

О.В. Масыгина, С.Г. Прокушкин, Т.Н. Бугаенко, А.С. Прокушкин, С.В. Титов

ЭМИССИЯ УГЛЕКИСЛОТЫ МИКРОСИНУЗИЯМИ ЗЕЛЕННЫХ МХОВ В ЛИСТВЕННИЧНИКАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЭВЕНКИИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 05-05-64208).

Исследовали интенсивность выделения CO_2 с поверхности зеленомошных микросинузий в лиственничниках Центральной Эвенкии в зависимости от видового разнообразия мхов, их морфометрических параметров и гидротермических условий. Выявлено, что выделение CO_2 варьировало от 0,04 до 0,72 мг CO_2 г⁻¹ ч⁻¹ и поток CO_2 с поверхности зеленых мхов зависит от влажности напочвенного покрова и мощности подстилки.

Ключевые слова: бриофиты; выделение CO_2 ; напочвенный покров; температура воздуха; лиственничники.

Бриофиты (моховидные, в дальнейшем – мхи) являются основным компонентом многих лесных экосистем и играют существенную роль в балансе углерода [1–3]. Сфагновые (*Sphagnum sp.*) и зеленые мхи (*Pleurozium sp.* и *Hylocomium sp.*) являются доминирующими таксонами в бореальных лесах [4, 5], и их покров может быть сплошным и по массе достигать биомассы древостоя [1, 6–9]. Моховой покров сам по себе оказывает влияние на многие почвенные процессы и экологические факторы внутри экосистемы: гидротермические условия в ризосфере, pH, депонирование и цикл углерода, минеральный и водный режимы [10, 11]. Из-за существования строгой зависимости между продуктивностью мхов и уровнем грунтовых вод [11] их вклад в продуктивность экосистемы может измениться в связи с водным дефицитом, который может возникнуть в результате изменения климата [12, 13]. Таким образом, изменение дыхательной активности бриофитов может служить ранним диагностическим признаком трансформации лесных экосистем в ответ на изменение климата.

Выделение CO_2 с поверхности мхов довольно значительно и в некоторых регионах может преобладать над его выделением древостоем. Так, с поверхности мохового покрова лиственничника бруснично-голубичного зеленомошно-лишайникового в Эвенкии в среднем за вегетацию выделилось в 2,5 раза больше CO_2 по сравнению с древостоем [9]. Величина выделения CO_2 с поверхности мхов в ельнике (штат Манитоба, США) составила от 50 до 90% от величины потока CO_2 с поверхности всей лесной экосистемы [14]. Для сравнения: в тропическом лесу вклад мохового покрова в общее выделение CO_2 с поверхности напочвенного покрова составляет всего 10% [13].

Интенсивность выделения CO_2 с поверхности мохового покрова зависит как от внешних факторов (влажность, температура, количество осадков), так и от свойств самого напочвенного покрова (таксономической принадлежности мха, физических параметров упаковок мха и выстилающей его подстилки: мощности и плотности, химического состава), количества корней растений, микро- и микрофлоры и т.д. [15, 16]. Кроме того, следует учитывать взаимное влияние этих факторов. Так, изменение влажности напочвенного покрова сказывается на величине проницаемости газа (в том числе и CO_2) живого напочвенного покрова, подстилки и почвенных горизонтов, что в свою очередь влияет на скорость выделения CO_2 с поверхности мха [16]. Количество тонких корней и их выделения (минеральные и органические вещества) стимулируют активность микроорганизмов почвы и подстилки [17], что также приводит к активному выделению CO_2 [18].

Целью работы являлась оценка интенсивности выделения CO_2 с поверхности зеленых мхов в зависимости от гидротермических условий, плотности и мощности напочвенного покрова (подстилка с живым напочвенным покровом), удельной массы корней в подстилке и видовой принадлежности мхов.

Исследования проводились на постоянных пробных площадях Эвенкийского стационара Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, расположенном в п. Тура, Эвенкия (64°18'с.ш., 100°11'в.д.). Среднегодовая температура воздуха составляет –8°C, среднемесячная температура за июль составила +14–17°C и за август +12–15°C. Период с отрицательными суточными температурами – 210 дней. Количество осадков составляет 270–340 мм в год, за июль в среднем выпадает около 82–96 мм, а за август – 88 мм.

