

ОРИГИНАЛЬНЫЕ  
СТАТЬИ

УДК 630\*161.2

**ЭМИССИЯ CO<sub>2</sub> СТВОЛАМИ ЖИВЫХ ДЕРЕВЬЕВ И ВАЛЕЖОМ  
В ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ  
ЮГА-ЗАПАДА ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ\***

© 2011 г. А. Г. Молчанов<sup>1</sup>, Ф. А. Татарин<sup>2</sup>, Ю. А. Курбатова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт Лесоведения РАН  
143030 Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское  
E-mail: a.georgievich@gmail.com

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
119071 Москва, Ленинский просп., 33  
Поступила в редакцию 10.09.2010 г.

Представлены результаты экспериментальных исследований эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности стволов живых деревьев, сухостоя и валежа в еловых лесах юга-запада Валдайской возвышенности, на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (Тверская обл.). Результаты получены на основе прямых измерений потока CO<sub>2</sub> с помощью камерных методов наблюдений. В качестве объектов выбраны два типа ельников – сфагново-черничный и неморальный, различающиеся видовым составом и условиями почвенного увлажнения. Измерения проводились на 10 живых деревьях, 14 стволах валежа и 10 сухостойных деревьях. Результаты исследований позволили количественно оценить сезонную динамику эмиссии CO<sub>2</sub> нефотосинтезирующей частью древостоя в еловых лесах южной тайги, выявить зависимость потоков CO<sub>2</sub> от факторов внешней среды (температуры и влажности воздуха), диаметра ствола и интенсивности роста деревьев, влажности и плотности древесины.

*Эмиссия CO<sub>2</sub>, дыхание стволов, разложение древесины, южная тайга.*

Вопросы, связанные с изучением углеродного баланса природных экосистем, по-прежнему сохраняют свою актуальность. В условиях климатических изменений особую важность приобретают процессы, определяющие потоки CO<sub>2</sub>. В наземных экосистемах основным источником естественного поступления углерода в атмосферу принято считать общее дыхание почвы, определяемое активностью микроорганизмов и дыханием корней. По последним оценкам дыхание почвы составляет 42–76% от общего дыхания экосистемы [13, 14, 22, 23, 39]. В то же время дыхание надземной нефотосинтезирующей части биомассы также играет существенную роль в углеродном балансе природных экосистем. По разным оценкам вклад эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности стволов (дыхание стволов) в общую эмиссию надземной фитомассы лесов составляет от 5 до 22% [13, 22, 23, 33, 39,

40, 41]. Дыхание стволов живых деревьев обычно подразделяется на две составляющие: дыхание роста и дыхание поддержания [10, 30]. Первая часть пропорциональна приросту биомассы, в то время как вторая пропорциональна объему живых тканей. Поскольку скорость роста биомассы определяется фенологией, дыхание роста имеет строгую сезонную изменчивость [30]. Дыхание ствола обычно рассчитывается по отношению к единице его поверхности [21]. Типичным методом измерения дыхания стволов деревьев являются камерные измерения. Следует отметить, что экспериментальные оценки эмиссии CO<sub>2</sub> стволами деревьев, основанные на прямых измерениях эмиссии углерода, малочисленны и кратковременны. Кроме того, при изучении зависимости физиологических показателей от факторов окружающей среды необходимо учитывать сопряженное влияние нескольких факторов одновременно [2]. Оценки годовой эмиссии выполнены, как правило, с привлечением модельных расчетов, основанных на верификации моделей по данным,

\* Работа поддержана РФФИ (08-04-01254а), программой РАН “Биологические ресурсы” и программой Президиума РАН “Биологическое разнообразие”.

полученным в лесах с различным видовым составом пологам, разным классом бонитета и др., что не позволяет распространить полученные зависимости на лесные экосистемы в целом.

Другим важным аспектом изучения эмиссионных процессов является оценка вклада потока CO<sub>2</sub> от разложения валежа или сухостоя. В условиях старовозрастных лесов, подверженных ветровалам, сухостой и валеж могут составлять 10–25% запасов наземной биомассы [8, 9]. Эмиссия CO<sub>2</sub> стволами отмерших деревьев – это гетеротрофное дыхание дереворазрушающих организмов: грибов, бактерий и др. [4–6]. Скорость процессов разложения древесины в целом зависит от условий, обеспечивающих наиболее благоприятную среду для роста этих организмов, в первую очередь от температуры и влажности внутри ствола. Временная зависимость разложения древесины (потери массы) обычно описывается экспоненциальной кривой [11]. Дыхание, связанное с разложением отмерших стволов деревьев, может быть рассчитано двумя основными способами: измерением динамики потери биомассы и прямым измерением потока CO<sub>2</sub> из древесного образца [5, 8, 32]. Оценке разложения древесины посвящено достаточно большое число исследований [7, 9, 15, 16, 19, 20, 24 и др.]. Полученные оценки базируются на косвенных методах определения потерь углерода при разложении путем определения изменения плотности древесины во времени. Прямые измерения, позволяющие оценить непосредственную эмиссию CO<sub>2</sub> от стволов в разной степени разложения, малочисленны [4, 12, 26].

Целью настоящего исследования является оценка зависимости эмиссии CO<sub>2</sub> нефотосинтезирующей наземной биомассы в хвойных лесах запада Валдайской возвышенности от экологических факторов. Для достижения этой цели были решены следующие задачи: (1) измерение дыхания стволов живых деревьев доминирующих видов в двух различных типах ельников; (2) измерение эмиссии CO<sub>2</sub> отмершими стволами деревьев в выбранных типах леса; (3) исследование зависимости эмиссии CO<sub>2</sub> живыми и отмершими стволами от свойств древесины и внешних факторов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ, <http://www.clgz.ru/geo.htm>), который расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности, в пределах Главного (Каспийско-Балтийского) водораздела Русской равнины (Тверская обл.,

**Таблица 1.** Основные таксационные характеристики изученных ельников в ЦЛГПБЗ

Параметр	Ельник	
	сфагново-черничный	сложный
Число деревьев на 1 га	657	530
Участие ели в составе древостоя, %	86.0	53.0
Средний возраст ели, лет	181 ± 35	150 ± 28
Средний диаметр ели, см	23.6 ± 9.0	26.0 ± 12.0
Средняя высота ели, м	18.8 ± 2.0	20.8 ± 8.0
Максимальная высота деревьев, м	24.0	33.0
Суммарный проективный листовой индекс древостоя LAI, м <sup>2</sup> м <sup>-2</sup>	7.7	6.1
Проективный листовой индекс ели, м <sup>2</sup> м <sup>-2</sup>	7.0	4.2
Состав древостоя	9Е1Б+С	6Е2Кл1Б1В+Ос

56°30' с.ш., 33°00' в.д.). В геоморфологическом отношении территория заповедника представляет собой слабо всхолмленную равнину. Абсолютные отметки высот колеблются от 220 до 280 м. Широкое распространение на плоской водораздельной равнине покровных суглинков со слабой водопроницаемостью в сочетании с избыточным увлажнением способствует развитию поверхностного заболачивания. Природный комплекс заповедника типичен для южно-таежной подзоны и представлен в основном ельниками (47% площади). Около 6% площади заповедника занимают верховые сфагновые болота.

