

УДК 630\*161.1

## ГОДИЧНЫЙ ЦИКЛ УГЛЕРОДА В ЗЕЛЕНОМОШНЫХ СОСНЯКАХ ЕНИСЕЙСКОЙ РАВНИНЫ<sup>1</sup>

© 2011 г. О. В. Трефилова, Э. Ф. Ведрова, В. В. Кузьмичев

*Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН*

*660036, Красноярск, Академгородок*

*E-mail: institute@forest.akadem.ru*

Поступила в редакцию 21.09.2009 г.

В работе приводятся оценки основных параметров круговорота углерода в 20-, 55-, 90- и 250-летних сосняках зеленомошной группы типов леса Енисейской равнины (Зотинский экспериментальный полигон, 60°53' с.ш., 89°38' в.д.). Общий запас углерода (С) в насаждениях составляет 131–200 т С га<sup>-1</sup>. В молодняке масса С распределяется между фитомассой, фитодетритом и гумусом почв как 46, 35 и 18%, в насаждениях других возрастных стадий – 66, 23 и 10%.

Интенсивность прироста (NPP) фитомассы снижается с возрастом сосняков и составляет в молодняке 5.6 т С га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup>, в перестойном насаждении 2.4 т С га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup>. Большая часть гетеротрофного потока С в атмосферу формируется при разложении фитодетрита, мало изменяясь с возрастом: 2.4–2.6 т С га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup>. Таким образом, чистая экосистемная продукция (NEP), в основном, определяется возрастными изменениями интенсивности NPP. Анализ величины NEP показал, что молодняк и средневозрастный сосняк служат “стоком” для углерода атмосферы, в приспевающем сосняке интенсивность продукционного и деструкционного процессов практически сбалансированы, перестойный сосняк функционирует как “источник”.

*Круговорот углерода, запас, фитомасса, фитодетрит, гумус почвы, чистая первичная продукция, гетеротрофное дыхание, легкоминерализуемое органическое вещество.*

Актуальность продолжающихся региональных исследований круговорота углерода обусловлена расхождениями в оценках баланса потоков углерода, полученных для разнообразных по составу, структуре и продуктивности российских лесов, и, как следствие, необходимостью их пополнения и уточнения [15, 19, 22, 27 и др.].

Для экспериментального изучения круговорота углерода в лесных экосистемах Средней Сибири на Енисейском меридиональном трансекте подобрана сеть тестовых полигонов. В растительном покрове левобережной части Зотинского полигона, характеризующего среднетаежную подзону, преобладают сосняки, большая часть из которых относится к лишайниковой группе типов леса.

Для сосняков более представительного в фитоценотической структуре типа леса получены величины запасов углерода в биомассе, фито-

детрите и гумусе почв, оценена интенсивность продукционных и деструкционных потоков, рассчитаны балансы углерода, выявлены пределы изменчивости параметров углеродного цикла в зависимости от интенсивности пожаров [5, 6, 30, 34, 36, 37].

Целью настоящей работы является изучение основных параметров годового круговорота углерода в зеленомошных сосняках, где такие исследования ранее не проводились.

Основой анализа круговорота углерода служит использование системного подхода, согласно которому любая наземная экосистема может быть представлена системой блоков “растительность” и “почва” [5, 6, 15, 25 и др.]. Блоки характеризуются запасом органического вещества (ОВ). Уровень запаса ОВ в блоках поддерживается взаимодействием обменных потоков, основными из которых являются ассимиляция атмосферного углерода в фитомассе наземной растительности (чистая первичная продукция, NPP) и эмиссия углекислоты в атмосферу при минерализации

<sup>1</sup>Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (07–04–00515а, 08–04–00027а, 09–04–98004а) и СО РАН “Интеграция”.

ОВ почв (гетеротрофное дыхание,  $R_h$ ). Помимо запасов ОВ в блоках, NPP и  $R_h$ , для балансовых биосферных расчетов первостепенное значение имеет величина чистой экосистемной продукции (NEP). Она характеризует статус экосистемы в биосфере (“сток” – “источник”) и складывается из соотношения интенсивности противоположно направленных процессов (потоков): затраты углерода атмосферы на создание NPP и его возврат в атмосферу ( $R_h$ ).

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в зеленомошных сосняках разного возраста: 20, 55, 90 и 250 лет. Постоянные пробные площади, характеризующие насаждения, заложены в 2004–2005 гг. в бассейне р. Дубчес и имеют координаты 60°53′ с.ш., 89°38′ в.д. Основные таксационные характеристики древостоев пробных площадей (пр. пл.) приведены в табл. 1.

Насаждения подбирались таким образом, чтобы охарактеризовать биогеоэкологическое разнообразие и возрастную структуру зеленомошной группы типов леса. Молодое и средневозрастное сосновые насаждения (пр. пл. 1, 2) восстанавливаются после сплошной рубки. В пределах изучаемой территории ведется промышленная заготовка леса. Насаждения периодически испытывают действие пожаров, следы которых в виде ожогов на стволах деревьев, углей и углистой пыли на границе подстилки и минерального слоя почвы обнаруживаются на всех пробных площадях.

Почвенный покров в сосняках зеленомошной группы, как правило, представлен подзолами разной степени оглеения: пр. пл. 1 – подзол глееватый, пр. пл. 2 – подзол иллювиально-гумусовый глееватый, пр. пл. 3 – подзол иллювиально-гумусовый глубокооглеенный, пр. пл. 4 – подзол глеевый оруденелый. Изучаемые экотопы слабо

различаются по трофности, являясь олиготрофными.

По данным [1], климат исследуемой территории континентальный, с абсолютной амплитудой температур 90–95 °С и годовым количеством осадков 400–650 мм (гидротермический коэффициент 1.2–1.6). Среднегодовая температура воздуха составляет –4.7°С [16].

