

Влияние погодных условий вегетационного периода на фотосинтез и эвапотранспирацию в сосняке бруснично-лишайниковом среднетаёжной подзоны

© 2026. С. В. Загирова, д. б. н., в. н. с.,
М. Н. Мигловец, к. б. н., н. с.,

Р. Г. Гуляев, ст. лаборант-исследователь,

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: zagirova@ib.komisc.ru

Измерения экосистемных потоков CO_2 и H_2O в период вегетации выполнены методом турбулентных пульсаций в сосняке бруснично-лишайниковом на территории Печоро-Ильчского заповедника в 2021–2023 гг. Температурно-влажностный режим определял межгодовые различия gross экосистемного фотосинтеза (*GEP*) и эвапотранспирации (*ET*). Суммарный *ET* в мае–августе разных лет наблюдений составил 139–240 кг $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2$, а суммарный *GEP* – 1,7–2,4 кг CO_2/m^2 . Экосистемные потоки CO_2 и H_2O снижались с увеличением дефицита упругости водяного пара в атмосферном воздухе (*VPD*) при недоборе осадков в летние месяцы. Повышенный запас влаги в почве в первой половине вегетационного периода компенсировал отрицательный эффект дефицита атмосферных осадков в летний период на фотосинтез и эвапотранспирацию. Установлена нелинейная зависимость среднесуточных значений *GEP* и *ET*. Эффективность использования влаги на фотосинтез (*WUE*) в сосняке бруснично-лишайниковом в разные годы изменялась в пределах 7–16 мг $\text{CO}_2/\text{g H}_2\text{O}$. Сбалансированность потоков CO_2 и H_2O определяла незначительное варьирование *WUE* в течение сезона. Результаты многолетних наблюдений могут быть востребованы для верификации существующих климатических моделей и прогнозирования изменений углеродного обмена в таёжных лесах при аномальных погодных явлениях в регионе.

Ключевые слова: сосняк бруснично-лишайниковый, gross экосистемный фотосинтез, эвапотранспирация, эффективность использования воды на фотосинтез.

Weather during the growing season affect photosynthesis and evapotranspiration in the cowberry-lichen pine forest of the middle taiga subzone

© 2026. S. V. Zagirova ORCID: 0000-0002-3304-4160 M. N. Miglovets ORCID: 0000-0001-6653-1144

R. G. Guluaev ORCID: 0009-0001-3209-6647

Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: zagirova@ib.komisc.ru

Ecosystem CO_2 and H_2O fluxes were measured during the growing season using the turbulent pulsation method in a cowberry-lichen pine forest in the Pechora-Ilych Nature Reserve in 2021–2023. Temperature and humidity determined interannual differences in gross ecosystem photosynthesis (*GEP*) and evapotranspiration (*ET*). Total *ET* in May–August of different observation years ranged from 139–240 kg $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2$, while total *GEP* ranged from 1.7–2.4 kg CO_2/m^2 . Ecosystem CO_2 and H_2O fluxes decreased with increasing vapor pressure deficit (*VPD*) and precipitation shortages in summer. Increased soil moisture in the first half of the growing season offset the negative impact of summer precipitation deficits on photosynthesis and evapotranspiration. A nonlinear relationship was established between average daily *GEP* and *ET* values. Water use efficiency (*WUE*) for photosynthesis in the cowberry-lichen pine forest varied between 7 and 16 mg $\text{CO}_2/\text{g H}_2\text{O}$ across years. Balanced CO_2 and H_2O fluxes determined insignificant variations of *WUE* throughout the season. The results of long-term observations can be used to verify existing climate models and predict changes in carbon cycle in taiga forests during extreme weather events in the region.

Keywords: cowberry-lichen pine forest, gross ecosystem photosynthesis, evapotranspiration, water use efficiency for photosynthesis.

Бореальные леса играют значительную роль в регулировании глобального углеродного цикла и газового состава атмосферы, ежегодный сток атмосферного углерода в них составляет 0,5 Пг С (1 Пг = 10^{15} г) или 22 % глобального стока во всех лесах мира [1]. Увеличение температуры и продолжительности вегетационного периода в конце прошлого столетия имело положительный эффект на бюджет углерода в лесных экосистемах северного полушария, в том числе бореальных лесах России [2, 3]. По мнению некоторых авторов, повышение глобальной нетто-продукции наземных экосистем в последние десятилетия вызвано возросшей концентрацией CO_2 в атмосфере, а в регионах с холодным климатом этот эффект усиливался температурным фактором [4].

Фотосинтез древесных растений, обеспечивающий связывание атмосферного углерода и синтез органического вещества, тесно связан с транспирацией единым устьичным механизмом регуляции газообмена [5]. При дефиците доступной для растений атмосферной и почвенной влаги устьица ограничивают транспирацию, тем самым снижают скорость поступления CO_2 в листья. Количество ассимилированного углерода в процессе фотосинтеза на единицу потерянной при транспирации массы воды называется эффективностью использования воды на фотосинтез (*WUE*), которая отражает стратегию адаптации растения к изменению окружающей среды. Этот же показатель применяется для оценки эффективности использования воды на продукцию органического вещества в наземных экосистемах и основывается на результатах непрерывных измерений потоков CO_2 и H_2O эколого-климатических станций [6–8]. Международная база данных FLUXNET включает результаты мониторинга экосистемных потоков парниковых газов более 1000 станций, в том числе 22 станций, действующих на территории России [9]. На основании анализа этих данных установлено, что линейная корреляция валового фотосинтеза (*GPP*) и эвапотранспирации (*ET*) определяет незначительное межгодовое варьирование *WUE* наземной экосистемы [10, 11]. Однако, эффект аномально жаркой и сухой погоды в летние месяцы на *GPP* и *ET* в лесах северной Европы проявлялся по-разному [12], что могло быть вызвано асинхронным ответом фотосинтеза и эвапотранспирации на изменение температуры и осадков, а также влажностного режима почв [7, 13]. В экосистемах вечнозелёных

хвойных лесов северного полушария значение *WUE* соответствовало 2,66–5,42 мг С/г H_2O [8], в спелых насаждениях этот показатель значительно выше, чем в молодняках [14]. В хвойных лесах Канады за 19-летний период наблюдений увеличение *WUE* соответствовало повышению *GPP* и концентрации CO_2 в атмосфере, при этом эвапотранспирация практически не менялась [15].