В качестве экспериментальных объектов исследования были выбраны два типа ельников, различающихся видовым составом и условиями увлажнения [25, 31, 38] (табл. 1). Древостой первого экспериментального участка, типичного для ельников сфагновых, на 86% состоит из ели (*Picea abies* (L.) Karst), на 14% – из березы (*Betula pubescens*), с небольшой примесью сосны (*Pinus sylvestris* L.). Напочвенный покров представлен *Vaccinium myrtillus* и мхами (*Sphagnum girgensohnii*, *S. magellanicum*). Для участка характерен очень высокий уровень грунтовых вод. Почвы на участке торфянисто-подзолистые глееватые с большим запасом органического вещества в разных стадиях разложения. Данный экспериментальный участок мы классифицировали как сфагново-черничный ельник.

Второй участок расположен на хорошо дренированном пологом склоне с относительно глубоким уровнем залегания грунтовых вод, в 2 км от первого экспериментального участка и относится к еловым лесам неморального типа. Древостой на 53% состоит из ели, на 18% из клена (*Acer platanoides*), с небольшой примесью березы, осины (*Populus tremula*), вяза (*Ulmus glabra*), и липы. Травяная растительность представлена *Milium effusum*, *Festuca altissima*, *Pulmonaria obscura*, *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*, *Glechoma hederacea*, *Hepatica nobilis*, *Asarum europaeum*. Почвы на участке слабодерново-палевоподзолистые, гумусовый горизонт не превышает 5–10 см. Мы классифицировали этот ельник как сложный (неморальный).

Измерения эмиссии  $\text{CO}_2$  с поверхности живых и отмерших стволов ( $R_w$ ) проводились на одних и тех же экспериментальных площадках в течение вегетационного сезона 2002 и 2003 гг. В общей сложности было выполнено пять серий измерений, каждая из которых длилась 6–7 дней. Основное внимание в 2002 г. уделялось эмиссии  $\text{CO}_2$  валежом в разной степени разложения, в то время как в 2003 г. исследования были сосредоточены на измерении эмиссии  $\text{CO}_2$  стволами живых и сухостойных деревьев. Всего измерения проводились на 34 стволах, включая 10 живых деревьев (три ели, одну березу и один клен в сложном ельнике, четыре ели и одну березу в сфагновом ельнике), 14 стволов валежа (по семь на каждой пробной площади) и 10 сухостойных деревьев (по пять на каждой пробной площади).

Лето 2002 г. было засушливым [34, 35]: сумма осадков с мая по сентябрь составила лишь 38% (146 мм) от многолетнего среднего значения, а средняя температура за тот же период (14.1 °C) на 0.9 °C превышала многолетнее среднее значение. Июль и август были самыми сухими и жаркими месяцами вегетационного сезона. Сумма осадков и средняя температура воздуха за эти месяцы составили 12.1 мм и 17.7 °C, или 10 и 113% соответственно от их многолетних средних значений. Количество осадков вегетационного сезона 2003 г. значительно превышало многолетние средние величины. Сумма осадков с мая по сентябрь составила 527 мм при среднем многолетнем значении 388 мм, причем самыми дождливыми были июль и август.

Основная часть измерений проводилась с использованием газоанализатора “Кедр” (Москва), работающего по дифференциальной схеме с точностью  $\pm 10$  ppm: через обе кюветы газоанализатора проходит поток воздуха, опытного и контрольно-

го, газоанализатор дает сигнал, равный разности концентрации  $\text{CO}_2$  в этих потоках. Исследования газообмена были выполнены по открытой схеме, т.е. воздух из камеры или атмосферы рядом с камерой (контроль) прокачивался насосом через газоанализатор и выбрасывался в атмосферу. На коре выбранных модельных деревьев на высоте 1.3 м на северной стороне закреплялись камеры из прозрачной полиэтиленовой пленки площадью от 150 до 650 см<sup>2</sup>, установленные на валиках из пластилина высотой 1 см. В камере были сделаны два отверстия, через одно из которых воздух откачивался в газоанализатор, а через другое поступал из атмосферы. Показания газоанализатора регистрировались каждые 20 с логгером (EMS, Чехия) одновременно с температурой почвы и воздуха, влажностью воздуха и разностью температур воздуха и коры. Газообмен  $\text{CO}_2$  рассчитывался по формуле:

$$R_w = \frac{(C_b - C_{control})F}{S\alpha},$$

где  $R_w$  – газообмен  $\text{CO}_2$  (мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>),  $C_b$  и  $C_{control}$  – концентрации  $\text{CO}_2$  в камере и окружающем воздухе вблизи камеры, соответственно (мг л<sup>-1</sup>),  $F$  – поток воздуха через камеру (л ч<sup>-1</sup>),  $S$  – площадь поверхности ствола в камере (м<sup>2</sup>) и  $\alpha = 0.0063$  – постоянный коэффициент.

В сентябре и октябре 2003 г. наряду с “Кедром” использовался газоанализатор Li-6262 (Li-Cor Inc., USA), работающий по аналогичной схеме. Для определения соотношения их показаний было проведено 50 измерений двумя газоанализаторами, подсоединенными последовательно к одной и той же камере, после чего они использовались самостоятельно на различных модельных деревьях. Зависимость показаний между газоанализаторами выглядит следующим образом (мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>):  $R_{Li} = 0.9805 R_{Kedr} + 0.0321$ ,  $R^2 = 0.9314$ . Таким образом, оба газоанализатора давали близкие результаты.