С учетом ярусности фитоценоза блок “растительность” подразделяли на субблоки: древостой, подрост, подлесок, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый покров.

Определение запаса надземной массы древесных растений производили методом “модельного дерева” [20]. Для оценки запаса напочвенного покрова на площадках размером 0.03 м<sup>2</sup> в 10-кратной повторности отбирались укосы представителей травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

Корни древесных растений с диаметром более 5 мм условно отнесены к “скелетным”. Расчет их запаса для древостоя вели по регрессионным уравнениям, полученным для сосняков бассейна р. Сым [10]. Масса крупных корней подростка и подлеска принималась равной 25% массы стволов в коре. Тонкие корни (диаметром менее 5 мм) отмывали из почвенных монолитов (20×20×20 см), взятых в 10-кратной повторности.

Приняв за основу работы [6, 24, 31 и др.] ОВ блока “почва” по его устойчивости к биоразложению подразделяли на два субблока: легкоминерализуемое и стабильное ОВ. Фракция легкоминерализуемого органического вещества является суммой лабильной и подвижной его форм. Основной компонент лабильного ОВ – углерод, аккумулярованный в мертвых органических остатках растительного происхождения (фитодетрит): крупные древесные остатки, лесная подстилка, корневой детрит.

**Таблица 1.** Основные таксационные параметры древостоя на пробных площадях

Параметр	Пр.пл. 1*	Пр.пл. 2	Пр.пл. 3	Пр.пл. 4**
Породный состав	7С 3Б	10С	10С	10С
Средний возраст древостоя, лет	20 (23)	55	90	250 (90)
Средний диаметр, см	7 (7.5)	11.5	20.5	25.4 (12.1)
Средняя высота древостоя, м	7.3 (8.9)	15.9	18.3	20.8 (13.3)
Густота, тыс. шт. га <sup>-1</sup>	4 (1.4)	3.9	0.9	0.4 (0.2)
Площадь поперечного сечения, м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>	15.0 (6)	41.4	30.2	30.4 (2.1)
Запас стволовой древесины, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	71 (54)	345	311	369 (16)

\* В скобках таксационные параметры березы.

\*\* В скобках таксационные параметры второго яруса сосны.

Детальное описание методики определения запасов фитодетрита и гумуса почвы опубликованы ранее [26]. В данном случае только отметим, что отбор образцов лесной подстилки на пробной площади (в 10 пунктах, расположенных вдоль ее диагонали) проводили на учетных площадках размером 0.03 м<sup>2</sup> с предварительно срезанной живой частью напочвенного покрова. Корневой детрит отмывали из почвенных монолитов, параллельно с отбором живых тонких корней. Крупные древесные остатки (валежник, пни и сухостой) оценивали на каждой пробной площади методом сплошного учета, визуальнo ранжируя их по 3-балльной шкале разложения. Подземная часть пней и погибших деревьев рассчитывалась на основе предположения, что масса корней пня (сухостоя) равна массе корней живого дерева [33]. Оценку запаса гумуса производили для почвенной толщи мощностью 1 м, объемную массу мелкозёма определяли в 4 повторностях последовательно из каждого слоя почвы 0–5 см до глубины 0.5 м и далее из каждого слоя 0–10 см до глубины 1 м.

В растительных образцах концентрация углерода определялась методом Анстета в модификации Пономаревой-Николаевой [21], в гумусе почв – микрохромовым методом Тюрина [2].

Подвижные формы ОВ образуются в результате деструкции органических остатков и гумусовых кислот. Их содержание определяли в вытяжках при последовательной экстракции органических соединений дистиллированной водой и 0.1n раствором щёлочи (NaOH). Стабильная фракция ОВ представлена специфическими гумусовыми веществами, прочносвязанными с минеральной частью почвы, и рассчитывается как разность между общим содержанием углерода и его подвижной частью.

Годичный прирост компонентов блока “растительность” определяли общепринятыми методами: метод модельных деревьев для древесной растительности [20, 28], метод “перевязок” для мхов [14]. Прирост скелетных корней (%) оценивали как полусумму текущего прироста (в %) стволов и ветвей [12]. Годичный прирост тонких корней, диаметр которых не превышает 5 мм, условно рассчитывали, используя результаты трехлетнего натурного эксперимента по “врастанию” корней сосны [6] – 20.8% от общего запаса корней в слое почвы 0–20 см. Прирост стволиков кустарников приравнивали к массе годичных побегов, радиальный прирост кустарничков считали ничтожно малым. По данным [3], прирост корней кустар-

ничков принят равным 24% от общей подземной биомассы.

Ежегодную величину отпада определяли, используя литературные данные [4]. Для учета отпада надземной фитомассы древесного яруса, подроста и подлеска под пологом сосняков в 10-кратной повторности устанавливались опадоловители с приемной площадью 0.25 м<sup>2</sup>. Отпад скелетных корней в молодняке принят равным 2% от их запаса, в средневозрастном сосняке – 1.4%, в приспевающем и перестойном древостоях – 1.07 и 0.86% соответственно [12]. Интенсивность отмирания тонких корней – 20% от их запаса в слое почвы 0–20 см [7]. Расчет отпада растений напочвенного покрова вели по литературным данным [12, 13, 18].

Для оценки скорости разложения фракций свежего отпада привлекались опубликованные величины констант разложения [7]. Скорость разложения подстилки и корневого детрита определяли в ходе 3-летнего полевого эксперимента по средней величине потери массы образцов (метод “изоляции”) [7, 25]. В качестве базовых показателей для расчета скорости разложения грубых древесных остатков использовали плотность здоровой и мертвой древесины [23]. Скорость разложения характеризовали величиной константы с размерностью, обратной времени ( $k$ , год<sup>-1</sup>) (табл. 2).

