

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ ЛЕСА
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ
БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ
И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ

Чтения
памяти академика
В. Н. Сукачева

XV

УГЛЕРОД В БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Доклады
на XV ежегодных чтениях памяти
академика В. Н. Сукачева

Москва
1997

УГЛЕРОДНЫЙ БАЛАНС БИОГЕОЦЕНОЗОВ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ РОССИИ

Д. Г. ЗАМОЛОДЧИКОВ, Д. В. КАРЕЛИН,
А. И. ИВАЩЕНКО

ВВЕДЕНИЕ

Круговорот углерода является одним из наиболее существенных биогеохимических циклов как в локальном, так и в глобальном масштабе. В настоящее время проблемы, связанные с балансом данного элемента, стали предметом обсуждения не только научной, но и широкой общественности. Отмеченный интерес определяется возможной связью через парниковый эффект заметного повышения концентрации углекислого газа в атмосфере с глобальными изменениями климата.

В огромном массиве научной информации, накопленной по вопросам углеродного цикла, заметное место занимает гипотеза о положительной обратной связи между глобальным потеплением и изменением характера углеродного баланса тундровых биогеоценозов со стока на источник углерода для атмосферы [Billings et al., 1982]. Суть данной гипотезы состоит в том, что потепление и изменение климата Арктики в сторону сухости может привести к значительному ускорению процессов разложения (валового дыхания биогеоценоза) органического вещества, накопленного в почве тундровых биогеоценозов. Возможное увеличение первичной продукции не будет в состоянии компенсировать увеличение дыхания, в результате чего произойдет освобождение в атмосферу значительных количеств пассивного в настоящий момент углерода. Таким образом, имеет место положительная обратная связь, поскольку освобожденный углекислый газ вызовет дополнительный парниковый эффект и приведет к большему потеплению климата, что еще более стимулирует процесс потери углерода тундрами.

Современные детальные исследования круговорота углекислого газа, проведенные в арктических районах Аляски (США), показали, что тундры данного региона уже сейчас трансформировали свой ба-

ланс из стока в источник углерода [Oechel et al., 1993, 1995; Oechel, Vourlitis, 1994, 1995]. Очевидно, что указанные результаты очень важны для понимания возможных последствий глобальных изменений климата. Однако для распространения на циркумполярный масштаб необходимо их подтверждение в различных регионах, включая тундры России, составляющие около 32 % от мировых [Карелин и др., 1995].

По-видимому, единственным возможным методом эмпирического исследования современного характера углеродного баланса тундровых биогеоценозов являются полевые измерения потоков углекислого газа. Хотя значительная часть любых биогеоценологических оценок (запасов фитомассы, подстилки, органического вещества почвы, чистой первичной продукции и т. д.) напрямую связана с углеродным циклом, степень возможной точности указанных оценок (10^2 – 10^3 гС·м⁻²) не позволяет выявить изменения общего количества углерода в тундровом биогеоценозе (годовые величины порядка 1 – 10^2 гС·м⁻²). Поэтому настоящая работа основана преимущественно на данных прямых измерений газовых потоков.

Такие работы были осуществлены в различных регионах тундровой зоны России: на Кольском полуострове, севере Архангельской области и Республики Коми, на полуостровах Ямал и Таймыр, и Нижнеколымской низменности. Хотя диапазон регионов и охваченных типов тундр достаточно широк, во многих работах в зависимости от интересов исследователей сделан уклон в сторону одной из компонент углеродного цикла – продукционной [Политова, Лукьянова, 1991; Назаров и др., 1994] либо деструкционной [Паринкина, 1974; Стенина, 1976; Добринский и др., 1983; Зимов и др., 1991; Федоров-Давыдов, Гиличинский, 1993; Шмакова, 1994; Карелин и др., 1995; Федоров-Давыдов, 1995; Zimov et al., 1993; Samarkin et al., 1994]. Следует подчеркнуть, что адекватная оценка и понимание процессов взаимосвязи климата и углеродного баланса тундр возможны только на основе комплексного исследования всей системы, то есть в рамках разработанной академиком В. Н. Сукачевым [1942, 1960, 1964] концепции биогеоценоза. Биогеоценоз, отмечал В. Н. Сукачев [1964, с. 23], – "...это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая

свою специфику взаимодействия этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы..." В рамках цитированного определения мы будем говорить о валовой первичной продукции биогеоценоза (GPP), включающей валовую продукцию сосудистых растений, мхов, лишайников и водорослей, и валовом дыхании биогеоценоза (GR), включающем дыхание как перечисленных выше автотрофных организмов, так и гетеротрофных (бактерии, грибы, животные). Углеродный баланс биогеоценоза характеризует чистый углеродный поток (NF), представляющий собой сумму валовой первичной продукции и валового дыхания как разнонаправленных потоков. В настоящей работе мы использовали знак "-" для обозначения величин первичной продукции ("импорт" углерода из атмосферы в биогеоценоз) и знак "+" для величин дыхания ("экспорт" углерода из биогеоценоза), таким образом, выражение "положительный углеродный баланс" эквивалентно выражению "источник углерода", а "отрицательный баланс" – "сток углерода".

Перечисленные выше потоки не исчерпывают путей обмена углеродом биогеоценоза и окружающей среды. Можно отметить потерю органических веществ с поверхностным и грунтовым стоком, эмиссию углерода в виде метана, зоогенный перенос органического вещества за пределы биогеоценоза, депонирование органических веществ в вечной мерзлоте и так далее. Однако все эти потоки по абсолютным величинам на порядки меньше, чем валовые продукция и дыхание, хотя они и могут быть достаточно существенными при рассмотрении многолетней и вековой динамики углеродного цикла тундр.

При анализе особенностей углеродного обмена тундровых биогеоценозов мы опирались преимущественно на оригинальные данные, собранные в период 1993–1994 гг. на Западном Таймыре (оз. Ая-Турку, пос. Тарей, пос. Кресты) и 1995–1996 гг. в восточной части Большеземельской тундры (пос. Хальмер-Ю, ст. Тальник). Измерения углеродных потоков проводились камерным методом в различных типах тундровых биогеоценозов, точки полевых работ охватывали все подзоны тундровой зоны России. Краткие описания мест полевых работ и изложение методики представлены в соответствующих публикациях [Замолотчиков и др., 1995, 1996, 1997; Карелин и др., 1996], подробные описания природных условий и кли-

мата можно найти в материалах биогеоценологических исследований прошлых лет [Матвеева, 1971, 1977; Романова, 1971; Тихомиров, 1971; Ребристая, 1977; Матвеева, Заноха, 1986].