После окончания измерений дыхания из всех модельных мертвых деревьев были взяты образцы древесины для определения ее плотности и влажности. Объем образца, необходимый для определения его плотности, измерялся путем погружения его в воду и измерения объема вытесненной воды. Влажность древесины рассчитывалась как:

$$W = \frac{Mf - Md}{Mf},$$

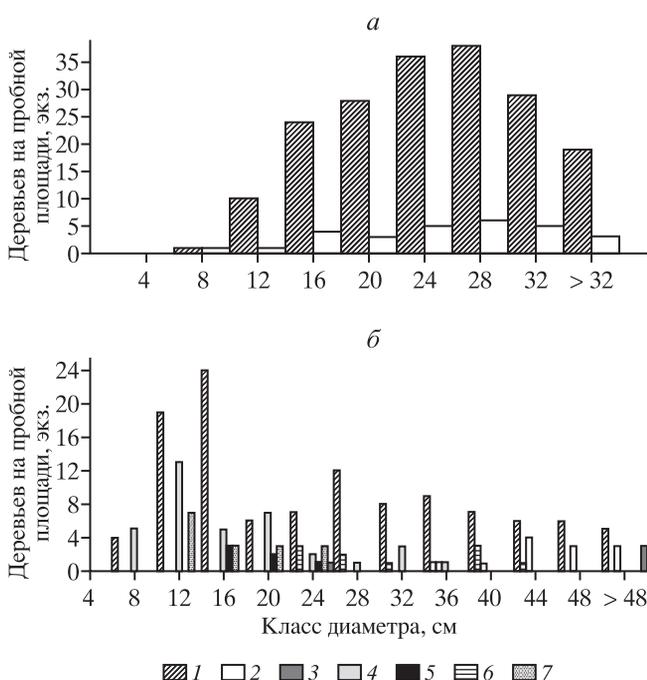
где  $Mf$  и  $Md$  – соответственно свежая и абсолютная сухая масса образца. Сухая масса измерялась

после сушки образца в сушильном шкафу при температуре 105 °С.

Таксационные характеристики были получены на пробных площадях размером 0.28 га в сфагново-черничном ельнике и 0.5 га в сложном ельнике.

На обеих пробных площадях в 2002 г. были измерены диаметры всех живых и сухостойных деревьев на высоте груди (ДВН) (рис. 1). С 2003 г. на пробных площадях также проводились измерения радиального прироста деревьев при помощи ленточных дендрометров. Прирост ствола ( $ds/dt$ ) оценивался в мм<sup>2</sup> день<sup>-1</sup>.

Была исследована зависимость газообмена ( $R_w$ ) от различных характеристик выбранного объекта – видовой принадлежности дерева, диаметра ствола на высоте 1.3 м, температуры ( $T_{air}$ ) и влажности ( $RH$ ) воздуха, для сухостоя и валежа также от влажности и плотности древесины, визуальной определяемой стадии разложения и наличия коры. Зависимость исследовалась с помощью нелинейной регрессии для численных независимых переменных и с помощью множественного дисперсионного анализа (ANOVA) для качественных переменных (древесная порода, стадия разложения, состояние коры).



**Рис. 1.** Распределение деревьев по классам диаметра на пробных площадях в ельниках сфагново-черничном (а) и сложном (б): 1 – ель, 2 – береза, 3 – вяз, 4 – клен, 5 – липа, 6 – рябина, 7 – осина.

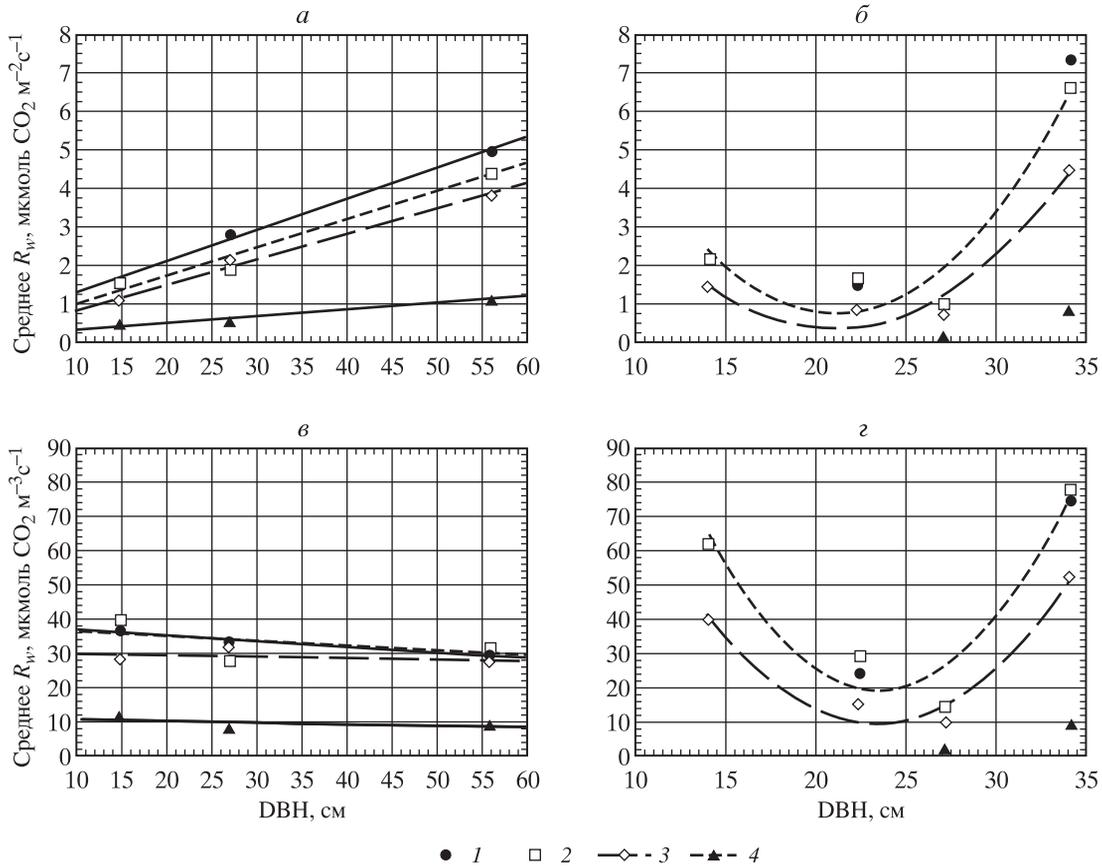
## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Эмиссия CO<sub>2</sub> стволами живых деревьев.* Средняя за серию эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности стволов живых деревьев существенно не менялась с июня до начала августа 2003 г, но к середине сентября она уменьшилась примерно в 1.6 раза в сфагново-черничном ельнике и примерно в 1.3 раза в сложном ельнике. С середины сентября до середины октября дыхание сократилось еще в 3–5 раз. Значимых различий дыхания живых стволов деревьев близких диаметров между пробными площадями не наблюдалось. В августе 2002 г. в условиях засухи эмиссия CO<sub>2</sub> стволов ели была в 4–6 раз меньше, чем в тот же период влажного 2003 г., при этом дыхание стволов березы в августе 2002 и 2003 гг. было близким. Низкое дыхание березы в сложном ельнике в августе 2003 г. может объясняться, во-первых, высокими дневными температурами воздуха в этот период (20–27 °С), по сравнению с другими периодами наблюдений (до 20 °С), а, во-вторых, изменением состояния модельной березы – в 2004 г. ее рост сильно замедлился, а к 2007 г. она засохла.

