспериментов, так как считаем, что их результаты могут быть завышаемыми вследствие краткосрочности эксперимента (несопоставимость временных рамок, на что указывали (Giardina, Ryan, 2000), условий инкубации изъятых образцов (при нетипично высоком уровне O_2 для нижележащих горизонтов) и неприятия в расчет других экологических факторов.

В дополнение заметим, что согласно большинству существующих моделей, микробиологическая деятельность возрастает до температуры 30 °С и более. Оптимум может варьировать в диапазоне 35—45 °С. Однако в природе средние температуры почвы, даже на 5-сантиметровой глубине, его не достигают. Согласно нашим данным, температура почвы на глубине 5 см в исследуемых насаждениях за 2002—2004 гг. не превышала 17—18 °С (раздел 3. 3). К тому же, время этих критических температур совпадает с периодом ограниченной влажности (конец июля), т. е. усыханием верхнего слоя, что ограничивает ее действие на интенсивность разложения фитодетрита и гумуса. Отсюда, при моделировании минерализации ОВ почвы следует учитывать, во-первых, реальный температурный диапазон, в котором почва находится продолжительное время, во-вторых, влияние многочисленных экологических факторов, из которых важнейшим после рассмотренного является степень насыщенности почвы влагой.

Влажность. Связь между содержанием воды в почве и процессами разложения в ней более сложна и определяется множеством водно-физических факторов: кривой влагоудерживания (ОГХ), пористостью аэрации, концентрации $C_{орг}$, рН, глубины почвы и пр. При попытке оценить влияние влажности субстрата на интенсивность его деструкции также применяют соответствующий фактор $f_{(W)}$: $k_i = f k_{imax}$, $0 < f < 1$ (Смагин и др., 2001). $f_{(W)}$ выражают через объемное содержание воды в почве, относительное водное содержание (отношение W/W_s , W_s — влажность

насыщения почвы), потенциал давления влаги и пр. (Paul, 2001). Для определения связи $f_{(W)}$ применяются уравнения, аналогичные температурным. Можно использовать функцию, схожую с температурной функцией Ратковского, приведенную в работе А. В. Смагина с сотрудниками (2001):

$$f_{(W)} = \frac{W - W_{\min}}{W_{\max} - W_{\min}}, \quad (30)$$

где W_{\min} , W_{\max} — значения влажности, при которой деструкция прекращается (сухая почва) или идет с максимальной скоростью $k_{i \max}$; $W_{\min} < W < W_{\max}$.

При анализе зависимости ПД от влажности почвы в полевых условиях нами было показано (раздел 5. 1), что в течение сезона наблюдается отрицательная линейная связь между этими параметрами. Исушение избыточно влажных почвенных горизонтов на фоне высоких температур в общем случае приводило к активизации как биологических (разложение подстилки и ОВ гумуса), так и физических процессов (десорбция растворенного и адсорбированного газа при нагревании).

Эксперименты по инкубации почв, проведенные в лабораторных условиях, в ходе определения кривой водоудерживания (ОГХ), позволили относительно изолированно рассмотреть связь $f_{(W)}$. Выявлено, что зависимость интенсивности деструкции ОВ от влажности нелинейна и имеет оптимальный диапазон, приходящийся, как правило, на область $0.7 < W/W_S < 0.9$ (раздел 5. 3). Это согласуется с данными сравнительного обзора (Paul, 2001), из которых следует, что большинство функций $f_{(W)}$ не показывает снижения микробиологической деятельности при высоких уровнях влагосодержания. В отдельных случаях (рис. 44, А), помимо основного выявлен статистически достоверный второй максимум интенсивности разложения в области достаточно малых влажностей ($0.3 < W/W_S < 0.4$), связанный, по-видимому, с активностью ксерофильных групп микроорганизмов. В сухой почве ($W/W_S \leq 0.1-0.2$) биологическая активность практически не проявляется и интенсивность деструкции (выделения CO_2) приближается к нулю.

Полученные закономерности фактора $f_{(W)}$ хорошо описываются полиномами высоких степеней: $f_{(W)} = AW^{n-1} + BW^{n-2} + CW^{n-3} + \dots$ где $n \geq 3$, A, B, C, \dots — константы. Результаты аппроксимации экспериментальных данных по продуцированию

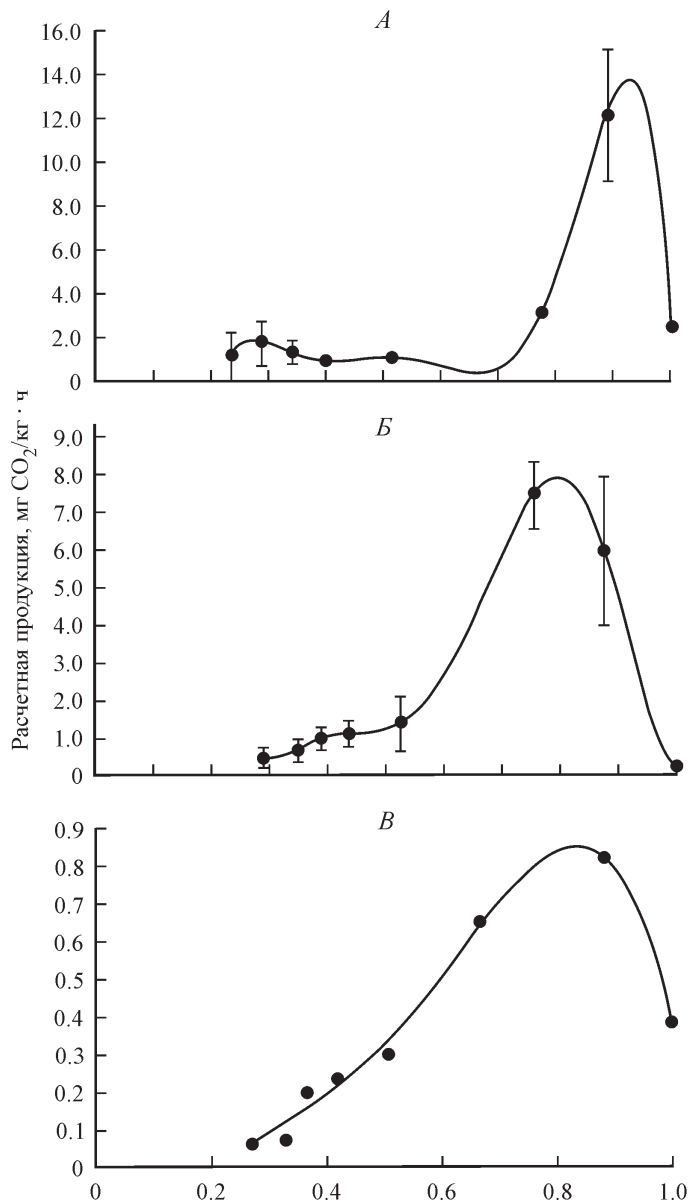


Рис. 44. Продуктирование CO₂ подзолистой почвой в зависимости от влажности (инкубация при 20 °C) (аппроксимация полиномом).

A — подстилка (параметры модели: $f_{(W)} = 7966.5 (W/W_s)^6 - 28724 (W/W_s)^5 + 41200 (W/W_s)^4 - 30081 (W/W_s)^3 + 11823 (W/W_s)^2 - 2375.7 (W/W_s) + 191.54$ ($R^2 = 0.99$));
B — гор. А_{2h} (параметры модели: $f_{(W)} = 11704 (W/W_s)^6 + 39012 (W/W_s)^5 - 51974 (W/W_s)^4 + 35432 (W/W_s)^3 - 13027 (W/W_s)^2 + 2443.8 (W/W_s) - 180.97$ ($R^2 = 0.99$)); *B* — гор. А₂ (параметры модели: $f_{(W)} = -19.108 (W/W_s)^4 + 36.897 (W/W_s)^3 - 24.222 (W/W_s)^2 + 7.6967 (W/W_s) - 0.8803$ ($R^2 = 0.99$)).

CO₂ подзолистой почвой трех верхних горизонтов приведены на рис. 44.

Характерно, что за период инкубации максимум интенсивности продуцирования CO₂ органогенного горизонта (подстилки) приходился на область высоких влажностей (~0.9), сдвигаясь в диапазон меньших влажностей (0.7—0.9) в нижележащих горизонтах.

Несмотря на весьма удовлетворительные аппроксимации процесса разложения ПОВ с помощью приведенных однофакторных моделей, нельзя забывать, что все экологические факторы действуют совместно и одновременно (Kirschbaum, 1995). Поэтому необходим единый комплексный учет как можно большего количества зависимостей процесса продуцирования CO₂ от отдельных факторов (Смагин и др., 2001) с последующим объединением в единую модель и экстраполяцией на данные полевых исследований. К примеру, можно ввести единый фактор r зависимости влияния влажности ($f_{(W)}$) и температуры ($m_{(T)}$) почвы на процесс выделения CO₂ (Schlentner, van Cleve, 1985; Смагин, 2004):

$$r = (m_{(T)}) \cdot (f_{(W)}). \quad (31)$$

6. 3. Влияние органического углерода на гидрофизические свойства почвы

Гумусовые вещества оказывают существенное влияние на структуру и физические свойства почв (Воронин, 1984). Концентрацию органического углерода в почве часто используют в прогнозировании динамики ее физического состояния. Для этого связывают интенсивный показатель содержания ОВ в почве (концентрацию, запасы) с интегральным базовым показателем физического состояния почвы — основной гидрофизической характеристикой — зависимостью, отражающей характер взаимодействия всех трех почвенных фаз (Campbell, 1974; Воронин, 1984; Глобус, 1987; Пачепский, 1990; Moldrup et al., 1996; Смагин и др., 2004). ОГХ, определяемая влагоудерживающей способностью почвы, зависит от структуры почвы. Так как формированию последней способствует ОВ почвы, определенный интерес представляют исследования влияния его на ОГХ (Rawls et al., 2003; Смагин и др., 2004). ОГХ описывается S-образной кривой и определяется отношением термодинамического потен-

циала воды (капиллярно-сорбционного давления почвенной влаги) и ее содержанием в данном типе почвы (Воронин, 1984). В состоянии полного насыщения давление почвенной влаги равно нулю. Потенциал почвенной влаги определяется частными потенциалами: осмотическим давлением почвенного раствора, силой удержания воды поверхностью почвенных частиц и капиллярными силами.

ОГХ лежит в основе количественной оценки не только физического состояния почвы — дифференциальной пористости, функции влагопроводности, почвенно-гидрологических (ПГК) и физико-механических констант (Воронин, 1984), — но и его динамики, как основа прогнозных моделей переноса влаги и связанных с ним водного, воздушного и теплового режима почвы (Шейн, Капинос, 1994; Moldrup et al., 1996; Полевые и лабораторные ..., 2001).

На базе кафедры физики и мелиорации почв факультета почвоведения МГУ была проведена серия экспериментов по определению влияния содержания $C_{орг}$ на ОГХ типичной подзолистой и глееподзолистой иллювиально-гумусово-железистой почв. Рассмотрим анализ ОГХ нативных образцов на примере типичной подзолистой почвы, развитой под хвойно-лиственным насаждением. Ранее на этом экспериментальном участке (ППП № 4) проводилось определение объемного веса (ρ_b), плотности твердой фазы (ρ_s) и наименьшей влагоемкости (НВ) (Забоева, 2001), базируемое на общепринятых методах физики почв (Вадюнина, Корчагина, 1986). Поэтому кроме основной задачи по выявлению воздействия ОБ на физическое состояние почвы нам представлялась возможность сравнения получаемых по кривой ОГХ предельно равновесных состояний с уже имеющимися данными. Анализ ОГХ осуществлялся по методике, приведенной в работе (Смагин, 2003, раздел 2. 3). Границы предельно равновесных (критических) состояний, соответствующие им ПГК, а также показатель суммарной энергии водоудерживания (E , Дж · кг⁻¹ тв. фазы) и коэффициент фильтрации определялись способами, описанными в нашей коллективной работе (Смагин и др., 2004). Так, НВ находили по пересечению кривой ОГХ и ординаты потенциала влаги, соответствующего максимальной высоте капиллярного поднятия (Ψ_K), определяемой экспериментально, или по формуле (Смагин, 2003). Влажность разрыва капиллярной влаги (ВРК) или аналогичная ей величина максимальной молекулярной влагоемкости определялась по кривой эффективной удельной поверхности жидкой фазы (S_w) из условия

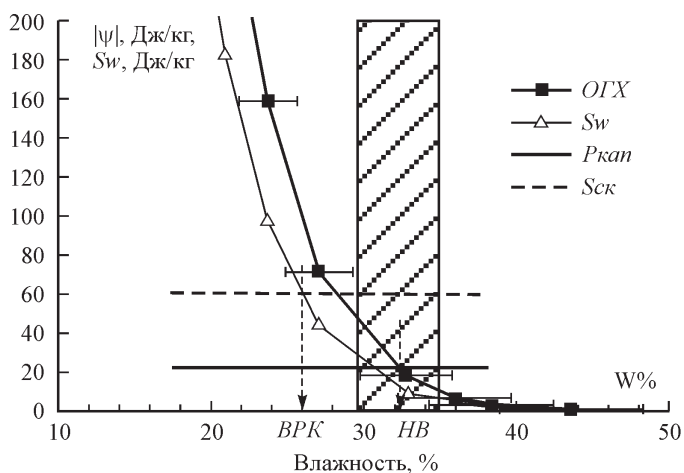


Рис. 45. Определение почвенно-гидрологических констант по OGX (гор. A_2).
 Пунктирные стрелки — искомые значения BPK и HB , заштрихованная область — диапазон оценок HB в полевых условиях методом заливаемых площадей. S_w — кривая эффективной удельной поверхности жидкой фазы, $S_{ск}$ — эффективная удельная поверхность структурных элементов ЭПЧ.

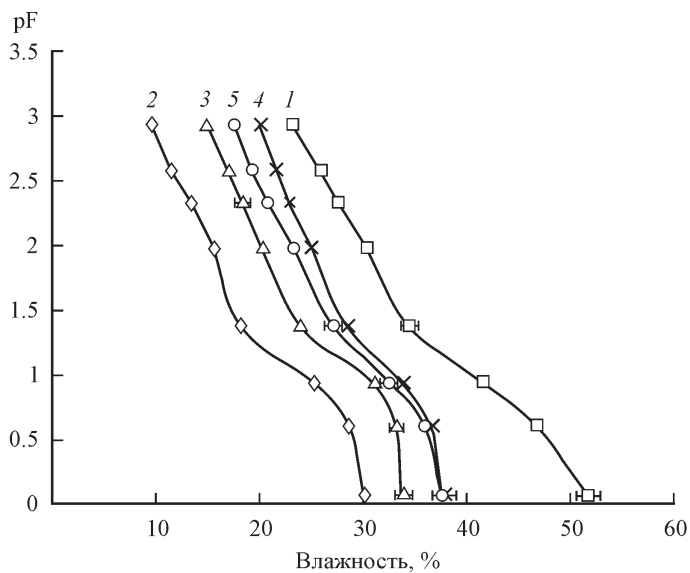


Рис. 46. OGX генетических горизонтов типичной подзолистой почвы.
 Горизонты: 1 — A_{2h} , 2 — A_2 , 3 — A_2B , 4 — B_2 , 5 — C . pF — отрицательный логарифм потенциала почвенной влаги.

Таблица 34

**Варьирование результатов определения ОГХ
типичной подзолистой почвы (n = 3)**

Давление влаги, кПа	Влажность почвы (средняя), %	Дисперсия, %	Давление влаги, кПа	Влажность почвы (средняя), %	Дисперсия, %
Горизонт A _{2h}			Горизонт A ₂		
0.48	53.42	4.64	0.48	32.94	0.14
1.21	51.58	1.30	1.21	29.96	0.03
4.11	46.66	0.01	4.11	28.48	0.08
8.94	41.33	0.16	8.94	25.03	0.21
24.41	34.42	0.67	24.41	19.05	0.09
96.91	30.21	0.18	96.91	15.42	0.003
217.74	27.42	0.24	217.74	13.21	0.21
386.91	25.73	0.34	386.91	11.31	0.004
870.25	23.03	0.35	870.25	9.52	0.07

$S_w = S_{ск}$ (Смагин, 2003). Функцию S_w находили численным интегрированием ОГХ по формуле:

$$S_w = \left\{ \int \Psi_m dW / \sigma_{ж/г} \right\}, \quad (32)$$

где Ψ_m матричный потенциал почвенной влаги.

На рис. 45 приведены примеры определения ПГК по ОГХ типичной подзолистой почвы (гор. A₂).

Таким образом, сопоставление расчетных ПГК (НВ, ВРК) с данными полевых экспериментов подтвердило возможность и достоверность их оценки по ОГХ.

На рис. 46 представлены кривые ОГХ разных генетических горизонтов типичной подзолистой почвы. Сравнивая водоудерживающую способность органогенных, гумусово-аккумулятивных горизонтов и нижележащих слоев, включая материнскую породу, можно заключить, что она существенно выше для горизонтов A₀ и A_{2h}. То же следует из сопоставления показателей интегральной энергии водоудерживания (E, Дж · кг⁻¹) и ПГК (см. далее, табл. 35).

Наряду с влагоаккумулирующими верхними горизонтами, определенную роль в удерживании влаги играют слои иллювиального генезиса, с пониженной водопроницаемостью (гор. В₁, В₂). Кривые водоудерживания этих горизонтов практически повторяют друг друга, что объясняется близким гранулометрическим составом. Ниже иллювиальных горизонтов в материнской

Таблица 35

**Интегральная энергия водоудерживания
и ПГК почвенных горизонтов**

Горизонт	Е, Дж/кг	Ws, %	НВ, %
A ₀	842 ± 68	97	14
A _{2h}	231 ± 5	54	21
A ₂	104 ± 3	34	27
A ₂ B	152 ± 2	35	34
B ₁	192 ± 8	39	30
B ₂	194 ± 1	43	33
BC	165 ± 1	39	34

порode показатель влагоудерживания снижается. Это, по-видимому, является следствием наличия карбонатов, снижающих «глинистость» минералов (Воронин, 1984). Наименьшей силой водоудерживания среди анализируемых образцов обладают образцы супесчаного подзолистого горизонта A₂.

В табл. 34 приведены статистические показатели определения ОГХ подзолистой почвы. Для примера приведены данные по двум верхним горизонтам (A_{2h}, A₂). Как видно, метод центрифугирования отличается хорошей воспроизводимостью и точностью результатов.

По величинам влагоемкости и энергии водоудерживания подстилка занимает лидирующее положение, существенно превосходя минеральные горизонты (табл. 35). Большее варьирование переменных ОГХ подстилки (ν до 10 %) по сравнению с минеральными горизонтами ($\nu = 1\text{—}2\%$) связано с разнородной структурой фитодетрита. В целом, подстилка как органогенная пористая среда совмещает в себе качества, характерные с одной стороны для грубодисперсных макропористых систем (большой диапазон доступной влаги (60—80 % от Ws), хорошую впитываемость осадков и проницаемость для воды и воздуха), а с другой — для тяжелых почв — с высокой поверхностной энергией (значительные величины влагоемкости, гигроскопичности, сорбционной и поглощательной способности). Среди механизмов водоудерживания в подобных макропористых и органогенных средах (A₀, A_{2h}) доминирует непосредственное объемное поглощение (абсорбция) влаги при набухании ОВ.

Биогенная организация на почвах среднего и тяжелого гранулометрического состава направлена на улучшение проницаемости пористой среды при сохранении хорошей водоудержива-

ющей и поглотительной способности, что достигается посредством образования агрегатной структуры (Воронин, 1984, Смагин, 2003). В отличие от почв легкого гранулометрического состава, где увеличение водоудерживания связано в первую очередь с объемным набуханием самого ОВ в агрегате, в тяжелых почвах на первый план, по-видимому, выступают «поверхностные» характеристики ПОВ как сильнодействующих поверхностно-активных веществ. Поэтому, даже относительно небольшие количества ОВ, модифицируя исходную поверхность тонкодисперсных ЭПЧ, приводят к существенным изменениям в структурном состоянии и водоудерживающей способности подобных минеральных горизонтов.

