

УДК 574.4.001.57: 581.526.533 (571.511)

## МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФАР И ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ В ТЕПЛЫЙ СЕЗОН МОГУТ БЫТЬ ВАЖНЕЕ ДЛЯ НАПРАВЛЕНИЯ ГОДОВОГО УГЛЕРОДНОГО БАЛАНСА В ТУНДРАХ, ЧЕМ КОЛЕБАНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ

© 2013 г. Д.В. Карелин<sup>1,2</sup>, Д.Г. Замолотчиков<sup>1,2</sup>, Н.В. Зукерт<sup>2</sup>, О.В. Честных<sup>1,2</sup>,  
А.В. Почикалов<sup>1,2</sup>, Г.Н. Краев<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический  
факультет, кафедра общей экологии  
119992 Москва, Ленинские горы  
e-mail: dzamolod@mail.ru

<sup>2</sup>Учреждение Российской академии наук Центр по проблемам экологии и продуктивности  
лесов РАН

117234 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

Поступила в редакцию 25.06.2012 г.

Представлены результаты 16-летних инструментальных наблюдений (1996–2011) за состоянием многолетней мерзлоты, почв и растительности под влиянием внешних факторов в подзоне кустарниково-тундры на северо-востоке Европейской части России (Большеземельская тундра). Данные полевых измерений потоков CO<sub>2</sub> в 1996 и 1998–1999 гг. были использованы для построения регрессионных уравнений и моделирования внутригодовых потоков углерода с шагом 3 ч. За период наблюдений произошло существенное повышение среднегодовой и среднелетней температур воздуха относительно местных климатических норм, которым соответствовал климатически стабильный период 1980–1996 гг. В последующий за этим период (1996–2011 гг.), соответствующий нашим инструментальным наблюдениям, выросли показатели средней температуры зимнего периода и за год, суммы положительных градусо-дней, поступления фотосинтетически активной радиации (ФАР), среднесезонной влажности почвы. В результате значительно увеличились среднегодовая максимальная за год глубина сезонного протаивания почвы и сезонный максимум запаса фитомассы листьев сосудистых растений. Согласно модели, чистый поток углерода (*NEE*) возрос от равновесного состояния в 1996–2002 гг. до заметного увеличения стока углерода в 1998–2011 гг. В результате за 16-летний период наблюдений общий сток составил 109 г C · м<sup>-2</sup>. Независимым доказательством предполагаемого моделью эффекта служит увеличение надземных резервуаров живого и мертвого органического вещества в экосистеме. Согласно статистическому анализу модели, помимо роста ФАР и температуры, действующих за многолетний период в наблюдаемом диапазоне в режиме взаимокompенсации по отношению к *NEE*, главной причиной увеличения многолетнего *C*-стока является величина запаса листьев сосудистых растений, которая показала себя основным предиктором чистого потока углерода в экосистеме, и поэтому выступает здесь как независимый параметр *C*-баланса. Этот прирост, вероятнее всего, определяется увеличением влажности почвы.

Около 25% площади суши на Земле и 63% площади России относится к криолитозоне (Анисимов, Ренева, 2011). Структура и функционирование экосистем в криолитозоне во многом определяются свойствами многолетнемерзлых пород (ММП). Оттаивающий за лето верхний слой ММП справедливо называется “деятельным”, поскольку в нем за короткий теплый период ускоренно протекают физико-химические и биологические процессы. Эти процессы связаны в сложную си-

стему взаимозависимостей, включающих как положительные, так и отрицательные обратные связи (Chapin et al., 2000). В частности, установлены обратные связи между температурным режимом и углеродным обменом (Карелин, Замолотчиков, 2008; Oechel et al., 1993, 1995, 2000a; Zimov et al., 1996; Christensen et al., 1998), климатическими параметрами и биоразнообразием (Hansell et al., 1998), динамикой оттаивания почвы и режимом увлажнения (Hinkel, Nelson, 2003) и ряд других.

Глобальные изменения климата, подтвержденные для большинства регионов криолитозоны, влияют на эту сложную систему обратных связей (Anisimov et al., 2001). В процессе развития мерзлотных (криогенных) экосистем возрастает роль отрицательных обратных связей, что, безусловно, осложняет точный прогноз (Camill, Clark, 2000; Oechel et al., 2000a). Такая “авторегуляция” на уровне обратных связей характерна и для климатической системы Земли в целом, что проявляется, в частности, в том, что похолодания отчасти вызываются предшествующими потеплениями. Результаты климатического воздействия на криогенные экосистемы могут существенно различаться между отдельными регионами не только в зависимости от его характера и степени, а также особенностей самих экосистем, но и в зависимости от пространственно-временных масштабов наблюдений. Чтобы правильно оценить влияние климатических изменений на мерзлотные экосистемы, необходимо получить длительные ряды наблюдений за их состоянием в различных точках криолитозоны, в как можно более широком диапазоне местных условий.

Тренд на глобальное потепление (Folland et al., 2001, Изменение климата ..., 2007) и потепление в Северном полушарии (Zhuang et al., 2003) ранее указывался достаточно однозначно. Хотя эта закономерность продолжает подтверждаться в полярных районах Земли (Дроздов и др., 2011), как наблюдаемые климатические тенденции, так и некоторые прогнозные модели свидетельствуют о вероятном начале нового периода похолодания в ближайшие десятилетия, на фоне снижающего свои темпы современного потепления (Панин, 2011; Landscheidt, 2003; Lyubushin, Klyashtorin, 2012).

Для Арктики наблюдаемые флуктуации чаще всего рассматриваются как проявление так называемой низкочастотной, 60–70-летней периодичности колебаний температуры, предположительно связанной с термохалинной циркуляцией океана (Алексеев, 2003). Или даже не с внешней причиной, а с заложенным в самом нелинейном характере динамики климата скрытым квазипериодическим аттрактором, сходным по природе с известным аттрактором Лоренца (Lyubushin, Klyashtorin, 2012). Такие циклические колебания различной природы, масштаба и периодичности, а также смены потеплений похолоданиями характерны для климатической системы в целом и в разной степени отражаются на функционировании местных экосистем. Причем характерное

время отклика (“адаптивный ответ”) основных показателей состояния сообщества, как правило, намного меньше, чем любая наблюдаемая периодичность климата. Поэтому здесь важна не только общая направленность изменений климата, но и величина изменчивости его значимых характеристик.

Кроме того, в области изучения не только криогенных, но и наземных экосистем вообще все очевиднее становится важность получения новой информации по влиянию различных масштабов наблюдений на текущий вклад факторов углеродного баланса. Все больше накапливается данных о связи между временными масштабами наблюдений и меняющимися в зависимости от них частными вкладами этих факторов (Карелин, Замолотчиков, 2008). В этой области по-прежнему недостает как прямых наблюдений, так и прогнозов на базе математических моделей.

Как ни удивительно, это касается и наблюдений *C*-баланса и климата за небольшие по продолжительности периоды, от нескольких лет до нескольких десятилетий. Такие постоянные стационары и площадки в тундровой зоне известны сейчас только на Северном склоне п-ва Аляска (Toolik Lake: 68° 37' с.ш. 149° 36' з.д., Barrow IBP site: 71° 19' с.ш. 56° 35' з.д.), северной Швеции (Abisco: 68° 20' с.ш., 18° 50' в.д.) и в рамках международного сотрудничества на архипелаге Шпицберген. Но чаще всего международные исследования в тундре носят краткосрочный характер или проводятся со значительными перерывами. На территории Российской Федерации относительно постоянный ряд наблюдений за *C*-балансом в зоне тундры и лесотундры известен только в районе пос. Черский, на севере Колымской низменности (Zimov et al., 1996), два стационара поддерживаются нашей группой в типичной дальневосточной тундре в окрестностях пос. Лаврентия, Восточная Чукотка (1999 – н.в.) и в подзоне кустарниковых европейских тундр на Северо-Востоке Европейской части России, в окрестностях г. Воркуты (1996 – н.в.).

Представленный материал собран на последнем из упомянутых стационаров и посвящен анализу воздействия кратковременной (ряд из 16 лет) изменчивости климата и связанных с ней факторов, на функционирование системы “ММП – деятельный слой – почва – растительность” и углеродный баланс тундры.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

## Район исследований

Основанный нами стационар Тальник (67° 19.8' с.ш., 63° 44.0' в.д.) расположен на типичном крупно-ерниковом участке Большеземельской тундры в 20 км к югу от г. Воркута. Доступность площадки способствовала проведению детальных исследований и долговременного мониторинга. Полевые исследования цикла углерода в естественных и пирогенно нарушенных тундрах, начатые в 1996 г. (Zamolodchikov et al., 1998, 2000), были возобновлены в 1998 г. Это совпало с периодом расширения сети стационаров циркумполярного мониторинга деятельного слоя (Circumpolar Active Layer Monitoring – CALM) в криолитозоне России (Brown et al., 2000). Основные цели программы CALM тесно связаны с нашими исследованиями, поэтому площадка наблюдений была обустроена по ее стандартам и получила порядковый номер R23 (площадь 100 × 100 м = 1 га). С 1998 г. на стационаре ежегодно по единой методике проводятся промеры глубины сезонного протаивания, а также продолжают исследования углеродного обмена, продуктивности растений и структуры растительного покрова. Программа исследований последних лет, кроме того, включает наблюдения за скоростью разложения опада, потоками метана и почвенные микробиологические исследования.

Стационар R23 Тальник расположен на пологой холмистой равнине, сложенной ледниково-морскими пылеватыми суглинками. Он находится в пределах зоны прерывистого распространения ММП. По классификации WRB (2006) почвы района представлены стагниковыми криосолями (Stagnic Cryosols) и стагниково-глеевыми камбисолями (Stagni-Gleic Cambisols). По данным ближайшей метеостанции, находящейся в районе аэропорта г. Воркута (Справочник по климату..., 1989), среднемноголетняя температура воздуха составляет здесь –6.3 °С, норма годовой суммы осадков 550 мм, из которых 49% выпадает в виде снега, средняя скорость ветра 5.6 м · с<sup>-1</sup>. По тем же среднемноголетним данным самый теплый месяц здесь июль (+12.7 °С), а самые холодные – январь и февраль (–20.5 °С). Период промерзания начинается в первых числах октября. Устойчивый снежный покров обычно продолжается с середины октября до конца мая. Глубина снега меняется от 0.1 до 1.5 м в зависимости от мезорельефа, экспозиции склона, растительного покрова, скорости и направления ветра. Оттаивание почвы начинается сразу после схода снежного покрова в

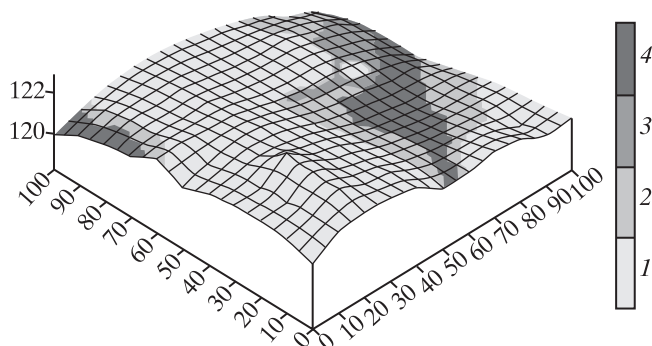
июне. Сезонно-мерзлый слой обычно сливается с кровлей ММП на глубине 1–2 м.

Растительность в окрестностях стационара типична для подзоны европейских кустарниковых тундр. На свободной от болот территории наиболее распространены варианты кустарниково-кустарничковых сообществ (60–65% общей площади). В вертикальной структуре растительного покрова кустарниковый ярус, высотой 0.3–0.4 м, в основном сформирован крупно-кустарниковыми формациями с преобладанием видов *Betula nana* L., *Salix glauca* L., *S. phylicifolia* L., *S. lanata* L. Второй ярус высотой 0.2–0.25 м составляют травянистые *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., *Festuca ovina* L., *Pedicularis labradorica* Wirsing., *Polygonum bistorta* L., а также кустарнички *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, и некоторые другие виды. Хорошо развит мохово-лишайниковый покров из *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Cladonia* spp., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. и *Stereocaulon* spp. Из 1 га площадки R23 CALM 0.55 га занято лишайниково-мохово-кустарничково-кустарниковыми сообществами микро- и мезоповышений, а 0.17 га – мохово-кустарниковыми сообществами в соответствующих им понижениях, где высота кустарников составляет до 1.5 м. Переходные зоны кустарниково-кустарничковых ассоциаций с преобладанием мхов *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum juniperinum* составляют 0.28 га. Проективное покрытие мхов достигает 70–90% в понижениях и не превышает 30% в привершинных частях холмов.