Исследования проводились в двух типах лиственничников: кустарничково-сфагновом и шикшево-толокнянковом с преобладанием в пологе леса лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.). Древостой в ассоциациях V класса бонитета, их средний возраст составляет 75–95 лет, состав древостоя в кустарничково-сфагновом лиственничнике – 10Л, а в шикшево-толокнянковом – 9Л 1Б. Древостой кустарничково-сфагнового лиственничника имеет следующие таксационные характеристики: средняя высота – 4,2 м, средний диаметр – 4,0 см, полнота – 0,16, число стволов на га – 2670. Таксационные характеристики шикшево-толокнянкового лиственничника: средняя высота – 8,5 м, средний диаметр – 9,0 см, полнота – 0,2, число стволов на га – 770. Из кустарников наиболее распространены *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Juniperus sibirica* Burgsd., *Betula nana* L.s.l., виды рода *Salix* [8].

Напочвенная растительность представлена кустарничками (*Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Ledum palustre* L., *Empetrum nigrum* L., *Arctostafillos uva-ursi* L.), различными видами сфагновых и зеленых мхов, лишайников. Исследуемые типы лиственничников характеризовались различной мощностью напочвенного покрова (н.п.), который состоит из живого напочвенного покрова (ж.н.п.) с подстилкой и корнями. Так, в кустарничково-сфагновом лиственничнике мощность напочвенного покрова составляла 20–25 см, а в шикшево-толокнянковом – 3–5 см. Тип почвы в кустарничково-сфагновом лиственничнике – кризетом гомогенный, а в шикшево-толокнянковом – палевый гранузем [19].

Объектами исследования служили микросинузии зеленых мхов напочвенного покрова с подстилкой. В каждой из 40 изученных микросинузий были определены виды мхов, слагающие образец, и доля их участия

(проективное покрытие). Затем сходные повторности были объединены в отдельные группы. Таким образом, получили шесть групп, различающихся по видовому составу (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав зеленых мхов в выделенных микрогруппировках, сгруппированных в шесть основных типов (внутри группы показано соотношение отдельных видов)

№ группы	Преобладающие виды и их соотношение в микроассоциации, %	Доля участия группы в выборке, %
1	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt. (60%), 40% – смесь <i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe и <i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Shwaegr.	7,5
2	<i>Pleurozium schreberi</i> (90–100%)	52,5
3	<i>Aulacomnium turgidum</i> (45%) и <i>Dicranum polysetum</i> Sw. (45%)	7,5
4	<i>Aulacomnium turgidum</i> (70–100%)	7,5
5	<i>Dicranum acutifolium</i> (Lindb. & Arnell) C. Jens. ex Weinm. (95–100%)	12,5
6	<i>Ptilium crista castrensis</i> (50%) и <i>Aulacomnium palustre</i> (50%)	12,5

Интенсивность выделения CO₂ с поверхности зеленых мхов измеряли при помощи газоанализатора LICOR 6200 (LiCor Inc., NE, USA) и темновой камеры 6000-09 (объемом 1 л) с 20 июля по 7 августа 2004 г. в течение дневного времени суток (с 11 до 15 ч) в природных условиях. Данный временной интервал для замера интенсивности выделения углекислоты с поверхности напочвенного покрова в течение суток соответствует его среднесуточному значению [20]. Проведение исследования в естественных природных условиях обусловлено тем, что в лабораторных условиях происходит нарушение целостности и физических параметров напочвенного покрова, что ведет к усилению потока CO₂ с его поверхности [16, 20] и может привести к ошибкам при экстраполяции потока CO₂ на определенную территорию. Темновая камера устанавливалась на пластиковые кольца, которые были заблаговременно помещены на глубину 5 см в напочвенный покров. Измерения интенсивности выделения CO₂ проводились в 42 точках и рассчитывались на абсолютно сухой вес (а.с.в.) напочвенного покрова (ж.н.п. с подстилкой и корнями) в пределах площади кольца. Параллельно с замером темнового дыхания производился замер температуры воздуха в

почвенной камере, мощности ж.н.п. и подстилки. У каждого образца определялись влажность и плотность. Для этого образцы н.п. в каждой точке замера отбирались по площади пластикового кольца (78,5 см²) на мощность н.п., высушивались при 105°C и взвешивались. При определении веса и удельной массы подстилки корни учитывались при расчете.

