ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2010, № 3, с. 349–355

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

УДК 631.433.3

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВКЛАДА ДЫХАНИЯ КОРНЕЙ РАСТЕНИЙ В ЭМИССИЮ CO_2 ИЗ ПОЧВЫ МЕТОДОМ СУБСТРАТ-ИНДУЦИРОВАННОГО ДЫХАНИЯ*

© 2010 г. И. В. Евдокимов[1], А. А. Ларионова[1], М. Шмитт[2], В. О. Лопес де Гереню[1], М. Бан[2]

[1]Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, 142290, г. Пущино Московской обл., ул. Институтская, 2

[2]Институт экологии, Университет г. Инсбрук, Штернвартештрассе 15, 6020, Инсбрук, Австрия

Поступила в редакцию 27.11.2008 г.

В полевом и лабораторном экспериментах проводили определения вклада корневого (**ДК**) и микробного (**ДМ**) дыхания в общую эмиссию CO_2 с поверхности серой лесной и дерново-подзолистой почв под лугом и лесом. Впервые для этих почв определяли вклад ДК и ДМ в полевых условиях, используя новую модификацию метода субстрат-индуцированного дыхания (**СИД**). Оценки вклада дыхания корней методом СИД в поле – 41–50% для луговых ценозов и 33% – для лесных – были сравнимыми с таковыми, полученными при раздельном инкубировании корней и почвы в лаборатории (42–57% и 29 – 32%, соответственно) и лабораторным вариантом метода СИД (35–40% и 21–31%, соответственно). Анализ различий между величинами вклада ДК и ДМ, полученными лабораторными и полевым методами на одних и тех же экспериментальных площадках, а также сравнение преимуществ и недостатков этих методов дали возможность выявить пути дальнейшей оптимизации полевого метода СИД.

ВВЕДЕНИЕ

Уменьшение эмиссии углекислого газа в атмосферу являются одной из важнейших задач международного сообщества, обозначенных в Киотском протоколе. Мероприятия по увеличению связывания диоксида углерода в наземных экосистемах являются важной составляющей комплекса мер по смягчению глобальных изменений климата, поскольку эмиссия CO_2 с поверхности почвы представляет собой второй по величине поток углерода в наземных экосистемах [19, 20, 23]. Теоретической основой для проведения таких мероприятий является математическое моделирование процессов углеродного цикла. В свою очередь, математическое моделирование цикла углерода на уровне почвы и наземной экосистемы невозможно без надежных данных о вкладе дыхания корней (ДК) и микроорганизмов (ДМ) в общую эмиссию CO_2 с поверхности почвы [13, 19]. Эти составляющие потока CO_2 из почвы обладают различной чувствительностью к температуре, влажности и составу почвенного органического вещества (**ПОВ**) [2, 9, 17, 22, 26]. Поэтому экспериментальные данные о корневом и микробном дыхании позволяют прогнозировать изменения интенсивности выделения CO_2 с поверхности почвы под влиянием биотических и абиотических факторов и, в конечном итоге, рассчитывать потоки углерода на глобальном и региональном уровнях [22, 26].

Для раздельного определения корневого и микробного дыхания используется ряд изотопных и неизотопных методов. Изотопные методы включают искусственное мечение растений и почвы в атмосфере с углекислым газом, обогащенным стабильным ^{13}C или радиоактивным ^{14}C изотопами (в некоторых случаях используют обеднение по ^{13}C), либо внесение меченых органических веществ в почву. Эта группа методов позволяет оценить не только вклад корневого и микробного дыхания, но и оценить потоки фотоассимилированного углерода в ризосфере (в виде корневых выделений), а также определить "затравочный эффект" корневых выделений в отношении ПОВ [1]. Однако, распространение изотопных методов, и особенно их применение в поле, ограничено тем, что они связаны с использованием дорогостоящих источников $^{13}CO_2$ и сложного масс-спектрометрического оборудования (в экспериментах с ^{13}C), либо же с радиоактивным загрязнением окружающей среды (при работе с ^{14}C) [11, 16]. В отличие от изотопных, неизотопные методы разделения корневого и микробного дыхания, как правило, не требуют использования дорогостоящего оборудования и не связаны с загрязнением окружающей среды. К главным недостаткам неизотопных методов относятся невозможность учета затравочного эффекта, а также трудности при разделении дыхания ризосферных

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 06-04-90610-БНТС, 08-04-00559), Президиума РАН (программа №16).

