

Сезонные изменения концентрации и нетто-обмена CO₂ в экосистеме ельника среднетаёжной подзоны

© 2022. С. В. Загирова, д. б. н., с. н. с., О. А. Михайлов, к. б. н., н. с.,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: zagirova@ib.komisc.ru

Проведены измерения концентрации CO₂ в атмосферном воздухе и потоков CO₂ над лесным пологом для количественной оценки экосистемного нетто-обмена (*NEE*) в еловом насаждении в период вегетации 2017 г. В условиях прохладного и дождливого лета скорость нетто-обмена CO₂ между еловым лесом и приземной атмосферой варьировала от -15,0 до 15,0 гCO₂/(м² · сут), кумулятивный *NEE* с мая по август составил -780 гCO₂/м². Во второй половине августа с ухудшением метеоусловий еловый лес становился источником CO₂ в атмосферу. Изменение концентрации CO₂ в столбе воздуха 0–30 м не влияло на суточный баланс экосистемного обмена. Постепенное снижение концентрации CO₂ наблюдали в первой половине вегетационного сезона, минимальные значения отмечены в июле и августе, в период активного фотосинтеза древесных растений. Основным источником CO₂ является почва, поэтому его максимальные концентрации отмечены в припочвенном слое воздуха. Амплитуда сезонных колебаний содержания CO₂ в воздухе на высоте 0,5 м составила 92 ppm, на высоте 2,5 м – 67 ppm, а в кроновом пространстве ельника не превышала 47 ppm. Скорость турбулентного перемешивания воздуха и фотосинтетическая активность лесного полога определяли суточные изменения градиента концентрации по высотному профилю фитоценоза. Снижение содержания CO₂ в столбе воздуха 0–30 м после восхода солнца и до полудня соответствовало повышению нетто-обмена в экосистеме леса. Полученные результаты соответствуют исследованиям обмена CO₂ в лесных экосистемах других климатических зон. Результаты одного года наблюдений свидетельствуют о том, что экосистема елового леса выполняет функцию стока диоксида углерода, однако для оценки межгодовой вариабельности нетто-обмена требуются непрерывные многолетние измерения.

Ключевые слова: ельник, средняя тайга, приземная атмосфера, диоксид углерода, нетто-обмен, метод микро-вихревых пульсаций.

Seasonal variation of concentration and net CO₂ exchange in the spruce forest ecosystem of the middle taiga

© 2022. S. V. Zagirova ORCID: 0000-0002-3304-4160, J. F. Mikhailov ORCID: 0000-0002-6044-6528,
Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: zagirova@ib.komisc.ru

Measurements of CO₂ concentration in atmospheric air and CO₂ fluxes over the forest canopy were carried out to quantify ecosystem net exchange (*NEE*) in spruce stands during the growing season of 2017. In the conditions of cool and rainy summer, the rate of net CO₂ exchange between the spruce forest and the surface atmosphere varied from -15.0 to 15.0 gCO₂/(m² · day), the cumulative *NEE* from May to August was -780 gCO₂/m². In the second half of August the spruce forest became a source of CO₂ release into the atmosphere. The change in the CO₂ concentration in the air column was approaching zero and did not affect the accumulation of ecosystem exchange. Measurements at eight heights of spruce stands showed a gradual decrease in CO₂ concentration in the first half of the growing season, the minimum values were noted in July and August, during the period of maximum photosynthesis of forest trees. The main source of CO₂ is soil, respectively, the maximum concentrations are noted in the ground layer of air. The amplitude of seasonal fluctuations in the CO₂ content in the air at a height of 0.5 m was 92 ppm, at 2.5 m – 67 ppm, and in the crown space did not exceed 47 ppm. The rate of turbulent air mixing and photosynthetic activity of the canopy of the stand determined the daily changes in the concentration gradient according to the altitude profile of the phytocenosis. Decrease of CO₂ in the air column 0–30 m after sunrise and before noon corresponded to an increase in net exchange in the ecosystem of forest. The results of one year of observations indicate that the spruce forest ecosystem performs the function of a sink of carbon dioxide, however, to assess the interannual variability of net exchange, continuous long-term measurements are required.

Keywords: spruce forest, middle taiga, surface layer of atmosphere, carbon dioxide net exchange, eddy-covariance.

Лесные экосистемы играют важную роль в поглощении диоксида углерода из атмосферы, леса Европы связывают ежегодно 363 МтС/год [1], леса России – 546 МтС/год [2]. Обмен CO_2 между лесом и атмосферой зависит от многих факторов, в том числе структуры и состояния фитоценозов, экстремальных погодных явлений [3]. По мнению некоторых авторов, изменение углеродного цикла в бореальных лесах европейской части России в последние десятилетия связано с повышением температуры и удлинением вегетационного периода [4]. В свою очередь, потепление глобального климата связано с изменением содержания парниковых газов в атмосфере [5]. Однако вопрос о влиянии повышенного содержания диоксида углерода в атмосферном воздухе на продукцию органического вещества в наземных экосистемах остаётся дискуссионным. Согласно модельным оценкам, в текущем столетии глобальная концентрация CO_2 возрастала ежегодно на 3,3% [6], в связи с этим чистая продукция наземных экосистем с 1995 по 2014 г. увеличилась на 0,23–0,61 гС/(м² · ppm) [7]. Однако экспериментальное обогащение CO_2 атмосферного воздуха в спелых лесных фитоценозах не привело к повышению продукции фитомассы, так как с увеличением gross-фотосинтеза усиливалось и почвенное дыхание [8].

