

УДК 574.4:211.7(571.651)

ИССЛЕДОВАНИЕ УГЛЕРОДНОГО ЦИКЛА ЭКОСИСТЕМ ТЕРМАЛЬНЫХ ИСТОЧНИКОВ ЧУКОТКИ КАК ЕСТЕСТВЕННОЙ МОДЕЛИ ПОТЕПЛЕНИЯ

© 2000 г. Д. Г. Замолодчиков, Д. В. Карелин

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117418 Москва, ул. Новочеремушкинская, 69

Поступила в редакцию 28.06.99 г.

В июле–августе 1997 г. проведены сравнительные исследования экосистем окрестностей термальных источников и типичных тундр в юго-восточной части Чукотского полуострова. Определены биогенные потоки углерода в течение большей части вегетационного периода, исследована структура надземной части фитомассы, оценен запас углерода почвенного слоя. Показано, что термальные экосистемы превышают аналогичные мерзлотные по валовой первичной продукции и запасу почвенного углерода. Рассмотрены структурные и эколого-физиологические изменения растительных сообществ, приводящих к увеличению валовой продукции.

Ключевые слова: термальные и мерзлотные экосистемы, углеродный цикл.

Комплекс проблем, связанных с нарастанием концентрации парниковых газов в атмосфере и возможным глобальным потеплением климата, привел к существенной интенсификации исследований углеродного цикла биосферы и составляющих ее элементов. Основное внимание при этом было уделено инвентаризации запасов, естественных стоков и источников углерода (на примере России – Исаев и др., 1995; Кудеяров и др., 1995; Орлов и др., 1996; “Углерод в экосистемах...”, 1994). Однако в настоящее время центр внимания постепенно смещается в сторону оценки долгосрочных воздействий глобальных изменений на углеродный цикл естественных экосистем. Как изменятся величины первичной продукции и деструкции, каковы будут тенденции в изменении общих запасов углерода в экосистемах, способны ли естественные экосистемы скомпенсировать проявления глобальных изменений или, наоборот, могут усилить их по принципу положительной обратной связи?

Существенным препятствием на пути разрешения поставленных вопросов является то, что средне- и долгосрочные эффекты влияния повышенных температур и концентраций углекислого газа могут сильно отличаться от краткосрочных. В качестве одного из многих примеров приведем результаты эксперимента по контролю содержания углекислого газа в герметичных камерах, установленных в кочкарной тундре (Oechel et al., 1994). Если в первый год эксперимента наблюдалась заметная стимуляция стока углерода

под действием концентрации CO_2 в 680%, то уже через два года эта стимуляция сошла на нет.

Долговременные эксперименты по контролю основным экологическим факторам (концентрация CO_2 , температура, уровень грунтовых вод) позволяют оценить среднесрочные (годы) воздействия климатических изменений на естественные экосистемы. Для оценки более долгосрочных воздействий (десятки-сотни лет), помимо палеорекострукций, можно использовать экосистемы, естественным образом в течение длительного времени находящиеся под воздействием повышенных температур и концентраций CO_2 , а именно, экосистемы районов геотермальной активности. За последние 5 лет исследования углеродного цикла таких экосистем были проведены в различных природных зонах (Bettarini et al., 1998; Cook et al., 1998; Kömger, Miglietta, 1994). По отношению к зоне тундр наиболее богата выходами геотермальных источников территория Чукотского п-ва. Цель настоящей работы заключалась в оценке основных компонентов углеродного цикла экосистем, находящихся под воздействием геотермальной активности, и их сравнении с аналогичными параметрами мерзлотных экосистем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые работы были проведены в июле–августе 1997 г. в районе Чаплинских горячих ключей (64° 26' с.ш., 172° 30' з.д.) в Провиденском районе Чукотского автономного округа. Для района исследований характерен низкогорный рельеф.

еф. Преобладают гряды и хребты высотой от 300 до 650 м над ур. м., разделенные долинами ледникового происхождения, по дну которых протекают мелкие многоруслые реки. Близость (4 км) района исследований к Беринговому морю и сильные господствующие морские ветры (среднегодовая скорость 7 м с^{-1}) формируют суровый микроклимат. Среднеголетняя температура воздуха на мысе Чаплино для июля равна $+3.9^\circ\text{C}$, января -16.4°C , в среднем за год -6.2°C (Кожевников, 1989). Среднегодовое количество осадков составляет 451 мм.