Изменение концентрации углерода гуминовых кислот в растительных остатках, произошедшее за время эксперимента, принимали за меру гумификации и использовали для расчета ее интенсивности [7].

**Таблица 2.** Скорость разложения компонентов фитодетрита ( $k$ , год<sup>-1</sup>) в сосняках различного возраста

Компонент	Возраст, лет	
	20	250
Древесный опад	0.291	0.154
Подстилка	0.126	0.109
Опад+подстилка	0.147	0.112
Свежеотмершие корни	0.08	0.08
Корневой детрит	0.084	0.061
Отпад	0.014	0.014
Крупные древесные остатки:		
ветви	0.014	0.014
валежник	0.013	0.013
пни	0.004	0.004
сухостой	–	0.012

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

После рубки древостой зеленомошных сосняков, как правило, возобновляется через стадию мелколиственного (березового) молодняка, с формированием впоследствии березово-соснового молодого древостоя [16].

В момент изучения фитоценоз на пр. пл. 1 был представлен сосново-березовым насаждением. Общий запас углерода в молодняке составил 1316 ц С га<sup>-1</sup>, около половины (46%) данного количества сосредоточено в блоке “растительность” (табл. 3).

При отсутствии пожаров высокой интенсивности формируются высоко сомкнутые средневозрастные насаждения (пр. пл. 2). В составе общего запаса углерода насаждения преобладает фитомасса, ее относительная доля увеличивается по сравнению с молодняком до 65% и слабо изменяется на следующих стадиях развития насаждений (табл. 3).

Большая часть запаса ОВ в блоке “растительность” во всех изучаемых насаждениях сосредоточена в древостое (95–97%). Масса напочвенного покрова на 69–84% формируется за счет растений травяно-кустарничкового яруса (табл. 4).

Насаждения слабо различаются по массе фитодетрита. Его относительная доля снижается с возрастом от 35% в молодняке до 26% в средневозрастном сосняке, 23% в приспевающем и 21% в перестойном сосняках (табл. 3).

Преобладающая в составе фитодетрита молодого и средневозрастного насаждений доля крупных древесных остатков (56 и 47%, соответственно) в приспевающем сосняке снижается до 23% и вновь увеличивается в перестойном насаждении до 43%. Аналогичным образом происходят возрастные изменения абсолютных величин запаса этого компонента фитодетрита (рис. 1). Анализ биометрических характеристик показал, что почти весь запас крупных древесных остатков в молодняке унаследован от предшествующего насаждения: диаметры валежника и пней значительно превосходят диаметры современного древостоя. В средневозрастном насаждении в составе крупных древесных остатков увеличивается до 50% участие отпада современного древостоя. В приспевающем и перестойном сосняках доля “унаследованных” крупных древесных остатков незначительна.

С наличием “унаследованных” остатков связаны, скорее всего, и высокие запасы корневого детрита в молодняке (118 ц С га<sup>-1</sup>) и средневозрастном (104 ц С га<sup>-1</sup>) насаждениях (рис. 1). В процессе созревания древостоя запас корневого

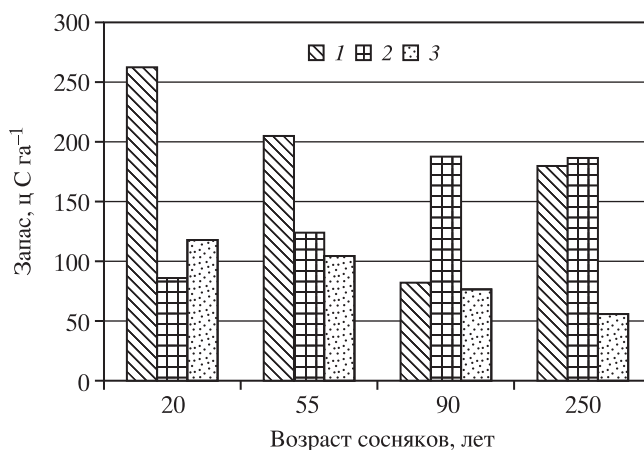


Рис. 1. Запас углерода в компонентах фитодетрита зеленомошных сосняков разного возраста: 1 – крупные древесные остатки; 2 – лесная подстилка; 3 – корневая мортмасса.

детрита снижается до 77 и 56 ц С га<sup>-1</sup> в приспевающем и перестойном сосняках соответственно.

Запас подстилки быстро увеличивается по мере созревания древостоя от 86 в молодняке до 125 ц С га<sup>-1</sup> в средневозрастном и до 188 ц С га<sup>-1</sup> в приспевающих насаждениях и остается примерно постоянным на следующих стадиях развития.

В молодняке запасы фитодетрита в надземной и подземной сферах практически одинаковы, в средневозрастном и приспевающем сосняках данное соотношение равно 2, в перестойном запас фитодетрита на поверхности почти в 4 раза выше, чем в толще почвы (табл. 3).

Легкий гранулометрический состав подзолов, крайне низкое содержание высокодисперсных частиц обуславливают низкие и очень низкие [11] запасы гумуса. Участие гумуса метровой толщи почвы в формировании запаса углерода насаждения не превышает 9–18%.

Гумус изучаемых подзолов характеризуется значительной подвижностью. При последовательной обработке образцов верхнего слоя почвы (0–20 см) дистиллированной водой и слабым раствором щелочи в растворимое состояние переходит 50–81% гумуса (табл. 3). Запас углерода в стабильном гумусе этого слоя подзолов изменяется в пределах от 14 до 36 ц С га<sup>-1</sup>.

Фитодетрит и подвижная часть гумусовых веществ составляют легкоминерализуемое ОВ, масса которого в изучаемых сосняках равна 390–523 ц С га<sup>-1</sup>, или 73–81% почвенного ОВ (табл. 3). Данная фракция – наиболее динамичный компонент лесной экосистемы, основной источник формирования минерализационного потока углерода в атмосферу [6].

