

УДК: 581.12/14:630:161.32

Модель газообмена CO₂ сфагнового верхового болота

А. Г. Молчанов^{1,а}, А. В. Ольчев²

¹ФГБУН «Институт лесоведения Российской академии наук»,

Россия, 143030, Московская обл., Одинцовский р-он, с. Успенское, ул. Советская, д. 21

²ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»,

Россия, 119071, г. Москва, Ленинский пр., д. 33

E-mail: ^а a.georgievich@gmail.com

Получено 22 декабря 2015 г.,
после доработки 28 марта 2016 г.

На основе анализа данных измерений потоков CO₂ на двух примыкающих участках неосушенного сфагнового верхового болота (сосняке кустарничково-сфагновом и кустарничково-сфагновом болоте с редкой сосной) в Московской области построена модель, описывающая зависимость газообмена CO₂ верхового болота от приходящей суммарной солнечной радиации, влажности почвы и температуры воздуха. Исследования проводились во второй половине вегетационного периода при уровне болотных вод ниже 30 см. На основе данных измерений выявлена ведущая роль влажности почвы как фактора, определяющего интенсивность фотосинтеза и дыхания сфагноума и почвы. Построенная модель позволяет объяснить от 71 % до 74 % изменчивости газообмена CO₂ исследуемого болота.

Ключевые слова: *Sphagnum*, верховое болото, фотосинтез, дыхание, модель газообмена CO₂, уровень грунтовых вод

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 369–377 (Russian).

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Восстановление торфяных болот в России в целях предотвращения пожаров и смягчения изменений климата», финансируемого в рамках Международной климатической инициативы Федеральным министерством окружающей среды, охраны природы, строительства и безопасности ядерных реакторов Федеративной Республики Германия и управляемого через немецкий банк развития KfW (проект № 11 III 040 RUS К Восстановление торфяных болот), а также проектов РФФИ (№ 14-04-01568-а, № 14-05-00797-а).

Model of CO₂ exchange in a sphagnum peat bog

A. G. Molchanov¹, A. V. Olchev²

¹*Institute of Forest Science Russian Academy of Sciences, 21 Sovetskaya st., village Uspenskoe, Odintsovo district, Moscow region, 143030, Russia*

²*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 33 Leninskiy pr., Moscow, 119071, Russia*

Abstract. — A simple model was developed to describe the dependence of net CO₂ exchange in a sphagnum peat bog as a function of incoming solar radiation, air temperature, and soil moisture. It was parameterized using the field measurement data from two neighboring sites in an undisturbed peat bog (the pine mire with shrub and sphagnum and the shrub-sphagnum mire with rare pine) in Moscow Region. Measurements were conducted during the second part of the growing season, when the groundwater level was below 30 cm. It was shown that is a key parameter influencing the photosynthesis and respiration rates of a sphagnum moss and peat soil. The developed model allows to explain from 71 % to 74 % of the variation of CO₂ exchange in the peat bog.

Keywords: *Sphagnum*, peat bog, photosynthesis, respiration, model of CO₂ exchange, ground water level

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 369–377 (Russian).

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Восстановление торфяных болот в России в целях предотвращения пожаров и смягчения изменений климата», финансируемого в рамках Международной климатической инициативы Федеральным министерством окружающей среды, охраны природы, строительства и безопасности ядерных реакторов Федеративной Республики Германия и управляемого через немецкий банк развития KfW (проект № 11 III 040 RUS К Восстановление торфяных болот), а также проектов РФФИ (№ 14-04-01568-а, № 14-05-00797-а).

Введение

Торфяные болота занимают более 8 % территории России, а с учетом мелкоотторфованных земель заболоченность страны превышает 20 %. При этом значительная часть болот в таежной зоне представлена верховыми болотами, где доминируют кустарничково-сфагновые биогеоценозы с той или иной степенью облесения [Вомперский и др., 2005, 2011]. Прогнозируемый большинством экспертов по изменению климата рост температуры и осадков на европейской части России к концу XXI века [IPCC..., 2013], очевидно, окажет существенное влияние на динамику газообмена CO₂ и скорость торфообразования болотных экосистем. Эта реакция может быть довольно сложной и неоднозначной [Минаева, Сирин, 2011]. На фоне прогнозируемого роста температуры и увеличения осадков на территориях, занимаемых бореальными растительными сообществами, можно ожидать усиления процесса торфообразования и роста верховых болот [Schipperges, Rydin, 1998]. Для оценки возможного отклика болотных экосистем на внешние воздействия, очевидно, требуется развитие комплексных подходов, соединяющих воедино экспериментальные и модельные методы исследования. Экспериментальные подходы направлены на выявление ключевых закономерностей в динамике газообмена и его зависимости от внешних факторов. Разработанные на основе анализа экспериментальных данных модельные подходы различного уровня сложности должны позволить адекватно прогнозировать изменчивость обмена CO₂ и других парниковых газов в болотных экосистемах при изменении условий внешней среды.