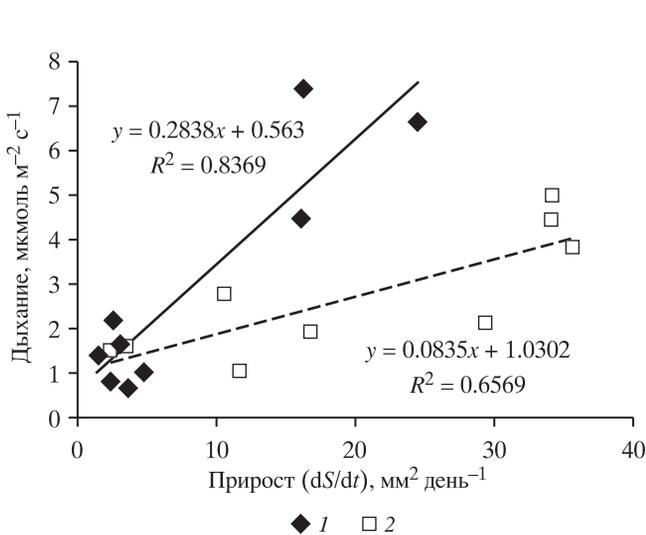
Средняя за серию эмиссия CO<sub>2</sub> на единицу поверхности ствола живых деревьев в сложном ельнике имела строгую линейную зависимость от ДВН (рис. 2а). В сфагновом ельнике эта зависимость носила нелинейный характер (рис. 2б): все модельные деревья, кроме дерева I класса роста (диаметр ствола от 15 и до 27 см), имели близкие значения дыхания (табл. 2). В сложном ельнике в этом диапазоне диаметров эмиссия CO<sub>2</sub> изменилась довольно существенно, в 1.3 раза. Зависимость эмиссии CO<sub>2</sub>, рассчитанной на единицу объема ствола, от ДВН в сложном ельнике была слабой, причем убывающей, а в сфагново-черничном ельнике она была нелинейной, с минимумом у елей среднего диаметра (рис. 2, в, г).

Зависимость эмиссии CO<sub>2</sub> стволов деревьев от годовичного прироста у деревьев в разных типах леса представлена на рис. 3. Из рисунка видно, что с увеличением годовичного прироста дыхание в более продуктивном древостое увеличивается в значительно большей степени, чем в заболоченном. При этом деревья с незначительным приростом в обоих типах леса по дыханию различаются несущественно.

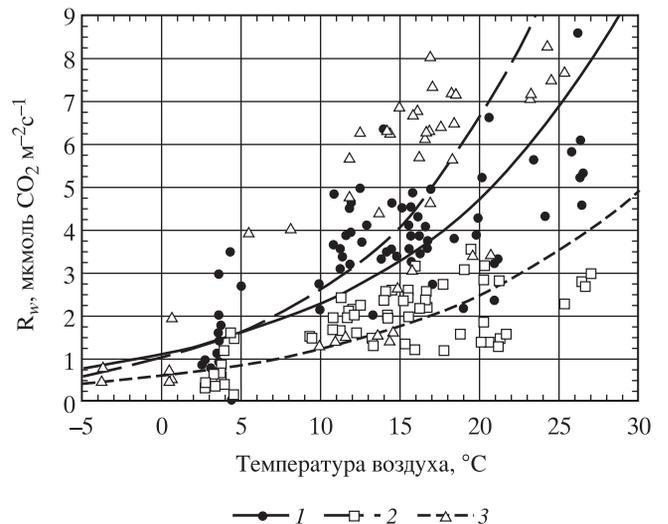
Положительная зависимость дыхания от температуры наблюдалась для всех живых деревьев ели. В сложном ельнике она была значительной ( $0.5 < R^2 < 0.6$ ) для всех модельных деревьев (рис. 4). С июня по начало августа и с изменением температуры от 10 до 20 °С дыхание возрастало примерно в 2 раза, коэффициент  $Q_{10}$  для различ-



**Рис. 2.** Средняя на дерево и серию измерений эмиссия CO<sub>2</sub> стволов живых деревьев в сложном (а, в) и сфагново-черничном (б, г) ельниках в 2003 г. а, б – эмиссия CO<sub>2</sub> рассчитана на единицу поверхности ствола, в, г – на единицу объема ствола; 1 – июнь, 2 – август, 3 – сентябрь, 4 – октябрь.



**Рис. 3.** Зависимость дыхания ствола от скорости прироста площади его сечения в двух типах леса: 1 – сфагново-черничный ельник, 2 – сложный ельник.



**Рис. 4.** Примеры температурных зависимостей дыхания стволов живых деревьев в 2003 г.: 1, 2 – сложный ельник; 3 – сфагново-черничный ельник.

**Таблица 2.** Средние за серию и по модельным деревьям значения эмиссии CO<sub>2</sub> стволами живых деревьев

Порода	ДВН, см	Класс роста	Средняя эмиссия CO <sub>2</sub> , мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> (±ст. ошибка)				
			2–9 августа 2002	4–8 июня 2003	29 июля – 05 августа 2003	10–17 сен- тября 2003	16–22 ок- тября 2003
Сложный ельник							
Ель*	55.9	I	1.57 (±0.02)	4.97 (±0.15)	4.44 (±0.41)	3.82 (±0.21)	1.13 (±0.19)
Ель	27.1	III	–	2.79 (±0.14)	1.92 (±0.16)	2.14 (±0.10)	0.58 (±0.11)
Ель	14.8	V	–	1.59 (±0.14)	1.49 (±0.17)	1.04 (±0.07)	0.43 (±0.11)
Береза*	30.2	II	0.98 (±0.01)	5.29 (±0.21)	0.81 (±0.15)	3.10 (±0.31)	–
Клен*	20	IV	0.79 (±0.02)	–	–	–	–
Сфагново-черничный ельник							
Ель	14.0	IV	–	–	2.19 (±0.24)	1.41 (±0.17)	–
Ель*	22.3	III	0.15 (±0.01)	1.54 (±0.24)	1.67 (±0.58)	0.82 (±0.16)	–
Ель	34.0	I	–	7.41 (±0.68)	6.66 (±0.44)	4.49 (±0.57)	0.86 (±0.23)
Ель	27.1	II	–	–	1.03 (±0.07)	0.66 (±0.05)	0.17 (±0.04)
Береза	29.4	I	–	4.647 (±0.35)	–	–	–

\* Деревья, обследованные в 2002 г.

ных деревьев составлял от 2.0 до 2.1. В сфагновом ельнике значимая температурная зависимость газообмена наблюдалась только у двух доминантных модельных деревьев I и II класса роста с Q<sub>10</sub>, равным 2.5 и 2.1, соответственно. При этом у двух субдоминантных деревьев эта зависимость была слабой (R<sup>2</sup> < 0.05). В отличие от ели, у модельных берез температурная зависимость эмиссии CO<sub>2</sub> стволами была немонотонной с максимумом примерно при 12–14 °С. Дневной ход эмиссии CO<sub>2</sub> возрастал до 20–21 ч у всех модельных деревьев, т.е. на протяжении светлого времени суток снижения дыхания не наблюдалось. Это, по-видимому, связано с тем, что температура ствола к этому времени не успевала существенно снизиться.

