

УДК 631.45

ИЗМЕНЕНИЕ СООТНОШЕНИЯ С : N : P В СОСТАВЕ ФИТОМАССЫ, ПОЧВЫ И БИОМАССЫ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ ПРИ НАГРЕВАЮЩЕМ И ИССУШАЮЩЕМ ВОЗДЕЙСТВИИ ФАКЕЛА ПОПУТНОГО ГАЗА

© 2018 г. Д. М. Дударева^{1,*}, А. К. Квиткина¹,
И. А. Юсупов², И. В. Евдокимов¹

¹*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения,
Россия, 142290, Пушкино, ул. Институтская, 2*

²*Ботанический сад Уральского отделения РАН,
Россия, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а*

*e-mail: darya_dudareva@mail.ru

*Поступила в редакцию 12.09.2018, после доработки 17.10.2018,
принята к публикации 15.11.2018*

Потепление климата приводит к существенным изменениям в структуре и функционировании наземных экосистем. Экосистемы вблизи факелов сжигания попутного газа могут выполнять роль модельных для изучения влияния потепления на почву и растительность. Если при проведении обычных манипуляционных экспериментов изменяют или контролируют какой-то экофизиологический фактор искусственно, то в рамках нашего исследования использовали антропогенно-измененные экологические условия, сложившиеся под воздействием горения факела. Целью нашего исследования было оценить эффект нагрева и иссушения на стехиометрические соотношения основных химических элементов (С : N : P) в фитомассе сосны, почве и почвенной микробной биомассе. Обнаружено, что в условиях абиотического стресса почвенное органическое вещество (ПОВ) и отмирающая биомасса почвенных микроорганизмов подвергались ускоренной минерализации, причем снижение относительного содержания С в составе устойчивых пулов ПОВ происходило параллельно с увеличением содержания С в самых лабильных пулах – водорастворимых. Значительное сужение соотношения С : N : P в составе хвои вблизи факела послужило дополнительным фактором усиления минерализации органического вещества в почве, выявленного по уменьшению С : N по отношению к фосфору в составе почвы и микробной биомассы. Таким образом, изучение изменений в стехиометрических соотношениях биофильных элементов под действием абиотических факторов представляется весьма

многообещающим методологическим подходом для решения проблемы прогнозирования трансформаций в наземных экосистемах в условиях глобальных климатических изменений.

Ключевые слова: экологическая стехиометрия, глобальные изменения, минерализация

DOI: 10.19047/0136-1694-2018-95-71-89

ВВЕДЕНИЕ

Глобальные изменения климата, впервые инструментально зафиксированные в середине XX в. и продолжающиеся в наше время, на региональном уровне проявляются в форме заметных изменений абиотических факторов: температуры и количества осадков с нехарактерной для данного региона динамикой, а также с увеличением частоты катастрофических природных событий. Частые летние засухи вследствие аномально высоких температур воздуха, сохраняющихся на протяжении нескольких недель и даже месяцев, снижение годового количества осадков на фоне их все более неравномерного выпадения наблюдаются не только на территории Евразии, но и на других континентах планеты ([Ciais et al., 2005](#); [Beier et al., 2008](#)). Прогнозируется, что частота экстремальных погодных явлений в Европе к концу столетия увеличится в несколько раз.

Данные о чувствительности наземного баланса углерода к изменению климата являются высокоприоритетными из-за возможности изменений в накоплении углерода в наземных экосистемах, что в свою очередь влияет на темпы текущих климатических изменений ([Cox et al., 2000](#)). С другой стороны, повышенная чувствительность почвенного дыхания к нагреванию создает потенциальную положительную обратную связь для потепления ([Knorr et al., 2005](#); [Heimann, Reichstein, 2008](#)) и заставляет предполагать, что дополнительные количества CO₂, выделившегося из-за повышения температуры атмосферы и почвы, в конечном итоге превысят потенциал дополнительного фотосинтетического связывания экосистемой. Это согласуется с прогнозами большинства глобальных биогеохимических моделей, предсказывающих дальнейшее глобальное потепление, что приведет к снижению нетто-поглощения углерода примерно в середине XXI в. ([Cox et al., 2000](#); [Canadell et al., 2007](#)). Результаты полевых экспериментов могут помочь

пролить свет на направленность и величину откликов в балансе углерода экосистемы на потепление. Изменение климата сказывается не только на углероде, но и на экосистемной стехиометрии основных биофильных элементов (С, N и P). Взаимная регуляция циклов С, N и P сдерживает реакции организмов на климатические и атмосферные изменения, а стехиометрия связывает биогеохимические закономерности, структуру пищевых цепей и процессы, происходящие в них, и, таким образом, является важнейшим индикатором функционирования экосистемы. Соотношения С : N : P в средах обитания и организмах тесно связаны не только со структурой растительных и микробных сообществ, но и с экофизиологическими факторами в соответствующих экосистемах ([Sternier, Elser, 2002](#); [Sasaki et al., 2010](#)).

