

## БИОЛОГИЯ ПОЧВ

УДК 631.421.1

### МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ПОЛЕВОМУ ОПРЕДЕЛЕНИЮ ВКЛАДА КОРНЕВОГО И МИКРОБНОГО ДЫХАНИЯ В ЭМИССИЮ CO<sub>2</sub> ПОЧВАМИ КРИОЛИТОЗОНЫ\*

О.Ю. Гончарова, Г.В. Матышак, А.А. Бобрик, М.М. Удовенко, А.Р. Сефилян

В условиях прерывистой криолитозоны севера Западной Сибири в лесном и тундровом биогеоценозах апробировано два полевых метода отдельного определения корневого и микробного дыхания почв: затенение растений и исключение корней (сравнение участков с растительностью и без нее). Доля корневого дыхания в общем дыхании почвы в лесном биогеоценозе составила 7–50, в тундровом — 10–50%. Метод затенения растений является физиологически обоснованным, наименее трудоемким и в наименьшей степени нарушающим функционирование почвы (не меняются влажность и температура). Предложенная модификация метода — исключение корней на естественных объектах — показала удовлетворительный результат, но не является универсальной в силу специфики объекта.

*Ключевые слова:* автотрофное и гетеротрофное дыхание, Западная Сибирь, корневое дыхание, криолитозона, микробиологическая активность, торфяники, эмиссия CO<sub>2</sub>.

#### Введение

Дыхание почв представляет собой сумму гетеротрофного (микроорганизмы, почвенная фауна) и автотрофного (корневого) дыхания. Учет вклада отдельных компонентов почвенного дыхания необходим для понимания и оценки влияния изменений окружающей среды на цикл углерода и его секвестрацию, а также моделирования круговорота углерода в наземных экосистемах, прогнозирования глобальных климатических изменений. По представленным в мировой литературе данным, вклад корней в общую эмиссию CO<sub>2</sub> с поверхности почв варьирует в широких пределах — от 10 до 90% в зависимости от состава растительных сообществ, сезона года и методических подходов [20]. В последнее десятилетие появились обзорные работы современных методов определения корневого и микробного дыхания [6, 8, 20, 24, 26]. Описано две группы методов: изотопные [15] и неизотопные. В полевых условиях чаще применяют неизотопные методы, так как они менее затратные и не связаны с использованием радиоактивных веществ [6, 24]. Детально разрабатывается и подробно освещен в российской литературе модифицированный полевой метод субстрат-индуцированного дыхания [5], предложенный Н.С. Паниковым с соавт. [10] для лабораторных исследований. Описан и применяется метод интеграции компонентов (*component integration*) [11]. За рубежом в основном применяются следующие методы: исключе-

ние корней (*root exclusion technique*) — разделение потока почвенного CO<sub>2</sub> на дыхание неризосферных микроорганизмов и корневого дыхания совместно с ризосферным [20]; затенение, срезание (*shading and clipping*), основанные на остановке листового фотосинтеза с последующим подавлением корневого дыхания [16]; метод регрессии (*regression technique*) [23], основанный на предположении, что существует линейная зависимость между корневой биомассой и количеством CO<sub>2</sub>, выделенным корнями и ризосферными микроорганизмами [13, 18, 22]; «окольцовывание» (*tree girdling*) [19, 21] — метод специфический для лесных экосистем. Нужно отметить, что редко встречается сравнение разных техник отдельного определения дыхания, хотя действительно отмечается такая необходимость [20].

Несмотря на широкий спектр описанных в мировой литературе методик, реальных данных по вкладу корневого дыхания в общий поток CO<sub>2</sub> из почв высоких широт крайне мало [7, 12, 14], да и они основаны на единичных измерениях, иногда косвенных и расчетных методах.

Представленная работа имеет две основные задачи: апробацию и модификацию ряда полевых методов отдельного определения корневого и микробного (автотрофное и гетеротрофное) дыхания для почв, функционирующих в условиях криолитозоны, и первичная оценка вклада корневого и микробного дыхания в общий поток CO<sub>2</sub> из исследованных почв.

\* Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-008080.

### Объекты и методы исследования

Исследования проводили в августе 2014, 2015 и 2016 гг. в рамках комплексной экспедиции факультета почвоведения МГУ и ИКЗ СО РАН на Надымском стационаре (север Западной Сибири, Надымский р-н, Тюменская обл.), находящемся в междуречье рек Хейгияха и Левая Хетта.