Существующие экспериментальные данные о потоках CO₂ в болотных экосистемах демонстрируют их значительную изменчивость, определяемую типами болот и условиями окружающей среды. В частности, В. Н. Кудеяров и И. Н. Курганова [Кудеяров, Курганов, 2005] отмечают, что эмиссия CO₂ с поверхности болотно-подзолистых почв характеризуется значительной неоднородностью и составляет в среднем 1.7–2.2 т С га⁻¹ год⁻¹. По данным М. А. Кузнецова [Кузнецов, 2010], болотно-подзолистая почва ельника чернично-сфагнового в средней тайге Республики Коми в течение вегетационного периода выделяет 2.3–2.7 т С га⁻¹. На основе пульсационных исследований, проведенных на верховом болоте Старосельский мох, было показано, что экосистема верхового болота в суточном ходе может служить как стоком, так и источником CO₂, что определяется рядом факторов, ведущими из которых являются гидрометеорологические условия [Arneeth et al., 2002; Kurbatova et al., 2009]. Данные измерений скорости газообмена сфагновых мезоолиготрофных болот в Тульской области, проведенных А. В. Ольчевым с соавт. [Ольчев и др., 2012; Olchev et al., 2013] методом экспозиционных камер, показывают, что поверхность сфагновых верховых болот в лесостепной зоне в дневное время и при малооблачной погоде преимущественно служит стоком CO₂ из атмосферы и скорость потока определяется главным образом поступающей солнечной радиацией, уровнем почвенно-грунтовых вод (УПГВ) и температурой торфа. В исследованиях, проведенных С. Э. Вомперским [Вомперский, 2009], утверждается, что без наблюдений за УПГВ на естественных и различно осушенных болотах нельзя надежно утверждать, способствуют ли в конкретном регионе изменения современного климата процессам разболачивания или усиления болотообразования. При снижении УПГВ эмиссия CO₂ зависит не только от влажности сфагноума и торфа, но также и от размера толщи почвы, освободившейся от воды, т. е. от массы почвы и остатков сфагноума, которые находятся в аэробных условиях. Проведенные А. Г. Молчановым исследования газообмена CO₂ с поверхности сфагноума в зависимости от УПГВ [Молчанов, Татарин, 2013; Молчанов, 2014; Молчанов 2015] показали, что при УПГВ ниже 30 см в заболоченном пушицево-сфагновом сосняке может наблюдаться сильное снижение интенсивности фотосинтеза сфагноума, в результате чего верховые болота становятся источником CO₂ для атмосферы.

Для параметризации скорости газообмена CO₂ с поверхности сфагнового болота в научных исследованиях обычно используется комплексный подход, учитывающий влияние солнечной радиации на скорость фотосинтеза сфагноума, травяной и кустарничковой растительности, а также влияние температуры и влагосодержания верхнего почвенного горизонта на скорость фотосинтеза и дыхания мохового и травянистого яруса и почвы [McNeil, Waddington, 2003]. Для параметризации зависимости скорости фотосинтеза от приходящей солнечной радиации применяются различные виды гиперболических или экспоненциальных зависимостей [Monsi,

Saeki, 1953; Sellers et al., 1992; McNeil, Waddington, 2003]. Для описания зависимости скорости дыхания растительности и почвы от температуры преимущественно используется функция Аррениуса или модельный подход, предусматривающий экспоненциальное увеличение скорости дыхания при росте температуры [Lloyd, Taylor, 1994; Kirschbaum, 1995]. Процесс-ориентированные модели, позволяющие адекватно описать динамику фотосинтеза и дыхания сфагнома, а также изменение скорости дыхания почвы при изменении УПГВ и почвенного влагосодержания, пока отсутствуют. Существующие модели традиционно используют лишь простые линейные зависимости, связывающие скорость газообмена с влажностью верхнего слоя почвы или УПГВ [McNeil, Waddington, 2003; Молчанов, 2015]. Трудности создания достоверных параметризаций, описывающих зависимость скорости газообмена CO_2 от влажности почвы или УПГВ, связаны с существенным дефицитом экспериментальных данных по газообмену в разных типах болотных экосистем и со значительной изменчивостью и разнообразием откликов болотных растительных сообществ на изменение условий внешней среды.

Чтобы параметризовать зависимость скорости газообмена CO_2 верхового болота от условий внешней среды, в рамках данного исследования был проведен комплекс полевых экспериментов по изучению эмиссии CO_2 с поверхности неосушенного верхового болота с естественно растущим сфагнумом при разных значениях влажности верхнего слоя почвы, солнечной радиации, температуры почвы и воздуха.

Объекты и методы

Измерения потоков CO_2 с поверхности напочвенного покрова проводили в ходе интенсивных полевых кампаний на двух смежных участках неосушенного верхового болота в Талдомском районе Московской области: в сосняке кустарничково-сфагновом — так называемом «облесенном кольце», имеющем сомкнутый полог с пропусканием 12 % солнечной радиации, — и в кустарничково-сфагновом болоте с редкой сосной во второй половине вегетационного периода 2014 г. при низком (ниже 30 см) УПГВ. Потоки CO_2 с поверхности сфагнома измерялась одновременно на обоих выбранных участках с помощью инфракрасных газоанализаторов «LI-820» и «LI-840» (Li-Cor, США) по открытой схеме методом Edwards и Sollins [Edwards, Sollins, 1973]. На поверхности почвы были установлены прозрачные камеры диаметром 20 см и высотой 10 см, через которые поддерживался постоянный проток атмосферного воздуха со скоростью 60–100 л ч⁻¹. Скорость потока CO_2 определялась по разности концентраций CO_2 в камере и в наружном воздухе:

$$F_{\text{CO}_2} = \frac{10^6 \cdot 273 \cdot Q \cdot (C_{\text{камера}} - C_{\text{нар. воздух}})}{22.4 \cdot 100 \cdot (273 + T) \cdot S \cdot 60}, \quad (1)$$

где Q — скорость потока воздуха через экспозиционную камеру в литрах в минуту, T — температура воздуха в °C, S — площадь поверхности почвы под камерой в см². Поток CO_2 с поверхности почвы выражен в мкмоль CO_2 м⁻² с⁻¹.

Показания газоанализатора регистрировались логгером (EMS, Чехия) каждые 10 секунд одновременно с приходящей к поверхности солнечной радиацией (Вт м⁻²), температурой воздуха и почвы (°C). Определение влажности почвы (%) проводили термовесовым методом. Подключение разных измерительных камер к газоанализатору проводилось с помощью оригинального автоматического устройства, управляемого логгером. Время опроса камер составляло 20 мин.

Результаты и обсуждение

Результаты сравнения потоков CO_2 с поверхности сфагнома на двух участках болота в разные периоды вегетации (таблица 1) показали их высокую чувствительность к влажности верхнего почвенного горизонта и температуры воздуха, а также относительно слабую зависи-

мость от приходящей суммарной солнечной радиации (рис. 1, 2). На фоне высокой температуры воздуха и почвы, а также низкой влажности верхнего почвенного слоя, наблюдаемой во второй половине лета 2014 года, скорость дыхания сфагнома и почвы существенно превышала скорость фотосинтеза. Суммарный поток CO₂, измеренный 7 августа 2014 года на обоих исследуемых участках, был почти одинаков и составлял около 12 мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹.

Таблица 1. Среднедневная эмиссия CO₂ с поверхности почвы (мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹) в заболоченном сосняке и на болоте с редкой сосной в разные периоды времени при среднедневной температуре воздуха и почвы (0–5 см)

Дата	Среднедневная температура		Сфагнум	
	воздуха	почвы	на болоте	в заболоченном сосняке
22.07	21.3	13.3	4.6	–
07.08	28.2	18.3	12.1	12.2
03.09	15.1	15.0	5.0	8.9
03.10	5.5	6.2	2.0	7.6

Полученные данные о преобладающей эмиссии CO₂ с поверхности болота при низкой влажности почвы (влажность верхней части почвы была 91 % в сосняке и 269 % на болоте) хорошо согласуются с экспериментальными данными, полученными целым рядом авторов [Murray et al., 1989; Titus et al., 1983; Leppala et al., 2008]. Они отмечают, что сфагнум имеет оптимальные значения фотосинтеза при содержании воды в растении свыше 400–700 %. При содержании воды в растении ниже 200–300 % сфагнум становится источником CO₂ для атмосферы. В нашем случае в августе месяце влажность верхнего (0–5 см) слоя почвы опускалась ниже 270 % на болоте, а в заболоченном сосняке составляла всего 90 % (таблица 2).

Таблица 2. Влажность почвы (%) по горизонтам на болоте и в заболоченном сосняке

Дата	Болото			Сосняк		
	0–5 см	10–15 см	20–25 см	0–5 см	10–15 см	20–25 см
22.07	280	–	–	–	–	–
07.08	270	690	1245	90	446	1190
03.09	420	700	1120	100	410	1020
03.10	370	720	1047	288	354	612

При наблюдаемой недостаточной влагообеспеченности верхнего почвенного горизонта зависимость скорости газообмена CO₂ сфагнома от солнечной радиации проявлялась довольно слабо. По-видимому, это связано с отсутствием активной фотосинтетической жизнедеятельности сфагнома при его низкой обводненности. Влияние температуры воздуха на скорость газообмена также оказалось несколько сниженным по сравнению с условиями достаточной обводненности. Можно предположить, что в таких условиях жизнедеятельность гетеротрофных микроорганизмов наблюдается только в нижних слоях почвы, на которые мало влияет температура воздуха.

В начале осени влажность верхнего слоя почвы на болоте с редкой сосной в результате небольших дождей несколько увеличилась (таблица 2). При этом под пологом заболоченного сосняка влажность почвы оставалась практически прежней, так как осадки были небольшими и они в основном задерживались кронами деревьев. В результате под пологом сосняка эмиссия CO₂ с поверхности сфагнома слабо зависела от изменений температуры воздуха и солнечной радиации и оставалась на уровне 7–8 мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹.

Некоторое увеличение влажности верхнего почвенного слоя на болоте с редкой сосной привело к росту скорости фотосинтеза сфагнома и, как следствие, к снижению интегральных значений эмиссии CO₂ с поверхности болота. Результаты измерений показали, что при увеличении солнечной радиации от 300 до 450 Вт м⁻² интенсивность эмиссии CO₂ с поверхности

сфагнома уменьшилась с 9 до 4 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Увеличение влажности почвы привело также и к усилению зависимости эмиссии CO_2 от температуры воздуха. Таким образом, можно говорить о ключевой роли влажности верхнего почвенного горизонта в различиях интегральной скорости эмиссии CO_2 на двух участках: под пологом сосняка при температурах от 0 до 15 °C интенсивность эмиссии CO_2 была в два раза выше, чем на болоте с редкой сосной.