Изменение в одном звене (процессе) цикла обязательно приводит к изменениям в циклах одного или нескольких элементов. В связи с этим вызывает серьезную озабоченность увеличение концентраций CO₂ в атмосфере, связанное с деятельностью человека, приводящее к изменению климата и накоплению огромных количеств соединений азота и фосфора в наземных экосистемах ([Finzi, 2011](#)). Обогащение почвы и экосистем фосфором, вызванное антропогенной активностью, приводит к изменению баланса питательных веществ для растений, что потенциально изменяет стехиометрию углерода, азота и фосфора в растениях. Изменения в С : N : P растений при увеличении доступности фосфора все еще остаются малоизученными, особенно на уровне экосистем. Известно, что измененная стехиометрия С : N : P, вызванная обогащением фосфора, стимулирует разложение органических веществ и ускоряет циклы питательных веществ в пресноводных водно-болотных экосистемах с дефицитом азота ([Mao et al., 2016](#)).

Соотношения С : N, С : P и N : P в органическом веществе почвы влияют и на микробиологическую активность и высвобождение питательных элементов. Улучшение наших знаний о стехиометрической регуляции доступности N и P при прогнозируемых (ожидаемых в связи с глобальным изменением климата) режимах температуры и влажности поможет точнее предсказать циклы биофильных элементов в будущем ([Zechmeister-Boltenstern et al., 2015](#)). Как правило, отрицательное воздействие на активность

микроорганизмов в почве и поглощение питательных веществ в растениях увеличивается с усилением интенсивности засухи, но частые повторяющиеся события увлажнения почвы после засух могут, по крайней мере частично, компенсировать негативные последствия засухи для питания растений питательными элементами ([Austin et al., 2004](#); [Borken, Matzner, 2009](#)). При этом все еще остается малоизученным как соотношение N : P в биомассе растений реагирует на засуху ([Sardans et al., 2008](#); [Sardans, Penuelas, 2012](#)). Подвижность фосфора в почве может быть более чувствительной к влаге почвы, чем таковая у азота. Поступление фосфора во многих почвах также происходит благодаря процессам десорбции и растворения неорганического фосфора, которые могут быть чувствительны к почвенной влажности.

Одним из наиболее информативных методов исследования эффекта абиотических факторов на функционирование экосистем является постановка манипуляционных экспериментов. Известны эксперименты с комбинированными манипуляциями с факторами температуры и осадков, необходимые для определения эффекта температуры и влажности наземные экосистемы в условиях измененного климата в прогнозируемом будущем. Потепление, заморозание, сезонность и пространственная изменчивость температуры являются экологически важными факторами, которые предстоит учесть в будущих экспериментах по изменению климата ([Kreyling, Beier, 2013](#)). Манипуляционные эксперименты по моделированию влияния климата на водный и углеродный циклы в экосистемах проводятся во многих европейских странах. Вместе с тем в России эксперименты по моделированию климатических аномалий с целью изучения их влияния на соотношение вклада биотических и абиотических факторов, контролирующих биогенный цикл углерода, практически не получили распространения. Для проведения манипуляционных экспериментов требуются крупные финансовые затраты. Недорогой альтернативой проведению таких экспериментов может стать изучение экосистем, подвергающихся постоянному или периодическому температурному воздействию факелов попутного газа. Практика сжигания попутного газа в факелах распространена в разных регионах земного шара. В работе Элвиджа и др. ([Elvidge et al., 2016](#)) по данным спутниковых наблюдений

2012 г. установлено 7.5 тыс. факельных установок. Сжигание попутного газа приводит к выбросам в атмосферу парниковых газов (углекислого газа, метана), окиси азота, сернистого ангидрида, сажи и других токсичных компонентов, а также к тепловому воздействию на подстилающую поверхность. Эти выбросы оказывают влияние на климат, характеристики окружающей среды и состояние здоровья людей как в глобальном масштабе, так и на региональном уровне ([Elvidge et al., 2009](#); [Sharma et al., 2017](#); [Anejionu et al., 2014](#)). Доказано негативное воздействие этого фактора на продуктивность сельскохозяйственных культур. В то же время повышение концентрации CO₂ может привести к улучшению эффективности использования воды растениями сорго и, как следствие, росту их урожайности. Согласно данным Жанга и др. ([Zhang et al., 2015](#)), эффект увеличения температуры окружающей среды положительно сказывается на росте древесных растений. Несмотря на столь внушительное количество работающих факелов попутного газа, практически отсутствуют данные об их влиянии на стехиометрию главных биофильных элементов (C : N : P). Для восполнения этого пробела необходимо проводить исследования по оценке воздействия факелов на растения, почву и микробное сообщество, а также на систему атмосфера–подстилающая поверхность. В качестве рабочей гипотезы служило предположение, что при абиотическом стрессе нагрева и иссушения происходит сужение соотношений C : N, C : P и N : P в почве. Механизм этого эффекта основывается на вероятном усилении минерализации органического вещества в почве по мере приближения к факелу, приводящем к ускоренным по сравнению с N и P потерям углерода и ускоренным потерям азота по сравнению с P, что в итоге должно приводить к сужению соответствующих стехиометрических соотношений.