микроорганизмов (как составляющую ДМ) и корней [1]. В большинстве случаев как изотопные, так и неизотопные методы связаны с существенными нарушениями в системе почва–микроорганизмы–растения, то есть с изменениями температурно-влажностного режима и естественного сложения почвы, а также с механическим повреждением корней [13, 16].

Ни один из этих методов не является общепринятым: недостатки того или иного метода ограничивают его применение и зачастую делают трудноразрешимой задачу по сравнительной оценке вкладов корней и микроорганизмов, полученной разными методами на разных экосистемах. Особенно следует подчеркнуть отсутствие удобного, недорогого, нетрудоемкого метода разделения потоков CO_2 из почвы, пригодного для применения в полевых условиях, то есть максимально приближенного к естественным условиям и минимально деструктивного по отношению к почве и корням.

Выбор методического подхода для апробации в поле основывался на результатах наших предыдущих экспериментов [4, 28]. Была проведена сравнительная оценка вкладов ДК и ДМ в эмиссию CO_2 с поверхности серой лесной почвы в двух экосистемах, полученных двумя неизотопными *лабораторными методами* – инкубационным (интеграции компонентов) и методом субстрат-индуцированного дыхания. Метод интеграции компонентов (**ИК**) состоит в раздельном определении дыхания из почвенных образцов с корнями и без корней, причем оба образца готовятся из одного и того же свежеотобранного почвенного монолита. Доля корневого дыхания вычисляется по разности между дыханием образцов с корнями и без корней [12]. Метод субстрат-индуцированного дыхания, предложенный Паниковым с соавт. [5], основан на внесении в почвенный образец с корнями раствора глюкозы с концентрацией не выше 3 мг/г почвы, что вызывает всплеск микробного дыхания и не влияет на корневое дыхание. По сути, этот метод является развитием метода субстрат–индуцированного дыхания, разработанного для определения микробной биомассы в почве [7]. Коэффициент увеличения микробного дыхания k_{mic} определяется параллельно после внесения глюкозы в образец почвы, освобожденный от корней. Разность между дыхательными откликами образцов с корнями и без корней после внесения в них глюкозы позволяет рассчитать ДК [5]. Было показано, что метод СИД дает лучшие оценки вкладов ДК и ДМ по сравнению с методом ИК [4]. Такое преимущество метода СИД, вероятно, связано с тем, что субстрат-индуцированное дыхание позволяет включить в долю ДМ дыхание ризосферных микроорганизмов (ризомикробное дыхание), которое в ИК методе включается в ДМ и, следовательно, приводит к завышенной оценке корневого дыхания [4].

Несмотря на удовлетворительные результаты определения лабораторным методом СИД, оставался открытым вопрос о том, насколько сильно будет влиять на результат дополнительное увлажнение почвы раствором глюкозы *в полевых условиях*. Определение вклада корневого и микробного дыхания в полевых условиях является наиболее предпочтительным, так как в этом случае предоставляется возможность разделить ДК и ДМ с привнесением минимальных нарушений в экосистему, то есть при естественном температурно-влажностном режиме и сложении почвы [1, 14, 25]. Мы апробировали СИД в полевых условиях на почвах с заведомо большой величиной почвенной поглощающей способности (**ППВ**) – горно-луговых почвах (Австрийские Альпы в районе г. Инсбрук) [28]. Оказалось, что в короткопрофильных почвах (с глубиной залегания материнской породы 30 – 40 см) с высоким значением ППВ (более 100%) метод субстрат-индуцированного дыхания дает надежные результаты in situ, хорошо согласующиеся с данными, полученными в лабораторных экспериментах. До сих пор было неясно, насколько полевая модификация метода СИД применима для глубокопрофильных тяжелых почв или почв с низкими величинами ППВ.