**Таблица 3.** Запас органического вещества в биомассе, фитодетрите и гумусе почв зеленомошных сосняков разного возраста, ц С га<sup>-1</sup>

Показатель	Возраст, лет			
	20	55	90	250
Общий запас ОВ, ц С га <sup>-1</sup> , в т. ч.	1316	1665	1509	2004
фитомасса, %	46	65	68	68
фитодетрит, %	35	26	23	21
гумус в слое 0–100 см, %	18	9	9	11
в т. ч. С <sub>пов</sub> в слое 0–20 см, ц С га <sup>-1</sup>	57.2	36.7	44.0	44.7
Легкоминерализуемое ОВ, ц С га <sup>-1</sup>	523	471	390	468
Стабильное ОВ, ц С га <sup>-1</sup>	14	36	24	15
ОВ на поверхности/ОВ в толще почв	0.6	0.9	1.0	1.1
Живое ОВ/мертвое ОВ (фитодетрит+гумус)	0.9	1.8	2.1	2.1
Фитодетрит на поверхности/фитодетрит в толще почвы	1.4	1.7	2.4	3.9

**Таблица 4.** Запас (ц С га<sup>-1</sup>) и прирост (NPP, ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) фитомассы в зеленомошных сосняках разного возраста

Субблок	Возраст сосняков, лет							
	20		55		90		250	
	запас	NPP	запас	NPP	запас	NPP	запас	NPP
Древостой	469.9	38.9	1045.3	31.1	982	20.6	1303	15.0
Подрост	5.5	0.6	0.1	0.01	5.1	0.9	2.1	0.3
Подлесок	111.9	12.4	5.1	0.6	4.7	0.6	23.9	2.7
Травяно-кустарничковый ярус	16.5	2.9	20.7	3.2	26.0	4.5	25.9	3.3
Мохово-лишайниковый ярус	4.2	1.0	3.8	0.7	11.2	2.2	11.8	2.3
<b>Итого</b>	<b>608</b>	<b>55.8</b>	<b>1075</b>	<b>356</b>	<b>1029</b>	<b>28.8</b>	<b>1367</b>	<b>23.6</b>

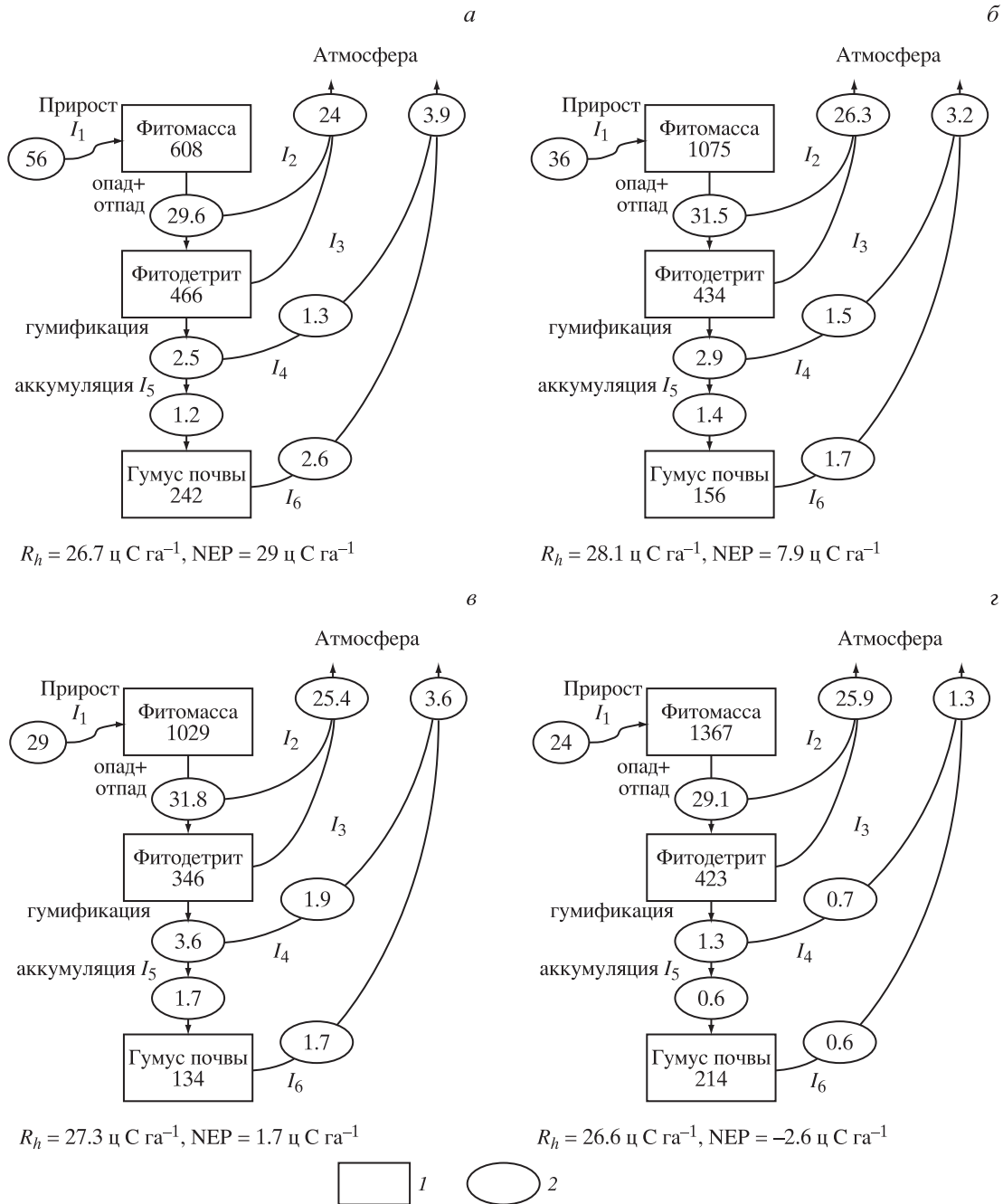
В целом, общая масса углерода в сосняках зеленомошной группы леса достигает 1316–2004 ц С га<sup>-1</sup>. В молодняке она распределяется между основными компонентами – фитомассой, фитодетритом и гумусом почв как 46, 35 и 18%, в насаждениях остальных стадий – 66, 23 и 10%. Соотношение углерода биомассы и мертвого органического вещества (гумус и фитодетрит) увеличивается от 0.9 в молодняке до 1.8 в средневозрастном сосняке и остается примерно постоянным на более поздних этапах развития насаждений.