Цель исследования – определить изменения соотношений C : N : P в растениях, микробной биомассе и почве под воздействием факела попутного газа.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В окрестностях г. Покачи на территории Покачевского лесничества (170 км к северу от г. Нижневартовск, ХМАО) в 2000 г. сотрудниками Уральского отделения РАН была заложена

постоянная пробная площадь в молодняке сосняка (*Pinus silvestris* L.) лишайникового типа леса, произрастающем в сухих дренированных условиях ([Шавнин и др., 2006](#)). Эта территория относится к Пуровско-Среднеобскому лесорастительному району сосновых зеленомошно-кустарниково-лишайниковых приречных и заболоченных лесов и междуречий подзоны северо-таежных лесов лесной зоны Нарымско-Пуровской лесорастительной провинции. Факельная установка эксплуатируется с 1985 г., а на прилегающем к ней земельном участке при строительстве был вырублен сосновый древостой и разрушены горизонты: O(A) – подстилка и (AYo)A0A1 – гумусовый. На этой территории спустя 5–6 лет сформировался сосновый молодняк. Возраст древостоя в период проведения исследований составлял 20–25 лет. В живом напочвенном покрове произрастают брусника, черника, зеленые мхи, лишайники. Уровень грунтовых вод ниже 3 м. Пробная площадь была разделена на 7 секций. Ширина каждой секции по радиусу составила 10 м, а длина – около 60 м. На расстоянии 70 м от границы первой секции находится действующий факел. Объектами исследований были почва (подзол иллювиально-железистый стратифицированный песчаный), хвоя, древесина и подстилка. Почвенные образцы отобраны в июле 2017 г. в секциях I, III, VII с глубины 1–3 см в 5 биологических повторностях (каждый образец представлял собой смешанный образец, приготовленный из пяти индивидуальных образцов; расстояния между точками отбора малых образцов были не менее 1 м). Растительные пробы (хвоя, древесина деревьев) и подстилка также отобраны в секциях I, III, VII. Секции пронумерованы в соответствии с удалением от факела. Для отбора выпилов из ствола дерева вырубалось, хвоя текущего года отбиралась с разных побегов, преимущественно из средней части кроны. Контрольные образцы были отобраны на расстоянии около 300 м от факела в естественных почвенно-гидрологических условиях. Тип леса – сосняк лишайниковый. Состав древостоя 10С, класс бонитета V, возраст древостоя составляет 120–160 лет. Подлеска нет. Из травянистой растительности преобладают брусника, мхи, черника, голубика, водяника, пушица.

Определение содержания углерода и азота микробной биомассы проводили методом прямой фумигации-экстракции ([Brookes](#)

[et al., 1985](#); [Vance et al., 1987](#); [Setia et al., 2012](#)), а микробного фосфора – модификацией этого метода с методом анионообменных мембран ([Yevdokimov et al., 2016](#)). Содержание фосфора в почвенных экстрактах исследовали методом колориметрического окрашивания с малахитовым зеленым. Данный метод учитывает практически весь (порядка 95%) водорастворимый фосфор в почвенных экстрактах, включая и органические фосфаты ([Cheesman, 2010](#)). Цветная реакция, основанная на образовании комплекса малахитовым зеленым (MG) с фосфомолибдатом в кислой среде, проводится посредством смешивания реагентов 1 и 2.

Для определения С и N растительные (хвоя, древесина деревьев, лесная подстилка) и почвенные образцы высушивали при комнатной температуре (22°C) и измельчали. Содержание С и N в образцах определяли на CHN-анализаторе, а содержание P в почве и растениях – методом Олсена ([Практикум по агрохимии, 2001](#)).

Статистическую обработку результатов выполняли с использованием пакета Microsoft Excel 2007. Проверку гипотезы о различии средних значений по вариантам опыта проводили при помощи теста Тьюки при 5%-ном уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влажность и температура почв являются ключевыми факторами, регулирующими сезонную динамику выделения CO₂ из почв и определяющими суммарные потери почвенного углерода. Ранее выявлено, что по температуре, так и по влажности почвы секции пробной площади сильно отличались друг от друга ([Yevdokimov et al., 2017](#)). Максимальная температура почвы была зафиксирована в I секции, далее она снижалась по мере удаления секции от факела. Для влажности, наоборот, было выявлено увеличение по мере удаления от факела. Таким образом, наблюдалось комбинированное воздействие факела попутного газа на экосистему через усиление двух абиотических факторов: нагрева и иссушения почвы. Что касается возможного влияния фактора сажи из факела на биологическую активность и соотношение биофильных элементов на пробной площади, то анализ общего содержания элементов и изотопного соотношения ¹³C : ¹²C в биомассе растений, подстилке и почве

выявил отсутствие детектируемых количеств сажи, т.е. этот фактор не был значимым.

В исследуемой почве диапазон содержания углерода был 16–45 мг С/г, азота – 1–3 мг N/г и фосфора – 0.04–0.06 мг P/г. Максимальное содержание углерода было зафиксировано в контроле, наименьшее – в I секции с максимальным тепловым влиянием факела попутного газа. Содержание как азота, так и фосфора заметно увеличивается по мере удаления секции от факела. Были получены следующие диапазоны стехиометрии элементов: 18–30 для С : N, 1197–2610 для С : P и 71–114 для N : P (рис. 1). Соотношение С : N изменялось следующим образом: III секция > контроль > I, VII секции, по С : P ряд выглядит практически таким же: III секция > контроль > VII секция > I секция, тогда как для N : P закономерность выглядит иначе: VII секция > контроль > III секция > I секция. Известно, что соотношение С : N играет важную роль в направленности процессов трансформации этих элементов, таких как минерализация, гумификация, аммонификация, нитрификация, иммобилизация N и др. В случаях, когда С : N < 20, активна минерализация и образование NO_3^- в результате нитрификации. При С : N > 30 иммобилизация азота преобладает над минерализацией и нитрификацией. Следовательно, в III секции наблюдалась преобладающая тенденция к иммобилизации азота в почве, в остальных же сек-