## Наблюдения за состоянием деятельного слоя почвы

Изменения глубины оттаивания многолетней мерзлоты (мощности деятельного слоя) следовали стандартам CALM (Brown et al., 2000). В каждом постоянном узле площадки (через 10 м) проводилось четырехкратное измерение глубины оттаивания градуированным стальным щупом с точностью до 1 см. Таким образом, одно сезонное измерение включало 121 × 4 = 484 разовых замеров. Глубину оттаивания на площадке измеряли по 3 раза за летний сезон.

Объемная влажность почвы в каждом узле оценивалась через связь с диэлектрической проницаемостью в верхних 7 см почвы с помощью полевого измерителя (Hydra Probe Soil Moisture and Salinity Sensor, RS485, Vitel Inc., США). Прибор был откалиброван по 169 местным образцам, различающимся составом почвы и ее влажностью,



**Рис. 1.** Рельеф поверхности (ось Z, м над ур. м.) и растительный покров площадки CALM R23 Тальник: 1 – лишайниково-мохово-кустарничково-кустарниковая ассоциация, 2 – мохово-лишайниково-кустарничковая ассоциация (*Pleurosum*), 3 – мохово-лишайниково-кустарничково-кустарниковая ассоциация (*Polytrichum*), 4 – мохово-крупноерниковая ассоциация.

определенной гравиметрическим методом. Объемная влажность почвы на участке исследований описывается полиномиальной регрессией:

$$SM = 6.02 + 2.93E - 0.0485E^2 + 0.000313E^3, \\ R^2 = 0.853, \quad n = 169, \quad (1)$$

где  $SM$  – объемная влажность почвы, %,  $E$  – истинная диэлектрическая проницаемость. Начиная с 2010 г. начали проводиться прямые измерения объемной влажности почвы (Theta Probe type ML2x, Soil Moisture Meter HH2, Hanna Instruments). Почвенная влажность определялась в те же сроки, что и глубина оттаивания. Помимо стандартных измерений была организована оценка пространственно-временной изменчивости деятельного слоя. В июле 1999 г. нивелиром 2Н-10КЛ (Россия) проведена высотная съемка, а в 2000 г. выполнено картирование растительного покрова (рис. 1). В августе 2002 г. была определена толщина мохового покрова и мощность органогенного горизонта почвы в каждом узле площадки.

#### Оценки потоков углерода и запасов надземной массы растительности

Детальные исследования углеродного обмена кустарничково-мохово-лишайникового сообщества проводили в летние сезоны 1996 и 1999 гг. (Zamolodchikov et al., 2000). При измерениях использовали портативный  $CO_2$ -анализатор закрытого типа LiCor-6200 (LiCor Corp., Линкольн, Небраска, США). Участки тундры герметично накрывали прозрачной для фотосинтетически активной радиации акриловой камерой ( $0.4 \times 0.4 \times 0.5$  м). Герметичность обеспечивалась водяным замком и специальными алюминиевыми основаниями,

вкопанными в грунт на 10–15 см. Потоки диоксида углерода при естественном освещении принимали за оценку чистого углеродного потока в экосистеме ( $NEE$ ). Измерения потоков при искусственном затемнении камеры давали оценки валового дыхания экосистемы ( $ER$ ). По разнице между величинами  $NEE$  и  $ER$  оценивалась валовая первичная продукция ( $GPP$ ). В зимний период 1998–1999 гг. при измерениях на поверхности снега использовалась модификация метода с заменой на цилиндрическую камеру диаметром 0.5 м с врезным основанием.

Использованный нами в этой работе камерный метод измерения углеродного обмена экосистемы – частый предмет критики при проведении современных оценок сезонных и годовых потоков углерода, что связано прежде всего с неполнотой данных наблюдений. Поэтому в качестве необходимого дополнения к нему чаще всего, как в нашем случае, используют регрессионные модели. Более применим микрометеорологический метод (турбулентной ковариации) измерения потоков газа и энергии (Baldocchi et al., 1988, 1996), позволяющий вести их непрерывные оценки. Однако этот развивающийся метод не только требует существенно больших расходов на оборудование и поддержание, но и обладает пока еще невысокой степенью доверия при количественных оценках годовых потоков, что связано с рядом нерешенных теоретических и технических проблем (см., Burba et al., 2006). По этим причинам в Российской Федерации он постоянно, временно или с перерывами используется лишь в нескольких точках, в основном в бореальных лесах. Такие работы были организованы в Центральном лесном заповеднике, Тверская область (Ольчев и др., 2008), Красноярском крае (Зотино и Хаккасия) (Kelliher et al., 1998; Knohl et al., 2002; Shibistova et al., 2002), Центральной и Северной Якутии (Максимов и др., 2005), в пос. Черском на севере колымской низменности (С.А. Зимов) и, недавно, в зоне европейской средней тайги на валдайском филиале ГГИ Росгидромета РФ (отв. исп. д-р биол. наук М.Л. Гитарский). В частности, нами он применялся на Восточной Чукотке (Zamolodchikov et al., 2003). Кроме того, в отличие от метода закрытых камер, метод турбулентной ковариации не позволяет инструментально разделять чистый поток на его слагаемые – дыхание и продукцию. Сравнительные исследования показывают, что полученные обоими методами данные оказываются одинаковыми (Norman et al., 1997). Поэтому, на наш взгляд, камерный метод по-прежнему может служить ему разумной альтернативой или дополнением.

Продолжительность каждого разового изменения составляла около 1 мин. Воздух внутри камеры перемешивался вентилятором. За время каждого 24-часового наблюдения измеряли потоки  $\text{CO}_2$  на постоянных участках размером  $0.4 \times 0.4$  м с интервалом 1.5–2 ч. Каждые 7–10 дней суточный цикл измерений повторяли на тех же участках. Таких элементарных участков с различным растительным покровом в 1996 г. было 5, в 1999 г. – 4. Суммарные за сутки значения углеродных потоков рассчитывались путем интегрирования внутрисуточных измерений по каждому участку, затем полученные значения усреднялись по всем участкам. Период измерений длился с 17 июня по 3 августа 1996 г. и с 23 июня по 15 сентября 1999 г. Всего было проведено 1185 разовых измерений потоков  $\text{CO}_2$  на свету и 1455 – в затемненных камерах.

Одновременно с измерениями потоков  $\text{CO}_2$  фиксировали температуру воздуха в приземном слое, а также температуру почвы на глубинах 0, 1, 5 и 10 см, интенсивность фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР), влажность воздуха, направление и скорость ветра на высоте 1.3 м. В 1996 г., до начала измерений по программе CALM, глубина оттаивания измерялась в 20 точках профиля протяженностью 10 м, а влажность почвы определяли гравиметрическим методом в образцах, отобранных рядом с элементарными участками в день измерения потоков.

В 1996 и 1999 гг. также проводили оценки максимальной за год надземной массы растений. Для этого в августе 1996 и 1999 гг. с участков измерений потоков углерода после их завершения срезали, разбирали по видам и компонентам, сушили и взвешивали надземную массу сосудистых растений, мхов и лишайников. Начиная с 2000 г. аналогичные измерения запасов фитомассы ежегодно осуществляли на случайно отобранных площадках размером  $40 \times 40$  см в конце июля – начале августа, на максимуме скорости вегетации. Ряд дополнительных площадок использовали для оценки проективного покрытия растений, по которому в дальнейшем на основе регрессионных уравнений зависимости запасов основных растительных фракций от проективного покрытия, получали дополнительные пространственные оценки максимальных запасов надземной фитомассы.

#### *Метеорологические данные*

Ближайшая метеостанция расположена в окрестностях г. Воркута в 20 км к северу от участка исследований. Срочные данные (для темпе-

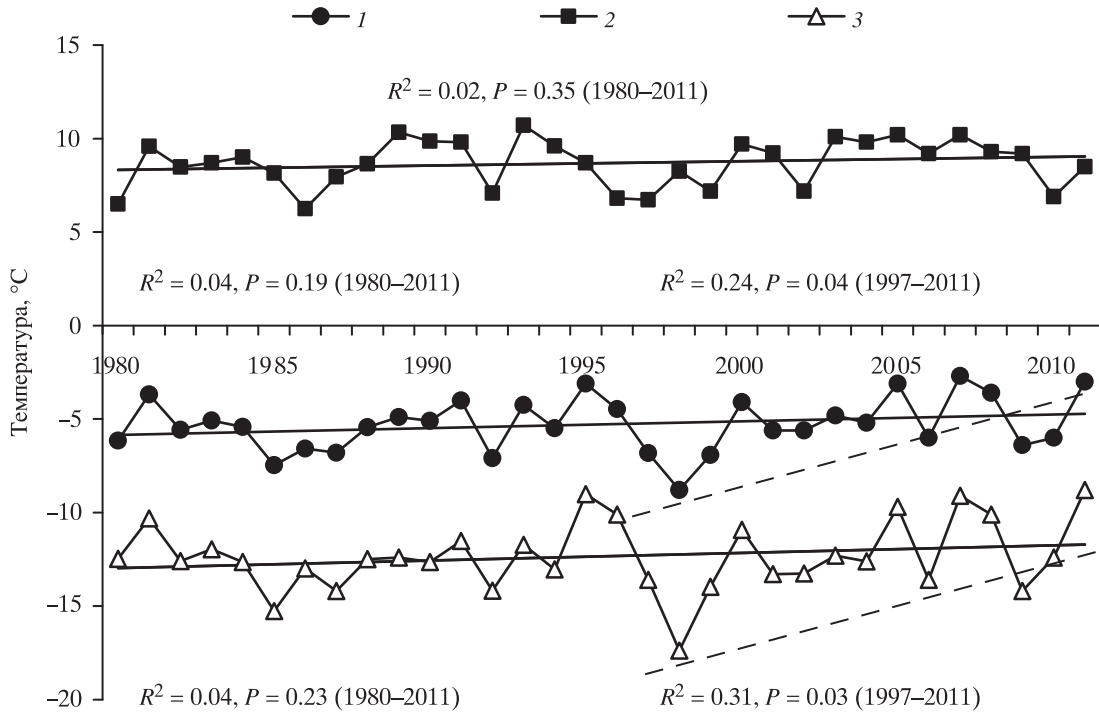
ратуры, облачности и ряда других параметров – 8 раз в сутки, для снежного покрова – 1 раз в сутки) были предоставлены ВНИИ Гидрометеорологической Информации – Мировым Центром Данных (г. Обнинск). Начиная с 1999 г. на площадке CALM был установлен круглогодичный автоматический датчик с интервалом регистрации температуры воздуха 1 ч. Температура воздуха, измеренная на участке исследования ( $T_i$ ), демонстрирует почти полное сходство с температурой, измеренной на метеостанции ( $T_s$ )  $T_s = 0.967 T_i$ ,  $R^2 = 0.993$ ,  $n = 1078$ . Это позволяет использовать информацию с метеостанции при анализе данных и моделировании.

Статистические расчеты проведены с использованием программы SYSTAT 11 (Systat Software, Inc., США). Различия величин средних и дисперсии оценивали модификациями  $t$ - и  $F$ -тестов соответственно (на уровне значимости  $P < 0.05$ ). Нелинейная аппроксимация проводилась с использованием метода Левенберга-Марквардта. Связи межгодовой изменчивости значений параметров оценивались по коэффициенту корреляции Пирсона.