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА УГЛЕРОДНЫХ ПОТОКОВ

Как отмечалось выше, чистый поток углерода в биогеоценозе является суммой двух разнонаправленных потоков – валовой первичной продукции (GPP) и валового дыхания (GR). Если рассматривать конкретный биогеоценоз на небольших временных промежутках, то можно установить, что GPP преимущественно контролируется величиной фотосинтетически активной радиации (ФАР), в то время как дыхание биогеоценоза в основном определяется температурами воздуха и почвы. Температура воздуха влияет на дыхание надземной части биоценоза, в то время как температура почвы воздействует на дыхание подземной сферы, включающей корни сосудистых растений, ризосомных и гетеротрофных микроорганизмов (грибы и бактерии) и почвенных беспозвоночных. Приведенные рассуждения формируют основу для анализа суточной динамики углеродных потоков в различных типах тундровых биогеоценозов. Рассматриваемые ниже примеры суточной динамики потоков были получены в разгар вегетационного сезона (конец июля) для условий солнечных дней.

В условиях типичной тундры величины ФАР в течение круглых суток достаточно велики, что выражается в заметном уровне GPP для ночного периода (рис. 1). Так как GPP почти все время по модулю превышает величину дыхания, тундра круглые сутки выступает в качестве стока углерода. Дыхание достигает максимальных величин после полудня и более сильно коррелирует с температурой почвы (по сравнению с температурой воздуха).

В близких погодных и сезонных условиях арктическая тундра демонстрирует парадоксальный тип связи между первичной продукцией и величиной ФАР (рис. 2): после полудня GPP уменьшается вопреки увеличению уровня ФАР. Это уменьшение GPP можно связать с увеличением температуры воздуха, превысившим оптимальные температурные границы фотосинтеза растений, адаптированных к условиям высокой Арктики. Снижение GPP и обычное дневное увеличение валового дыхания приводят к тому, что тундра теря-

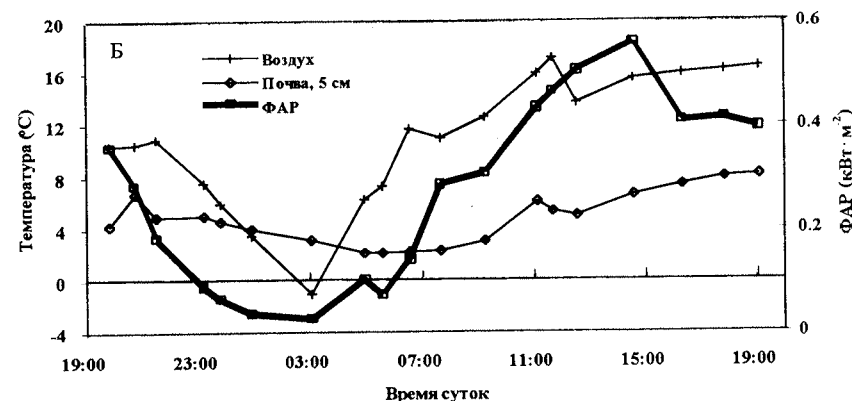
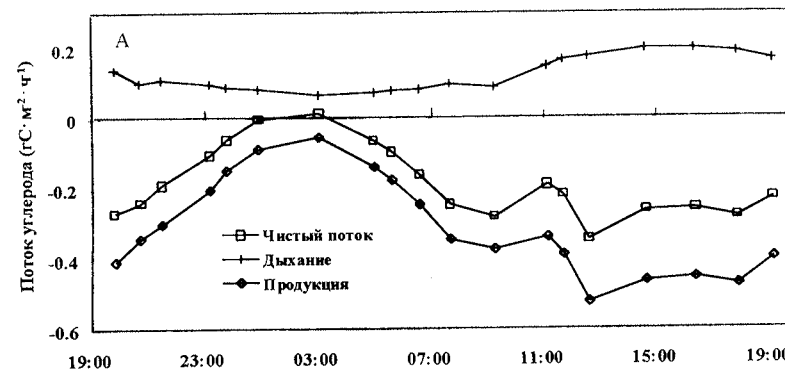


Рис. 1. Суточная динамика валового дыхания биогеоценоза, валовой первичной продукции и чистого потока углерода (А), фотосинтетически активной радиации, температур воздуха и почвы на глубине 5 см (Б) в полигональном болотном комплексе подзоны типичных тундр Таймыра 27 июля 1994 года

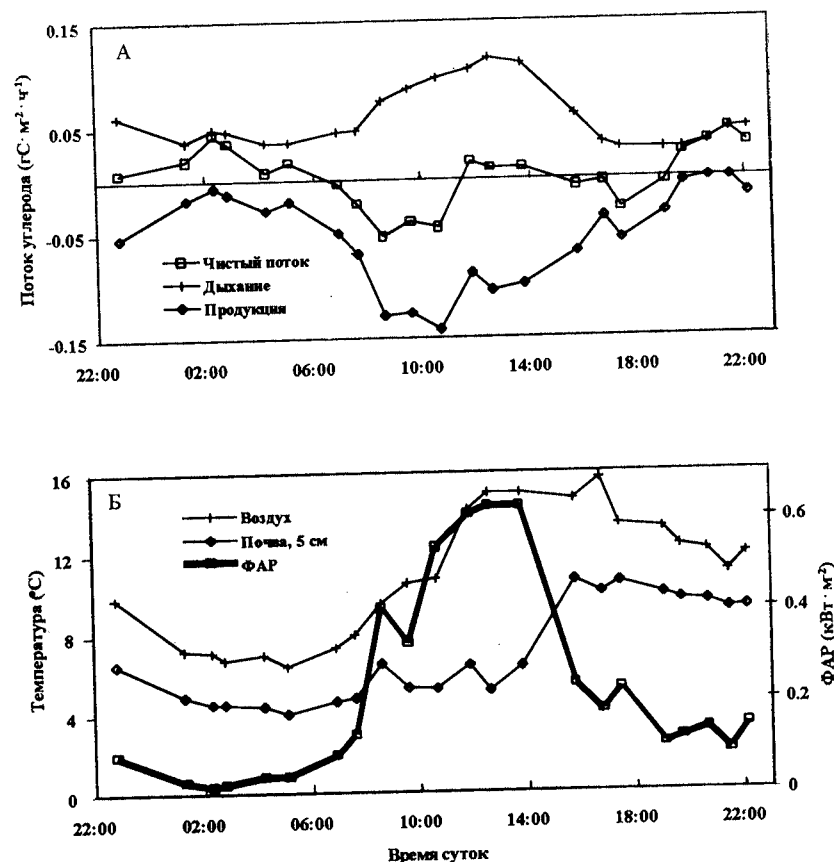


Рис. 2. Суточная динамика валового дыхания биогеоценоза, валовой первичной продукции и чистого потока углерода (А), фотосинтетически активной радиации, температур воздуха и почвы на глубине 5 см (Б) в пятнистой тундре подзоны арктических тундр Таймыра 29 июля 1994 года

ет углерод в течение значительной части дневного периода. Исключением является время около 18 часов, когда температура воздуха начинает уменьшаться, а величина ФАР еще достаточно высока, что приводит к вечернему пику GPP и краткому периоду стока углерода.