Влияние лесной экосистемы на состав парниковых газов в приземной атмосфере благодаря турбулентным потокам воздуха проявляется на высоте до 1,5 км [9]. Максимальные колебания CO_2 над лесным покровом в Сибири в июле–августе вызваны интенсивными обменными процессами в растениях и почве [10]. В последние десятилетия отмечают усиление амплитуды колебаний концентрации CO_2 в атмосфере северных широт, что по мнению некоторых авторов обусловлено изменением структуры растительного покрова и фотосинтетической продуктивности растений под воздействием климатических факторов [11]. В пространстве лесного фитоценоза варибельность концентрации CO_2 в течение года контролируется температурой и влажностью воздуха [9], а суточные изменения по высотному профилю зависят от скорости турбулентного обмена и фотосинтеза древесного полога [12], и соответственно различаются между типами леса [13]. По мнению некоторых авторов, накопление CO_2 в пространстве лесного фитоценоза в ночные часы может влиять на скорость потоков CO_2 между лесом и атмосферой, поэтому его необходимо учитывать при оценке экосистемного нетто-обмена [12, 14].

Данные о содержании CO_2 в атмосферном воздухе и скорости нетто-обмена парниковых газов в лесных экосистемах Европейского Северо-Востока России единичны. Суточные наблюдения за концентрацией CO_2 по профилю высот в ельнике средней тайги в осенний период выявили максимальную амплитуду колебаний на 10 м, а максимальную концентрацию – в припочвенном слое воздуха [15]. Измерения потоков CO_2 над лесным пологом показали, что экосистема среднетаёжного елового леса в период вегетации выполняет функцию стока CO_2 из атмосферы [16], при этом баланс нетто-обмена за сезон в ельнике значительно выше, чем на мезо-олиготрофном болоте [17]. Цель работы состояла в оценке сезонных изменений концентрации CO_2 в атмосферном воздухе и экосистемного нетто-обмена в ельнике подзоны средней тайги в тёплый период года по результатам измерений методом микровихревых пульсаций.

Объекты и методы исследования

Измерительные системы установлены в еловом фитоценозе на территории Ляльского лесоэкологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Республика Коми, 62°16'1,9" с. ш., 50°41'4,5" в. д.). В пределах лесного массива развиваются ельник черничный, ельник разнотравно-черничный, ельник чернично-сфагновый и хвойно-лиственный фитоценоз [15, 18]. В еловых фитоценозах древостои разновозрастные, в их составе преобладает *Picea obovata* Ledeb., в примеси встречаются *Pinus sylvestris* L., *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L. Высота деревьев ели достигает 22 м, их возраст варьирует от 80 до 215 лет, нижняя граница живых ветвей находится на высоте 5–6 м. Подлесок образован растениями *Salix* sp., *Rosa acicularis* Lindl., *Juniperus communis* L., *Sorbus aucuparia* L., средняя высота кустарников – около 1 м.

Нетто-обмен CO_2 экосистемы (*NEE*) соответствует разнице между поглощением CO_2 из атмосферы в процессе фотосинтеза и суммарным дыханием фототрофов и гетеротрофов. Согласно рекомендациям [14], экосистемный обмен CO_2 рассчитывали как сумму потоков CO_2 , измеренных методом микровихревых пульсаций на высоте 30 м (F_{CO_2}), и накопленного CO_2 в столбе воздуха 0–30 м (F_{storage}) за определённый интервал времени. В работе использованы результаты измерений с 1 мая по 31 октября 2017 г. Градиентная система

AP 200 CO₂/H₂O Atmospheric Profile System (Campbell, США) включала воздухозаборники, установленные на восьми высотах от поверхности земли (0,5; 1,5; 2,5; 6; 12; 18; 24 и 30 м), и газоанализатор Li 840 A (Li-Cor Inc., США). Концентрацию CO₂ (C_{CO₂}) в атмосферном воздухе на каждой высоте система регистрировала в ppm (1 ppm = 10⁻⁶ моль CO₂/моль воздуха) с 30-минутным интервалом. Изменение концентрации CO₂ в воздухе рассчитывали в г/(м³·ч) по уравнению:

$$\frac{dc(z)}{dt} = k_z \cdot 10^{-6} \cdot P \cdot M / (RT), \quad (1)$$

где $dc(z)/dt$ – изменение концентрации CO₂ на высоте z , г/(м³·ч); k_z – скорость изменения концентрации CO₂ на высоте z , ppm/ч; P – атмосферное давление, Па; M – молярная масса CO₂, г/моль; R – универсальная газовая постоянная, 8,31 Па·м³/(моль·К); T – температура воздуха, К.

Скорость изменения CO₂ в столбе воздуха 0–30 м соответствовала интегралу скорости изменения его концентрации на соответствующих высотах [14]:

$$F_{\text{storage}} = \int_0^{z_r} \frac{\partial c(z)}{\partial t} dz, \quad (2)$$

где z_r – высота расположения измерительной системы, м.

Суммарное значение F_{storage} со знаком «+» указывало на накопление CO₂, образующегося в процессе дыхания фототрофов и гетеротрофов, а со знаком «-» – на его снижение в результате фотоассимиляции.

Параметры микроклимата (температуру и влажность воздуха, интенсивность фотосинтетически активной радиации, падающей

и отражённой солнечной радиации, атмосферное давление) в ельнике регистрировали автоматической метеостанцией с использованием регистратора CR3000 (Campbell Scientific, США). Система для измерений вертикальных потоков CO₂ (F_{CO_2}) между лесом и атмосферой включала ультразвуковой анемометр (WindMaster, Gill Instruments Limited, США) и инфракрасный газоанализатор закрытого типа (Li-7200, Li-Cor Inc., США). Данные регистрировали с частотой 20 Гц, их обработку производили в программном обеспечении EddyPro (Li-Cor Inc., США) в соответствии с общепринятым методом статистической обработки первичных данных [19], качество обработки оценивали по [20]. Суммарная величина потоков рассчитана как интеграл данных с шагом 30-мин измерений. Значения NEE со знаком «-» соответствовали направленности потока CO₂ из приземной атмосферы в экосистему, а со знаком «+» – потоку из экосистемы в приземную атмосферу.