Европейский северо-восток России характеризуется умеренно-континентальным климатом, с преобладанием циклонической пасмурной и дождливой погоды, продолжительной зимой и коротким летом. В Республике Коми сосновые леса приурочены к борovým террасам, песчаным, зандровым и озёрным равнинам, сосняки лишайниковые занимают на её территории более 1,1 млн га [16]. Ранее проведённые измерения экосистемных потоков в еловом насаждении среднетаёжной подзоны показали, что при разных погодных условиях вегетационного сезона старовозрастный ельник выполняет функцию стока CO_2 , величина которого тесно связана с экосистемным обменом тепла и влаги [17].

Цель данной работы – оценить сезонную и межгодовую вариабельность экосистемных потоков CO_2 и H_2O в сосняке бруснично-лишайниковом среднетаёжной подзоны в период вегетации по данным измерений методом турбулентных пульсаций.

Объекты и методы исследования

Исследования проводили в 2021–2023 гг. в сосняке бруснично-лишайниковом на территории Якшинского участкового лесничества Печоро-Илычского заповедника ($61^{\circ}49'00''$ с. ш., $56^{\circ}51'60''$ в. д., Республика Коми). На этом участке заповедника преобладают равнинные ландшафты с господством сосновых лесов и сфагновых болот, среди сосняков доминируют лишайниковые и брусничные типы. Сосняки лишайниковые в равнинных ландшафтах заповедника сформированы на бедных по минералогическому составу подзолах иллювиально-железистых со средней мощностью подстилки и низким содержанием гумуса (0,3–0,4 %) [18]. В исследованном сосняке бруснично-лишайниковом древостой составом 10С, V класса бонитета, полнотой 0,8, запасом древесины 177 $\text{м}^3/\text{га}$, густота живых деревьев составляет 908 шт./га, их возраст варьирует в пределах 56–370 лет [19].

Система для измерений вертикальных потоков CO_2 (F_{CO_2}) по методу турбулентных

пульсаций (eddy covariance) включала ультразвуковой анемометр (Wind Master, Gill Instruments Ltd, США), инфракрасный газоанализатор открытого типа LI-COR 7500 (LI-COR Ltd, США) и автоматическую метеостанцию CS 3000 (Campbell Scientific Inc., США). Характеристика этого метода подробно рассмотрена в публикации [20]. Дефицит упругости водяного пара в атмосферном воздухе (VPD) и эвапотранспирацию (ET) над пологом леса рассчитывали с использованием первичных данных измерительного комплекса по уравнениям, приведённым в программном пакете EddyPro 7.0.1 (LI-COR Ltd, США). Температуру воздуха (T_a) измеряли на уровне положения анемометра и газоанализатора – 22 м над уровнем земли. Температуру (T_s) и объёмное содержание влаги (SWC) в почве регистрировали на глубине 10 см ниже дневной поверхности земли. Для заполнения пропусков в рядах микроклиматических данных использованы данные логгеров Hobo microstation H-21 (Onset, США). Гидротермический коэффициент Селянинова (GTK) рассчитан по соотношению суммы осадков (PP) и суммы среднесуточных температур воздуха (T_a) выше 10°C .

В анализе использованы результаты измерений в сосняке бруснично-лишайниковом в период устойчивых положительных среднесуточных температур с 1 мая по 31 августа 2021, 2022 и 2023 гг. Зона охвата экологоклиматической станции (футпринт) оценивалась онлайн-инструментом FFPonline (<https://footprint.kljun.net>). Согласно результатам анализа первичных данных, основная доля воздушных потоков (80 %) сосредоточена в радиусе не более 170 м от измерительного комплекса, площадь футпринта варьировала от 3,8 до 5,6 га.

Первичные данные пульсационных измерений обрабатывали в программе EddyPro 7 (LI-COR Inc., США), полученные средние значения вертикального потока CO_2 (F_{CO_2}) за 30 мин. интервал приравнивали нетто-обмену диоксида углерода (NEE) между лесом и приземной атмосферой. После визуальной оценки качества полученных данных для статистического анализа в 2021 г. выбрано 3380, в 2022 г. – 2905, в 2023 г. – 3118 средних 30-мин значений. Для заполнения пробелов и разделения NEE на экосистемное дыхание (R_{eco}) и gross экосистемный фотосинтез (GEP) использовали онлайн-инструмент REddyProc (Университет Макса Планка, Германия, <https://www.bgc-jena.mpg.de/bgi/index.php/>

Services/REddyProcWeb). Эффективность использования воды на фотосинтез (WUE) соответствовала отношению GEP/ET ($\text{mgCO}_2/\text{gH}_2\text{O}$).

Статистический анализ выполнен в среде Statistica 10 (StatSoft inc, США). Выборка состояла из среднесуточных значений GEP , ET и метеорологических параметров за период наблюдений ($n = 110$). Для выявления различий между данными трёх лет наблюдений использовали множественное апостериорное сравнение рангов – H -критерий Краскела–Уоллиса. Параметры анализа считались статистически достоверными при $p < 0,05$.

Результаты

Погодные условия. По имеющимся данным Росгидромета для метеостанции «Якша» с 1995 по 2020 гг. средняя температура воздуха в мае–августе составляла $13,0^\circ\text{C}$, а сумма осадков – 293 мм. В 2021 г. тёплая погода установилась в начале вегетационного сезона, в мае–июне среднемесячная температура воздуха на $2\text{--}5^\circ\text{C}$ превышала среднее многолетнее значение, а июль был прохладнее обычного (табл. 1).

В этот год повышенной температуре соответствовала более высокая сумма солнечной радиации, поступающей к поверхности лесного полога соснового леса (табл. 2). В мае–июне 2022 г. температура воздуха была немного ниже многолетней нормы, тёплая погода установилась лишь в июле. В 2023 г. май был очень тёплым, а июнь необычно прохладным. Во все годы благоприятный температурный режим сохранялся в августе, средняя температура в этом месяце на $2\text{--}4^\circ\text{C}$ превышала многолетнее значение. Сумма отклонений среднемесячных температур в мае–августе в 2021 г. составила $8,6^\circ\text{C}$, в 2022 г. и 2023 г. – $5,0$ и $5,1^\circ\text{C}$ соответственно.