В биогеоценозах южных тундр величина GPP слабо контролируется температурой и поддерживается на постоянном уровне в течение всего светлого периода (рис. 3). В течение дня величина дыхания увеличивается вместе с температурой вплоть до превышения по модулю величины GPP. В данном типе тундры изменение характера углеродного баланса с отрицательного (сток) на положительный (источник) происходит приблизительно при 22°C , в то время как в рассмотренной выше арктической тундре при 14°C .

Статистический анализ приведенных выше данных показывает, что температура почвы играет большую, по сравнению с температурой воздуха, роль в определении величины валового дыхания. Влияние температуры воздуха на валовую продукцию более значимо в арктической и типичной тундре, чем в южной тундре, что обусловлено более низкими температурными оптимумами фотосинтеза у растений более высоких широт.

Следует отметить, что, как правило, в разгар вегетации температура воздуха в тундрах не достигает столь высоких величин, какие приведены на рис. 2 и 3. Более характерным примером для суточной динамики углеродных потоков тундр в период разгара вегетации является рис. 1, когда тундра функционирует как сток углерода.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА УГЛЕРОДНЫХ ПОТОКОВ

Достаточно длинные сезонные серии измерений были получены нами для мелкобугорковой тундры и полигонального комплекса в подзоне типичных тундр (Таймыр, Тарей) в 1994 г. Измерения были начаты в конце июля и закончены в середине сентября. Анализ суточных погодных данных показывает, что сезонная динамика температуры была сходна как для июня 1993 г., так и июня 1994 г. Поэтому мы использовали результаты от начала июля 1993 года вместе с сериями 1994 года для реконструкции сезонной динамики углеродных потоков.

В мелкобугорковой тундре (рис. 4) чистый поток положителен в начале вегетационного сезона, отрицателен в его середине и снова

положителен в конце. Сходный тип сезонной динамики чистого потока был получен американскими учеными для кочкарных и влажных осоковых тундр Аляски [Oechel et al., 1993, 1995]. Можно отметить, что последние две точки измерений (7 и 14 сентября) скорее являются характеристиками углеродных потоков холодного периода. Величина валового дыхания порядка $0,5 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ соответствует уровню эмиссии CO_2 , отмеченному для кочкарных тундр Аляски в октябре–ноябре [Oechel et al., 1997]. Тем не менее, некоторые растения сохраняют способность к фотосинтезу, что выражается в величине валовой первичной продукции около $-0,2 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Сезонная динамика потоков CO_2 для полигонального комплекса сходна с таковой в мелкобугорковой тундре, однако в этом биогеоценозе отмечена большая интенсивность стока углерода в период разгара вегетации. Так как измерения в данном типе тундры начались несколько позже, мы не зарегистрировали положительного чистого потока для начала вегетационного сезона. Осеннее изменение характера углеродного баланса произошло около 20 августа, то есть позже, чем для мелкобугорковой тундры (13 августа). Уровень дыхания для 10 сентября ($0,8 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) был несколько выше по сравнению с мелкобугорковой тундрой в тот же период.

Динамика углеродных потоков (дыхания и валовой продукции) в обоих биогеоценозах сильно коррелирует с ФАР, температурой и динамикой фитомассы. Многофакторный регрессионный анализ величин суточных потоков по пробным площадям показал, что набор предикторов, включающий ФАР, температуру воздуха, массу листы сосудистых растений и величину глубины оттаивания, объясняет более 90 % дисперсии зависимых переменных. Полученные регрессионные уравнения были использованы для имитации сезонной динамики углеродных потоков с шагом в одни сутки [Замолотчиков и др., 1997]. В результате имитации удалось оценить сезонные (июнь–октябрь) углеродные потоки для отдельных биогеоценозов и ландшафта типичной тундры в целом. Валовое дыхание типичной тундры было оценено в +145, первичная продукция в -149 и чистый поток в -4 $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2}$ для климатических условий 1994 г. Иными словами, в указанном году на ландшафтном уровне типичная субарктическая тундра функционировала как слабый сток углерода, что на уровне составляющих потоков можно характеризовать как состояние, близкое к равновесию.

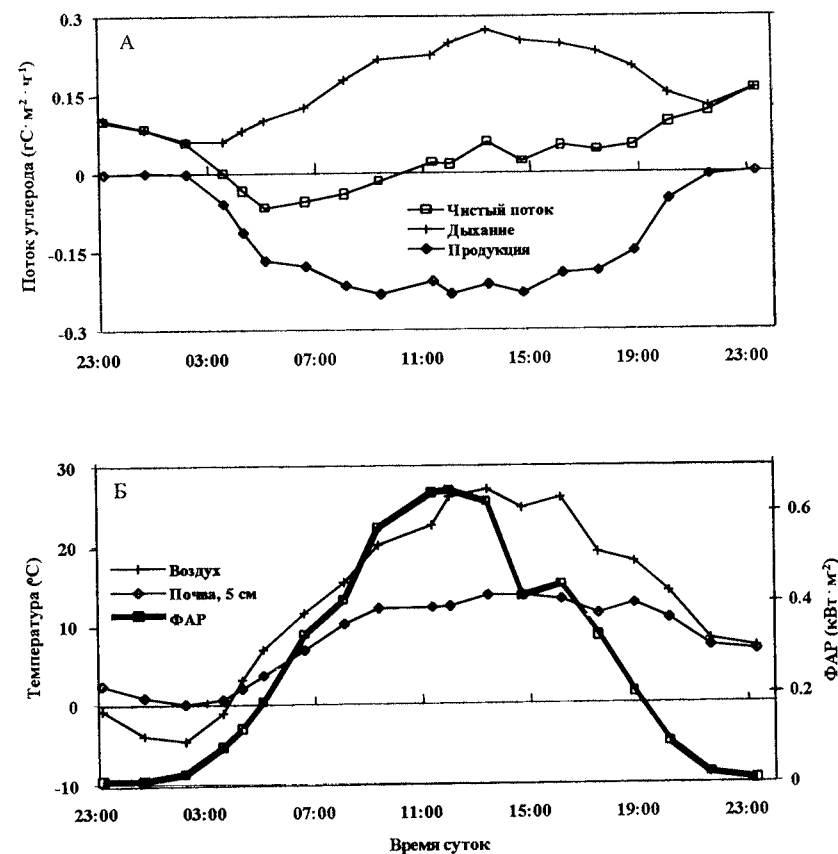


Рис. 3. Суточная динамика валового дыхания биогеоценоза, валовой первичной продукции и чистого потока углерода (А), фотосинтетически активной радиации, температур воздуха и почвы на глубине 5 см (Б) в кустарниковой южной тундре 21 июля 1995 года (окрестности Хальмер-Ю)