### АНАЛИЗ ИСХОДНЫХ ДАННЫХ И ПОСТРОЕНИЕ МОДЕЛИ

#### *Изменчивость климата и деятельного слоя почвы*

Для сравнительного анализа интервалу наших инструментальных наблюдений в исследуемом районе (1996–2011 гг.) удобно сопоставить равный ему по продолжительности предшествующий период (1980–1996 гг.). Если в первый период среднегодовая, летняя и зимняя температуры, а также суммы осадков за год относительно стабильны, то в последующий период отмечается как значимый рост температуры воздуха зимой и за год в целом (рис. 2), так и увеличение вариабельности этих показателей. Уже в конце этого периода вариация температуры увеличивается: за 1996–2011 гг. она значимо превышает вариацию за 1980–1996 гг. ( $P = 0.05$ ). С 1996 по 2011 год средняя температура холодного периода (октябрь – май) повысилась с  $-17.4$  до  $-8.8$  °С, что определило рост среднегодовой температуры за счет высокой продолжительности зимнего сезона. Если среднесезонная годовая температура в этом районе составляла  $-6.3$  °С, то за период 1996–2011 гг. она выросла до  $-5.2$  °С (различия значимы при  $P < 0.05$ ). При этом в летний период значимого роста температуры не произошло (рис. 2). Тем не менее за период наших инструментальных наблюдений отмечается



**Рис. 2.** Изменение средней за год (1), июнь – сентябрь (2) и октябрь – май (3) температуры воздуха в 1980–2011 гг. по данным метеостанции г. Воркута. Приведены квадраты коэффициентов детерминации линейных регрессий за соответствующие периоды (в скобках) и их уровни достоверности.

значимый прирост суммы положительных температур (рис. 2) и прирост среднего уровня ФАР в июне – сентябре.

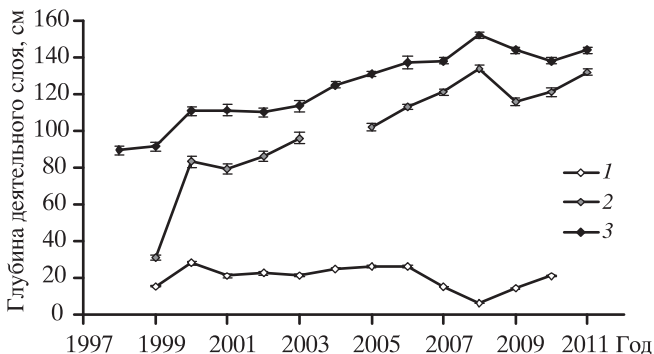
Что касается осадков, то ряд метеонаблюдений, к сожалению, по неизвестным причинам прерывается в 2003 г., поэтому корректное сравнение интересующих нас периодов провести на имеющихся данных невозможно. Тем не менее, как и температура воздуха, летние (июнь – сентябрь) и годовые суммы осадков в 1980–1996 гг. были стабильны (наклоны регрессии  $P = 0.2$  и  $0.92$ ), а летние суммы осадков в период 1996–2003 гг.

возросли с 89 до 233 мм. Кроме того, по данным Росгидромета РФ, этот регион Большеземельской тундры попадает в зону прироста выпадения атмосферных осадков со скоростью 5–10%/10 лет за 1976–2006 гг. (Оценочный доклад., 2008).

Измерения мощности сезонно-талого слоя почвы обычно проводили в начале (середина – конец июня), середине (конец июля – начало августа) и в конце (середина сентября – начало октября) периода оттаивания. Соотношение между сезонной глубиной оттаивания и температурой воздуха описывается модифицированным решением задачи Стефана (Nelson, Outcalt, 1987; Brown et al., 2000):

$$TD = E_s \sqrt{DDT}, \quad (2)$$

где  $TD$  – глубина оттаивания,  $DDT$  – сумма положительных градусо-дней от начала оттаивания, а  $E_s$  – эдафический коэффициент, эмпирически устанавливаемый для каждого почвенного района. Оттаивание начиналось синхронно, несмотря на погодные различия в годы измерений. Глубина оттаивания в июле различалась наиболее сильно, и максимальные за год значения зависели от позднейюльских (рис. 3). Наибольшая скорость оттаивания отмечается в конце июля. Связь максимальной глубины оттаивания со значениями  $DDT$  на



**Рис. 3.** Межгодовая изменчивость глубины деятельного слоя в начале (1), середине (2) и конце (3) лета на площадке CALM R23 Тальник. Приведены средние и их стандартные ошибки. Для каждой точки  $n = 484$ .

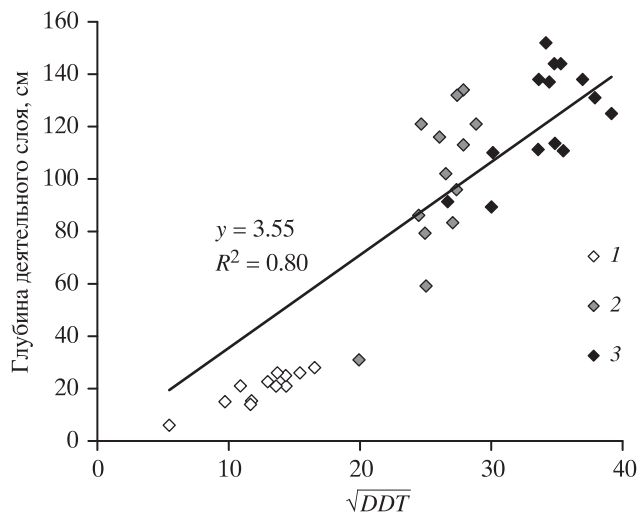
стационаре хорошо соответствует уравнению (2) для  $E_s = 3.55$  (рис. 4).

В начале сезона данные измерений лежат ниже регрессионной линии, поскольку глубина оттаивания всей массы тепло-инерционного мерзлотного грунта еще мало зависит от хода температуры и требуется время для накопления тепла. Оттаивание почво-грунта начинается только когда полностью сходит снег. Поэтому в понижениях на участке исследований, поросших высоким 1–1.5 м ерником (рис. 1), снег в некоторые годы лежал до конца июня и оттаивание начиналось на 1–2 нед позднее, чем на повышенных, автоморфных участках. К середине июля скорости оттаивания в разных микробиотопах выравнивались, но значимые различия в глубине протайки всегда сохранялись до конца сезона в пользу понижений ( $P < 0.001$ ), что связано с большей влажностью почвы в микродепрессиях.

К концу периода оттаивания корреляция между его глубиной и текущей суммой положительных градусо-часов снижается, как показано на рис. 4. Это говорит о том, что в ходе сезона возрастает роль другого фактора. Измеренная межгодовая изменчивость глубины оттаивания лишь на 38% объясняется температурой. Другим источником ее изменчивости является почвенная влажность. Как известно, более влажные почвы имеют большую теплопроводность, что повышает эффективность поступающего тепла для таяния грунтового льда (Hinkel et al., 2001). Объемная влажность в приповерхностном слое почвы значимо возросла за многолетний период наблюдений. Это касается как средней за сезон влажности, так и влажности в середине сезона. Такой закономерности в начале и в конце вегетационных сезонов не отмечается. В эти периоды надмерзлотный почво-грунт, как правило, насыщен или пересыщен влагой (в июне за счет таяния мерзлоты, в сентябре – за счет осенних дождей), и межгодовая изменчивость влажности в эти периоды низкая.

*Введение в модель зависимости  
первичной продукции и дыхания экосистемы  
от погодных условий*

Измерения потоков диоксида углерода методом закрытых камер проводили в 1996 и 1999 гг. Исследовали различные типы экосистем, в том числе несколько типов кустарничковых тундр, осоковые болота и гари (Zamolodchikov et al., 1998, 2000, 2001). В настоящей работе анализируются данные только по лишайниково-мохово-кустарничковому, более дренированному участку тундры (тип растительности 1 на рис. 1). Данные



**Рис. 4.** Измерения глубины оттаивания (см) в начале (1), середине (2), и конце сезона (3) в зависимости от корня из суммы положительных градусо-дней ( $\sqrt{DDT}$ ) на площадке CALM R23 “Тальник”. Приведены только средние. Их стандартные ошибки см. рис.3. Для каждой точки  $n = 484$ .

описывают суточную динамику  $GPP$  (1185 значений, отличных от нуля) и  $ER$  (1455 значений) в различные периоды лета, что представляет собой достаточную основу для моделирования потоков углерода.

Известно, что фотосинтетически активная радиация является определяющим фактором изменчивости  $GPP$  в суточном цикле, согласно уравнению (Monsi, Saeki, 1953):

$$GPP = a_1 a_2 PAR / (a_1 PAR + a_2), \quad (3)$$

где  $PAR$  – фотосинтетически активная радиация, коэффициент  $a_1$  определяет начальный наклон, а  $a_2$  – положение пологой части световой кривой. Это уравнение не учитывает того, что за счет закономерного развития и последующей деградации фотосинтетического аппарата растений параметр  $a_1$  имеет сезонный максимум. Поэтому для описания внутрисезонной изменчивости  $GPP$  в уравнение (3) была введена параболическая зависимость  $a_1$  от номера календарного дня года ( $JD$ ):

$$GPP = (d_1 JD^2 + d_2 JD + d_3) \times a_1 a_2 PAR / (a_1 PAR + a_2), \quad (4)$$

где  $d_1$ ,  $d_2$  и  $d_3$  – коэффициенты параболической функции, зависящей от номера календарного дня. Регрессионное уравнение (4) уже позволяет удовлетворительно описывать имеющиеся у нас полевые данные по  $GPP$  (табл. 1).

В то же время уравнение (4) не описывает пространственной и межгодовой изменчивости

**Таблица 1.** Результаты нелинейной аппроксимации уравнений валовой первичной продукции ( $GPP$ ,  $\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) и валового дыхания экосистемы ( $ER$ ,  $\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ )

Уравнения	$n$	$R^2$	Сумма квадратов	Остаточная сумма квадратов	$F$	$P$
Валовая первичная продукция						
(4) $GPP = (-0.056JD^2 + 23.6JD - 2369) \cdot 0.000206 \cdot 0.0565 \cdot PAR / (0.000206 \cdot PAR + 0.0565)$	1185	0.545	15813	3431	851	<0.01
(5) $GPP = (-0.0000742JD^2 + 0.0317JD - 3.21) \cdot 0.199 \cdot BLV \cdot PAR / (0.199 \cdot PAR + BLV)$	1185	0.775	15813	1700	2450	<0.01
Валовое дыхание						
(6) $ER = 1.36 \cdot \exp(0.0384Ta)$	1455	0.384	12156	2063	3553	<0.01
(7) $ER = (-0.000392JD^2 + 0.165JD - 15.7) \cdot \exp(0.0361Ta)$	1455	0.453	12156	1831	2045	<0.01
(8) $ER = (-0.0164JD^2 + 7.01JD - 684) \cdot (0.000271BLV + 0.0133) \cdot \exp(0.0352Ta)$	1455	0.680	12156	1072	2496	<0.01

**Примечание.** В качестве независимых переменных использованы переменные номера календарного дня в году ( $JD$ ), фотосинтетически активной радиации ( $PAR$ ,  $\mu E$ ), сезонного максимума массы листвы сосудистых растений ( $BLV$ ,  $\text{г а.с.м.} \cdot \text{м}^{-2}$ ) и температуры воздуха ( $Ta$ ,  $^{\circ}C$ ).

величины первичной продукции. Так,  $GPP$  на отдельных площадках измерений ощутимо различалась за один и тот же период, а средняя величина продукции в 1996 г. была значимо выше, чем в 1999 г. Это прежде всего связано с различным запасом фотосинтезирующей фитомассы. В качестве меры, оценивающей его биотопические и межгодовые отличия, в модель была введена максимальная за сезон масса листвы сосудистых растений ( $BLV$ ) для каждого участка измерений. Поскольку максимальный уровень первичной продукции в уравнениях (3) и (4) определяется параметром  $a_2$ , он был заменен на  $BLV$ :

$$GPP = (d_1 JD^2 + d_2 JD + d_3) \times a_1 BLV PAR / (a_1 PAR + BLV). \quad (5)$$

Уравнение (5) объясняет 78% изменчивости всех исходных данных по  $GPP$  (табл. 1). Сезонный максимум первичной продукции в этом уравнении определяет выражение  $-d_2 / (2d_1)$ . По уравнению (5) оно равно 211 дню года, что соответствует 30 июля.