Выходы Чаплинских ключей находятся на надпойменной террасе и каменистых россыпях правого коренного берега р. Ульхум на высоте 10–20 м над ур. м. Слой вечной мерзлоты на правом берегу реки, в районе выходов горячих ключей, отсутствует, температура почвы в профиле от 10 см до 6.5 м находится в пределах $22\text{--}24^\circ\text{C}$ (Тихомиров, 1957). Территория, испытывающая прямое или косвенное воздействие термальных источников, достигает почти 70 га, термальные ресурсы около 390×10^{12} Дж сут⁻¹, а дебит вод равен 16.6 л сек^{-1} , что превышает средние показатели среди всех 18 известных групп источников на Чукотском п-ове (“Экосистемы...”, 1981). Максимальная температура горячих вод на поверхности ($+66^\circ\text{C}$) также одна из самых высоких. По соотношению газов, растворенных в воде (1% CO_2 , 99% N_2), они относятся к азотногазирующим (“Экосистемы...”, 1981).

Подробное описание сосудистой растительности как термальных, так и мерзлотных экосистем района Чаплинских ключей приведено в работе Б.А. Тихомирова (1957). Поэтому мы ограничимся указанием доминирующих видов сосудистых растений лишь для тех экосистем, где проводились исследования углеродного цикла. По персональному сообщению А.Е. Катенина, видовой состав мохообразных включает на термальных участках *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn. et al., *Brachythecium glaciale* Schimp., *Rhytidiadelphus subpinnatus* (Lindb.) T. Кор., *Lescurea mutabilis* (Brid.) Lindb. ex J. Hag., *Marchantia polymorpha* L., а в мерзлотных местообитаниях – *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Oncophorus virens* (Hedw.) Brid., *Dicranum groenlandicum* Brid., *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Sphagnum warnstorffii* Russ., *Tortella fragilis* (Hook. et Wils.) Limpr., *Catascopium nigratum* (Hedw.) Brid., *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce, *Pseudocalliergon turgescens* (T. Jens.) Loeske.

При выборе пробных площадей перед нами стояла задача найти участки зональных тундровых экосистем и близкие им тундроподобные элементы растительности, находящиеся под непосредственным влиянием термальной активности. Кустарниково-кустарничково-травяно-мохо-

вая дренированная термальная экосистема (ДТ) находилась на расстоянии 70–100 м от ближайшего горячего источника в термальном урочище правой прирусловой части р. Ульхум. Осоково-моховая увлажненная термальная экосистема (ВТ) располагалась в 20 м от ДТ. Подчеркнем, что термин “дренированный” используется в настоящей работе в сравнительном аспекте, поскольку все исследованные экосистемы находятся в состоянии переувлажнения.

Мерзлотные экосистемы были выбраны на левом берегу р. Ульхум, в 1 км на север от термальных ассоциаций на пологом склоне южной экспозиции (50 м над ур. м.). Кустарниково-кустарничково-травяно-мохово-лишайниковая дренированная мерзлотная экосистема (ДМ) располагалась на возвышенных участках, осоково-моховая увлажненная мерзлотная экосистема (ВМ) – на пониженных участках с проточным увлажнением.

Растительность¹ экосистемы ДТ в основном представлена *Betula exilis* Sukacz., *Salix chamissonis* Anderss., *S. pulchra* Cham., *Carex rariflora* (Wahlenb.) Smith и *C. cryptocarpa* C.A. Mey. Проективное покрытие кустарников составляет около 50%, трав 30%, мхов 80%. Единственным доминантом среди сосудистых растений в экосистеме ВТ была осока *Carex cryptocarpa* с небольшой примесью *C. rariflora*. Общее покрытие осоковых 65%, мхов 80%, высота травостоя 25–30 см. Растительность экосистемы ДМ сходна с ДТ и состоит из *Betula exilis*, *Salix chamissonis*, *S. reticulata* L., *Carex aquatilis* Wahlenb., *C. gynocrates* Wormsk., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Empetrum hermafroditum* Hagerup, *Vaccinium vitis-idaea* L., различных мхов и лишайников. Проективное покрытие кустарников составляет 30%, кустарничков 25%, трав 30%, мхов 70%, лишайников 30%. Экосистема ВМ представлена сообществом из *Carex aquatilis* и *Eriophorum scheuchzeri* Норре (суммарное покрытие около 50%) и мохового ковра с покрытием 60%.