Целями нашего исследования были: 1) определение вклада корневого и микробного дыхания в общую эмиссию CO_2 с поверхности почвы прямым полевым методом субстрат – индуцированного дыхания. В качестве объектов были взяты почвы с невысокими величинами ППВ; 2) сравнение результатов полевых определений с данными, полученными двумя лабораторными методами – лабораторной модификацией метода СИД и методом интеграции компонентов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в сентябре 2007 г. на дерново-слабоподзолистой супесчаной (AY-EL-BEL-BT-C согласно новейшей классификации почв России [6]) и серой лесной среднесуглинистой (AY-AEL([hh])-BEL([hh])-BT-C) почвах. Экспериментальные площадки на дерново-подзолистой супесчаной почве располагались в Приокско- Террасном заповеднике в лесном и луговом ценозах (С орг 1.5%, pH_{KCl} 5.4). Лесной ценоз представляет собой смешанный лес с возрастом деревьев 80–100 лет, луговой ценоз – сеяный луг с началом залужения в 1951 г. Площадка на серой лесной среднесуглинистой почве (С орг 2.2–2.5%, pH_{KCl} 5.4) была расположена под покровом вторичного смешанного леса в 4 км к западу от г. Пущино, с возрастом деревьев около 50 лет.

Разделение дыхания корней и микроорганизмов проводили параллельно с использованием

трех методических подходов: полевой модификации СИД и лабораторных методов ИК и СИД.

Концепция метода субстрат - индуцированного дыхания (СИД) заключается в том, что после внесения глюкозы (1–3 мг глюкозы или других сахаров на г почвы или корней) дыхание микроорганизмов (V_{mic}) увеличивается в k_{mic}, раз, в то время как корневое дыхание (V_{root}) остается на прежнем уровне [5]:

$$V1 = V_{root} + V_{mic}, \quad (1а)$$

$$V2 = V_{root} + k_{mic}\, V_{mic}, \quad (1б)$$

$$V_{mic} = (V2 - V1)/(k_{mic} - 1), \quad (1в)$$

где $V1$ – дыхание почвы до внесения сахаров, $V2$ – дыхание почвы после внесения сахаров. Наши предыдущие эксперименты показали, что коэффициент увеличения дыхания почвы при внесении глюкозы равен таковому при внесении сахарозы. Таким образом, эти два углевода могут быть взаимозаменяемыми в экспериментах по разделению корневого и микробного дыхания методом СИД.

Метод интеграции компонентов (другое название: метод раздельного инкубирования [1]) основан на разделении корней и почвы вручную. Предполагается, что при нарушении естественного сложения почвенных образцов дыхание корней изменится в той же пропорции, что и дыхание почвенных микроорганизмов [13]. Эмиссия CO_2 из почвы с корнями ($V1$) рассчитывается как сумма дыхания корней (V_{root}) и дыхания микроорганизмов (V_{mic}) по формуле 1а, причем предполагается, что дыхание почвы без корней равно V_{mic}.

В полевых экспериментах проводили определение эмиссии CO_2 с поверхности почвы на 3 вариантах: 1) контроль (без воды и без сахарозы); 2) водный контроль (с внесением воды) и 3) вариант с внесением сахарозы. Эмиссию углекислого газа определяли камерным статическим методом в 4-кратной повторности. В качестве камер использовали пластмассовые сосуды-изоляторы диаметром 10.5 см, высотой 10–12 см и глубиной врезания 18–20 см. Врезание изоляторов производили за 24–48 ч до начала эксперимента с тем, чтобы нивелировать стресс в дыхательной активности почвенных микроорганизмов и корней, вызванный врезанием. Сосуды были снабжены отделяемой крышкой с уплотнительной прокладкой и собственно отверстием-пробоотборником, уплотненным пробкой от пенициллинового флакона. Отбор газовых проб проводили в герметичные вакуумированные пенициллиновые флаконы объемом 15 мл. Спустя 2 ч после внесения воды или водного раствора сахарозы камеры закрывали отделяемыми крышками и определяли накопление CO_2. Отбор газовых проб проводили с интервалами 10–15 мин и суммарным временем накопления CO_2 30–40 мин. По окончании определения эмиссии CO_2 в полевом эксперименте мы отбирали почвенные монолиты диаметром 10.5 см и высотой 18–20 см в тех же сосудах - ограничителях, которые использовались в варианте 1 полевого эксперимента. Почву из монолитов использовали в дальнейших лабораторных определениях.

Объем приливаемого раствора сахарозы или воды подбирали таким образом, чтобы обеспечить равномерное промачивание слоя 0–20 см в течение 30 мин без значительного поступления влаги за пределы этого горизонта. Режим внесения сахарозного раствора или воды именно в слой 0–20 см важен, поскольку эмиссия углекислого газа из этого слоя составляет 70% и более от общей эмиссии CO_2 с поверхности серой лесной и дерново-подзолистой почв [3]. На дерново-подзолистой почве приливали 750 мл, на серой лесной – 500 мл воды или раствора сахарозы.