В 2017 г. прохладная погода с суммой осадков, превышающей средние многолетние значения, сохранялась в течение всего лета (табл. 1). Весной переход к положительным среднесуточным температурам воздуха отмечен в первых числах мая. В мае и июне температура была на 2–5 °С ниже, чем средняя за предыдущие 10 лет. Тёплая погода установилась в июле, однако в конце июля – начале августа отмечено кратковременное понижение среднесуточной температуры до 10 °С. Осенний переход к отрицательным температурам регистрировали в конце октября. Сумма осадков в мае–сентябре составила 405 мм.

Таблица 1 / Table 1

Среднемесячная температура приземного воздуха и сумма осадков в 2017 г.*
Average for the month surface air temperature and sum of precipitation in 2017*

Месяц / Month	Температура, °С Temperature, °C		Осадки, мм/мес. Precipitation, mm/month	
	среднее average	отклонение** deviation	среднее average	отклонение** deviation
Май / May	5,0	-5,4	54,2	8,3
Июнь / June	12,5	-2,3	97,6	25,5
Июль / July	18,3	0,3	79,0	3,0
Август / August	16,0	1,0	83,2	6,2
Сентябрь / September	7,5	-1,6	82,2	13,6
Октябрь / October	2,3	0,44	49,8	-8,7

Примечание: * – по данным Росгидромет для станции Сыктывкар (<http://rp5>), ** – отклонение от среднего за период 2007–2016 гг.

Note: * – according to Roshydromet data for Syktyvkar station (<http://rp5>), ** – deviation from the average for the period 2007–2016.

Результаты и обсуждение

Концентрация CO_2 в атмосферном воздухе елового насаждения характеризовалась вариабельностью во времени и пространстве. Сезонная амплитуда колебаний среднесуточных значений C_{CO_2} на высотах 0,5 м составила 92 ppm, 2,5 м – 67 ppm, 12–30 м не превышала 47 ppm. Разница средних значений концентрации CO_2 за сезон между высотами 0,5 и 30 м соответствовала 24 ppm (рис. 1). В сезонном цикле среднесуточная концентрация CO_2 в столбе воздуха 0–30 м составила в мае 386, июне – 377, июле – 375, августе – 369 ppm, что соответствует сезонному ходу фотосинтеза ели, произрастающей в хвойных насаждениях среднетаёжной подзоны [18].

Градиент концентрации по профилю высот максимально выражен в июле и августе, что обусловлено влиянием двух биотических факторов – фотосинтеза и дыхания (рис. 2), которые, в свою очередь, зависят от радиационного и температурного режимов в экосистеме. В первой половине вегетационного сезона с улучшением свето-температурных условий и повышением фотосинтеза растений наблюдали снижение концентрации CO_2 в кроновом пространстве елового фитоценоза. В этот же период возрастала концентрация CO_2 в припочвенном слое воздуха, как результат влияния температурного фактора на дыхание почв в хвойных фитоценозах [21].

Кратковременное снижение среднесуточной концентрации CO_2 с 450 до 380 ppm на высоте 0,5 м в конце июля–начале августа (рис. 2b) могло быть реакцией почвенной биоты на ухудшение температурного режима. Со снижением функциональной активности живых организмов леса в сентябре–октябре значения C_{CO_2} по профилю высот постепенно выровнялись.

Результаты наблюдений за сезонным режимом CO_2 в еловом фитоценозе средней тайги согласуются с исследованиями в других регионах. Так, в Приенисейской Сибири максимальные концентрации CO_2 над сосновым насаждением ($401,6 \pm 1,5$ ppm) отмечены в декабре–марте, а минимальные ($372,6 \pm 2,4$ ppm) – в конце июля [10]. В Канаде минимальная концентрация CO_2 (около 365 ppm) над еловым лесом отмечена в августе [9].

Амплитуда суточных изменений концентрации CO_2 в атмосферном воздухе елового фитоценоза максимально выражена в летние месяцы, как результат активных обменных процессов в растениях и почве (рис. 3). В июле перед восходом солнца концентрация CO_2 на высотах 30 м достигала 376 ppm, 6 м – 400 ppm, 1,5 м – 450 ppm. После восхода солнца с повышением скорости фотосинтеза и вертикального перемешивания воздуха снижение C_{CO_2} на высоте 2,5 м составило 17 ppm/ч, а 30 м – около 3,5 ppm/ч. В полуденные часы различие концентраций по профилю высот достигало