В общем случае, удаление ОВ гумусовых горизонтов равнозначно превращению грубодисперсных почв по физическим свойствам в исходную материнскую породу (Смагин и др., 2004). ОГХ дегумифицированных образцов при этом практически повторяют таковые для горизонтов С. Наибольшие и статистически достоверные отличия ОГХ нативных и дегумифицированных образцов возникают в области средних значений влажности, где поверхностные (молекулярные) силы начинают доминировать над объемными (капиллярными). Воздействие ОВ на физическую организацию почвы, вероятно, сводится к двум механизмам. Во-первых, ОВ, будучи коллоидным высокодисперсным материалом, обладает чрезвычайно высокой водоудерживающей способностью; во-вторых, оно выступает в качестве структурообразующего агента, способствуя склеиванию минеральных ЭПЧ в рыхлые агрегаты (органогенная цементация), что также отражается на водоудерживающей способности и физическом состоянии легких почв, в особенности песчаных или супесчаных. По этой причине, согласно аналитическим данным некоторых исследователей (Rawls et al., 2003), повышенное содержание $C_{орг}$ приводит к увеличению водоудерживания в песчаных и к уменьшению в тонкодисперсных суглинистых и глинистых почвах.

Обобщение результатов исследования по влиянию ОВ на водоудерживающую способность подзолистой почвы представлено на рис. 47. Диаграмма иллюстрирует на примере разных почвенных горизонтов вклад органо-минерального комплекса в суммарную энергию водоудерживания (показатель E). Характерно, что в большинстве случаев он достигает 50 % и более, хотя общее содержание ОВ составляет лишь несколько (1—5) % от массы минеральных горизонтов. Максимальный вклад ве-

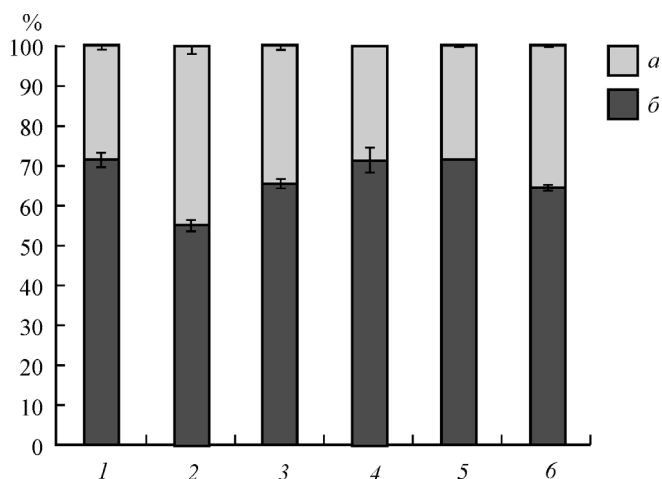


Рис. 47. Вклад ОВ и коллоидного комплекса почвы на интегральную энергию водоудерживания.

Горизонты: 1 — A_{2h} , 2 — A_2 , 3 — A_2B , 4 — B_1 , 5 — B_2 , 6 — C . а — минеральная часть, б — ОВ и коллоидный комплекс почвы.

ществ, удаляемых в результате прокаливания, свойственен гумусированному горизонту A_{2h} и иллювиальным горизонтам B_1 и B_2 , минимальный — горизонту A_2 . Прокалывание образцов материнской породы также приводило к снижению энергии водоудерживания, по-видимому, из-за дегидратации коллоидной системы и разрушения карбонатной цементации глинистых частиц. По причине разнородности класса дисперсности и гумусности образцов типичной подзолистой почвы (текстурно-дифференцированной) явной связи между энергией водоудерживания и содержанием органического углерода не обнаружено, хотя ранее в ходе комплексной работы (Смагин и др., 2004) на большом массиве почвенных образцов нам удалось получить линейную корреляцию: $E \text{ (Дж} \cdot \text{кг}^{-1}) = 19 \cdot C_{\text{орг}} \text{ \%}$ ($R^2 = 0.94$). При этом в рамках отдельных классов дисперсности или гумусности, варьирование данных являлось довольно высоким. Это указывает на сложный характер зависимости $E \cdot (C_{\text{орг}})$ и необходимость учета не только количества ОВ, но и его качества, что подтверждается работой (Rawls et al., 2003).

В ходе ранее проведенной комплексной работы для анализа брались почвенные образцы различного генезиса и дисперсности, отобранные с верхних горизонтов почвы, в которых в основном и аккумулируется органический углерод. Поэтому

представлялось возможным выявление тренда изменения водоудерживающей способности от уровня содержащегося $C_{орг}$. В пределах же одного профиля в силу вступают различные механизмы удержания влаги, описанные выше, и не всегда определяемые концентрацией $C_{орг}$. Как следует из эксперимента, вклад почвенного коллоидного комплекса тонкодисперсных горизонтов, разрушаемого в процессе процедуры прокаливания образцов весьма значителен, и здесь, скорее, нужны иные, более мягкие, способы дегумификации анализируемых образцов.

Особая роль в биогенной организации почв принадлежит детриту подстилки. Из учебника в учебник кочуют данные Союзкина о высокой гигроскопичности и водоудерживающей способности лесных подстилок и мохового покрова, достигающей по влагоемкости многих десятков мм водного слоя (Молчанов 1960, Основы лесной ..., 1964). Однако после этих классических исследований первой половины прошлого века, гидрологическая роль подстилок, практически не изучалась. Априори понятно, что высокая влагоемкость одного весьма небольшого слоя на поверхности почвы еще не означает оптимизации водного режима почвенной толщи в целом, поскольку вертикальные градиенты капиллярно-сорбционного давления, присущие подобным структурам, могут быстро нивелировать повышенное водоудерживание единичного горизонта в процессе массопереноса влаги. Для получения ясной картины необходимо исследовать перераспределение влаги осадков той или иной интенсивности в вариантах почвы с подстилкой и без нее на фоне гравитационного оттока и корневого потребления влаги растениями с определенным транспирационным расходом. Полевые эксперименты подобного уровня будут весьма трудоемкими и длительными. Альтернативный вариант на этапе исследования проблемы в первом приближении — использование математического моделирования (Смагин, 2011).

Исследование проводилось на базе современной среды компьютерного моделирования энергомассопереноса в почвах HYDRUS-1D с использованием экспериментальных данных в виде основных гидрофизических характеристик (ОГХ) почвенных образцов, а также сопутствующей информации о потенциальном транспирационном расходе лесных насаждений, объемах и периодичности осадков, соответствующих таежным условиям умеренного климатического пояса.

Компьютерная среда HYDRUS-1D (США, авторы: J. Simunek, M.Th. van-Genuchten, M. Seina, адрес: www.hydrus2d.com)

представляет собою современное интерактивное средство для компьютерного моделирования движения влаги, тепла и растворенных веществ в многофазной пористой среде. Численные расчеты одномерного движения влаги осуществляется на базе модели Ричардса (33), представляющего собою комбинацию модифицированного для ненасыщенной пористой среды закона переноса Дарси и уравнения неразрывности (материального баланса):

$$\frac{\partial \Theta}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left[K_{(P)} \frac{\partial P}{\partial z} + K_{(P)} \right] \pm I(z, t), \quad (33)$$

где z, t — вертикальная координата и время, Θ — объемное содержание влаги, P — ее матричное (капиллярно-сорбционное) давление, $K_{(P)}$ — влагопроводность почвы как функция от давления P , $I(z, t)$ — локальная функция «источник-сток», отражающая интенсивность поглощения (корни, дренаж) или выделения влаги (подпочвенный полив, боковой приток) в элементарном объеме почвы.

Связь давления и содержания почвенной влаги может задаваться основной гидрофизической характеристикой (ОГХ) или ее обратной формой. С этой целью используется функция ван-Генухтена (34), позволяющая также производить оценку зависимости влагопроводности от матричного давления почвенной влаги по данным о коэффициенте фильтрации (K_{ϕ}). Обратная ОГХ зависимость по ван-Генухтену имеет вид:

$$\Theta = \Theta_r + \frac{(\Theta_s - \Theta_r)}{\{1 + (\alpha P)^n\}^m}, \quad (34)$$

где Θ_r — остаточная влажность, соответствующая практически неподвижной прочносвязанной влаге Θ_s — объемная влажность в состоянии насыщения почвы (аналог общей пористости), α, n, m — эмпирические константы, причем $m = 1 - 1/n$. Для получения параметров $\Theta_r, \Theta_s, \alpha, n$ по экспериментальным данным ОГХ в виде последовательности $\Theta(P)$ авторами модели разработано приложение RETC, позволяющее решить эту задачу нелинейной регрессии методом итераций с использованием встроенного алгоритма наименьших квадратов.

В качестве граничных условий модели используются наиболее подходящие по физическому смыслу при имитации тех или иных экспериментов. Так, при моделировании свободного гра-

витационного оттока влаги после предельного увлажнения почвенного слоя конечной мощности и его изоляции от испарения (оценка наименьшей влагоемкости) на верхней границе задается условие постоянного нулевого потока, а внизу — комбинации нулевого градиента и давления влаги ($P = 0$) (Seepage face). Вообще же в программе HYDRUS-1D заложены достаточно разнообразные варианты граничных условий, позволяющие задавать постоянными (включая нулевые) давления и (или) потоки (испарение, транспирация), на поверхности почвы (Constant pressure head, Constant flux, Variable Pressure Head, Variable Pressure Head/Flux), а также условия напора (луж) и переменных осадков (испарения) (Atmospheric boundary condition with surface layer, Atmospheric boundary condition with surface run off). На нижней границе к уже перечисленным условиям постоянных или переменных давлений и потоков почвенной влаги добавляются специфические варианты дренажа (Free drainage, Deep drainage, Seepage face, Horizontal drains).

Техника вычислений базируется на соответствующих алгоритмах, составленных на языке ФОРТРАН с использованием серии численных схем и вариантов методов, обеспечивающих сходимость при решении нелинейных задач с сильными контрастами свойств на границах слоев (методы Галеркина, Кранка-Николсона и т. д.). В процессе расчетов можно менять значения интервалов пространственно-временной сетки, весовые коэффициенты и иные параметры численного процесса для получения устойчивых решений (Time information, Iteration Criteria).

В модели созданы все удобства проведения вычислительно-го эксперимента с понятным и логично построенным интерфейсом. При запуске модели перед пользователем возникает рабочее окно, поделенное вертикальной чертой на две части — левую (подготовка к вычислениям — Pre-processing) и правую (результаты вычислений — Post-processing). Для начала работы надо в левой колонке выбрать тип основной задачи (Main processes) — моделирование движения влаги (Water transport), водных растворов (Solute transport), тепла (Heat transport), поглощения воды корнями (Root water uptake), роста корней (Root growth). Очевидно, если выбрать просто движение влаги, модель будет воспроизводить изотермический массоперенос в пористой среде с нулевым корневым стоком. Комбинируя разные задачи, можно усложнить модель движения влаги, включив в нее транспорт тепла, растворов веществ с различными вариантами переноса (бинарная пористость) и взаимодействия с твердой фа-

зой (сорбция), поглощение корнями (транспирацию) на фоне их роста. В данной работе анализируются простейшие варианты собственно транспорта влаги в слоистых почвах с граничными условиями в виде потоков и корневого потребления (транспирации).

Переходя к следующему разделу — информации о пространстве (Geometry information), пользователь получает возможность выбрать единицы измерения пространственной координаты (мм, см, м), число характерных слоев, различающихся по свойствам почвы (Number of soil materials), число слоев, для которых будет рассчитываться индивидуальный баланс влаги (Number of layers for mass balance) положение оси координат (Decline from vertical axes), подразумевающее вертикальное, горизонтальное или наклонное одномерное движение, и, наконец, глубину почвенного профиля (Depth of the soil profile).

В следующей рубрике (Time information) задаются необходимые временные характеристики — единицы времени (секунды, минуты, часы, сутки), начальное время (Initial time), которое следует выбрать равным нулю, если только это не продолжение каких-либо расчетов, конечное время (Final time), когда расчеты надо завершить, а также параметры временной сетки, влияющие на устойчивость процесса вычислений — начальный временной шаг (Initial time step), минимальный и максимальный временные шаги (Minimal time step, Maximal time step). В случае переменных граничных условий, например периодических осадков, надо задать соответствующее число периодов, воспользовавшись опцией «Time-variable boundary conditions».

Далее в разделе вывода информации (Print information) выбираются значения времени, по прошествии которых пользователь хотел бы получить результаты расчетов. Чтобы не загромождать рисунки, лучше использовать не более 10 подобных характерных времен (Number of print time=10), задавая их либо вручную, либо по умолчанию — через равные интервалы (опция Select print times). В следующей рубрике (Iteration criteria) предоставляется возможность задать те или иные критерии итерационного процесса, влияющие на длительность, точность и устойчивость получаемых решений. В большинстве типовых задач достаточно использовать установленные по умолчанию характеристики, чтобы не сбить исходную отладку алгоритмов поиска численного решения поставленной начально-краевой задачи.

Наиболее важные с гидрофизической точки зрения разделы (Soil hydraulic property model, Soil hydraulic parameters) содержат

информацию о типе используемых функций ОГХ (модели ван-Генухтена в разных модификациях или Брукса-Кури с соответствующими функциями влагопроводности, наличием или отсутствием гистерезиса), а также их численных параметров, задаваемых либо вручную по имеющимся у пользователя данным, либо выбором из имеющейся базы ОГХ и K_{ϕ} для 12 градаций дисперсности почвы от песка к глине. Можно также воспользоваться встроенным алгоритмом нейронных сетей для воспроизводства параметров гидрофизических функций по имеющимся данным о физических свойствах почвы. Параметры ОГХ, например, для функции ван-Генухтена (2) это Θ_r , Θ_s , α , n вводятся для каждого выбранного слоя почвы, если их больше чем один (гетерогенная почва). После чего можно сразу перейти к графическому редактору почвенного профиля (Soil profile — graphical editor) и задать там с помощью курсора мощности отдельных слоев с различными гидрофизическими свойствами и их последовательность.

Возвращаясь назад, необходимо выбрать граничные условия транспорта влаги (разделы Boundary conditions, Constant BC), краткий анализ которых уже приводился нами выше. При наличии корневого потребления необходимо выбрать ту или иную подмодель этого процесса и вид культуры из встроенной базы данных. На верхней границе — задать интенсивность потенциальной транспирации (Root Water Uptake), соответствующую оптимуму для данной культуры при наличие в почве доступной влаги. В графическом редакторе профиля (Soil profile — graphical editor) строиться то или иное распределение корневых систем — либо равномерное с постепенным убыванием с глубиной, либо с выбранной пользователем концентрацией (долей) корней в слоях почвы фиксированной мощности.

В завершении постановки начально-краевой задачи следует определить начальные условия в виде распределения капиллярно-сорбционного давления по профилю почвы ($P(z)$) в рубрике «Soil profile — summary». Для этого можно скопировать имеющийся сложный профиль $P(z)$, например, из таблиц EXCEL или в простейшем случае из соседней колонки с нулевыми значениями для имитации полного насыщения влагой ($P = 0$). По умолчанию выставляется постоянное значение $P = -100$ см вд. ст., означающее состояние достаточного увлажнения (больше чем наименьшая влагоемкость) почвы. После окончания подготовки вычислений следует сохранить файл под выбранным пользователем именем в библиотеке системы, используя опцию (Save

data) и запустить программу. Обычные несложные задачи требуют не более 10—30 секунд машинного времени для получения результатов.

Выходная информация размещается в правой колонке рабочего листа под рубрикой «Post-processing». Наибольший практический интерес представляют первые два раздела «Profile information» и «Boundary fluxes and heads», содержащие в графическом виде профильные распределения давления и содержания почвенной влаги (Pressure head, Water content) в заданные моменты времени, а также некоторые сопутствующие характеристики, например, динамику гидравлической проводимости, дифференциальной влагоемкости, потоков влаги в почве и на ее границах (Hydraulic conductivity, Hydraulic capacity, Water flux, Surface flux, Bottom flux ...). Три оставшиеся позиции (Soil hydraulic properties, Run time information, Mass balance information) содержат анализ использовавшихся в модели гидрофизических характеристик (ОГХ, функции влагопроводности и т. д.) в графическом виде, а также специфичные данные о динамике характеристик численного процесса (параметров сетки, числа итераций и т. д.) и послойном массовом балансе влаги, вычисляемом с заданной точностью.

Результаты в виде профильных распределений влажности и давления почвенной влаги можно использовать непосредственно, редактируя и копируя соответствующие графики. Если же необходимо проанализировать не графическую, а числовую информацию о зависимости давления и содержания влаги от профильной координаты в интересующие моменты времени, можно, щелкнув правой кнопкой мышки, войти в меню редактирования таблиц данных (Edit chart data) и посмотреть на интересующие значения. Для переноса цифровых данных в электронные таблицы следует из EXCEL войти в программный файл «Direct summary» системы HYDRUS-1D, найти в нем интересующую папку с заданным пользователем названием и открыть там файл основных выходных данных NOD_INF.OUT и (или) файл дополнительных данных, зависящих от времени (например, потоков на границах) T-LEVEL.OUT используя опцию «все файлы». Далее при помощи разделителя «фиксированной ширины» разбить данные на интересующие столбцы (скажем «глубина», «давление влаги», «содержание влаги»), опустив ненужные и открыть их окончательно в EXCEL. Если разделитель знаков в EXCEL не совпадает с таковым в HYDRUS-1D, заменить его, используя опцию «найти-заменить», скажем, точку на запятую.

Сохранить полученный файл под новым названием как «книгу Microsoft Excel». В дальнейшем с сохраненными числовыми данными можно работать автономно, производя построение графиков, используя статистическую и математическую обработку и иные операции, предусмотренные в таблицах EXCEL и совместимых с ними программных продуктах.

Обратимся к результатам моделирования гидрологической роли лесной подстилки, следуя нашей работе (Смагин, 2011). Для использования ОГХ в системе компьютерного моделирования HYDRUS-1D была проведена аппроксимация экспериментальных данных функцией ван-Генухтена (34) с помощью программы RETC. Во всех случаях получены статистически значимые параметры аппроксимации при достаточно высоких показателях нелинейной регрессии $R^2 = 0.98—0.99$. Используемые в модели параметры для подстилки (горизонт A_0) имели следующие значения: В качестве минерального субстрата, на котором располагалась подстилка выступал горизонт С грубодисперсной материнской породы с параметрами функции ван-Генухтена $\Theta_r = 0.014$ г/г, $\Theta_s = 0.4340$ г/г, $\alpha = 0.367$ $n = 1.639$. Тем самым имитировалась ситуация первичной сукцессии — развития древостоя на примитивной недифференцированной почве (породе) с минимальным исходным водоудерживанием, рельефно отражающая роль аккумуляции детрита подстилки в водном режиме экосистемы.

Начнем рассмотрение результатов с ситуации свободного гравитационного оттока влаги из первоначально насыщенной почвенной толщи. Такое состояние в природных условиях может возникать после таяния снега, паводка или продолжительных дождевых осадков, когда почва вначале насыщается, а потом теряет влагу из верхних слоев по причине ее гравитационного оттока вглубь. Остаточная влажность по достижении равновесия между силой тяжести стекающей воды и капиллярно-сорбционными силами почвы характеризует так называемую предельную полевую или наименьшую влагоемкость (НВ). Как видно из данных моделирования, основное количество влаги удаляется из 100 см толщи минерального субстрата уже в течение первых суток (рис. 48). На фоне полной влагоемкости в 43% (434 мм влаги в 100 см слое) НВ в верхней части профиля не превышает 12—13%. В результате 100 см минеральная толща фиксирует порядка 180—185 мм, а непродуктивные потери на гравитационный отток влаги за ее пределы составляют около 250 мм влаги или более 50% первоначальных запасов.