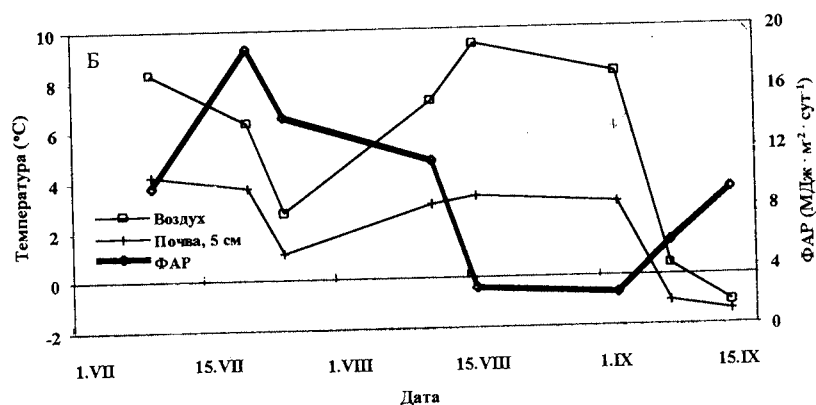
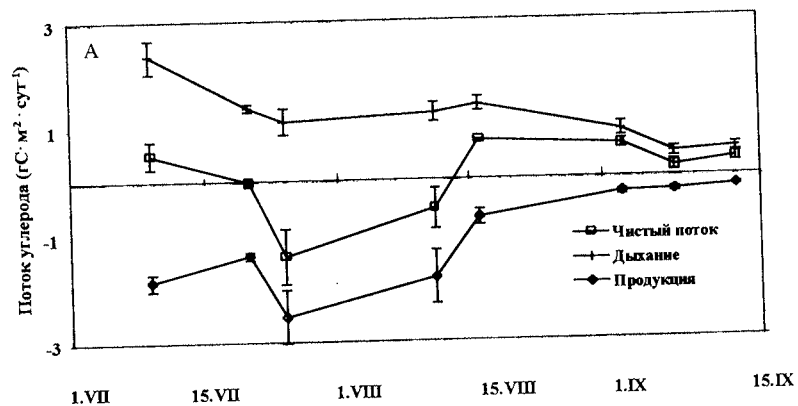


Рис. 4. Сезонная динамика валового дыхания биогеоценоза, валовой первичной продукции и чистого потока углерода (А), фотосинтетически активной радиации, температур воздуха и почвы на глубине 5 см (Б) в мелкобугорковой тундре подзоны типичных тундр Таймыра. Первые две точки получены в 1993 году, остальные – в 1994 году

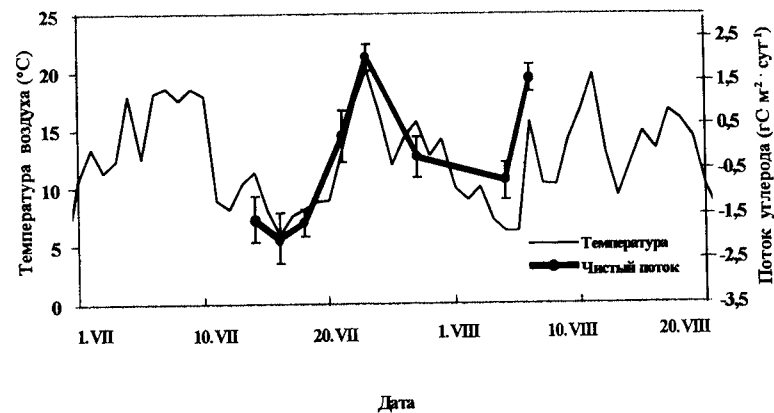


Рис. 5. Динамика чистого потока углерода и среднесуточной температуры воздуха в кустарниковой южной тундре окрестностей пос. Хальмер-Ю летом 1995 года

Период измерений в южной тундре в окрестностях пос. Хальмер-Ю (13 июля – 5 августа) был непродолжительным, однако погодные условия за это время были очень вариабельными. Среднесуточная температура воздуха изменялась от 6 до 22°C, что привело к вариациям чистого потока от -2,0 до +2,0 гC·м⁻²·сут⁻¹ (рис. 5). Температура воздуха (ТА, °C) в данном случае оказалась хорошим предиктором чистого потока (NF, гC·м⁻²·сут⁻¹):

$$NF = -3,37 + 0,254 \cdot TA; \quad N=8; \quad R^2=0,738; \quad P=0,006.$$

Следует отметить, что вариации чистого потока определялись в первую очередь изменениями валового дыхания биогеоценоза (GR, гC·м⁻²·сут⁻¹), в то время как связь валовой первичной продукции с температурой отсутствовала (GPP, гC·м⁻²·сут⁻¹):

$$GR = 0,244 + 0,317 \cdot TA; \quad N=8; \quad R^2=0,927; \quad P<0,001;$$

$$GPP = -3,16 - 0,063 \cdot TA; \quad N=8; \quad R^2=0,104; \quad P=0,437.$$

Хотя в период сильного повышения температуры воздуха южная тундра и являлась источником углерода, в целом за период измерений все же преобладали отрицательные значения чистого потока (сток углерода). Суммарный чистый поток за период с 13 июля по

5 августа составил $-6,3 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ при $-95,7 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ валовой первичной продукции и $89,4 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ валового дыхания.

ШИРОТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ УГЛЕРОДНЫХ ПАРАМЕТРОВ ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Различные типы тундровых биогеоценозов в пяти географических точках были исследованы в 1993–1996 гг. (табл. 1). Точки полевых исследований охватили все подзоны тундр (арктическую, типичную, южную) и составили представительную меридиональную трансекту (приблизительно от 67°N до 74°N). Наивысшие средние величины продукции и дыхания были отмечены для северо-европейских южно-тундровых биогеоценозов (около $4 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$), наименьшие – в арктической тундре севера Таймыра (около $0,3\text{--}0,4 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$). Одной из причин столь низких величин углеродного обмена в арктической тундре является практическое отсутствие продукции и дыхания на пятнах голого грунта (измеренные величины составляли от $0,01$ до $0,05 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$), в то время как сами пятна покрывали около 50 % от площади пятнистой арктической тундры.

Средние величины чистого потока в изученных биогеоценозах варьировали от $-1,3$ до $0,6 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (табл. 1).

Почти в каждой из географических точек одни биогеоценозы имели в основном отрицательный баланс углерода, а другие – положительный. Наличие кочкарных или бугорковатых форм микро-рельефа, как правило, связано с положительными величинами чистого потока (кочкарная арктическая тундра, мелкобугорковая типичная тундра, кочкарная южная тундра, бугорковая мохово-лишайниковая южная тундра), в то время как переувлажненные биогеоценозы демонстрируют наибольшие величины стока углерода (полигональный болотный комплекс в типичной тундре, осоковое болото в южной тундре). Очевидно, что для оценки углеродных параметров тундровых ландшафтов необходим учет пространственной представленности биогеоценозов в данном типе ландшафта [Замолотчиков и др., 1997].