Величину коэффициента увеличения дыхания k_{mic} определяли в лабораторных экспериментах с почвой, освобожденной от корней. Образцы почвы массой 50 г, отобранные отдельно из каждого почвенного монолита, помещали в стеклянные флаконы объемом 250 мл, герметично закрытые резиновыми пробками, и инкубировали при 20°С в течение 70–80 мин. Затем производился отбор газовых проб на содержание CO_2. Далее почву из флаконов высыпали в чашки Петри и тщательно перемешивали ее в течение 3–4 мин. со смесью сахара и прокаленного песка для равномерного распределения сахара в объеме образца. Затем почву, обогащенную сахаром, высыпали обратно во флаконы и проветривали в вытяжном шкафу в течение 15 мин. По окончании проветривания флаконы герметично закрывали крышками и инкубировали в течение 60–70 мин. По окончании инкубации вновь отбирали шприцом газовые пробы на анализ.

Величины k_{mic} рассчитывали по следующей формуле:

$$k_{mic} = V2_{mic}/V1_{mic}, \quad (2)$$

где $V1_{mic}$ и $V2_{mic}$ – скорости выделения CO_2 из почвы, освобожденной от корней, до и после внесения сахара, соответственно. Фактически определялся интегральный коэффициент увеличения дыхания для микробного сообщества почвы и детрита, поскольку последний не отделяли от почвы. Этим наша схема эксперимента отличалась от предыдущих опытов с использованием метода СИД, где мы определяли раздельно вклад микроорганизмов, разлагающих ПОВ и детрит [4]. Для расчетов вклада ДМ и ДК в эмиссию CO_2 в полевом эксперименте в формуле (1в) мы подставляли вместо k_{mic} коэффициент $k_{mic\text{-}field}$, рассчитанный по формуле:

$$k_{mic\text{-}field} = k_{mic}/k_{comp}, \quad (3)$$

где k_{comp} – поправочный коэффициент, учитывающий эффект нарушения естественного сложе-

ния почвы при определении коэффициента увеличения дыхания k_{mic} в лабораторных условиях. Дело в том, что в лаборатории мы определяем величины после разрыхления и перемешивания почвы. Это сильно изменяет не только почвенную микробиологическую активность вследствие увеличения доступности легкоразлагаемых органических субстратов для микроорганизмов, но и естественную плотность сложения почвы, что ведет к ускоренному газообмену между почвой и окружающее атмосферой [2, 18]. Иначе говоря, происходит изменение не только скорости продуцирования CO_2 микроорганизмами, но и его выделения из почвы [3]. Мы определяли величину k_{comp} в модельном эксперименте с почвой, освобожденной от корней. Для этого измеряли величины коэффициента увеличения дыхания в почве, уплотненной до естественной плотности сложения, и в перемешанной почве. Раствор глюкозы в первом варианте вносили без перемешивания, а во втором – перемешивая навеску почвы для равномерного распределения раствора (это дало нам величину $k_{mic\text{-}field}$). Полученная величина $k_{comp} = 1.3$ [28] была использована при наших расчетах вклада ДК и ДМ в полевом эксперименте.

Все эксперименты проводились в 4-кратной повторности. Концентрацию CO_2 определяли на газовом хроматографе Кристалл-4000М с детектором по теплопроводности на колонках, заполненных Porapack Q. Результаты вычислений вкладов корневого и микробного дыхания в эмиссию CO_2 сгруппированы согласно тесту Дункана при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Величины k_{mic} в почвах луговых ценозов (5.4 и 7.4 в дерново-подзолистой и серой лесной почвах, соответственно) были выше таковых, полученных в наших предыдущих экспериментах (3.3–4.6 и 5.1–6.3 [4]) . В почвах лесных ценозов коэффициент увеличения дыхания был еще выше: 6. 7 и 11.6 для дерново-подзолистой и серой лесной почв. Такие различия в величинах коэффициента увеличения дыхания по сравнению с нашими данными, полученными в летний сезон 2003 г. [4], могут объясняться изменениями в: 1) температурно-влажностном режиме, 2) размерах пула почвенной микробной биомассы и ее активности, 3) доступности углеродного субстрата [18]. Пока мы не знаем, какой из этих факторов был решающим. Для выявления зависимостей величин k_{mic} от вышеперечисленных экофизиологических факторов потребуется ряд модельных лабораторных и мониторинговых полевых экспериментов с определением биомассы почвенных микроорганизмов, доступного углеродного субстрата и при температуре и влажности, точно соответствующих полевым условиям на момент отбора образцов.