Математическую обработку полученных данных проводили с использованием среднестатистического (ANOVA), корреляционного и регрессионного методов анализа в программе STATISTIKA, StatSoft (Tulsa, USA).

Первичный статистический анализ данных проводили для всей совокупности данных (табл. 2). Отмечено, что интенсивность выделения CO₂ с поверхности напочвенного покрова сильно варьировала (коэффициент вариации (CV) > 39%, табл. 2) и составляла от 0,04 до 0,72 мг CO₂ г⁻¹ ч⁻¹, что указывает на высокую изменчивость этого процесса в зависимости от экологических факторов и их влияния на процессы, протекающие в почве, подстилке и ж.н.п. Вклад зеленомошных ассоциаций в баланс углерода экосистемы также меняется в зависимости от их морфометрических параметров и условий обитания.

Таблица 2

Статистические характеристики интенсивности выделения CO₂ с поверхности зеленомошных микросинузий, их компонентов и климатических факторов

Фактор	Среднее ± SE	Min	Max	CV, %
Интенсивность эмиссии, мг CO ₂ г ⁻¹ ч ⁻¹	0,16 ± 0,02	0,04	0,72	83,4
Температура воздуха, °C	21,5 ± 1,1	10,3	32,6	31,2
Влажность образца, %	66,1 ± 1,4	49,3	87,0	13,4
Мощность ж.н.п., см	4,2 ± 0,2	1,0	7,00	35,6
Мощность подстилки, см	7,0 ± 0,7	1,0	18,0	62,9
Удельная масса ж.н.п., кг м ⁻³	24,5 ± 2,3	8,6	81,5	58,0
Удельная масса подстилки, кг м ⁻³	54,1 ± 5,4	20,8	161,8	62,4
Удельная масса корней, кг м ⁻³	5,7 ± 0,7	0,6	19,5	70,8
Удельная масса н.п. (ж.н.п. с подстилкой и корнями), кг м ⁻³	43,3 ± 2,7	20,2	93,0	38,6

Примечание. Количество повторностей N = 40; SE – ошибка среднего; CV – коэффициент вариации.

Гидротермические условия (температура и влажность образца) также варьировали в широких пределах. Температура воздуха в камере за период исследований менялась от 10,3 до 32,6°C, а влажность от 49,3 до 87% (табл. 2). При этом между влажностью и интенсивностью выделения CO₂ с поверхности н.п. выявлена отрицательная корреляция (r = -0,40, p = 0,01, N = 40). Подобная зависимость была между интенсивностью

выделения углекислоты с поверхности сфагновых торфяников (Онтарио, Канада) и содержанием воды [13]. Вероятно, в условиях Севера влажность является фактором, лимитирующим процессы, ответственные за выделение CO₂ с поверхности напочвенного покрова. Несмотря на то что значимость температурного фактора в условиях бореальных лесов подтверждается многими учеными [13, 21–24], в данном исследовании тем-

пература воздуха не оказывала достоверного влияния на выделение углекислоты напочвенным покровом зеленомошных ассоциаций ($r = -0,27$, $p = 0,09$, $N = 40$).

Среди морфометрических параметров напочвенного покрова наиболее тесная связь интенсивности выделе-

ния углекислоты с поверхности мхов выявлена с мощностью подстилки ($r = -0,63$, $p = 0,00001$, $N = 40$; рис. 1, табл. 3). При этом уровень варьирования мощности подстилки довольно высок: от 1 до 18 см (CV = 62,9%, табл. 2).