Количество выпавших осадков в мае–августе 2021 г. и 2023 г. меньше на 67 и 95 мм, а в 2022 г. больше на 24 мм по сравнению с многолетней нормой. Гидротермический коэффициент Селянинова в 2022 г. составил 1,55, в 2021 г. – 1,06, в 2023 г. – 0,93, соответственно вегетационный период 2021 г. и 2023 г. характеризовался тёплой и засушливой, а 2022 г. – тёплой и влажной погодой. Это подтверждается сезонной динамикой дефицита упругости водяного пара в атмосферном воздухе над пологом древостоя. В 2021 г. в течение всего периода наблюдений VPD значительно превышал результаты,

Таблица 1 / Table 1

Отклонения среднемесячной температуры воздуха (T_a) и суммы осадков (PP) в мае-августе 2021–2023 гг. от многолетних среднемесячных значений за 1995–2020 гг. (по данным метеостанции «Якша», <https://rp5.ru>) / Deviations of average monthly air temperature (T_a) and precipitation amount (PP) in May–August 2021–2023 from long-term average monthly values for 1995–2020 (according to the Yaksha weather station, <https://rp5.ru>)

Год / Year	Май / May		Июнь / June		Июль / July		Август / August	
	T_a	PP	T_a	PP	T_a	PP	T_a	PP
2021	4,7	14,2	2,2	-36,6	-1,1	-44,8	2,8	0,2
2022	-0,5	48,8	-0,1	-22,6	1,9	-35,8	3,6	33,1
2023	3,6	22,0	-1,6	-41,4	0,7	-23,5	2,5	-51,8

Таблица 2 / Table 2

Климатические характеристики в бруснично-лишайниковом сосняке в мае-августе 2021–2023 гг. / Mean climatic characteristics in the cowberry-lichen pine forest in May–August 2021–2023

Показатель / Indicator	2021	2022	2023
Сумма / Sum T_a , °C	1956	1851	1865
T_a , °C	15,0	14,1	14,2
R_g , МДж/м ²	2278	2157	2014
T_s , °C	12,6	11,8	11,3
SWC, м ³ /м ³	0,05	0,05	0,10

Примечания / Notes: T_a – средняя температура воздуха над пологом древостоя / the average air temperature above the forest canopy; R_g – сумма поступающей к лесному пологу коротковолновой солнечной радиации / the sum short-wave solar radiation incoming to the forest canopy; T_s – средняя температура почвы на глубине 10 см / the average soil temperature at 10 cm depth; SWC – средняя объёмная влажность почвы на глубине 10 см / the average volumetric soil moisture at 10 cm depth.

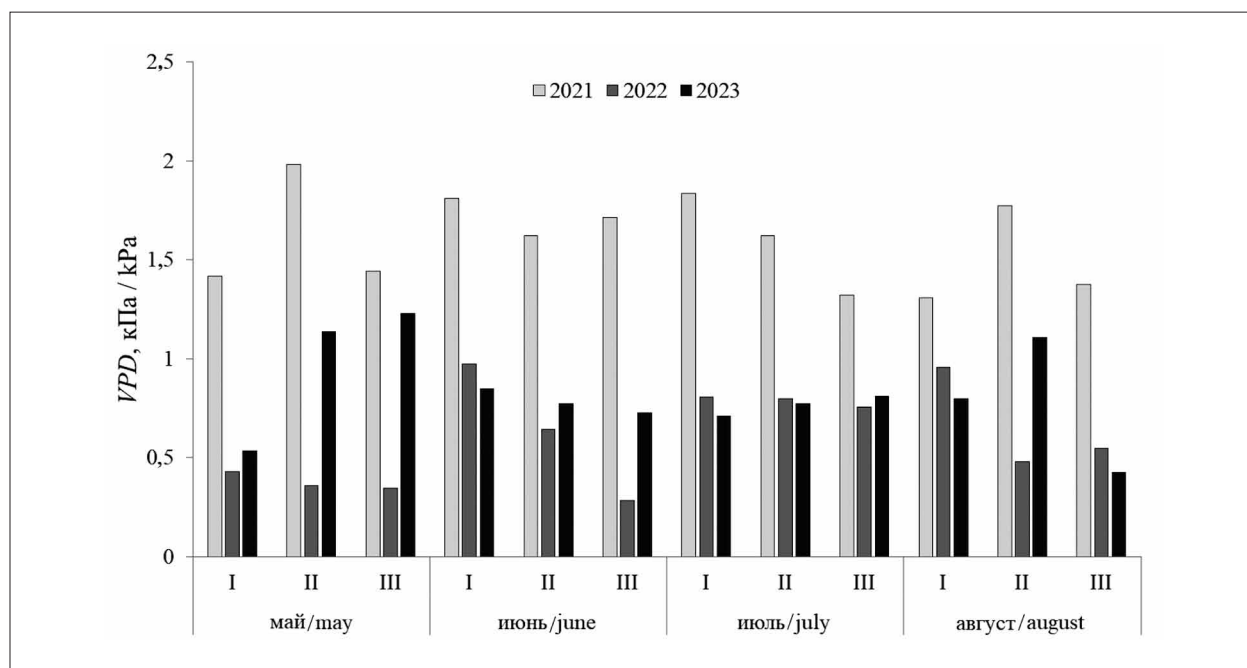


Рис. 1. Сезонный ход среднесуточных значений дефицита упругости водяного пара (VPD) в атмосферном воздухе над пологом соснового леса на высоте 22 м в 2021–2023 гг. I–III – декада месяца / Fig. 1. Seasonal variation of average daily water vapor pressure deficit (VPD) in atmospheric air in pine forest at 22 m height in 2021–2023. I–III – decade of the month

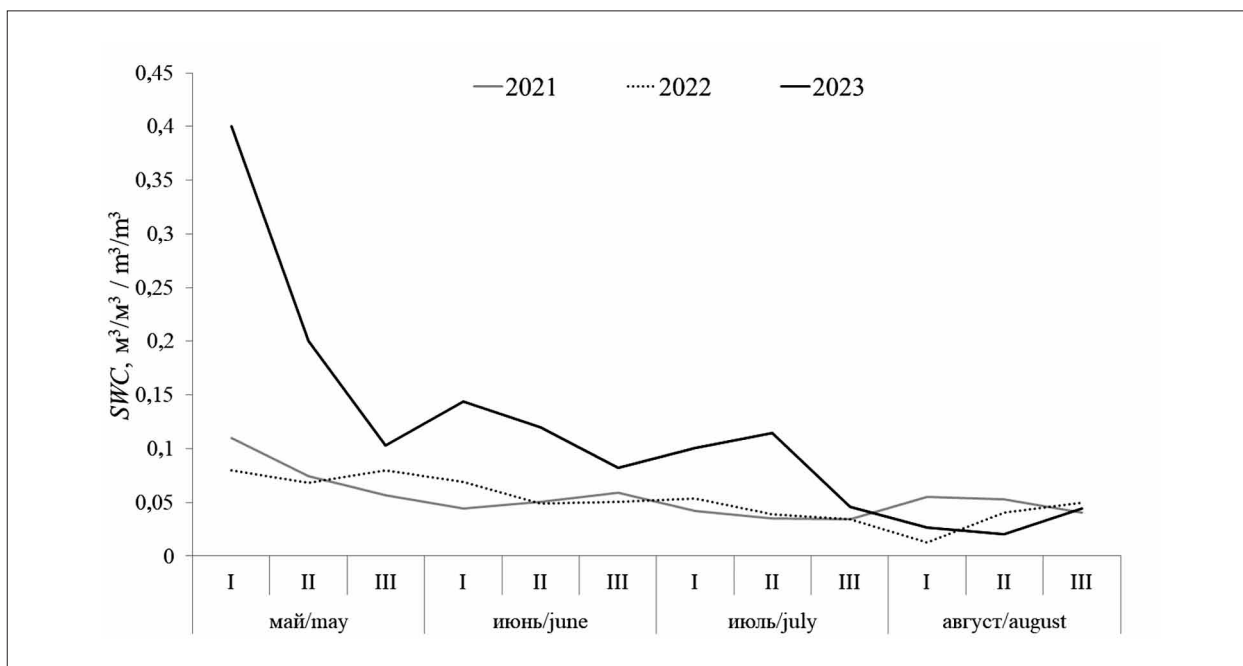


Рис. 2. Сезонный ход объёмного содержания влаги (SWC) в почве соснового леса на глубине 10 см в 2021–2023 гг. I–III – декада месяца

Fig. 2. Seasonal variation of volumetric water content (SWC) in pine forest soil at 10 cm depth in 2021–2023. I–III – decade of the month

Таблица 3 / Table 3

Сумма осадков (PP) и эвапотранспирации (ET) с 1 мая по 31 августа 2021–2023 гг.
The sum of precipitation (PP) and evapotranspiration (ET) from May 1 to August 31, 2021–2023

Показатель / Indicator	2021	2022	2023
Осадки / Precipitation (PP), мм/mm	227	317	199
Эвапотранспирация / Evapotranspiration (ET), мм/mm	139	227	238
PP-ET, мм/mm	88	90	-39

полученные в 2022 и 2023 гг. (рис. 1). В 2023 г. недостаток атмосферного увлажнения сохранялся в мае. Среднее значение VPD за сезон в 2021 г. составило 1,6 кПа, в 2022 и 2023 гг. – 0,6 и 0,8 кПа соответственно. В течение сезона объёмное содержание влаги в верхних горизонтах почвы постепенно снижалось и достигало минимальных значений в конце июля или первой декаде августа (рис. 2).

Кратковременное увеличение почвенного увлажнения наблюдали, как правило, после обильных дождей. Минимальное среднее за сезон значение SWC отмечено в 2021 г., а максимальное – в 2023 г. (табл. 2). В первой половине вегетационного периода 2023 г. увлажнение почвы было почти в два раза выше, чем в предыдущие два года. В этот год насыщение почвы влагой могло быть обеспечено обилием зимних осадков. По данным Росгидромета, в районе исследований в январе–марте 2023 г. сумма выпавших осадков составила 157 мм, что в 1,5–2 раза больше, чем в этот же период 2021 и 2022 гг.

Сезонная вариабельность эвапотранспирации, экосистемного обмена CO₂ и WUE.

Эвапотранспирация в сосняке бруснично-лишайниковом в период вегетации менялась с изменением температурно-влажностного режима, максимальные суточные потери воды достигали 3 мм H₂O/сут (рис. 3). Среднее значение ET за сезон 2021 г. составило 1,16 ± 0,32 мм H₂O/сут, что достоверно ниже (Н-критерий, p < 0,00001), чем в 2022 г. и 2023 г. (1,9 ± 0,5 и 2,0 ± 0,6 мм H₂O/сут соответственно). В результате сумма ET в мае–августе 2021 г. соответствовала 55–57 % суммы эвапотранспирации в 2022 г. и 2023 г. (табл. 3). В 2023 г. в сосняке бруснично-лишайниковом отмечен отрицательный баланс количества выпавших осадков и суммарного испарения.

Несмотря на отрицательный баланс влаги, в 2023 г. сумма gross экосистемного фотосинтеза в сосняке бруснично-лишайниковом на 18–26 % превышала значения, полученные в предыдущие два года (табл. 4).

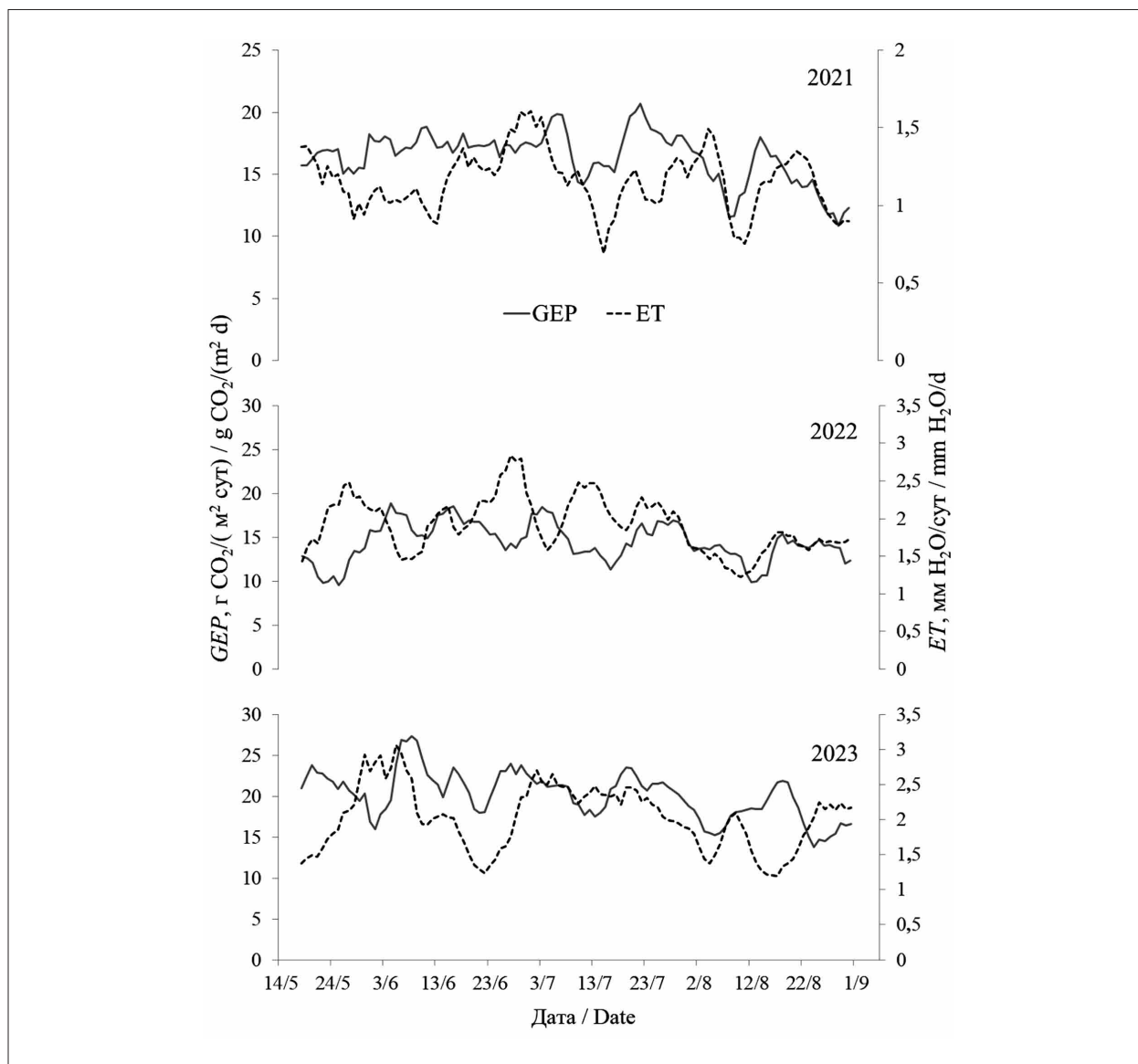


Рис. 3. Сезонный ход среднесуточных значений *GPP* и *ET* в сосняке в мае–августе 2021–2023 гг. Показаны сглаженные кривые с шагом 5 суток
Fig. 3. Seasonal variation of *GPP* and *ET* average daily values in pine forest in May–August 2021–2023. Smoothed curves with a 5-day step are shown

Таблица 4 / Table 4

Сумма gross экосистемного фотосинтеза (г CO₂/(м² мес) и эвапотранспирации (мм H₂O/(м² мес) в 2021–2023 гг. / The sum of gross ecosystem photosynthesis (g CO₂/(m² month) and evapotranspiration (mm H₂O/(m² month) in 2021–2023

Месяц / Month	2021	2022	2023
Май / May	418,7/31,4	346,7/48,8	523,6/52,0
Июнь / June	524,8/36,9	487,7/63,3	669,5/61,6
Июль / July	542,7/36,4	467,1/62,8	637,6/70,4
Август / August	437,7/34,5	408,4/52,6	523,4/54,2
Сумма / Sum	1923,9/139,1	1709,9/227,5	2354,1/238,2

Примечание / Note: в числителе / in the numerator – GPP, в знаменателе / in the denominator – ET.

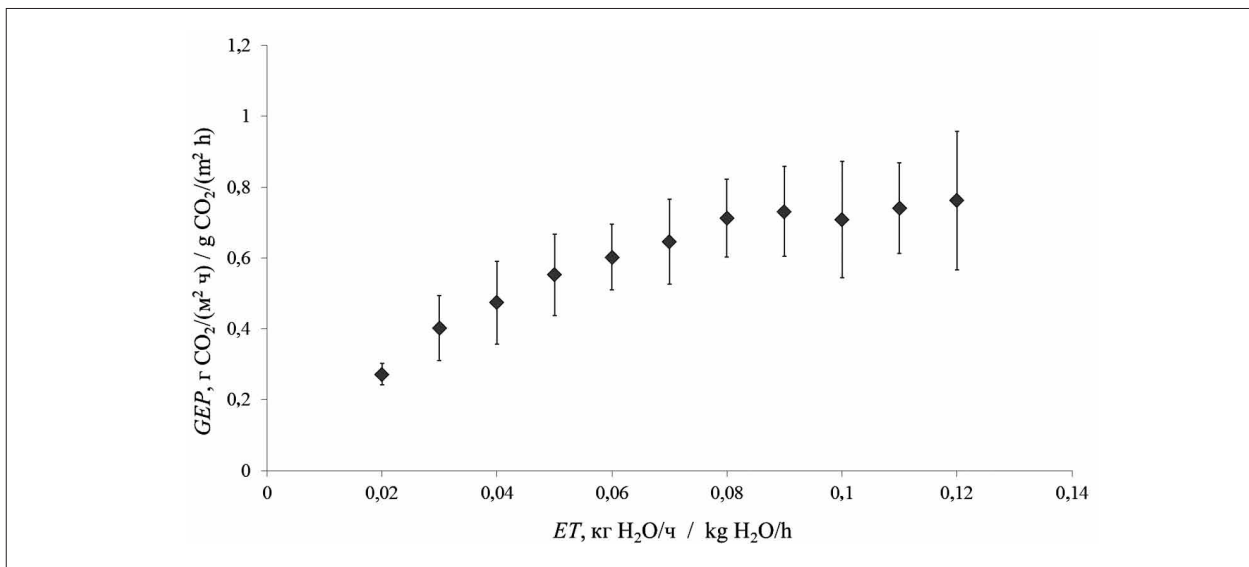


Рис. 4. Зависимость среднесуточных значений *GEP* от *ET* в сосняке в мае–августе 2021–2023 гг. Бары соответствуют стандартным отклонениям средних значений

Fig. 4. Dependence of average daily *GEP* on *ET* in pine forest in May–August 2021–2023. Bars represent standard deviations of the mean values

В 2021 г. и 2022 г. среднее за сезон значение *GEP* соответствовало $16,31 \pm 3,30$ и $14,4 \pm 3,5$ г $\text{CO}_2/(\text{m}^2\text{сут})$, в 2023 г. составило 20 ± 4 г $\text{CO}_2/(\text{m}^2\text{сут})$. Среднесуточные значения *GEP* достоверно различались между годами (Н-критерий, $p < 0,0001$). При этом установлена нелинейная зависимость скорости gross экосистемного фотосинтеза от эвапотранспирации, с увеличением эвапотранспирации от 0,02 до 0,08 кг $\text{H}_2\text{O}/(\text{m}^2\text{ час})$ *GEP* повысился в четыре раза, при более высоких значениях *ET* практически не менялся (рис. 4).

Эффективность использования воды на фотосинтез (*WUE*) также менялась в течение сезона с изменением gross экосистемного фотосинтеза и эвапотранспирации. В мае–августе 2021 г. среднемесячные значения *WUE* соответствовали 12–16, в 2022 г. – 7–8, в 2023 г. – 9–11 мг $\text{CO}_2/\text{г H}_2\text{O}$.

Погодные условия определяли сезонный ход экосистемных потоков CO_2 и H_2O в сосняке бруснично-лишайниковом. В 2021 г. при тёплой и сухой погоде в летние месяцы наблюдали значительное снижение *GEP* и *ET*. В 2023 г. при сходных погодных условиях суммарный *GEP* в сосновом насаждении был на 26 % выше, чем в 2021 г. Повышенный запас почвенной влаги в этот год мог компенсировать отрицательное влияние дефицита осадков на обмен CO_2 и эвапотранспирацию в экосистеме.

В бореальных лесах в годичном цикле суммарное испарение воды не является по-

стоянной величиной и в некоторые годы может значительно превышать сумму выпавших осадков [21]. В исследованном нами сосновом насаждении *ET* в мае–августе 2021–2023 гг. варьировало от 139 до 238 мм. В сосняке бруснично-зеленомошном Финляндии сумма *ET* в разные годы составляла 218–361 мм/год [22]. В экосистеме леса эвапотранспирация представляет сумму двух процессов – транспирации растений и физического испарения воды с подстилающей поверхности. Известно, что в спелых сосновых лесах доля физического испарения с поверхности живого напочвенного покрова в суммарной эвапотранспирации в тёплый период года составляет 16–25 % [22], а доля транспирации растений – около 80 % [14]. В условиях засухи закрытие устьиц обеспечивает растениям экономию влаги, но приводит к снижению поступления CO_2 в фотосинтезирующие клетки листьев [5, 23]. Экстремально низкое почвенное увлажнение усиливает отрицательный эффект дефицита атмосферной влаги на обмен CO_2 хвойных растений. У сосны обыкновенной в Сибири в летние месяцы при снижении содержания влаги в 0–50 см слое почвы до 30 мм и относительной влажности воздуха до 15–20 % фотосинтетическая продуктивность сокращалась на 20 % [24]. Возможно, в период вегетации 2023 г. при дефиците осадков повышенный запас почвенной влаги обеспечил активную транспирацию и фотосинтез растений, что

положительно повлияло на *ET* и *GPP* в исследованном сосновом насаждении.

В 2022 г. с увеличением суммы осадков эвапотранспирация усиливалась, однако gross экосистемный фотосинтез оказался ниже, чем в 2021 и 2023 гг. Снижение gross экосистемного фотосинтеза в сосняке при избыточном атмосферном увлажнении могло быть сопряжено со снижением транспирации древесных растений, что согласуется с результатами эколого-физиологических исследований хвойных растений в Карелии [25]. Авторы этой работы доказали, что зависимости «показатель водного обмена – фактор среды» у сосны обыкновенной не являются линейными, максимальная реализация водного потока, обеспечивающего транспирацию, происходит при относительной влажности воздуха 45–70 % и температуре воздуха 13–20 °С, а за пределами этих диапазонов водный поток через ксилему дерева снижается. Поэтому повышенная эвапотранспирация в 2022 г. могла быть обусловлена не усилением транспирации растений, а увеличением физического испарения с лесопокрытой поверхности воды, поступившей в избытке с осадками.

В связи с продолжающимся потеплением глобального климата исследованиям влияния температурно-влажностного режима на экосистемный обмен CO_2 в лесных экосистемах уделяют много внимания, однако результаты этих исследований не всегда однозначны. Некоторые авторы максимальную продуктивность фотосинтеза хвойных сообществ в Европе наблюдали в периоды вегетации с жаркой и сухой погодой [26, 27]. В то время как в хвойных лесах Северной Америки [28] и России [29] установлено отрицательное влияние аномально высоких летних температур на сток CO_2 . Результаты климатического моделирования показали, что 90 % межгодовой вариабельности глобального стока CO_2 в наземных экосистемах определяется содержанием влаги в почве, при этом прямой эффект этого фактора на фотосинтез составляет 20 %, а косвенный эффект через обратную связь влажности почвы с температурой и *VPD* ответственен за большую часть (60 %) изменчивости биологической продуктивности [30]. Как отмечают авторы этой статьи, при засухе низкое содержание влаги в почве ограничивает эвапотранспирацию, которая является наиболее эффективным механизмом охлаждения поверхности земли, что в конечном итоге приводит к увеличению температуры и снижению относительной влажности воздуха. Этим мож-

но объяснить повышение *VPD* при сохранении низкой эвапотранспирации в исследованном сосняке бруснично-лишайниковом в мае–августе 2021 г. Увеличение *VPD* со снижением эвапотранспирации в сосняке в летний период наблюдали также в Финляндии, при этом эффект влажности почвы на среднесуточные значения *GPP* проявился сильнее, чем на *ET* [13].

Сезонная и межгодовая вариабельность *WUE* отражает влияние водного режима на углеродный бюджет в экосистеме. За три года наблюдений в спелом сосняке бруснично-лишайниковом на территории Печоро-Илычского заповедника при разных погодных условиях отношение суммарных за сезон значений *GEP/ET* варьировало в пределах 7–16 мг $\text{CO}_2/\text{г H}_2\text{O}$ (или 2,2–4,3 мг С/г H_2O). При недоборе осадков в мае–августе 2021 г. повышение *WUE* обусловлено, прежде всего, низкой скоростью эвапотранспирации, в результате в этот год суммарный *ET* был почти в два раза меньше. В старовозрастном ельнике Канады в течение 19-летних наблюдений среднегодовые значения *WUE* повышались с увеличением *GEP*, при этом эвапотранспирация практически не менялась [15]. В лесах Европы *WUE* варьировал в пределах 1–6 г С/кг H_2O , при этом межгодовые различия этого показателя в одном и том же насаждении не превышали 1 г С/кг H_2O [10]. В сосновых лесах Северной Америки *WUE* соответствовал 2,4–4,0 г С/кг H_2O и повышался с увеличением возраста древостоя [14]. В сосняке лишайниковом Сибири значение *WUE* незначительно различалось между годами с разным режимом увлажнения и составило в среднем 11 мг $\text{CO}_2/\text{г H}_2\text{O}$ [30]. В смешанном насаждении сосны корейской в горах Восточного Китая *WUE* в период вегетации соответствовало 10,47 мг $\text{CO}_2/\text{г H}_2\text{O}$ [7]. В хвойных лесах Канады его значение составило 3,0–3,7 мг С/г H_2O [11, 31], а эффективность использования воды на продукцию стволов – 3,15 кг/дм³ H_2O [32]. По мнению авторов, незначительные межгодовые различия *WUE* в экосистеме обусловлены сопряженностью *GPP* и *ET* [10, 11]. Нелинейная зависимость среднесуточных значений *GEP* от *ET* в исследованном сосняке бруснично-лишайниковом может быть обусловлена разной чувствительностью экосистемного обмена CO_2 и H_2O к изменениям факторов окружающей среды [8].

Заключение

На основании данных измерений методом турбулентных пульсаций установлены меж-

годовые различия экосистемных потоков CO_2 и H_2O в сосняке бруснично-лишайниковом среднетаёжной подзоны. Температурно-влажностный режим определял сезонный ход *GEP* и *ET*. При недоборе осадков в период вегетации увеличение *VPD* приводило к снижению обмена H_2O и CO_2 между лесом и приземной атмосферой. Повышенный запас почвенной влаги в летние месяцы смягчал отрицательный эффект атмосферной засухи на *GEP* и *ET* в сосновом насаждении. При умеренно тёплой погоде повышенное количество осадков положительно влияло на эвапотранспирацию, при этом gross экосистемный фотосинтез снижался. В мае–августе суммарный *ET* составил 139–240 кг $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2$, а *GEP* – 1,7–2,4 кг $\text{CO}_2/\text{м}^2$. Значение *WUE* в разные годы составило 7–16 мг $\text{CO}_2/\text{г H}_2\text{O}$, что согласуется с результатами исследований потоков парниковых газов в других типах хвойных лесов. Сбалансированность экосистемных потоков CO_2 и H_2O обеспечивает устойчивое функционирование сосняка бруснично-лишайникового при разных погодных условиях в период вегетации. В европейской части России в текущем столетии ожидается сохранение тенденции увеличения числа аномально тёплых дней и опасных метеорологических явлений. В связи с этим данные многолетних исследований экосистемного обмена CO_2 и H_2O могут быть востребованы в прогнозировании изменений экосистемных функций таёжных лесов в регионе.

References

1. Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Phillips O.L., Shvidenko A., Lewis S.L., Canadell J.G., Ciais Ph., Jackson R.B., Pacala S.W., McGuire A.D., Piao Sh., Rautiainen A., Sitch S., Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests // *Science*. 2011. V. 333. P. 998–993. doi: 10.1126/science.1201609
2. Lapenis A., Shvidenko A., Shepaschenko D., Nillson S., Ayyer A. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate // *Glob. Chang. Biol.* 2005. V. 11. P. 2090–2102. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.001069.x
3. Piao S., Friedlingstein P., Ciais P., Viovy N., Demarty J. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades // *Glob. Biogeochem. Cycles*. 2007. V. 21. No. 3. Article No. GB3018. doi: 10.1029/2006GB002888
4. Fernández-Martínez M., Sardans J., Chevallier J., Ciais P., Obersteiner M., Vicca S., Canadell J.G., Bastos A., Friedlingstein P., Sitch S., Piao S.L., Janssens I.A., Peñuelas J. Global trends in carbon sinks and their relationships with CO_2 and temperature // *Nature Climate Change*. 2019. V. 9. P. 73–79. doi: 10.1038/s41558-018-0367-7
5. Vygodskaya N.N., Milyukova I., Varlagin A., Tatarinov F., Sogachev A., Kobak K.I., Desyatkin R., Bauer G., Hollinger D.Y., Kelliher F.M., Schulze E.D. Leaf conductance and CO_2 assimilation of *Larix gmelinii* growing in an eastern Siberian boreal forest // *Tree Physiol.* 1997. V. 17. P. 607–615. doi: 10.1093/treephys/17.10.607
6. Law B.E., Falge E., Gu L., Baldocchi D., Bakwin P., Berbigier P., Davis K.J., Dolman J., Falk M., Fuentes J.D., Goldstein A.H., Granier A., Grelle A., Hollinger D., Janssens I.A., Jarvis P., Jensen N.O., Katul G., Malhi Y., Matteucci G., Meyers T., Monson R.K., Munger W., Oechel W., Olson R., Pilegaard K., Paw U K.T., Thorgeirsson H., Valentini R., Verma S., Vesala T., Wilson K., Wofsy S. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2002. V. 113. P. 97–120. doi: 10.1016/S0168-1923(02)00104-1
7. Yu G., Song X., Wang Q., Liu Y., Guan D., Yan J., Sun X., Zhang L., Wen X. Water-use efficiency of forest ecosystems in eastern China and its relations to climatic variables // *New Phytol.* 2007. V. 177. No. 4. P. 927–937. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02316.x
8. Beer C., Ciais P., Reichstein M., Baldocchi D., Law B.E., Papale D., Soussana J.-F., Ammann C., Buchmann N., Frank D., Gianelle D., Janssens I.A., Knohl A., Kstner B., Moors E., Rouspard O., Verbeek H., Vesala T., Williams C.A., Wohlfahrt G. Temporal and among-site variability of inherent water use efficiency at the ecosystem level // *Global Biogeochem. Cycles*. 2009. V. 23. Article No. GB2018. doi: 10.1029/2008GB003233
9. Kuricheva O.A., Avilov V.K., Varlagin A.V., Gatarsky M.L., Dmitrichenko A.A., Dyukarev E.A., Zagirova S.V., Zamolodchikov D.G., Zyryanov V.I., Karelin D.V., Karsanaev S.V., Kurganova I.N., Lapshina E.D., Maksimov A.P., Maksimov T.Kh., Mamkin V.V., Marunich A.S., Miglovets M.N., Mikhailov O.A., Panov A.V., Petrov R.E., Prokushkin A.S., Sidenko N.V., Shilkin A.V., Kurbatova Yu.A. Reflux: the network of the eddy covariance sites in Russia // *Izvestia RAS. Seriya Geograficheskaya*. 2023. V. 87. No. 4. P. 512–535 (in Russian). doi: 10.31857/S2587556623040052
10. Reichstein M., Ciais P., Papale D., Valentini R., Running S., Viovy N., Cramer W., Granier A., Ogee J., Allard V., Aubinet M., Bernhofer Chr., Buchmann N., Carrara A., Grunwald T., Heimann M., Heinesch B., Knohl A., Kutsch W., Loustau D., Manca G., Matteucci G., Miglietta F., Ourcival J.M., Pilegaard K., Pumpanen J., Rambal S., Chaphoff S., Seufert G., Soussana J.-F., Sanz M.-J., Vesala T., Zhao M. Reduction of ecosystem productivity and respiration during the European summer 2003 climate anomaly: a joint flux tower, remote sensing and modelling analysis // *Global Change Biology*. 2007. V. 13. P. 634–651. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01224.x
11. Brümmer Ch., Black T.A., Jassal R.S., Grant N.J., Spittlehouse D.L., Chen B., Nesic Z., Amiro B.D., Arain M.A., Barr A.G., Bourque Ch., Coursolle C., Dunn A., Fla-