Чтобы выявить широтный характер вариативности углеродных потоков, мы усреднили данные по всем измеренным пробным пло-

Таблица 1

Суточные величины валовой первичной продукции (GPP), валового дыхания (GR) и чистого потока углерода (NF) в различных типах тундровых биогеоценозов Западного Таймыра и Большеземельской тундры в 1993–1996 гг.

Местоположение	Подзона	Тип тундры	Период измерений	Потоки углерода, $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$			
				GPP средн.	GR средн.	NF мин.	NF макс.
оз. Ая-Турку $73^\circ 56' \text{N}$, $91^\circ 54' \text{E}$ Там же	Арктическая То же	Пятнистая Кочкарная	29. VII–29. VIII 20. VIII–26. VIII	-0,315 -0,453	0,394 1,053	-0,024 0,584	0,212 0,615
пос. Тарей $73^\circ 15' \text{N}$, $90^\circ 36' \text{E}$ Там же	Типичная То же	Мелко-бугорковая Полигональный комплекс	10. VII–14. IX 23. VII–11. IX	-1,120 -2,268	1,188 1,888	-1,391 -2,583	0,733 0,906
пос. Кресты $70^\circ 51' \text{N}$, $89^\circ 54' \text{E}$ Там же	Южная То же	Кочкарная Бугристое болото	14. VII–5. VII 6. VIII	-1,906 -3,393	2,081 2,088	0,175 -1,305	0,287 -
пос. Хальмер-Ю $67^\circ 57' \text{N}$, $64^\circ 40' \text{E}$	Южная	Моховая	14. VII–5. VIII	-4,368	4,057	-0,310	2,017
ст. Тальник $67^\circ 20' \text{N}$, $63^\circ 44' \text{E}$ Там же	Южная	Мохово-лишайниковая	17. VI–3. VIII	-2,332	2,630	0,298	0,927
Там же	То же.	Моховая	17. VI–3. VIII	-4,229	3,739	-0,490	1,306
Там же	То же	Осоковое болото	19. VI–1. VIII	-2,967	2,115	-0,852	0,326

шадям в пределах каждой географической точки для июля–августа, то есть максимума вегетации (рис. 6). Можно отметить значимый тренд к уменьшению абсолютных величин продукции и дыхания с увеличением широты. Вместе с тем имеется небольшая инверсия тренда при переходе от 67-й к 68-й параллели. Величины потоков углерода в южных тундрах Таймыра оказываются намного ближе к типичным тундрам Таймыра, чем к южным тундрам европейской части России. Чистый поток углерода не имеет выраженного тренда, величина его отрицательна и достаточно близка в южных и типичных тундрах, а положительна только в подзоне арктических тундр.

Отмеченные тренды в величинах углеродных потоков объясняются широтными изменениями фитомассы и погодными условиями, преобладавшими за время измерений (рис. 6). Масса листвы и древесных частей сосудистых растений имеет отчетливую тенденцию к снижению с увеличением широты, за исключением перехода от 67-й к 68-й параллели. Данная инверсия объясняется тем, что на 68-й параллели измерения проводились только в моховой кустарниковой тундре, в то время как на 67-й параллели еще и в мохово-лишайниковой кустарниково-кустарничковой тундре и осоковом болоте, имеющих меньшие значения фитомассы сосудистых растений, особенно ее древесной фракции. Масса мхов и лишайников также несколько снижается от юга к северу.

Как и следовало ожидать, температуры воздуха и почвы уменьшаются с увеличением широты. Однако можно отметить инверсию тренда при переходе от южных тундр Таймыра к типичным тундрам. Существенно большей (по сравнению с южными тундрами Таймыра) была и величина ФАР при измерениях в типичной тундре. По-видимому, специфика погодных условий при измерениях в южных тундрах Таймыра привела к некоторому занижению оценок углеродных потоков по сравнению с реальными величинами.

Таким образом, абсолютные величины валовой продукции и дыхания демонстрируют очевидную тенденцию к уменьшению от $4 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ для 67°N к $0,4 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ для 74°N , т. е. на $0,5 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ на каждый градус к северу. Средняя для всех изученных биогеоценозов величина валового дыхания составила $2,12 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, продукции $2,26 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, что выразилось в средней величине чистого потока $-0,15 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Для 85...100 дней вегетационного сезона средний чистый поток тундрового био-

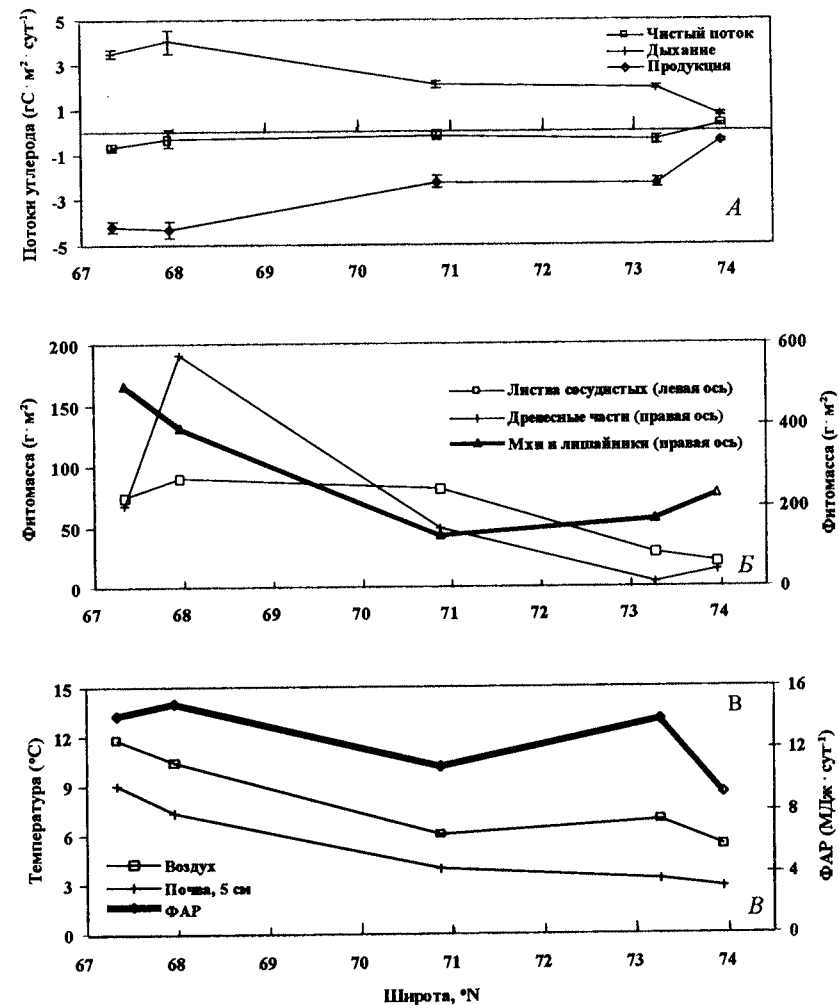


Рис. 6. Широтная изменчивость валового дыхания биогеоценоза, валовой первичной продукции и чистого потока углерода (А), надземных фракций фитомассы (Б), фотосинтетически активной радиации, температур воздуха и почвы на глубине 5 см (В) в тундрах России

геоценоза составит около $-15 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$. Можно сделать вывод, что в вегетационный период исследованные регионы функционировали в среднем как слабый сток углерода. Следует отметить, что приведенные оценки не включают эмиссию CO_2 за холодный период, которая может определять годовой характер углеродного баланса тундр [Зимов и др., 1991; Федоров-Давыдов, Гиличинский, 1993; Oechel et al., 1997]. Величины зимней эмиссии, приводимые в указанных работах, варьировали за редким исключением от 10 до $45 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$, составляя в среднем около $20 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$. Таким образом, средний годовой баланс углерода для исследованных нами тундровых биогеоценозов оказывается близким к нулевому.