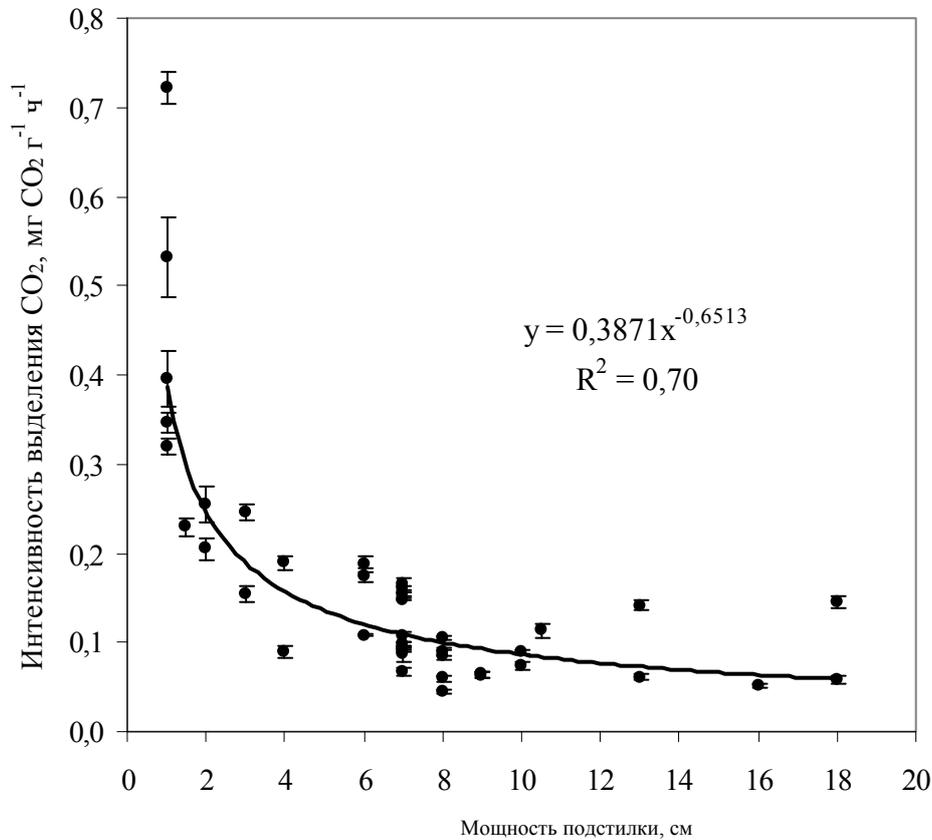


Рис. 1. Интенсивность выделения CO_2 с поверхности зеленых мхов в зависимости от мощности подстилки

Таблица 3

Интенсивность выделения CO_2 с поверхности зеленомошных микросинузий в зависимости от морфометрических параметров напочвенного покрова и климатических факторов среды без подразделения на группы

Фактор	Коэффициент Корреляции, r
Температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$	-0,27
Влажность образца, %	-0,40
Мощность ж.н.п., см	-0,21
Мощность подстилки, см	-0,63
Удельная масса ж.н.п., $\text{кг}\cdot\text{м}^{-3}$	-0,14
Удельная масса подстилки, $\text{кг}\cdot\text{м}^{-3}$	0,20
Удельная масса корней, $\text{кг}\cdot\text{м}^{-3}$	0,06
Удельная масса н.п. (ж.н.п. с подстилкой и корнями), $\text{кг}\cdot\text{м}^{-3}$	-0,15

Примечание. Количество повторностей $N = 40$.

Биоразнообразию и видовой составу бриофитов напрямую влияет на продуктивность и баланс углерода напочвенного покрова [11]. Так, обнаружены различия в интенсивности дыхательного газообмена у различных видов мхов в широколиственном древостое в Новой Зеландии [3]. Выявлены видовые различия дыхания сфагновых мхов и в Карелии: у *Sphagnum balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens. – $1,92 \text{ мг г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$; *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. – $1,09 \text{ мг г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$; *S. subsecundum* Nees ex Sturm. – $3,14 \text{ мг г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, замеренного в июле при

средней температуре $15,5^{\circ}\text{C}$ [25]. В исследовании в условиях Центральной Эвенкии влияние видовой принадлежности мха на интенсивности выделения CO_2 с его поверхности не выявлено (табл. 4). Среди всех изученных синузий доминировали несколько видов мхов: *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum* и *Dicranum acutifolium*. В среднем по выделенным группам моховых синузий интенсивность выделения углекислоты варьировала от $0,11$ до $0,17 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$ (табл. 4), за исключением 6-й группы, где средняя интенсивность

выделения углекислоты составила около $0,47 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$. Однако различия с остальными группами оказались несущественными ввиду высокой вариабельности значений дыхания мхов в 6-й группе.