Надземные и подземные составляющие массы почвенного ОВ в изучаемых насаждениях примерно равны (табл. 3). Исключением является молодняк, где суммарный запас углерода растительных остатков, сосредоточенных в почве, и гумуса в минеральном слое превосходит на 36%

запас подстилки и надземной части крупных древесных остатков.

Запас С фитомассы ежегодно пополняется в результате фотосинтеза ( $I_1$  на рис. 2). Ежегодное депонирование углерода (продукция сосняков) составляет от 24 до 56 ц С га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup>. Максимальный прирост фитомассы отмечен в молодняке (табл. 4). По мере созревания величина NPP фитоценоза насаждения снижается до 36 ц С га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup> в средневозрастном и до 29 ц С га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup> в приспевающем сосняках. Перестойное насаждение характеризуется самым низким показателем прироста фитомассы – 24 ц С га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup>. Большая часть продукции (63–87%) создается в результате ассимиляции углерода древостоем (табл. 4).

Часть ОВ блока “растительность” ежегодно отмирает и в результате опада и отпада поступает



**Рис. 2.** Схема годичного цикла углерода в сосняках 20- (а), 55- (б), 90- (в) и 250-летнего (г) возраста: 1 – компоненты ОБ экосистемы (с обозначением запаса ОБ, ц С га<sup>-1</sup>); 2 – интенсивности потоков ( $I$ ), ц С га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup>;  $I_2$  – минерализация опада и отпада,  $I_3$  – минерализация фитодетрита (подстилка+крупные древесные остатки+корневая мортмасса),  $I_4$  – минерализация,  $I_5$  – аккумуляция “нового” гумуса,  $I_6$  – минерализация подвижной формы собственно гумуса почв;  $R_h$  – гетеротрофное дыхание; NEP – чистая экосистемная продукция экосистемы. Стрелками показано направление потока.

на поверхность и в толщу почвы. В изучаемых сосняках ежегодно отмирает от 2 до 5% фитомассы насаждения, что составляет 29–31.8 ц С га<sup>-1</sup>. Полученные оценки укладываются в пределы величин, которые приводятся в литературе для сосняков Сибири – 15–65 ц С га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup>, или 2–9% [5, 6, 8, 17].

Свежеопавшие растительные остатки пополняют массу фитодетрита, разлагающуюся на поверхности и в толще почвы, и вместе с ним вовлекаются в процессы деструкции. В целом, при разложении опада, отпада и фитодетрита, накопленного за предшествующие этапы развития фитодетрита, в течение года освобождается 26.5–29.3

ц С га<sup>-1</sup>. Основная часть продуктов разложения (87–92%) минерализуется и в форме диоксида углерода возвращается в атмосферу, оставшаяся включается в процессы гумификации (рис. 2).

Интенсивность минерализационного потока ( $I_2$  и  $I_3$  на рис. 2) мало изменяется с возрастом сосняков, составляя 24–26.3 ц С га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup>, или 5–7% от массы разлагающегося фитодетрита.

Роль отдельных компонентов фитодетрита в формировании минерализационного потока неравнозначна и изменяется с возрастом (рис. 3). Относительное участие опадо-подстилки возрастает от 50% в молодняке до 81% в перестойном сосняке. Вклад опада тонких корней и корневого детрита уменьшается с 39 до 12%, что косвенно подтверждает предположение о присутствии в почвенной толще “унаследованных” растительных остатков, являющихся дополнительным источником углекислого газа. Вклад крупных древесных остатков в молодняке достигает 12%, затем снижается до 8 и 4% в средневозрастном и приспевающем насаждениях соответственно и вновь увеличивается до 7% в перестойном сосняке.

Интенсивность гумификации в 20-, 55- и 90-летних сосняках характеризуется относительно близкими показателями: 2.5, 2.9 и 3.6 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, т.е. в синтезе гумусовых веществ участвует 9–12% от массы продуктов, ежегодно освобождающихся при разложении фитодетрита. Соотношение компонентов в составе фитодетрита растительных остатков в перестойном насаждении, вероятно, не способствует интенсивному синтезу гумусовых веществ. По пути гумификации в 250-летнем сосняке уходит 4.8% годовой потери углерода при разложении фитодетрита, или 1.3 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, что на 48–64% ниже, чем в сосняках предыдущих этапов развития. При этом, как уже отмечалось выше, все изучаемые насаждения характеризуются близкими величинами интенсивности разложения фитодетрита (табл. 3).

Новообразованные гумусовые соединения характеризуются высокой степенью окисленности, сильно выраженной кислотностью, повышенной гидролизруемостью и низкой микробиологической устойчивостью [29]. Часть гумусовых веществ приобретает относительную устойчивость к минерализации, взаимодействуя с минеральными компонентами, в результате чего аккумулируется в почве ( $I_5$  на рис. 2). Оставшаяся часть минерализуется и поступает в атмосферу ( $I_4$  на рис. 2).