ИЗМЕНЕНИЯ УГЛЕРОДНОГО БАЛАНСА ТУНДР НА ФОНЕ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА

Величины углеродных потоков отличаются значительной временной вариабельностью, определяемой как сезонными изменениями (рис. 4), так и погодными вариациями (рис. 5). Это в значительной степени затрудняет сравнение данных, полученных в разных регионах различными авторами. Наиболее корректным является сравнение суммарных величин потоков за определенный период, например, за вегетационный сезон или за год. Однако такая информация наименее доступна, поскольку для ее получения требуется проведение достаточно продолжительных стационарных работ или применение различных методов моделирования. В табл. 2 приведены доступные литературные сведения и оригинальные оценки суммарных величин потоков. Для тундровых биогеоценозов в окрестностях озера Ахмелло суммарные величины были рассчитаны нами на основании исходной информации по сезонной динамике суточных углеродных потоков [Федоров-Давыдов, Гиличинский, 1993]. Информация по Западному Таймыру представляет собой результаты имитационного моделирования сезонной динамики потоков с шагом в одни сутки [Замолотчиков и др., 1997].

Таблица 2

Суммарные сезонные и годовые величины углеродных потоков в различных типах тундровых биогеоценозов

Местоположение	Точка	Тип тундры	Период	Потоки углерода за период, гС·м ⁻² ·период ⁻¹			Источник
				GPP	GR	NF	
Кольмская низменность	Пос. Черский	Листоветочная лесотундра	IX-V	-	-	150-200	Зимов и др., 1991
	Там же	То же	VI-VIII	-	-	280	То же
	Там же	То же	I-XII	-	-	350-500	То же
Кольмская низменность	Озеро Ахмелло	Сабельничково-осоковое болото	I-XII	-	290	-	Федоров-Давыдов, Гиличинский, 1993
	Там же	Шикшесвая	I-XII	-	320	-	То же
	Там же	Бруснично-петрицевая	X-II	-	46	-	То же
Хибины	Отрог Ловчорр	Горная Вороничная	VI-VIII	от -49 до -144	-	-	Политова, Лукьянова, 1991
	Там же	То же	VI-VIII	-	70-155*	-	Шмакова, 1994
Западный Таймыр	Пос. Тарся	Мелко-бугорковая	VI-IX	-119	143	24	Замолотчиков и др., 1997
	Там же	Полигональный комплекс	VI-IX	-175	160	-17	То же
Большеземельская тундра	Ст. Тальник	Мохово-лишайниковая	VI-VII	-118	132	14	Настоящая работа
	Там же	Моховая	VI-VII	-218	188	-30	То же
	Там же	Осоковое болото	VI-VII	-139	96	-43	То же

* Только для подземной сферы (дыхание почвы)

Данные табл. 2 позволяют сделать вывод, что величины валовой первичной продукции и валового дыхания в тундровых биогеоценозах достаточно близки и изменяются в зависимости от географического положения и типа биогеоценоза от 100 до 300 гС·м⁻². Величины чистого потока могут иметь как положительные (источник углерода), так и отрицательные значения, однако находятся в пределах нескольких десятков гС·м⁻². Таким образом, возможно сделать вывод о близком к нулевому годовом углеродном балансе тундр большинства регионов Российской Арктики. Особняком стоят данные С.А. Зимова с соавторами [1991] (табл. 2), которые свидетельствуют, что листовенничная лесотундра является сильным источником углерода с уровнем годовых потерь 350–500 гС·м⁻², из них 150–200 гС·м⁻² являются эмиссией холодного периода и около 300 гС·м⁻² теряется за теплый период. Столь высокие положительные значения чистого потока могут объясняться целым рядом причин, среди которых специфика погодных условий лет измерений, особенности почв и местоположения исследуемого биогеоценоза, а также отмечаемая авторами недооценка продукции древесного и крупнокустарникового ярусов [Зимов и др., 1991].

Сделанное заключение о близком к нулевому современном характере углеродного баланса тундр ряда регионов Российской Арктики не согласуется с информацией по Аляске, явно показывающей изменение характера баланса со стока в источник на фоне очевидного повышения температуры [Oechel et al., 1993, 1995; Oechel, Vourlitis, 1994, 1995]. Одной из возможных причин указанных расхождений является различное проявление климатических изменений в разных регионах земного шара. Так, исследования динамики климата Таймыра [Зукерт, Замолотчиков, 1997] показали, что средние температуры теплого периода (рис. 7) и года, так же как и сезонные и годовые суммы осадков, не имеют значимых трендов за последние три десятилетия и с начала 30-х годов. Такая ситуация сильно отличается от климатических условий на Аляске [Oechel et al., 1993] и приводит к наблюдаемым различиям в современном характере углеродного цикла.

В то же время характер реакции тундр на потепление, по-видимому, сходен для всех арктических биогеоценозов. Крайне выразительны в этом отношении данные, полученные для южных тундр (пос. Хальмер-Ю) в 1995 году (рис. 5). Высокие температур-

ные вариации (15°C в размахе) привели к кратковременным изменениям характера углеродного баланса со стока в источник углерода. Таким образом, в некоторых условиях увеличение температуры может непосредственно определять изменения характера баланса. Конверсия характера углеродного баланса под действием повышенных температур отмечалась также для арктических растений [Nazarov, Sivkov, 1995].