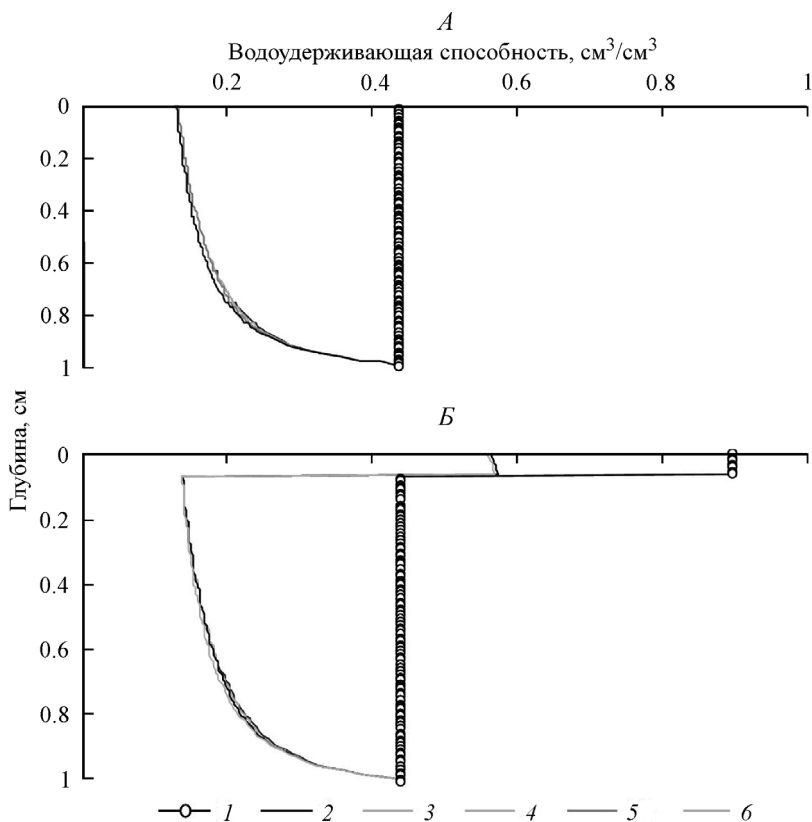


Рис. 48. Моделирование влияния детрита на водоудерживающую способность песчаной почвы при свободном гравитационном оттоке влаги. А — минеральная толща, Б — минеральная толща с 6-сантиметровым слоем подстилки; 1 — 0 сут, 2 — 1, 3 — 2, 4 — 5, 6 — 10 сут.

Аккумуляция подстилки на поверхности почвы коренным образом изменяет ее водоудерживающую способность (рис. 48, 49). Прирост влагоемкости осуществляется прямо пропорционально мощности слоя подстилки. Так при относительно небольшом слое детрита в 4 см после гравитационного стекания в 100 см толще фиксируется 202 мм влаги, что на 21 мм выше, чем в минеральном субстрате. При аккумуляции детрита до 6 и 8 см этот показатель достигает 210 и 220 мм влаги, что обеспечивает прибавку доступной для растений влаги в 30 и 40 мм соответственно.

Важно, что вода задерживается у самой поверхности почвы, там где сосредоточены корневые системы растений напочвенно-

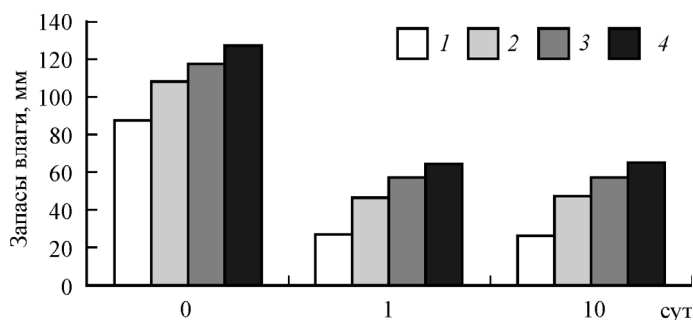


Рис. 49. Моделирование влияния детрита на запасы влаги в 0—20-сантиметровом слое почвы.

1 — 0 см, 2 — 4 см, 3 — 6, 4 — 8 см — мощность горизонта подстилки.

го покрова, семена и проростки древесных пород. На рис. 49 показана динамика запасов влаги в приповерхностном 20 см слое почвы, отражающая гидрологическую влагоаккумулятивную функцию лесной подстилки. Под ее воздействием полная влагоемкость слоя возрастает в 1.3—1.5 раза, а наименьшая, после прекращения гравитационного оттока — в 1.7—2.4 раза при мощности подстилки 4—8 см. В весеннее время полученного равновесного запаса влаги достаточно для укоренения и развития ювенильных растений, тогда как на минеральном субстрате из-за недостатка влаги они не могли бы выжить без дополнительных осадков.

Для иллюстрации данного положения усложним модель, включив в расходную статью наряду с гравитационным оттоком корневое потребление. Плотность распределения корневых систем зададим так, чтобы их основное количество было сосредоточено в верхнем слое 0—50 см, что соответствует стадии формирования древостоя с травяно-моховым напочвенным покровом. Интенсивность потенциальной транспирации выберем равной 3 мм/сут из расчета реально наблюдаемого в таких условиях прироста фитомассы в 3—6 т/га за вегетационный период порядка 100 сут. Подобный расход близок к нижней границе водоснабжения, при котором могут существовать лесные насаждения (Молчанов, 1952, Мигунова, 1993, Смагин, 2007).

Для оценки роли подстилки обратимся к рис. 50, А, иллюстрирующему интенсивность корневого потребления, и по сути — пропорциональную ему продуктивность фитоценоза. Как видно исходных запасов влаги после снеготаяния хватает на 7—8 сут потенциального водопотребления с заданной транспирацией 3 мм/сут, после чего корневое поглощение начинает резко сни-

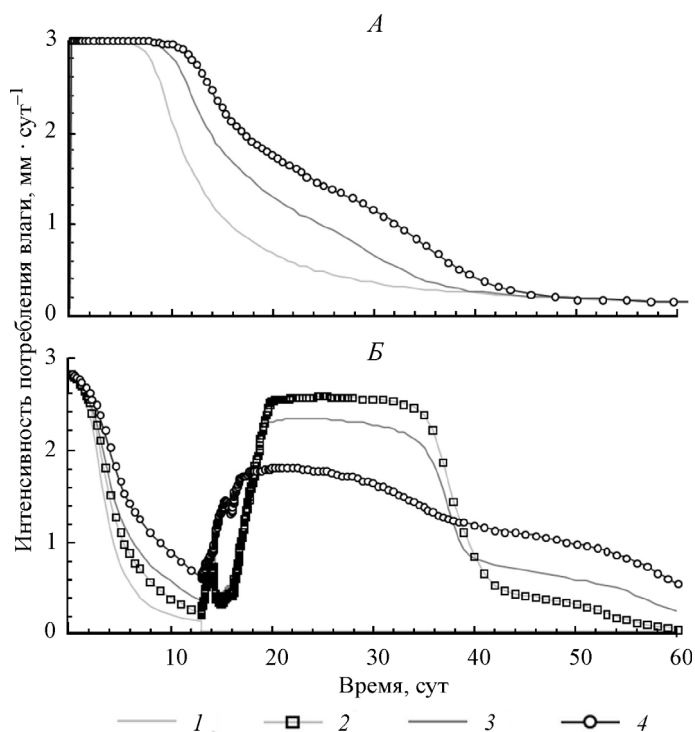


Рис. 50. Моделирование влияния лесной подстилки на интенсивность корневого потребления влаги.

A — режим гравитационного оттока из водонасыщенной почвы; *B* — режим периодического поступления осадков в иссушенную почву.

1 — песок, 2 — подстилка 2 см, 3 — подстилка 4 см, 4 — подстилка 8 см.

жаться, а растения — испытывать угнетение роста из-за недостатка влаги. Слой подстилки в 4 см увеличивает длительность периода потенциального водопотребления до 10—11 сут, а при 8 см горизонте A_0 эта величина возрастает до 13—14 сут. Падение интенсивности водопотребления при наличии подстилки более плавное, чем в случае минерального субстрата. Так выход на уровень малой транспирирующей способности в 1 мм/сут в песке осуществляется на 15—16 сут, в почве с 4 см слоем детрита — на 23—24 сут, а с 8 см слоем — на 30—32 сут, то есть срок вдвое больший, чем в случае минеральной почвы без подстилки. Соответственно этому увеличивается и период существования растений до стадии необратимого завядания вплоть до 30 дней и более. В умеренно-климатических таежных условиях вероятность столь длительного периода без осадков в конце вес-

ны—начале лета крайне мала, а менее значительную засуху при наличии слоя подстилки смогут пережить даже ювенильные формы растений с неглубокой корневой системой.

Второй исследуемый сценарий моделирования водного режима соответствует ситуации периодических дождевых осадков с впитыванием влаги в достаточно сильно иссушенную (до — 1 атм капиллярно-сорбционного давления влаги) почву с подстилкой и без. Тем самым имитируется нередкое для рассматриваемых климатических условий явление периодического дефицита влаги. Потенциальное водопотребление растений задается, как и в предыдущем случае, величиной невысокого транспирационного расхода 3 мм/сут. Осадки объемом 60 мм выпадают импульсом: на 14-й день — 10 мм, на 15-й день — 40 мм и на 16-й — 10 мм. Физическое испарение влаги с поверхности во всех численных экспериментах принято нулевым, как заведомо меньшее по сравнению с транспирацией. Анализ результатов данного численного эксперимента показал что, как и в предыдущем случае, здесь весьма рельефно проявилась исследуемая гидрологическая роль лесной подстилки (рис. 50, Б). Действительно, в варианте ми нерального субстрата водопотребление резко падает в течение недели, а на 12—13-е сут растительность необратимо увядает (гибнет) от недостатка влаги, так что интенсивные дождевые осадки в середине месяца уже не способны вернуть их к жизни. Вместе с тем даже небольшой 2-сантиметровой слой подстилки спасает положение и позволяет фитоценозу пережить неблагоприятный период засухи. Осадки возвращают интенсивность корневого водопотребления на уровень близкий к потенциальному и их хватает на поддержание стабильной транспирационной, а, следовательно, и фотосинтетической активности в течение 20—25 дней. По прошествии этого срока корневое потребление вновь падает, и к концу второго месяца (60 сут) растительность увядает от недостатка влаги. При более высоких мощностях подстилки в 4 и 8 см, транспирационную активность удается сохранить на больший срок, хотя при этом снижаются абсолютные величины водопотребления. Так на 60-е сут эксперимента интенсивность корневого поглощения в варианте с 2-сантиметровым слоем подстилки упала практически до нуля (0.04 мм/сут), при 4 см мощности горизонта A_0 —снизилась до 0.22 мм/сут, а при 8 см — до 0.53 мм/сут. То есть, чем мощнее слой напочвенного детрита, тем больше вероятность для растительности пережить длительные неблагоприятные условия окружающей среды в виде засухи.

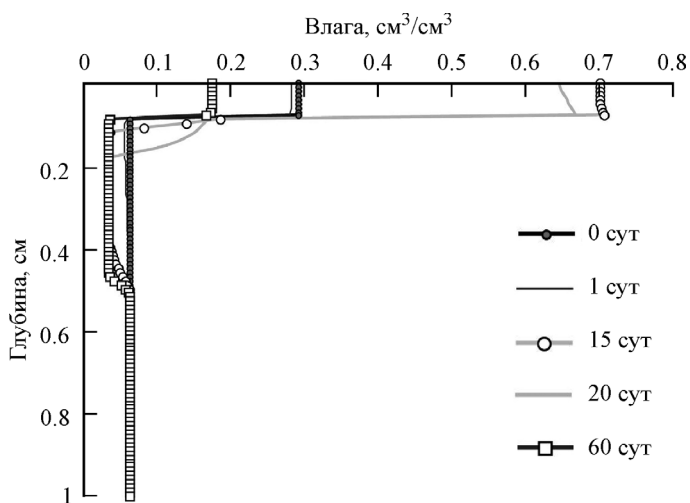
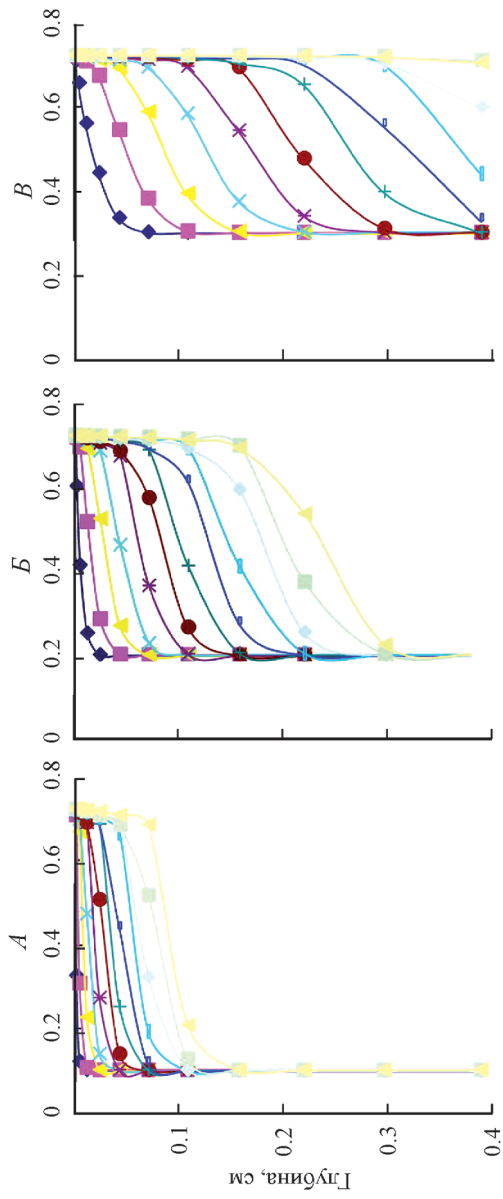


Рис. 51. Моделирование распределения влаги в почве с подстилкой при режиме периодического поступления осадков.

Заслуживает внимания еще один результат имитационного моделирования (рис. 51). При впитывании дождевой влаги в иссушенную почву практически весь объем осадков локализуется в подстилке, имеющей высокую влагоемкость и резко отличные от минерального субстрата гидрофизические свойства. Аналогичное состояние нередко наблюдается в природе, когда после дождя в летнее время минеральная почва остается сухой или промоченной фрагментарно (преимущественные водные потоки), а основное количество влаги перехватывается кронами деревьев, напочвенным покровом и подстилкой.

В целом проведенный анализ с использованием метода математического моделирования позволяет констатировать значительный вклад лесной подстилки в формирование водоудерживающей способности почв легкого гранулометрического состава и в обеспечение растений доступной влагой. Подстилка задерживает в верхней корнеобитаемой зоне дополнительное количество влаги атмосферных осадков, стекающих в почву, что в свою очередь позволяет лесной растительности переживать неблагоприятные периоды засухи в 15—20 дней и более. Наряду с аккумуляцией влаги в подстилке сосредотачивается необходимый запас биофильных элементов, вовлекающихся в биокруговорот по мере деструкции детрита. Таким образом подстилка является неотъемлемым функциональным компонентом хвойных лесов, и



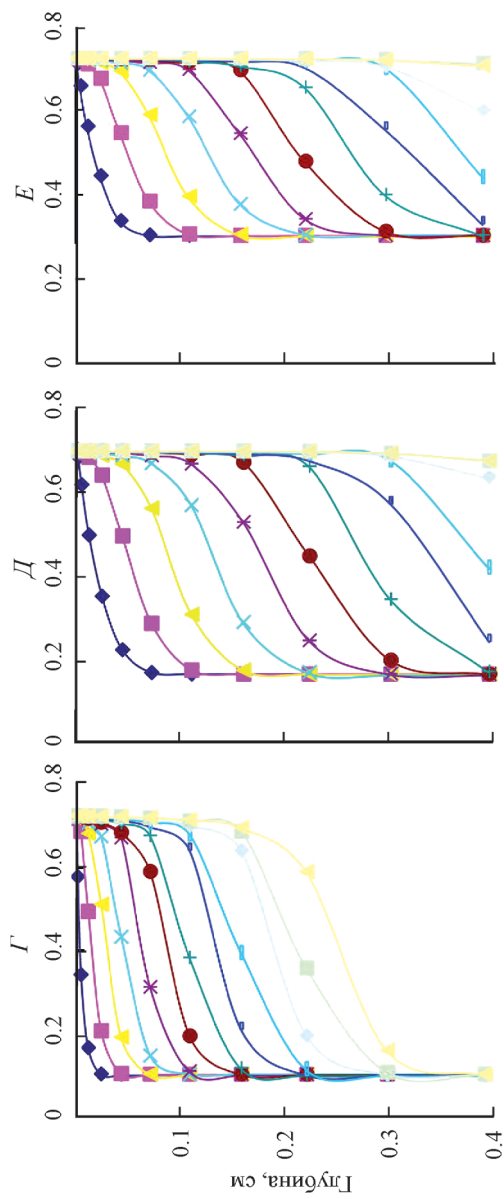


Рис. 52. Пространственно-временная динамика инфильтрации воды ($\text{м}^3/\text{м}^3$) в нативных (*A, B*) и дегумифицированных образцах

гор. A_{2h} в зависимости от начального содержания влаги в почве.

A, \Gamma — $0.1 \text{ м}^3/\text{м}^3$; *B, D* — 0.2 ; *B, E* — $0.3 \text{ м}^3/\text{м}^3$ (хроноизошплеты с шагом 20 мин).

ее случайное или направленное уничтожение (пожары, трелевка древесины, рекреационная нагрузка, сбор для нужд населения) может быть причиной значительной деградации лесных экосистем.

Возвращаясь к анализу водного режима исследованных среднетаежных экосистем ельников на подзолистых почвах, рассмотрим закономерности движения влаги при впитывании осадков внутри почвенной толщи.

Поступление влаги в почву с поверхности происходит под влиянием гидравлического напора, а также градиентов сорбционных и капиллярных сил, зависящих в свою очередь от структуры почвы и, следовательно, содержания ОВ почвы. Данные о потенциале почвенной влаги, или работе, которую необходимо приложить, чтобы извлечь воду из почвы, мы использовали для расчета коэффициента фильтрации и моделирования зависимости скорости движения сплошного водного фронта от содержания органического углерода в том или ином почвенном горизонте. Коэффициент фильтрации (насыщенная гидравлическая проводимость) является одним из основных феноменологических коэффициентов, используемых в практике физики и мелиорации почв, и характеризует влагопроводящую способность почвы в условиях ее полного насыщения водой (Толковый словарь ..., 1975).

На рис. 52, на примере гумусово-аккумулятивного горизонта A_{2h} , представлено моделирование процесса инфильтрации воды через него в толщу почвы с применением разных вариантов значений начального влагосодержания в почве (0.1, 0.2 и 0.3 m^3/m^3) в нативных (рис. 52. *А, Б, В*) и дегумифицированных образцах (рис. 52, *Г, Д, Е*). Скорость инфильтрации (впитывания и фильтрации) воды рассчитывали с помощью специальной программы «Infiltration with matrix flux potential», выполненной в виде макроса Excel (автор М. В. Глаголев). При этом мы допускали, что просачивание воды происходит сплошным фронтом в однородной структуре почвенного слоя, а изначальное влагосодержание в почве равномерно. Из других параметров модели задавали глубину слоя, через который происходит инфильтрация (0.4 м), его плотность ($mg \cdot m^{-3}$), значение коэффициента b (из данных по аппроксимации ОГХ степенной функцией). Далее экспериментально подбирали время инфильтрации (4 ч), по которому можно было бы очевидно судить о динамике передвижения влаги, с шагом 20 мин (на рис. 52 представлены соответствующие хроноизоплеты).