Важные черты обследуемой территории — ее расположение на северной границе северотаежной зоны, высокая обводненность и наличие многолетнемерзлых пород (ММП), распространенных локально под массивами торфяников (зона прерывистой мерзлоты). В качестве ключевых были выбраны типичные для криолитозоны Западной Сибири экосистемы: бугристые торфяники (с различными вариантами торфяных почв и криоземов) с залеганием ММП в пределах 1—2 м, а также лесные участки с зональными почвами (подзолы и подбуры), где в настоящее время ММП отсутствуют.

Плоскобугристый торфяник (N 65°18'54.4", E 72°52'10.0") имеет плоскую и слабонаклонную крупнокочковатую поверхность. В напочвенном растительном покрове доминируют *Cladonia rangiferina*, *C. stellaris*, *C. sylvatica*, *Sphagnum* sp.; в кустарничковом ярусе — *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum* sp., *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*; для травяного яруса характерны представители сем. Суреевые. Торфяники приподняты над общим уровнем верховых болот на 0,5—1,5 м. Почвообразующие породы — песчаные и реже суглинистые, озерно-аллювиального происхождения; ММП находятся на глубине 60 см (в среднем) и представлены высокольдистыми отложениями песчано-супесчаного состава. В почвенном покрове наиболее распространены торфяно-криоземы потечно-гумусовые супесчано-легкосуглинистые. Основные свойства почв и параметры их функционирования подробно описаны в предыдущих исследованиях [2—4].

Лесной участок (N 65°18'52.8", E 72°52'54.2") представлен кочковато-западинным сосняком-зеленомошником со слабовыраженным полигональным рельефом. Растительность состоит из *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Betula* sp. в верхнем, представителей сем. Ericaceae — в среднем, *Polytrichum strictum*, *Cladonia rangiferina*, *Sphagnum* sp. — в нижнем ярусах. Почвообразующие породы песчаные озерно-аллювиального происхождения, ММП отсутствуют. Почва классифицирована как торфяно-подзол глеевый иллювиально-железистый супесчаный.

Ландшафты и почвы криолитозоны характеризуются рядом специфических черт и условий формирования, которые невозможно воспроизвести в лабораторных условиях. В связи с этим, при выборе методик предпочтение было отдано группе

полевых методов с наименьшим воздействием как на растения, так и на почвы.

**Затенение растений.** Суть метода заключается в затенении надземной части растений в травянистых сообществах. Предполагается, что при таком воздействии происходит остановка листового фотосинтеза и таким образом исключается транспорт свежих ассимилянтов к корням и подавляется корневое дыхание. Преимущество такого подхода состоит в том, что в течение нескольких дней после воздействия влажность почвы и круговорот питательных веществ на экспериментальных участках остаются такими же, как на контроле.

За основу эксперимента взята схема, предложенная J.M. Craine с соавт. [16], но в процессе работы внесены некоторые изменения. Она была одинакова для двух участков. Были заложены шесть площадок 1 × 1 м, над тремя из которых (экспериментальными) на высоте около 20 см установили светонепроницаемый навес (воздухо- и влагопроницаемый) из двойного слоя черной полипропиленовой ткани (геотекстиль, плотность 200—400 г/м<sup>2</sup>), закрывающий их от света сверху и со всех сторон; три площадки — контрольные. В связи с тем, что основу растительного покрова составляли растения с хорошо развитыми подземными побегами, площадки с затенением по периметру окопали на глубину около 30 см. В лесу все площадки по возможности заложили на выровненном однородном по растительности участке; на торфянике их размещение осуществляли также исходя из однородности растительности, микрорельефа (выровненная поверхность) и мощности сезонно-талого слоя (СТС). Перед установкой затенения измеряли эмиссию CO<sub>2</sub>, повторно это сделали через 72 ч. Эмиссию CO<sub>2</sub> измеряли камерным методом в трехкратной повторности на каждой площадке; в пробах — с помощью портативного газоанализатора с инфракрасным датчиком RMT DX6210. Одновременно в той же повторности измеряли объемную влажность верхнего горизонта почвы с помощью влагомера Spectrum TDR 100. Во время эксперимента следили за температурой почвы на глубине 10 см с помощью датчиков Termochron iButton, запрограммированных на 1 ч. Также проводили мониторинг освещенности под навесом и на открытом участке с помощью цифрового люксметра Mastech MS6610.