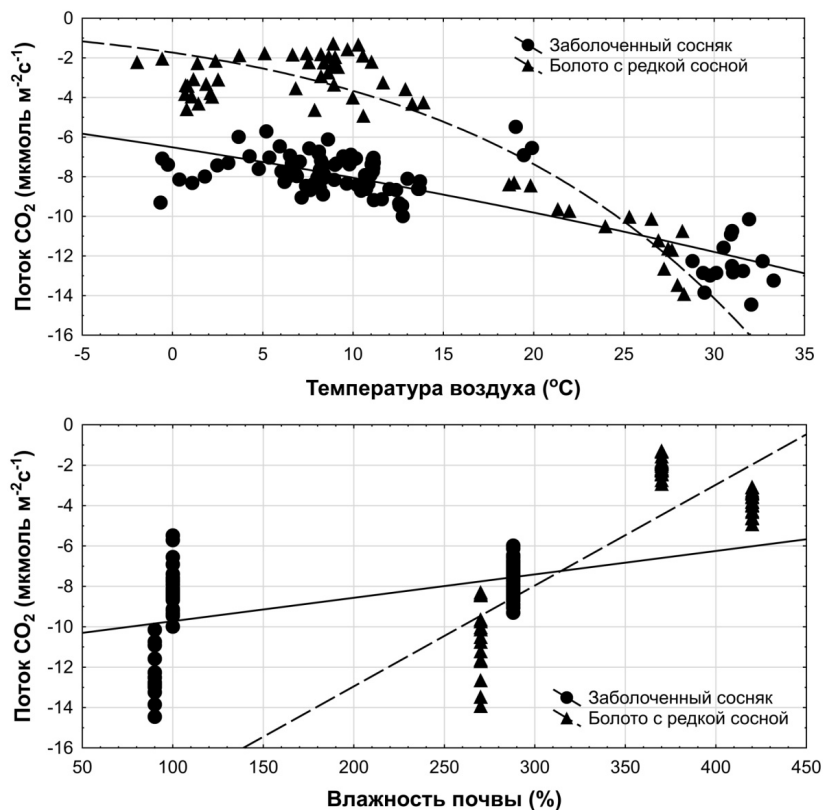


Рис. 1. Зависимость потоков CO_2 с поверхности сфагнома в заболоченном сосняке и на болоте с редкой сосной от температуры воздуха и влажности почвы. Сплошные линии показывают аппроксимации данной зависимости с помощью предложенной модели. Отрицательные значения потока CO_2 соответствуют эмиссии CO_2 с поверхности болота

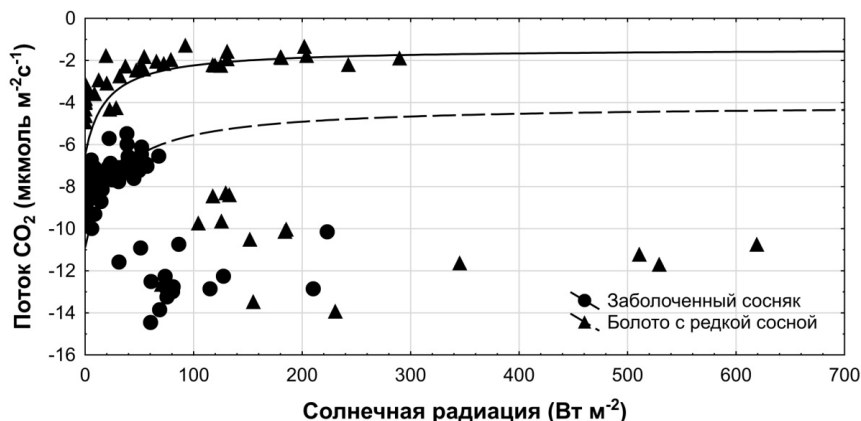


Рис. 2. Зависимость потока CO_2 от приходящей солнечной радиации в заболоченном сосняке и на болоте с редкой сосной. Аппроксимации построены по данным измерений, выполненных в конце августа и начале сентября при влажности почвы >100 % для заболоченного сосняка и >300 % для болота с редкой сосной

Проведенный корреляционный анализ всего массива экспериментальных данных показал для обоих участков значимую корреляцию между потоком CO₂ с поверхности сфагнома и влажностью почвы, а также с температурой воздуха и почвы. Коэффициенты корреляции составляли -0.71, 0.51, 0.48 соответственно. Для солнечной радиации значение коэффициента корреляции составило -0.15. Дисперсионный анализ также выявил значимую зависимость эмиссии CO₂ с поверхности сфагнома от всех принятых во внимание переменных: влажности почвы, температуры почвы и воздуха, а также солнечной радиации. Наиболее важной характеристикой оказалась влажность почвы: критерий Фишера *F* для нее составил 1160.0, а для остальных показателей — 121.0, 82.0, 63.0 соответственно при критическом *F*, равном 3.87. Таким образом, скорость эмиссии CO₂ с поверхности сфагнового болота оказалась наиболее чувствительной к влажности почвы и в меньшей степени — к температуре почвы и воздуха, а также к солнечной радиации. Результаты предшествующих исследований, проведенных в сосняке пушицево-сфагновом в Ярославской обл., также показали, что при низком уровне болотных вод солнечная радиация практически не влияет на газообмен с поверхности сфагнома [Молчанов, Татарин, 2013; Молчанов, 2014].