Величины вкладов корневого и микробного дыхания в общую эмиссию CO_2 с почвенной поверхности, полученные лабораторными и полевыми методами, представлены на рисунке. Доля корневого дыхания в общей эмиссии с почвенной поверхности в луговых экосистемах была выше таковой для лесных экосистем на тех же почвах. В луговых экосистемах вклад ДК составлял 42–57; 34–35 и 36–50% при определении ИК, лабораторным СИД и полевым СИД методами, соответственно (рисунок), в то время как в лесах соответствующие величины были 29–32; 21–31 и 33%. Мы считаем, что причиной таких различий является недооценка вклада ДК в лесных экосистемах, поскольку методы, использованные нами, не позволяли определить вклад корней, находившихся на глубинах больше 20 см, то есть за пределами глубины врезания камер и пробоотборников. Не учитывалось также и дыхание древесных корней большого диаметра (свыше 10 мм) вклад которых может достигать 1/2 от общего вклада корней [4]. Поэтому наиболее реалистичные оценки доли ДК и ДМ в эмиссии углекислого газа с почвенной поверхности в лесных экосистемах могут быть получены только с поправкой на процент биомассы крупных корней и дыхания корней, находящихся на глубине более 20 см.

Для всех четырех вариантов наблюдалась тенденция к получению более высоких оценок вклада ДК при определении методом ИК по сравнению с СИД, хотя эти различия были статистически достоверными только для варианта луга на серой лесной почве. Мы считаем наиболее вероятной причиной такого увеличения доли ДК при определении методом интегрирования компонентов наличие мертвых корней в составе определяемой массы корней, то есть в методе ИК происходит завышение реального вклада дыхания корней из-за включения в него дыхания микроорганизмов, разлагающих мертвые корни.

Применение полевого варианта метода СИД на серой лесной почве дало более высокие оценки вклада ДК в общую эмиссию CO_2 из почвы по сравнению с долей дыхания корней, определенной лабораторным методом СИД, хотя разница между полевыми оценками была недостоверной. В то же время, в наших экспериментах на горно-луговых почвах в Австрии не было обнаружено систематических различий между результатами, полученными этими двумя вариантами метода субстрат – индуцированного дыхания [28]. Поэтому мы пока еще не можем судить, насколько эта тенденция типична для луговых и лесных экосистем на серой лесной и дерново-подзолистой почвах, а также говорить о механизме возникновения таких различий. Во всех вышеперечисленных экспериментах различия в оценках вклада