Измерения экосистемных потоков углерода проводили на постоянных пробных площадках размером 40×40 см (по 4 – в экосистемах ДТ и ДМ, по 2 – в экосистемах ВТ и ВМ). Суточные измерения потоков углекислого газа проводили на каждой площадке с помощью пластиковой переносной камеры $42 \times 42 \times 30$ см, прозрачной для фотосинтетически активной радиации (ФАР). Во время измерений камеру устанавливали на алюминиевые основания, ограничивающие пробные площадки. Герметичность камеры по отношению к атмосферному воздуху достигалась с помощью водяного затвора. Изменения концент-

¹ Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995).

рации CO_2 в камере фиксировали с помощью портативного инфракрасного газоанализатора "Li-Cor 6200". На свету определяли чистый поток углерода через экосистему (NE); в темноте, под покрывалом – ее валовое дыхание (GR). По разнице этих потоков определяли валовую первичную продукцию (GPP). Экспозиция камеры на площадке при измерении составляла около 1 мин. Концентрация CO_2 и температура в камере за период экспозиции менялись незначительно. Таким образом, воздействие метода на изучаемые процессы можно считать минимальным. В суточном цикле измерения на каждой пробной площадке повторяли через 1.5 ч. В одном суточном цикле измеряли либо все термальные, либо все мерзлотные площадки. Суточные измерения в каждой экосистеме повторяли через 7–10 дней, что составило по 5 суточных рядов измерений за период исследований.

Дополнительно во время измерений регистрировали интенсивность ФАР (при помощи "Li-Cor 6200"), температуру воздуха в пологе растительности (на высоте 10–20 см), температуру почвы на поверхности и глубинах 1, 5 и 10 см (термометры фирмы "Omega"), а также скорость и направление ветра на высоте 1.6 м (механический анемометр). После завершения каждого суточного цикла в контрольных биотопах стальным щупом измеряли глубину оттаявшего слоя почвы. Во всех экосистемах гравиметрически определяли влажность в образцах почвы на глубине 0–5 см.

На всех измерявшихся пробных площадях наземная фитомасса была собрана сразу по завершении сезонных измерений газовых потоков. Кроме того, в увлажненных экосистемах дополнительно были собраны укосы фитомассы с 5 площадок размером 0.16 м^2 . Общее количество укосов составило по 4 для каждой из дренированных и по 7 для каждой из увлажненных экосистем. Фитомасса была разделена на основные компоненты (зеленые и древесные части кустарников и кустарничков, травы, мхи и лишайники), высушена до абсолютно сухого веса при $+105^\circ\text{C}$ и взвешена с точностью до 0.1 г .

В исследованных экосистемах были выкопаны разрезы глубиной до 1 м или до поверхности мерзлоты (глубина оттаивания в этот период составляла 80 см в дренированной и 73 см в увлажненной экосистеме), выполнены описание и измерения границ горизонтов, отобраны образцы для определения влажности и плотности. На факультете почвоведения МГУ определено содержание углерода в образцах по методу И.В. Тюрина (1937). Полученные величины были использованы для расчетов запасов почвенного углерода.

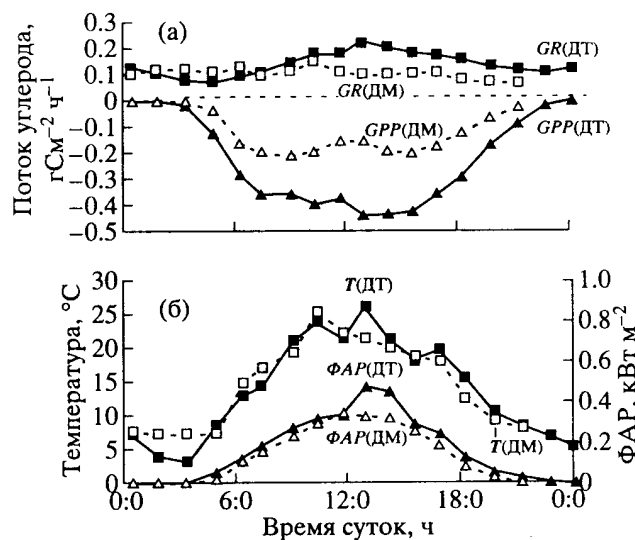


Рис. 1. Суточная динамика валовой первичной продукции (GPP , а), валового дыхания (GR , а), температуры воздуха (T , б) и фотосинтетически-активной радиации ($\Phi\text{АР}$, б) в дренированных термальной (ДТ, 11 июля 1997 г.) и мерзлотной (ДМ, 23 июля 1997 г.) экосистемах.