Использование зависимости  $GPP$  от ФАР является общепринятым подходом. Чтобы привлечь внимание сезонные изменения и пространственную изменчивость, исследователи обычно используют данные о динамике листовой поверхности (Griffits, Rouse, 2001),  $NDVI$  (Oechel et al., 2000b) или настраивают параметры модели на различные части сезона (Nagazono et al., 2003). В нашем случае задача была решена введением в уравнения максимального запаса фотосинте-

зирующей массы сосудистых и параболической зависимости от календарного дня. Такой подход недооценивает вклад многолетней динамики массы мхов и лишайников, но это считается допустимым при моделировании продуктивности тундр (Williams et al., 2000).

Для описания зависимости валового дыхания экосистемы от температуры, первоначально было использовано классическое уравнение Вант-Гоффа (Lloyd, Taylor, 1994):

$$ER = R_0 e^{kT}, \quad (6)$$

где  $T$  – температура воздуха или почвы,  $R_0$  – начальный уровень валового дыхания экосистемы,  $k$  – коэффициент чувствительности к температуре. Обычно считается, что наилучшим предиктором дыхания экосистемы является температура верхнего слоя почвы. Но для того чтобы иметь возможность восстановить данные о потоках углерода по метеоданным г. Воркута, мы использовали полевые данные по температуре воздуха ( $Ta$ ).

Уравнение (6) позволяет удовлетворительно описать имеющийся массив данных по  $ER$  (табл. 1), однако уровень описания сезонной изменчивости валового дыхания недостаточен. В качестве дополнительного параметра, учитывающего сезонную изменчивость  $ER$ , в уравнение была введена аналогичная уравнению (4) зависимость  $ER$  от календарного дня года  $JD$ :

$$ER = (d_1 JD^2 + d_2 JD + d_3) e^{kT}. \quad (7)$$



Это позволило существенно улучшить описание изменчивости этой величины (табл. 1) по сравнению с уравнением (6). Полученные нами значения дыхания всей экосистемы тесно связаны с календарным днем года. Связь дыхания с календарным днем года осуществляется через сезонную динамику биомассы и дыхания надземных частей растений, динамику выделения в почву связанных с первичной продукцией корневых экссудатов и фенологию сообществ почвенных микроорганизмов. Однако, как и в случае с продукцией, изменчивость, связанная с межгодовыми и пространственными вариациями, осталась неучтенной. Поэтому в уравнение (7) также была введена переменная  $BLV$ . Но в данном случае взаимосвязь не могла быть прямо пропорциональной, как в уравнении (5), поскольку биомасса листьев не вносит основного вклада в дыхание экосистемы. Поэтому здесь нами была использована линейная аппроксимация:

$$ER = (d_1 JD^2 + d_2 JD + d_3) (g_1 BLV + g_2) e^{kt}. \quad (8)$$

Уравнение (8) описывает уже 68% вариации  $ER$  (табл. 1) и пригодно для описания изменчивости валового дыхания экосистемы. Согласно уравнению сезонный максимум дыхания экосистемы приходится на 214-й календарный день, или 2 августа, что на 3 дня позднее максимума  $GPP$ .

#### Моделирование потоков углерода

Уравнение (5) описывает валовую первичную продукцию как функцию календарного дня, ФАР и максимальной за сезон биомассы листьев сосудистых растений. Уравнение (8) описывает дыхание экосистемы как функцию календарного дня, температуры воздуха и максимальной за сезон биомассы листьев сосудистых растений. Для моделирования потоков углерода имеются все необходимые данные, кроме прямых измерений ФАР. Поэтому внутрисуточный и сезонный ход ФАР был восстановлен нами по имеющимся срочным оценкам общей облачности. Первоначально с использованием региональных данных (Справочник..., 1989) была исследована годичная динамика суточного хода потенциальной (в отсутствие облачности) солнечной радиации ( $I$ , кВт · м<sup>-2</sup>):

$$I = -0.976 + 0.368 \sin(0.0172 JD - 1.40) + 1.36 \sin(\pi t), \quad R^2 = 0.991, \quad n = 42, \quad (9)$$

где  $t$  – время суток, пересчитанное в диапазон от 0 до 1. Затем наблюдаемые значения ФАР, полученные нами в процессе камерных измерений потоков углерода, сравнили с потенциальной  $I$ , полученной по уравнению (9) с заменой отрица-

тельных значений на нули, и облачностью по данным метеостанции. Следуя метеорологической практике (Соколихина, 1994), форма зависимости радиации от облачности была принята линейной. Итоговое уравнение (10) описывает ФАР ( $\mu E$ ) как функцию потенциальной суммарной солнечной радиации ( $I$ , кВт · м<sup>-2</sup>) и облачности ( $C$ , меняющейся от 0 до 10 баллов):

$$PAR = I(-126C + 2252), \quad R^2 = 0.731, \quad n = 1455. \quad (10)$$

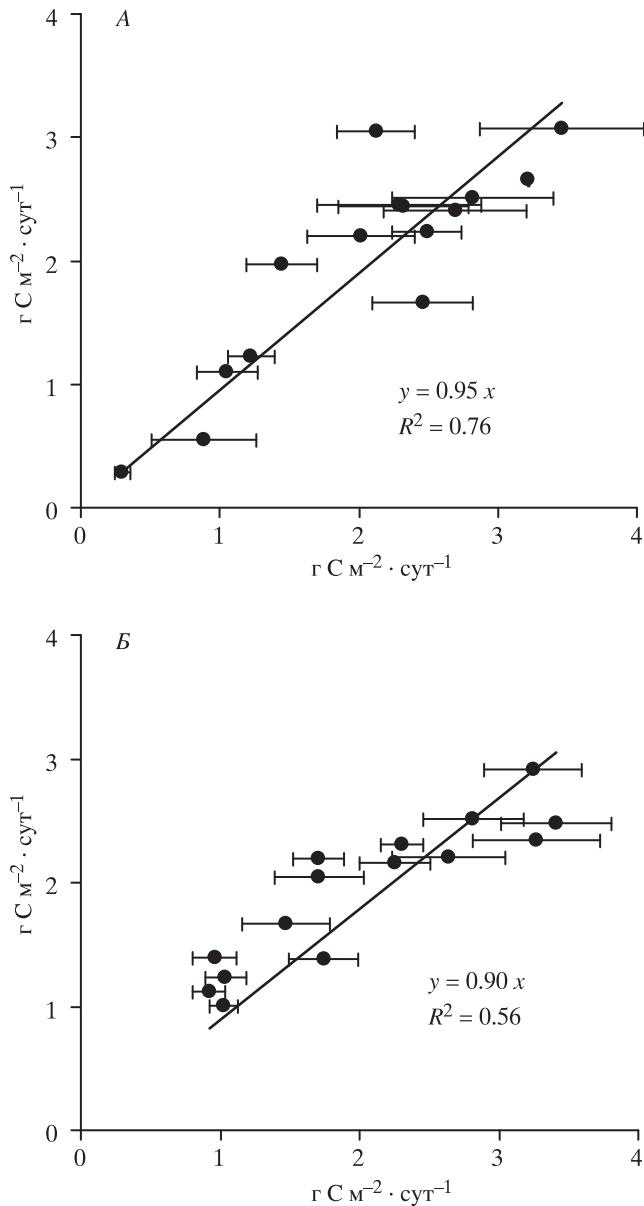
Уровень соответствия уравнения (10) реальным данным следует считать высоким. В результате, пользуясь имеющимися натурными и расчетными данными по температуре воздуха, ФАР и сезонным максимумам биомассы листьев сосудистых растений, нам удалось оценить суточную и сезонную динамику валовой первичной продукции и дыхания экосистемы по уравнениям (5) и (8). Такая оценка была проведена с 1996 по 2011 год для лет, по которым имелись полевые определения  $BLV$  (по причине отсутствия определений  $BLV$  из ряда были исключены 1997, 1998 и 2004 гг.). На основе имеющихся срочных метеоданных внутригодовая динамика потоков углекислого газа могла быть смоделирована с шагом 3 ч.

Для оценки потоков углерода в зимние сезоны многолетнего периода наблюдений использовали полученное в 1998–1999 гг. эмпирическое уравнение зависимости надснежной и напочвенной эмиссии  $CO_2$  от температуры поверхности почвы по нашим наблюдениям (Карелин, Замолотчиков, 2008). Уравнение было получено для той же кустарничковой автоморфной экосистемы, расположенной в месте будущей закладки площадки R23 CALM. Для того чтобы можно было использовать срочные метеоданные по г. Воркута и метеоданные площадки наблюдений, уравнение было пересчитано для температуры воздуха, которая является параметром эмиссии, хорошо заменяющим температуру поверхности почвы:

$$WE = 0.075 e^{0.042 T_{air}}, \quad R^2 = 0.80, \quad n = 12, \quad (11)$$

где  $WE$  – величина эмиссии углерода (г С · м<sup>-2</sup> · сут<sup>-1</sup>),  $T_{air}$  – температура воздуха, °С. Уравнение было рассчитано только по данным, которые были получены после того как активный слой почвы полностью промерз. Зимняя эмиссия по уравнению (11) рассчитывалась для периода 1 октября – 31 мая.

Верификация модели была проведена путем сравнения наблюдаемых значений потоков углерода и расчетных по модели аналогичных величин за те же периоды. Это возможно, поскольку значения температуры и ФАР, использованные при построении модели, независимы. Сравнение,



**Рис. 5.** Расчетные – по оси ординат и наблюдаемые – по оси абсцисс суточные значения валовой первичной продукции (А) и валового дыхания экосистемы (Б). Приведены средние и их стандартные отклонения ( $n = 4-5$ ).

проведенное на рис. 5, показывает, что модель в целом удовлетворительно описывает данные наблюдений, несмотря на то, что происходит некоторая недооценка высоких значений и переоценка низких значений *ER*.

На рис. 6 также показана сезонная динамика потоков углерода в 1999 г., для наглядности приведенная с шагом в 1 сутки. Ход *NEE* хорошо отражает известные сезонные закономерности, в частности весеннюю и осеннюю эмиссию углерода в атмосферу, и преобладающий летний сток (Oechel et al., 1995, 2000a; Soegard, Nordstroem,

1999; Harazono et al., 2003, и др.). Кроме того, на рис. 6 хорошо заметны внутрисезонные обратимые колебания суточного *NEE* вида “сток-источник”, характерные для тундровых экосистем, и обычно определяемые в этом временном масштабе колебаниями температуры (Zamolodchikov et al., 2000) или ФАР (Zamolodchikov et al., 2003).

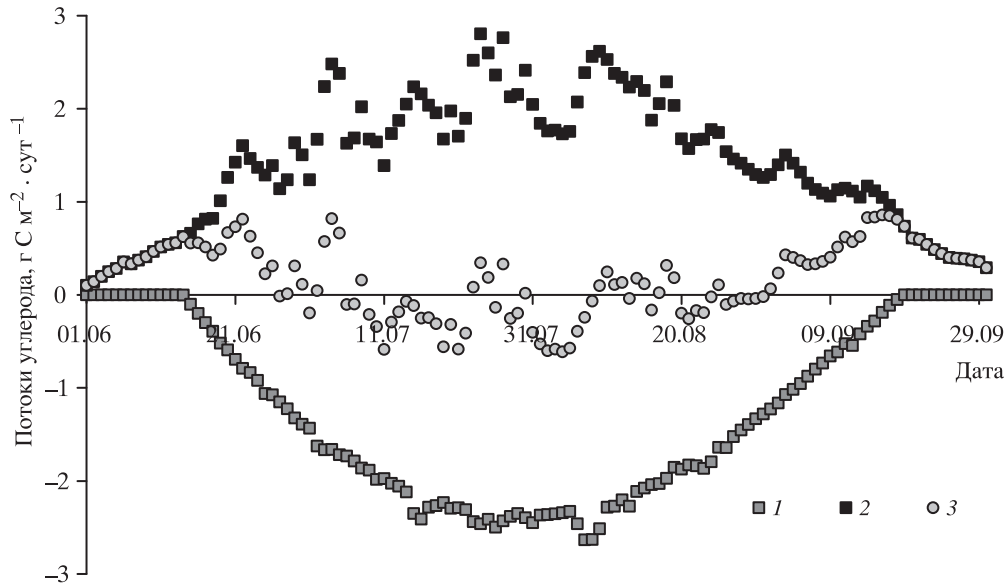
Поскольку в том же районе Большеземельской тундры в 1999 и 2001 гг. работала группа финских исследователей, есть возможность непосредственно сравнить измеренный ими методом закрытых камер *NEE* с рассчитанным по нашей модели. Как показывает сравнение, в эти годы для автоморфных кустарничковых экосистем был в обоих случаях показан баланс или источник углерода за вегетационный сезон (Heikkinen, 2003).