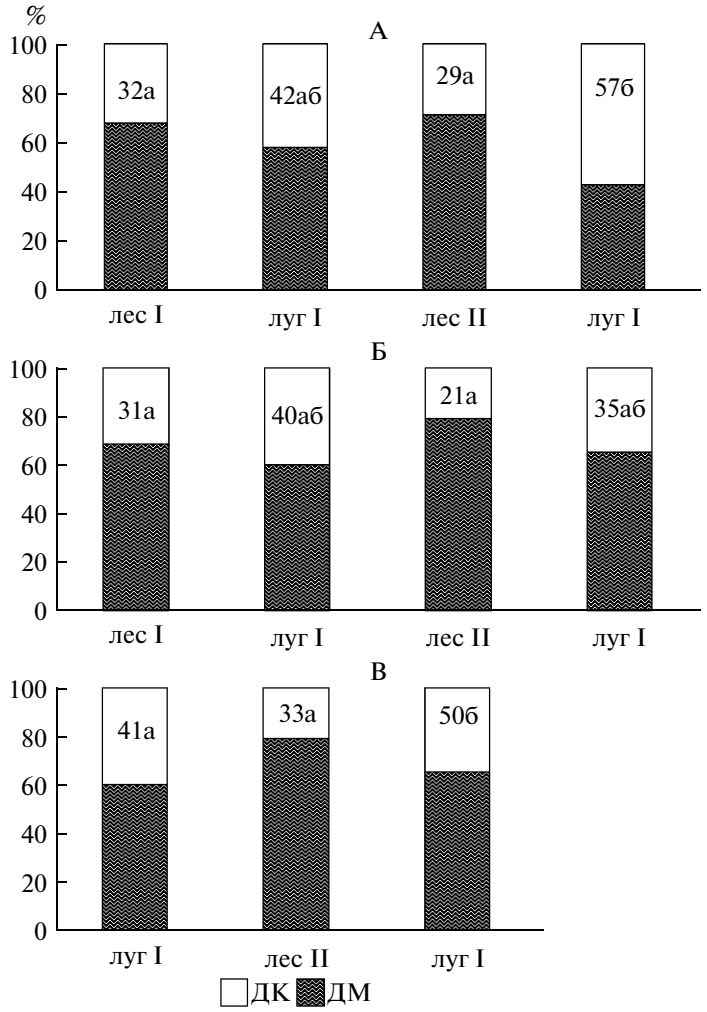

Рисунок. Вклад дыхания корней (ДК) и микроорганизмов (ДМ) в эмиссию CO_2 с поверхности почвы, определенный: А – методом интеграции компонентов; Б – лабораторным вариантом метода СИД; В – полевым вариантом метода СИД в экосистемах на I – дерново-слабоподзолистой почве (AY-EL-BEL-BT); II – серой лесной почве (AY-AEL([hh])-BEL([hh])-BT-C). Цифрами обозначены величины вклада дыхания корней (% от общей эмиссии CO_2 с поверхности почвы). Достоверность различий (группировка по критерию Дункана, $P < 0.05$, $n = 4$), обозначена разными буквами. Пояснения в тексте.

ДК и ДМ, полученных разными методами, маскировались большой пространственной вариабельностью величин вкладов. Во всяком случае, можно констатировать, что в данном эксперименте на серых лесных и дерново-подзолистых почвах мы не обнаружили значимого влияния дополнительного увлажнения на соотношение между вкладами ДК и ДМ в дыхание почвы. При этом нативная влажность почвы составила 29–30% ППВ в дерново-подзолистой и 58–65% – в серой лесной почве. Все вышеперечисленное позволяет предположить, что применимость полевого метода СИД может выходить за узкие рамки короткопрофильных почв с повышенными величинами ППВ. В то же время, в более ранних работах [4, 28] было показано значительное увеличение корневого дыхания в связи с дополнительным увлажнением почвы при использовании СИД. Поэтому вопрос о том, в каких экофизиологических условиях и в каких типах почв и экосистем может применяться метод СИД, остается дискуссионным. Неясно также, до какой степени оказывает влияние на определяемые величины вклада ДК и ДМ температурный фактор. В литературе имеются противоречивые данные на этот счет. Одни авторы отрицают влияние температуры почвы на соотношение долей ДК и ДМ в почвенном дыхании [10]. Другие утверждают, что дыхание корней более чувствительно к изменению температуры по сравнению с микробным дыханием – следовательно, температурные сдвиги должны приводить к изменению вклада корневого и микробного дыхания [9]. В нашей серии экспериментов не было выявлено влияния изменения тем-

пературы почвы с 10–12°С (полевой эксперимент) до 22°С (лабораторные инкубационные эксперименты) на определяемые величины вкладов.

Оценки вкладов ДК в луговых экосистемах, полученные в данном эксперименте, соответствовали величинам вкладов корневого дыхания, определенных нами с тем же набором методов в луговых экосистемах на коротко-профильных альпийских почвах (10–40% от общего потока CO_2 с почвенной поверхности), а также лабораторными методами ИК и СИД в сезон 2003 г. (порядка 1/3 от общей эмиссии CO_2 с поверхности почвы). Кроме того, наши экспериментальные оценки вклада ДК и ДМ соответствуют литературным данным. Несмотря на то, что другими авторами были использованы различные методы или группы методов, в качестве преобладающей тенденции было выявлено превышение вклада микроорганизмов над вкладом корней [4, 5, 8, 9, 24]. Так, для почв прерий вклад ДК составлял 23–43 % в зависимости от метода раздельного определения корневого и микробного дыхания [27], на удобряемых мелиорируемых лугах – 40% [24], на залуженных пашнях 19–40% [10]. Единственным известным нам исключением являются данные о вкладе ДК в луговых экосистемах Новой Зеландии (74% – [15]). Это объясняется большим соотношением масса корней: надземная масса, крайне засушливым режимом и значительной засоренностью лугов сорняком Hieracium genera [15]. Поэтому наши оценки вклада корневого и микробного дыхания в эмиссию CO_2 с почвенной поверхности представляются реалистичными. Что касается раздельного определения ДК и ДМ в лесных экосистемах, то сравнительная оценка тремя методами дала сходные величины вкладов ДК и ДМ на дерново-подзолистой почве, что позволяет утверждать, что полевой метод может быть применен и в лесу с соответствующими поправками на вклад крупных корней (см. выше).