*Эмиссия CO<sub>2</sub> сухостоем.* Эмиссия CO<sub>2</sub> различными стволами сухостоя характеризовалась значительно большей изменчивостью по сравнению с дыханием живых стволов. Так, в пределах одной серии измерений и одного типа леса максимум и

минимум из средних за серию и для модельного дерева значений эмиссии CO<sub>2</sub> стволами сухостоя различались в разных сериях и типах леса от 1.2 до 577 раз (в среднем в 114 раз) (табл. 3). В то же время у живых стволов эти показатели различались в разных сериях и типах леса от 2.6 до 6.7 раз (в среднем в 4.8 раз) (табл. 2).

В отличие от живых деревьев, максимум эмиссии CO<sub>2</sub> стволами сухостойных деревьев был достигнут во второй половине сезона: в августе (сфагново-черничный ельник) или в сентябре (сложный ельник, табл. 3). Наиболее резкое увеличение эмиссии CO<sub>2</sub> наблюдалось в сентябре в сложном ельнике у двух наибольших по диаметру сухостойных деревьев. В октябре эмиссия CO<sub>2</sub> уменьшилась, достигнув значений, близких к июньским.

Зависимость эмиссии CO<sub>2</sub> от ДВН была нелинейной в двух типах исследуемых ельников

**Таблица 3.** Средняя за серию измерений и по модельным деревьям эмиссия CO<sub>2</sub> стволами сухостойных деревьев.

Порода	ДВН, см	Плот- ность, г · см <sup>-3</sup>	Влаж- ность, %	Средняя эмиссия CO <sub>2</sub> , мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> (±ст. ошибка)				
				2–9 августа 2002	4–8 июня 2003	29 июля – 05 августа 2003	10–17 сентября 2003	16–22 октября 2003
Сложный ельник								
Ель	41.5	0.542	30.33	–	6.34 (±0.40)	9.55 (±0.79)	27.12 (±2.13)	9.61 (±1.45)
Ель	27.1	0.657	16.13	–	0.93 (±0.05)	0.57 (±0.09)	0.64 (±0.06)	0.50 (±0.08)
Ель*	8.9	0.626	23.66	0.06 (±0.01)	0.12 (±0.01)	0.43 (±0.05)	0.12 (±0.02)	0.12 (±0.03)
Ель	13.7	0.505	23.61	–	–	0.19 (±0.04)	0.57 (±0.08)	0.63 (±0.07)
Сфагново-черничный ельник								
Ель	19.7	0.606	22.35	–	1.03 (±0.16)	5.85 (±0.25)	4.88 (±0.69)	1.09 (±0.14)
Ель*	9.4	0.531	21.15	0.06 (±0.01)	0.07 (±0.04)	0.28 (±0.03)	0.06 (±0.03)	–
Ель	27.1	0.518	32.31	–	–	2.38 (±0.07)	2.42 (±0.16)	0.93 (±0.05)
Ель	17.7	0.439	34.33	–	–	0.10 (±0.03)	0.72 (±0.08)	–
Ель	10.5	0.620	27.69	–	–	0.14 (±0.04)	0.09 (±0.03)	–

\* Деревья, обследованные в 2002 г.

(рис. 5). В сложном ельнике эмиссия CO<sub>2</sub> была близка к нулю для сухостойных деревьев с ДВН от 10 до 30 см, затем резко возрастала более чем в 10 раз при дальнейшем увеличении ДВН. Аналогичная ситуация, хотя и менее выраженная, наблюдалась и в сфагново-черничном ельнике. Температурная зависимость эмиссии CO<sub>2</sub> у сухостоя в обоих ельниках была слабой, выраженной только у отдельных деревьев.

*Эмиссия CO<sub>2</sub> валежом.* Средняя эмиссия CO<sub>2</sub> валежом, как и сухостоем, отличалась высокой изменчивостью между модельными деревьями.

Дисперсионный анализ показал значимую зависимость эмиссии CO<sub>2</sub> от всех принятых во внимание переменных: древесной породы, состояния коры и стадии разложения. Самой важной из этих характеристик оказалось состояние коры: критерий Фишера  $F$  составил 111 и 1450, соответственно, для сфагново-черничного и сложного ельников. Эмиссия CO<sub>2</sub> у образцов с корой была в 3–7 раз выше, чем у образцов без коры. Очень высо-

кое значение эмиссии CO<sub>2</sub> у березового образца с поврежденной корой, очевидно, объясняется его высокой влажностью (табл. 4), вызванной накоплением воды под корой. Стадия разложения оказывала меньшее воздействие на эмиссию CO<sub>2</sub>:  $F$  составил 40 и 56, соответственно, для сфагнового и сложного ельников с максимальной эмиссией на 3-й и 4-й стадиях. Влияние древесной породы было наименьшим ( $F = 12$ ), причем эмиссия CO<sub>2</sub> была выше у березы, чем у ели. На высокую скорость разложения древесины березы указывают, в частности, результаты повторных измерений эмиссии CO<sub>2</sub> у березы, упавшей в июне 2002 г.: через 1.5 месяца после падения дерева эмиссия CO<sub>2</sub> была 0.69 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>, а спустя год она возросла более чем в 10 раз (табл. 4). В то же время эмиссия CO<sub>2</sub> осинной, упавшей одновременно с березой, возросла за год лишь в 1.7 раза.

Влажность древесины валежа ( $M$ ) не влияла на эмиссию CO<sub>2</sub> при значениях менее 45%. При  $M$  больше 45%, по мере роста данной величины,

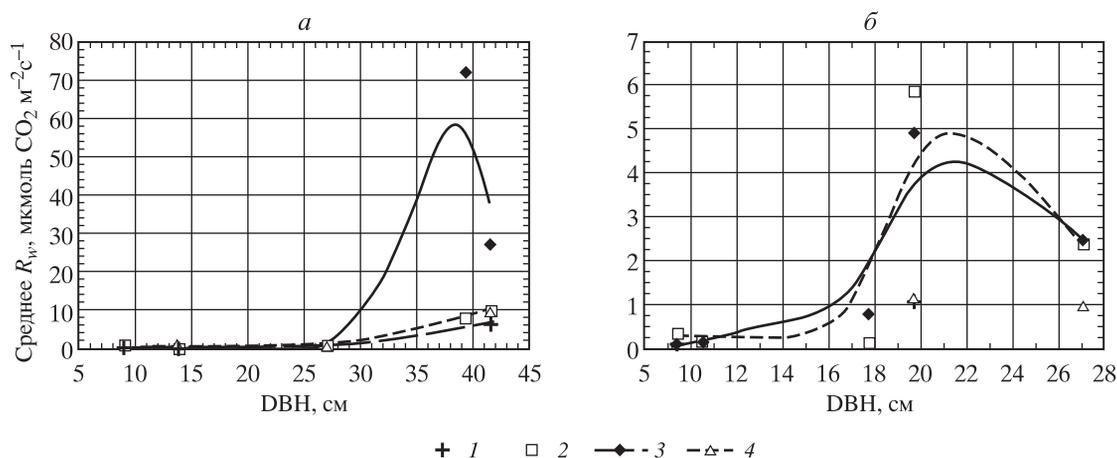


Рис. 5. Зависимость средней за серию и среди модельных деревьев эмиссии CO<sub>2</sub> стволами сухостойных деревьев от диаметра на высоте 1.3 м в сложном (а) и сфагновом (б) ельниках: 1 – июнь, 2 – август, 3 – сентябрь, 4 – октябрь.