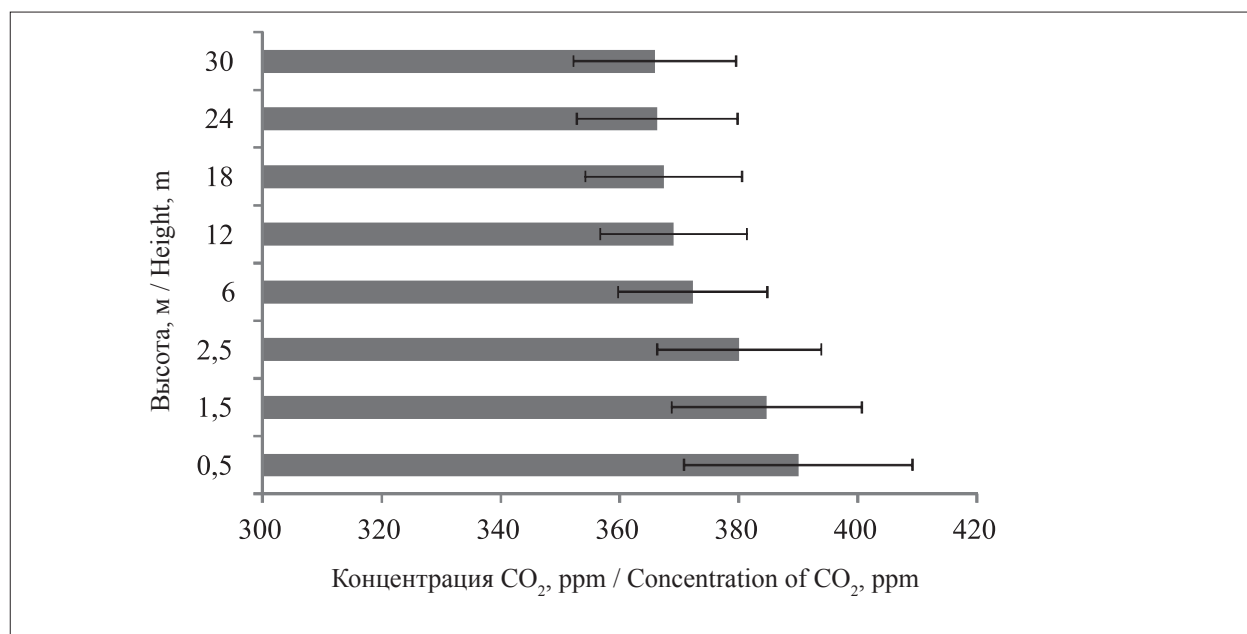


Рис. 1. Концентрация CO_2 в атмосферном воздухе на разных высотах елового фитоценоза. Столбец соответствует среднему значению за период наблюдений, бар – стандартному отклонению
Fig. 1. Concentration of CO_2 in the air of the spruce phytocenosis at different heights. The column corresponds to the mean over the observation period, bar – to the standard deviation

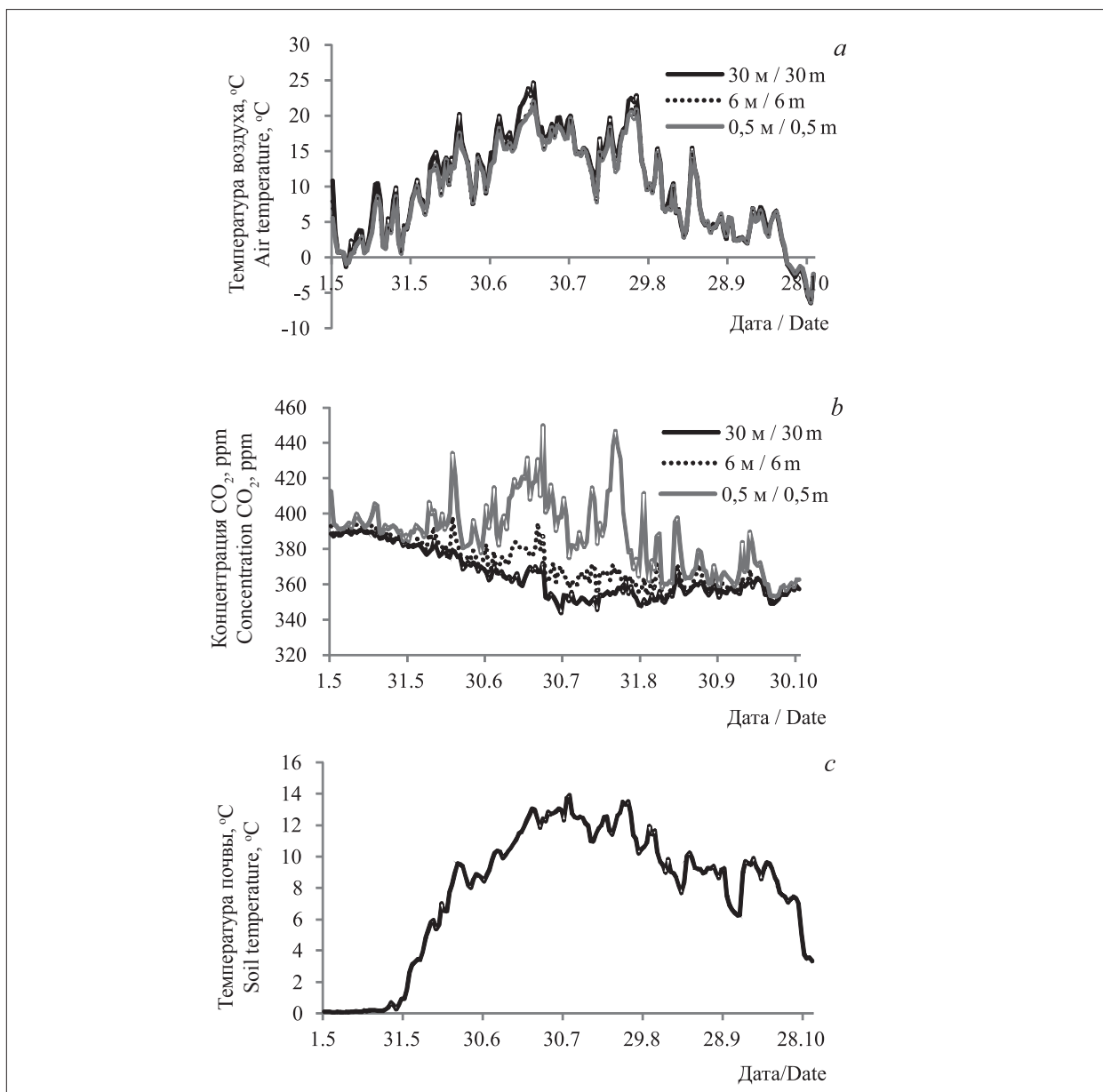


Рис. 2. Сезонный ход среднесуточных значений температуры воздуха (а) и концентрации CO₂ в воздухе (b) на разных высотах, температуры почвы на глубине 10 см (с) в еловом фитоценозе
Fig. 2. Seasonal variation of daily mean values of air temperature (a) and CO₂ concentration in air (b) at different heights, soil temperature at a depth of 10 cm (c) in spruce phytocenosis

минимума. Вечерние и ночные часы скорость повышения содержания CO₂ в кроновом пространстве и припочвенном слое воздуха составила 4,8 ppm/ч и 7,2 ppm/ч соответственно. Формирование градиента концентрации по высотному профилю в ночные часы обусловлено низким турбулентным обменом воздуха при стабильной инверсии температуры.