#### Отклик углеродного баланса на многолетнюю изменчивость климата

Предлагаемая модель потоков углерода построена для всего периода наблюдений с временным шагом 3 ч, что было сделано прежде всего для повышения степени доверия к результатам моделирования. Тем не менее конечной целью нашего анализа является попытка оценить частный вклад различных независимых параметров в многолетнюю изменчивость функциональных характеристик экосистемы, в роли которых выступают основные потоки углерода (*GPP*, *ER* и *NEE*).

В табл. 2 приводятся многолетние данные наблюдений и результаты моделирования, показывающие изменчивость климата и функционирования экосистем. Эти и другие многолетние данные, не приведенные в таблице, вошли в дальнейший статистический анализ, целью которого было выявить силу и направление связей между факторами и компонентами экосистемы в многолетнем масштабе.

Ранее нами было показано, что набор значимых управляющих факторов экосистемы целиком зависит от временного масштаба наблюдений (Карелин, Замолодчиков, 2008). Поэтому для многолетнего масштаба следует провести анализ наблюдаемых и полученных с помощью регрессионных моделей многолетних значений. Отметим, что почти все показатели связаны друг с другом, и не являются, строго говоря, независимыми. Даже поступление ФАР в экосистему связано с облачностью, которая определяется температурой приходящих воздушных масс, осадками, преобладающими ветрами, испаряемостью, запасом влаги в грунтах и другим. Запас фитомассы также является, с одной стороны, зависимым от



**Рис. 6.** Сезонная динамика валовой первичной продукции (1), валового дыхания (2) и чистого потока углерода (3) в исследуемой кустарничковой экосистеме, восстановленная на основе наблюдений и моделирования для вегетационного периода 1999 г. Значения первичной продукции условно приведены в отрицательной области графика, значения дыхания – в положительной. Отрицательные значения чистого потока означают сток углерода из атмосферы, положительные – его источник.

**Таблица 2.** Климатические параметры и избранные функциональные характеристики кустарничковой тундры (стационар R23 Тальник)

Год	Средняя температура воздуха за год, °С	Сумма осадков, мм	Средняя ФАР, $\mu\text{E}$	Корень из суммы градусо-дней	Активный слой почвы в конце сезона, см	Объемная влажность почвы, %		Максимум запаса листовых сосудов, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$	Потоки углерода, $\text{г} \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$		
						июнь – сентябрь	сентябрь		GPP	GR	NEE
1996	-4.5	231	<b>300</b>	30.4	NA	NA	NA	40.6	200.9	198.7(12.9)	-2.2
1997	-6.8	110	<b>311</b>	30.7	NA	NA	NA	NA	NA	NA (11.8)	NA
1998	-8.8	213	<b>314</b>	30.0	89.4	NA	NA	NA	NA	NA (10.0)	NA
1999	-6.9	275	<b>298</b>	26.7	91.3	36.0	43.1	28.1	154.4	174.9(11.2)	20.5
2000	-4.1	203	<b>336</b>	35.5	110.8	35.8	32.2	27.1	<b>151.4</b>	<b>186.7(12.7)</b>	<b>35.3</b>
2001	-5.6	179	<b>334</b>	33.6	111.3	49.4	37.3	48.9	<b>227.1</b>	<b>228.8(11.5)</b>	<b>1.7</b>
2002	-5.6	234	<b>308</b>	30.1	110.1	56.2	63.6	57.1	<b>246.4</b>	<b>235 (11.0)</b>	<b>-11.4</b>
2003	-4.8	257	<b>326.2</b>	34.9	113.6	47.8	NA	52.4	<b>246.1</b>	<b>251.9(11.7)</b>	<b>5.8</b>
2004	-5.2	NA	<b>400.4</b>	39.2	125	60.5	63.9	NA	NA	NA (12.0)	NA
2005	-3.1	NA	<b>392.3</b>	37.9	131	59.2	72.8	117.4	<b>421.6</b>	<b>403.2(12.9)</b>	<b>-18.4</b>
2006	-6	NA	<b>383.3</b>	34.4	137	59.4	51.5	54.6	<b>261.0</b>	<b>242.6(10.9)</b>	<b>-18.5</b>
2007	-2.7	NA	<b>394.4</b>	37.0	138	64.7	69.8	57.1	<b>271.6</b>	<b>267.7(13)</b>	<b>-3.9</b>
2008	-3.6	NA	<b>406.4</b>	34.2	152	47.5	56.1	66.9	<b>308.6</b>	<b>281.1(12.5)</b>	<b>-27.5</b>
2009	-6.4	NA	<b>397</b>	34.8	144	NA	NA	47.4	<b>242.9</b>	<b>229.9(10.8)</b>	<b>-13.0</b>
2010	-6	NA	<b>355.2</b>	33.6	138	66.0	80.5	105.7	<b>385.5</b>	<b>334(11.8)</b>	<b>-51.4</b>
2011	-3	NA	<b>380</b>	35.3	144	59.4	66.8	142.3	<b>448.9</b>	<b>415.3(13.1)</b>	<b>-33.6</b>

**Примечание.** Отрицательные значения потоков обозначают сток  $\text{CO}_2$ , положительные – источник. Значения, рассчитанные только по регрессионным уравнениям, выделены жирным шрифтом. В скобках – суммарная величина эмиссии за зимний период (октябрь – май). Сумма осадков и средняя ФАР приведены за июнь – сентябрь. NA – данные отсутствуют.

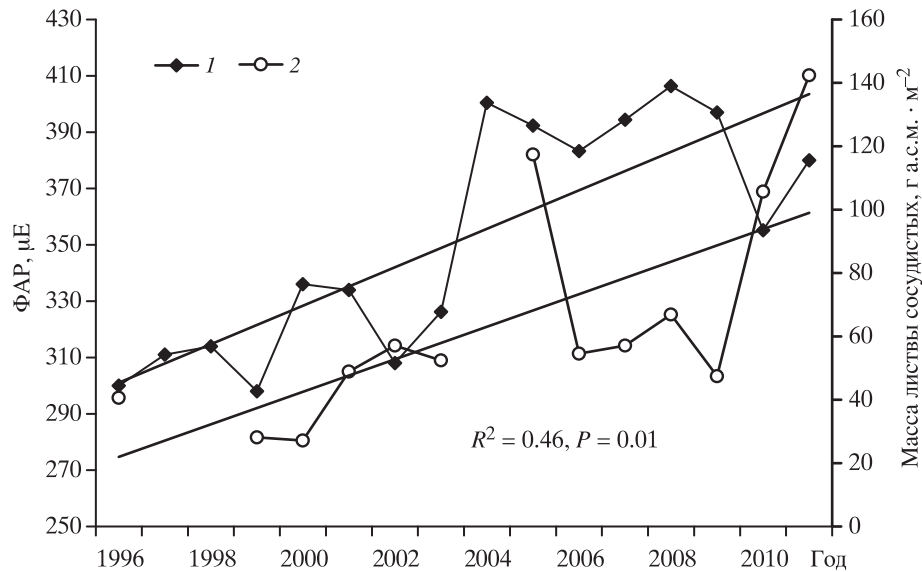


Рис. 7. Многолетняя изменчивость фотосинтетически активной радиации (1) и максимального запаса листы сосудистых растений (2).

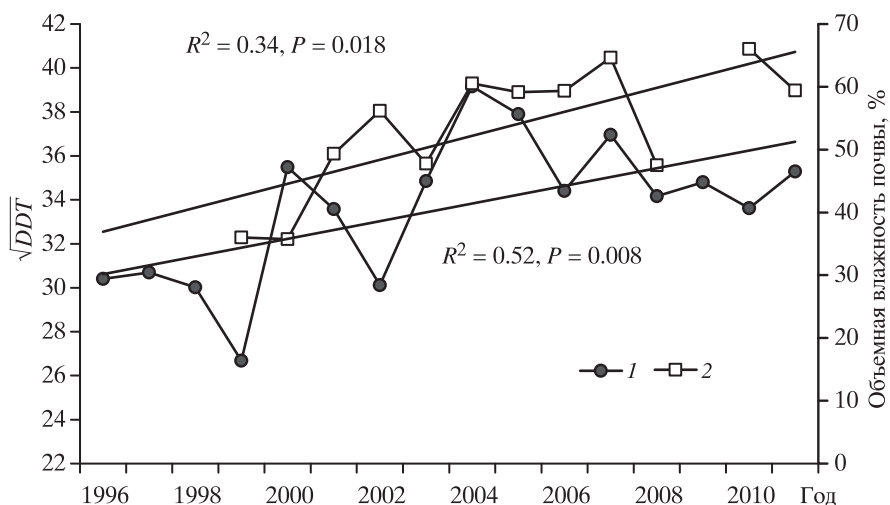


Рис. 8. Многолетняя изменчивость корня из суммы положительных градусо-дней (1) и средней за вегетационный сезон влажности почвы в слое 0–10 см (2).

абиотических показателей параметром, а с другой – независимым фактором, определяющим величины *ER* и *GPP*.

Основные тренды интересующих нас показателей за период 1996–2011 гг. проиллюстрированы рис. 2, 7, 8. Почти для всех показателей характерен рост. Среди них отметим значительное увеличение ФАР (рис. 7) и рост температуры воздуха в зимний период и за год (рис. 2). Выросли также сумма положительных градусо-дней и объемная влажность верхнего слоя почвы в вегетационный сезон (рис. 8). Последнее, на фоне растущих ФАР и температуры, может быть объяснено только ро-

стом поступления влаги, которое для наблюдаемого автоморфного участка тундры с его преимущественно верховым питанием, осуществляется через атмосферные осадки. Но, как уже отмечалось, ряд данных по поступлению осадков на метеостанции г. Воркуты оказался прерван после 2003 г. и мы можем лишь косвенно говорить о росте выпадения осадков.

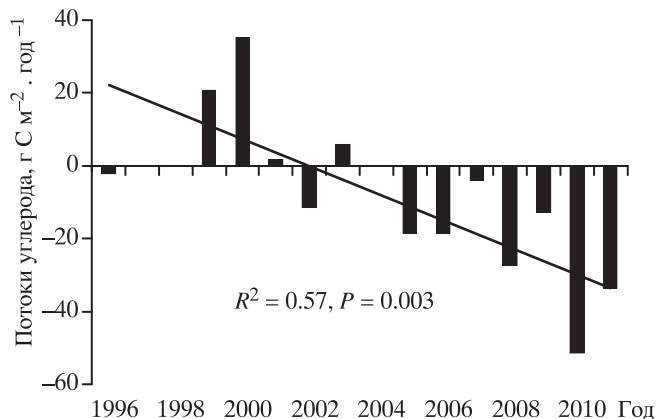
Среди других климатически зависимых параметров экосистемы нами отмечен значимый рост глубины активного слоя почвы (рис. 3) и надземного запаса листы сосудистых растений (рис. 7). Помимо тренда этого показателя, который вошел

в число параметров модели, нами был зафиксирован значимый рост запаса надземного мертвого органического вещества от 150 до 420 г абсолютно сухой массы (а.с.м.) · м<sup>-2</sup> ( $R^2 = 0.34$ , коэффициент наклона линейной регрессии значим,  $P < 0.05$ ) и общего запаса живых надземных частей растений от 290 до 1030 г а.с.м. · м<sup>-2</sup> ( $R^2 = 0.48$ ,  $P < 0.05$ ) за тот же многолетний период, что дополнительно служит независимой проверкой модели.