Интенсивность аккумуляции “нового” гумуса рассчитывалась нами по экспериментальным данным [7], согласно которым в сосновых насаж-

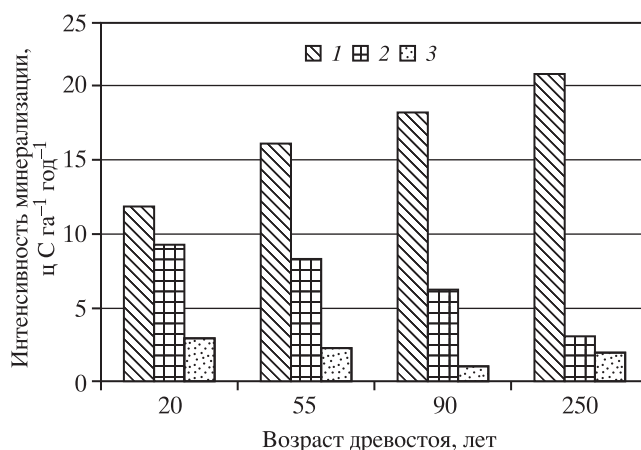


Рис. 3. Интенсивность минерализации отдельных компонентов фитодетрита: 1 – опад и подстилка, 2 – опад корней и корневой детрит; 3 – опад текущего и прошлых лет.

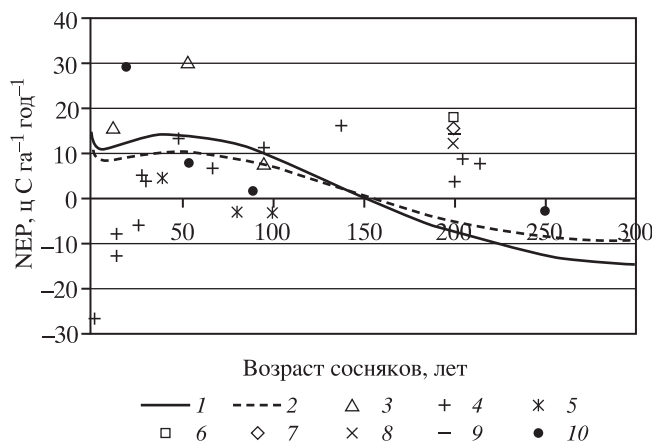
дениях 48% синтезируемого гумуса закрепляется в почве. Для изучаемых сосняков величина  $I_5$  составляет 0.6–1.7 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, при этом в минерализационный поток поступает от 0.7 до 1.9 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> ( $I_4$  на рис. 2).

Согласно данным [9, 29 и др.], в почвах с сформировавшимся составом гумуса (приспевающие и перестойные насаждения) современные процессы почвообразования идут по пути обновления периферической части гумусовых молекул. Новообразованный гумус компенсирует минерализацию “старого” гумуса. Дополнительного накопления гумуса в почвах 90- и 250-летних сосняков не происходит (рис. 2).

В молодняке разница между годовой аккумуляцией “нового” и минерализацией “старого” гумуса в слое почвы 0–20 см составляет 1.4 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, или 2% от его запаса. В 55-летнем сосняке “сработка” запасов гумуса незначительна – 0.3 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, или 0.4% от его запаса.

Полученные данные согласуются с ранее сделанными выводами о том, что в молодых насаждениях (I–II классы возраста), формирующихся после распада перестойных древостоев на месте рубок и гарей, в результате интенсивной минерализации не только фитодетрита, но и подвижных форм собственно гумуса почвы происходит снижение запасов гумуса. Восстановление равновесия между процессами аккумуляции “нового” и минерализации “старого” гумуса происходит не ранее, чем по достижении древостоями III класса возраста (на почвах легкого гранулометрического состава это происходит раньше) [6].

Таким образом, гетеротрофное дыхание ( $R_h$ ) определяется как сумма интенсивности минера-



**Рис. 4.** Возрастная динамика чистой экосистемной продукции (NEP) в сосняках Енисейской равнины: 1 и 2 – рассчитаны по данным [10, 32] для сосняков зеленомошной и лишайниковой групп, соответственно; 3 и 4 – NEP в сосняках брусничного и лишайникового типа, соответственно, по [37]; 5 – данные Э.Ф. Ведровой с соавт. для зеленомошно-лишайниковых сосняков в бассейне реки Кас [5]; 6, 7, 8, 9 – величины NEP, полученные для 200-летнего лишайникового сосняка различными методами [30, 34–36]; 10 – данные авторов публикации.

лизации С при разложении фитодетрита ( $I_2 + I_3$  на рис. 2), части “нового” ( $I_4$ ) и “старого” ( $I_6$ ) гумуса почв, за вычетом той части гумуса, которая ежегодно аккумулируется почвой ( $I_5$ ):

$$R_h = I_2 + I_3 + I_4 + I_6 - I_5. \quad (1)$$

Интенсивность потока  $R_h$  в изучаемых насаждениях мало меняется с возрастом, составляя 26.6–28.1 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> (рис. 2).

Анализ полученных оценок NPP и  $R_h$  показал, что сосновый молодняк служит “стоком” для 52% (29 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) углерода, изъятого из атмосферы для формирования продукции. В средневозрастном сосняке чистая экосистемная продукция составляет 21% от NPP (7.4 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>).

Соотношение входного (NPP) и выходного ( $R_h$ ) потоков углерода в приспевающем насаждении указывает на их сбалансированность. Незначительная разница потоков не превышает 5% от продукции насаждения. Принимая во внимание высокую вариабельность оценок параметров углеродного цикла, можно принять, что в 90-летнем сосняке продукционно-деструкционные процессы сбалансированы (рис. 2).

Перестойный сосняк служит источником углерода в атмосферу: возврат углерода в атмосферу на 13% (3.1 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) превышает его затраты на создание чистой первичной продукции (рис. 2).