В течение суток разница концентрации CO₂ между высотами 0,5 и 30 м в среднем достигала в июне 134 ppm, в июле – 247 ppm, в августе – 192 ppm, в сентябре снижалась до 109 ppm. Согласно исследованиям других

авторов, в ельнике средней тайги в октябре средняя за сутки величина C_{CO₂} у поверхности почвы составляла 403 ppm, на верхней границе полога – 346 ppm, разница составила 57 ppm [15]. В хвойных лесах Ленинградской области в летний период разность содержания CO₂ над поверхностью почвы и в кронах деревьев в вечерние часы соответствовала 150–200 ppm, а в лиственных – 300 ppm [13].

В целом полученные данные о суточной динамике концентрации CO₂ в атмосферном воздухе елового фитоценоза согласуются с результатами исследований других авто-

ров, однако отмечены различия в амплитуде колебаний этих значений. Так, на обсерватории «ЗОТТО» в старовозрастном сосняке лишайниковом в июле суточные изменения концентрации CO_2 на высоте 4 м составили 20,5 ppm, постепенно сокращаясь до 4,8 ppm на 52 м [10]. В исследованном нами еловом насаждении европейской тайги в слое воздуха 18–30 м амплитуда колебаний C_{CO_2} достигала 30 ppm, а на высоте 2,5 м – 70 ppm. Различия в режиме CO_2 в этих фитоценозах могли быть обусловлены, прежде всего, структурой и продуктивностью лесных фитоценозов [13].

Согласно исследованиям некоторых авторов, в ночные часы при отсутствии фотосинтеза и низкой турбулентности в лесном фитоценозе CO_2 накапливается в столбе атмосферного воздуха, скорость изменения (F_{storage}) составляет около 20% мгновенных значений нетто-обмена (NEE) [12]. В сосновом лесу Канады в тёплый период года значения F_{storage} варьировали от $-0,6$ до $0,6 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{ч})$, в среднем за сезон составили $-0,031 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ и незначительно влияли на экосистемный обмен CO_2 [14]. Отрицательные значения этого показателя в дневные часы указывали на поглощение CO_2 фитоценозом. Сходные результаты получены нами при изучении режима CO_2 в ельнике среднетаёжной подзоны. Суточные изменения содержания CO_2 в столбе воздуха 0–30 м хорошо выражены в июле и августе (рис. 4). После восхода солнца и до полудня F_{storage} имел отрицательные значения, а в вечерние часы со снижением фотосинтеза и турбулентного перемешивания воздуха наметилась тенденция накопления

CO_2 , которая продолжалась ночью. В результате за сутки баланс F_{storage} приблизился к нулю, а кумулятивные значения NEE и F_{CO_2} оказались равными (рис. 4). Таким образом, при оценке суммарного экосистемного обмена CO_2 в ельнике можно пренебречь изменением концентрации CO_2 в столбе воздуха 0–30 м и характеризовать суточный и сезонный баланс NEE по скорости потока CO_2 между лесом и приземной атмосферой (F_{CO_2}), измеренной пульсационным методом.

Ранее нами показано, что изменение нетто-обмена CO_2 в ельнике зависит от фотосинтетически активной радиации [16], поэтому максимальные значения NEE при благоприятных погодных условиях 2017 г. наблюдали в полуденные часы (рис. 4). В мае – августе значения нетто-обмена CO_2 варьировали в пределах от $-15,0$ до $15,0 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, что соответствует $-5,0$ – $5,0 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, и в среднем составило $-6,4 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ (или $-2,1 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$) (рис. 5). Полученная оценка NEE согласуется с исследованиями режима CO_2 в ельниках других регионов. В тёмнохвойных насаждениях Сибири экосистемный обмен CO_2 в период вегетации менялся от -6 до $2 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ [21]. В ельниках чернично-сфагновом и сложном на южной границе европейской тайги суточный NEE варьировал в пределах от -8 до $8 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ [22]. Менее интенсивный нетто-обмен CO_2 установлен в сосняках кустарничково-лишайниковых в Канаде (от $-4,0$ до $2,0 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$) [14] и на европейском Северо-Востоке России (от $-4,0$ до $1,0 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$) [24].

Вегетационный сезон 2017 г. отличался прохладной и дождливой погодой, в свя-

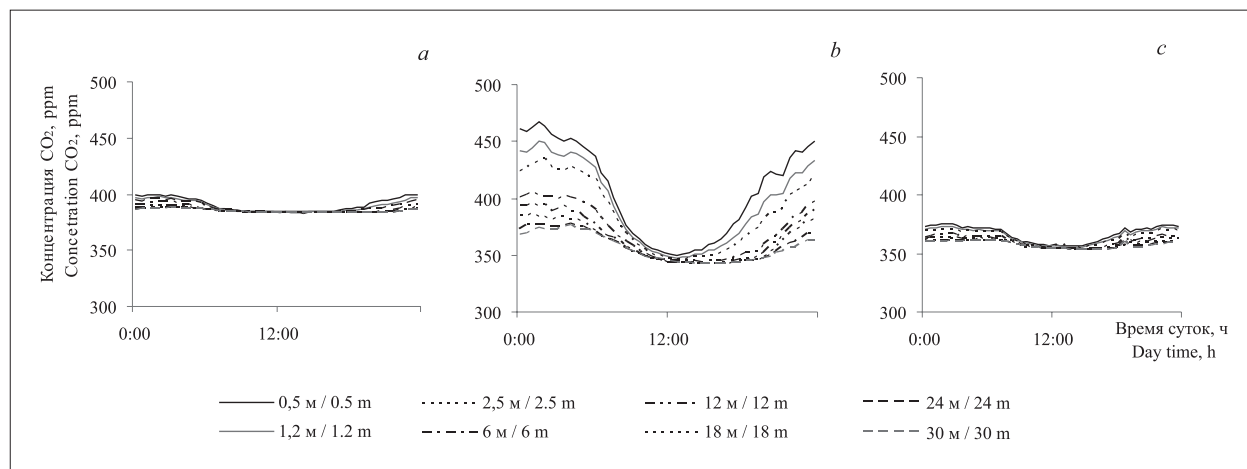


Рис. 3. Суточный ход концентрации CO_2 в мае (a), июле (b) и сентябре (c) на разных высотах в еловом фитоценозе
 Fig. 3. Diurnal variation of CO_2 concentration in May (a), July (b) and September (c) at different heights of the spruce phytocenosis