Общий функциональный отклик экосистемы отражается в изменении основных углеродных потоков. За 16-летний период наблюдений по результатам моделирования отмечается значимый прирост стока *NEE* (рис. 9), что в сумме, с заполнением трех лет пропусков линейной интерполяцией, дает оценку интегрального стока в 109.2 г С · м<sup>-2</sup>. Моделью этот сток углерода объясняется преимущественным увеличением *GPP* ( $R^2 = 0.57$ ,  $P = 0.003$ ,  $n = 13$ ) по сравнению с вычитаемой из нее, также растущей величиной *ER* ( $R^2 = 0.48$ ,  $P = 0.009$ ,  $n = 13$ ), за тот же период. На первый взгляд это связано с дополнительным стимулирующим влиянием параметра ФАР на *GPP*, однако нелинейность примененных регрессионных моделей не позволяет однозначно ответить на этот вопрос и требует дальнейшего анализа.

Заметим также, что величина зимней эмиссии не растет и продолжает оставаться на одном и том же низком уровне ( $R^2 = 0.04$ ,  $P = 0.49$ ) (табл. 2). Это говорит о том, что единственный параметр, от которого она зависит в этот период – температура воздуха – не приводит к существенному отклику, несмотря на некоторое значимое потепление. Поскольку при расчетах зимней эмиссии использовался тот же массив данных по температуре воздуха, то это может быть связано только с тем, что наблюдаемое зимнее потепление слишком незначительно и не оказывает видимого эффекта на дыхание микробиоты и растений. Иными словами, зимние температуры остаются слишком низкими, а *C*-потоки – слишком незначительными.

С данными табл. 2 и другими, не вошедшими в нее параметрами, был проведен корреляционный анализ по Пирсону (табл. 3). Ниже мы будем рассматривать только корреляции, значимые при  $P < 0.05$ . В первую очередь рассмотрим, как меняется на многолетнем масштабе характер связей между параметрами, заложенными в модель, и *C*-потоками. Поскольку модели строились в более мелком масштабе (“часы-сутки”), аналогами температуры, измеряемой каждые 3 ч, в масштабе “вегетационный сезон-годы” могут служить такие показатели из представленных, как средняя температура теплого или холодного сезона, сред-



**Рис. 9.** Восстановленная с помощью модели многолетняя (1996–2011 гг.) динамика чистого потока углерода в кустарничковой тундровой экосистеме. Пропущены 1997, 1998 и 2004 г. Приведен квадрат коэффициента детерминации линейной регрессии и уровень ее достоверности.

негодная температура и сумма положительных градусо-дней. Среди этих показателей лишь последний значим и положительно связан с *ER*.

Со вторым модельным параметром, ФАР, сравнение проводится по его среднему уровню за вегетационный сезон (июнь – сентябрь). Этот показатель в многолетнем масштабе тесно и положительно связан с температурой теплого сезона и года, суммой положительных градусо-дней и глубиной оттаивания, а также положительно связан со всеми основными *C*-потоками<sup>1</sup>.

Максимальный запас листьев сосудистых растений (*BLV*) интерпретируется на многолетнем масштабе проще двух других параметров, поскольку это лишь одно значение за каждый год. Этот показатель сильно зависит от средней за вегетационный период влажности почвы и более всего коррелирует со всеми *C*-потоками, включая *NEE*. Последнее неудивительно, поскольку именно фотосинтезирующая масса сосудистых растений производит валовую первичную продукцию и одновременно дыхание всей массы сосудистых составляет в тундрах около 55% валового дыхания (Карелин, Замолодчиков, 2008), а дыхание листьев с ней тесно связано.

Среди прочих статистически значимых корреляций обращают на себя внимание положительные связи между углеродными потоками и глуби-

<sup>1</sup> Связи обсуждаемых факторов в табл. 3 с *NEE* отрицательны, поскольку знак “минус” условно обозначает сток углерода в экосистему. Это означает, что увеличение ФАР или, как мы увидим далее, рост глубины оттаивания и влажности почвы, приводят к приросту *C*-стока, иными словами, эти связи по сути также положительны.

**Таблица 3.** Матрица корреляционных коэффициентов Пирсона между климатическими и функциональными характеристиками кустарниковой тундры за годы наблюдений (1996–2011 гг.)

	<i>Tyear</i>	<i>Twarm</i>	<i>Tcold</i>	<i>DDT</i>	<i>TDend</i>	<i>PAR</i>	<i>PRECyr</i>	<i>SMend</i>	<i>SMavg</i>	<i>BLV</i>	<i>GPPyr</i>	<i>ERyr</i>	<i>NEEyr</i>
<i>Tyear</i>	1.000												
<i>Twarm</i>	0.493	1.000											
<i>Tcold</i>	<b><u>0.969</u></b>	0.296	1.000										
<i>DDT</i>	<b><u>0.622</u></b>	<b><u>0.801</u></b>	<b>0.501</b>	1.000									
<i>TDend</i>	<b>0.601</b>	0.300	<b>0.621</b>	<b>0.623</b>	1.000								
<i>PAR</i>	<b>0.509</b>	<b><u>0.662</u></b>	0.417	<b><u>0.817</u></b>	<b><u>0.881</u></b>	1.000							
<i>PRECyr</i>	-0.149	0.216	0.279	0.118	-0.370	0.069	1.000						
<i>SMend</i>	-0.045	0.208	0.141	0.450	<b>0.666</b>	<b>0.627</b>	-0.276	1.000					
<i>SMavg</i>	0.302	-0.119	0.378	0.336	0.584	0.464	0.593	0.498	1.000				
<i>BLV</i>	0.454	0.029	0.497	0.452	0.549	0.473	0.024	0.493	<b>0.751</b>	1.000			
<i>GPPyr</i>	0.465	0.108	0.488	0.524	<b>0.658</b>	<b>0.586</b>	-0.051	0.585	<b>0.804</b>	<b><u>0.982</u></b>	1.000		
<i>ERyr</i>	0.543	0.196	0.549	<b>0.572</b>	<b>0.588</b>	<b>0.568</b>	-0.036	0.502	<b>0.754</b>	<b><u>0.982</u></b>	<b><u>0.986</u></b>	1.000	
<i>NEEyr</i>	-0.102	0.209	0.175	0.247	<b><u>-0.742</u></b>	<b>0.517</b>	0.063	<b><u>-0.739</u></b>	<b>-0.805</b>	<b><u>-0.765</u></b>	<b><u>-0.827</u></b>	<b><u>-0.721</u></b>	1.000

**Примечание.** *Tyear* – среднегодовая температура (°C), *Twarm* – температура средняя за июнь – сентябрь, *Tcold* – температура средняя за октябрь – май, *DDT* – сумма положительных градусо-дней за год, *TDend* – максимальная глубина оттаивания почвы за год (см), *PAR* – средняя ФАР за июнь – сентябрь (μE), *PRECyr* – сумма осадков за год (мм), *SMavg* – средняя за июнь – сентябрь объемная влажность почвы (%), *SMend* – объемная влажность почвы в сентябре (%), *BLV* – максимальный сезонный запас листьев сосудистых (г а.с.м. · м<sup>-2</sup>), *GPPyr*, *ERyr*, *NEEyr* – валовая первичная продукция, валовое дыхание и чистый поток углерода, соответственно (г С · м<sup>-2</sup> · год<sup>-1</sup>). Коэффициенты значимые при  $P < 0.05$  выделены жирным шрифтом, значимые при  $P < 0.01$  – подчеркнуты, при  $P < 0.001$  – даны курсивом. Ряды состоят из 4–16 пар значений (лет).

ной оттаивания, а также их высокая корреляция с влажностью верхнего слоя почвы.

Ранее нами было показано, что в тундрах глубина оттаивания в большинстве случаев не является даже внутрисезонным фактором С-баланса (Карелин, Замолотчиков, 2008). Таким образом это пример “ложной корреляции”, когда его истинными управляющими факторами, одновременно определяющими глубину активного слоя, являются температура, ФАР и влажность почвы. В случае с влажностью причина заключается в положительной связи между этим параметром и приростом листьев сосудистых, что связано характерному сезонному дефициту почвенной влаги в июле, когда происходит наиболее активное развертывание фотосинтетического аппарата растений (Карелин, Замолотчиков, 2008). Что касается суммы осадков, то имеющийся ряд слишком короток, чтобы делать выводы.

Заметим, что все значимые связи в табл. 3 по смыслу положительны. Это означает, что рассмотренные факторы баланса находились за период наблюдений в “левых” частях зон толерантности по отношению к ним С-баланса экосистемы, т.е. в ответ на их увеличение наблюдался рост С-потоков и С-стока, и наоборот. Таким образом в экосистеме наблюдались прямые положительные

связи. Если бы в матрице появились значимые отрицательные корреляции, это бы означало, что по характеру отклика экосистема начала перемещаться в “правую” часть областей толерантности своего С-баланса по этим факторам, и в ней возникли прямые отрицательные связи.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Климат рассматриваемого района за ранний период наблюдений (1980–1996 гг.) стабилен и не обнаруживает выраженных тенденций к потеплению или похолоданию, что на фоне общего потепления в этот период в Арктике (Зукерт, Замолотчиков, 1997) указывает на его региональную специфику. При этом межгодовая стабильность местного климата складывается из небольших, но значимых противоположных трендов на понижение температуры холодного периода и на повышение летних температур на +0.02 °C · год<sup>-1</sup> за период в среднем. Межгодовая климатическая изменчивость за тот же период возрастает с большей очевидностью. Это касается как летней, так и зимней температуры.

В то же время за более поздний период наблюдений (1997–2011 гг.) тенденция к увеличению зимней и среднегодовой температуры просле-

живается вполне отчетливо ( $0.03\text{--}0.04\text{ }^{\circ}\text{C} \cdot \text{год}^{-1}$ ; рис. 2). В том же районе можно отметить значимый прирост зимней температуры воздуха, если рассматривать больший период 1966–1995 гг.:  $+0.8\text{ }^{\circ}\text{C}$  за 10 лет (Зукерт, Замолодчиков, 1997).

Температурные условия безусловно положительно сказываются на максимальной за сезон глубине деятельного слоя. Тем не менее температура воздуха полностью не объясняет межгодовую изменчивость его мощности. Независимым дополнительным параметром увеличения оттаивания, как уже указывалось, выступает растущая средняя влажность почвы.

Наши попытки установить прямую взаимосвязь почвенной влажности с количеством осадков не увенчались успехом. Это скорее ожидаемый результат, и не только потому, что ряд наблюдений слишком короток, но и поскольку почвенная влажность определяется балансом между приходом и расходом воды (Hinkel et al., 2001), имеющими свои регуляторы. Основной приток влаги в тундровую почву происходит за счет поступления осадков, верховодки, внутренних перемещений водных масс, а также таяния грунтового льда. Основные компоненты расхода – внутрпочвенный сток и испарение, которое в свою очередь является функцией интенсивности солнечной радиации, температуры и влажности воздуха, а также активности растений. Но вероятнее всего, наблюдаемый рост влажности почвы связан с растущим поступлением осадков, поскольку он отмечается как для понижений, так и для автоморфных повышений.

Предсказываемую моделью увеличение стока углерода, по сути, отражает вызванное потеплением 2-й половины XX в. наступление северной границы бореального леса на тундру в Арктике (Stow et al., 2004). Такие климатозависимые флуктуации экотона “лес – тундра” достаточно обычны. Одним из механизмов является опережающий рост продукции кустарников, что неоднократно показано в природных экспериментах с имитацией многолетнего потепления в арктических и антарктических сообществах (Welker et al., 2004; Wahren et al., 2005; Day et al., 2008).

Модельные суточные значения чистого потока углерода в экосистеме в течение лета способны обратимо меняться от стока к источнику, что демонстрирует рис. 6. Согласно модели, этот процесс определяется колебаниями среднесуточной температуры воздуха, которая связана со стоком углерода прямой отрицательной связью. Такая особенность исследуемой экосистемы была отме-

чена нами ранее при анализе натуральных наблюдений (Zamolodchikov et al., 2000).