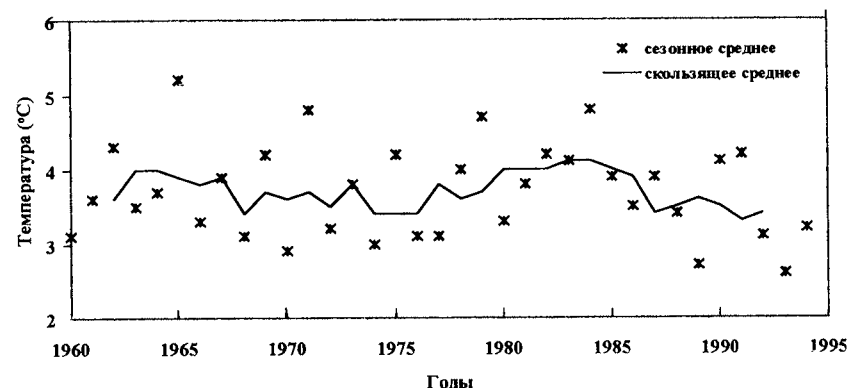


Рис. 7. Динамика средней температуры воздуха за вегетационный сезон на полуострове Таймыр

Известно, что в процессе климатических изменений должна увеличиваться дисперсия погодных условий. Поэтому краткие температурные пики могут привести к такому выделению CO₂, которое уже не будет компенсировано в дни с холодной погодой. Процесс же приспособления растительности к повышенным температурам может прерываться периодами с минимальной температурой. Если амплитуда температурных изменений увеличится одинаково как в область низких, так и высоких значений, среднемесячные, среднесезонные и среднегодовые температуры не будут проявлять выраженных многолетних трендов. В такой ситуации влияние максимальных температурных значений на углеродный баланс тундр может быть выявлено только на основе анализа суточных величин.

Показателен и компьютерный эксперимент с моделью, имитирующей сезонную динамику углеродных потоков в различных био-

геоценозах типичной тундры Таймыра [Замолодчиков и др., 1997]. В этом эксперименте исходные значения температуры изменяли в сторону повышения. Результаты показали, что рост среднесуточной температуры воздуха в период вегетации на 1 °С ведет к отклонению углеродного баланса в положительную область приблизительно на 20 гС·м⁻². Следовательно, системный анализ информации по типичным тундрам Таймыра позволяет подтвердить тезис о превращении тундр в источник углерода в результате потепления климата.

В настоящей работе мы в первую очередь обращали внимание на роль температурных изменений в определении характера углеродного баланса тундровых биогеоценозов. Однако глобальные изменения не исчерпываются потеплением. Они выразятся в изменениях количества осадков, гидрологического режима почв, облачности, величин ФАР, глубин летнего оттаивания и сроков зимнего промерзания активного почвенного слоя и т. д. Перечисленные проявления глобальных изменений либо способствуют сдвигу баланса тундр в сторону источника (как, например, уменьшение влажности почвы или увеличение глубины оттаивания), либо не способны компенсировать прямое воздействие повышенных температур (как, например, высокие значения ФАР в теплые солнечные дни).

Таким образом, можно с достаточной уверенностью заключить, что перестройка функционирования тундровых биогеоценозов в процессе климатических изменений будет происходить с потерей определенной части органического углерода. В одних регионах этот процесс уже начался, в других – практически не заметен. Указанный тип реакции тундровых биогеоценозов не может не привести к усилению парникового эффекта. Вместе с тем следует отметить, что процесс потери углерода тундрами должен иметь определенные пределы. После определенного периода функционирования тундр в качестве источника углерода наступит период стабилизации, а затем, вероятно, период устойчивого стока углерода. С нашей точки зрения, оценка возможных пределов потерь углерода тундрами, а также прогноз продолжительности их функционирования в различных углеродных режимах являются одними из основных задач будущих исследований взаимоотношений глобальных изменений и углеродного баланса тундровых биогеоценозов.

Работа выполнена при поддержке проекта 4.3.3. "Изучение тундровых экосистем", ГНТП "Глобальные изменения природной среды и

климата" Миннауки России. Финансирование экспедиционных работ на полуострове Таймыр осуществлялось Государственным департаментом США и Международным научным фондом (гранты R7 и MSG000).

ЛИТЕРАТУРА

Добринский Л. Н., Давыдов В. А., Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М. Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. – М.: Наука. 1983. 160 с.

Замолодчиков Д. Г., Гильманов Т. Г., Карелин Д. В., Иващенко А. И., Зеленев В. В., Паников Н. С. Углеродный баланс тундровых экосистем Западного Таймыра // Эволюционные геокриологические процессы в Арктических регионах и проблемы глобальных изменений природной среды и климата на территории криолитозоны. – Пушино: ПНЦ РАН. 1995. С. 83–84.

Замолодчиков Д. Г., Карелин Д. В., Иващенко А. И. Обратимый сдвиг углеродного баланса южных тундр в сторону эмиссии CO₂ при краткосрочном повышении суточной температуры // Фундаментальные исследования криосферы земли в Арктике и Субарктике (итоги и перспективы). Пушино: ПНЦ РАН. 1996. С. 148–151.

Замолодчиков Д. Г., Карелин Д. В., Иващенко А. И. Углеродный баланс типичных тундр Таймыра: моделирование на геоинформационной основе // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. N 2. С. 15–34.

Зукерт Н. В., Замолодчиков Д. Г. Изменения температуры воздуха и осадков в тундровой зоне на севере России // Метеорология и гидрология. 1997. N 8 (в печати).

Зимов С. А., Давыдов С. П., Просянников С. Ф., Ворopaев Ю. В., Семилетов И. П. Почвы Севера – генератор углекислоты // Вестник АН СССР. 1991. N 8. С. 71–83.

Карелин Д. В., Замолодчиков Д. Г., Гильманов Т. Г. Запасы и продукция углерода в фитомассе тундровых и лесотундровых экосистем России // Лесоведение. 1995. N 5. С. 29–36.

Карелин Д. В., Иващенко А. И., Замолодчиков Д. Г. Геоинформационный подход в изучении сезонной динамики надземной фитомассы арктических экосистем: мода или необходимость? // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. N 5. С. 608–627.

Матвеева Н. В. Динамика оттаивания мерзлоты в тундрах Западного Таймыра // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. – Л.: Наука. 1971. С. 45–56.

Матвеева Н. В. Растительность окрестностей Таймырского биологического стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. – Л.: Наука. 1977. С. 72–113.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Растительность южных тундр на Западном Таймыре // Южные тундры Таймыра. – Л.: Наука. 1986. С. 5–67.

Назаров С. К., Сивков М. Д., Некучаева Е. В. Некоторые эколого-физиологические аспекты фотосинтеза арктических растений // Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере. – Сыктывкар. Ин-т биол. Коми НЦ УрО РАН. 1994. С. 121–136.

Паринкина О. М. Соотношение динамики численности и биомассы бактерий с дыханием почвы в зоне тундры // Динамика микробиологических процессов в почве. – Таллинн. 1974. Ч. 1. С. 104–108.

Политова Н. Ю., Лукьянова Л. М. CO₂-газообмен и продуктивность сообществ горной тундры Хибин // Плодородие почв и продуктивность фитоценозов. – Апатиты: КНЦ АН СССР. 1991. С. 72–85.

Ребристая О. В. Растительность Востока Большеземельской тундры. – Л.: Наука. 1977. 334 с.

Романова Е. Н. Микроклимат тундр в районе Таймырского стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. – Л.: Наука. 1971. С. 35–44.