Проведенный численный эксперимент показал, что при удалении углерода наблюдается значительное снижение энергии водоудерживания, фиксируемое по более быстрому просачиванию водного фронта через образец при прочих равных условиях. При анализе других почвенных горизонтов оказалось, что время инфильтрации воды через нижележащий подзолистый супесчаный горизонт (A_2) значительно снижается. При начальном содержании воды $0.3 \text{ м}^3/\text{м}^3$ полное насыщение и прохождение полуметрового слоя водного фронта происходит чуть более чем за 1 ч (3-я хроноизоплета).

В иллювиальных горизонтах и материнской породе, благодаря увеличению дисперсности и насыщению основаниями (возрастанием удельной поверхности и молекулярных сил) соответственно снижается и скорость просачивания сплошного водного тока. Несмотря на это, она выше, чем в гумусово-аккумулятивном горизонте A_{2h} , где объемное набухание ОВ значительно замедляет инфильтрацию. Задержка и концентрация влаги в верхних корнеобитаемых горизонтах почвы имеет определенный биологический смысл, особенно в почвах легкого механического состава, в которых в обратном случае влага атмосферных осадков будет уходить из корнеобитаемого слоя вглубь почвы, а верхние горизонты сильно иссушаться (Смагин и др., 2004).

Таким образом, для исследуемой почвы отмечается значимое влияние органо-минерального и коллоидного комплекса в формировании водоудерживающей способности. Применительно к супесчаному гумусово-аккумулятивному горизонту данный вывод отражает биогенную организацию исходной материнской породы в ходе почвообразования. Вклад ОВ в интегральную работу по удержанию влаги в минеральных горизонтах составляет в среднем 50—70 %. Удаление ОВ из почвы приводит к существенной деградации ее физического состояния, фиксируемой по статистически достоверному уменьшению величин энергии водоудерживания и почвенно-гидрологических констант (влагоемкостей). Механизмы воздействия ОВ на ОГХ и водопроводящие свойства зависят от исходной дисперсности субстрата. Согласно приведенным данным, считаем вполне обоснованными опасения по возможной деградации гидрофизических свойств и физического состояния почвы при их нерациональном лесо- и сельскохозяйственном использовании в условиях дефицитного углеродного бюджета.

В заключение отметим, что согласно обзорам последних лет (Paul, 2001; Смагин и др., 2001; Регуляторная роль ..., 2002,

и др.), дальнейшие исследования динамики ПОВ вероятно будут направлены на разрешение дискуссионного вопроса: каковы же главенствующие факторы, управляющие интенсивностью минерализации ОВ почвы и опада — климатические (различные T_m и W_m), «качественные» характеристики субстрата (вещественный состав — C/N, содержание лигнина и пр.) или адаптационные возможности микроорганизмов к климатическим изменениям и потребляемому субстрату.

Глава 7

БЮДЖЕТ УГЛЕРОДА В ЕЛЬНИКАХ

Согласно Ю. Одум (1975, 1986), для решения экологических проблем, возникших на уровне биосферы, необходимо изучение экосистемного уровня ее организации. В качестве основных характеристик организации экосистем он предлагает использование параметров энергетики (биомасса, продукция, фотосинтез, дыхание, количество детрита и др.); показатели круговорота биогенных элементов; характеристики структурной организации сообществ (видовой состав, разнообразие, стратегия видов и т. д.); стабильность. Показателями состояния лесных экосистем большой интегральной емкости являются параметры первичной биологической продуктивности, определяющие энергетику экосистемы (Уткин, 1975; 1986; Базилевич, 1993; Усольцев, 2010, и др.); данные, характеризующие процессы динамики органического вещества и прежде всего, соотношение процессов его накопления и разложения (Родин, Ремезов, Базилевич, 1968; Казимиров, Морозова, 1973; Обмен веществ ..., 1978; Никонов, Лукина, 1994; Лукина, Никонов, 1996, и др.). Особый интерес представляют показатели, характеризующие динамику углерода органического вещества в системе фитоценоз-почва лесных БГЦ. Рассмотрим материалы, приведенные в данной работе, с позиций обмена углерода между фитоценозом, почвой и атмосферой в ельниках.

Следует отметить, что исследуемые ельники, формирующиеся на автоморфных позициях ландшафтов, обладают довольно представительной информацией о резервуарах и потоках углерода органического вещества хвойных экосистем таежной зоны. Так, в условиях средней тайги общий пул углерода в спелых и перестойных экосистемах ельников черничного ряда на типичных подзолистых почвах составляет от 178.7 до 283.8 т·га⁻¹, из

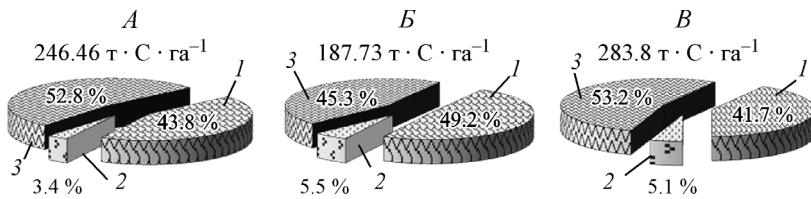


Рис. 53. Запасы углерода в экосистемах: хвойно-лиственничная (А), ельник разно-травно-черничный (Б), ельник черничный (В). 1 — фитомасса, 2 — древесный дебрис, 3 — почва. Общее количество углерода приведено в рамке.

них 42—49 % сосредоточено в живой фитомассе, 3,4—5,5 — в древесном дебрисе, 45,3—53,2 — в метровом слое почвы, включая подстилку (рис. 53). Запасы углерода живого растительного органического вещества в ельниках равны 92,39—118,42 т · га⁻¹. Размеры годичной продукции изменяются от 3,3 до 5,42 т · С · га⁻¹ (рис. 53). В накоплении углерода фитомассы и его продукции большую роль выполняют древесные растения (73—91 %). Травяно-кустарничковый ярус ежегодно формирует от 7,1 до 20,4 %, моховой — от 1,5 до 6,5 % общей продукции углерода фитомассы. Выявлено, что в депонировании углерода роль растений нижних относительно высоких значений достигает в ельнике черничном влажном.

Формирование углерода органического вещества в БГЦ определяется двумя группами процессов: первая контролирует его продуцирование, вторая — потерю при отторжении с опадом, отпадом и последующей трансформации на поверхности почвы. В ельниках Севера таежной зоны процесс консервации мертвого органического вещества несколько преобладает над процессом минерализации. Мертвое органическое вещество на поверхности почвы в свою очередь является основой формирования важного компонента елового БГЦ — подстилки, которая является аккумулятором элементов питания (Забоева, 1975; Продуктивность ..., 1975, Манаков, Никонов, 1981; Арчегова, 1985; Лукина, Никонов, 1996, и др.). В ней сосредоточена основная масса (до 80 %) сосущих корней растений (Факторы ..., 1983; Бобкова, 1987). Как показано в гл. 4 (табл. 23), запасы углерода в лесной подстилке исследуемых еловых сообществ средней тайги колеблется от 14 до 29 т · га⁻¹. Следовательно, при исследовании структурно-функциональной организации лесных БГЦ таежной зоны весьма важны данные по запасу мертвого органического вещества, пространственному распределению и соотношению

углерода живого и мертвого вещества. Запас последнего складывается из древесного детрита (сухостой, валеж, сухие ветви) и лесной подстилки (Пулы и потоки .., 2007). Общие запасы углерода мертвого органического вещества (дебрис + лесная подстилка) в исследуемых нами сообществах значительны. В хвойно-лиственном ценозе они равны $22.51 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельнике разнотравно-черничном — 26.44 , в ельнике черничном влажном — $43.38 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, что составляет 9.1, 14.1, 15.3 % соответственно от общих запасов углерода в экосистемах исследуемых ельников на подзолистых почвах.

Запасы органического углерода в верхнем метровом слое подзолистых почв под хвойно-лиственным насаждением составили 130, ельником чернично-разнотравном — 85, ельником черничным влажным — $151 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. В лесной подстилке аккумулируется от 11 до 21 % от общего количества углерода почвы. Накоплению подстилки способствует характерный для региона замедленный тип разложения растительных остатков. Ежегодно с опадом в почву поступает 1.78 в хвойно-лиственном и $1.64 \text{ т С} \cdot \text{га}^{-1}$ в ельнике разнотравно-черничном насаждении. На долю растительных остатков надземной части древостоя приходится 65 и 54 %, травяно-кустарничковой и моховой растительности — 21 и 24, корней — 14 и 22 % от суммы опада соответственно. Интенсивность разложения отдельных фракций растительных остатков различна и варьирует от 10 до 63 % от их массы. За первый год в хвойно-лиственном насаждении минерализуется 43.4 , в еловом — $41.1 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2}$. При этом в первом большее участие в минерализации принимают опад осины и сосны, с примерно равным соотношением доли ели и березы, во втором — основные потери углерода происходят за счет опада ели и березы. Прирост органического углерода в почве за счет закрепления его в минеральном субстрате равен $115 \text{ кг С}_{\text{орг}} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$, что составляет 7 % от массы поступающего опада.

Установлена сезонная динамика выделения углекислого газа из почв еловых насаждений. В начале сезона (середина мая) после схода снега его эмиссия составила $0.10\text{—}0.20 \text{ гСО}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, затем наблюдается постепенное увеличение, достигая максимума в июле—августе — $1.0\text{—}1.5$ и постепенное снижение к концу вегетации — $0.04\text{—}0.10 \text{ гСО}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$. Отмечена положительная коррелятивная зависимость скорости эмиссии СО_2 от температуры ($r = 0.34 \div 0.91$) и отрицательная от влажности почвы ($r = -0.44 \div 0.86$). Согласно эмпирической двухфакторной модели, выявлено, что в течение вегетационного периода с поверхно-

сти почвы ельника черничного выделяется 2.26—2.69 т · С · га⁻¹. В суточной динамике выделения CO₂ с поверхности почвы наблюдалось понижение интенсивности его потока в утренние (5—8 ч) и повышение в вечерние и ночные часы (19—24 ч). Связь между эмиссией CO₂ и суточным ходом температуры почвы на глубине 5 см в разные периоды наблюдений значительно варьировала ($r = 0.10 \div 0.82$), а изменение влажности в течение суток практически не оказывало заметного влияния на динамику выделения CO₂.

Изменения содержания CO₂ по профилю типичной подзолистой почвы в течение вегетационного периода составили 25—30 %. Концентрация CO₂ на глубине 10 см (гор. А₂) равна 0.15—0.21, с 60—70 см (гор. В₂, ВС) она увеличивается и составляет 1.0—2.0 %. Более высокая интенсивность продуцирования углекислого газа характерна для органогенных горизонтов почвы. С глубиной она закономерно уменьшается.

На базе кинетических моделей функционирования почвы и ее пространственно-временной организации определены общие закономерности динамики содержания C_{орг} типичной подзолистой почвы в связи с процессами синтеза, деструкции и распределения ОВ в них. Период накопления и стойкости к деструкции значительно увеличивается при переходе от детрита к гумусовым веществам. Количественные характеристики поступления и минерализации ОВ в типичной подзолистой почве свидетельствуют о приближении запасов органического углерода в ней к квазиравновесному состоянию. Показано, что ОВ подзолистой почвы выполняет значительную роль в удерживании влаги верхними слоями.

При описании биологического круговорота (БК) веществ в экосистемах были выделены три режима БК: стационарный, периодический и переходной (Ляпунов, Титлянова, 1971; Титлянова, Тесаржова, 1991). Для характеристики режимов БК углерода авторами используются следующие параметры: Q_i — запасы вещества в компонентах экосистемы; I_i — интенсивности обменных процессов; I_{in} — входной поток в экосистему; I_{out} — выходной поток из экосистемы; NPP — чистая первичная продукция; $Resp$ — гетеротрофное дыхание, т. е. то количество органического вещества, которое минерализуется всеми гетеротрофами на единице площади за единицу времени.

Стационарный режим характеризуется тем, что при неизменных условиях интенсивности всех процессов запасы вещества во всех компонентах остаются постоянными, вход вещества в

экосистему равен выходу из нее, чистая первичная продукция равна гетеротрофному дыханию: $Q_i = \text{const}$, $I_{in} = I_{out}$, $NPP = Resp$. Стационарный режим осуществляется только в закрытых искусственных системах.

Периодический режим отличается тем, что изменение всех параметров происходит циклически под воздействием периодически меняющихся факторов внешней среды. В периодическом режиме в среднем по периоду в многолетнем разрезе все параметры остаются постоянными. Периодический режим отождествляется со стационарным, так как за некоторое количество лет при данном типе функционирования выполняются равенства: $Q_i = \text{const}$, $I_{in} = I_{out}$, $NPP = Resp$. В основе периодического режима биологического круговорота лежат регулярные циклы, связанные с периодическими изменениями внешней среды, онтогенезом растений и колебательными процессами, которые характерны для сложных сообществ почвенной биоты. Кроме регулярных — суточных, сезонных и многолетних циклов, в которые вписана динамика биологического круговорота, в природе постоянно наблюдаются флуктуации всех его параметров.

Переходной режим устанавливается в тех случаях, когда экосистема переходит от одного периодического режима к другому. При одних переходах экосистема может терять вещество и энергию, при других накапливать. Так же как и периодический, переходной режим на многолетней шкале складывается из годовых циклов, которые флуктуируют от года к году. Однако если при периодическом режиме все параметры биологического круговорота флуктуируют вокруг средних величин, то при переходном режиме, колеблясь, они последовательно уменьшаются или увеличиваются до выхода на новый стационарный уровень. В переходном режиме функционируют все экосистемы, находящиеся на любой стадии любого вида сукцессии. В переходном режиме с потерями запасы вещества убывают со временем, вход меньше выхода, чистая первичная продукция не равна гетеротрофному дыханию. При данном режиме выполняются следующие условия:

$$Q_{t1} > Q_{t2}, I_i \neq \text{const}, I_i < I_{out}, NPP \neq Resp,$$

где Q_{t1} и Q_{t2} — запасы вещества в экосистеме на момент времени t_1 и t_2 . В переходном режиме с накоплением запаса вещества в экосистеме нарастают, вход больше выхода и (или) чистая первичная продукция больше гетеротрофного дыхания. Выполня-

ются следующие соотношения: $Q_{i1} < Q_{i2}$, $I_i \neq \text{const}$, $I_i > I_{out}$, $NPP > Resp$ и (или) $NPP > Resp + I_{out}$. Дальнейшие работы (Титлянова, Тесаржова, 1991) выявили существование четвертого режима — смешанного.

Смешанный режим характеризуется тем, что одни подсистемы биологического круговорота функционируют в периодическом режиме, а другие — в переходном. В таком случае в многолетнем разрезе для первых будут выполняться условия стационарности, для вторых — условия переходного режима с накоплением или потерями.

Попытаемся дать анализ БК углерода органического вещества в исследуемых нами экосистемах согласно выше охарактеризованных режимов. Так, в спелом хвойно-лиственном фитоценозе, где эдификатором является сложный по составу (ЗЕ4Ос2С1БедПх) условно одновозрастный (Дыренков, 1984), древостой относительно продуктивный — III класс бонитета, с запасом древесины $398 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$. В данной лесной экосистеме основные элементы круговорота органического вещества изучены в динамике: в 1986 и 2006 гг. В 1986 г. запасы углерода органического вещества в растущих растениях хвойно-лиственного фитоценоза составили $87.67 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, в том числе древесных растениях 86.23 , растениях напочвенного покрова — $1.44 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Годичная продукция равнялась соответственно 4.56 и $0.41 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Бобкова, 2001). К 2006 г. запасы углерода фитомассы увеличились и составили $107.93 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них $106.45 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ сосредоточено в древесных растениях и $1.48 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ в растениях напочвенного покрова (табл. 20). За год депонируется в древесных растениях 4.95 , а в растениях напочвенного покрова $0.47 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Следует отметить, что за 20 лет количество углерода органической массы в фитоценозе увеличилось на $20.26 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Накопление его отмечается главным образом в древесных растениях. Таким образом, в рассматриваемом спелом хвойно-лиственном фитоценозе БК углерода происходит в переходном режиме с накоплением углерода органического вещества. В данном фитоценозе $Q_1 < Q_2$. Интенсивность обмена углерода не постоянная. В 1986 г. NPP был равен 4.97 , в 2006 — $5.42 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ в год соответственно. Эмиссионные потоки CO_2 в хвойно-лиственном насаждении не определяли.

В старовозрастном ельнике разнотравно-черничном эдификатором является еловый древостой с примесью в составе березы, сосны, пихты, единично осины (7ЕЗБ+Пх,СедОс) разновозрастный. Деревья ели представлены четырьмя классами возрас-

та. В экосистеме довольно много дэбриса — сухостоя, валежа, остолопа — $10.44 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Судя по показателям динамики органического вещества, данный фитоценоз находится в переходном режиме БК. Запасы углерода органического вещества в зависимости от погодных условий текущего года могут быть как с накоплением так и с потерями. Входной поток углерода примерно равен выходному. Показатель *NPP* довольно близок с данными гетеротрофного дыхания. Так, в ельнике разнотравно-черничном *NPP* составляет в среднем $3.30 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. За вегетационный период с поверхности подзолистой почвы в среднем выделяется $2.47 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Выделение CO_2 в холодный (зимний) период, согласно Лопес де Греню и др. (2001), для серой лесной почвы Подмосквья составила 17—25 % и по, данным М. А. Кузнецова, (2010) этот показатель в ельнике чернично-сфагновом средней тайги равен 6—10 % от общегодового выделения CO_2 . Как уже указывалось выше, в фитоценозе довольно много древесного дэбриса. По В. Т. Сторженко (2004), в восточно-европейских ельниках средней тайги при разложении древесной мортмассы выделяется $0.54 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Согласно В. А. Мухину и П. В. Воронину (2007), эмиссия углерода с гниющего дэбриса в лесах Западной Сибири равна $0.3—0.34 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. В ельнике чернично-сфагновом средней тайги с мертвой древесины выделяется $0.38 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Кузнецов, 2010). Используя приведенные в литературе материалы, характеризующие эмиссию С CO_2 в вегетационный и зимний периоды, а также с древесного дэбриса, следует, что гетеротрофное дыхание в ельнике разнотравно-черничном составляет порядка $3.2—3.4 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Следовательно $NPP \geq R_{\text{гетер}}$.

В исследуемом ельнике черничном влажном, эдификатор смешанный по составу (5Е2К1Пх1Б) древостой абсолютно разновозрастный по С. А. Дыренкову (1984). Он представлен дэревьями возраста в 12 классов. В рассматриваемом относительно продуктивном ельнике нами определены только основные пулы углерода. Процессы, характеризующие процессы его динамики, не изучены.

Следует также отметить, что во всех исследуемых нами еловых сообществах хорошо выражен возобновительный процесс. Количество всходов и подроста в фитоценозах составляет $4.1—9.6 \text{ экз} \cdot \text{га}^{-1}$. Они представлены в основном здоровой елью. На данном этапе развития фитоценозов роль их в углеродном бюджете невелика. Запасы углерода в них $0.24—0.54 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Однако, они являются огромным резервом для смены старовозрастных особей дэреьев в ельниках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований, представленные в монографии, вносят определенный вклад в разработку одной из важнейших проблем экологии — оценке углеродного бюджета лесных экосистем. Приведенные результаты позволяют достичь понимания различных пулов углерода, а также фундаментальных процессов, которые определяют ход углеродного обмена между пулами в среднетаежных еловых экосистемах на подзолистых почвах. В анализ бюджета углерода были включены основные компоненты лесной экосистемы и процессы, способствующие его продуцированию и эмиссии.