То, что в исследованных экосистемах вариации *NEE*, как правило, регулируются температурой воздуха, не является обязательной особенностью тундр. Например, для дальневосточных тундр крайнего Северо-Востока Евразии изменчивость *NEE* в первую очередь объясняется вариабельностью ФАР (Zamolodchikov et al., 2003), выступающей в этом случае как положительный фактор *C*-стока. Вероятно, определяющей в этом случае является местная степень вариации ключевых факторов углеродного обмена. Кроме того, как уже отмечалось, всегда важен временной масштаб наблюдений (Карелин, Замолодчиков, 2008).

Наблюдаемые и расчетные значения как сезонных, так и годовых потоков *GPP* и *ER* не выходят за пределы известных оценок для различных районов зоны тундр (Oechel et al., 1995; Soegaard, Nordstroem, 1999; Harazono et al., 2003; Карелин, Замолодчиков, 2008). Согласно модели, интегральные годовые значения *NEE* показывают, что исследуемая экосистема в первый период наблюдений была источником углерода для атмосферы, который в последующие годы постепенно превратился в его сток. Уровень валового дыхания при этом за счет увеличения летнего дыхания растет, а уровень зимней эмиссии остается неизменным. Таким образом по результатам моделирования причиной наблюдаемого стока является рост валовой продукции.

Функционирование тундры как источника, так и стока углерода многократно наблюдали в различных экосистемах Аляски (Oechel et al., 1993, 1995; Vourlitis, Oechel, 1997; Zimov et al., 1996) и Евразии (Карелин, Замолодчиков, 2008; Zamolodchikov et al., 2003) и связывали чаще всего во времени – с многолетними колебаниями и трендами температуры, и в пространстве – с положением участков в макро-, мезо- и микро-рельефе и степенью их дренированности. В современиый период наблюдатели повсеместно отмечают в арктических сообществах значительный сток углерода (Lund et al., 2010), что независимо подтверждается и методами дистанционного зондирования наземной продукции (Stow et al., 2004; Huemmrich et al., 2010). Отмечаемое и прогнозируемое увеличение эмиссии  $\text{CO}_2$  в ответ на потепление (Bu Zhaojun et al., 2011) этому не противоречит, поскольку связано с реакцией торфяников (понижений) разного типа, которые в период своего формирования были преимущественно “ловушками” (стоками) углерода и потепление вызвало их деградацию. Полученные в

этой работе результаты показывают, что помимо температуры следует рассматривать в качестве ведущих и другие факторы *C*-баланса тундровых сообществ. Кроме того, мозаику тундровых ландшафтов всегда составляют участки, преимущественно действующие как источники (как правило, повышения) и как стоки (понижения) углерода.

Многие типы экосистем, например, крупнокустарниковые тундры и осоковые болота, характеризуются высокими значениями стока углерода (Zamolodchikov et al., 2000), которые могут скомпенсировать потери углерода лишайниково-моховыми экосистемами на уровне ландшафтов. В нашем случае мезоповышения, для которых в условиях предшествующего стабильного климатического периода был характерен источник или равновесное состояние по *C*-балансу, демонстрируют превращение в сток. Из этого следует ожидать аналогичной мезо- и макрорландшафтной реакции, поскольку соответствующие понижения рельефа демонстрируют тенденцию к большему стоку или меньшему источнику по сравнению с повышениями (Карелин, Замолодчиков, 2008).

Как демонстрирует рис. 6, при суточном временном разрешении модели основным предиктором *NEE* в пределах вегетационного сезона является *ER*, которое, в первую очередь, определяется колебаниями температуры воздуха и почвы<sup>2</sup>. В еще большей степени это касается зимней эмиссии, которая зависит только от температуры. Поэтому внутригодовая изменчивость *NEE* определяется, главным образом, ее температурой. При этом характер вклада этого параметра в сток углерода – отрицательный, т.е. чем выше температура, тем меньше сток углерода.

Но, как показал проведенный выше статистический анализ, в межгодовую изменчивость *NEE* в условиях потепления наибольший вклад вносят не только температура (отрицательный вклад), но и ФАР (положительный), а также запас листовой сосудистой (положительный) (табл. 3). При этом первые два противоположных вклада близки по величине и взаимно компенсируют друг друга, в результате наблюдаемый за весь 16-летний период прирост стока углерода фактически определяется максимальной за сезон величиной запаса листовой сосудистой растений. Как часть чистой первичной продукции, которая является разницей между *GPP* и дыханием растений, эта величина зависит от ФАР и температуры, которые действуют здесь

в режиме взаимокompенсации. Единственный фактор, который дополнительно способствует сдвигу *C*-баланса в сторону стока – это влажность почвы. Она тоже зависит от температуры и ФАР, но при этом и от такого независимого фактора, как поступление осадков.

В итоге, согласно предлагаемой модели, в этой сложной системе взаимосвязей сдвиг в сторону *C*-стока определяется увеличением запаса листовой сосудистой, которое в свою очередь вызывается приростом влажности почвы. Запас фотосинтезирующей фитомассы в этой системе связей является сложным параметром, с одной стороны, являющимся независимой переменной *C*-баланса, с другой – представляющим один из итогов этого баланса. Следует не забывать, что не только внешние условия, но и та величина фитомассы, которая образовалась в предыдущие годы или часть сезона, служит основой для продукции текущего вегетационного сезона.

Положительная связь между среднесезонной влажностью почвы и продукцией листовой в южных тундрах отмечалась и ранее (Карелин, Замолодчиков, 2008). Этот эффект на первый взгляд кажется парадоксальным, поскольку большую часть теплого сезона активный слой почво-грунта в тундре перенасыщен водой вследствие того, что слой многолетней мерзлоты выступает как водоупор, и скорее следует ожидать подавления роста растений в ответ на увеличение влажности. Объяснение, на наш взгляд, заключается в том, что именно в середине июля, когда скорость прироста запаса листовой в тундре максимальна, часто возникает дефицит влажности в надмерзлотном слое почвы. Особенно это критично для повышенных, дренированных элементов мезорельефа, которыми являются исследуемые преимущественно автоморфные участки (рис. 1). Это короткий, но очень важный период в жизни растений для итоговой первичной продукции. Поэтому условия увлажнения, как правило, оказывают положительное действие на продукцию листовой. Подтверждением этому служит отсутствие значимой корреляции между *BLV* и влажностью в начале (июнь) и в конце (август – сентябрь) вегетационного сезона, и наличие такой связи на максимуме вегетации (июль – август). Парадокс снижения продукции растений в результате водного стресса на торфяниках и в тундрах уже отмечался (Shurpali et al., 1995).

Дополнительно проведенный пошаговый множественный регрессионный анализ многолетней изменчивости *NEE*, приводит к уравнению регрессии ( $R^2 = 0.75$ ,  $F = 12.14$ ,  $P = 0.004$ ) именно по

<sup>2</sup> Заметим, что по натурным наблюдениям, при временном шаге “минуты-часы” таким параметром оказывается уже ФАР.



этим двум переменным: запасу листвы (стандартизованный коэффициент  $\beta = 0.462$ ) и средней за сезон влажности почвы ( $\beta = 0.488$ ). Отброшенными в ходе анализа различных наборов независимых переменных оказались *TDend*, *Twarm*, *Tyear*, *Tcold*, *DDT* и *PAR* (табл. 2 и 3). Как показывают приведенные выше величины стандартизованных коэффициентов регрессии, вклад этих двух переменных в сток углерода за весь многолетний период наблюдений одинаков и положителен.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Продолжающееся потепление в Северном полушарии обнаруживает все новые детали сложной системы внутренних и внешних связей арктических экосистем и взаимодействия факторов их углеродного баланса, как главной функции отклика на меняющиеся внешние воздействия. Если набор самих факторов в этом случае можно считать вполне выясненным, то по мере накопления наблюдений в природе все яснее становится, что относительный вклад известных нам факторов *C*-баланса экосистем является как функцией временного масштаба самих наблюдений, так и может существенно зависеть от их соотношения и величины индивидуальной вариации. Как показывают результаты наблюдений и моделирования тундровых экосистем, любой из значимых факторов может стать ведущим в пределах ограниченных заданным масштабом наблюдения. Решающим для направления годового чистого потока углерода в экосистеме может оказаться и наименее значимый среди факторов, если вклады более значимых среди них за период наблюдений взаимно компенсируют друг друга. В наиболее общем случае частный вклад значимого фактора тем значительнее, чем больше его индивидуальная вариация за период наблюдений. Полный набор независимых переменных *C*-баланса не ограничивается только абиотическими факторами, но должен включать в себя и такой важнейший фактор, как запас живой надземной массы растений, который выступает не только как естественный продукт *C*-баланса, но и как его независимый параметр.

Работа выполнена при поддержке ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 гг. (соглашение 8107), а также Лаборатории полярных и морских исследований им. О.Ю. Шмидта (ААНИИ Росгидромета РФ). Авторы глубоко благодарны за помощь в проведении полевых исследований А.И. Иващенко (МГУ имени М.В. Ломоносова) и канд. техн.

наук В.О. Лопесу де Гереню (ИФХБПП РАН). Замечания и комментарии др. Д. Брауна (Международная Ассоциация Мерзлотоведения, США) и др. Ф. Нельсона (Университет Делавер, США) очень помогли нам при подготовке статьи.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Г.А.*, 2003. Исследования изменений климата Арктики в XX столетии // Тр. ААНИИ. Т. 446. С. 6–21.
- Анисимов О.А., Ренева С.А.*, 2011. Углеродный баланс в криолитозоне России и глобальный климат: современное состояние и прогноз, основанный на моделировании // Полярная криосфера и воды суши. М.: Paulsen. С. 122–139.
- Дроздов Д.С., Васильев А.А., Малкова Г.В., Москаленко Н.Г., Орехов П.Т., Украинцева Н.Г.*, 2011. Изменения температуры многолетнемерзлых пород западного сектора Российской Арктики в связи с изменениями климата // Полярная криосфера и воды суши. М.: Paulsen. С. 151–170.
- Замолодчиков Д.Г., Лопес де Гереню В.О., Карелин Д.В., Иващенко А.И., Честных О.В.*, 2000. Эмиссия углерода южными тундрами в холодный период года // Докл. РАН. Т. 372. № 5. С. 709–711.
- Зукерт Н.В., Замолодчиков Д.Г.*, 1997. Изменения температуры воздуха и осадков в тундровой зоне России // Метеорология и гидрология. № 8. С. 45–52.
- Изменение климата*, 2007. Обобщающий доклад. Вклад рабочих групп I, II и III в Четвертый доклад об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата. Женева: МГЭИК. 104 с.
- Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г.*, 2008. Углеродный обмен в криогенных экосистемах. М.: Наука. 344 с.
- Максимов Т.Х., Долман А.Й., Мурс Э.Й., Ота Т., Сугimoto А., Иванов Б.И.*, 2005. Параметры круговоротов углерода и воды в лесных экосистемах криолитозоны // Докл. РАН. Т. 408. № 8. С. 684–686.
- Ольчев А.В., Курбатова Ю.А., Варлагин А.В., Выгодская Н.Н.*, 2008. Модельный подход для описания переноса CO<sub>2</sub> между лесными экосистемами и атмосферой // Лесоведение. № 3. С. 1–13.
- Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации, 2008. Т. 1. Изменения климата. М.: Росгидромет. 228 с.
- Панин Г.Н.*, 2011. Климатические изменения в полярных зонах Земли в XX и XXI столетиях // Полярная криосфера и воды суши. М.: Paulsen. С. 87–97.
- Соколичина Н.Н.*, 1994. Распределение облачности и оценка ее влияния на приход суммарной солнечной радиации в Якутии // Вестн. МГУ. Сер. геогр. № 5. С. 96–101.