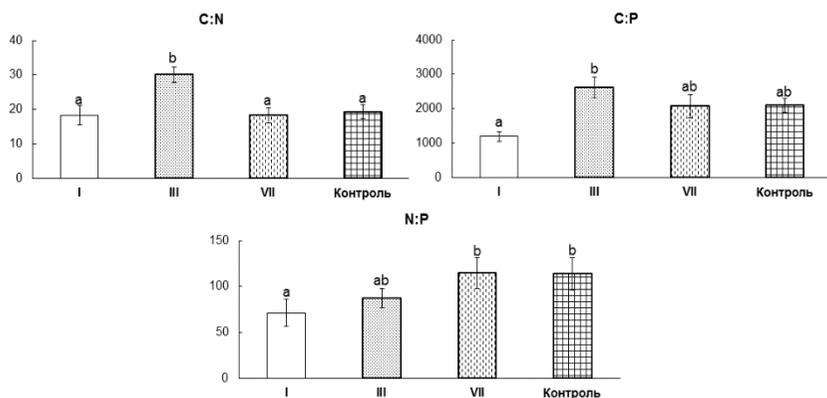


Рис. 1. Соотношение биофильных элементов (С : N, С : P, N : P) в почве (\pm SE). Здесь и в последующих рисунках отрезками обозначены величины

стандартного отклонения, а буквами – статистически значимо различающиеся средние при $P = 0.05$, определенные по критерию Тьюки ($n = 5$).

циях – минерализация и нитрификация. Согласно литературным данным, усиление засушливости климата и рост температур часто приводят к увеличению соотношения N : P в почве ([Dijkstra et al., 2012](#); [Yang et al., 2013](#)). Однако в нашем случае наблюдалась обратная тенденция увеличения соотношения N : P по мере удаления от факела, т.е. при снижении иссушающего воздействия факела. Соотношение C : N : P в I секции составило 1197 : 71 : 1, в III секции – 2610 : 88 : 1, в VII секции – 2076 : 115 : 1 и в контроле – 2102 : 114 : 1. Таким образом, наблюдалось сужение соотношения углерода к азоту и фосфору по мере приближения к факелу. Это свидетельствует об усилении минерализации органического вещества в почве, наиболее подверженной влиянию факела. Дело в том, что при разложении органических веществ потери C намного превышают потери N и P. Такие повышенные потери углерода приводят к снижению соотношения C : N и C : P в разлагающемся растительном опаде и детрите при его трансформации в ПОВ ([Zechmeister-Boltenstern et al., 2015](#)).

В растворимых формах диапазон углерода варьировал в диапазонах 228–836, 16.3–44.7 и 1.3–5.3 мкг/г почвы для углерода, азота и фосфора, соответственно. Минимум зафиксирован в VII секции, контроль по значениям занимает промежуточное положение между секциями. Содержание азота и фосфора в растворимых формах, так же как и в почве, заметно увеличивается по мере удаления секции от факела.

Выявлены следующие интервалы для диапазонов стехиометрии элементов: 7.8–63 для C : N, 117–1707 для C : P и 11.8–28 для N : P (рис. 2). В растворимых формах стехиометрия C : N и C : P изменялась следующим образом: I секция > III секция > контроль > > VII секция, тогда как для N : P была выявлена другая последовательность: I секция > контроль > VII секция > III секция. В составе растворимых форм самые высокие величины соотношений C : N, C : P и N : P были обнаружены в I секции. Соответственно, соотношение C : N : P в I секции составило 1707 : 28 : 1, в III секции – 396 : 12 : 1, в VII секции – 117 : 16 : 1 и в контроле – 259 : 23 : 1. Это

говорит о том, что абиотические стрессы иссушения и нагрева привели к повышенному содержанию углерода и азота в составе.

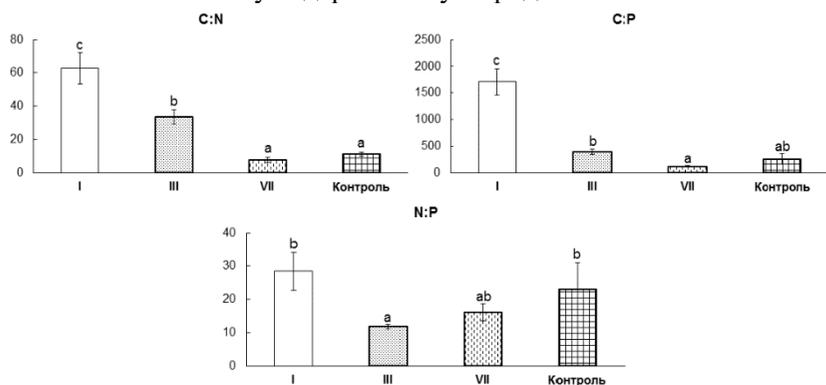


Рис. 2. Соотношение биофильных элементов (C : N, C : P, N : P) в составе растворимых форм (\pm SE).

растворимых форм. Вероятно, это было вызвано усилением минерализации C и N в почве вблизи факела, что хорошо коррелирует с выявленными закономерностями для стехиометрии почвенного органического вещества в целом: снижение относительного содержания углерода в составе устойчивых пулов ПОВ происходило параллельно с увеличением относительного содержания C в лабильных пулах

Диапазоны величин содержания биофильных элементов в микробной биомассе составили 463–2564, 78–269 и 64–299 мкг/г почвы для углерода, азота и фосфора соответственно. Содержание углерода, азота и фосфора в микробной биомассе заметно увеличивалось по мере удаления секции от факела. Это вполне соответствует закономерностям, выявленным для почвы: минимальное содержание биофильных элементов также было в почве, максимально подверженной иссушающему и нагревающему воздействию факела.