В работе обосновано, что при оценке углеродного бюджета в экосистеме правомерно использование параметров круговорота органического вещества: а) аккумуляцию — на основе запасов фитомассы; б) продуцирование на основе величин продукции органического вещества в единицу времени; в) входной поток — на основе размеров массы опада и отпада в единицу времени; г) консервацию и минерализацию — на основе запаса мертвого органического вещества и соотношения этого показателя с величиной отмирания; д) выходной поток на основе показателей интенсивности разложения мертвого органического вещества в почве.

Так, запасы углерода живого органического вещества в среднетаежных еловых фитоценозах на подзолистых почвах составляют 92.4—118.4 т·га⁻¹, размеры продукции равны 3.3—5.42 т·С·га⁻¹ год. Ежегодно в почву поступает 1.64—1.94 т·С·га⁻¹. Экологическими факторами, определяющими параметры аккумуляции, деструкции и минерализации органического вещества в среднетаежных ельниках на автотрофных позициях, наряду с дефицитом тепла являются периодическое переувлажнение и относительная бедность почв элементами минерального питания. В условиях средней тайги на подзолистых почвах образуются еловые экосистемы с запасом углерода в 178—284 т·га⁻¹. Ельники черничные характеризуются невысо-

кими темпами круговорота углерода, что определяется значительным участием почвенного блока 45—53 % в накоплении органического углерода экосистемой. Роль различных видов растений в углеродном бюджете экосистем ельников различна. Учет опада растительных остатков позволил установить доленое участие древесных растений и растений напочвенного покрова в формировании годичного входного потока углерода в почвенную подсистему. Выявлено, что деструкция поступившего опада наиболее интенсивно протекает в первые месяцы при благоприятных гидротермических условиях. Часть углерода закрепляется в минеральном субстрате почв, обеспечивая аккумулятивную составляющую почвообразования. Для еловых биогеоценозов, в которых эдификатором фитоценоза представлен высоковозрастной еловый древостой, в углеродном бюджете велико значение мертвого (сухостой, валеж, лесная подстилка) органического вещества, особенно лесной подстилки.

Исследованиями сезонной динамики эмиссии углекислого газа с поверхности типичной подзолистой почвы ельника черничного выявлено большое влияние на процесс выделения CO_2 погодных условий сезона. Разница гидротермических условий обуславливает и разные величины эмпирического выделения за вегетационный сезон углерода (2.26 и 2.69 т С- CO_2). Определен основной тренд процесса выделения CO_2 , его положительная корреляция с температурой и отрицательная с влажностью почвы. Лимитирующее влияние влажности почвы особенно проявляется в начале лета, когда сохраняются запасы остаточных талых вод, и поздней осенью, в период дождей. Продуцирование CO_2 наиболее выражено в органогенных горизонтах, закономерно уменьшается в минеральных; напротив, с глубиной наблюдается повышение концентрации углекислого газа.

Оценка углеродного бюджета показала, что среднетаежные спелые и перестойные еловые экосистемы на подзолистых почвах в зависимости от экологических факторов могут служить как стоком, так и источником углерода.

Приведенные в книге результаты исследований имеют значение в области мониторинга и моделирования углеродного цикла в ответ на изменение экологических условий. Полученные материалы можно использовать как региональные при оценке вклада и участия ельников на подзолистых почвах в балансе углерода среднетаежных экосистем. Используемый комплексный методический подход может найти применение при исследовании пулов и потоков углерода в других типах лесных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматические ресурсы Коми АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 134 с.

Аксенов С. М., Банкин М. П. Физико-химические методы в агрохимии. Л.: ЛГУ, 1986. 136 с.

Александрова Л. Н. Органическое вещество почв и процессы его трансформации. Л.: Наука, 1980. 287 с.

Александровский А. Л. Эволюция почв Восточно-Европейской равнины в голоцене. М.: Наука, 1983. 148 с.

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., 1975. 225 с.

Алексеев В. А., Бердси Р. А. Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск, 1994. 224 с.

Алексеев В. А., Марков М. В. Статистические данные о лесном фонде и изменение продуктивности лесов России во второй половине XX века. СПб.: Санкт-Петербургский лесной экологич. центр. 2003. 272 с.

Антропогенные изменения климата / Под ред. М. И. Будыко, Ю. А. Израэля. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 407 с.

Аристовская Т. В. Микробиология подзолистых почв. М.; Л.: Наука, 1965. 183 с.

Арчегова И. Б. Гумусовый профиль и некоторые свойства типичных подзолистых почв северо-востока европейской части СССР // Матер. по почвам Коми АССР. Сыктывкар, 1974. С. 43—50.

Арчегова И. Б. Гумусообразование на севере Европейской территории СССР. Л.: Наука, 1985. 136 с.

Арчегова И. Б., Козловская Л. С. Влияние некоторых видов беспозвоночных на разложение растительных остатков и состав новообразованных веществ // Биогеоценологические исследования хвойных фитоценозов на Севере. Сыктывкар, 1983. С. 20—28. (Тр. Коми фил. АН СССР. № 59).

Арчегова И. Б., Федорович В. А. Методологические аспекты изучения почв на современном этапе. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 92 с.

Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.

Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв. М.: МГУ, 1983. 248 с.

Базилевич Н. И. Продуктивность, биогеохимия современной биосферы и функциональные модели экосистем // Почвоведение. 1979. № 2. С. 5—21.

Базилевич Н. И., Родин Л. Е., Розов Н. Н. Географические аспекты изучения биологической продуктивности // Матер. V съезда Геогр. об-ва СССР. Л., 1970. С. 28.

Базилевич Н. И. Иерархические концептуальные балансовые модели экосистем и почвы в связи с некоторыми аспектами эволюции биосферы // Моделирование биогеоценологических процессов. М.: Наука, 1981. С. 69—85.

Базилевич Н. И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.

Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л.: Наука, 1969. С. 24—33.

Базилевич Н. И., Титлянова А. А. Биологический круговорот углерода на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.

Банкина Т. А., Банкин М. П., Шельпяков А. А. Биосферная функция почв в предотвращении накоплений CO₂ в атмосфере // Тез. докл. II съезда об-ва почвоведов. СПб., 1996. Кн. 1. С. 144—145.

Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. 278 с.

Бобкова К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.

Бобкова К. С. Биологическая продуктивность лесов // Леса Республика Коми / Под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. С. 40—54.

Бобкова К. С. Еловые леса // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. К. С. Бобковой, Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. С. 52—72.

Бобкова К. С. Биологическая продуктивность и компоненты баланса углерода в заболоченных коренных ельниках Севера // Лесоведение. 2007. № 6. С. 45—54.

Бобкова К. С., Веретенников А. В. К характеристике поглощающих корней древесных растений в ельниках Севера / Экология ельников Севера. Сыктывкар, 1977. С. 29—44. (Тр. Коми фил. АН СССР. № 32).

Бобкова К. С., Галенко Э. П. Экологические аспекты роста и накопления органического вещества в некоторых лесных фитоценозах северной тайги // Лесоведение. 1981. № 4. С. 12—18.

Бобкова К. С., Галенко Э. П., Тужилкина В. В. Роль лесных фитоценозов европейского Севера России в годичном стоке углерода / Матер. междунар. научн.-практич. конф. «Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы. Экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты». Петрозаводск, 2004. С. 287—291.

Бобкова К. С., Тужилкина В. В. Углеродный цикл в еловых экосистемах / Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Отв. ред. К. С. Бобкова, Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. С. 265—289.

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., Тужилкина В. В., Галенко Э. П. Годичный вклад хвойных фитоценозов Европейского Севера России в формировании резервуаров углерода // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пущино, 2000. С. 27.

Богатырев Л. Г. О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3. С. 118—127.

Богатырев Л. Г. Образование подстилок — один из важнейших процессов в лесных экосистемах // Почвоведение. 1996. № 4. С. 501—511.

Болотина Н. И. Запасы гумуса и азота в основных типах почв СССР // Почвоведение. 1947. № 5. С. 277—286.

Бондарев А. Г. Теоретические основы и практика оптимизации физических условий и плодородия почв // Почвоведение. 1994. № 11. С. 35—42.

Бондаренко Н. Ф., Журавлев О. С., Швыгов И. А. Моделирование трансформаций органических веществ в почвах // Моделирование биогеоценологических процессов. М.: Наука, 1981. С. 136—141.

Боровиков В. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере. СПб.: Питер, 2003. 688 с.

Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.

Вадюнина А. Ф., Корчагина З. А. Методы исследования физических свойств почвы. М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.

Вакуров А. Д. Производительность ельников на европейском Севере // Продуктивность органической и биологической массы леса. М., 1974. С. 7—10.

Вакуров А. Д., Полякова А. Ф. Круговорот азота и минеральных элементов в низкопродуктивных ельниках северной тайги // Круговорот химических веществ в лесу. М.: Наука, 1982. С. 20—43.

Ведрова Э. Ф. Разложение органического вещества лесных подстилок // Почвоведение. 1997. № 2. С. 216—223.

Ведрова Э. Ф. Интенсивность разложения органического вещества на поверхности и в толще почвы // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: СО РАН, 2002. С. 231—238.

Ведрова Э. Ф. Деструкционные процессы в углеродном цикле лесных экосистем Енисейского меридиана: Дис. в форме науч. докл. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2005. 60 с.

Ведрова Э. Ф., Спиридонова Л. В., Стаканова В. Д. Круговорот углерода в молодняках основных лесообразующих пород Сибири // Лесоведение. 2000. № 3. С. 40—48.

Веретенников А. В. О содержании углекислого газа в почвенной воде заболоченных лесов Архангельской области // Почвоведение. 1968. № 10. С. 88—94.

Верховцева Н. В., Милановский Е. Ю., Шеин Е. В., Тюгай З. Н. Распределение микроорганизмов и гумусовых веществ по гранулометри-

ческим и агрегатным фракциям // Почвы — национальное достояние России / Матер. IV съезда Докуч. об-ва почвоведов. Новосибирск: Наука-Центр, 2004. Кн. 1. С. 30—32.

Вершинин П. В., Кириленко Н. В. О диффузии CO₂ через почву // Почвоведение. 1984. № 5. С. 325—328.

Взаимодействие почвенного и атмосферного воздуха / Под ред. Б. Г. Розанова. М.: МГУ, 1985. Ч. 1. 107 с.

Вильямс В. Р. Почвоведение. Избр. соч. в 2-х томах. М.: Госиздат сельхоз. литературы, 1949. Т. 1. 448 с.

Виноградский С. Н. Микробиология почвы. Проблемы и методы. М.: АН СССР, 1952. 792 с.

Водорегулирующая роль таежных лесов. М.: Агропромиздат, 1990. 223 с.

Вомперский С. Э., Иванов А. И., Цыганова А. П. и др. Заболоченные органические почвы и болота России и запасы углерода в их торфах // Почвоведение. 1994. № 12. С. 17—26.

Вомперский С. Э., Ковалев А. Г., Глухова Т. В., Смагин М. В. Эмиссия диоксида углерода и метана с поверхности почв лесных и болотных экосистем разной увлажненности в подзоне южной тайги европейской территории России // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пушино, 2000. С. 83—84.

Вомперский С. Э., Сабо Е. Д., Фомин А. С. Лесоосушительная мелиорация. М.: Лесная пром-сть, 1975. 296 с.

Воронин А. Д. Структурно-функциональная гидрофизика почв. М.: МГУ, 1984. 204 с.

Воронов М. П., Усольцев В. А., Часовских В. П. Исследование методов и разработка информационной системы определения и картирования депонируемого лесами углерода в среде Natural. Екатеринбург, 2010. 160 с.

Галенко Э. П. Температурный режим почв в зеленомошных типах леса средней тайги // Экология роста и развития сосны и ели на Северо-Востоке Европейской части СССР. Сыктывкар, 1979. С. 90—103. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 44).

Галенко Э. П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 129 с.

Галенко Э. П. Радиационный режим в древостоев заболоченного старовозрастного ельника средней подзоны тайги // Лесоведение. 2010. № 4. С. 20—30.

Галицкий В. В., Тюрюканов А. Н. О методологических предпосылках моделирования в биогеоценологии // Моделирование биогеоценологических процессов. М.: Наука, 1981. С. 29—47.

Германова Н. И. Разложение опада как показатель интенсивности круговорота элементов в лесных насаждениях Южной Карелии // Лесоведение. 2000. № 3. С. 30—35.

Гильманов Т. Г. Линейная модель многолетней динамики почвенного органического вещества // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение, 1974. Т. 6, № 6. С. 69—73.

Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 278 с.

Глазовская М. А. Роль и функции педосферы в геохимических циклах углерода // Почвоведение. 1996. № 2. С. 174—186.

Глобус А. М. Почвенно-гидрофизическое обеспечение агроэкологических математических моделей. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 427 с.

Гольдман С. Ю., Минкин Л. М., Мясников Н. Г. Ротационный нейзотермический воздухообмен в почве // Почвоведение. 1987. № 5. С. 61—71.

Горшков С. П. Проблема CO₂ и антропогенная убыль органического вещества биосферы / Физические основы изменений современного климата. Т. 2. М.: МГУ, 1981. С. 215—225.

Гришина Л. А. Гумусообразование и гумусное состояние почв. М.: МГУ, 1986. 244 с.

Гришина Л. А., Копчик Г. Н., Первова Н. Е. О подходах к изучению свойств почв лесных биогеоценозов в целях мониторинга (на примере Звенигородской биостанции // Экология. 1991. № 5. С. 14—20.

Дальман Р. Корневая продукция и углеродный обмен в системе корни—почва в экосистеме высокозлаковых прерий // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы: Междунар. симп. Л.: Наука, 1968. С. 42—53.

Димо В. Н. Тепловой режим почв СССР. М.: Колос, 1972. 359 с.

Добровольская Т. Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: ИКЦ «Академия», 2002. 284 с.

Добровольский Г. В., Никитин Е. Д. Функция почв в биосфере и экосистемах. М.: Наука, 1990. 261 с.

Добровольский Г. В., Никитин Е. Д., Карпачевский Л. О. Функционально-экологическая роль в биосфере // Функция почв в биосферно-геосферных системах / Матер. междунар. симп. М.: МГУ, 2001. С. 31.

Докучаев В. В. Русский чернозем // Избр. соч. М.: ОГИЗ, 1948. Т. 1. 480 с.

Доярченко А. Г. Факторы жизни растений. М.: Колос, 1966. 280 с.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 175 с.

Дыхание почвы // Сб. науч. тр. Пущино, 1993. Кн. 1. 144 с.

Евдокимова Г. А. Эколого-микробиологические основы охраны почв Крайнего Севера. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1995. 272 с.

Ефремова Т. Т., Ефремов С. П., Мелентьева Н. В. Запасы и содержание соединений углерода в болотных экосистемах России // Почвоведение. 1997. № 12. С. 1470—1477.

Забоева И. В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 344 с.

Забоева И. В. Почвенно-экологические условия еловых сообществ // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. К. С. Бобковой, Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. С. 112—130.

Забоева И. В., Беляев С. В., Попов В. А. и др. Почвы Печоро-Илычского государственного заповедника. Объяснительная записка к почвенной карте. Рукопись. 1972. 86 с.

Заварзин Г. А. Круговорот углерода на территории России // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пущино, 2000. С. 17—20.

Заварзин Г. А. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003. 348 с.

Загирова С. В. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 108 с.

Замолодчиков Д. Г. Баланс углерода в тундровых и лесных экосистемах: Дис. в форме науч. докл. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 2003. 56 с.

Замолодчиков Д. Г., Грабовский В. И., Коровин Г. Н., Курц В. А. Оценка и прогноз углеродного бюджета лесов по канадской модели CBM-CFS // Лесоведение. 2008. № 6. С.

Замолодчиков Д. Г., Грабовский В. И., Краев Г. Н. Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия // Лесоведение. 2011. № 6. С. 16—28.

Замолодчиков Д. Г., Карелин Д. В., Честных О. В. Измерения потоков углекислого газа в мерзлотных ландшафтах: проблемы и перспективы // Почвы — национальное достояние России / Матер. IV съезда Докуч. об-ва почвоведов. Новосибирск: Наука—Центр, 2004. Кн. 1. С. 342—344.

Замолодчиков Д. Г., Коровин Г. Н., Уткин А. И. и др. Углерод в лесном фонде и сельскохозяйственных угодьях России. М.: КМК, 2005. 200 с.

Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И. Система конверсионных отношений для расчета сичтой первичной продукции лесных экосистем по запасам насаждений // Лесоведение. 2000. № 6. С. 54—63.

Заповедник на Печоре. Сыктывкар, 1963. 116 с.

Захаров С. А. Курс почвоведения. М.; Л.: Гос. изд-во сельхоз. и колх.-кооп. лит-ры, 1931. 552 с.

Ильинская С. А., Смагин А. В. Роль почвы в экогенезе долинных сосновых лесов Подмосквья // Лесоведение. 1989. № 5. С. 13—22.

Исаев А. А. Экологическая климатология. М.: Научный мир, 2003. 472 с.

Исаев А. С., Коровин Г. Н. Депонирование углерода в лесах России // Углерода в биогеноценозах: чтения памяти академика В. Н. Сукачева, XV. М., 1997а. С. 59—98.

Исаев А. С., Коровин Г. Н. Депонирование углерода в лесах России // Чтения памяти академика В. Н. Сукачева. Углерод в биогеноценозах. М.: ЦЭПЛ, 1997б. Вып. 15. С. 59—98.

Исаев А. С., Коровин Г. Н. Углерод в лесах Северной Евразии // Круговорот углерода на территории России. НТП «Глобальные изменения природной среды и климата». М., 1998. С. 63—95.

Исаев А. С., Коровин Г. Н., Сухих В. И., Титов С. П., Уткин А. И., Голуб А. А., Замолодчиков Д. Г., Пряжников А. А. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России (аналитический обзор). М.: Центр экологической политики России, 1996. 155 с.

Исаев А. С., Коровин Г. Н., Уткин А. И. и др. Оценка запасов и годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России // Лесоведение. 1993. № 5. С. 3—10.

Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Ч. I. Сыктывкар, 1993. 190 с.

Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Ч. II. Сыктывкар, 1995. 60 с.

Казимиров Н. И., Морозова Р. М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 176 с.

Карпачевский Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: МГУ, 1977. 312 с.

Карпачевский Л. О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность, 1981. 264 с.

Карпачевский Л. О., Киселева Н. К. О методике определения и некоторых особенностях выделения CO_2 из почв под широколиственно-еловыми лесами // Почвоведение. 1969. № 7. С. 32—41.

Карпенко А. С. Камско-Печорско-Западноуральские темнохвойные леса // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 96—98.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 312 с.

Керженцев А. С. Изменчивость почвы в пространстве и времени. М.: Наука, 1992. 110 с.

Кин Б. А. Физические свойства почвы / Под ред. А. Ф. Иоффе. Л.; М.: ГТТИ, 1933. 264 с.

Кобак К. И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 248 с.

Кобак К. И., Кондрашева А. А., Торопова А. А. Изменения биомассы лесов России в последние десятилетия и возможная связь этих изменений с климатическими флуктуациями // Современные проблемы экологической метеорологии и климатологии: сборник / Отв. ред. Г. В. Менжулин. СПб.: Наука, 2005. С. 232—242.

Кобак К. И., Яценко-Хмелевский А. А., Кондрашева Н. Ю. Баланс углекислого газа в высоко- и малопродуктивных сообществах / Проблема атмосферного углекислого газа. Л.: Гидрометеиздат, 1980. С. 252—264.

Ковалева А. Е., Булаткин Г. А. Динамика CO_2 серых лесных почв // Почвоведение. 1987. № 5. С. 111—114.