На основе полученных экспериментальных данных была построена простая модель, описывающая зависимость эмиссии CO₂ с поверхности сфагнома от солнечной радиации, температуры и влажности почвы. В качестве базовой параметризации в модели для описания зависимости скорости фотосинтеза сфагнома от приходящей солнечной радиации использовали подход, предложенный Монси и Саеки [Monsi, Saeki, 1953]. Чтобы описать зависимость дыхания сфагнома и почвы от температуры, применили функцию Аррениуса, а чтобы описать зависимость скорости фотосинтеза и дыхания сфагнома и почвы от влагосодержания верхнего почвенного слоя, использовали простую линейную функцию:

$$NEE_{\text{сфагнум}} = \left(\frac{a \cdot \text{PAR}}{1 + b \cdot \text{PAR}} - RE_{\text{сфагнум-почва}, T_{\text{ref}}=25^\circ\text{C}} \right) \cdot \exp \left[\frac{E_a \cdot (T - T_{\text{ref}})}{T_{\text{ref}} \cdot R \cdot T} \right] \cdot (1 - c \cdot W_{\text{торф}}), \quad (2)$$

где $F_{\text{сфагнум}}$ — поток CO₂, $RE_{\text{сфагнум-почва}, T_{\text{ref}}}$ — скорость дыхания сфагнома и почвы при температуре $T_{\text{ref}} = 25^\circ\text{C}$, T — температура воздуха в К ($T(\text{К}) = T(^\circ\text{C}) + 273$), E_a — энергия активации, зависящая от свойств почвы, в Дж моль⁻¹, R — универсальная газовая постоянная ($R = 8.134 \text{ Дж К}^{-1} \text{ моль}^{-1}$), a, b, c — эмпирические коэффициенты, $W_{\text{торф}}$ — влажность верхнего слоя торфа в %, PAR — интегральная солнечная радиация в Вт м⁻².

Полученные на основе анализа экспериментальных данных коэффициенты уравнения (2) представлены в таблице 3. Аппроксимирующие функции показаны на рис. 1 и 2.

Таблица 3. Коэффициенты уравнения (2) для исследуемых участков. Значения коэффициентов детерминации получены при достигаемом уровне значимости $p < 0.05$

Тип участка	Коэффициенты уравнения				
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>E_a</i>	<i>c</i>	R ²
Заболоченный сосняк	0.250	0.0368	15195.1	0.00107	0.71
Болото с редкой сосной	0.270	0.0534	33688.5	0.00107	0.74
Оба участка (сосняк + болото)	0.26	0.0430	30161.2	0.00171	0.55

Заключение

На основе данных измерений потоков CO₂ на двух экспериментальных участках верхового болота в летний период показано, что при глубоком залегании болотных вод (более 30 см) определяющим фактором, влияющим на скорость газообмена CO₂ между поверхностью сфагнома и атмосферой, является степень обводненности верхнего почвенного горизонта. При сильном

снижении влагосодержания верхнего почвенного слоя и сфагнома скорость фотосинтеза сфагнома и, как следствие, его чувствительность к изменению температуры воздуха и почвы, а также к приходящей солнечной радиации заметно уменьшается. В таких условиях скорость дыхания сфагнома и почвы превосходит скорость фотосинтеза сфагнома и поверхность болота служит источником CO_2 для атмосферы. Влияние степени облесенности болотных участков в таких условиях, несмотря на определяющее влияние древесной растительности на режим приходящей к земной поверхности солнечной радиации, было довольно слабым. Изменение степени облесенности участков болота не приводило к существенным изменениям скорости фотосинтеза и проявлялось лишь в усилении эмиссии CO_2 с поверхности почвы на более облесенном участке, что может быть обусловлено увеличением вклада в суммарное почвенное дыхание автотрофного дыхания корней сосны.

Построенная на основе полученных экспериментальных данных модель позволила объяснить 71 % изменчивости газообмена CO_2 в заболоченном сосняке и 74 % — в кустарничково-сфагновом болоте с редкой сосной. Таким образом, построенная модель может служить эффективным инструментом для описания и прогноза динамики потоков CO_2 в болотных экосистемах при изменении условий внешней среды.