Оценки баланса углекислого газа, полученные другими исследователями для сосновых лесов схожих стадий развития, изменяются в широких пределах (рис. 4). Причины выявленных различий могут оказаться самыми разными, в том числе разнородность сопоставляемых насаждений по структуре древостоев, эколого-трофическим условиям произрастания, а следовательно, и частоте и интенсивности пожаров, контролирующей формирование сосняков среднетаежной подзоны.

Для того чтобы оценить, насколько полученные нами величины согласуются с общим характером возрастных изменений NEP, на основании литературных данных [10, 32] рассчитана динамика NEP в сосняках бассейна рек Елогуй, Сым, Кас. Чистую экосистемную продукцию сосняков определяли как разницу между приростом и гетеротрофным дыханием. Интенсивность последнего приняли равным массе ежегодного опада и отпада фитомассы насаждений.

Результаты расчетов представлены графически (рис. 4). Анализ рисунка позволяет заключить, что в целом фактические величины NEP соответствуют общему тренду возрастной динамики NEP в среднетаежных сосняках, формирующихся на песчаных почвах. В наибольшей мере углерододепонирующие функции свойственны молоднякам и средневозрастным насаждениям, приспевающие сосняки по отношению к углероду выполняют консервирующие функции, слабо работая на секвестр CO<sub>2</sub>. Величина NEP перестойного сосняка уходит в отрицательную область оси ординат.

Существенные различия расчетных и фактических величин NEP в молодых насаждениях, вероятно, можно объяснить присутствием более продуктивных лиственных пород в составе полога изучаемого нами 20-летнего сосняка, в то время как в литературе производные стадии не рассматривались. Для того чтобы сделать окончательный вывод, насколько полученные на основе прямых измерений величины NEP в сосняках зеленомошного типа леса репрезентативны для изучаемой территории, необходимо увеличить массив фактических данных.

## Выводы

1. Экосистемы сосняков зеленомошной группы типов леса в возрасте от 20 до 250 лет накапливают от 1316 до 2004 ц С га<sup>-1</sup>. Более половины запаса углерода аккумулируется в фитомассе. Ос-



новная часть депо углерода растительного блока (77–97%) приходится на древостой.

2. Запасы почвенного органического вещества изменяются в пределах 480–710 ц С га<sup>-1</sup>. В его составе преобладает (73–81%) легкоминерализуемая фракция, запасы гумуса в толще почвы 0–100 см составляют 136–237 ц С га<sup>-1</sup>.

3. Особенностью исследуемых сосняков являются одинаково высокие запасы фитодетрита в молодняке, средневозрастном и перестойном насаждениях. Если в перестойном сосняке это объясняется распадом древостоя, то в молодняке и средневозрастном сосняке связано со значительным участием в формировании современных запасов фитодетрита растительного детрита, унаследованного от бывшего насаждения.

4. С возрастом сосняков состав фитодетрита изменяется: увеличивается доля лесной подстилки, по мере созревания древостоев снижается масса крупных древесных остатков, вновь нарастая в распадающемся перестойном сосняке.

5. Прирост фитомассы достигает максимальных величин в молодняке (56 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) и с возрастом снижается, составляя 24 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> в перестойном сосняке.

6. Гетеротрофное дыхание в условиях сосняков зеленомошного типа, в основном, определяется разложением фитодетрита. Поток  $R_h$  мало изменяется с возрастом древостоя, составляя 24–26.3 ц С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> (или 5–7% от массы разлагающихся остатков). Таким образом, величина чистой экосистемной продукции (NEP) в изучаемых сосняках определяется возрастными изменениями интенсивности продукционных процессов.

7. Молодняк и средневозрастный сосняк зеленомошного типа Енисейской равнины выступают как “сток” для углерода атмосферы; в приспевающем насаждении соотношение интенсивности продукционного и деструкционного процессов практически сбалансированы, перестойное насаждение функционирует как “источник” углекислого газа.

тов в сосново-еловом насаждении средней тайги // Лесоведение. 1982. № 5. С. 3–11.

4. *Вайс А.А., Подвербных С.Г.* Динамика отпада в Среднеобских борах // Лесная таксация и лесоустройство: межвузовский сборник научных трудов. Красноярск: Сиб. технол. ин-т, 1992. С. 60–67.
5. *Ведрова Э.Ф.* Углеродный цикл в сосняках таёжной зоны Красноярского края // Лесоведение. 1998. № 6. С. 3–11.
6. *Ведрова Э.Ф., Мухортова Л.В., Стаканов В.Д.* Цикл углерода в насаждениях разного возраста и состава // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 240–245.
7. *Ведрова Э.Ф., Спиридонова Л.В., Стаканов В.Д.* Круговорот углерода в молодняках основных лесобразующих пород Сибири // Лесоведение. 2000. № 3. С. 40–48.
8. *Габеев В.Н.* Экология и продуктивность сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 1990. 220 с.
9. *Ганжара Н.Ф.* О коэффициенте гумификации и методическом подходе к определению гумусного баланса в почвах // Почвоведение. 1979. № 4. С. 139–146.
10. *Гордина Н.П.* Пространственная структура и продуктивность сосняков Нижнего Енисея. Красноярск: Изд-во КГУ, 1985. 128 с.
11. *Гришина Л.А., Орлов Д.С.* Система показателей гумусного состояния почв // Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1978. С. 42–47.
12. *Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М.* Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977. 304 с.
13. *Кайбияйнен Л.К., Ялынская Е.Е., Софронова Г.И.* Баланс углекислого газа в средневозрастном сосняке черничном // Экология. 1999. № 4. С. 271–275.
14. *Корчагин А.Н.* Определение возраста и длительности жизни мхов и печёночников // Полевая геоботаника. М.: Изд-во АН СССР. 1960. Т. 2. С. 279–314.
15. Круговорот углерода на территории России / Под ред. Заварзина Г.А. М.: Министерство науки и технологий Российской Федерации, 1999. 325 с.
16. *Куваев В.Б., Шахин Д.А., Роденков А.Н., Телешина В.М.* Естественное восстановление сосновых лесов среднего Енисея после рубок (опыт длительного комплексного мониторинга). М.: Ин-т пробл. экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, 2001. 314 с.
17. *Кулагина М.А.* Биологическая продуктивность сосняков и круговорот макроэлементов // Продуктивность сосновых лесов. М.: Наука, 1978. С. 90–178.
18. *Левина В.И.* Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове // Ботан. журн. 1960. Т. 45. № 3. С. 418–423.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской автономной области. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1961. 211 с.
2. *Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Московского университета, 1970. 489 с.
3. *Бобкова К.С., Смоленцева Н.Л., Тужилкина В.В., Артемов В.А.* Круговорот азота и зольных элемен-