Соотношения биофильных элементов варьировали в следующих пределах: 7.1–11.2 для C : N. 18.6–25.8 для C : P и 2.0–2.9 для N : P (рис. 3). В микробной биомассе соотношение C : N изменялось следующим образом: контроль > III секция > VII секция > I секция,

тогда как С : Р минимальным было в I секции. Минимум для N : Р наблюдался в контроле, остальные секции значимо не различались.

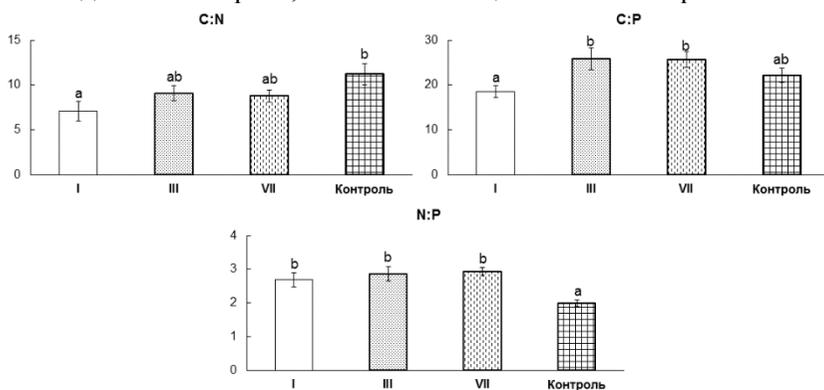


Рис. 3. Соотношение биофильных элементов (С : N, С : P, N : P) в составе почвенной микробной биомассы (\pm SE).

Полученные данные о стехиометрии микробной биомассы соответствуют литературным о более низком соотношении С : N (<15) по сравнению с органическим веществом почвы в целом (>15). Органические вещества с низкими соотношениями С : N и С : P удовлетворяют потребности микроорганизмов в питательных веществах и быстро разлагаются, что приводит к быстрой нетто минерализации питательных веществ, включая и собственно биомассу отмерших микроорганизмов. Таким образом, в почве с максимальным иссушающим и тепловым воздействием факела наблюдался синтез микробной биомассы с более высоким потенциалом к минерализации после ее отмирания.

Стехиометрическое соотношение С : N : P в I секции составило 19 : 3 : 1, в III секции 26 : 3 : 1, в VII секции 26 : 3 : 1 и контроле 22 : 2 : 1, т.е. наблюдалось явное сужение соотношения между углеродом и остальными биофильными элементами по мере усиления воздействия факела.

Согласно метаанализу Кливленда и Липцина ([Cleveland, Liptzin, 2007](#)), атомные отношения, усредненные для широкого ряда почв, составили С : N : P 186 : 13 : 1 в почвах и 60 : 7 : 1 в почвенной микробной биомассе. Относительно недавний

метаанализ ([Xu et al., 2013](#)) для более широкого набора почв из 3422 точек отбора по всему миру, дал средние $C : N : P$ 287 : 17 : 1 и 42 : 6 : 1 для почвы и почвенной микробной биомассы соответственно. Эти глобальные оценки дают основание предполагать, что потери азота должны быть намного выше потерь фосфора во время разложения растительного опада и детрита и образования ПОВ, а в глобальном плане наземные экосистемы больше приспособлены для удержания P, чем N. В то же время при разложении органических веществ потери углерода намного больше, чем потери азота или фосфора. Это приводит к снижению отношения $C : N$ и $C : P$ в ряду растительный опад – гумус – микробная биомасса. Несмотря на то, что биомасса почвенных микроорганизмов более гомеостатична по сравнению с гумусом и растительным опадом, она все же характеризуется гибкостью в отношении $C : N : P$. В нашем случае между секциями и контролем обнаружены значительные различия, при тенденции к более узкому соотношению $C : N : P$ в почве, подверженной иссушающему и нагревающему воздействию факела.

Анализ биомассы сосны и подстилки показал, что содержание углерода в хвое и древесине в 2 раза больше, чем в подстилке. По сравнению с другими секциями I секция характеризуется большими значениями содержания N и P (2–6 раз, в зависимости от показателя) в хвое и подстилке. Единственным исключением было содержание азота в подстилке, для которого более высокое значение было выявлено в секции VII. Были обнаружены тенденции к увеличению соотношения $C : N$ в хвое и древесине и снижению в подстилке по мере удаления от факела (рис. 4). В хвое соотношение $C : P$ увеличивалось по мере удаления секции от факела. Максимальное соотношение $C : P$ наблюдалось в хвое, а минимальное – в подстилке. В хвое минимальное соотношение $N : P$ наблюдалось в III секции. Подстилка с высоким соотношением $N : P$ (>78) разлагается быстрее, чем подстилка с низким соотношением $N : P$ (<26, как в нашем эксперименте), что указывает на возможный дефицит азота для микроорганизмов в данной почве или экосистеме в целом при таком узком соотношении между азотом и фосфором ([Nguyen, Marschner, 2017](#)). Вероятно, дефицит азота в данном случае усугублялся очень широким соотношением $C : N$ в опаде сосны, типичным для хвойных растений вообще.