Ковда В. А. Биогеохимия почвенного покрова. М.: Наука, 1985. 264 с.

Когут Б. М., Фрид А. С. Сравнительная оценка методов определения гумуса в почвах // Почвоведение. 1993. № 9. С. 119—123.

Кожевникова Н. Д., Второва В. Н. Биологический круговорот веществ в ельниках Северного Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1988. 347 с.

Козловская Л. С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л.: Наука, 1976. 212 с.

Козловская Л. С., Медведева В. М., Пьявченко Н. И. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л.: Наука, 1978. 172 с.

Кольмайер Г., Брель Х., Фишбах У. и др. Роль биосферы в цикле углерода и модели биоты / Углекислый газ в атмосфере. М.: Мир, 1987. 105—155 с.

Комаров А. С., Припутина И. В., Михайлов А. В., Чертов О. Г. Биогеохимический цикл углерода в лесных экосистемах центра Европейской России и его техногенные изменения // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. М.: Наука, 2006. С. 362—377.

- Кононенко А. В.** Гидротермический режим таежных и притундровых почв европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1986. 144 с.
- Кононова М. М.** Органическое вещество почв. М.: Наука, 1963. 315 с.
- Кононова М. М.** Формирование гумуса в почве и его разложение // Успехи микробиологии. 1976. № 11. С. 134—151.
- Коренные** еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Отв. ред. К. С. Бобкова, Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Коровин Г. Н., Гитарский М. Л., Исаев А. С.** и др. О роли лесного сектора в смягчении изменения климата // Лесное хоз-во, 2006. № 4. С. 11—13.
- Корчагин А. А.** Растительность северной половины Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Вып. 2. Сыктывкар, 1940. С. 5—416.
- Коссович П. С.** Краткий курс общего почвоведения. Петроград: Типография Альтшулера, 1916. 276 с.
- Костычев П. А.** Почвоведение (I, II и III части). М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1940. 224 с.
- Костычев П. А.** Почвы черноземной области России (их происхождение, состав и свойства). М.: Госиздат с.-х. лит., 1949. 240 с.
- Кремер А. М.** Неоднородности почвенного покрова как самоорганизующиеся системы // Закономерности пространственного варьирования свойств почв. М.: Наука, 1970. С. 68—80.
- Кудеяров В. Н.** Вклад почвы в баланс CO₂ атмосферы на территории России // Докл. РАН, 2000. Т. 375, № 2. С. 275—277.
- Кудеяров В. Н.** Роль почв в круговороте углерода // Почвоведение. 2005. № 8. С. 915—923.
- Кудеяров В. Н., Хакимов Ф. И., Деева Н. Ф.** и др. Оценка дыхания почв России // Почвоведение. 1995. № 1. С. 33—42.
- Кузин С. Н.** Средства и методы эколого-физиологических исследований в лесных биогеоценозах // Биогеоценотические исследования таежных лесов. Сыктывкар, 1994. С. 38—43. (Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 133).
- Кузнецов М. А.** Динамика содержания органического углерода в заболоченных ельниках средней тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 2010. 19 с.
- Кузнецов И. В.** Роль органического вещества в образовании водопрочной структуры дерново-подзолистых почв // Почвоведение. 1994. № 11. С. 31—41.
- Кузяков Я. В.** Составляющие потока CO₂ из почвы и их разделение // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пушкино, 2000. С. 35—36.
- Кураченко Н. Л.** Количественная оценка углекислого баланса почв различного агрегатного состава // Тез. докл. II съезда об-ва почвоведов. Кн. 1. СПб., 1996. С. 184—185.
- Курбанов Э. А.** Бюджет углерода сосновых экосистем Волго-Вятского района: Научное издание. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. 300 с.
- Курчева Г. Ф.** Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука, 1971. 156 с.
- Лавренко А. Н., Улле З. Г., Сердитов Н. П.** Флора Печоро-Ильчского биосферного заповедника. СПб.: Наука, 1995. 255 с.

Ладанова Н. В., Тужилкина В. В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар, 1992. 100 с.

Ларионов А. А., Евдокимов И. В., Курганова И. Н. и др. Дыхание корней и его вклад в эмиссию CO₂ из почвы // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пущино, 2003. С. 74—75.

Ларионова А. А., Иванникова Л. А., Демкина Т. С. Методы определения эмиссии CO₂ из почвы // Дыхание почвы / Сб. науч. тр. Пущино, 1993. Кн. 1. С. 11—26.

Ларионова А. А., Розанова Л. Н. Суточная, сезонная и годовая динамика выделения CO₂ из почвы // Дыхание почвы / Тр. науч. тр. Пущино, 1993. Кн. 1. С. 59—68.

Ларионова А. А., Розанова Л. Н., Самойлов Т. И. Динамика газообмена в профиле серой лесной почвы // Почвоведение. 1988. № 11. С. 68—74.

Леонтьев А. М. Плодоношение ели сибирской на верхней Печоре // Тр. Печоро-Илычск. гос. заповедника. 1963. Вып. 10. С. 5—87.

Леса Республики Коми. М.: ИПЦ ДИК, 1999. 332 с.

Лесная энциклопедия. В 2-х томах. М.: Советская энциклопедия, 1985. 563 с. и 632 с.

Лесной фонд России (по учету на 1 января 2003 года): Справочник. М.: ВНИИЛМ, 2003. 640 с.

Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: СО РАН, 2002. 356 с.

Лесотаксационный справочник для Северо-Востока Европейской части СССР. Архангельск, 1986. 358 с.

Ловелиус Н. В., Норин Б. Н., Кнорре А. В. Ритмические колебания прироста стволовой древесины лиственницы даурской на северном пределе распространения (Арымас, Таймыр, 72°30' с. ш.) // Изв. ВГО. 1972. Т. 104, № 5. С. 391—393.

Лопес де Гереню В. О., Курганова И. Н., Розанова Л. Н., Кудяров В. Н. Годовая эмиссия диоксида углерода из почв южнотаежной зоны России // Почвоведение. 2001. № 9. С. 1045—1059.

Лукина Н. В., Никонов В. В. Параметры первичной биологической продуктивности как интегральные критерии состояния лесных биогеоценозов Субарктики // Проблемы лесоведения и лесной экологии. М.: Изд-во АН СССР, 1990. С. 90—92.

Лукина Н. В., Никонов В. В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения: В 2-х ч. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 1996. Ч. 1. 213 с. Ч. 2. 192 с.

Лукина Н. В., Никонов В. В. Питательный режим лесов северной тайги: Природные и техногенные аспекты. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. 316 с.

Лукина Н. В., Никонов В. В., Исаева Л. Г. Кислотность и питательный режим почв еловых лесов // Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб., 2006. С. 215—253.

Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. Л.: Сельхозгиз, 1935. 322 с.

Ляпунов А. А., Титлянова А. А. Системный подход к изучению круговорота веществ и потока энергии в биогеоценозе // О некоторых вопро-

сах кодирования и передачи информации в управляемых системах живой природы. Новосибирск: Наука, 1971. С. 99—188.

Мажитова Г. Г., Казаков В. Г., Лопатин Е. В., Виртанен Т. Геоинформационная система для бассейна р. Усы (Республика Коми) и расчет запасов почвенного углерода // Почвоведение. 2003. № 3. С. 133—144.

Макаревский М. Ф. Запасы и баланс органического углерода в лесных и болотных биогеоценозах Карелии // Экология. 1991. № 3. С. 3—10.

Макаров Б. Н. Динамика газообмена между почвой и атмосферой в течение вегетационного периода // Почвоведение. 1952. № 3. С. 89—95.

Макаров Б. Н. Методы изучения газового режима почв // Методы стационарного изучения почв. М.: Наука, 1977. С. 55—87.

Макаров И. Б. Сезонная динамика содержания гумуса в почве // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 1986. № 3. С. 25—32.

Макаров Б. Н. Газовый режим почвы. М.: Агропромиздат, 1988. 105 с.

Мамаев В. В., Молчанов А. Г. Зависимость выделения CO_2 с поверхности почвы от факторов окружающей среды в дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 2004. CO_2 № 1. С. 56—67.

Манаков К. Н., Никонов В. В. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. Л.: Наука, 1981. 196 с.

Мартынов А. Ф., Флинт В. Е., Артюхов В. В., Виноградов В. Г., Пузаченко Ю. Г., Букварева Е. Н., Каменова И. Е., Бобылев С. Н., Соловьева С. В., Челинцев Н. Г., Яницкая Т. О., Бутовской Р. О., Бобров Ю. А. Анализ социально-экономических факторов, влияющих на состояние биологического разнообразия. М.: ПАИМС, 1995. 288 с.

Мартынюк З. П. Динамика CO_2 в ельнике черничном подзоны средней тайги: Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1997. 140 с.

Мартынюк З. П., Бобкова К. С., Тужилкина В. В. Оценка баланса углерода лесного фитоценоза // Физиология растений. 1998. Т. 45. С. 914—918.

Масягина О. В. Эмиссия CO_2 напочвенным покровом и почвой листовничников криолитозоны Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск. 2003. 18 с.

Математические модели в экологии и генетике / Под ред. Ю. М. Свирижева, В. П. Пасекова. М.: Наука, 1981. 176 с.

Машика А. В. Углерод в почвах среднетаежных ельников черничных Республиках Коми // Актуальн. пробл. биол. и экол. / Мат. докл. VIII молод. науч. конф. Сыктывкар, 2002. С. 276.

Машика А. В. Сравнение двух методов измерения потока CO_2 с поверхности почв // Мат докл. XV Коми респ. молод. науч. конф. Т. 2. Сыктывкар, 2004. С. 176—178.

Машика А. В. Эмиссия диоксида углерода с поверхности подзолистой почвы // Почвоведение. 2006. № 12. С. 1457—1464.

Мелехина Е. Н. Почвенная микрофауна // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. К. С. Бобковой, Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. С. 234—250.

Методические указания по определению содержания и состава гумуса в почвах. Л.: Изд-во ВАСХНИЛ. 1975. 106 с.

Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль, **1978**. 182 с.

Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ Химки СПбГУ, **2002**. 240 с.

Мигунова Е. С. Леса и лесные земли. М.: Экология, **1993**. 364 с.

Мигунова Е. С. Лесоводство и естественные науки (ботаника, география, почвоведение). Харьков: Майдан, **2001**. 612.

Мина В. Н. Биологическая активность лесных почв и ее зависимость от физико-географических условий и состава насаждений // Почвоведение. **1957**. № 10. С. 73—79.

Мина В. Н. Опыт сравнительной оценки методов определения интенсивности дыхания почв // Почвоведение. **1962**. № 10. С. 96—100.

Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. М., **2007**. 380 с.

Моисеев Б. Н., Алферов А. М., Страхов В. В. Об оценке запаса и прироста углерода в лесах России // Лесное хозяйство. **2000**. № 2. С. 18—20.

Моисеев Б. Н., Филипчук А. Н. Методика МГЭИК для расчета годичного депонирования углерода и оценка ее применимости для лесов России // Лесное хозяйство. **2009**. № 4. С. 11—13.

Мокроносов А. Т. Фотосинтез и изменение содержания CO₂ в атмосфере // Природа. **1994**. № 7. С. 25—27.

Молчанов А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М.: АН СССР, **1952**. 488 с.

Молчанов А. А. Гидрологическая роль леса. М.: АН СССР, **1960**. 488 с.

Молчанов А. Г. Динамика CO₂ в кронах соснового насаждения в связи с интенсивностью фотосинтеза // Лесоведение. **1977**. № 4. С. 33—42.

Молчанов А. Г. Баланс углекислоты в заболоченном и суходольном сосновых насаждениях // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пушкино, **2000**. С. 40—41.

Мухин В. А., Воронин П. Ю. Микогенное разложение древесины и эмиссия углерода в лесных экосистемах // Экология. **2007**. № 1. С. 24—29.

Наумов А. В. Дыхание почвы: составляющие, экологические функции, географические закономерности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, **2004**. 37 с.

Непомилуева Н. И. Темнохвойные леса предгорной ландшафтной зоны в бассейне среднего течения Илыча // Флора и растительность южной части бассейна реки Печора. Сыктывкар, **1992**. С. 5—20 (Тр. Коми НЦ УрО РАН № 126).

Николаева И. Н. Воздушный режим дерново-подзолистых почв. М.: Колос, **1970**. 160 с.

Никонов В. В. Общие особенности первичной биологической продуктивности и биогеохимических циклов на Крайнем Севере // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, **1985**. С. 79—90.

Никонов В. В., Лукина Н. В. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты, **1994**. 315 с.

Никонов В. В., Лукина Н. В. Влияние ели и сосны на кислотность и состав атмосферных выпадений в северо-таежных лесах индустриально развитого региона // *Экология*. 2000. Т. 31, № 2. С. 82—90.

Ничипорович А. А. Световое и углеродное питание растений — фотосинтез. М.: АН СССР, 1955. 287 с.

Обмен веществ и энергии в сосновых лесах европейского Севера. Л., 1977. 304 с.

Одум Ю. Основы экологии / Пер. 3-го англ. изд. М.: Мир, 1975. 740 с.

Одум Ю. Экология: В 2-х т. М., 1986. Т. 2. 376 с.

Онучин А. А., Борисов А. Н. Опыт таксации фитомассы сосновых древостоев // *Лесоведение*. 1984. № 6. С. 66—71.

Орлов А. Я. Влияние избытка влаги и других почвенных факторов на корневые системы и продуктивность еловых лесов южной тайги // Влияние избыточного увлажнения почв на продуктивность лесов. М.: Наука, 1966. С. 5—56.

Орлов А. Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможностей учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы // *Лесоведение*. 1967. № 1. С. 64—69.

Орлов Д. С. Химия почв. М.: МГУ, 1985. 376 с.

Орлов Д. С., Бирюкова О. Н. Запасы углерода органических соединений в почвах Российской Федерации // *Почвоведение*. 1995. № 1. С. 21—33.

Орлов Д. С., Бирюкова О. Н., Демин В. В., Заварзина А. Г. Вынос углерода атмосферными осадками из почв таежной зоны // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пушино, 2000. С. 72—73.

Орлов Д. С., Бирюкова О. Н., Демин В. В., Завгородняя Ю. А. Вклад лабильных и стабильных компонентов органического вещества почв в эмиссию диоксида углерода // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пушино, 2000. С. 43—44.

Орлов Д. С., Бирюкова О. Н., Суханова Н. И. Органическое вещество почв Российской Федерации. М.: Наука, 1996. 256 с.

Осипов А. Ф. Динамика содержания органического углерода в заболоченных сосьяках средней тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2011. 19 с.

Осипов А. Ф., Кузнецов М. А. Содержание органического углерода в болотно-подзолистых почвах хвойных лесов средней тайги // *Лесоведение*. 2010. № 6. С. 65—70.

Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. М.: Наука, 1964. 575 с.

ОСТ 56-69-83. Пробные площади лесоустроительные. Методы закладки. М.: ЦБНТИ. Гослесхоза СССР, 1983. 60 с.

Паршевников А. Л. К характеристике биологической активности лесных почв Кольского полуострова // *Почвоведение*. 1960. № 12. С. 95—97.

Паршевников А. Л. Круговорот азота и зольных элементов в связи со сменой пород в лесах средней тайги // Типы леса и почвы северной части Вологодской области / Тр. ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1962. Т. 52. С. 196—209.

Пахучий В. В. Водный режим почв и нормы осушения на объектах гидромелиорации лесных земель // Биогеоэкологические исследования таежных лесов. Сыктывкар, 1994. С. 127—143. (Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 133).

Пахучий В. В. Девственные леса Северного Приуралья. Сиб., Наука, 1999. 136 с.

Пачепский Я. А. Математические модели физико-химических процессов в почвах. М.: Наука, 1990. 188 с.

Подзолистые почвы Северо-Запада Европейской части СССР. М.: Колос, 1979. 256 с.

Полевые и лабораторные методы исследования физических свойств и режимов почв / Под ред. Е. В. Шеина. М.: МГУ, 2001. 200 с.

Пономарева В. В., Плотникова Т. А. Гумус и почвообразование. Л.: Наука, 1980. 222 с.

Посттехногенные экосистемы Севера / Отв. ред. И. Б. Арчегова, Л. П. Капелькина. СПб.: Наука, 2002. 160 с.

Пристова Т. А. Биологический круговорот азота и зольных элементов в лиственно-хвойном насаждении подзоны средней тайги: Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2003. 170 с.

Продуктивность и круговорот элементов в фитоценозах Севера. Л., 1975. 130 с.

Прохорова З. А., Фрид А. С. Изучение и моделирование плодородия почв на базе длительного полевого опыта. М.: Наука, 1993. 190 с.

Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / Отв. ред. Г. А. Заварзин. М.: Наука, 2007. 315 с.

Пуртова Л. Н. Содержание органического углерода в почвах равнинных территорий Среднего Приамурья // Почвоведение. 1999. № 3. С. 326—331.

Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. М.: изд-во ИЛ, 1955. 623 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 426 с.

Ревут И. Б. Физика почв. Л.: Колос, 1972. 368 с.

Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Отв. ред. Г. В. Добровольский. М.: Наука, 2002. 364 с.

Ремезов Н. П. О процессе образования подзолистого горизонта // Почвоведение. 1947. № 5. С. 265—276.

Ремезов Н. П., Быкова Л. Н., Смирнова К. М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. М.: МГУ, 1959. 283 с.

Роде А. А. Методы изучения водного режима почв. М.: АН СССР, 1960. 244 с.

Роде А. А. Система методов исследования в почвоведении. Новосибирск, 1971. 92 с.

Роде А. А., Смирнов В. Н. Почвоведение. М.: Высшая школа, 1972. 480 с.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука, 1965. 256 с.

Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 144 с.

Рожков В. А., Вагнер В. В., Когут Б. М. и др. Запасы органических и минеральных форм углерода в почвах России // Углерод в биогеоценозах. М., 1997. С. 5—58.

Руднева Е. Н., Тонконогов В. Д., Дорохова К. Я. Круговорот зольных элементов и азота в ельнике-зеленомошнике северной тайги бассейна р. Мезень // Почвоведение. 1996. № 3. С. 14—26.

Рыбалкина А. В., Кононенко Е. В. Микрофлора разлагающихся растительных остатков // Почвоведение. 1959. № 5. С. 21—34.

Рыжкова И. М. Анализ устойчивости системы «гумус — растительных покров» на основе нелинейной модели круговорота углерода // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 1992. № 3. С. 12—18.

Рысков Я. Г., Рыскова Е. А., Кудеяров В. Н., Заварзин Г. А. Сток растворенной свободной углекислоты с северными реками // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пушкино, 2003. С. 99—100.

Смагин А. В. К теории устойчивости почв // Почвоведение. 1994. № 12. С. 26—33.

Смагин А. В. Газовая фаза почв. М.: МГУ, 1999. 200 с.

Смагин А. В. Газовая функция почв // Почвоведение. 2000. № 10. С. 1211—1223.

Смагин А. В. Теория и методы оценки физического состояния почв // Почвоведение. 2003. № 3. С. 328—341.

Смагин А. В. Структурно-функциональная организация почв как динамических биокосных систем: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 2004. 44 с.

Смагин А. В. Триггерные модели организации лесных экосистем на песчаных почвах // Лесоведение, 2007. № 5. С. 51—59.

Смагин А. В. Моделирование гидрологической функции лесной подстилки // Экологический вестн. Сев. Кавказа. 2011. Т. 7, № 1. С. 10—20.

Смагин А. В., Глаголев М. В., Суворов Г. Г., Шнырев Н. А. Методы исследования потоков газов и состава почвенного воздуха в полевых условиях с использованием портативного газоанализатора ПГА-7 // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2003. № 3. С. 29—36.