Суточные потоки углерода оценивали путем интегрирования мгновенных величин для каждой пробной площадки на 24-часовом интервале измерений методом трапеции. Затем вычисляли средние суточные оценки по каждой из экосистем. Стандартная ошибка средних рассчитывалась по уравнению $\text{СО} = \text{СКО} / \sqrt{n}$, где СКО – среднее квадратичное отклонение, n – количество объектов. Достоверность отличий средних величин оценивали по t -критерию Стьюдента. Для таких сравнений в тексте приводится вероятность сходства средних величин (P). Сопряженность величин определяли с помощью коэффициента корреляции Пирсона (R). Параметры уравнений первичной продукции вычисляли методами нелинейного регрессионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Суточная динамика углеродных потоков. Суточная динамика GPP в тундровых экосистемах, как правило, в наибольшей степени связана с динамикой ФАР. Однако для арктических растений и их сообществ проявляется "дневная депрессия фотосинтеза" (Герасименко, Швецова, 1989; Замолотчиков и др., 1997; Политова, Лукьянова, 1994). В наиболее теплое время светового дня величина GPP снижается, что можно связать с превышением температурных оптимумов фотосинтеза для большинства видов. Кривая суточного хода GPP в этом случае становится бимодальной. Именно такой тип суточного хода GPP был отме-

Таблица 1. Параметры уравнений $GPP = a_1^* a_2^* \Phi AP / (a_1^* \Phi AP + a_2)$, связывающих величины GPP (в расчете на площадь и на сухую массу листы сосудистых растений) с интенсивностью ΦAP (кВт м^{-2})

Экосистема	Число измерений	Параметры уравнений					
		$\text{г СМ}^{-2} \text{ч}^{-1}$			$\text{г Скг}^{-1} \text{ч}^{-1}$		
		a_1	a_2	R^2	a_1	a_2	R^2
ДТ	360	4.43	0.557	0.97	38.4	4.93	0.96
ВТ	218	7.77	0.847	0.97	47.8	5.21	0.97
ДМ	361	4.75	0.265	0.81	42.4	2.37	0.76
ВМ	217	3.75	0.230	0.90	41.0	2.47	0.89

чен в экосистеме ДМ 23 июля 1997 г. (рис. 1а) с заметным снижением в период с 11 до 14 ч. Отметим, что далее на рисунках и в таблицах с совместным отображением GR и GPP мы присваиваем знак (+) дыханию и знак (–) продукции. В близких по растительному покрову термальных экосистемах (рис. 1а, 11 июля 1997 г.) при аналогичных погодных условиях (рис. 1б) подобной депрессии не наблюдалось. При максимальной ΦAP GPP термальных экосистем более чем в два раза превышает по абсолютной величине продукцию мерзлотных участков.

Отмеченные особенности суточной динамики GPP позволяют сделать предположения, что растительные сообщества термальных экосистем, с одной стороны, обладают более эффективным фотосинтезом, с другой, более высокими температурными оптимумами фотосинтеза. Для про-

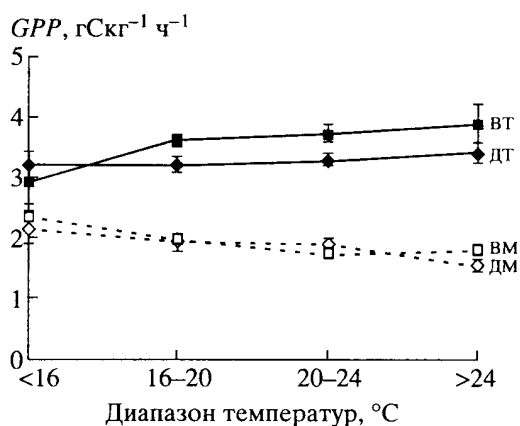


Рис. 2. Средние значения валовой первичной продукции (GPP) в расчете на единицу сухой массы фотосинтезирующих органов сосудистых растений по диапазонам температур.

Экосистемы: ДТ – дренированная термальная, ВТ – увлажненная термальная, ДМ – дренированная мерзлотная, ВМ – увлажненная мерзлотная.

верки первого предположения был проанализирован массив мгновенных замеров GPP по всем пробным площадкам исследованных экосистем. Для каждой из экосистем были определены параметры световой кривой GPP (Monshi, Saeki, 1953):

$$GPP = a_1 a_2 \Phi AP / (a_1 \Phi AP + a_2),$$

где a_1 – тангенс угла начального наклона, a_2 – положение “плато” насыщения кривой. Полученные результаты показывают (табл. 1), что величины GPP термальных экосистем в условиях светового насыщения (значение параметра a_2) почти в два раза выше не только в расчете на единицу площади, но и на единицу массы ассимилирующих частей сосудистых растений.