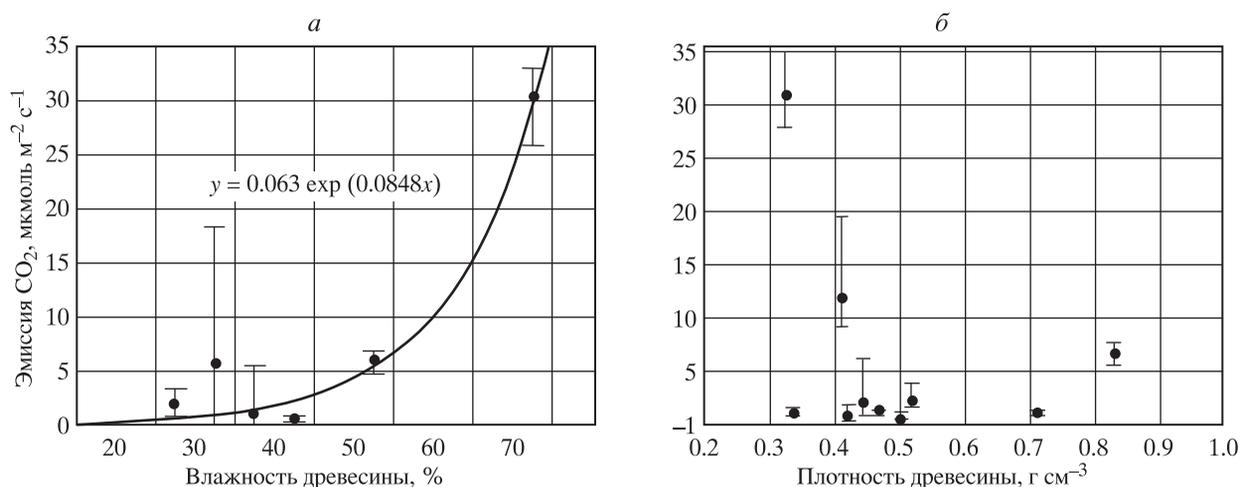


Рис. 6. Зависимость средней эмиссии CO<sub>2</sub> валежом от влажности (а) и плотности (б) древесины. Диапазоны соответствуют 0.95(Min-Max).

эмиссия CO<sub>2</sub> начинала резко возрастать (рис. 6). Эмиссия CO<sub>2</sub> отрицательно зависела от плотности древесины ( $\rho$ ) только при  $\rho < 0.42$  г см<sup>-2</sup> и не зависела при более высоких значениях. В отличие от живых и сухостойных деревьев, зависимости эмиссии CO<sub>2</sub> от диаметра валежа не наблюдалось.

Положительная зависимость эмиссии CO<sub>2</sub> от температуры воздуха наблюдалась только для березы и осины, подвергшихся вывалу, непосредственно перед началом периода измерений.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонный ход дыхания стволов, начиная с июня, характеризовался монотонным снижением, примерно одинаковым в обоих типах леса. Сезонный ход радиальных приростов в течение лета был более стабилен, хотя некоторая тенденция их снижения прослеживается.

Зависимости интенсивности дыхания ствола от его диаметра посвящено большое число исследований. Однако полученные результаты не всегда однозначны, в первую очередь, из-за разных способов расчета эмиссии, вследствие применения различных методик исследования, сезонного развития растительности, а также выбранных для эксперимента объектов. В целом установлено [28, 29, 36], что в расчете на единицу массы интенсивность дыхания уменьшается по мере увеличения диаметра ствола, что соответствует и нашим данным по оценке эмиссии в сложном ельнике (рис. 2). Эта зависимость, выражаемая гиперболой [17], отражает закономерное снижение доли участия живых клеток в массе ствола и коры с увеличением возраста дерева и диаметра его ствола. В расчетах эмиссии CO<sub>2</sub> на боковую поверхность ствола в целом различия между деревьями разного диаметра могут отсутствовать

**Таблица 4.** Средняя за серию измерений и по модельным деревьям эмиссия CO<sub>2</sub> стволами валежа

Порода	Диаметр, см	Стадия разложения*	Состояние	Плотность, г см <sup>-3</sup>	Влажность, %	Средняя эмиссия CO <sub>2</sub> , мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> (±ст. ошибка)	
						2–9 августа 2002	4–8 июня 2003
Сложный ельник							
Береза	28	3	с корой	0.83	52.88	6.18 (±0.07)	–
Береза	29	3	Поврежденная кора	0.32	70.84	31.16 (±0.27)	34.64
Береза		3	без коры	–	–	0.88 (±0.05)	–
Береза	42.7	1	упало в июне 2002	0.71	38.52	0.69 (±0.02)	8.44 (±0.18)
Осина	67.5	1	упало в июне 2002	–	–	0.70 (±0.01)	1.21 (±0.19)
Ель	12	2	с корой	–	–	0.43 (±0.03)	–
Ель	10	2	без коры	0.42	–	0.13 (±0.02)	–
Сфагновый ельник							
Ель	16	4	с корой	0.41	34.63	12.45 (±0.26)	–
Ель	18	4	без коры	0.52	27.22	2.20 (±0.06)	–
Ель	19	5	покрыто мхами	–	–	2.09 (±0.06)	–
Ель	7	2	без коры	–	–	0.16 (±0.06)	–
Ель	12	4	без коры	0.33	32.32	0.62 (±0.02)	–
Ель	23	3	с корой	0.44	35.68	0.80 (±0.03)	–
Ель	25	3	без коры	0.50	22.90	0.08 (±0.01)	–

\* Использовалась следующая классификация по стадиям разложения: 1 – свежееупавшие деревья, на которых еще остались листья; 2 – деревья без листьев, но с сохранившимися побегами последних лет; 3 – сохранились только ветви без побегов; 4 – сохранился только ствол без ветвей; 5 – ствол покрыт мхами, но еще отличим от почвы [7].