Мы полагаем, что наиболее информативным методическим подходом является использование в рамках одной серии экспериментов и лабораторных, и полевых методов раздельного определения корневого и микробного дыхания, причем по возможности параллельно использовать и изотопные методы, так как они позволяют рассчитать прайминг-эффект при разложении корневых выделений, почвенного детрита и ПОВ. При этом дальнейшую доработку полевого варианта метода СИД следует вести по следующим направлениям: 1) оптимизация процедуры определения коэффициента увеличения дыхания; 2) улучшение методики измерения потоков CO_2 в поле и лаборатории; 3) апробация метода на широком ряде почв с разнообразным набором климатических и экофизиологических условий. Улучшение методики измерения потоков CO_2 подразумевает проведение всех необходимых инкубационных лабораторных экспериментов в термостатируемых условиях при температуре инкубации, равной полевой, а также сравнение различных по длительности и частоте отбора газовых проб режимов инкубации. Под оптимизацией определения величин k_{mic} мы подразумеваем определение этого коэффициента в полевых условиях. Тестирование полевого метода на широком ряде почв позволит определить границы его применимости, оценить влияние биотических и абиотических факторов на соотношение корневого и микробного дыхания [14], а также более детально изучить недостатки и преимущества метода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наше исследование представляет собой первую попытку определить вклад корневого и микробного дыхания в общий поток CO_2 из почвы полевым методом субстрат – индуцированного дыхания на почвах с тяжелым мехсоставом (серая лесная) и малыми величинами ППВ (дерново-подзолистая). Ранее этот метод показал удовлетворительные результаты на альпийских короткопрофильных почвах с высокой величиной ППВ и легким мехсоставом.

Хотя наши данные не позволяют отдать предпочтение тому или иному методу определения вклада ДК и ДМ в общую эмиссию CO_2 с почвенной поверхности, можно констатировать, что полевой метод СИД дает оценки доли корней и микроорганизмов в почвенном дыхании, сравнимые с таковыми при определении лабораторными методами. Важным преимуществом полевого метода является то, он позволяет разделить корневое и микробное дыхание в условиях, приближенных к естественным, то есть при нативной температуре и природном сложении почвы, с минимальными нарушениями, производимыми в экосистеме во время измерений потоков CO_2, что всегда желательно при определении потоков CO_2 в экосистемах. Поэтому мы считаем данный методический подход перспективным при надлежащей доработке. Улучшение полевого метода должно происходить по следующим направлениям: 1) определение величин k_{mic} в естественных условиях; 2) оптимизация измерения потоков CO_2 в поле и лаборатории; 3) апробация метода на широком ряде почв с разнообразным набором климатических и экофизиологических условий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Кузяков Я.В., Ларионова А.А.* Вклад ризомикробного и корневого дыхания в эмиссию CO_2 из почвы (обзор) // Почвоведение. 2006. № 7. С. 842–854.

2. *Ларионова А.А., Евдокимов И.В., Курганова И.Н., Сапронов Д.В., Кузнецова Л.Г., Лопес де Гереню В.О.*

Дыхание корней и его вклад в эмиссию из почвы // Почвоведение. 2003. № 3. С. 183–194.