Для оценки температурных оптимумов фотосинтеза были определены средние значения GPP в условиях светового насыщения ($\Phi AP \geq 0.15 \text{ кВт м}^{-2}$) для диапазонов температур <16 , $16-20$, $20-24$ и $>24^\circ\text{C}$ (рис. 2). В мерзлотных экосистемах отмечается статистически значимое ($P < 0.01$) снижение GPP при увеличении температуры (переход в зону пессимума), в то время как для термальных характерно увеличение GPP , статистически значимое ($P = 0.06$) для ВТ и незначимое ($P = 0.77$) для ДТ. Таким образом, температурный оптимум фотосинтеза сдвинут в термальных экосистемах в область более высоких температур.

В приведенном примере (рис. 1а) валовое дыхание экосистемы ДТ превосходит GR у ДМ, но в значительно меньшей степени по сравнению с соотношением GPP в этих экосистемах. Можно отметить увеличение GR в дневные часы, в наибольшей степени сопряженное с изменением температуры (в среднем по всем экосистемам коэффициент корреляции $R = 0.53$, $P < 0.05$). Однако значимыми являются и корреляции дыхания с ΦAP ($R = 0.49$, $P < 0.05$) и GPP ($R = 0.45$, $P < 0.05$). Связь дыхания с GPP достаточно явно проявляется в мерзлотных экосистемах: дневной депрессии фотосинтеза соответствует уменьшение GR (см. рис. 1а).

Сезонная динамика углеродных потоков. Отмеченные выше соотношения в углеродных потоках между мерзлотными и термальными экосистемами характерны для пика вегетации (начало-середина июля). В сезонной динамике эти соотношения изменяются. С конца июля в дренированных экосистемах существенно уменьшились суточные абсолютные значения как GR , так и GPP (рис. 3а). Это уменьшение можно связать как с уменьшением ΦAP (рис. 3б), так и с чисто фенологическими изменениями. Абсолютные значения GPP в экосистеме ДМ также уменьшились к концу периода вегетации (рис. 3а), однако в меньшей степени по сравнению с ДТ. Отмеченные особенности сезонного хода GPP подтверждают более высокую эффективность фотосинтеза термальных

экосистем в условиях светового насыщения, имевших место для начала–середины июля.

Для *GR* экосистемы ДТ (рис. 3а) также характерно снижение во второй половине периода исследований. Температурные условия за это время хоть и варьировали, однако не проявляли выраженного тренда. Таким образом, отмеченное уменьшение дыхания, по-видимому, в первую очередь связано с уменьшением *GPP*. Заметим, что связь *GPP* и *GR* определяется целым комплексом экофизиологических и биохимических механизмов – от более высокого уровня дыхания у активно фотосинтезирующих листьев до более высокого уровня выделения органических веществ корнями. В то же время дыхание экосистемы ДМ мало менялось в течение всего периода исследований (рис. 3а). Это объясняется, с одной стороны, постоянством температурных условий, с другой – сравнительно небольшими изменениями *GPP*.

Чистый поток углерода (*NF*) является балансовой величиной между потоками *GPP* и *GR*. Экосистема ДТ (рис. 3а) имела отрицательные значения *NF* (сток углерода) в июле и положительные (источник углерода) – в августе. Экосистема ДМ была стоком углерода только в период первого суточного измерения (11 июля), все остальное время она теряла углерод.

Указанные выше особенности сезонного хода углеродных потоков были в целом характерны и для увлажненных экосистем, за исключением соотношения между абсолютными величинами *GR* и *GPP*. В экосистеме ВТ *GPP* превышала *GR* по абсолютной величине на протяжении всего сезона, что выразилось в отрицательных значениях *NF* (рис. 4). В экосистеме ВМ чистый поток был отрицателен в первой половине периода измерений и близок к нулю – во второй (рис. 4).

Сезонные потоки углерода и его запасы. В сезонном отношении как дренированная, так увлажненная термальные экосистемы представляли собой заметный сток углерода. За период исследований (11 июля – 20 августа) экосистема ВТ поглотила из атмосферы 77, а ДТ 21 г С м⁻² (табл. 2). Экосистема ВМ также была стоком углерода (13 г С м⁻²), в то время как экосистема ДМ потеряла 29 г С м⁻². Можно отметить, что по уровню *GR* экосистема ДМ мало отличается от термальных, тогда как ВМ имеет заметно меньшую величину *GR*. Валовая продукция максимальна в экосистеме ВТ и минимальна – в ВМ.

Как термальные, так и мерзлотные экосистемы отличались исключительно большими запасами углерода почвы, составлявшими от 48 кг С м⁻² в ВМ до 69 кг С м⁻² в ДТ (табл. 3). Величины запасов определялись большой мощностью оторфо-

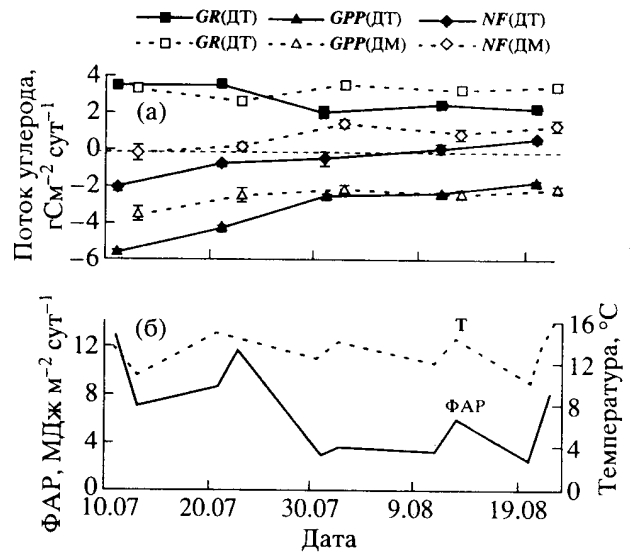


Рис. 3. Сезонная динамика валовой первичной продукции (*GPP*, а) валового дыхания (*GR*, а), чистого потока углерода (*NF*, а), ФАР (б) и температуры приземного слоя воздуха (*T*, б) в дренированных термальной (ДТ) и мерзлотной (ДМ) экосистемах.

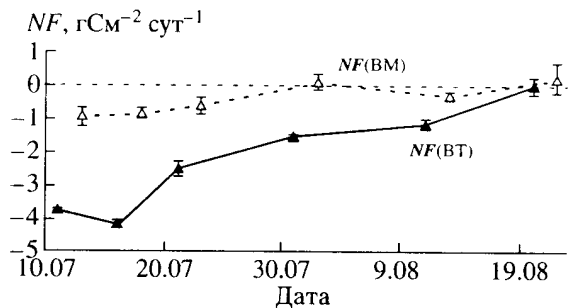


Рис. 4. Сезонная динамика чистого потока углерода (*NF*) в увлажненных термальной (ВТ) и мерзлотной (ВМ) экосистемах.

ванных горизонтов (от 32 до 88 см) и значительным содержанием углерода в них (24.1–45.8%). На надземную сферу экосистем (надземные части растений и фитодетрит) приходилось лишь

Таблица 2. Интегральные для периода измерений (11 июля–20 августа 1997 г., 40 дней) углеродные потоки в исследованных экосистемах

Экосистема	Сезонные потоки, г С м ⁻² сезон ⁻¹		
	<i>GR</i>	<i>GPP</i>	<i>NF</i>
ДТ	108 ± 8	-129 ± 4	-21 ± 8
ВТ	131 ± 5	-209 ± 7	-77 ± 7
ДМ	128 ± 8	-98 ± 11	29 ± 10
ВМ	67 ± 7	-80 ± 9	-13 ± 9

Таблица 3. Характеристика оторфованных горизонтов и общий запас углерода почвы в исследованных экосистемах

Эко-система	Оторфованные горизонты			Запас углерода*, кг С м ⁻²
	Мощность, см	Плотность, г см ⁻³	Содержание углерода, %	
ДТ	88	0.171 ± 0.009	45.8 ± 0.9	69 ± 5
ВТ	81.5	0.293 ± 0.036	24.1 ± 0.8	58 ± 7
ДМ	44	0.245 ± 0.006	35.3 ± 1.0	61 ± 5
ВМ	32	0.231 ± 0.019	29.0 ± 1.4	48 ± 7

* Запас углерода почвы мерзлотных экосистем включает углерод оглеенных горизонтов, подстилающих оторфованные горизонты до кровли вечной мерзлоты.

0.3–0.5% от запаса углерода подземной сферы. Запасы углерода в термальных экосистемах статистически незначимо превышают его запас в мерзлотных ($P = 0.20$).

Провести явные параллели между подземными запасами углерода и его сезонными потоками по полученным данным не представляется возможным. В наибольшей степени запас углерода почвы коррелирует с валовым дыханием ($R = 0.61$), но и эта корреляция не является значимой ($P = 0$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее дискуссионным вопросом, встающим при обсуждении полученных результатов, является возможность распространения их на условия ожидаемого потепления климата. Глобальное потепление связано в первую очередь с увеличением температуры атмосферы, и уже затем с опосредованными изменениями температурного режима почв. В отношении исследованных термальных экосистем ситуация, скорее, обратная. Подогрев почвы происходит снизу за счет геотермальной активности, в результате чего профиль почвенных температур оказывается совершенно противоположным тому, который наблюдается в мерзлотных экосистемах. Различия в температурных режимах между исследованными экосистемами не значимы для температуры приземного

слоя воздуха и поверхности почвы ($P = 0.2$), но в то же время значимы для температуры почвы на глубинах от 1 см ($P < 0.07$). Таким образом, в первую очередь температурный режим почв обуславливает различия исследованных экосистем.

В то же время именно индуцированное потеплением атмосферы изменение температурного и отчасти гидрологического режима почв мерзлотных экосистем может привести к существенной активизации деструкционных процессов. Как полагают, возможное увеличение первичной продукции не будет в состоянии скомпенсировать рост деструкции, в результате чего произойдет освобождение в атмосферу значительных количеств пассивного в настоящий момент углерода. Приведенные рассуждения составляют суть гипотезы о положительной обратной связи между глобальным потеплением и изменением характера углеродного баланса тундровых экосистем со стока на источник углерода для атмосферы (Billings et al., 1982; Oechel et al., 1993). Результаты настоящего исследования показывают, что длительное функционирование термальных экосистем при преимущественно положительных температурах почвы не препятствует накоплению количества органического вещества, превышающих запасы углерода в почве мерзлотных экосистем.

Следует отметить, что выявленные как в термальных, так и в мерзлотных экосистемах запасы углерода почв значительно превышают средние запасы в других регионах тундровой зоны России (Орлов и др., 1996; Честных и др., 1999). Причины накопления столь больших запасов почвенной органики не вполне ясны и, по-видимому, связаны с климатом и палеоисторией развития экосистем прибрежной зоны Восточной Чукотки.

Существенным выводом работы является то, что прогрев почвы термальных экосистем не ведет к заметному увеличению валового дыхания по сравнению с мерзлотными. Однако надо помнить, что настоящие исследования охватывали лишь около половины вегетационного сезона. В годовом аспекте дыхание термальных экосистем за счет его достаточно высокого уровня в холодный период может существенно превысить GR мерзлотных.

Таблица 4. Фракционная структура абсолютно сухой надземной фитомассы (г сух. в-ва м⁻²) в исследованных экосистемах

Экосистема	Кустарники		Кустарнички		Травы	Мхи	Лишайники	Всего
	листва	древесная	листва	древесная				
ДТ	45 ± 9	125 ± 11	0.5 ± 0.5	0.2 ± 0.2	70 ± 4	152 ± 49	0	393 ± 55
ВТ	0	0	0	0	174 ± 7	101 ± 15	0	275 ± 14
ДМ	19 ± 5	107 ± 28	41 ± 7	39 ± 10	57 ± 11	166 ± 59	65 ± 23	494 ± 56
ВМ	0.4 ± 0.3	0.9 ± 0.6	2.7 ± 1.8	0.3 ± 0.2	95 ± 5	150 ± 17	0	249 ± 17

Валовая продукция термальных экосистем заметно выше по сравнению с мерзлотными. Это свидетельствует о принципиальных возможностях существенного повышения валовой продукции тундровых экосистем при потеплении. За счет чего же достигается увеличение первичной продукции? Частично на этот вопрос можно ответить на основе данных по структуре надземной фитомассы исследованных экосистем (табл. 4). В увлажненных термальных экосистемах масса ассимилирующих частей трав почти в два раза превышает аналогичный параметр мерзлотных и почти исключительно приходится на *Carex cryptocarpa*. Этот вид обладает более высокой эффективностью фотосинтеза по сравнению с доминантом мерзлотной экосистемы *C. aquatilis* (наши неопубликованные данные). В дренированных экосистемах сходен как видовой состав кустарников и кустарничков (*Betula exilis*, *Salix chamissonis*, *Empetrum hermafroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*), так и общая масса ассимилирующих частей растений. Однако в термальной экосистеме преобладают ассимилирующие части кустарников, в то время как в мерзлотной – кустарничков. Эффективность фотосинтеза же листопадных кустарников намного выше, чем вечнозеленых кустарничков (Герасименко, Швецова, 1989). Более того, эффективность фотосинтеза тех же видов кустарников и кустарничков в термальных экосистемах выше, чем в мерзлотных (наши неопубликованные данные).

Таким образом, в процессе адаптации к условиям геотермального подогрева растительными сообществами используется комплекс способов и механизмов: 1) изменение видовой структуры; 2) изменение соотношений между видами-доминантами; 3) изменение экофизиологических характеристик видов. Весь этот комплекс может быть задействован при адаптации экосистем зоны вечной мерзлоты к условиям глобального потепления.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Research Institute of Innovative Technologies for the Earth (Japan) "Effects of elevated CO₂ and temperature on carbon fluxes and plant photosynthesis in tundra ecosystems". Авторы благодарны А.И. Иващенко (Москва) – за участие в экспедиционных работах, И.А. Загребину и В.В. Бычкову (пос. Провидения, ЧАО) – за организационную поддержку, А.Е. Катенину (Санкт-Петербург) – за информацию по видовому составу мхов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герасименко Т.В., Швецова В.М. Основные итоги эколого-физиологических исследований фотосинтеза в Арктике // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 65–114.

Замолодчиков Д. Г., Карелин Д. В., Иващенко А. И. Углеродный баланс биогеоценозов тундровой зоны Рос-

сии // Углерод в биогеоценозах: Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. Т. XV. М.: РАН, 1997. С. 99–121.

Исаев А.С., Коровин Г.Н., Сухих В.И. и др. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России. М.: Центр экологической политики России, 1995. 156 с.

Кожевников Ю.П. Геосистемные аспекты растительного покрова Чукотки. Владивосток, ДВО АН СССР, 1989. 306 с.

Кудяров В.Н., Хакимов Ф.И., Деева Н.Ф., и др. Оценка дыхания почв России // Почвоведение. 1995. № 1. С. 33–42.

Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Суханова Н.И. Органическое вещество почв Российской Федерации. М.: Наука, 1996. 256 с.

Политова Н.Ю., Лукьянова Л.М. СО₂-газообмен и продуктивность сообществ горной тундры Хибин // Плодородие почв и продуктивность фитоценозов. Апатиты: КНЦ АН СССР, 1994. С. 72–85.

Тихомиров Б.А. К характеристике флоры и растительности термальных источников Чукотки // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1425–1427.

Тюрин И.В. Органическое вещество почв и его роль в почвообразовании и плодородии: Учение о почвенном гумусе. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937. 287 с.

Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под ред. В.А. Алексеева, Р.А. Бердси. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, Северо-Восточная лесная экспериментальная станция Лесной службы США, 1994. 232 с.

Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова / Под ред. Б.А. Юрцева. Л.: Наука, 1981. 144 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 990 с.

Честных О.В., Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В. Запасы органического углерода в почвах тундровых и лесотундровых экосистем России // Экология. 1999. № 6. С. 428–436.

Billings W. D., Luken J. O., Mortensen D. A., Peterson K. M. Arctic tundra: a source or sink for atmospheric carbon dioxide in a changing environment? // Oecologia. 1982. V. 53. № 1. P. 7–11.

Bettarini I., Vaccari F.P., Miglietta F. Elevated CO₂ concentrations and stomatal density: observations from 17 plant species growing in a CO₂ spring in central Italy // Global Change Biology. 1998. V. 4. № 1. P. 17–22.

Cook A.C., Tissue D.T., Roberts S.W., Oechel W.C. Effects of elevated CO₂ from natural CO₂ springs on *Nardus stricta*: photosynthesis, biochemistry, growth and phenology // Plant, Cell and Environment. 1998. V. 21. № 4. P. 417–425.

Körner C., Miglietta F. Long term effects of naturally elevated CO₂ on Mediterranean grassland and forest trees // Oecologia. 1994. V. 99. № 3–4. P. 343–351.

Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion // Jap. J. Bot. 1953. V. 14. № 1. P. 22–56.

Oechel W.C., Hastings S.J., Jenkins M. et al. Recent change of arctic tundra ecosystems from a carbon sink to a source // Nature. 1993. V. 361. № 6421. P. 520–523.

Oechel W.C., Cowles S., Grulke N. et al. Transient nature of CO₂ fertilization in Arctic tundra // Nature. 1994. V. 371. № 6497. P. 500–503.