Долю корневого дыхания (в процентах) рассчитывали по разнице между первым и последним днем опыта. При этом вводили поправку, учитывающую изменение эмиссии в зависимости от погодных условий. Данную поправку рассчитывали по данным для контрольных площадок.

**Метод исключения корней.** Существует несколько модификаций данной методики, но все они основаны на сравнении дыхательной активности почв с растениями (и с корневыми систе-

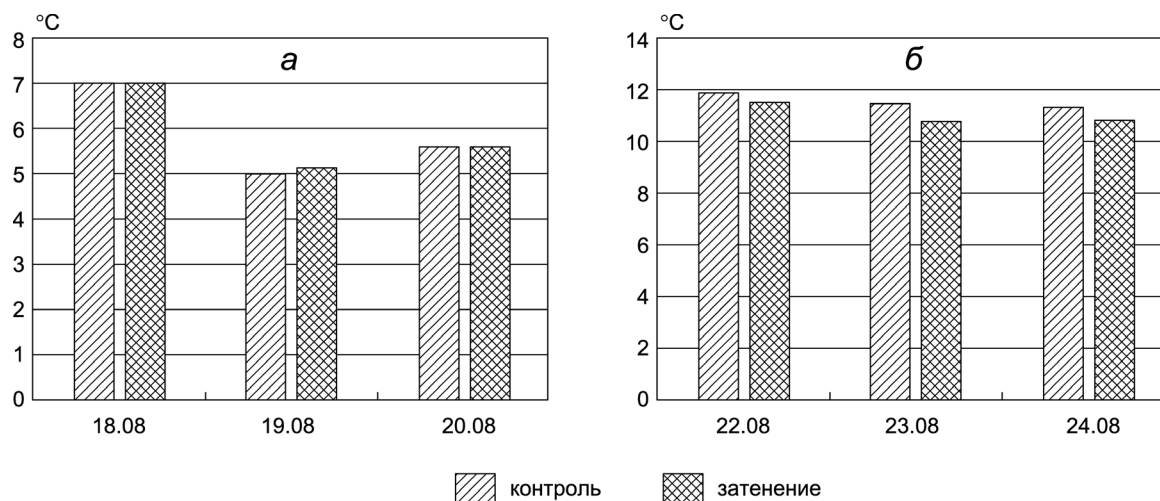


Рис. 1. Среднесуточная температура почвы на глубине 10 см на экспериментальных и контрольных площадках: а — торфяник, б — лесной участок (2016 г.)

мами) и аналогичных почв без них. В районе исследования данный метод опробовали на специфическом объекте — почвах торфяных пятен, развивающихся на участках бугристых торфяников, полностью лишенных растительного покрова [9]. Площадь пятен — 0,5—2 м<sup>2</sup>, они занимают около 10% площади торфяников, окружены типичной для бугристых торфяников растительностью. Эмиссию CO<sub>2</sub> измеряли на них и участках в непосредственной близости в пяти- (2014 г.) и десятикратной (2015, 2016 гг.) повторностях. Одновременно фиксировали объемную влажность и температуру верхнего горизонта на всех точках опробования.

### Результаты и их обсуждение

**Затенение растений.** Одна из задач исследования — апробация и модификация представленных в литературе методик. В связи с этим, в ходе экспериментов с целью оценки воздухо- и водопроницаемости применяемой ткани под тентом и на контрольных площадках фиксировали температуру верхнего слоя почвы и его влажность. Измерения показали, что температура почвы под тен-

том и без него изменяется синхронно с погодными условиями, ткань на нее влияния не оказывает (рис. 1). Причем в 2014 г. эксперимент проходил по схеме [16] с открытой стороной северной экспозиции (проветривание), а в 2015—2016 гг. — на полностью закрытых тканью площадках (большее затенение). Не зафиксировано и существенного изменения влажности на площадках, несмотря на периодически идущие дожди (рис. 2). Несмотря на большую неоднородность условий, контрольные и экспериментальные площадки по температуре и влажности почвы значительно не различались.

Освещенность контрольных участков в ходе эксперимента изменялась от 0 лк (темное время суток) до 30 (пасмурные часы) и 80 тыс. лк (солнечные) (рис. 3). Освещенность торфяников в среднем выше, чем в лесу в 4 раза. Применяемая в ходе эксперимента ткань в зависимости от плотности снижает освещенность в дневные часы в 200—4000 раз. Освещенность на затененных площадках не поднималась выше 50—60 лк.