3. *Ларионова А.А., Розонова Л.Н., Самойлов Т.И.* Динамика газообмена в профиле серой лесной почвы // Почвоведение. 1988. № 11. С. 68–74.
4. *Ларионова А.А., Сапронов Д.В., Лопес де Гереню В.О., Кузнецова Л.Г., Кудеяров В.Н.* Вклад дыхания корней растений в эмиссию CO_2 из почвы // Почвоведение. 2006. № 10. С. 1248–1257.
5. *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. С. 109–120.
6. *Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И.* Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
7. *Anderson J.P.E., Domsch K.H.* A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. V. 10. P. 215–221.
8. *Bahn M., Knapp M., Garajova Z., Pfahringer N., Cernusca A.* Root respiration in temperate mountain grasslands differing in land use //Global Change Biol. 2006. V. 12. P. 995–1006.
9. *Boone R.D., Nadelhoffer K.J., Canary J.D., Kaye J.P.* Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration // Nature. 1998. V. 396. P. 570–572.
10. *Craine J.M., Wedin D.A., Chapin III F.S.* Predominance of ecophysiological controls on soil CO_2 flux in a Minnesota grassland //Plant Soil. 1999. V. 207. P. 77–86.
11. *Cheng W., Dijkstra F.A.* Theoretical proof and empirical confirmation of a continuous labeling method using naturally ^{13}C – depleted carbon dioxide // J. Integrative Plant Biol. 2007. V. 49. P. 401–407.
12. *Edwards N.T., Sollins P.* Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components // Ecology. 1973. V. 54. P. 406–412.
13. *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 // Biogeochem. 2000. V. 48. V. 115–146.
14. *Hibbard K.A., Law B.E., Reichstein M., Sulzman J.* An analysis of soil across northern hemisphere temperate ecosystems // Biogeochem. 2005. V. 73. P. 29–70.
15. *Hunt J.E., Kelliher F.M., McSeveny T.M., Ross D.J., Whitehead D.* Long-term carbon exchange in a sparse, seasonally dry tussock grassland // Global Change Biol. 2004. V. 10. P. 1785–1800.
16. *Kuzyakov Y.* Sources of CO_2 efflux from soil and review of partitioning methods // Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38. P. 425–448.
17. *Moyano F.E., Kutsch W.L., Schulze E.-D.* Response of mycorrhizal, rhizosphere and soil basal respiration to temperature and photosynthesis in a barley field // Soil Biol. Biochem. 2007. V. 39. P. 843–853.
18. *Powlson D.S.* The effects on microbial and no-microbial organic matter in soil // J. Soil Sci. 1980. V. 31. P. 77–85.
19. *Raich J.W., Schlesinger W.H.* The global carbon dioxide flux in soil espiration and its relationship to vegetation and climate // Tellus B. 1992. V. 44. P. 81–99.
20. *Raich J.W., Potter C.S., Bhagawati D.* Interannual variability in global soil respiration, 1980–94 // Global Change Biol. 2002. V. 8. P. 800–812.
21. *Ross D.J., Scott N.A., Tate K.R., Rodda N.J., Townsend J.A.* Root effects on soil carbon and nitrogen cycling in a Pinus radiata D. Don plantation on a coastal sand // Austral. J. Soil Res. 2001. V. 39. V. 1027–1039.
22. *Ryan M.G., Law B.E.* Interpreting, measuring, and modeling soil respiration // Biogeochem. 2005. V. 73. P. 3–27.
23. *Schlesinger W.H., Andrews J.A.* Soil respiration and the global carbon cycle // Biogeochem. 2000. V. 58. P. 7–20.
24. *Silvola J., Alm J., Ahlholm U., Nykanen H., Martikainen P.J.* The contribution of plant roots to CO_2 fluxes from organic soils // Biol. Fertil. Soils. 1996. V. 23. P. 126–131.
25. *Subke J.-A., Inglima I., Cotrufo M.F.* Trends and methodological impacts in soil CO_2 efflux partitioning: A metaanalitical review // Global Change Biol. 2006. V. 12. P. 1–23.
26. *Trumbore S.* Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress and challenges // Global Change Biol. 2006. V. 12. P. 141–153.
27. *Wan S., Luo Y.* Substrate regulation of soil respiration in a tallgrass prairie: results of a clipping and shading experiment //Global Biogeochem. Cycles. 2003. V. 17. P. 1054.
28. *Yevdokimov I., Larionova A., Bahn M.* A novel approach for partitioning root and microbial respiration in soil //Abstracts of the CarboEurope-IP Open Science Conference on the GHG Cycle in the Northern Hemisphere. 2006. Sissi-Lassithi, Crete, Greece. P. 81.