Список литературы

- Вомперский С. Э. Влияние современного климата на болотообразование и гидролесомелиорацию // Структура и функции лесов Европейской России / Под ред. И. А. Уткиной — М.: ТНИ КМК. — 2009. — С. 31–51.
- Вомперский С. Э., Сирин А. А., Цыганова О. П. и др. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия // Изв. РАН. Сер. геогр. — 2005. — № 5. — С. 21–33.
- Вомперский С. Э., Сирин А. А., Сальников А. А. и др. Облесенность болот и заболоченных земель России // Лесоведение. — 2011. — № 5. — С. 3–11.
- Кудеяров В. Н., Курганова И. Н. Дыхание почв России: анализ базы данных, многолетний мониторинг, моделирование, общие оценки // Почвоведение. — 2005. — № 9. — С. 1112–1121.
- Кузнецов М. А. Динамика содержания органического углерода в заболоченных ельниках средней тайги: Автореф. к.б.н. — Сыктывкар. — 2010. — 20 с.
- Минаева Т. Ю., Сирин А. А. Биологическое разнообразие болот и изменение климата // Успехи современной биологии. — 2011. — Т. 131, № 4. — С. 393–406.
- Молчанов А. Г. Зависимость газообмена заболоченного пушицево-сфагнового сосняка от уровня почвенно-грунтовых вод // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее // Материалы четвертого международного полевого симпозиума (Новосибирск, 4–17 августа 2014). — Томск: Изд-во Том. ун-та, 2014. — С. 204–206.
- Молчанов А. Г. Газообмен сфагнома при различных уровнях поверхностных грунтовых вод // Экология. — 2015. — № 3. — С. 182–188.
- Молчанов А. Г., Татаринцев Ф. А. Простая модель оценки влияния уровня грунтовых вод на газообмен сфагнома // Математическое моделирование в экологии. — Пушкино: ИФХ и БПП РАН, 2013. — С. 174–176.
- Ольчев А. В., Волкова Е. М., Каратаева Т. и др. Нетто CO_2 -обмен и испарение сфагнового болота в зоне широколиственных лесов Европейской России // Известия Тульского государственного университета. Естественные науки. — 2012. — № 3. — С. 207–220.
- Arnth J., Kurbatova J., Kolle O. et al. Comparative ecosystem-atmosphere exchange of energy and mass in a European Russian and a central Siberian bog II. Interseasonal and interannual variability of CO_2 fluxes // Tellus B. — 2002. — Vol. 54. — P. 514–530.
- Edwards N. T., Sollins P. Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components // Ecology. — 1973. — Vol. 54, No. 2. — P. 406–412.

- IPCC Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the IPCC. Cambridge: Cambridge University Press. — 2013. — 1535 p.
- Kirschbaum M.U.F.* The temperature dependence of soil organic matter decomposition and the effect of global warming on soil organic C storage // *Soil Biology and Biochemistry*. — 1995. — Vol. 27. — P. 753–760.
- Kurbatova J., Li Ch., Tatarinov F. et al.* Modeling of the carbon dioxide fluxes in European Russia peat bog // *Environmental Research Letters*. — 2009. — Vol. 4 — P. 045022.
- Leppala M., Kukko-oja K., Laine J. et al.* Seasonal dynamics of CO₂ exchange during primary succession of boreal mires as controlled by phenology of plants // *Ecoscience*. — 2008. — Vol. 15, No. 4. — P. 360–471.
- Lloyd J., Taylor J. A.* On the temperature dependence of soil respiration // *Functional Ecology*. — 1994. — Vol. 8. — P. 315–323.
- McNeil P., Waddington J. M.* Moisture controls on Sphagnum growth and CO₂ exchange on a cutover bog surface // *Journal of Applied Ecology*. — 2003. — Vol. 40. — P. 354–367.
- Monsi M., Saeki T.* Ueber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion // *Japanese Journal of Botany*. — 1953. — Vol. 14. — P. 22–52.
- Murray K. J., Harley P. C., Beyers J. et al.* Water content effects on photosynthetic response of Sphagnum mosses from the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska // *Oecologia*. — 1989. — Vol. 79. — P. 244–250.
- Olchev A., Volkova E., Karataeva T. et al.* Growing season variability of net ecosystem CO₂ exchange and evapotranspiration of a sphagnum mire in the broad-leaved forest zone of European Russia // *Environmental Research Letters*. — 2013. — Vol. 8. — P. 035051.
- Schipperges B., Rydin H.* Response of photosynthesis of *Sphagnum* species from contrasting microhabitats to tissue water content and repeated desiccation // *New Phytologist*. — 1998. — Vol. 140. — P. 677–684.
- Sellers P. J., Berry J. A., Collatz G. J. et al.* Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme // *Remote Sensing of the Environment*. — 1992. — Vol. 42. — P. 187–216.
- Titus J. E., Wagner J., Stephens M. D.* Contrasting water relations of photosynthesis for two sphagnum mosses // *Ecology*. — 1983. — Vol. 64, No. 5. — P. 1109–1115.