[3, 17, 18, 27] или дыхание увеличивается с увеличением диаметра ствола [36]. Результаты наших исследований подтвердили выявленные закономерности. Следует также отметить, что дыхание роста зависит от прироста дерева по диаметру. Иногда деревья малого диаметра имеют прирост по диаметру больше, чем деревья большего диаметра ствола (рис. 3). Это также усложняет зависимость дыхания стволов живых деревьев от диаметра.

Наряду с диаметром ствола интенсивность дыхания может быть обусловлена и размерами кроны [10]. В наших исследованиях в сфагново-черничном ельнике отмечены небольшие различия между дыханием деревьев II–IV классов роста. Однако дерево I класса дышит намного интенсивнее, чем остальные деревья. По-видимому, это характерно для низкостелатных насаждений.

В сложном ельнике изменение температурной зависимости дыхания с изменением класса роста более равномерно (рис. 4). По абсолютной величине среднее дыхание дерева I класса роста в сфагново-черничном ельнике оказалось в 1.5 раза выше, чем в сложном ельнике. Их абсолютные приросты по диаметру были примерно одинаковыми, но поскольку дерево в сфагново-черничном ельнике было в 1.7 раза тоньше, то его относительный прирост был больше. Этим, по-видимому, и объясняется большее дыхание дерева I класса роста в сфагново-черничном ельнике по сравнению с деревом того же класса роста в сложном ельнике. У деревьев остальных классов роста в сложном ельнике дыхание было несколько интенсивнее чем в сфагново-черничном, что также, видимо, объясняется скоростью роста. В сфагново-черничном ельнике деревья I класса роста по сравнению с остальными деревьями

имели прирост по диаметру значительно больше. Деревья II–IV классов роста в сфагново-черничном ельнике имели интенсивность дыхания ниже, чем в сложном ельнике, их прирост по диаметру также оказался ниже. Аналогичные данные приведены в работе Ю.Л. Цельникер с соавторами [10, 37] для сосны. Г.А. Забугой [1] получено, что дыхательные затраты ствола тесно связаны с энергией роста дерева. Из их данных также видно, что деревья I класса имеют интенсивность дыхания почти в 2 раза выше, чем деревья II класса, и более чем в 4 раза выше по сравнению с деревьями III и IV классов роста.

Эмиссия CO<sub>2</sub> сухостоем в сложном ельнике резко возрастала у деревьев большого диаметра. Это может объясняться тем, что древесина деревьев большого диаметра содержит, по сравнению с субдоминантными деревьями, больше паренхиматических тканей, относительно более влажных и легче подверженных гниению. Это подтверждается нашими измерениями: у больших деревьев плотность древесины была обычно меньше, а влажность – больше, чем у деревьев меньшего диаметра (табл. 2).

**Выводы.** Таким образом, из литературных данных и результатов наших исследований следует, что в основном дыхание ствола обусловлено интенсивностью роста дерева по диаметру. По нашим данным эта закономерность сохраняется независимо от того, в каком типе леса дерево находится.

Проведенные исследования выявили зависимость газообмена у живых стволов деревьев от температуры воздуха, а также от сезонного хода и интенсивности роста дерева. У сухостойных деревьев и валежа эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности ствола зависит не только от температуры, но также от плотности и влажности древесины. Для валежа самой значимой причиной воздействия на эмиссию CO<sub>2</sub> оказалось состояние коры, а стадия разложения оказывала меньшее воздействие на эмиссию CO<sub>2</sub>. При влажности древесины валежа меньше 45% отсутствует зависимость между эмиссией CO<sub>2</sub> и влажностью, но при влажности, превышающей 45%, эмиссия CO<sub>2</sub> резко возрастает с увеличением влажности древесины. Эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности валежа зависит от плотности древесины только при плотности меньше 0.42 г см<sup>-2</sup> и не зависит при более высокой плотности. В отличие от живых и сухостойных деревьев, зависимости эмиссии CO<sub>2</sub> от диаметра валежа не наблюдалось.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Забуга Г.А.* Оценка общих дыхательных затрат на дыхание стволов соснового древостоя // Лесоведение. 1993. № 1. С. 60–66.
2. *Катрушенко И.В.* О сопряженном влиянии температуры и освещенности на фотосинтез подростка ели // Лесоведение. 1976. № 5. С. 51–55.
3. *Кулл О., Фрей Т.* О дыхании ствола ели европейской // Лесоведение. 1984. № 6. С. 47–52.
4. *Малкина И.С., Якшина А.М., Цельникер Ю.Л.* Связь выделения CO<sub>2</sub> стволом с газообменом листьев дуба // Физиология растений. 1985. Т. 32. Вып. 4. С. 769–776.
5. *Мухин В.А., Воронин Ю.П.* Микогенное разложение древесины и эмиссия углерода в лесных экосистемах // Экология. 2007. № 1. С. 24–29.
6. *Мухин В.А., Воронин Ю.П., Сухарева А.В.* Температурная шкала CO<sub>2</sub> эмиссионной активности трутовых грибов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Сборник матер. VII Междунар. Конф. (г. Пермь, 7–13 сентября 2009). Пермь: Пермский гос. пед. ун-т, 2009. С. 138 – 141.
7. *Стороженко В.Г.* Длительность разложения отпада в древостоях южной лесостепи // Лесоведение. 2000. № 3. С. 36–39.
8. *Стороженко В.Г.* Показатели древесного отпада в коренных ельниках таежной зоны Русской равнины // Грибные сообщества лесных экосистем. Москва–Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2004. Т. 2. С. 221–238.
9. *Тарасов М.Е.* Методологические подходы к оценке скорости разложения древесного детрита // Лесоведение. 2002. № 5. С. 32–38.
10. *Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г.* Рост и газообмен CO<sub>2</sub> у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
11. *Эманиел Х.М., Кнорре Д.Г.* Курс химической кинетики. М.: Высш. шк., 1969. 432 с.
12. *Якшина Ф.М., Аветисян Е.А.* О газообмене ствола сосны обыкновенной в Подмосковье // Лесоведение. 1982. № 6. С. 47–54.
13. *Goulden M.L., Munger J.W., Fan S.-M., Daube B.C., Wofsy S.C.* Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy // Global Change Biol. 1996. V. 2. P. 169–182.
14. *Hamilton J.G., DeLucia E.H., George K., Naidu K.G.S.L., Finz A.C., Schlesinger W.H.* Forest carbon balance under elevated CO<sub>2</sub> // Oecologia. 2002. V. 131. P. 250–260.
15. *Harmon M.E., Sexton J.* Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems // US LTER Publication. Network Office, Univ. of Washington. Seattle, WA, USA. 1996. № 20. 73 p. Available at <http://www.lternet.edu/documents/Publications/woodydetritus/>.