- Справочник по климату СССР, 1989. Сер. 3. Долгосрочные данные. Ч. 1–6. Вып. 1. Т. 1. Л.: Гидрометеоиздат. 483 с.
- Anisimov O.A., Fitzharris B., Hagen J.O. et al.*, 2001. Polar regions (Arctic and Antarctica) // *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. N.Y., USA: Cambridge Univ. Press. P. 85–98.
- Baldocchi D.D., Hicks B.B., Meyers T.P.*, 1988. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods // *Ecology*. V. 65. P. 1331–1340.
- Baldocchi D.D., Valentini R., Running S., Oechel W., Dahlman R.*, 1996. Strategies for measuring and modelling of carbon dioxide and water vapour over terrestrial ecosystems // *Glob. Change Biol.* V. 2. P. 159–168.
- Brown J., Hinkel K.M., Nelson F.E.*, 2000. The Circumpolar Active Layer Monitoring (CALM) program: research designs and initial results // *Polar Geography*. V. 24. № 3. P. 165–258.
- Bu Zhaojun, Hans Joosten, Li Hongkai, Zhao Gaolin, Zheng Xingxing, Ma Jinze, Zeng Jing*, 2011. The response of peatlands to climate warming: A review // *Acta Ecologica Sinica*. V. 31. P. 157–162.
- Burba G.G., Anderson D.J., Liukang Xu, McDermitt D.K.*, 2006. Correcting apparent off-season CO<sub>2</sub> uptake due to surface heating of an open path gas analyzer: progress report of an ongoing study // 27th Conference on Agricultural and Forest Meteorology. Conference papers. Boulder, Colorado: American Meteorological Society. P. 1–13.
- Camill P., Clark J.S.*, 2000. Long-term perspectives on lagged ecosystem responses to climate change: permafrost in boreal peatlands and the grassland/woodland boundary // *Ecosystems*. V. 3. P. 534–544.
- Chapin F.S. III, McGuire A.D., Randerson J. et al.*, 2000. Arctic and boreal ecosystems of western North America as components of the climate system // *Glob. Change Biol.* 2000. V. 6. № S1. P. 211–223.
- Christensen T.R., Jonasson J., Michelsen A., Callaghan T., Havstrom A.*, 1998. Environmental controls on soil respiration in the Eurasian and Greenlandic Arctic // *J. Geophys. Res.* V. 103. № D22. P. 29015–29021.
- Day T.A., Ruhland C.T., Xiong F.S.*, 2008. Warming increases aboveground plant biomass and C stocks in vascular-plant-dominated Antarctic tundra // *Glob. Change Biol.* V. 14. P. 1827–1843.
- Folland C.K., Rayner N.A., Brown S.J. et al.*, 2001. Global temperature change and its uncertainties since 1861 // *Geophys. Res. Lett.* V. 28. P. 2621–2624.
- Griffits T.J., Rouse W. R.*, 2001. Modelling the interannual variability of net CO<sub>2</sub> exchange at subarctic sedge fen // *Glob. Change Biol.* V. 7. P. 511–530.
- Hansell R.I., Malcolm J.R., Welch H., Jefferies R.L., Scott P.*, 1998. Atmospheric change and biodiversity in the Arctic // *Environ. Monit. Assess.* V. 49. P. 303–325.
- Harazono Y., Mano M., Miata A., Zulueta R.C., Oechel W.C.*, 2003. Inter-annual carbon dioxide uptake of a wet sedge tundra ecosystem in the Arctic // *Tellus B*. V. 55. P. 215–231.
- Heikkinen J.E.P.*, 2003. Carbon balance of the arctic wetlands in Europe. Doctoral dissertation // *Kuopio Univ. Publ. C. Nat. and Environ. Sci.* V. 153. P. 1–34.
- Hinkel K.M., Nelson F.E.*, 2003. Spatial and temporal patterns of active layer depth at CALM sites in Northern Alaska, 1995–2000 // *J. Geophys. Res.* V. 108. № D2. P. 8168–8180.
- Hinkel K.M., Paetzold F., Nelson F.E., Bockheim J.G.*, 2001. Pattern of soil temperature and moisture in the active layer and upper permafrost at Barrow, Alaska: 1993–1999 // *Global and Planetary Change*. V. 29. P. 293–309.
- Huemmerich K.F., Gamon J.A., Tweedie C.E. et al.*, 2010. Remote sensing of tundra gross ecosystem productivity and light use efficiency under varying temperature and moisture conditions // *Remote Sens. Environ.* V. 114. P. 481–489.
- Kelliher F.M., Lloyd J., Arnet A. et al.*, 1998. Evaporation from a central Siberian pine forest // *J. Hydrology*. V. 205. P. 279–296.
- Knohl A., Kolle O., Minaeva T. Y. et al.*, 2002. Carbon dioxide exchange of a Russian boreal forest after disturbance by wind throw // *Glob. Change Biol.* V. 8. P. 231–246.
- Landscheidt T.*, 2003. New Little Ice Age instead of global warming? // *Energy and Environ.* V. 14. P. 327–350.
- Lloyd J., Taylor J.A.*, 1994. On the temperature dependence of soil respiration // *Func. Ecol.* V. 8. P. 315–323.
- Lund M., Lafleur P.M., Roulet N.T., Lindroth A., Christensen T.R. et al.*, 2010. Variability in exchange of CO<sub>2</sub> across 12 northern peatland and tundra sites // *Glob. Change Biol.* V. 16. P. 2436–2448.
- Lyubushin A.A., Klyashtorin L.B.*, 2012. Short term Global DT prediction using (60–70)-years periodicity // *Energy and Environ.* V. 23. № 1. P. 75–85.
- Monsi M., Saeki T.*, 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion // *Jap. J. Botany*. V. 14. P. 22–56.
- Nelson F.E., Outcalt S.I.*, 1987. A computational method for prediction and regionalization of permafrost // *Arc. Alp. Res.* V. 19. P. 279–288.
- Norman J.M., Kucharik C.J., Gevr S.T., Baldocchi D.D., Crill P.M., Rayment M., Savage K., Striegl R.G.*, 1997. A comparison of six methods for measuring soil-surface carbon dioxide fluxes // *J. Geophys. Res.* V. 102. P. 28771–28777.

- Oechel W.C., Hastings S.J., Jenkins M., Riechers G., Grulke N., Vourlitis G.*, 1993. Recent change of arctic tundra ecosystems from a carbon sink to a source // *Nature*. V. 361. P. 520–523.
- Oechel W.C., Vourlitis G.L., Hastings S.J., Bochkarev S.A.*, 1995. Change in arctic CO<sub>2</sub> flux over two decades: effects of climate change at Barrow, Alaska // *Ecol. Appl.* V. 5. P. 846–855.
- Oechel W.C., Vourlitis G.L., Hastings S.J., Hinzman L., Kane D.*, 2000a. Acclimation of ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal warming // *Nature*. V. 406. P. 978–981.
- Oechel W.C., Vourlitis G.L., Verfaillie J., Crawford T. et al.*, 2000b. A scaling approach for quantifying the net CO<sub>2</sub> flux of the Kuparuk River Basin, Alaska // *Glob. Change Biol.* V. 6. P. 160–173.
- Shibistova O., Lloyd J., Zrazhevskaya G., Arneth A. et al.*, 2002. Annual ecosystem respiration budget for *Pinus sylvestris* stand in central Siberia // *Tellus*. V. 54B. P. 568–589.
- Shurpali N.J., Verma S.B., Kim J., Arkebauer T.J.*, 1995. Carbon-dioxide exchange in a peatland ecosystem // *J. Geophys. Res.* V. 100. № D7. P. 14319–14326.
- Soegard H., Nordstroem C.*, 1999. Carbon dioxide exchange in a high-arctic fen estimated by eddy covariance measurements and modeling // *Glob. Change Biol.* V. 5. P. 547–562.
- Stow D.A., Hope A., McGuire D. et al.*, 2004. Remote sensing of vegetation and land-cover change in Arctic Tundra Ecosystems // *Remote Sens. Environ.* V. 89. P. 281–308.
- Vourlitis G.L., Oechel W.C.*, 1997. Landscape-scale CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O vapour and energy flux of moist-wet coastal tundra ecosystems over two growing seasons // *J. Ecology*. V. 85. P. 575–590.
- Wahren C.-H.A., Walker M.D., Bret-Harte M.S.*, 2005. Vegetation responses in Alaskan arctic tundra after 8 years of a summer warming and winter snow manipulation experiment // *Glob. Change Biol.* V. 11. P. 537–552.
- Welker J.M., Fahnestock J.T., Henry G.H.R., O’Dea K.W., Chimner R.A.*, 2004. CO<sub>2</sub> exchange in three Canadian High Arctic ecosystems: response to long-term experimental warming // *Glob. Change Biol.* V. 10. P. 1981–1995.
- Williams M., Eugster W., Rastetter E.B., McFadden J.P., Chapin III F.S.*, 2000. The controls on net ecosystem productivity along an Arctic transect: a model comparison with flux measurements // *Glob. Change Biol.* V. 6. P. 116–126.
- Zamolodchikov D.G., Karelin, D.V.*, 2001. An empirical model of carbon fluxes in Russian tundra // *Glob. Change Biol.* V. 7. P. 147–162.
- Zamolodchikov D.G., Karelin D.V., Ivaschenko A.I.*, 1998. Postfire alterations of carbon balance in tundra ecosystems: possible contribution to Climate change // *Proc. 7th Int. Conf. Permafrost. 23–27 June 1998, Yellowknife, Canada / Eds Lewkowicz A.G., Allard M. Universite Laval, Centre d’etudes Nordique, Collection nordicana. № 57. P. 1207–1212.*
- Zamolodchikov D.G., Karelin D.V., Ivaschenko A.I.*, 2000. Sensitivity of tundra carbon balance to ambient temperature // *Water, Air, Soil Poll.* V. 119. P. 157–169.
- Zamolodchikov D.G., Karelin D.V., Ivaschenko A.I., Oechel W.C., Hastings S.J.*, 2003. CO<sub>2</sub> flux measurements in Russian Far East tundra using eddy covariance and closed chamber techniques // *Tellus*. V. 55B. P. 879–892.
- Zhuang Q., McGuire A.D., Melillo J.M., Clein J.S. et al.*, 2003. Carbon cycling in extratropical terrestrial ecosystems of the Northern Hemisphere during the 20-th century: a modeling analysis of the influences of soil temperature dynamics // *Tellus*. V. 55B. P. 751–776.
- Zimov S.A., Semiletov I.P., Davidov S.P., Voropaev Y.V., Prosiannikov S.F., Chapin M.C., Chapin III F.S.*, 1996. Siberian CO<sub>2</sub> efflux in winter as a CO<sub>2</sub> source and cause of seasonality in atmospheric CO<sub>2</sub> // *Climatic Change*. V. 33. P. 111–120.

**Interannual changes in PAR and soil moisture during  
the warm season may be more important for directing  
of annual carbon balance in tundra than temperature fluctuations**

**D. V. Karelin<sup>1,2</sup>, D. G. Zamolodchikov<sup>1,2</sup>, N. V. Zukert<sup>2</sup>, O. V. Chestnykh<sup>1,2</sup>,  
A. V. Pochikalov<sup>1,2</sup>, G. N. Krayev<sup>1,2</sup>**

*<sup>1</sup>M.V. Lomonosov Moscow State University,  
Biological Faculty, Department of General Ecology  
119992 Moscow, Leninskie Gory  
e-mail: dzamolod@mail.ru*

*<sup>2</sup>Center on Problems of Ecology and Productivity of Forests, RAS  
117234 Moscow, Profsoyuznaya, 84/32*

A lot of studies on the impact of global climate changes on natural communities deal with cryogenic ecosystems, tundra in particular, since they are delimited by low air temperature and permafrost, thus being extremely sensitive to long-term climate fluctuations. Continuous warming in Northern Hemisphere is unmasking all the more details concerning complex system of direct relationships, feedbacks, and interactions of carbon balance factors as the main response function. While the set of such factors may be viewed as more or less complete, their relative contribution to C-balance, as is becoming clear with accumulating results of field observations, directly depends on temporal scale of observations and is not constant. As the results of field observations and modeling of tundra ecosystems show, any one of significant factors can become the leading one within the boundaries determined by the given scale of observations. Even the least significant factor can become the determining one for direction of carbon annual net flux in an ecosystem, if contributions of more significant factors canceled each other during the period of observations. In the most general situation, the greater is the variation of a significant factor during the period of observations, the larger is its partial contribution. The complete set of independent variables of C-balance is not limited by abiotic factors but should include such an important factor as a stock of plants living top mass, which can be treated as not only the natural product of C-balance but also as its independent parameter.