Смагин А. В., Садовникова Н. Б., Назарова Т. В. и др. Влияние органического вещества на водоудерживающую способность почв // Почвоведение. 2004. № 3. С. 312—321.

Смагин А. В., Садовникова Н. Б., Смагина М. В. и др. Моделирование динамики органического вещества почв. М.: МГУ, 2001. 120 с.

Смагин А. В., Садовникова Н. Б., Хайдапова Д. Д., Шевченко Е. М. Экологическая оценка биофизического состояния почв. М.: МГУ, 1999. 48 с.

Смирнов В. В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М.: Наука, 1971. 363 с.

Смирнова В. Н. К вопросу о взаимосвязи между продукцией почвенной углекислоты и производительностью лесных почв // Почвоведение. 1955. № 6. С. 21—31.

Смоленцева Н. Л. Роль почвенных животных и микроорганизмов в разложении опада сосново-елового насаждения средней тайги // Экология роста и развития сосны и ели на Северо-Востоке Европейской части СССР. Сыктывкар, 1979. С. 104—116. (Тр. Коми фил. АН СССР. № 44).

Сонген Б., Андраско К., Гитарский М. и др. Запасы и потоки углерода в лесном и земельном фондах России: инвентаризация и потенциал смягчения последствий климатических изменений. М.: ЦЭПЛ, 2005. 51 с.

Сорокина Н. П., Когут Б. М. Динамика содержания гумуса в пахотных черноземах и подходы к ее описанию // Почвоведение. 1992. № 2. С. 178—184.

Спицына Т. Е. Интенсивность дыхания подзолистой почвы среднетаежной подзоны Республики Коми // Тез. докл. II съезда общества почвоведов. СПб., 1996. Кн. 1. С. 292—293.

Спозито Г. Термодинамика почвенных растворов. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 240 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 1. Ч. II. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1965. 360 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 1. Ч. IV. Влажность воздуха, осадки, снежный покров. Л.: Гидрометеиздат, 1968. 342 с.

Справочник химика. Том IV. Аналитическая химия. Спектральный анализ. Показатели преломления. М.; Л.: Химия, 1965. 920 с.

Спурр С. Г., Барнес Б. В. Лесная экология. М.: Лесная промышленность, 1984. 480 с.

Стенина Т. А. Выделение углекислоты с поверхности тундровых почв // Генетические особенности и плодородие таежных и тундровых почв. Сыктывкар. С. 34—41.

Стенина Т. А. Микрофлора подзолистых почв Северо-Востока европейской части СССР / Современные процессы в подзолистых почвах Северо-Востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1970. С. 92—107.

Столбовой В. С., Нильсон С., Швиденко А. З., Мак-Каллум И. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного расчета и углеродного бюджета наземных экосистем России. 3. Биогеохимические потоки углерода // Экология. 2004. № 3. С. 179—184.

Стороженко В. Г. Показатели древесного опада в коренных ельниках таежной зоны Русской равнины // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 2 / Под ред. В. Г. Стороженко, В. И. Крутова / Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2004. С. 221—238.

Структурно-функциональная роль почвы в биосфере / Отв. ред. Г. В. Добровольский. М.: Геос, 1999. 278 с.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами геоботаники. Л., 1934. 614 с.

Суранов А. В. Закономерности внутрпочвенной динамики и эмиссии диоксида углерода в почвенных лизиметрах // Почвы — национальное достояние России: Матер. IV съезда Докуч. об-ва почвоведов. Новосибирск: Наука-Центр, 2004. Кн. 1. С. 369.

Таргульян В. О. Развитие почв во времени // Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1982. С. 108—113.

Таргульян В. О. Общепланетарная модель экзогенеза и педагенез // Успехи почвоведения. М.: Наука, 1986. С. 101—108.

Титлянова А. А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск, Наука, 1977. 222 с.

Титлянова А. А. О режимах биологического круговорота в наземных биогеоценозах // Почвоведение. 1989. № 6. С. 71—80.

Титлянова А. А. Эмиссия диоксида углерода из почв Западной Сибири // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пушино, 2000. С. 55—56.

Титлянова А. А., Косых Н. П., Мироньчева-Токарева Н. П., Романова И. П. Подземные органы растений в травяных экосистемах. Новосибирск: Наука, 1996. 128 с.

Титлянова А. А., Кудряшова С. Я., Косых Н. П., Шибарева С. В. Биологический круговорот углерода и его изменение под влиянием деятельности человека на территории Южной Сибири // Почвоведение. 2005. № 10. С. 1240—1250.

Титлянова А. А., Тесаржова М. Режимы биологического круговорота. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1991. 150 с.

Толковый словарь по почвоведению. М.: Наука, 1975. 288 с.

Тонконогов В. Д., Дорохова К. Я. Особенности круговорота зольных элементов и азота в северотаежных сосновых лесах, развитых на песчаных подзолах // Бюл. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева. М., 1968. Вып. 2. С. 11—24.

Трибис В. П. Оценка скорости минерализации органического вещества торфяных почв // Почвоведение. 1990. № 2. С. 105—110.

Трофимов С. Я. Функциональный подход к исследованию почв: актуальность, проблемы, перспективы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 1992. № 3. С. 3—11.

Трофимов С. Я., Седова С. Н. Функционирование почв в биогеоценозах: подходы к описанию и анализу // Почвоведение. 1997. № 6. С. 770—778.

Тужилкина В. В. Структура фитомассы и запасы углерода в растениях напочвенного покрова еловых лесов на Северо-Востоке европейской России // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48, вып. 1. С. 44—50.

Тужилкина В. В., Бобкова К. С., Мартынюк З. П. Хлорофилльный индекс и ежегодный фотосинтетический сток углерода в хвойные фитоценозы на Европейском Севере России / Физиология растений. 1998. Т. 45. С. 594—600.

Турлюн И. А. К теории газообмена в почвах // Почвоведение. 1957. № 7. С. 22—30.

Тюлин А. Ф. Вопросы почвенной структуры в лесу: о механизме накопления гумуса в почве под лесом // Почвоведение. 1995. № 1. С. 33—44.

Тюрин И. В. Органическое вещество почв. М.: АН СССР, 1937. 287 с.

Тюрин И. В. Географические закономерности гумусообразования // Тр. юбил. сессии, посв. 100-летию со дня рожд. В. В. Докучаева. М.: АН СССР, 1949. С. 85—101.

Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под ред. В. А. Алексеева, Р. А. Бердси. Красноярск: ИЛ СО РАН, 1994. 170 с.

Усольцев В. А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск. ун-та, 1985. 191 с.

Усольцев В. А. Глобальные экологические программы и базы данных о фитомассе лесов // Лесн. журн. **1993**. № 4. С. 3—7.

Усольцев В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, **2001**. 707 с.

Усольцев В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН **2002**. 762 с.

Усольцев В. А. Фитомасса Северной Евразии: предельная продуктивность и география. Екатеринбург: УрО РАН, **2003**. 406 с.

Усольцев В. А. О некоторых принципах формирования и использования базы данных о фитомассе лесов // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, **2004**. С. 102—104.

Усольцев В. А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, **2007**. 636 с.

Усольцев В. А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, **2010**. 570 с.

Усольцев В. А., Залесов С. В. Депонирование углерода в насаждениях некоторых экотонов и на лесопокрытых площадях Уральского федерального округа. Екатеринбург: УГЛТУ, **2005**. 223 с.

Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) / Лесоведение и лесоводство // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ АН СССР, **1975**. Т. 1. С. 9—189.

Уткин А. И. Предисловие. Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М.: Наука, **1986**. С. 3—5.

Уткин А. И. Углеродный цикл и лесоводство // Лесоведение. **1995**. № 5. С. 3—20.

Уткин А. И. О возможной динамике лесной растительности в экотонах Северной Евразии при глобальном потеплении // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока: Матер. Междунар. конф. Владивосток, **2001**. С. 125—127.

Уткин А. И., Гульбе Я. И., Гульбе Т. А., Ермолова Л. С. Биологическая продуктивность лесных экосистем. Компьютерная база данных. М.: Ин-т лесоведения РАН, ЦЭПЛ РАН, 1994.

Уткин А. И., Замолодчиков Д. Г., Честных О. В. и др. Леса России как резервуар органического углерода биосферы / Лесоведение. **2001**. № 5. С. 8—23.

Ушакова Г. И. Биогеохимическая миграция элементов и почвообразования в лесах Кольского полуострова. Апатиты: Изд-во Кол. науч. Центра РАН, **1997**. 150 с.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л., **1983**. 318 с.

Физические условия почвы и растение. М.: Иностранная литература. **1955**. 568 с.

Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника. Екатеринбург, **1992**. 386 с.

Фокин А. Д. Включение продуктов разложения растительных остатков (меченых С) в гумусовые вещества // Почвоведение. **1974**. № 11. С. 82—91.

Фокин А. Д. Участие различных соединений растительных остатков в формировании и обновлении гумусовых веществ почвы // Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1978. С. 60—65.

Фролова Л. Н. Интенсивность выделения углекислоты с поверхности почвы сосновых и еловых лесов // Тр. Коми фил. АН СССР, 1961. № 11. С. 123—129.

Фролова Л. Н. Особенности почвообразования в еловых лесах в связи со сменой пород в условиях Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1965. 18 с.

Хабибуллина Ф. М. Почвенные микромицеты ельника чернично-зеленомошного средней тайги // Лесоведение. 2001. № 1. С. 43—48.

Хабибуллина Ф. М. Почвенная микобиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем Северо-Востока Европейской части России. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2009. 40 с.

Хегай Т. А., Рачинский В. В., Пельтцер А. С. Сорбция двуокиси углерода почвами // Почвоведение. 1980. № 1. С. 62—69.

Худяков Я. П. Периодичность микробиологических процессов в почве и ее причины // Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1972. С. 62—70.

Честных О. В., Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И. Общие запасы биологического углерода и азота в почвах лесного фонда России // Лесоведение. 2004. № 4. С. 30—42.

Черкинский А. Е., Чичагова О. А. Типы органофильей почв Мира // Глобальная география почв и факторы почвообразования. М.: АН СССР, 1991. С. 164—195.

Чертов А. Г. Имитационная модель минерализации и гумификации лесного опада и подстилки // Общая биология. 1985. Т. 46, № 6. С. 794—804.

Чертов О. Г., Комаров А. С. Имитационная модель динамики органического вещества почв // Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. 1996. Вып. 1. С. 104—109.

Чертовской В. Г. Еловые леса европейской части СССР. М.: Лесная промышленность, 1978. 176 с.

Честных О. В., Замолодчиков Д. Г., Карелин Д. В. Запасы органического вещества в почвах тундровых и лесотундровых экосистем России // Экология. 1999. № 6. С. 426—432.

Честных О. В., Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И. Общие запасы биологического углерода и азота в почвах лесного фонда России // Лесоведение. 2004. № 4. С. 30—42.

Чичагова О. А. Современные направления радиоуглеродных исследований органического вещества почв // Почвоведение. 1996. № 1. С. 99—110.

Швиденко А. З., Нильсон С., Столбовой В. С. и др. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 1. Запасы растительной органической массы // Экология. 2000. № 6. С. 403—410.

Швиденко А. З., Нильсон С., Столбовой В. С. и др. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 2. Нетто—первичная продукция экосистем // Экология. 2001. № 2. С. 83—90.

Шенин Е. В., Капинос В. А. Сборник задач по физике почв. М.: МГУ, 1994. 79 с.

Шилова Е. И., Крейер К. Г. Углекислота почвенного раствора и ее роль в почвообразовании // Почвоведение. 1957. № 7. С. 65—72.

Шилова Е. И. К вопросу о происхождении углекислоты почвенного воздуха и влиянии корней растений на химические свойства почвы // Почвоведение. 1967. № 5.

Щербаков Н. М., Зайцева Н. Л. Биометрическая характеристика спелых ельников юга Карелии // Лесные растительные ресурсы Южной Карелии. Петрозаводск. 1971. С. 22—40.

Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России (аналитический обзор). М.: Центр экологической политики России. 1996. 156 с.

Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов европейского Севера. Л., 1981. 232 с.

Эколого-физиологические основы продукционного процесса хвойных фитоценозов на Севере. Сер. преп. «Науч. докл.». Коми НЦ УрО АН СССР, 1989. Вып. 213. 28 с.

Юдин Ю. П. Темнохвойные леса // Производительные силы Коми АССР. М., 1954. Т. 3. ч. 1. С. 42—126.

Яльнскаякая Е. Е. Экофизиология дыхания сосны и CO₂-газообмен в сосновом ценозе: Автореф. дис. канд. биол. наук. Сыктывкар, 1999. 28 с.

Adams J. M., Faure H., Faure-Denard L. et al. Increases in terrestrial carbon storage from the Last Glacial Maximum to the present // *Nature*. 1990. Vol. 348. P. 711—714.

Ajtay G. L., Ketner P., Duvigneaud P. Terrestrial primary production and phytomass // *The Global Carbon Cycle* / Eds B. Bolin, E. T. Degens, S. Kempe, P. Ketner. 1979. Scope 13. John Wiley and Sons. Chichester, UK. P. 129—181.

Alexander E. B. Bulk density equations for southern Alaska soils // *Can. J. Soil Sci.* 1989. Vol. 69, N 1. P. 177—180.

Anderson J. M. Response of soils to climatic change // *Adv. Ecol. Res.*, 1992. Vol. 22. P. 163—210.

Anderson J. P. E., Domsch K. H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // *Soil Biol. Biochem.* 1978. Vol. 10. P. 215—221.

Apps M. J., Kurz W. A. The role of Canadian forests in the global carbon balance / *Carbon balance on world's forested ecosystems: towards a global assessment*. Proc. IPCC Workshop. Finland: Publ. Acad. Finland, 1993. P. 14—28.

Baldocchi D. D. Assessing ecosystem carbon balance: problems and prospects of the eddy covariance technique // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2001. Vol. 33; Vers. dec. 27. 33 p.

Baldocchi D. D., Verma S. W., Anderson D. E. Canopy photosynthesis and water-use efficiency in a deciduous forest // *J. Appl. Ecol.* 1987. N 1. P. 251—260.

Baldocchi D. D., Verma S. B., Matt D. R., Anderson D. E. Eddy-correlation measurements of carbon dioxide efflux from the floor of a deciduous forest // *J. Appl. Ecol.* **1986**. Vol. 23, N 3. P. 967—975.

Batjes N. H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world // *Europ. J. Soil Sci.* **1996**. Vol. 47. P. 151—163.

Baumgartner A. Climatic variability and forestry // *Proc. World Clim. Conf. WMO. Geneva, 1979*. N 537. P. 581—607.

Billings S. A., Richter D. D., Yarie J. Soil carbon dioxide fluxes and profile concentrations in two boreal forests // *Can. J. For. Res.* **1998**. Vol. 28. P. 1773—1783.

Birdsey R. A. Carbon storage and accumulation in United States forest ecosystems // *For. serv. gen. techn. rep. WO-59, US Dep. Agric., Washington, BC, 1992*.

Bohn H. L. Estimate of organic carbon in world soils // *J. Soil Sci.* **1976**. Vol. 40, N 3. P. 468—470.

Boone D., Nadelhoffer K. J., Canary J. D., Kaye J. P. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration // *Nature*. **1998**. Vol. 396. P. 570—572.

Burschel P., Kürsten E., Larson B. C., Weber M. Present role of German forests and forestry in the national carbon budget and options to its increase // *Water, Air and Soil Pollution*. **1993**. Vol. 70. P. 325—340.

Campbell G. S. A simple method for determining unsaturated conductivity from moisture retention data // *Soil Sci.* **1974**. Vol. 117. P. 311—314.

Cannell M. G. R. World forest biomass and primary production data. London: Acad. Press, **1982**. 391 p.

Cannell M. E., Milne R. Carbon pools and sequestration in forest ecosystems in Britain // *Forestry*. **1995**. Vol. 68, N 4. P. 361—378.

Crill P. M. Seasonal pattern cycles of methane uptake and carbon dioxide release by a temperature woodland soil // *Glob. Biogeochem.* **1991**. Vol. 5. P. 319—334.

De Jong E., Shappert H. J. V. Calculation of soil respiration and activity from CO₂ profiles in the soil // *Soil Sci.* **1972**. Vol. 113, N 5. P. 328—333.

Dewar R. C., Cannell M. G. R. Carbon sequestration in the trees, products and soils of forest plantations: an analysis using UK examples // *Tree Physiol.* **1992**. Vol. 11. P. 49—71.

Edwards N. T., Riggs J. S. Automated monitoring of soil respiration: a moving chamber design // *Soil Sci. Soc. Am. J.* **2003**. Vol. 67, N 4. P. 1266—1271.

Edwards N. T., Sollins P. Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components // *Ecology*. **1973**. Vol. 54, N 2. P. 406—412.

Emanuel W. R., Killough G. E. G., Post W. M., Shugart H. H. Modelling terrestrial ecosystems in the global carbon cycle with shifts in carbon storage capacity by land-use change // *Ecology*. **1984**. Vol. 65. P. 970—983.

Eriksson H. Sources and sinks of carbon dioxide in Sweden // *Ambio*. **1991**. Vol. 20, N 3—4. P. 146—150.

Eswaran H., Van den Berg E., Reich P. Organic carbon in soils of the world // *Soil Sci. Soc. Am. J.* **1993**. Vol. 57. P. 192—194.

Fang C., Moncrieff J. B. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature // *Soil Biol. Biochem.* **2001**. Vol. 33, N 2. P. 155—165.

Fang C., Smith P., Moncrieff J. B., Smith J. O. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature // *Nature*. **2005**. Vol. 433. P. 57—59.

Fenga Q., Endob K. N., Guodonga C. Soil carbon in desertified land in relation to site characteristics // *Geoderma*. **2002**. Vol. 106, N 1—2. P. 21—43.

Gaudinski J. B. Belowground carbon cycling in three temperate forests of the Eastern United States / Ph. D. Dissert. Uni. Californ. Irvine, **2001**. P. 285.

Giardina C. P., Ryan M. G. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature // *Nature*. **2000**. Vol. 404. P. 858—861.

Goulden M. L., Wofsy S. C., Harden J. W. et al. Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil thaw // *Science*. **1998**. Vol. 279. P. 214—217.

Guggenberger G., Zech W. Dissolved organic carbon in forest floor leachates: simple degradation products or humic substances? // *Sci. Tot. Environ.* **1994**. Vol. 152. P. 37—47.

Healy R. W., Striegl R. G., Russell T. F. et al. Numerical evaluation of static-chamber measurements of soil-atmosphere gas exchange: Identification of physical processes // *Soil Sci. Soc. Am. J.* **1996**. Vol. 60. P. 740—747.

Heath G. W., Edwards C. A., Arnold M. K. Some methods for assessing the activity of soil animals in the breakdown of leaves // *Pedobiologia*. **1964**. Vol. 4, N 1—2. P. 80—87.

Hollinger D. Y., Maclaren J. P., Beets P. N., Turland J. Carbon sequestration by New Zealand's plantation forests // *New Zeal. J. For. Sci.* **1993**. Vol. 23, N 2. P. 194—208.

Houghton J. T., Jenkins G. J., Ephraums J. J. (Eds) *Climate Change. The IPCC Scientific Assessment*. UK, Cambridge University Press, **1990**. 364 p.

Humfield H. A method for measuring carbon dioxide evolution from soil // *Soil. Sci.* **1930**. Vol. 30. P. 1—11.

Janssens I. A., Kowalski A. S., Longdoz B., Ceulemans R. Assessing forest soil CO₂ efflux: an in situ comparison of four techniques // *Tree Physiol.* **2000**. Vol. 20. P. 23—32.

Jenkinson D. S., Rayner J. H. The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted classical experiments // *Soil Sci.* **1977**. Vol. 23, N 5. P. 298—305.