19. Моисеев Б.Н., Алфёров А.М., Страхов В.В. Об оценке запаса и прироста углерода в лесах России // Лесн. хоз-во. 2000. № 4. С. 18–19.
20. Молчанов А.А., Смирнов В.В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 101 с.
21. Пономарева В.В., Плотникова Т.А. Методические указания по определению содержания и состава гумуса в почвах (минеральных и торфяных). Л.: Наука, 1975. 105 с.
22. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / Под ред. Заварзина Г.А. М.: Наука, 2007. 305 с.
23. Тарасов М.Е. Методические подходы к определению скорости разложения древесного детрита // Лесоведение. 2002. № 5. С. 32–38.
24. Тейт Р.Ш. Органическое вещество почв. М.: Мир, 1991. 396 с.
25. Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1977. 224 с.
26. Трефилова О.В. Органическое вещество почв сосняков Приенисейской Сибири // Вестник КрасГАУ. 2006. № 12. С. 95–105.
27. Усольцев В.А. Некоторые методические проблемы, связанные с оценкой углерододепонирующей способности лесов // Лесная таксация и лесоустройство. 2005. Вып. 1 (34). С. 134–143.
28. Усольцев В.А., Залесов С.В. Методы определения биологической продуктивности насаждений. Екатеринбург: УрГЛУ, 2005. 147 с.
29. Фокин А.Д. Участие различных соединений растительных остатков в формировании и обновлении гумусовых веществ почвы // Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1978. С. 60–64.
30. Чебакова Н.М., Колле О., Золотухин Д.А., Ллойд Дж., Арнет А., Парфёнова Е.И., Шульце Е.-Д. Годичная и сезонная динамика энерго- и массообмена в сосновом лесу средней тайги // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 252–264.
31. Шарков И.Н., Букреева С.Л., Данилова А.А. Роль легкоминерализуемого органического вещества в стабилизации запасов углерода в пахотных почвах // Сибирский экологический журнал. 1997. № 4. С. 363–368.
32. Шахнович М.П. Изменение общей надземной фитомассы насаждений сосняков лишайниковых бассейна р. Елогуй // Лесная таксация и лесоустройство: межвузовский сборник научных трудов. Красноярск: Краснояр. политехн. ин-т, 1982. С. 56–59.
33. Lambert R.L., Lang G.E., Reiners W.A. Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest // Ecology. 1980. V. 61 (6). P. 1460–1473.
34. Lloyd J., Shibistova O., Zolotoykhin D., Kolle O., Arneeth A., Wirth C., Styles J.M., Tchebakova N.M., Schulze E.D. Seasonal and annual variations in the photosynthetic productivity and carbon balance of a central Siberian pine forest // Tellus. 2002. V. 54B. P. 590–610.
35. Schulze E.-D., Lloyd J., Kelliher F.M., Wirth C., Rebmann C. Productivity of forests in the Eurosiberian boreal region and their potential to act as a carbon sink – a synthesis // Global Change Biology. 1999. V. 5. P. 703–722.
36. Wirth C., Schulze E.-D., Schulze W., Stünzner-Karbe von D., Ziegler W., Miljukowa I.M., Sogatchev A., Varlagin A.B., Panvyorov M., Grigorev S., Kusnetzova W., Siry M., Harges G., Zimmermann R., Vygodskaya N.N. Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots pine forests as controlled by competition and fire // Oecologia. 1999. V. 121. P. 66–80.
37. Wirth C., Czimeczik C.I., Schulze E.-D. Beyond annual budgets: carbon flux at different temporal scales in fire-prone Siberian Scots pine forests // Tellus. 2002. V. 54B. P. 611–630.

## The Annual Carbon Cycle in Green-Moss Pine Forests of the Yenisey Plain

O. V. Trefilova, E. F. Vedrova, V. V. Kuz'michev

The main parameters of the annual carbon cycle were studied in 20-, 55-, 90-, and 250-year-old green moss pine forests of the Yenisey Plain (Zotinskii experimental polygon; 60°53' N, 89°38' E). The total carbon reserves in the stands studied amount to 131–200 t C ha<sup>-1</sup>. In the young forest, the C amounts in the phytomass, phytodetritus and soil humus were 46, 35, and 18%, in the stands of other ages – 66, 23, and 10%, respectively. The intensity of the phytomass increment (*NPP*) decreased with age of the forests and equaled 5.6 t C ha<sup>-1</sup> in the young forest and 2.4 t C ha<sup>-1</sup> in the overmature ones. Thus, the net ecosystem production (*NEP*) was mainly determined by age changes in the *NPP* intensity. The analysis of *NEP* showed that the young forest and the forest of medium age served as a “stock” for atmospheric carbon. In the ripening forest, the intensity of production and destruction processes were practically balanced, and the overmature pine forest functioned as a “source”.