16. *Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack K. Jr., Cummins K.W.* // Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // *Adv. Ecol. Res.* 1986. V. 1. P. 133–302.
17. *Kira T.* A rational method for estimating total respiration of trees and forests stand // *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level* / Ed. by F.E. Eckardt. – Paris UNESCO 1968. P. 399–407.
18. *Krankina O.N., Harmon M.E.* Dynamics of the dead wood carbon pool in the northwestern Russian boreal forest // *Water Air Soil Pollut.* 1995. V. 82. P. 227–238.
19. *Krankina O.N., Harmon M.E., Griazkin A.V.* Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level // *Can. J. For. Res.* 1999. V. 29. P. 20–32.
20. *Kunstle E., Mitscherlich G.* Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Michbestand im Schwarzwald // *Allgem. Forst- und Jagdzeitung.* 1975. V. 146. P. 45–63.
21. *Landsberg J.J.* *Physiological Ecology of Forest production.* N.Y.: Academic press, 1986. 198 p.
22. *Lavigne M.B., Ryan M.G., Anderson L.* Comparing nocturnal eddy covariance measurements to estimates of ecosystem respiration made by scaling chamber measurements at six coniferous boreal sites // *J. Geophys. Res.* 1997. V. 102. N. 28. P. 977–985.
23. *Law B.E., Ryan M.G., Anthoni P.M.* Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem // *Global Change Biol.* 1999. V. 5. P. 169–182.
24. *Lehtonen A., Cienciala E., Tatarinov F., Makipaa R.* Uncertainty estimation of biomass expansion factors for Norway spruce in the Czech Republic // *Ann. For. Sci.* 2007. V. 64. P. 133–140.
25. *Milyukova I.M., Kolle O., Varlagin A.V., Vygodskaya N.N., Schultze E.-D., Lloyd J.* Carbon balance of a southern taiga spruce stand in European Russia // *Tellus. Series B.* 2002. V. 54. N 5. P. 429–442.
26. *Nagel L.* Assessing the contribution of dead wood to ecosystem respiration in the UMBS forest: field observations // *Univ. of Michigan.* 2006. Available at <http://hdl.handle.net/2027.42/55111>.
27. *Negisi K.* Respiration of trees // *Primary product. Jap. Forests.* Tokyo, 1977. V. 16. P. 86–99.
28. *Oochata S., Shidei T.* Seasonal changes in respiratory rate of stems and their growth // *Bull. Kyoto Univ. Forests.* 1972. V. 43. P. 63–72.
29. *Ryan M. G.* Growth and maintenance respiration in stems of *Pinus contorta* and *Picea engelmannii* // *Can. J. For. Res.* 1990. V. 20. P. 48–57.
30. *Ryan M.G., Lavigne M.B., Gower S.T.* Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate // *J. Geophys. Res.* 1997. V. 102. P. 28871–28883.
31. *Schultze E.-D., Vygodskaya N.N., Tchebakova N.M., Czimeczik C.I., Kozlov D.N., Lloyd J., Mollicone D., Parfenova E., Sidorov K.N., Varlagin A.V., Wirth C.* The Eurosiberian transect: an introduction to the experimental region // *Tellus. Series B.* 2002. V. 54. № 5. P. 421–428.
32. *Scott N.A., Brown S.* Measuring the Decomposition of Down Dead-Wood // *Field Measurements for Forest Carbon Monitoring.* New York: Springer Netherlands, 2008. P. 113–126.
33. *Shibistova O., Lloyd J., Zrazhevskaya G., Arneth A., Kolle O., Knohl A., Astrakhantceva N., Shijneva I., Schmerler J.* Annual ecosystem respiration budget for a *Pinus sylvestris* stand in central Siberia // *Tellus, Series B.* 2002. V. 54. N 5. P. 568–589.
34. *Tatarinov F., Bochkarev Yu., Oltchev A., Nadezhdina N., Cermak J.* Effect of contrasting water supply on the diameter growth of Norway spruce and aspen in mixed stands: a case study from the southern Russian taiga // *Ann. of For. Sci.* 2005. V. 62. P. 1–10.
35. *Tatarinov F., Kozlov D., Shibistova O., Santruckova H., Varlagin A., Kurbatova J., Puzachenko M., Milyukova I., Fedyaeva M., Orlov T., Sogachev A., Lloyd J.* Space variability of soil respiration in Central Russian southern taiga forest under drought stress // *Abstracts of European Conference “The continental carbon cycle”.* Lisbon, 2003. P. 75.
36. *Tranquillini W., Schütz W.* Über die Rindenatmung einiger Bäume an der Waldgrenze // *Cetralbl. Ges. Forstwesen.* 1970. Bd. 87. N 1. S. 42–60.
37. *Tselniker Yu.L., Malkina I.S., Jakshina A.M.* The Role of Respiration in the Production process of Trees // *Abstract of XVIII-th IUFRO World Congress.* 1986. Whole – Plant Physiology (s.2, 01–15). Working Party. P. 9.
38. *Vygodskaya N.N., Schultze E.-D., Tchebakova N.M., Karpachevskii L.O., Kozlov D.N., Sidorov K.N., Parfenov M.I., Abrazko M.I., Shaposhnikov E.S., Solnzeva O.N., Minaeva T.Y., Jeltuchin A. S., Wirth C., Pugachevskii A.V.* Climatic control of stand thinning in unmanaged forests of the southern taiga in European Russia // *Tellus. Series B.* V. 54. N 5. P. 443–461.
39. *Wang K.-Y., Kellomäki S., Zha T.S., Peltola H.* Component carbon fluxes and their contribution to ecosystem carbon exchange in a pine forest: an assessment based on eddy covariance measurements and an integrated model // *Tree Physiology.* 2004. V. 24. P. 19–34.
40. *Zabel R.A., Morrell J.J.* *Wood Microbiology: Decay and its Prevention.* San Diego, California: Academic Press, 1992. 474 p.
41. *Zha T., Kellomäki S., Wang K.-Y., Ryyppo A., Ninisto S.* Seasonal and Annual Stem Respiration of Scots Pine Trees under Boreal Conditions // *Annals of Botany.* 2004. V. 94. N 6. P. 889–896.

## **Emission of CO<sub>2</sub> by Stems of Live trees, Dead Wood, and Slash in Spruce Forests in the Southwestern Valdai Upland**

**A. G. Molchanov, F. A. Tatarinov, Yu. A. Kurbatova**

The results of experimental investigations of CO<sub>2</sub> from the surface of live tree stems, dead wood, and slash in spruce forests of the southwestern Valdai Upland (in the territory of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Tver oblast) are presented. They were based on direct measurements using chamber methods of studies. Two types of spruce forests (sphagnum-bilberry and nemoral) different in the species composition and soil moisture were the objects for the studies. The results allowed evaluating quantitatively the seasonal dynamics of CO<sub>2</sub> emission by non-photosynthesizing components of spruce forests in the southern taiga and revealing the dependence of CO<sub>2</sub> fluxes on environmental factors (air temperature and humidity), stem diameter, intensity of tree growth, and wood moisture and density.