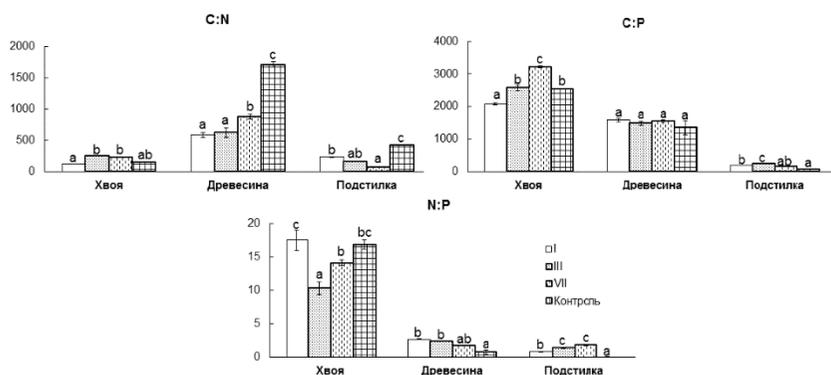


Рис. 4. Соотношение биофильных элементов (C : N, C : P, N : P) в растительной биомассе (\pm SE).

Стехиометрия C : N : P в древесине показала относительную устойчивость к нагревающему и иссушающему влиянию факела (I секция). Что касается хвои и подстилки, то наложение противоположно направленных трендов воздействия факела на C : N, C : P и N : P в хвое и подстилке привело к довольно сложной результирующей (табл. 1). В целом тенденция к резкому отличию C : N : P для I секции с максимальным воздействием факела по сравнению с другими секциями и контролем, выявленная для почвы, водорастворимых форм химических элементов (углерода, азота, фосфора) и микробной биомассы, сохранялась и для растительного материала, что подтвердило чувствительность экологической стехиометрии к воздействию абиотических факторов.

Таблица 1. Стехиометрия C : N : P в растительной биомассе

Секция	Хвоя	Древесина	Подстилка
I	2076 : 18 : 1	1577 : 3 : 1	190 : 1 : 1
III	2568 : 10 : 1	1478 : 2 : 1	228 : 1 : 1
VII	3222 : 14 : 1	1541 : 2 : 1	140 : 2 : 1
Контроль	2540 : 17 : 1	1350 : 1 : 1	63 : 1 : 1

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования установлено, что содержание углерода, азота и фосфора в почве, водорастворимых формах химических элементов и микробной биомассе зависит от действия абиотических факторов иссушения и нагрева. В почве с максимальным влиянием факела (I секция) зафиксировано самое низкое содержание биофильных элементов по сравнению с другими вариантами. Соотношения C : N, C : P и N : P в почве и микробной биомассе показали общую тенденцию к более низким значениям (в 1.5–3 раза) для секции с максимальным воздействием факела. Это означает, что в условиях воздействия стресса почвенное органическое вещество в целом и наиболее активный пул ПОВ (биомасса почвенных микроорганизмов) в частности, наиболее подвержены минерализации. Для водорастворимых форм химических элементов была выявлена противоположная тенденция увеличения при усилении эффекта факела. Это соответствует нашему предположению об усилении минерализации в почве вблизи факела: снижение относительного содержания углерода и азота в составе устойчивых пулов ПОВ происходило параллельно с увеличением относительного содержания C в самых лабильных пулах – водорастворимых. I секция с максимальным тепловым и иссушающим воздействием факела характеризуется более высокими значениями содержания азота и фосфора (2–6 раз, в зависимости от показателя) в хвое и подстилке. Это говорит о том, что при повышенных температурах и иссушении происходит накопление биофильных элементов в надземной биомассе растений сосны. Единственным исключением было содержание азота и фосфора в подстилке, где более высокое значение было при отсутствии или минимальном воздействии факела. Низкое соотношение N : P в подстилке (<26) указывает на возможный дефицит азота для микроорганизмов, что соответствует данным о высоком соотношении C : N в подстилке и почве (76–422 и 18–30 соответственно). Выявлена тенденция к увеличению соотношений C : N и C : P в биомассе растений по мере удаления от факела, а для подстилki – обратная тенденция к уменьшению этих соотношений. Показатели экологической стехиометрии в растительном материале обнаружили устойчивость C : P для древесины и вариабельность для хвои. В целом, так же как и для показателей экологической

стехиометрии в почве, I секция с максимальным стрессом иссушения и нагрева проявила резкие изменения в стехиометрии растительной биомассы и подстилки по сравнению с другими вариантами. Значительное сужение соотношения C : N : P в составе хвои вблизи факела послужило дополнительным фактором усиления минерализации органического вещества в почве, выявленного по сужению C : N : P в составе почвы и микробной биомассы.

Таким образом, рабочая гипотеза о сужении соотношений C : N, C : P и N : P и сопутствующих изменениях в дыхательной и ферментативной активности микробного сообщества почвы при абиотическом стрессе нагрева и иссушения подтвердилась для почвы и почвенной микробной биомассы. Водорастворимые формы химических элементов продемонстрировали обратную тенденцию, вероятно, из-за того, что минерализационно-иммобилизационные превращения органического вещества, приводящие в целом к обеднению устойчивых пулов ПОВ по углероду и азоту, приводили к эффекту обогащения лабильных пулов ПОВ низкомолекулярными растворимыми формами C. I секция с максимальным тепловым и иссушающим воздействием факела показала контрастные свойства для стехиометрических индексов - по сравнению с более удаленными секциями III, VII и контролем. Такие условия эксперимента в лесной экосистеме, как сложившиеся под воздействием факела попутного газа позволяют моделировать и прогнозировать изменения в наземных экосистемах, вызванные глобальным потеплением.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (проект № 14-14-00625-П).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ/REFERENCES