- nagan L.B., Humphreys E.R., Lafleur P.M., Margolis H.A., McCoughey J.H., Wofsy S.C. How climate and vegetation type influence evapotranspiration and water use efficiency in Canadian forest, peatland and grassland ecosystems // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2012. V. 153. P. 14–30. doi: 10.1016/j.agrformet.2011.04.008
12. Lindroth A., Holst J., Linderson M.L., Aurela M., Biermann T., Heliasz M., Chi J., Ibrom A., Kolari P., Klemmedtsson L., Krasnova A., Laurila T., Lehner I., Lohila A., Mammarella I., Mölder, M., Löfvenius M.O., Peichl M., Pilegaard K., Soosar K., Vesala T., Vestin P., Weslien P., Nilsson M. Effects of drought and meteorological forcing on carbon and water fluxes in Nordic forests during the dry summer of 2018 // *Phil. Trans. R. Soc.* 2020. V. 375. Article No. 20190516. doi: 10.1098/rstb.2019.0516
13. Gao Y., Markkanen T., Aurela M., Mammarella I., Thum T., Tsuruta A., Yang H., Aalto T. Response of water use efficiency to summer drought in a boreal Scots pine forest in Finland // *Biogeosciences*. 2017. V. 14. P. 4409–4422. doi: 10.5194/bg-14-4409-2017
14. Irvine J., Law B.E., Kurpius M.R., Anthoni P.M., Moore D., Schwarz P.A. Age-related changes in ecosystem structure and function and effects on water and carbon exchange in ponderosa pine // *Tree Physiol.* 2004. V. 24. No. 7. P. 753–763. doi: 10.1093/treephys/24.7.753
15. Liu P., Black T.A., Jassal R.S., Zha T., Nestic Z., Barr A.G., Helgason W.D., Jia X., Tian Y., Stephens J.J., Ma J. Divergent long-term trends and interannual variation in ecosystem resource use efficiencies of a southern boreal old black spruce forest 1999–2017 // *Glob. Chang Biol.* 2019. V. 25. P. 3056–3069. doi: 10.1111/gcb.14674
16. *Forests of the Komi Republic* / Eds. G.M. Kozubov, A.I. Taskaev. Moskva: DIK, 1999. 331 p. (in Russian).
17. Zagirova S.V., Mikhailov O.A., Schneider Ju. Carbon dioxide, heat and water vapor exchange in the boreal spruce and peatland ecosystems // *Theoretical and Applied Ecology*. 2019. No. 3. P. 12–20. doi: 10.25750/1995-4301-2019-3-012-020
18. *Soils and soil cover of the Pechora-Ilych Nature Reserve (Northern Urals)* / Eds. S.V. Degteva, E.M. Lapteva. Syktyvkar, 2013. 327 p. (in Russian).
19. *Carbon in Forest and Wetland Ecosystems of Specially Protected Natural Areas of the Komi Republic* / Eds. K.S. Bobkova, S.V. Zagirova. Syktyvkar, 2014. 201 p. (in Russian).
20. Baldocchi D.D., Hincks B.B., Meyers T.P. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods // *Ecology*. 1988. V. 69. No. 5. P. 1331–1340. doi: 10.2307/1941631
21. Barr A.G., Black T.A., Hogg E.H., Griffiths T.J., Morgenstern K., Kljun N., Theede A., Nestic Z. Climatic controls on the carbon and water balances of a boreal aspen forests, 1994–2003 // *Global Change Biology*. 2007. V. 13. No. 3. P. 561–576. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01220.x
22. Launianen S. Seasonal and inter-annual variability of energy exchange above a boreal Scots pine forest // *Biogeosciences*. 2010. V. 7. P. 3921–3940. doi: 10.5194/bgd-7-6441-2010
23. Qaderi M.M., Martel A.B., Dixon S.L. Environmental factors influence plant vascular system and water regulation // *Plants (Basel)*. 2019. V. 8. No. 3. Article No. 65. doi: 10.3390/plants8030065
24. Suvorova G.G. Photosynthesis of Coniferous Trees in Siberia / Ed. R.K. Salyaev. Novosibirsk: GEO, 2009. 195 p. (in Russian).
25. Sazonova T.A., Kolosova S.V. The effect of environmental factors on the parameters of water metabolism of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* (Pinaceae), and *Betula pendula* (Betulaceae) // *Botanical Journal*. 2005. V. 90. No. 8. P. 1227–1235 (in Russian).
26. Ziemblińska K., Urbaniak M., Chojnicki B.H., Black T.A., Niu S., Olejnik J. Net ecosystem productivity and its environmental controls in a mature Scots pine stand in north-western Poland // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2016. V. 228–229. P. 60–72. doi: 10.1016/j.agrformet.2016.05.022
27. Mamkin V., Varlagin A., Yaseneva I., Kurbatova J. Response of spruce forest ecosystem CO₂ fluxes to inter-annual climate anomalies in the southern taiga // *Forests*. 2022. V. 13. No. 7. Article No. 1019. doi: 10.3390/f13071019
28. Xu B., Arain M.A., Black T.A., Law B.E., Pastorello G.Z., Chu H. Seasonal variability of forest sensitivity to heat and drought stress: A synthesis based on carbon fluxes from North American forest ecosystems // *Global Change Biology*. 2020. V. 26. No. 2. P. 901–918. doi: 10.1111/gcb.14843
29. Zamolodchikov D.G., Gitarsky M.L., Shilkin A.V., Marunich A.S., Karelin D.V., Blinov V.G., Ivashchenko A.I. Monitoring of carbon dioxide and water vapor cycles at the “Log Tayozhny” experimental site (national park “Valdaysky”) // *Fundamental and Applied Climatology*. 2017. V. 1. P. 54–68 (in Russian). doi: 10.21513/2410-8758-2017-1-54-68
30. Tchebakova N.M., Zyryanov V.I., Zyryanova O.A., Parfenova E.I., Kajimoto T., Matsuura Y. A comparative study of climatology, energy and mass exchange in two forests on contrasting habitats in central Siberia: permafrost *Larix gmelinii* vs. permafrost-free *Pinus sylvestris* // *Forests*. 2023. V. 14. No. 2. Article No. 346. doi: 10.3390/f14020346
31. Kljun N., Black T.A., Griffis T.J., Barr A.G., Gaumont-Guay D., Morgenstern K., McCaughey J.H., Nestic Z. Response of net ecosystem productivity of three boreal forest stands to drought // *Ecosystems*. 2006. V. 9. P. 1128–1144. doi: 10.1007/s10021-005-0082-x
32. Urban J., Rubtsov A.V., Shashkin A.V., Benkova V.E. Growth, transpiration and water use efficiency of *Larix sibirica*, *Larix gmelinii* and *Pinus sylvestris* forest in Siberia // *Acta Hort.* 2018. V. 1222. P. 125–131. doi: 10.17660/ActaHortic.2018.1222.17