При затенении фотосинтезирующей части кустарничковой и травянистой растительности эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности почвы снижается (таблица).

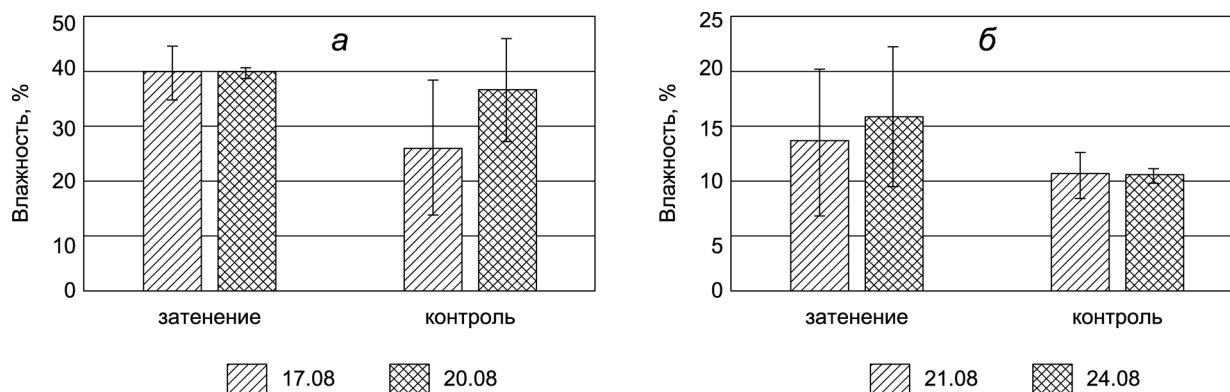


Рис. 2. Объемная влажность верхних горизонтов почв в начале и конце эксперимента: а — торфяник, б — лесной участок (I — стандартное отклонение) (2016 г.)

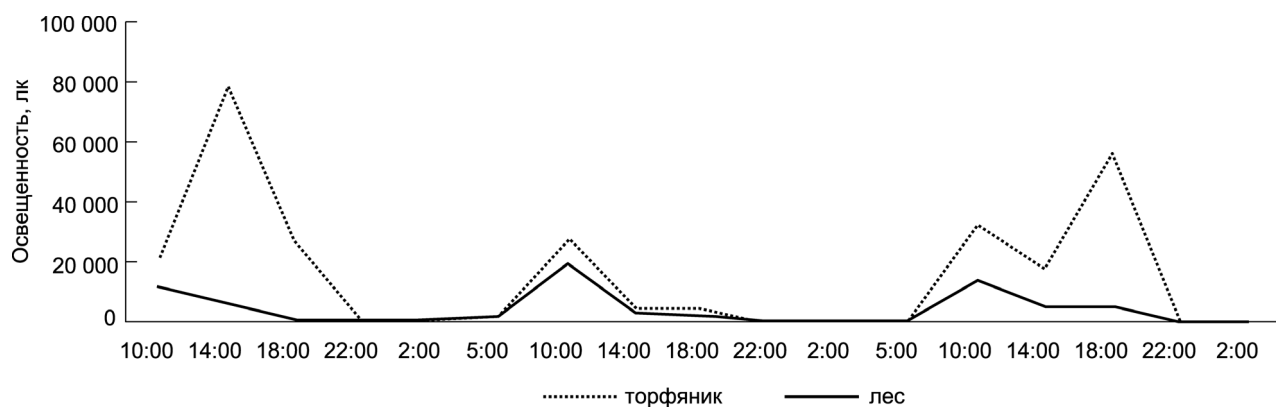


Рис. 3. Освещенность в течение суток на контрольных участках на торфянике и в лесу (18–20 августа 2016 г.)

Для торфяника это снижение, с учетом изменения погодных условий (расчет с помощью контрольных площадок), составил 11–26, для леса — 7–50%.

**Эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности почвы при затенении,  
мг CO<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> · ч**

Год	Контроль	Контроль, 3-и сут.	Затенение	Затенение, 3-и сут.
Торфяник				
2014	72	27	70	8
2015	73 ± 0	54 ± 34	108 ± 54	68 ± 45
2016	224 ± 93	119 ± 32	324 ± 86	121 ± 58
Лесной участок				
2014	578	245	459	170
2015	608 ± 63	465 ± 117	489 ± 166	315 ± 119
2016	633 ± 89	630 ± 107	989 ± 232	472 ± 120

Примечание. Для 2015 и 2016 гг. приведено стандартное отклонение.

Основное преимущество данного метода, как уже было сказано выше, заключается в том, что и растительный покров, и почва не претерпевают существенных нарушений. Не происходит, как было показано нами, изменений режимов функционирования почв. Данный метод давно и успешно применяется физиологами растений для определения составляющих темного (корневого) дыхания растений [1, 25]. Основная трудность при использовании методики — неполное подавление корневого дыхания при затенении. Подавляется дыхание роста при сохранении дыхания поддержания, а соотношение этих двух составляющих специфично для разных видов и меняется в онтогенезе. В литературе представлено крайне мало сведений по величинам дыхания роста и поддержания для дикорастущих видов, и выражаются они в скорости дыхания на массу растения, т.е. эти цифры практически невозможно применить для наших расчетов. Тем не менее полученные данные можно рассмат-

ривать как минимальные величины корневого дыхания напочвенного травянистого покрова. Еще одним недостатком метода является недоучет величины доли корневого дыхания древесных растений в лесных биогеоценозах. Частично дыхание корней древесных растений прекращается за счет их перерезания в верхних 30–40 см толщи почвы при организации площадок.

Полученные в ходе эксперимента по затенению растений данные характеризуются большой вариабельностью, что согласуется с выраженной неоднородностью условий среды района исследования, которая проявляется в том числе и в разной доле участия в растительном покрове сосудистых растений.

*Исключение корней (сравнение участков с растительностью и без нее).* Основной вопрос, который возник в ходе исследований по данной методике — одинаковы ли условия функционирования почв на участках с растительностью и без нее («торфяные пятна»). В 2014 г. температура почвы на глубине 10 см в пятнах на момент исследований была статистически значимо выше (в среднем на 3°), чем под растительностью; в 2015 и в 2016 гг. различий не наблюдалось. Объемная влажность в почвах пятен значимо выше во все годы приблизительно в 1,5 раза. Глубина протаивания в пятнах больше на 3–15 см. Наиболее существенное влияние на результаты исследований, по нашему мнению, может оказать различие в температуре. Но, зная величину температурной чувствительности для торфяных почв, которая колеблется около 2 [17], на разницу температур можно сделать поправку при вычислении доли микробного дыхания.

Заметная разница в объемной влажности связана, прежде всего, с различиями в плотности сложения верхних торфяных горизонтов. Для почв пятен она составляет около 0,3, под растительностью — 0,2 г/см<sup>3</sup>. Таким образом, при пересчете на весовую влажность разница нивелируется.

По полученным за три года данным (рис. 4), разница в величине эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности торфяных пятен и участков с растительностью со-

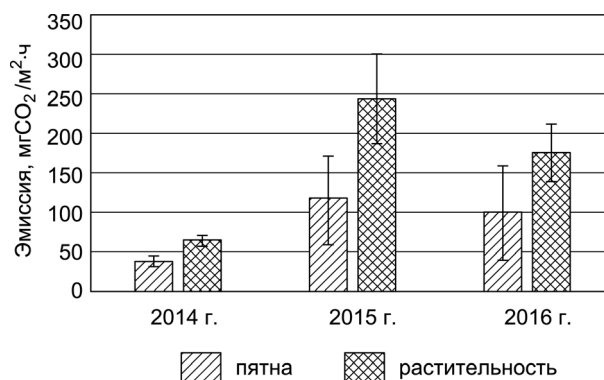


Рис. 4. Эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности почвы пятен и участков с растительностью на крупнобугристом торфянике (август 2014, 2015, 2016 гг.) (I — стандартное отклонение)

ставляет в среднем 46% (диапазон 41—52%). Большое различие в абсолютных значениях величины эмиссии за разные годы обусловлено разницей в погодных условиях. Если сделать поправку на разницу температур на пятнах и под растительностью, которая была выявлена в 2014 г., средняя величина приближается к 50%.