1. Практикум по агрохимии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2001. 689 с. (*Workshop on agrochemistry*, Moscow: Moscow State University, 2001, 689 p. (in Russian)).
2. Шавнин С.А., Юсупов И.А., Артемьева Е.П., Голиков Д.Ю. Влияние повышения температуры среды на формирование наземной растительности вблизи газового факела // Лесной журнал. 2006. № 1. С. 21–28. (Shavnin S.A., Yusupov I.A., Artemieva E.P., Golikov D.Yu. Influence of temperature

increase on the formation of terrestrial vegetation near the gas flare, *Forest Journal*, 2006, No. 1, pp. 21–28. (in Russian))

3. Anejionu O.C.D., Blackburn G.A., Whyat J.D. Satellite survey of gas flares: development and application of a Landsat-based technique in the Niger Delta, *International Journal of Remote Sensing*, 2014, V. 35, pp. 1900–1925.

4. Austin A.T., Yahdjian L., Stark J.M., Belnap J., Porporato A., Norton U., Ravetta D.A. et al. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems, *Oecologia*, 2004, V. 141, pp. 221–235.

5. Beier C., Emmett B.A., Penuelas J., Schmidt I.K., Tietema A., Estiarte M., Gundersen P. et al. Carbon and nitrogen cycles in European ecosystems respond differently to global warming, *Science of the Total Environment*, 2008, V. 407, pp. 692–697.

6. Borken W., Matzner E. Reappraisal of drying and wetting effects on C and N mineralization and fluxes in soils, *Global Change Biology*, 2009, V. 15, pp. 808–824.

7. Brookes P.C., Landman A., Pruden G., Jenkinson D.S. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen : a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil, *Soil Biology & Biochemistry*, 1985, V. 17, pp. 837–842.

8. Canadell J.G., Le Quéré C., Raupach M.R., Field C.B., Buitenhuis E.T., Ciais P., Conway T.J., et al. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, V. 104, pp. 18866–18870.

9. Cheesman A.W., Turner B.L., Reddy K.R. Interaction of phosphorus compounds with anion-exchange membranes : implications for soil analysis, *Soil Science Society of America Journal*, 2010, V. 74, pp. 1607–1612.

10. Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogée J., Allard V., Aubinet M., et al. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003, *Nature*, 2005, V. 437, pp. 529–533.

11. Cleveland C.C., Liptzin D. C : N : P stoichiometry in soil : is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass?, *Biogeochemistry*, 2007, V. 85, pp. 235–252.

12. Cox P.M., Betts R.A., Jones C.D., Spall S.A., Totterdell I.J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model, *Nature*, 2000, V. 408, pp. 184–187.

13. Dijkstra F.A., Pendall E., Morgan J.A., Blumenthal D.M., Carrillo Y., LeCain D.R., Follett R.F., Williams D.G. Climate change alters stoichiometry of phosphorus and nitrogen in a semiarid grassland, *New Phytologist*, 2012, V. 196, pp. 807–815.

14. Elser J.J., Dowling T., Dobberfuhl D.A., O'Brien J. The evolution of ecosystem processes : ecological stoichiometry of a key herbivore in temperate and arctic habitats, *Evolutionary Biology*, 2000a, V. 13, pp. 845–853.
15. Elvidge C.D., Ziskin D., Baugh K.E., Tuttle B.T., Ghosh T., Pack D.W., Erwin E.H., et al. Fifteen year record of global natural gas flaring derived from satellite data, *Energies*, 2009, V. 2, pp. 595–622.
16. Elvidge C.D., Zhizhin M., Baugh K., Hsu F.C., Ghosh T. Methods for global survey of natural gas flaring from Visible Infrared Imaging Radiometer Suite data, *Energies*, 2016, V. 9, doi: 10.3390/en9010014
17. Finzi A.C., Austin A.T., Cleland E.E., Frey S.D., Houlton B.Z., Wallenstein M.D. Responses and feedbacks of coupled biogeochemical cycles to climate change : examples from terrestrial ecosystems, *Frontiers Ecology Environment*, 2011, V. 9, pp. 61–67.
18. Knorr W., Prentice I.C., House J.I., Holland E.A. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming, *Nature*, 2005, V. 433, pp. 298–301.
19. Kreyling J., Beier C. Complexity in Climate Change Manipulation Experiments, *BioScience*, 2013, V. 63, pp. 763–767.
20. Mao R., Chen H.-M., Zhang X.-H., Shi F.-X., Song C.-C. Effects of P addition on plant C : N : P stoichiometry in an N-limited temperate wetland of North-east China, *Science of the Total Environment*, 2016, V. 559, pp. 1–6.
21. Nguyen T.T., Marschner P. Soil Respiration, Microbial Biomass and Nutrient Availability in Soil After Addition of Residues with Adjusted N and P Concentrations, *Pedosphere*, 2017, V. 27, pp. 76–85.
22. Heimann M., Reichstein M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks, *Nature*, 2008, V. 451, pp. 289–292.
23. Sardans J., Penuelas J., Ogaya R. Drought-induced changes in C and N stoichiometry in a *Quercus ilex* Mediterranean forest, *Forest Science*, 2008, V. 54, pp. 513–522.
24. Sardans J., Penuelas J. The role of plants in the effects of global change on nutrient availability and stoichiometry in the plant-soil system, *Plant Physiology*, 2012, V. 160, pp. 1741–1761.
25. Sasaki T., Yoshihara Y., Jamsran U., Ohkuro T. Ecological stoichiometry explains larger-scale facilitation processes by shrubs on species coexistence among understory plants, *Ecological Engineering*, 2010, V. 36, pp. 1070–1075.
26. Setia R., Verma S.L., Marschner P. Measuring microbial biomass carbon by direct extraction – Comparison with chloroform fumigation-extraction, *European Journal of Soil Biology*, 2012, V. 53, pp. 103–106.
27. Sharma A., Wang J., Lennartson E.M. Intercomparison of MODIS and VIIRS fire products in Khanty-Mansiysk Russia : Implications for characterizing gas flaring from space, *Atmosphere*, 2017, V. 8, [https : //doi.org/10.3390/atmos8050087](https://doi.org/10.3390/atmos8050087).

Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2018. Вып. 95.
Dokuchaev Soil Bulletin, 2018, 95

28. Sterner R.W., Elser J.J. *Ecological stoichiometry : the biology of elements from molecules to the biosphere*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 2002, 439 p.

29. Vance E.D., Brookes P.C., Jenkinson D.S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C, *Soil Biology & Biochemistry*, 1987, V. 19, pp. 703–707.

30. Xu X., Thornton P.E., Post W.M. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems, *Global Ecology and Biogeography*, 2013, V. 22, pp. 737–749.

31. Yang Y., Wang G., Yang L., Guo J. Effects of drought and warming on biomass, nutrient allocation, and oxidative stress in *Abies fabri* in eastern Tibetan Plateau, *Journal of Plant Growth Regulation*, 2013, V. 32, pp. 298–306.

32. Yevdokimov I., Larionova A., Blagodatskaya E. Microbial immobilisation of phosphorus in soils exposed to drying-rewetting and freeze-thawing cycles, *Biology and Fertility of Soils*, 2016, V. 52, pp. 685–696.

33. Yevdokimov I.V., Yusupov I.A., Larionova A.A., Bykhovets S.S., Glagolev M.V., Shavnin S.A. Thermal Impact of Gas Flares on the Biological Activity of Soils, *Eurasian Soil Science*, 2017, V. 50, pp. 1455–1462.

34. Zechmeister-Boltenstern S., Keiblinger K.M., Mooshammer M., Penuelas J., Richter A., Sardans J., Wanek W. The application of ecological stoichiometry to plant–microbial–soil organic matter transformations, *Ecological Monographs*, 2015, V. 85, pp. 133–155.

35. Zhang X.-Z., Shen Z.-H., Fu G. A meta-analysis of the effects of experimental warming on soil carbon and nitrogen dynamics on the Tibetan Plateau, *Applied Soil Ecology*, 2015, V. 87, pp. 32–38.

CHANGES IN C : N : P RATIOS IN PLANT BIOMASS, SOIL AND SOIL MICROBIAL BIOMASS DUE TO THE WARMING AND DESSICATION EFFECT OF FLARING

**D. M. Dudareva^{1,*}, A. K. Kvitkina¹,
I. A. Yusupov², I. V. Yevdokimov¹**

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, ul. Institutskaya 2, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia*

²*Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia, 620144, Yekaterinburg, st. March 8, 202a*

*e-mail: darya_dudareva@mail.ru

Received 12.09.2018, Revised 17.10.2018, Accepted 15.11. 2018

Climate warming results in significant changes in the structure and functioning of terrestrial ecosystems. The ecosystems situated near oil-well gas flares may be used as model ones for studying warming effect on soil and vegetation. By contrast to regular manipulation experiments where ecophysiological factors are modified or controlled artificially, we used anthropogenically affected conditions caused by the gas flaring. Our research was aimed to assess the warming and desiccation effect on the stoichiometric ratios of the principle nutrients (C : N : P) in pine phytomass, soil and soil microbial biomass. Soil organic matter (SOM) and dying microbial biomass were found to be exposed to the increased rate of mineralization under conditions of the abiotic stress. In addition, the decrease of relative C content in sustainable SOM pools occurred along with the increase of C content in the most labile water-soluble pools. Accelerated SOM mineralization decreasing C : N with respect to phosphorus ratio in soil and soil microbial biomass was sufficiently intensified by the decrease in C : N : P in pine needles. Thus, studying changes in stoichiometric ratios of biophylic elements as affected by abiotic factors seems to be prospective and promising methodological approach for predicting terrestrial ecosystem transformations under global climate changes.

Keywords: ecological stoichiometry, global changes, mineralization

Ссылки для цитирования

Дударева Д. М., Квиткина А. К., Юсупов И. А., Евдокимов И. В. Изменение соотношения C:N:P в составе фитомассы, почвы и биомассы почвенных микроорганизмов при нагревающем и иссушающем воздействии факела попутного газа // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2018. Вып. 95. С. 71-89. doi: 10.19047/0136-1694-2018-95-71-89

For citation:

Dudareva D.M., Kvitkina A.K., Yusupov I.A., Evdokimov I.V. Changes in C : N : P ratios in plant biomass, soil and soil microbial biomass due to the warming and dessication effect of flaring, Dokuchaev Soil Bulletin, 2018, V. 95, pp. 71-89. doi:10.19047/0136-1694-2018-95-71-89