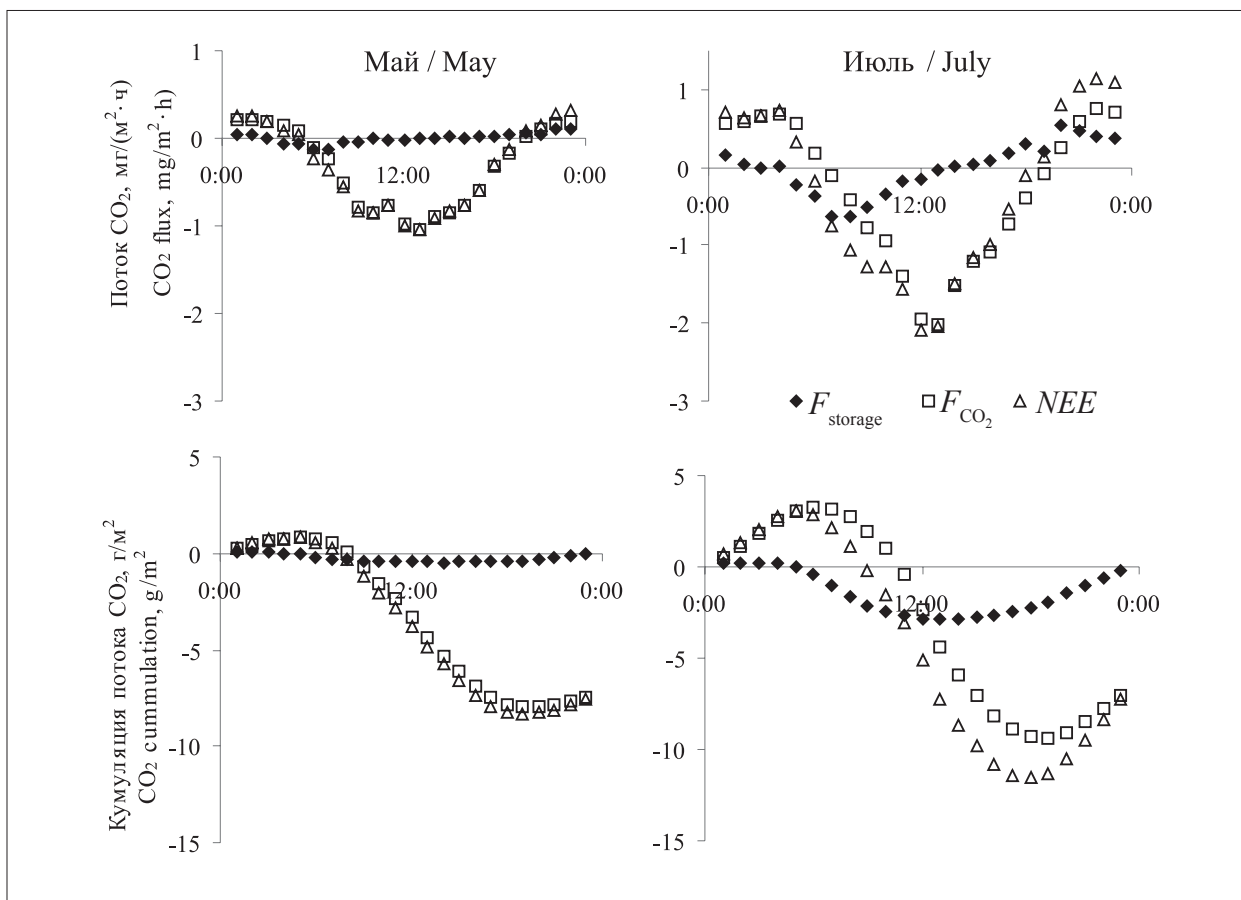


Рис. 4. Суточный ход обмена CO_2 в еловом насаждении в мае и июле. F_{storage} – накопление CO_2 в столбе воздуха 0–30 м; F_{CO_2} – поток CO_2 над пологом древостоя; NEE – экосистемный нетто-обмен CO_2 . Точки соответствуют средним значениям за месяц

Fig. 4. Diurnal variation of CO_2 exchange in spruce forest in May and July. F_{storage} – storage of CO_2 in the air column 0–30 m; F_{CO_2} – CO_2 flux over the canopy; NEE – ecosystem CO_2 net exchange. The points correspond to the average values for the month

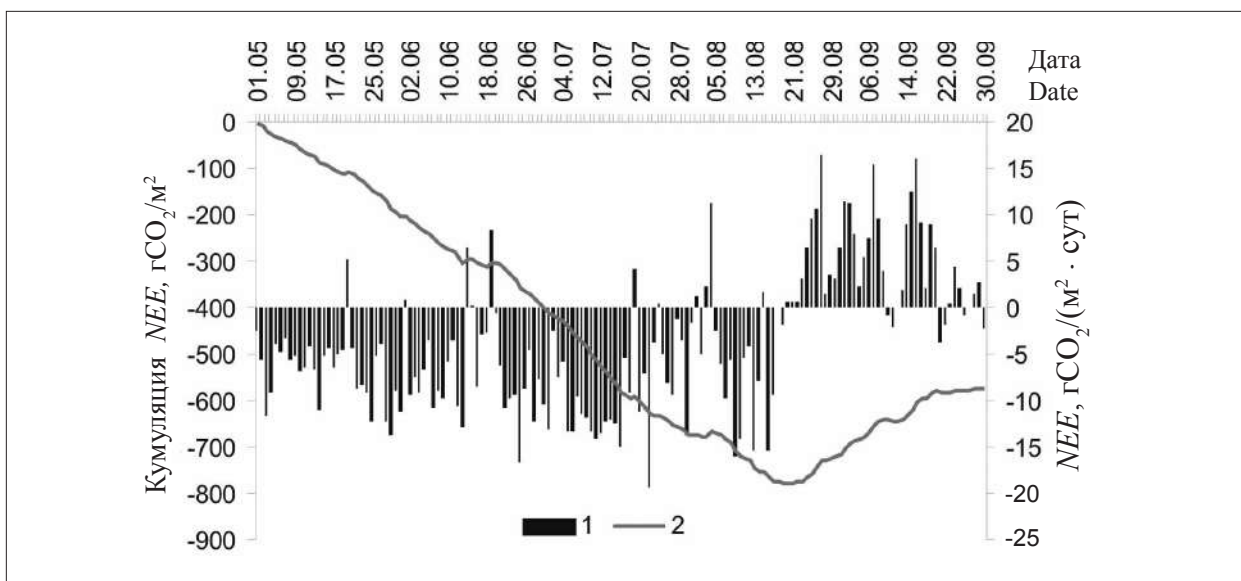


Рис. 5. Сезонный ход нетто-обмена CO_2 (1) и кумуляция нетто-обмена CO_2 (2) в экосистеме ельника в мае–сентябре

Fig. 5. Seasonal variation of CO_2 net exchange (1) and cumulation of CO_2 net exchange (2) in spruce forest in May–September

зи с этим уже во второй половине августа менялось направление суточного потока CO_2 между лесом и приземной атмосферой, еловый лес становился источником CO_2 . Кумулятивный нетто-обмен ельника с 1 мая по 20 августа составил $-780 \text{ гCO}_2/\text{м}^2$, а за май–сентябрь – $570 \text{ гCO}_2/\text{м}^2$, что значительно ниже результатов, полученных в этом же фитоценозе при более благоприятных метеорологических условиях 2013 г. [16]. В целом баланс *NEE* в лесных экосистемах варьирует в широких пределах и составляет для хвойных лесов бореальной зоны от -206 до $95 \text{ гC}/(\text{м} \cdot \text{год})$ в зависимости от климатических условий [25]. Снижение стока CO_2 в экосистеме елового насаждения в 2017 г. подтверждает мнение этих авторов, что температура и влажность регулируют межгодовую вариабельность экосистемного обмена CO_2 .

Заключение

Метод микровихревых пульсаций использован для оценки потоков CO_2 между еловым лесом и приземной атмосферой в 2017 г. Нетто-обмен повышался в первой половине вегетационного сезона, суммарный *NEE* в мае–августе соответствовал $-780 \text{ г CO}_2/\text{м}^2$, а к концу сентября снизился до $-570 \text{ г CO}_2/\text{м}^2$. Невысокие значения кумуляции *NEE* за период наблюдений обусловлены прохладной и дождливой погодой. Суточные изменения концентрации CO_2 в столбе воздуха (F_{storage}) близки к нулю, поэтому не влияли на баланс экосистемного обмена. Измерения на восьми высотах елового фитоценоза показали постепенное снижение концентрации CO_2 в первой половине вегетационного сезона, минимальные значения отмечены в июле и августе, в период активного нетто-обмена между лесом и приземной атмосферой. Турбулентное перемешивание воздуха и фотосинтез определяли суточные изменения градиента концентрации по высотному профилю фитоценоза. Амплитуда суточных колебаний концентрации CO_2 под пологом древостоя в 1,5–2 раза выше, чем в кроновом пространстве. Отрицательные значения F_{storage} в столбе воздуха 0–30 м после восхода солнца и до полудня соответствовали активному нетто-обмену в экосистеме. Результаты наблюдений в период вегетации за один год позволили оценить сток CO_2 из атмосферы в лесную экосистему, для выявления межгодовой вариабельности этого показателя необходимо продолжить ряд непрерывных измерений.

Работа выполнена в рамках темы НИР «Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского северо-востока России», рег. № 1021051101417-8-1.6.19.

References

1. Janssens I., Freibauer A., Ciais P., Smith P., Nabuurs G.-J., Schlamadinger B., Hutjes R.W.A., Ceulemans R., Schulze E.-D., Valentini R., Dolman A.J. Europe's terrestrial biosphere absorbs 7–12% of European anthropogenic CO_2 emissions // *Science*. 2003. V. 300. P. 1538–1542. doi: 10.1126/science.1083592
2. Shvidenko A.Z., Shepachenko D.G. Russian forest carbon budget // *Sibirskiy lesnoy zhurnal*. 2014. No. 1. P. 69–92 (in Russian).
3. Foken T., Babel W., Munger J.W., Grnholm T., Vesala T., Knohl A. Selected breakpoints of net forest carbon uptake at four eddy-covariance sites // *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*. 2021. V. 73. No. 1. P. 1–12. doi: 10.1080/16000889.2021.1915648
4. Lapenis A., Shvidenko A., Shepaschenko D., Nilsson S., Aiyyer A. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 2090–2102. doi: j.1365-2486.2005.01069
5. Syrchina N.V., Kantor G.Ya., Pugach V.N., Ashikhmina T.Ya. Contribution of carbon dioxide and water to the greenhouse effect // *Theoretical and Applied Ecology*. 2021. No. 4. P. 218–223. doi: 10.25750/1995-4301-2021-4-218-223.
6. Ainsworth E.A., Lemonnier P., Wedow J.M. The influence of rising tropospheric carbon dioxide and ozone on plant productivity // *Plant Biology*. 2020. V. 22 (Suppl. 1) P. 5–11. doi: 10.1111/plb.12973
7. Fernández-Martínez M., Sardans J., Chevallier F., Ciais P., Obersteiner M., Vicca S., Canadell J.G., Bastos A., Friendlingstein P., Sitch S., Piao S.L., Janssens I.A., Peñuelas J. Global trends in carbon sinks and their relationships with CO_2 and temperature // *Nature Climate Change*. 2019. V. 9. P. 73–79. doi: 10.1038/s41558-018-0367-7
8. Jiang M., Medlyn B.E., Drake J.E., Duursma R.A., Anderson I.C., Barton C.V.M., Boer M.M., Carrillo Y., Castañeda-Gómez L., Collins L., Crous K.Y., De Kauwe M.G., Dos Santos B.M., Emmerson K.M., Facey S.L., Gherlenda A.N., Gimeno T.E., Hasegawa S., Johnson S.N., Kännaste A., Macdonald C.A., Mahmud K., Moore B.D., Nazaries L., Neilson E.H.J., Nielsen U.N., Niinemets Ü., Noh N.J., Ochoa-Hueso R., Pathare V.S., Pendall E., Pihlblad J., Piñeiro J., Powell J.R., Power S.A., Reich P.B., Renchon A.A., Riegler M., Rinnan R., Rymer P.D., Salomón R.L., Singh B.K., Smith B., Tjoelker M.G., Walker J.K.M., Wujeska-Klaus A., Yang J., Zaehle S., Ellsworth D.S. The fate of carbon in a mature forest under carbon dioxide enrichment // *Nature*. 2020. V. 580. P. 227–231. doi: 10.1038/s41586-020-2128-9

9. Chen B., Chen J.M., Worthy D.E.R. Intrannual variability in the atmospheric CO₂ rectification over a boreal forest region // *Journal of Geophysical Research*. 2005. V. 110. Article No. D16301. doi: 10.1029/2004JD005546
10. Timokhina A.V., Prokushkin A.S., Onuchin A.A., Panov A.V., Kofman G.B., Khaymann M. Variability of Ground CO₂ Concentration in the Middle Taiga Subzone of the Yenisei Region of Siberia // *Russian Journal of Ecology*. 2015. V. 46. No. 2. P. 142–151. doi: 10.1134/S1067413615020125
11. Forkel M., Carvalhais N., Rödenbeck C., Keeling R. Heimann M., Thonicke K., Zaehle S., Reichstein M. Enhanced seasonal CO₂ exchange caused by amplified plant productivity in northern ecosystems // *Science*. 2016. V. 351. P. 396–399. doi: 10.1126/science.aac4971
12. Yang P.C., Black T.A., Neumann H.H., Novak M.D., Blanken P.D. Spatial and temporal variability of CO₂ concentration and flux in a boreal aspen forest // *Journal of Geophysical Research*. 1999. V. 104. No. D22. P. 27653–27661.
13. Kobak K.I. Biotic components of the carbon cycle Bioticheskie komponenty uglerodnogotsikla. Leningrad: Gidrometizdat, 1988. 247 p. (in Russian).
14. Baldocchi D., Vogel C.A., Holl B. Seasonal variation of carbon dioxide exchange rates above and below Jack pine forest // *Agricultural and Forest Meteorology*. 1997. V. 83. P. 147–170.
15. Bioproduction process in forest ecosystems of the North. Sankt-Peterburg: Nauka, 2011. 278 p. (in Russian).
16. Zagirova S.V., Mikhailov O.A., Elsakov V.V. Carbon dioxide and water exchange between spruce forest and atmosphere in spring-summer under different weather conditions // *Contemporary Problems Ecology*. 2019. V. 12. P. 45–58. doi: 10.1134/S1995425519010116
17. Zagirova S.V., Mikhailov O.A., Schneider Ju. Carbon dioxide, heat and water vapor exchange in the boreal spruce and peatland ecosystems // *Theoretical and Applied Ecology*. 2019. No. 3. P. 12–20. doi: 10.25750/1995-4301-2019-3-012-020
18. Indigenous spruce forests of the North: biodiversity, structure, functions / Eds. K.S. Bobkova, E.P. Galenko. Sankt-Peterburg: Nauka, 2006. 337 p. (in Russian).
19. Vickers D., Mahrt L. Quality control and flux sampling problems for tower and aircraft data // *Journal of atmospheric and oceanic technology*. 1997. V. 14. P. 512–526.
20. Mauder M., Foken T. Impact of post-field data processing on eddy covariance flux estimates and energy balance closure // *Meteorologische Zeitschrift*. 2006. V. 15. No. 6. P. 597–609.
21. Mashika A.V. Emission of carbon dioxide from the surface of podzolic soil // *Pochvovedenie*. 2006. No. 12. P. 1457–1464 (in Russian).
22. Röser C., Montagnani L., Schulze E.-D., Mollicone D., Kolle O., Meroni M., Papale D., Marchesini L.B., Federici S., Valentini R. Net CO₂ exchange rates in three different successional stages of “dark taiga” of Central Siberia // *Tellus*. 2002. No. 54B. P. 642–654.
23. Olchev A.V., Kurbatova Yu.A., Tatarinov F.A., Molchanov A.G., Varlagin A.V., Gorshkov I.I., Vygodskaya N.N. Assessment of the primary gross and net productivity of spruce forests in the Central European part of Russia using field measurements and a mathematical model // *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2009. V. 129. No. 6. P. 565–578 (in Russian).
24. Zagirova S.V., Mikhailov O.A. **Ecosystem exchange of carbon dioxide and water in cowberry–lichen pine forest in the Middle Taiga Subzone of Eastern Europe** // *Russian Journal of Ecology*. 2021. V. 52. No. 3. P. 201–211. doi: 10.1134/S1067413621030103
25. Baldocchi D., Chu H., Reichstein M. Inter-annual variability of net and gross ecosystem carbon fluxes: A review // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2018. V. 249. P. 520–533. doi: 10.1016/agroformet.2017.05.015