Jensen L. S., Mueller T., Tate K. R. et al. Soil surface CO₂ flux as an index of soil respiration in situ: a comparison of two chamber methods // *Soil Biol. Biochem.* **1996**. Vol. 28, N 10—11. P. 1297—1306.

Kaejalainen T., Kellomäki S. Carbon storage of forest ecosystems in Finland // *Proc. IPCC AFOS workshop Carbon Balance of World's Forested Ecosystems: Towards a Glob. Assessment*. Finland, **1993**. Publ. Acad. Finland, 3/93. P. 40—51.

Kätterer T., Reichstein M., Andrén O., Lomander A. Temperature dependence of organic matter decomposition: A critical review using literature

data analysed with different models // *Biol. Fert. Soils*. **1998**. Vol. 27, N 3. P. 258—262.

Kauppi P. E., Mielikäinen K., Kuusela K. Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990 // *Science*, **1992**. Vol. 256. P. 70—74.

Kauppi P. E., Posch M., Hänninen P. et al. Carbon reservoirs in peatlands and forests in the boreal regions of Finland // *Silva Fennica*. **1997**. Vol. 31, N 1. P. 13—25.

Kimball B. A., Lemon E. R. Theory of soil air movement due to pressure fluctuations // *Agric. Meteor.* **1971**. Vol. 9. P. 163—181.

Kirschbaum M. U. F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage // *Soil Biol. Biochem.* **1995**. Vol. 27, N 6. P. 753—760.

Komarov A. S. Use of mathematical models for assessing the pool and dynamics of carbon in forests soils // *Eurasian Soil Science*. **2008**. Vol. 41, N 13. P. 1387—1397.

Krankina O. N., Houghton R. A., Harmon M. E., Hogg E. N., Butman D., Yatskov M., Huso M., Treyfeld R. F., Razuvaev V. N., Spycher G. Effects of Climate and Disturbance on Forest Biomass across Russia // *Canad. J. Forest Research*. **2005**. Vol. 35. P. 2281—2293.

Kurz W. A., Apps M. J., Beukema S. J., Lekström T. Twentieth century carbon budget of Canadian forests // *Tellus* 47 B. **1995**. P. 170—177.

Kurz W. A., Apps M. J., Webb T. M., McNamee P. J. The carbon budget of the Canadian forest sector: Phase 1 // *For. Can. Northwest Region, Edmonton, Alberta. Inf. Rep. NOR-X-326*, **1992**.

Lal R., Bruce J. P. The potential of world cropland soils to sequester C and mitigate the greenhouse effect // *Environ. Sci. Policy*. **1999**. Vol. 2. P. 77—185.

Lavigne M. B., Ryan M. G., Anderson D. E. et al. Comparing nocturnal eddy covariance measurements to estimates of ecosystem respiration made by scaling chamber measurements at six coniferous boreal sites // *J. Geophys. Res.* **1997**. Vol. 102, N D 24. P. 28,977—28,985.

Law B. E., Kelliher F. M., Baldocchi D. D. et al. Spatial and temporal variation in respiration in a young ponderosa pine forest during a summer drought // *Agric. and For. Meteorol.* **2001**. Vol. 110. N 1. P. 27—43.

Liski J., Ilvesniemi H., Mäkelä A., Westman C. J. CO₂ emissions from soil in response to climatic warming are overestimated — The decomposition of old soil organic matter is tolerant of temperature // *Ambio*. **1999**. Vol. 28, N 2. P. 171—174.

Lloyd J., Taylor J. A. On the temperature dependence of soil respiration // *Funct. Ecol.* **1994**. Vol. 8, N 2. P. 315—323.

Lündergarth H. Carbon dioxide evolution of soil and crop growth // *Soil Sci.* **1927**. Vol. 27, N 6. P. 1051—1059.

Meentemeyer V., Box E. O., Thompson R. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production // *Bioscience*. **1982**. Vol. 32. P. 125—128.

Milne R., Hargreaves K., Murray M. Carbon stocks and sinks in forestry for the United Kingdom greenhouse gas inventory // *Biotechnol. agron. soc. environ.* **2000**. Vol. 4. P. 290—293.

Moldrup P., Kruse C. W., Rolston D. E., Yamaguchi T. Modeling diffusion and reaction in soils: III. Predicting gas diffusivity from the Campbell soil-water retention model // *Soil Sci.* **1996**. Vol. 61, N 6. P. 366—375.

Myneni R. B., Keeling C. I., Tucker C., Asrar G., Nemani R. R. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991 // *Nature*. **1997**. 386 (6626). P. 698—702.

Neillson R. P., Marks D. A global perspective of regional vegetation and hydrologic sensitivities from climatic change // *J. Veget. Sci.* Vol. 5. P. 715—730.

Norman J. M., Kucharik C. J., Gower S. T., et al. A comparison of six methods for measuring soil-surface carbon dioxide fluxes // *J. Geophys. Res.* **1997**. Vol. 102, N D 24. P. 28,771—28,777.

Olson J. S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems // *Ecology*. **1963**. Vol. 44. P. 322—331.

O'Neill K. P., Kasischke E. S., Richter D. D., Krasovic V. Effects of fire on temperature, moisture and CO₂ emissions from soils near Tok, Alaska // *Proc. Intern. Symp. on Physics, Chemistry and Ecology of Seasonally Frozen Soils, Fairbanks, Alaska*, **1997**. P. 295—303.

Palmer-Winkler J., Cherry R. S., Schlesinger W. H. Q₁₀ relationship of microbial respiration in a temperate forest soil // *Soil Biol. Biochem.* **1996**. Vol. 28, N 8. P. 1067—1072.

Paul K. Temperature and moisture effects on decomposition // *Net Ecosys. Exch. Workshop Rep.* **2001**. P. 95—102.

Peltoniemi M., Thürig E., Ogle S., Palasuo T., Schrupf M., Wutzler T., Butterbach-Bahl K., Chertow O. G., Komarov A. S., Mikhailov A. V., Gårdenäs A., Perry C., Liski J., Smith P., Mäkipää R. Models in country scale carbon accounting of forest soils // *Silva Fennica*. **2007**. Vol. 41, N 3. P. 575—602.

Penman H. L. Gas and vapour movements in the soil. II. The diffusion of carbon dioxide through porous solids // *J. Agr. Sci.* **1940**. Vol. 30. P. 570—581.

Pietikäinen J., Vaijärvi E., Ilvesniemi H., et al. Carbon storage of microbes and roots and the flux of CO₂ across a moisture gradient // *Can. J. For. Res.* **1999**. Vol. 29. P. 1197—1203.

Post W. M., Emanuel W. R., Zinke P. J., Stangenberger A. G. Soil carbon pools and world life zones // *Nature*. **1982**. Vol. 298, N 5870. P. 156—159.

Pumpanen J., Ilvesniemi H., Hari P. A process-based model for predicting soil carbon dioxide efflux and concentration // *Soil Sci. Soc. Am. J.* **2003**. Vol. 67. P. 402—413.

Quails R. G., Haines B. L. Biodegradability of dissolved organic matter in forest throughfall, soil solution, and stream water // *Soil Sci. Soc. Am. J.* **1992**. Vol. 56. P. 578—586.

Raich J. W., Schlesinger W. H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate // *Tellus*. **1992**. Vol. 44 B. P. 81—99.

Rawls W. J., Ritchie J. C., Pachepsky Y. A., et al. Effect of soil organic carbon on soil water retention // *Geoderma*. **2003**. Vol. 16. P. 61—76.

Reichle D. E., Dinger B. L., Edwards N. T., et al. Carbon flow and storage in a forest ecosystem // *Carbon and the Biosphere* / Ed. G. M. Woodwell, E. V. Pecan. CONF-72050. Nat. Techn. Inform. Serv. Springfield, VA. CO₂ 1973. P. 345—365.

Richey J. E. Interactions of C, N, P, and S in River Systems: A Biogeochemical Model // The Major Biogeochem. Cycl. and Their Interact. SCOPE 21. Örsundsbro, Sweden, **1981**.

Rochette P., Ellert B., Gregorich E. G. et al. Description of a dynamic closed chamber for measuring soil respiration and its comparison with other techniques // Can. J. Soil. Sci. **1997**. Vol. 77. P. 195203.

Rustad L., Campbell J., Marion G. et al. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming // Oecologia. **2001**. Vol. 126. P. 543562.

Saxe H., Cannell M. G. R., Johnsen Ø. et al. Tree and forest functioning in response to global warming / Tansley Rev. N 123 // New Phytol. **2001**. Vol. 149. P. 369—400.

Scanlon D., Moore T. Carbon dioxide production from peatland soil profiles: the influence of temperature, oxic/anoxic conditions and substrate // Soil Sci. **2000**. Vol. 165, N 2. P. 153—160.

Schlentner R. E., van Cleve K. Relationships between CO₂ evolution from soil, substrate temperature, and substrate moisture in four mature forest types in interior Alaska // Can. J. For. Res. **1985**. Vol. 15. P. 97—106.

Schlesinger W. H. Carbon balance in terrestrial detritus // Ann. Rev. Ecol. Syst. **1977**. Vol. 8. P. 51—81.

Schlesinger W. H. Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soils // Nature. **1990**. Vol. 348. N 6298. P. 232—234.

Schlesinger W. H. Soil organic matter: A source of atmospheric CO₂ // The role of terrestrial vegetation in the global carbon cycle: Measurement by remote sensing: SCOPE 23, New York, **1985**. P. 111—127.

Schlesinger W. H., Andrews J. A. Soil respiration and the global carbon cycle // Biogeochem. **2000**. Vol. 48, N 1. P. 7—20.

Shvidenko A., Nilsson S. Dynamics of Russian forests and the carbon budget in 1961—1998: an assessment based on long-term forest inventory data // Climatic Change. **2002**. Vol. 55. P. 5—37.

Shvidenko A., Schepaschenko D., Maksyutov S. Impact of terrestrial ecosystems of Russia on the global carbon cycle from 2003—2008: An attempt of synthesis // Proceedings of the International Conference on Environmental Observations, Modeling and Information Systems ENVIROMIS-2010. Tomsk, **2010**. P. 48—52.

Siltanen R. M., Apps M. J., Zoltai S. C. et al. A soil profile and organic carbon data base for Canadian forest and tundra mineral soils // Nat. Resour. Can., North. For. Cent., Edmonton, Alberta. Inf. Rep. Fo 42-271, **1997**. P. 50.

Singh J. S., Gupta S. R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems // Bot. Rev. **1977**. Vol. 43, N 4. P. 449—528.

Spiecker H. Growth trends in European forests — Do we have sufficient knowledge? // Eds. T. Karjalainen, O. Laroussinie Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. Brill, Köln; New York, **1999**. P. 157—169.

Steduto P., Çetinkökü Ö., Albrizio R., Kanber R. Automated closed-system canopy-chamber for continuous field-crop monitoring of CO₂ and H₂O fluxes // Agric. and For. Meteorol. **2002**. Vol. 111, N 3. P. 171—186.

Sternberg L. da S. L. A model to estimate carbon dioxide recycling in forest using C¹³/C¹² ratios and concentrations of ambient carbon dioxide // Agric. and For. Meteorol. **1989**. Vol. 48, N 1—2. P. 163—173.

Tans P. P., Fung I. Y., Takahashi T. Observational constraints on the global atmospheric CO₂ budget // *Science*. **1990**. Vol. 247. P. 1431—1438.

Tarnocai C., Kimble J., Swanson D. et al. Northern Circumpolar Soil Database and Carbon Storage // Abs. Third Intern. Conf. on Cryopedology: Dynamics and Challenges of Cryosols. Copenhagen, **2001**. P. 3.

Telang S. A., Pocklington R., Naidu A. S. et al. Carbon and Mineral Transport in Major North American, Russian Arctic, and Siberian Rivers: The St. Lawrence, the Mackenzie, the Yukon, the Arctic Alaskan Rivers, the Arctic Basin Rivers in the Soviet Union, and the Yenisei // *SCOPE 42: Biogeochem. Major World Rivers*. **1991**.

Thornley J. H. M., Cannell M. G. R. Soil carbon storage response to temperature: a hypothesis // *Ann. Bot.* **2001**. Vol. 87. P. 591—598.

Trumbore S. E. Potential responses of soil organic carbon to global environmental change / Colloquium Paper «Carbon Dioxide and Climate Change» // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **1997**. Vol. 94, N 16. P. 8284—8291.

Valentini R., Matteucci G., Dolman A. J. et al. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests // *Nature*. **2000**. Vol. 404. P. 861—865.

Verkerk P. I. H., Eggers J., Lindner M., Korotkov V. N., Zudin S. L. Impact of wood demand and management regime on forest development and carbon stocks in Kostroma region. Proceedings of the international scientific conference on modern problems of sustainable forest management, inventory and monitoring of forests. St. Petersburg, **2006**. P. 370—379.

Wang S., Zhou C., Liu J. et al. Carbon storage in northeast China as estimated from vegetation and soil inventories // *Environ. Pollut.* **2002**. Vol. 116, N 1001. P. S157—S165.

Witkamp M. Cycles of temperature and carbon dioxide evolution from litter and soil // *Ecology*. **1969**. Vol. 50, N 6. P. 922—924.

Woodwell G. M., Whittaker R. H., Reiners W. A. et al. The biota and the world carbon budget // *Science*. **1978**. Vol. 199, N 2325. P. 141—146.

Zinke P. J., Stangenberger A. G., Post W. M. et al. Worldwide organic soil carbon and nitrogen data. ORNL/TM-8857. Oak Ridge Nat. Labor., Tennessee, **1984**. 150 p.

СПИСОК УСЛОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ И ЕДИНИЦЫ ИЗМЕРЕНИЯ ФИЗИЧЕСКИХ ВЕЛИЧИН

БГЦ	—	биогеоценоз
БК	—	биологический круговорот
ГВ	—	гумусовые вещества
ГК	—	гуминовые кислоты
ГХ	—	газовый хроматограф
ИКГ	—	инфракрасный газоанализатор
НВ	—	наименьшая влагоемкость
ОВ	—	органическое вещество
ОГХ	—	основная гидрофизическая характеристика
ОУ	—	опадаоуловители
ПВ	—	полная влагоемкость
ПГК	—	почвенно-гидрологические константы
ПГС	—	поверочная газовая смесь
ПД	—	почвенное дыхание ($\text{г CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, $\text{кг CO}_2 \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$)
ПОВ	—	почвенное органическое вещество
ППП	—	постоянная пробная площадь
РОУ	—	растворимый органический углерод
$C_{\text{орг}}$	—	углерод почвенного ОВ
ФК	—	фульвокислоты
ρ_b	—	объемный вес почвы ($\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$)
ρ_s	—	удельный вес почвы (плотность твердой фазы) ($\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$)
ε_a	—	пористость аэрации ($\text{м}^3 \cdot \text{м}^{-3}$)
C	—	концентрация CO_2 ($\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$)
D	—	коэффициент диффузии CO_2 ($\text{см}^2 \cdot \text{ч}^{-1}$, $\text{м}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$)
E_h	—	окислительно-восстановительный потенциал почвы
f	—	объемная скорость потока воздуха ($\text{л} \cdot \text{ч}^{-1}$)
h	—	глубина, мощность слоя почвы (см, м)
m	—	масса абсолютно сухой почвы (г)
M	—	молярная масса CO_2 ($44 \text{ г} \cdot \text{моль}^{-1}$)
NPP	—	чистая первичная продукция, $\text{т} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$
P	—	атмосферное давление (кПа)
Q	—	запасы вещества в компонентах экосистемы $\text{т} \cdot \text{га}^{-1}$
q	—	интенсивность эмиссии CO_2 ($\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$)
R	—	универсальная газовая постоянная ($8.31 \text{ Дж} \cdot (\text{моль} \cdot \text{К})^{-1}$)

- Resp* — гетеротрофное дыхание
S — площадь (м^2)
t — время (ч)
T — температура воздуха (К, $^{\circ}\text{C}$)
U — интенсивность выделения CO_2 почвенным образцом при инкубировании ($\text{мг CO}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$)
V — объем почвы, воздушного пространства инкубационного сосуда (м^3)
W — влажность почвы (%)
W_s — влажность насыщения почвы (%)

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Глава 1. Резервуары и динамика углерода в лесных экосистемах. Теоретические подходы	7
1.1. Динамика углерода в лесных экосистемах	7
1.2. Поступление и трансформация органического вещества	21
Глава 2. Объекты и методы.	36
2.1. Физико-географические условия районов исследования.	36
2.2. Погодные условия в период наблюдений	42
2.3. Объекты исследования	47
2.4. Методы исследования	59
2.5. Сравнения трех методов измерения эмиссии CO ₂	73
Глава 3. Почвенно-экологические условия ельников черничных	82
3.1. Физико-химические свойства	82
3.2. Водно-физические свойства	91
3.3. Температурный режим	95
Глава 4. Запасы и потоки углерода в ельниках на подзолистых почвах	99
4.1. Продуктивность ельников	99
4.2. Депо органического углерода в почве	115
4.3. Состав и динамика лесного опада	125
4.4. Разложение растительных остатков	132
Глава 5. Эмиссия CO ₂ с поверхности почвы и потоки его в почвенном профиле	149
5.1. Закономерности выделения CO ₂	149
5.2. Распределение и диффузия CO ₂ в почве	163
5.3. Потенциальное продуцирование CO ₂ почвой	177

Глава 6. Использование математических моделей при изучении динамики содержания органического углерода в подзолистой почве	183
6.1. Динамика содержания органического углерода	184
6.2. Минерализация органического вещества	199
6.3. Влияние органического углерода на гидрофизические свойства почвы	209
Глава 7. Бюджет углерода в ельниках	233
Заключение	240
Литература	242
Список условных сокращений и единицы измерения физических величин	267

К. С. Бобкова, **А. В. Машика**, А. В. Смагин

**ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ УГЛЕРОДА
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ
НА АВТОМОРФНЫХ ПОЧВАХ**

*Утверждено к печати
Федеральным государственным учреждением науки
Институтом биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН*

Редактор издательства *И. Л. Песенко*
Технический редактор *И. М. Кашеварова*
Компьютерная верстка *Т. Н. Поповой*

Подписано к печати 21.08.14. Формат 60 × 90 $\frac{1}{16}$.
Бумага офсетная. Гарнитура Таймс. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 17. Уч.-изд. л. 16.7. Тираж экз. Тип. зак. №

Санкт-Петербургская издательско-книготорговая фирма «Наука»
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1
E-mail: main@nauka.nw.ru

ISBN 978-5-02-038369-2



9 785020 138369 2

АДРЕСА МАГАЗИНОВ «АКАДЕМКНИГА»

Магазины с отделами «Книга—почтой»

- 119192 Москва, Мичуринский проспект, 12, корп. 1;
(код 495) 932-78-01
Сайт: <http://LitRAS.ru/>; e-mail: okb@LitRAS.ru
- 199034 Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1;
(код 812) 328-38-12; e-mail: naukaspb1@yandex.ru

Магазины «Академкнига» с указанием букинистических отделов

- 660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45;
(код 3912) 27-03-90; akademkniga@bk.ru
- 117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
(код 499) 124-55-00 (Бук. отдел)
- 119192 Москва, Мичуринский проспект, 12;
(код 495) 932-74-79 (Бук. отдел)
- 101000 Москва, Б. Спасоглинищевский пер., 8, строение 4;
(код 495) 624-72-19
- 142290 Пушкино Московской обл., МКР «В», 1;
(код 49677) 3-38-80
- 191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57;
(код 812) 273-13-98; academkniga.spb@bk.ru
(Бук. отдел)

Коммерческий отдел, г. Москва

Телефон для оптовых покупателей: (код 499) 143-84-24

Сайт: <http://LitRAS.ru/>

E-mail: info@LitRAS.ru

Отдел логистики, телефон: (код 495) 932-74-71

Факс: (код 499) 143-84-24