Исследована интенсивность выделения углекислоты с поверхности зеленых мхов листовничников Центральной

Эвенкии в зависимости от видового разнообразия мхов, гидротермических и морфометрических параметров. Интенсивность выделения CO_2 с поверхности мхов варьирует в широких пределах – от $0,04$ до $0,72 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$. Выявлена зависимость интенсивности выделения CO_2 с поверхности зеленых мхов от влажности напочвенного покрова.

Т а б л и ц а 4

Средние значения ($\pm \text{SE}$) параметров в группах различных зеленомошных микросинузий

Группа, №	1	2	3	4	5	6
Количество повторностей, шт.	3	21	3	3	5	5
Интенсивность выделения CO_2 , $\text{мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$	$0,17 \pm 0,10$	$0,15 \pm 0,02$	$0,11 \pm 0,01$	$0,17 \pm 0,07$	$0,11 \pm 0,07$	$0,47 \pm 0,3$
Температура воздуха, $^\circ\text{C}$	$24,3 \pm 0,5$	$21,3 \pm 1,3$	$24,3 \pm 0,7$	$22,0 \pm 3,6$	$27,2 \pm 6,2$	$12,5 \pm 0,1$
Влажность образца, %	$62,9 \pm 6,8$	$67,8 \pm 1,6$	$69,7 \pm 1,9$	$57,9 \pm 5,3$	$66,0 \pm 13,0$	$59,1 \pm 4,0$
Мощность ж.н.п., см	$3,5 \pm 0,7$	$4,5 \pm 0,3$	$5,0 \pm 0,3$	$3,3 \pm 0,3$	$3,0 \pm 0,0$	$2,5 \pm 0,7$
Мощность подстилки, см	$5,0 \pm 2,8$	$7,2 \pm 0,8$	$8,0 \pm 0,5$	$7,5 \pm 4,3$	$10,0 \pm 4,2$	$1,3 \pm 0,3$
Удельная масса ж.н.п., $\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$	$26,7 \pm 10,2$	$22,3 \pm 2,7$	$25,5 \pm 2,1$	$27,5 \pm 6,2$	$29,2 \pm 2,7$	$24,8 \pm 0,9$
Удельная масса подстилки, $\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$	$34,9 \pm 1,7$	$53,2 \pm 5,7$	$33,4 \pm 3,1$	$77,8 \pm 3,8$	$48,2 \pm 1,0$	$75,6 \pm 5,5$
Удельная масса корней, $\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$	$9,3 \pm 0,3$	$5,3 \pm 0,6$	$2,1 \pm 0,6$	$6,1 \pm 2,4$	$10,1 \pm 2,1$	$5,6 \pm 2,3$
Удельная масса н.п. (ж.н.п. с подстилкой и корнями), $\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$	$42,0 \pm 3,9$	$42,1 \pm 3,2$	$32,4 \pm 2,1$	$53,2 \pm 8,9$	$43,4 \pm 8,1$	$47,4 \pm 9,5$

Примечание. SE – ошибка среднего. Номер группы зеленомошных микросинузий идентичен табл. 1.