Таким образом, если оценивать долю корневого дыхания в общей эмиссии CO<sub>2</sub>, то применительно к данному объекту можно говорить лишь о том, что ее величина составляет не более 50%. Это связано с тем, что данные объекты различаются не только по наличию корней и, соответственно, автотрофного дыхания, но и, предположительно, по величине базального дыхания. В почвах под растительностью, вероятно, гетеротрофное дыхание будет выше, чем в почвах пятен, что связано с наличием охса и ризомикробного дыхания,

т.е. того компонента гетеротрофного дыхания, который связан с деятельностью прикорневой микрофлоры.

### Выводы

- Проведенные полевые эксперименты по раздельному определению корневого и микробного дыхания почв (методы затенения и исключения корней) показали, что доля корневого дыхания в изученных северных почвах не превышает 50%, причем в лесном биогеоценозе она составляет 7—50, в тундровом — 10—50%.

- Метод затенения растений является физиологически обоснованным, наименее трудоемким и в наименьшей степени нарушающим функционирование почвы. Однако получение более точных результатов при его применении требует данных о величине дыхания поддержания для доминирующих на участках видов растений.

- Предложенная модификация метода исключения корней на естественных объектах показала удовлетворительный результат, но она не является универсальной в силу специфики объекта.

- В связи с высокой комплексностью растительного и почвенного покровов, неоднородностью микрорельефа и с уровнем многолетнемерзлых пород, для получения статистически значимых результатов необходимо большое число повторностей опыта.

*Коллектив авторов благодарит ИКЗ СО РАН за предоставленную возможность работать на стационаре «Надым».*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Голук К.Н. Темновое дыхание растений. Киев, 1990.
2. Гончарова О.Ю., Бобрик А.А., Матышак Г.В., Макаров М.И. Роль почвенного покрова в сохранении структурной и функциональной целостности северотаежных экосистем Западной Сибири // Сибир. экол. журн. 2016. № 1.
3. Гончарова О.Ю., Матышак Г.В., Бобрик А.А. и др. Температурные режимы северотаежных почв Западной Сибири в условиях островного распространения многолетнемерзлых пород // Почвоведение. 2015. № 12.
4. Гончарова О.Ю., Матышак Г.В., Бобрик А.А., Москаленко Н.Г. Продуцирование диоксида углерода почвами северной тайги Западной Сибири (Надымский стационар) // Криосфера Земли. 2014. Т. 18, № 2.
5. Евдокимов И.В., Ларионова А.А., Шмитт М. и др. Определение вклада дыхания корней растений в эмиссию CO<sub>2</sub> из почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2010. № 3.
6. Евдокимов И.В., Ларионова А.А., Шмитт М. и др. Экспериментальная оценка вклада дыхания корней растений в эмиссию углекислого газа из почвы // Почвоведение. 2010. № 12.
7. Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Углеродный обмен в криогенных системах. М., 2008.
8. Кузяков Я.В., Ларионова А.А. Вклад ризомикробного и корневого дыхания в эмиссию CO<sub>2</sub> из почвы // Почвоведение. 2006. № 7.
9. Огнева О.А., Матышак Г.В., Гончарова О.Ю. и др. Почвы торфяных пятен бугристых торфяников севера Западной Сибири // Криосфера Земли. 2016. Т. 20, № 2.
10. Паников Н.С., Палеева М.В., Дедыш С.Н., Дорофеев А.Г. Кинетические методы определения биомассы и активности различных групп почвенных микроорганизмов // Почвоведение. 1991. № 8.
11. Трефилова О.В. Интенсивность гетеротрофного дыхания в сосняках средней тайги: сравнительный анализ методов оценки // Хвойные бореальной зоны. 2007. № 4—5.
12. Федоров-Давыдов Д.Г. Дыхательная активность тундровых биогеоценозов и почв Колымской низменности // Почвоведение. 1998. № 3.
13. Bao F., Zhou G.S., Wang F.Y., Sui X.H. Partitioning soil respiration in a temperate desert steppe in Inner Mongolia using exponential regression method // Soil Biol. Biochem. 2010. Vol. 42, Iss. 12.