Стенина Т. А. Выделение углекислоты с поверхности тундровых почв // Генетические особенности и плодородие таежных и тундровых почв. – Сыктывкар: Ин-т биол. Коми НЦ УрО РАН. 1976. С. 34–41.

Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. N 1/2. С. 5–17.

Сукачев В. Н. Соотношение понятий биогеоценоз, экосистема и фация // Почвоведение. 1960. № 6. С. 1–10.

Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука. 1964. С. 5–49.

Тихомиров Б. А. Основные проблемы и задачи биогеоценологического изучения тундры // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. – Л.: Наука. 1971. С. 7–16.

Федоров-Давыдов Д. Г., Гиличинский Д. А. Особенности динамики выделения CO₂ из мерзлотных почв // Дыхание почвы. – Пуццо: ПНЦ РАН. 1993. С. 76–100.

Федоров-Давыдов Д. Г. Эмиссия углекислого газа из тундровых почв и биоценозов Колымской низменности // Эволюционные геокриологические процессы в Арктических регионах и проблемы глобальных изменений природной среды и климата на территории криолитозоны. Тезисы докладов годичного собрания. Пуццо: ПНЦ РАН. 1995. С. 95.

Шмакова Н. Ю. Дыхательный газообмен подземной сферы тундровых растительных сообществ как элемент продукционного процесса // Почвообразование и фотосинтез растений в Кольской Субарктике. – Апатиты. КНЦ АН СССР. 1994. С. 78–88.

Billings W. D., Luken J. O., Mortensen D. A., Peterson K. M. Arctic tundra: a source or sink for atmospheric carbon dioxide in a changing environment? // Oecologia. 1982. V. 53. N 1. P. 7–11.

Nazarov S. K., Sivkov M. D. Effect of climatic warming on carbon balance and geographical distribution of some tundra plants // Global change and Arctic terrestrial ecosystems. Brussels, Luxembourg: ECSC–EC–EAEC. 1995. P. 221–226.

Oechel W. C., Hastings S. J., Jenkins M., Riechers G., Grulke N., Vourlitis G. Recent change of arctic tundra ecosystems from a carbon sink to a source // Nature. 1993. V. 361. P. 520–523.

Oechel W. C., Vourlitis G. L. The effects of climate change on arctic tundra ecosystems // Trends in Ecology and Evolution. 1994. V. 9. P. 324–329.

Oechel W. C., Vourlitis G. L. Effects of Global Change on Carbon Storage in Cold Soils // Soils and Global Change. – London. Lewis Publishers. 1995. P. 117–129.

Oechel W. C., Vourlitis G. L., Hastings S. J., Bochkarev S. A. Change in arctic CO₂ flux over two decades: effects of climate change at Barrow, Alaska // Ecol. Applications. 1995. V. 5(3). P. 846–855.

Oechel W. C., Vourlitis G. L., Hastings S. J. Cold-season CO₂ emission from arctic soils // Global Biogeochemical Cycles. 1997. (In press).

Samarkin V. A., Fedorov-Davydov D. G., Vecherskaya N. S., Rivkina E. M. CO₂ and CH₄ emissions on cryosols and subsoil permafrost and possible global climate changes // Soil Processes and Greenhouse Effect, Eds. John N. Kimble et al. USDA Soil Conservation Service. National Soil Survey Centre. Lincoln. NE. 1994. P. 55–71.

Zimov S. A., Zimova G. M., Davidov S. P., Voropaev Y. V., Voropaeva Z. V., Prosiannikov O. V., Semiletov I. V., Prosiannikova I. P. Winter biotic activity and production of CO₂ in Siberian soils: A factor of greenhouse effect // Journal of Geophysical research. 1993. V. 98. P. 5017–5023.

ДЕПОНИРОВАНИЕ УГЛЕРОДА В ЛЕСАХ РОССИИ

А. С. ИСАЕВ, Г. Н. КОРОВИН

В целях реализации положений Конвенции об изменении климата, принятой на Конференции ООН по окружающей среде и развитию в Рио-де-Жанейро (1992), определен лесной потенциал России в уменьшении количества парниковых газов путем расширения массовых посадок леса, омоложения перестойных насаждений, улучшения их породного состава и повышения продуктивности.

В работе представлена характеристика лесного фонда и распределение лесной площади России по лесорастительным зонам. Определен запас и годичное депонирование углерода в лесной растительности. для основных лесообразующих пород, влияние на газовый состав атмосферы лесных пожаров. Выявлены возможности увеличения объемов депонирования углерода лесными экосистемами.

УДК 630* 453

CARBON BUDGET OF RUSSIAN FORESTS

A. S. ISAEV, G. N. KOROVIN

In this paper the potential of Russian forests in decreasing of rates of greenhouse gases was estimated.

The paper represents characteristics on Russian forest stock and distribution of different forest types. The total carbon (C) and annual C storage in living forest phytomass as well as the impact of forest fires on air gas composition was determined. The possibilities of increasing C storage by extending of forest plantation, rejuvenation overmature stands, improving forest species composition and increasing forest stand productivity were indicated.

УГЛЕРОДНЫЙ БАЛАНС БИОГЕОЦЕНОЗОВ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ РОССИИ

Д. Г. ЗАМОЛОДЧИКОВ, Д. В. КАРЕЛИН, А. И. ИВАЩЕНКО

Приведены результаты полевых измерений потоков углекислого газа в различных типах биогеоценозов тундр Центральной Сибири и Европейской части России. Рассмотрен характер суточной динамики углеродных потоков. Осуществлен анализ влияния погодных факторов на биогенный обмен углерода в тундрах, отмечены быстрые обратимые изменения характера углеродного баланса тундр при резких изменениях окружающих температур. Рассмотрена сезонная динамика углеродных потоков, оценены интегральные сезонные величины углеродных потоков для ряда тундровых биогеоценозов. Показаны широтные тренды величин углеродных потоков в тундрах. Проведено обобщение и анализ результатов современных измерений потоков углекислого газа в различных регионах тундровой зоны России. Большое внимание уделено обсуждению характера взаимосвязи углеродного баланса тундр и процессов глобальных климатических изменений на основе выявленных закономерностей.

УДК 574.4(470.1+571)

CARBON BALANCE OF ECOSYSTEMS AT RUSSIAN TUNDRA ZONE

D. G. ZAMOLODCHIKOV, D. V. KARELIN, A. I. IVASCHENKO

The results of carbon dioxide fluxes measurements in different tundra ecosystems at Central Siberia and European part of Russia are described. Patterns of diurnal dynamics of the carbon fluxes are examined. An analyses of weather influence on the biogenic carbon exchange in tundras is made, rapid reversible changes of carbon balance pattern under ambient temperature alterations are found. The seasonal dynamics of carbon balance is described, seasonal values of fluxes are estimated. Latitudinal trends of the carbon exchange parameters are exposed. The data are compared with an available recent literature information for different regions of Russian tundra zone. An big attention is paid on the discussion of relations of tundra carbon balance and global climate changes on the base of found results.