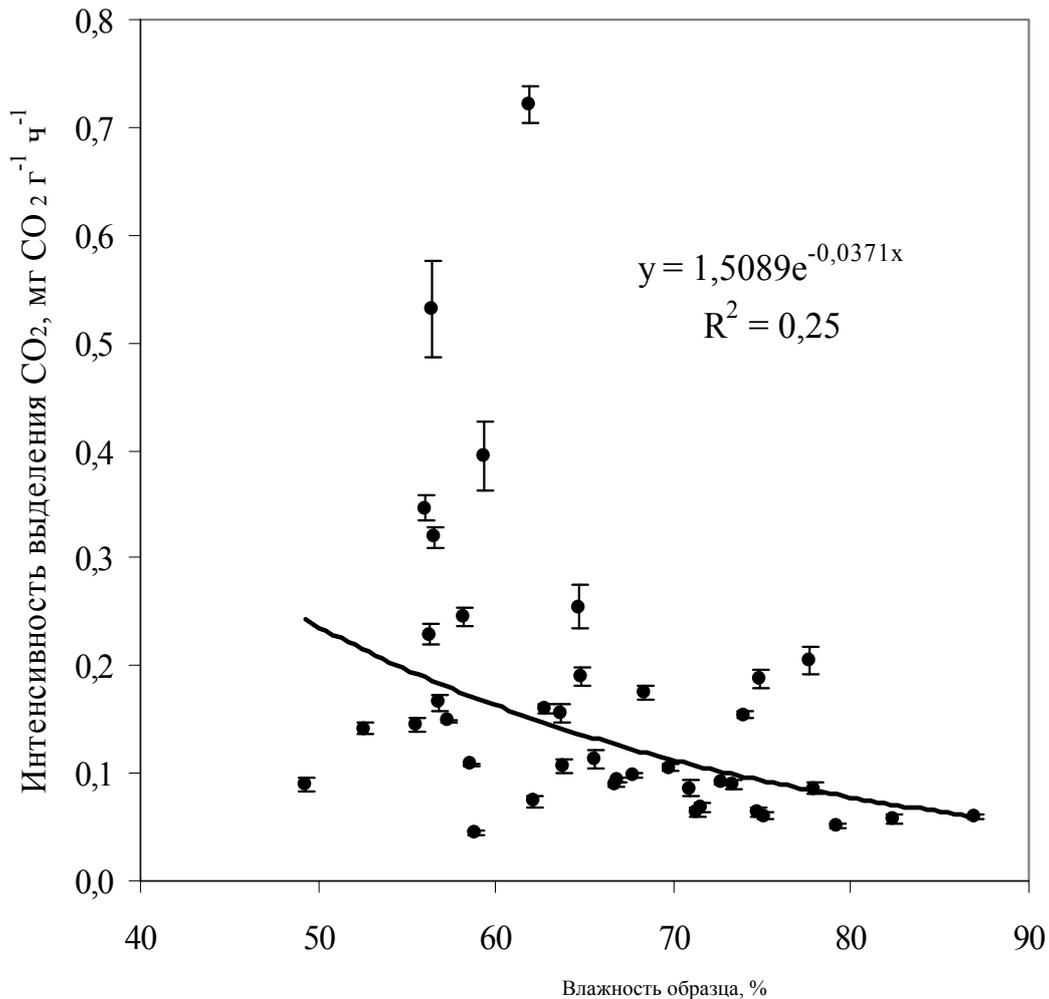


Рис. 2. Интенсивность выделения CO_2 с поверхности зеленых мхов в зависимости от влажности напочвенного покрова

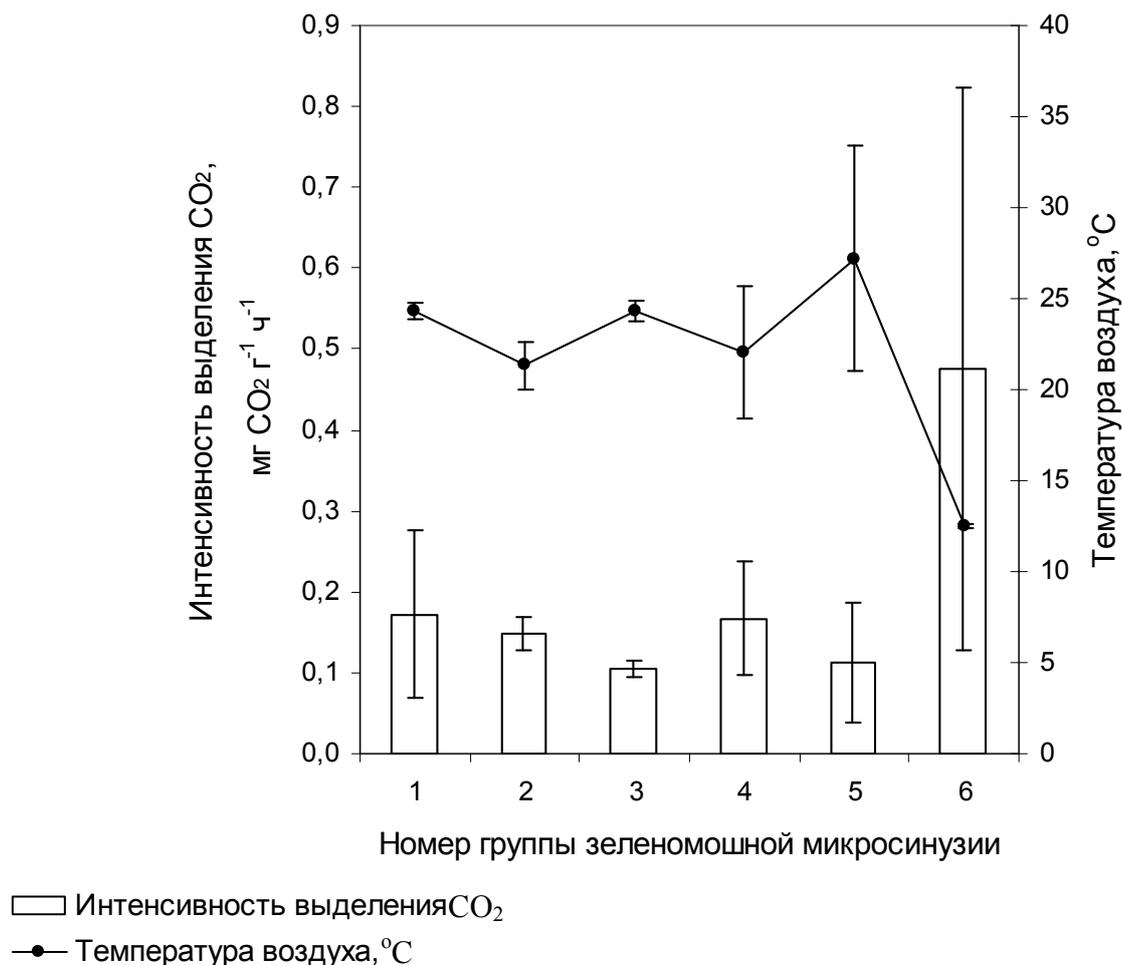


Рис. 3. Интенсивность выделения CO₂ с поверхности зеленых мхов в зависимости от температуры в различных группах зеленомошных микросинузий

Температура воздуха не влияла на эмиссию CO₂ с поверхности зеленомошных ассоциаций. Интенсивность выделения CO₂ значительно коррелировала с мощностью подстилки. Видовая принадлежность мхов никак не сказывалась на величине потока CO₂ с поверхности напочвенного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

- Goulden M.L., Wofsey S.C., Harden J.W. Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil thaw // *Science*. 1998. № 279. P. 214–216.
- Swanson R.V., Flanagan L.B. Environmental regulation of carbon dioxide exchange at the forest floor of a black spruce ecosystem // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2001. № 108. P. 165–181.
- DeLucia E.H., Turnbull M.H., Walcroft A.S. et al. The contribution of bryophytes to the carbon exchange for a temperate rainforest // *Global Change Biology*. 2003. Vol. 9, № 8. P. 1158–1170.
- Clymo R.S., Hayward P.M. The ecology of *Sphagnum* // *Bryophyte ecology* / Ed. A.J.E. Smith. London, 1982. P. 229–289.
- Elliot-Fisk D.L. The taiga and boreal forest. In: *North American terrestrial vegetation*. 2nd edn. / Eds M.G. Barbour, W.D. Billings. Cambridge, 2000. P. 21–74.
- Vasander H. Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland // *Annals of Botany Fennici*. 1982. № 33. P. 39–44.
- Oechel W.C., Van Cleave K. The role of bryophytes in nutrient cycling in the taiga. In: *Forest ecosystems in the Alaskan taiga, Ecological studies* / Eds K. Van Cleave, F.S. Chapin III, P.W. Flanagan et al. 1986. Vol. 57. P. 121–137.
- Прокушкин С.Г., Абаимов А.П., Прокушкин А.С., Масыгина О.В. Биомасса напочвенного покрова и подлеска в лиственничных лесах криолитозоны Средней Сибири // *Сибирский экологический журнал*. 2006. № 2. С. 131–139.
- Масыгина О.В., Прокушкин С.Г., Абаимов А.П. и др. Эмиссия CO₂ с поверхности напочвенного покрова в лиственничниках Центральной Эвенкии // *Лесоведение*. 2005. № 6. С. 19–29.
- O'Neill K.P. Bryophytes in the global carbon budget. In: *Bryophyte biology* / Eds A.J. Shaw, B. Goffinet. Oxford, 2000. P. 344–368.
- Brisbee K.E., Gower S.T., Norman J.M., Nordheim E.V. Environmental control on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest // *Oecologia*. 2001. Vol. 129. P. 261–270.
- Weltzin J.F., Harth C., Bridgham S.D., Pastor J., Vonderharr M. Production and microtopography of bog bryophytes: response to warming and water-table manipulations // *Oecologia*. 2001. № 128. P. 557–565.
- Bubier J.L., Bhatia G., Moore T.R., Roulet N.T., Lafleur P.M. Spatial and temporal variability in growing-season net ecosystem carbon dioxide exchange at a large peatland in Ontario, Canada // *Ecosystems*. 2003. № 6. P. 353–367.

14. Goulden M.L., Crill P.M. Automated measurements of CO₂ exchange at the moss surface of a black spruce forest // *Tree Physiology*. 1997. № 17. P. 537–542.
15. Ohtonen R., Väre H. Vegetation composition determines microbial activities in a boreal forest soil // *Microb. Ecol.* 1998. № 36. P. 328–335.
16. Blodau C., Moore T.R. Experimental response of peatland carbon dynamics to a water table fluctuation // *Aquat. Sci.* 2003. Vol. 65. P. 47–62.
17. Heal O.W., Dighton D.J. Resource quality and trophic structure in the soil system. In: *Ecological interactions in soil* / Eds A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read, M.B. Usher. Oxford, 1985. P. 339–354.
18. Прокушкин С.Г., Каверзина Л.Н. Корневые экзометаболиты и сапролины сосны обыкновенной. Красноярск: ИЛ СО РАН, 1988. 128 с.
19. Еришов Ю.И. Закономерности почвообразования в пределах Средне-Сибирского плоскогорья // *Почвоведение*. 1995. № 7. С. 805–810.
20. Масягина О.В. Эмиссия CO₂ напочвенным покровом и почвой лиственничников криолитозоны Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 2003. 17 с.
21. Kim J., Verma S.B. Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland // *Biogeochemistry*. 1992. № 18. P. 37–51.
22. Silvola J., Alm J., Ahlholm U., Nykanen H., Martikainen P.J. CO₂ fluxes from peat in boreal mires under varying temperature and moisture conditions // *J. Ecol.* 1996. № 84. P. 219–28.
23. McKenzie C., Schiff S., Aravena R., Kelly C., Louis V.S. Effect of temperature on production of CH₄ and CO₂ from peat in a natural and flooded boreal forest wetland // *Climate Change*. 1998. № 40. P. 247–66.
24. Ялынская Е.Е. CO₂-газообмен почвы и напочвенного покрова в сосняке черничном // *Экология*. 1999. № 6. С. 411–415.
25. Курец В.К., Дроздов С.Н., Таланов А.В., Попов Э.Г. Светотемпературные характеристики CO₂-газообмена некоторых видов рода *Sphagnum* (*Sphagnaceae*, Musci) // *Ботанический журнал*. 2000. Т. 85, № 5. С. 113–118.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 11 ноября 2009 г.