14. Billings W.D., Peterson K.M., Shaver G.R., Trent A.W. Root growth, respiration and carbon dioxide evolution in an arctic soil // Arctic Alpine Res. 1977. Vol. 9, N 2.
15. Cheng W., Dijkstra F. Theoretical proof and empirical confirmation of a continuous labeling method using naturally  $^{13}\text{C}$ -depleted carbon dioxide // J. Integr. Plant Biol. 2007. Vol. 49, Iss. 3.
16. Craine J.M., Wedin D.A., Chapin F.S. Predominance of ecophysiological controls on soil  $\text{CO}_2$  flux in a Minnesota grassland // Plant and Soil. 1999. Vol. 207, Iss. 1.
17. Fang C., Smith P., Moncrieff J.B., Smith J.U. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature // Nature. 2005. Vol. 433.
18. Ferréa C., Zenone T., Comolli R., Seufert G. Estimating heterotrophic and autotrophic soil respiration in a semi-natural forest of Lombardy, Italy // Pedobiologia. 2012. Vol. 55, Iss. 6.
19. Fisher F.M., Gosz J.R. Effects of trenching on soil processes and properties in a New Mexico mixed conifer forest // Biol. Fertil. Soils. 1986. Vol. 2, Iss. 1.
20. Hanson P.J., Edwards N.T., Garten C.T., Andrews J.A. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations // Biogeochemistry. 2000. Vol. 48, Iss. 1.
21. Högberg P., Bhupinderpal S., Löfvenius M.O., Nordgren A. Partitioning of soil respiration into its autotrophic and heterotrophic components by means of tree-girdling in old boreal spruce forest // Forest Ecol. Manag. 2009. Vol. 257, Iss. 8.
22. Koerber G.R., Hill P.W., Edwards-Jones G., Jones D.L. Estimating the component of soil respiration not dependent on living plant roots: Comparison of the indirect  $y$ -intercept regression approach and direct bare plot approach // Soil Biol. Biochem. 2010. Vol. 42, Iss. 10.
23. Kucera C.L., Kirkham D.R. Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri // Ecology. 1971. Vol. 52, Iss. 5.
24. Kuzyakov Y. Sources of  $\text{CO}_2$  efflux from soil and review of partitioning methods // Soil Biol. Biochem. 2006. Vol. 38, Iss. 3.
25. Plant Respiration. From Cell to Ecosystem, Series: Advances in Photosynthesis and Respiration. Vol. 18 / H. Lambers, M. Ribas-Carbo (eds.). Dordrecht, 2005.
26. Subke J.A., Inglis I., Cotrufo M.F. Trends and methodological impacts in soil  $\text{CO}_2$  efflux partitioning: a meta-analytical review // Global Change Biol. 2006. Vol. 12, Iss. 6.

Поступила в редакцию  
19.07.2017

#### METHODOLOGICAL APPROACHES TO THE FIELD INVESTIGATION OF ROOT AND MICROBIAL RESPIRATION CONTRIBUTION TO SOIL $\text{CO}_2$ EFFLUX IN PERMAFROST ZONE

O.Yu. Goncharova, G.V. Matyshak, A.A. Bobrik, M.M. Udovenko, A.R. Sefilian

Two field methods of separate determination of root and soil microbial respiration: shading and root exclusion technique (comparison of areas with vegetation and without) was tested in discontinuous permafrost zone in the forest and tundra biogeocenoses. Percentage of root respiration in total forest soil respiration was 7–50% and it was range from 10 to 50% in tundra soil. Shading plants is a physiologically founded method, the least laborious and least disturb the soil functioning (the soil moisture and temperature do not change). The proposed modification of the roots exclusion technique in natural sites showed satisfactory results, but this method is not universal due to the specifics of the object.

*Key words:* autotrophic and heterotrophic respiration,  $\text{CO}_2$  efflux, microbiological activity, peatlands, permafrost, root respiration, Western Siberia.

#### Сведения об авторах

**Гончарова Ольга Юрьевна**, канд. биол. наук, ст. науч. сотр. каф. общего почвоведения ф-та почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова. *E-mail:* goncholgaaj@gmail.com. **Матышак Георгий Валерьевич**, канд. биол. наук, вед. науч. сотр. каф. общего почвоведения ф-та почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова. *E-mail:* matyshak@gmail.com. **Бобрик Анна Александровна**, канд. биол. наук, инженер каф. общего почвоведения ф-та почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова. *E-mail:* ann-bobrik@yandex.ru. **Удовенко Мария Михайловна**, магистрант каф. общего почвоведения ф-та почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова. **Сефилян Анна Рубеновна**, студентка каф. общего почвоведения ф-та почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова.