

УДК 631.427

МИКРОБНОЕ ДЫХАНИЕ ПОЧВ ПОДТАЙГИ И ЛЕСОСТЕПИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ: ПОЛЕВОЙ И ЛАБОРАТОРНЫЙ ПОДХОДЫ

© 2020 г. Н. Д. Ананьева^{a, *}, С. В. Сушко^{a, b, c}, К. В. Иващенко^{a, b}, В. И. Васенев^b^aИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, 2, Пущино, Московская область, 142290 Россия^bРоссийский университет дружбы народов, Аграрно-технологический институт,
ул. Миклухо-Маклая, 8/2, Москва, 117198 Россия^cАгрофизический научно-исследовательский институт,
Гражданский пр-т, 14, Санкт-Петербург, 195220 Россия

*e-mail: ananyeva@rambler.ru

Поступила в редакцию 10.02.2020 г.

После доработки 21.04.2020 г.

Принята к публикации 27.04.2020 г.

Проведена проверка лабораторной экспресс-оценки микробного дыхания почвы для его прогнозирования в естественных условиях. Микробное дыхание почв подтайги (смешанный лес, луг) и лесостепи (широколиственный лес, целинная степь) измеряли ежемесячно с мая по октябрь в полевых ($M_{\text{поле}}$) и лабораторных ($M_{\text{лаб}}$) условиях. Величину $M_{\text{поле}}$ определяли методом субстрат-индуцированного дыхания, $M_{\text{лаб}}$ – традиционной оценкой базального дыхания почвы (верхний слой 0–10 см) при 22°C и 60% полной влагоемкости. Вклад $M_{\text{поле}}$ в почвенную эмиссию CO_2 подтайги и лесостепи за наблюдаемый период составил 25–85 и 41–88% соответственно. $M_{\text{поле}}$ и $M_{\text{лаб}}$ обеих подзон изменялись в 50% наблюдений для подтайги и 20% – лесостепи. Важно, что средние за вегетационный сезон величины $M_{\text{поле}}$ и $M_{\text{лаб}}$ не различались значимо для всех изученных экосистем. Полученные результаты демонстрируют возможность использования лабораторных измерений микробного дыхания почвы в течение вегетационного периода для целей аппроксимации и прогноза этого процесса в полевых условиях для различных экосистем.

Ключевые слова: почвенная эмиссия CO_2 , разделение на составляющие потоки, субстрат-индуцированное дыхание, прогнозная оценка

DOI: 10.31857/S0032180X20100044

ВВЕДЕНИЕ

Микробное дыхание почвы – процесс минерализации почвенного органического вещества разными группами микроорганизмов: микроскопические грибы, бактерии, археи и простейшие [10]. Микробное дыхание почвы наряду с дыханием корней растений является основным составляющим почвенной эмиссии CO_2 (ЭМ_{CO_2}), обеспечивая крупнейший поток этого газа из наземных экосистем в атмосферу [28]. Именно микробное дыхание является ключевым показателем для оценки почвы как источника или стока атмосферного CO_2 [24]. Кроме того, существует опасение, что глобальное потепление климата может привести к микробному разложению больших запасов почвенного органического вещества и усилить парниковый эффект [12, 18]. В модельных

экспериментах показано, что отклик микробного дыхания почвы на климатические изменения может различаться для разных биомов, экосистем и типов почв [21]. Поэтому для региональных оценок баланса углерода и моделирования его динамики важно знать точную величину микробного дыхания для разных почв и экосистем.

Прямое измерение микробного дыхания почвы в полевых условиях ($M_{\text{поле}}$) сопряжено с разделением общей ЭМ_{CO_2} на составные потоки. Существующие для этой цели подходы связаны в основном с механическим исключением корней растений (метод интеграции компонентов, применение корнеизолирующих материалов), прекращением поступления в них свежих фотоассимилятов (надрезание корней или флоэмы, затенение) и использованием изотопов [24, 29].

Однако перечисленные методы имеют ряд теоретических и технических недостатков, связанных с нарушением структуры почвы, частичным угнетением или исключением ризомикробного дыхания, трудоемкостью их выполнения, высокой стоимостью масс-спектрометрического оборудования и изотопно-меченых субстратов, что и ограничивает их широкое использование [11, 24]. В качестве альтернативного подхода для разделения ЭМ_{CO₂} на микробную и корневую составляющие можно рассматривать технику субстрат-индуцированного дыхания (СИД), которую впервые предложили Паников с соавт. [8]. Ее сущность связана с дыхательным откликом почвенных микроорганизмов на внесение в почву глюкозы и отсутствием такового для корней растений. Основными преимуществами подхода являются: минимальное нарушение почвы, учет ризомикробного дыхания, применимость для разных экосистем, низкая стоимость и воспроизводимость [23, 24]. Вместе с тем прямое определение МД_{поле} методом СИД является трудоемким процессом, что ограничивает количество наблюдений и масштаб исследования.

Микробное дыхание почвы, измеренное в лабораторных условиях (базальное дыхание), позиционировали как МД_{лаб}. Его величину обычно определяют в почвенных образцах (корни удалены) при оптимальных для микробной активности гидротермических условиях [20]. Техника измерения МД_{лаб} легко воспроизводима и позволяет оценивать большое количество почвенных образцов за короткий промежуток времени, что особенно важно в региональных исследованиях [1, 34, 35]. Показатель МД_{лаб} рассматривают как индикатор качества почвы, он включен во многие европейские программы экологического мониторинга наземных экосистем [13, 25]. Поэтому в настоящее время имеется обширный массив данных о пространственном варьировании МД_{лаб} почв разных биоклиматических регионов. Однако вопросы, связанные с корреляцией этих величин с таковыми МД_{поле}, а также правомерности их использование в балансовых расчетах углерода, остаются открытыми. В настоящее время в научной литературе крайне мало исследований, направленных на оценку взаимосвязи полевых и лабораторных измерений микробного дыхания [2, 14].

В нашем исследовании проведено измерение почвенного микробного дыхания в полевых и лабораторных условиях для разных экосистем (лесной и травянистой), растительных подзон (подтайги и лесостепи) и почв (дерново-подзолистой и чернозема) в течение вегетационного сезона, и оценена взаимосвязь между их величинами. Проверили следующие гипотезы: 1) микробное дыхание обеспечивает не менее половины общего дыхания почвы в течение вегетационного сезона, 2) отсутствие значимых различий между величинами

микробного дыхания, измеренного в полевых и лабораторных условиях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Локализация и характеристика объектов исследования. Объекты исследования расположены в подтаежной (Московская область; Московский аграрный университет им. К.А. Тимирязева; 55°50' N, 37°33' E) и лесостепной (Курская область; Центрально-Черноземный биосферный заповедник; 51°34' N, 36°05' E) растительных подзонах европейской части России. В каждой подзоне выбраны две экосистемы: смешанный лес и луг (подтайга), широколиственный лес и целинная степь (лесостепь). Климат изученных территорий является умеренно континентальным [31] со среднегодовой температурой воздуха 5.0 и 5.7°C и количеством осадков 696 и 570 мм для подтайги и лесостепи соответственно (данные метеостанций университета и заповедника). Почву изученных экосистем подтайги и лесостепи диагностировали как дерново-подзолистую (Albic Retisols) и чернозем типичный (Haplic Chernozems) [16]. Некоторые химические, физические и микробиологические свойства изученных почв представлены в табл. 1. В древостое смешанного леса подтайги доминировали сосна (*Pinus sylvestris*), дуб (*Quercus robur*), липа (*Tilia cordata*) и клен (*Acer platanoides*) возрастом около 60–70 лет. Изученный луг был представлен косым участком (два раза за вегетационный сезон), в травостое которого преобладали тимофеевка (*Phleum pratense*), овсяница (*Festuca rubra*) и мятлик (*Poa pratensis*). В лесостепи широколиственный лес был представлен преимущественно дубом (*Quercus robur*) и кленом (*Acer campestre*), возраст которых составлял около 80 лет. Изученный участок целинной степи имел “абсолютно заповедный режим” (без кошения и выпаса) на протяжении последних 75 лет, в его растительном покрове доминировали вейник (*Calamagrostis epigeios*), райграсс (*Arrhen atherumelatus*) и кострец (*Bromopsis riparia*).

В каждой экосистеме были выбраны две площадки (1 × 1 м) на расстоянии 5 м друг от друга, на которых в течение вегетационного периода (май–октябрь 2015 г.) измеряли скорость ЭМ_{CO₂} и МД_{поле}. Дату измерения для каждого месяца выбирали случайным образом (в основном в начале месяца в лесостепи, в конце – в подтайге). Одновременно с измерением МД_{поле} регистрировали температуру и влажность почвы в верхнем слое 0–10 см. Затем из этого слоя на каждой площадке отбирали смешанный образец почвы (метод конверта) для последующего определения МД_{лаб}. В почвенных образцах, отобранных в июле, определяли химические и физические показатели, содержание микробной биомассы. Свежеотбран-

Таблица 1. Химические, физические и микробиологические свойства почв (0–10 см, $n = 2$), их эмиссия CO_2 (ЭМ_{CO_2} ; май–октябрь 2015 г., $n = 12$) в разных экосистемах подтайги и лесостепи, среднее \pm стандартное отклонение

Экосистема	$C_{\text{общ}}, \%$	C/N	$\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$	$C_{\text{мик}},$ мкг С/г	$\text{ЭМ}_{\text{CO}_2},$ г $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{сут})$	$\rho,$ г/см ³	Песок	Суг- линок	Глина
Подтайга									
Лес смешанный	2.5 ± 0.6	13.8 ± 0.8	4.7 ± 0.1	433 ± 194	17.4 ± 8.5	0.95	50.5	43.2	6.3
Луг	2.3 ± 1.1	11.6 ± 0.4	5.4 ± 0.1	501 ± 139	35.5 ± 3.9	1.10	51.3	40.2	8.5
Лесостепь									
Лес широколиственный	4.7 ± 0.0	13.0 ± 0.4	6.3 ± 0.3	1324 ± 256	15.9 ± 2.4	0.93	30.3	59.5	10.2
Степь	5.2 ± 0.1	11.9 ± 0.1	6.3 ± 0.4	1431 ± 275	21.3 ± 0.3	0.93	26.7	64.0	9.3

Примечание. $C_{\text{общ}}$ – общий углерод; $C_{\text{мик}}$ – углерод микробной биомассы; ρ – плотность почвы; песок – размер частиц 0.05–2.0 мм; суглинок – 0.002–0.05 мм; глина – менее 0.002 мм.

ные образцы почвы просеивали (ячейки 2 мм) и делили на две части, одну из которых хранили при 4°C не более двух недель до использования в микробиологических анализах [19]. Другую часть высушивали до воздушно-сухого состояния (22°C) и использовали в физико-химических анализах.

Определение микробного дыхания почвы в полевых условиях. Величину $\text{МД}_{\text{поле}}$ определяли техникой СИД, основанной на сравнении почвенной ЭМ_{CO_2} с добавлением глюкозы и без таковой [8, 15]. В настоящем исследовании использовали модифицированный нами вариант метода СИД, согласно которому в почву на глубину 10 см врезаются четыре пластиковых “воротника-основания” (Ø 20 см) на расстоянии друг от друга не более 10 см (рис. 1). В двух воротниках содержится ненарушенная почва (с корнями), в двух других – нарушенная (корни удалены просеиванием, ячейки 3 мм). Подготовленная таким образом почва оставляется не менее чем на 24 ч, чтобы минимизировать избыточное образование CO_2 . Затем в почву двух воротников (ненарушенную и нарушенную) добавляли воду, а двух других (ненарушенную и нарушенную) – водный раствор глюкозы (5 мг/г почвы). Объем жидкости, равномерно промачивающий слой почвы не менее чем на 10 см, определяли в предварительных экспериментах. Для наших объектов исследования такой объем жидкости составил 0.6–1.0 л. Концентрацию глюкозы, обеспечивающую наибольшее СИД при температуре от 4 до 22°C, также определяли в предварительных экспериментах. Измерение ЭМ_{CO_2} с поверхности почвы каждого воротника выполняли через 4 ч после внесения в нее воды или раствора глюкозы. Величину $\text{МД}_{\text{поле}}$ (г $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{сут})$) ненарушенной и увлажненной водой почвы рассчитывали согласно формуле:

$$\text{МД}_{\text{поле}} = (\text{ГЛ} - \text{В})_{\text{НН}} / \left(\frac{\text{ГЛ}_{\text{Н}}}{\text{В}_{\text{Н}}} \times \frac{(\text{ГЛ} - \text{В})_{\text{НН}}}{(\text{ГЛ} - \text{В})_{\text{Н}}} \right), \quad (1)$$

где ГЛ – эмиссия CO_2 почвы с глюкозой; В – эмиссия CO_2 почвы с водой; НН – ненарушенная почва; Н – нарушенная почва. В уравнении (1) отношение $\text{ГЛ}_{\text{Н}}/\text{В}_{\text{Н}}$ характеризует дыхательный отклик почвенных микроорганизмов на внесение глюкозы, $(\text{ГЛ} - \text{В})_{\text{НН}}/(\text{ГЛ} - \text{В})_{\text{Н}}$ – нарушение почвы в результате исключения корней. Вклад микробного дыхания в эмиссии CO_2 ненарушенной увлажненной водой почвы рассчитывали как отношение $\text{МД}_{\text{поле}}/\text{В}_{\text{Н}} \times 100\%$.

Скорость ЭМ_{CO_2} с поверхности почвы воротников измеряли методом закрытой камеры с использованием инфракрасного газового анализатора LI-820 (Li-Cor Inc., USA). Для этого пластиковую камеру (объем 4.7 л) герметично устанавливали на воротник и соединяли с анализатором. Перемещение воздуха в камере обеспечивали вентилятором, а его циркуляцию между камерой и анализатором – насосом. Концентрацию CO_2 в воздухе камеры регистрировали каждую секунду в течение 90 с. Скорость ЭМ_{CO_2} (мкмоль/м² с) рассчитывали по формуле:

$$\text{ЭМ}_{\text{CO}_2} = \frac{VP}{RST} \times \frac{\partial C}{\partial t}, \quad (2)$$

где V – объем камеры, м³; P – давление воздуха в камере, Па; R – универсальная газовая постоянная (8.314 м³ Па/(К моль)); S – площадь поверхности почвы, м²; T – температура воздуха в камере (К); $\partial C/\partial t$ – изменение концентрации CO_2 в воздухе камеры в единицу времени (мкмоль/(моль с)). В расчет включали только начальное линейное увеличение концентрации CO_2 в воздухе камеры. Конечную скорость ЭМ_{CO_2} выражали в весовых единицах (г $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{сут})$) с учетом молярного веса CO_2 . Температуру почвы измеряли датчиком Checktemp (разрешение 0.1°C, точность $\pm 0.3^\circ\text{C}$; Hanna Instruments, Германия). Объемную влажность почвы (%) регистрировали датчиком SM300 (раз-

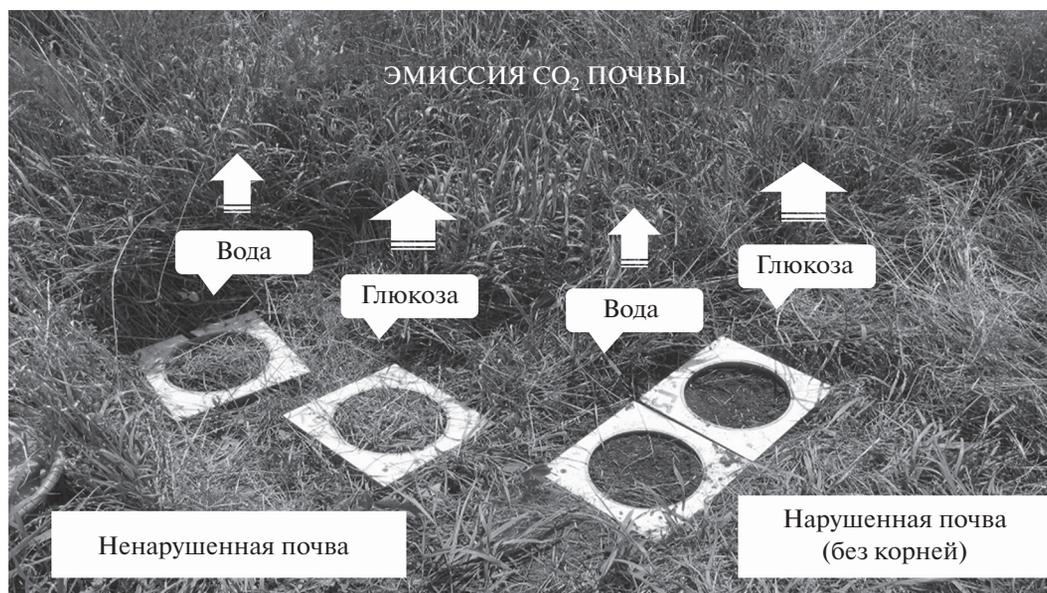


Рис. 1. Схема разделения почвенной эмиссии CO₂ на ее микробную и корневую составляющие в полевых условиях методом субстрат-индуцированного дыхания.

решение 1 мВ, точность ±0.00013 мВ; Delta-T Devices Ltd., Великобритания), соединенным со считывающим устройством HH2.

Химические и физические свойства почвы. Содержание общего углерода и азота в почве (C_{общ}, N_{общ}, навеска 0.002 г) определяли методом ИК-спектроскопии после кислородного сжигания образца (1100°C; анализатор CHNS-932 LECO Corp., США), затем рассчитывали отношение C/N. Значение pH (почва : вода 1 : 2.5) измеряли потенциометрическим методом (Sartorius Basic Meter PB-11, Германия). Для определения плотности почвы (г/см³) отбирали образец верхнего 10 см слоя с помощью металлического цилиндра (500 см³, естественное сложение почвы не нарушали), высушивали до абсолютно сухого состояния (105°C, 8 ч) и взвешивали. Гранулометрический состав почвы определяли методом пипетки с последующей дифференциацией ее частиц: глина (<0.002 мм), суглинков (0.002–0.05 мм) и песок (0.05–2.0 мм).

Микробиологический анализ почвы. Содержание углерода микробной биомассы (C_{мик}) почвы измеряли методом СИД, основанном на регистрации наибольшего первоначального продуцирования CO₂ почвенными микроорганизмами после внесения глюкозы [9]. Навеску почвы (2 и 1 г для дерново-подзолистой и чернозема) помещали в стеклянный флакон (15 мл) и добавляли по каплям раствор глюкозы (0.1 мл/г, 5 мг глюкозы/г), герметично закрывали и инкубировали при 22°C в течение 3.5–4.0 ч. За этот период в почве происходит окисление и соокисление глюкозы почвенными микроорганизмами, исключая ее

потребление для их роста. После инкубации флакона с почвой отбирали шприцем образец воздуха, который вводили в газовый хроматограф для измерения в нем концентрации CO₂ (детектор по теплопроводности, Кристаллюкс 4000М, Россия). Скорость СИД (мкл CO₂/(г ч)) рассчитывали с учетом концентрации CO₂, объема газовой фазы флакона, навески почвенного образца и времени его инкубации. Содержание C_{мик} (мкг С/г почвы) определяли по формуле: СИД × 40.04 + 0.37 [9].

Величину МД_{лаб} измеряли как базальное дыхание почвы с использованием газовой хроматографии [20]. Анализ выполняли аналогично технике определения СИД, только вместо раствора глюкозы в почву вносили дистиллированную воду (0.1 мл/г) и инкубировали 24 ч при 22°C. Скорость МД_{лаб} (мкг CO₂/(г ч)) рассчитывали согласно ISO 16072:2002–Section 5.5.6 [20]. Затем величину МД_{лаб} выражали на единицу площади почвы (м²), принимая во внимание объемный вес ее верхнего слоя 0–10 см:

$$МД_{лаб} = МД_{лаб}^* \times 10^{-3} V \rho \times 24, \quad (3)$$

где МД_{лаб} и МД_{лаб}^{*} – микробное дыхание почвы (г CO₂/(м² сут) и мкг CO₂/(г ч) соответственно); 10⁻³ – пересчет мкг в г CO₂; V – объем верхнего слоя 0–10 см почвы площадью 1 м² (10⁵ см³); ρ – плотность верхнего слоя 0–10 см почвы (г/см³); 24 – пересчет часов в сутки.

Образцы почвы для измерения МД_{лаб} и C_{мик} предварительно инкубировали (50–60% полной

влажностности, 22°C, 7 сут), чтобы исключить избыточное образование CO₂ в результате ее просеивания и реувлажнения [13].

Статистический анализ данных. Пространственное и временное варьирование МД_{поле} и МД_{лаб} изученных почв оценивали коэффициентом вариации (CV, %), который рассчитывали как отношение стандартного отклонения к среднему. В качестве пространственного варьирования МД_{поле} (или МД_{лаб}) рассматривали различие этого процесса между двумя экспериментальными площадками каждой экосистемы на момент измерения. Временное варьирование определяли как изменчивость МД_{поле} (или МД_{лаб}) в течение наблюдаемого вегетационного периода для каждой экосистемы. Величины МД_{поле} и МД_{лаб} каждого срока наблюдения считали сопоставимыми, если различие их средних для двух экспериментальных площадок экосистемы было меньше или равно их стандартному отклонению: $\sqrt{(\text{среднее МД}_{\text{поле}} - \text{среднее МД}_{\text{лаб}})^2} \leq \text{ст. откл. МД}_{\text{поле}} \text{ или } \text{МД}_{\text{лаб}}$. Значимость различий между среднесезонными значениями МД_{поле} и МД_{лаб} каждой экосистемы определяли парным *t*-критерием Стьюдента. Соответствие экспериментальных данных нормальному распределению проверяли критерием Шапиро–Уилка ($P > 0.05$). Зависимость МД_{поле} от температуры и влажности почвы за наблюдаемый вегетационный период оценивали простым регрессионным анализом. При этом характер такой связи (линейная или нелинейная зависимость) определяли графически, а качество регрессионного уравнения – коэффициентом детерминации (R^2). Выполняли анализ остатков регрессии: проверяли их на соответствие нормальному распределению и однородность дисперсий. Статистический анализ и визуализация экспериментальных данных выполняли в программной среде R 3.5.0 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика почв. Дерново-подзолистая почва изученных экосистем подтайги отличалась от чернозема лесостепи меньшим содержанием $C_{\text{общ}}$, $C_{\text{мик}}$, значением рН и более легким гранулометрическим составом (табл. 1). В травянистых экосистемах изученных почв отношение C/N оказалось ниже по сравнению с соответствующими лесными, а ЭМ_{CO₂} – выше. Плотность почвы верхнего слоя 0–10 см изученных экосистем двух растительных подзон была близка 1 г/см³.

Температура верхнего слоя 0–10 см почвы за наблюдаемый вегетационный период изменялась от 6 до 20°C в подтайге и от 5 до 22°C в лесостепи (рис. 2). В обеих подзонах температура почвы лес-

ных экосистем была в среднем на 2°C ниже по сравнению с травянистыми (13 и 14°C для смешанного и широколиственного лесов; 15 и 16°C для луга и степи). Влажность почвы подтайги и лесостепи за наблюдаемый период изменялась в близком диапазоне: 9–38 и 11–35% соответственно. В обеих подзонах влажность почвы лесных экосистем в среднем на 2–5% превышала таковую травянистых (27% – смешанный и широколиственный лес; 25 и 22% – луг и степь).

Вклад микробного дыхания в почвенную эмиссию CO₂. Временное варьирование вклада МД_{поле} в ЭМ_{CO₂} изученных экосистем показано на рис. 3. В подтайге его величина составила 29–72 и 25–82% для леса и луга соответственно. При этом высокий вклад МД_{поле} (>50%) отмечали в течение длительного периода (июнь–октябрь) для леса, и, напротив, короткого (сентябрь–октябрь) – для луга. В лесостепи вклад МД_{поле} в ЭМ_{CO₂} леса и степи составил 69–88 и 41–74% соответственно. Его величину, превышающую 50%, регистрировали в лесу в течение всего наблюдаемого периода, на лугу – только в июле, августе и октябре. Следует отметить, что в обеих растительных подзонах вклад МД_{поле} в ЭМ_{CO₂} лесных экосистем был выше (в среднем 60 и 79%, смешанный и широколиственный лес), чем травянистых (46 и 52%, луг и степь).

Микробное дыхание почвы: полевое и лабораторное измерения. Микробное дыхание дерново-подзолистой почвы подтайги, измеренное в полевых и лабораторных условиях в течение вегетационного периода, показано на рис. 4. В смешанном лесу диапазон значений МД_{поле} оказался более узким по сравнению с МД_{лаб} (2.2–8.5 и 3.5–18.6 г CO₂/(м² сут) соответственно). Кроме того, временное варьирование МД_{поле} было меньше (CV = 26%) такового МД_{лаб} (CV = 46%). Оказалось, что в смешанном лесу величины МД_{поле} и МД_{лаб} были близки в первой половине вегетационного периода (май–июль) и различались почти в три раза – во второй (август–октябрь). Пространственное варьирование МД_{поле} и МД_{лаб} было также сопоставимо в мае–июле (CV = 17–39 и 11–26%), но заметно различалось – в августе–октябре (44–48 и 29–64%). На лугу диапазон значений МД_{поле} и МД_{лаб} за наблюдаемый период оказался весьма близким: 7.1–20.8 и 4.6–16.9 г CO₂/(м² сут) соответственно. Причем, их временное варьирование было также сопоставимым (CV = 28 и 36%, МД_{поле} и МД_{лаб}). Интересно отметить, что величины почвенного микробного дыхания луга, полученного двумя подходами, в мае–июне различались в 2–3 раза, а в остальные сроки (июль–сентябрь) – были почти одинаковыми. Пространственное варьирование МД_{поле} изученного луга почти вдвое

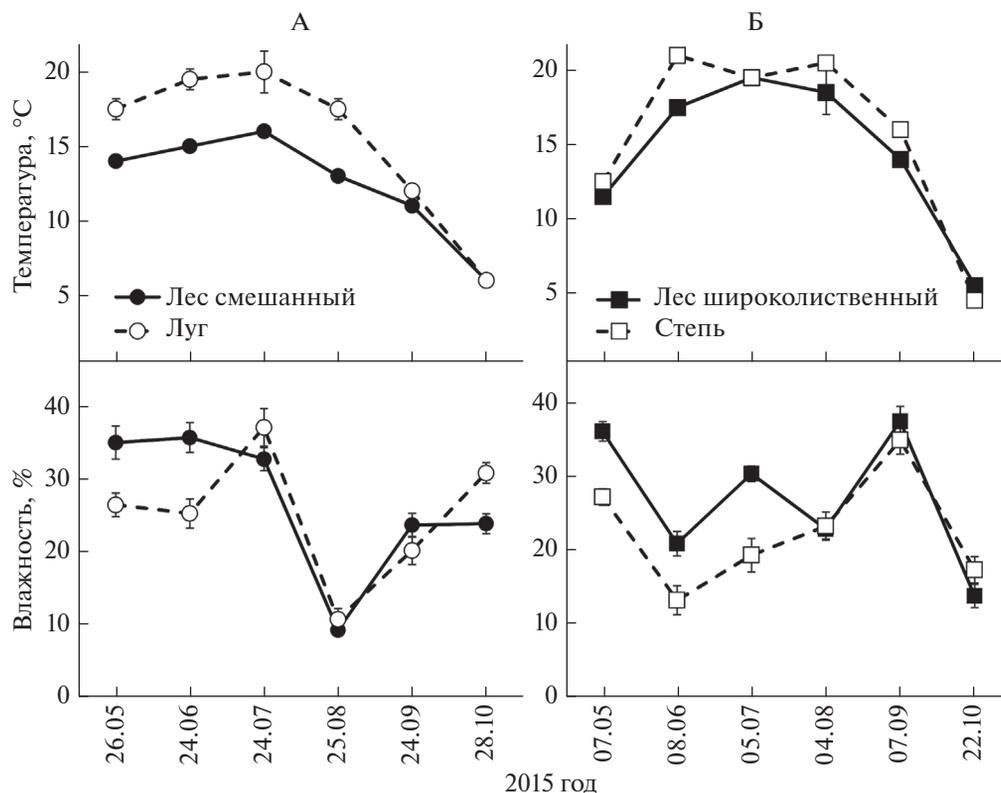


Рис. 2. Временная динамика температуры и влажности почвы (слой 0–10 см) в подтайге (А) и лесостепи (Б). Значения представлены как среднее ± стандартное отклонение ($n = 2$) для каждого срока измерения.

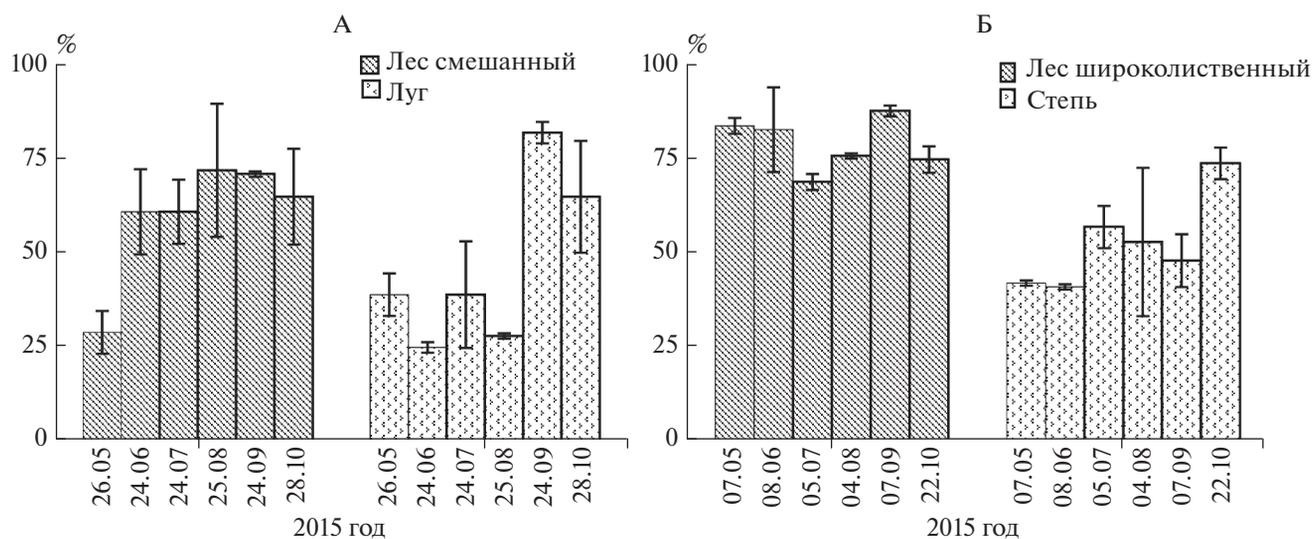


Рис. 3. Вклад микробного дыхания в почвенную эмиссию CO₂ подтайги (А) и лесостепи (Б) в течение вегетационного периода. Значения представлены как среднее ± стандартное отклонение ($n = 2$) для каждого срока измерения.

превышало таковое $МД_{\text{лаб}}$ ($CV = 5–43$ и $3–28\%$). Следует отметить, что значения $МД_{\text{поле}}$ и $МД_{\text{лаб}}$ в экосистемах подтайги были сопоставимы в 50% наблюдений (три измерения из шести для каждой экосистемы). Однако для другой половины на-

блюдений величины $МД_{\text{поле}}$ были существенно ниже (смешанный лес) или выше (луг) соответствующих $МД_{\text{лаб}}$.

Результаты полевого и лабораторного измерений микробного дыхания чернозема лесостепи

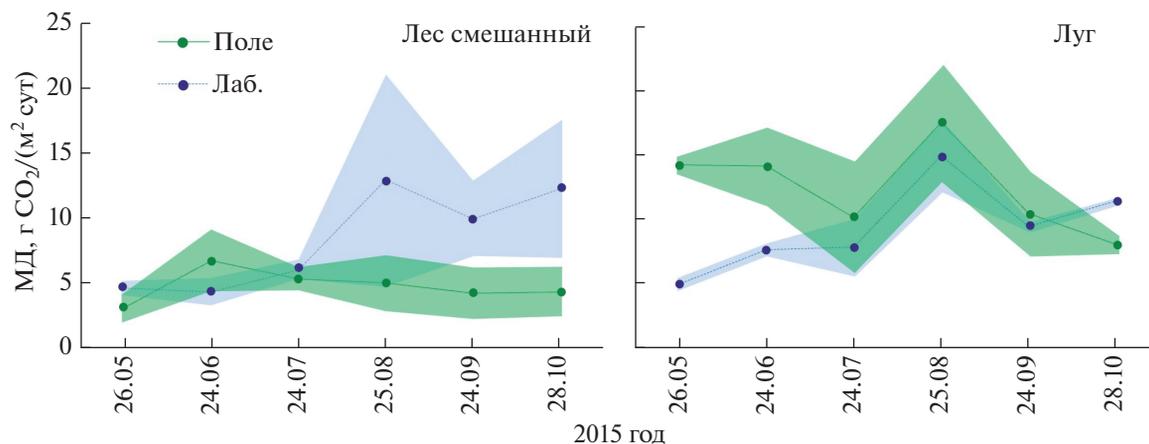


Рис. 4. Микробное дыхание дерново-подзолистой почвы подтайги, измеренное в полевых и лабораторных условиях, в течение вегетационного периода. Точкой обозначено среднее значение ($n = 2$) для каждого срока наблюдения, цветная область – стандартное отклонение.

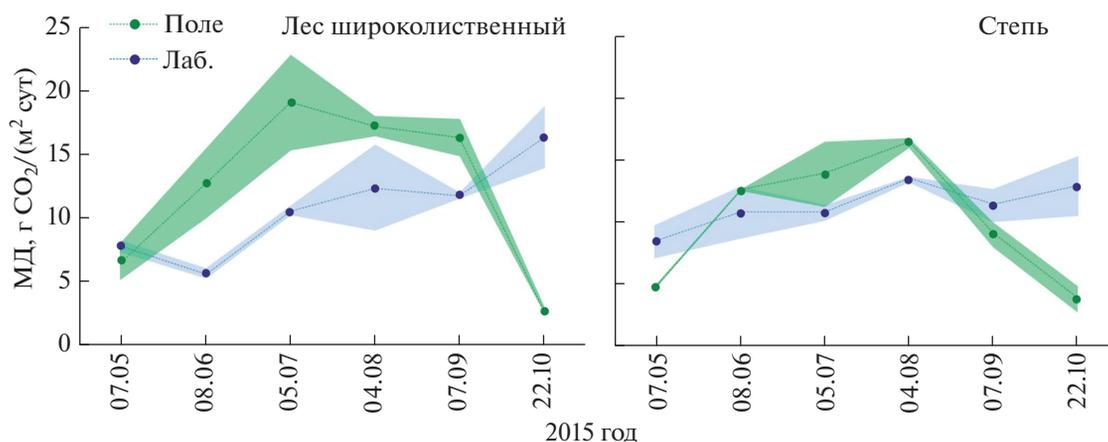


Рис. 5. Микробное дыхание чернозема лесостепи, измеренное в полевых и лабораторных условиях в течение вегетационного периода. Точкой обозначено среднее значение ($n = 2$) для каждого срока наблюдения, цветная область – стандартное отклонение.

показаны на рис. 5. В широколиственном лесу $MD_{\text{поле}}$ и $MD_{\text{лаб}}$ за наблюдаемый период составили 2.4–21.7 и 5.2–17.9 г $CO_2/(m^2 \text{ сут})$ соответственно. При этом временное варьирование полевых и лабораторных экспериментальных данных заметно различалось ($CV = 53$ и 35%), а пространственное было почти одинаковым ($CV = 7–23$ и $7–28\%$). Величина $MD_{\text{поле}}$ широколиственного леса была сопоставима с таковой $MD_{\text{лаб}}$ только в мае, с июня по сентябрь она была в 1.4–2.0 раза выше, а в октябре, напротив, – в 6 раз ниже. В степи диапазон значений $MD_{\text{поле}}$ за наблюдаемый период был почти вдвое шире такового $MD_{\text{лаб}}$ (2.9–16.6 и 7.5–14.6 г $CO_2/(m^2 \text{ сут})$). Причем, временное варьирование $MD_{\text{поле}}$ и $MD_{\text{лаб}}$ различалось в большей степени ($CV = 50$ и 16%), чем пространственное ($CV = 1–34$ и $2–19\%$). В степи величина $MD_{\text{поле}}$

была сопоставима с $MD_{\text{лаб}}$ только в июне, в другие сроки наблюдения она оказалась либо в 1.3–3.3 раза ниже (май, сентябрь, октябрь), либо в 1.2–1.3 раза выше (июль, август). Таким образом, в лесостепи результаты полевого и лабораторного измерения микробного дыхания почвы оказались сопоставимыми только в одном из шести наблюдений, что соответствует примерно 20% уровню вероятности.

Далее оценили влияние температуры и влажности почвы на варьирование $MD_{\text{поле}}$, а таковое для $MD_{\text{лаб}}$ (оптимальные гидротермические условия) не рассматривали. Оказалось, что величина $MD_{\text{поле}}$ подтайги слабо зависела от гидротермических условий, однако для лесостепи она сильно зависела от температуры и слабо – от влажности почвы (табл. 2).

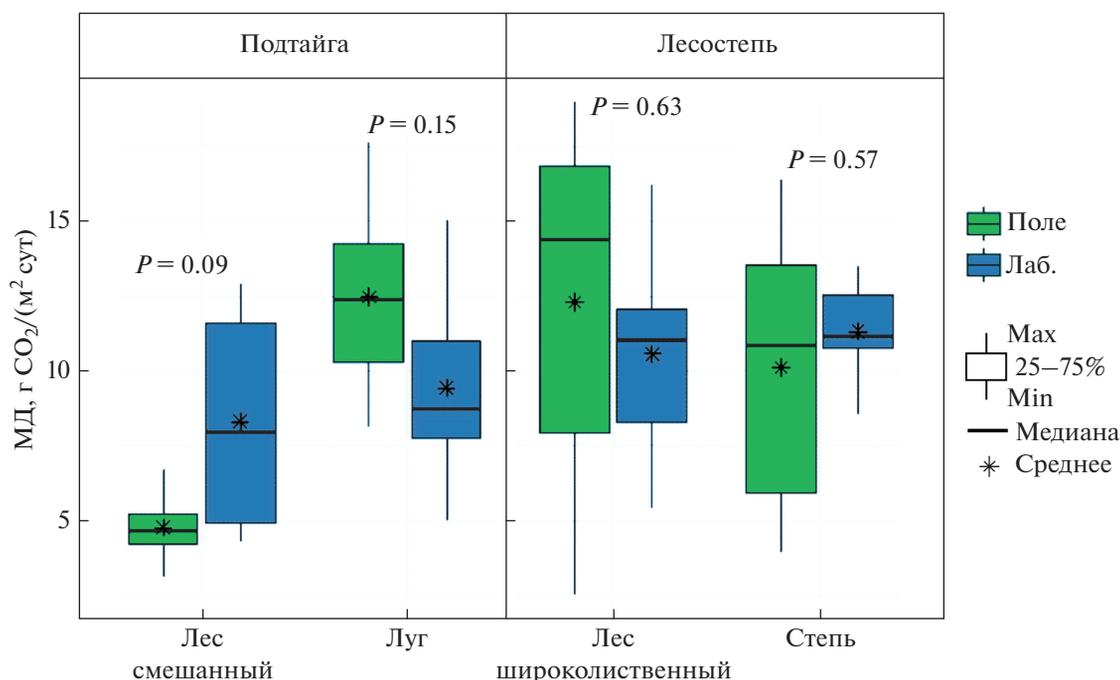


Рис. 6. Микробное дыхание почв подтайги и лесостепи за вегетационный период (май–октябрь 2015, $n = 6$), измеренное в полевых и лабораторных условиях.

Следующий этап интерпретации данных связан с проверкой возможности использования лабораторного подхода для аппроксимации и прогнозирования среднесезонной величины $MD_{поле}$ изученных экосистем. Оказалось, что средние $MD_{поле}$ и $MD_{лаб}$ за вегетационный период не различались значимо в обеих растительных подзонах (рис. 6). При этом в лесу подтаежной зоны $MD_{поле}$ было вдвое меньше соответствующего $MD_{лаб}$, а на лугу, напротив, – на 30% больше. В экосистемах лесостепи различие между среднесезонными значениями $MD_{поле}$ и $MD_{лаб}$ оказалось в среднем незначительным (11–14%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Вклад микробного дыхания в почвенную эмиссию CO_2 , определенный методом субстрат-индуци-

рованного дыхания. Метод СИД для разделения $ЭM_{CO_2}$ на микробную и корневую составляющие предложен почти 20 лет назад Паниковым с соавт. [8] и успешно апробирован в полевых условиях [15]. С тех пор опубликован ряд научных работ с использованием данного подхода [3, 4, 6, 7, 36]. Согласно этим исследованиям, вклад $MD_{поле}$ в $ЭM_{CO_2}$ составил в среднем 60% для горных лугов Австрии [36], 64% – средиземноморских лугов Италии [17], 58 и 61% – суббореальных лугов и лесов [3, 4, 7] и 65% – бореальных лесов европейской части России [6]. В нашем исследовании вклад $MD_{поле}$ в $ЭM_{CO_2}$ для изученных растительных подзон был сопоставим, однако заметно различался между типами экосистем (лесной и травянистой). Этот факт можно объяснить различием доли корневого дыхания в $ЭM_{CO_2}$ лесных и

Таблица 2. Зависимость микробного дыхания почвы от ее температуры и влажности (0–10 см) за наблюдаемый вегетационный период (май–октябрь 2015, $n = 6$) в экосистемах подтайги и лесостепи

Экосистема	Температура, °C			Влажность, %		
	уравнение	R^2	P	уравнение	R^2	P
Подтайга						
Лес смешанный	$y = 0.12x + 3.2$	0.14	0.47	$y = 0.01x + 4.5$	0.01	0.86
Луг	$y = 0.40x + 6.3$	0.39	0.18	$y = -0.3x + 19.4$	0.52	0.11
Лесостепь						
Лес широколиственный	$y = 1.34e^{0.14x}$	0.88	0.005	$y = -0.07x^2 + 4.1x - 40$	0.61	0.07
Степь	$y = 1.34e^{0.14x}$	0.89	0.005	$y = -0.12x + 12.8$	0.03	0.73

травянистых экосистем, что связано с различием биомассы тонких корней в их верхнем почвенном слое [27].

Варьирование микробного дыхания почвы подтайги и лесостепи. Известно, что дыхательная активность почвенных микроорганизмов характеризуется высокой пространственной и временной изменчивостью. В нашем исследовании в качестве пространственного варьирования $MД_{поле}$ (или $MД_{лаб}$) рассматривали различие между двумя экспериментальными участками каждой экосистемы. Оказалось, что экосистемы подтайги отличались от лесостепных аналогов большей пространственной неоднородностью $MД_{поле}$ и $MД_{лаб}$, что связано, по-видимому, с особенностями распределения элементов питания в дерново-подзолистых почвах и черноземах. Ранее показано, что пространственное варьирование $MД_{лаб}$ хорошо коррелирует с содержанием в почве С и N [1, 35]. Однако сведений об определяющих факторах пространственного варьирования $MД_{поле}$ в научной литературе крайне мало [30].

Временное варьирование $MД_{поле}$ контролируется в основном гидротермическими условиями [26, 30], количеством и качеством поступающих в почву корневых экссудатов и отмерших растительных остатков [5, 22]. Однако такое варьирование $MД_{лаб}$ определяется во многом изменчивостью содержания органического вещества в свободной от корней почве. В нашем исследовании временная динамика $MД_{поле}$ в лесостепи строго контролировалась температурой почвы. Однако в подтайге такой зависимости не обнаружено, что может быть связано со слабым варьированием температуры ее почвы за наблюдаемый период. Наши результаты показали, что влажность почвы слабо влияла на варьирование $MД_{поле}$ в обеих изученных подзонах, что, по-видимому, обусловлено измерением этого процесса в предварительно увлажненной почве (в среднем 33% содержания воды). Следует отметить, что наибольшие значения $MД_{поле}$ и $MД_{лаб}$ в изученных экосистемах подтайги обнаружены в засушливый период наблюдения (август, рис. 4). Этот результат соответствует классическому представлению о кратковременном усилении микробного дыхания реувлажненной почвы, которое связано с увеличением содержания в ней легкодоступного питательного субстрата (мертвых микробных клеток, выщелоченного из подстилки органического вещества, десорбированных с поверхности почвенных частиц питательных элементов) [32, 33].

Микробное дыхание почвы, измеренное полевым и лабораторным методами. Измеренная величина $MД$ в полевых условиях зависит от гидротермических факторов, а в лабораторных условиях $MД$ измеряется при постоянных влажности и

температуре. Кроме того, пулы углерода почвы, утилизируемые микроорганизмами при измерении $MД_{поле}$ и $MД_{лаб}$, также различаются. Так, $MД_{поле}$ обеспечивается в основном за счет разложения гумусового вещества почвы, мертвых растительных остатков и корневых экссудатов, в то время как $MД_{лаб}$ – разных фракций органического вещества в свободной от корней почве [24]. Полагаем, что выявленные нами различия $MД_{поле}$ и $MД_{лаб}$ почв разных экосистем подтайги и лесостепи в течение вегетационного периода обусловлены в той или иной степени вышеупомянутыми факторами и их комбинацией. Следует отметить, что высокая временная изменчивость $MД_{поле}$ и $MД_{лаб}$ маскирует различие их среднесезонных величин. Вместе с тем результаты нашего исследования демонстрируют возможность использования лабораторного подхода для прогностической оценки среднесезонного $MД_{поле}$ для разных экосистем подтаежной и лесостепной растительных подзон.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микробное разложение органического вещества почвы (микробное дыхание) является важным компонентом баланса углерода в наземных экосистемах, оценка которого особенно актуальна в условиях современного изменения климата. Выявлено, что микробное дыхание является доминирующей составляющей почвенной эмиссии CO_2 в изученных экосистемах. Техника определения микробного дыхания почвы в полевых условиях является время- и трудозатратной, поэтому поиск альтернативных подходов для экспресс-оценки этого процесса – актуальная научная задача. В настоящем исследовании проверили лабораторный подход для определения микробного дыхания почвы, который может в определенной степени служить его предиктором в естественных условиях. Оказалось, что лабораторное и полевое измерения микробного дыхания почвы подтайги и лесостепи показали сопоставимые величины в среднем за вегетационный период. Эти результаты демонстрируют возможность использования лабораторных измерений микробного дыхания почв для оценки региональных потоков углерода и его балансовых расчетов.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы очень признательны д. б. н., проф. Я.В. Кузякову за полезные комментарии и предложения, способствующие лучшей интерпретации полученных результатов. Авторы также выражают глубокую благодарность к. б. н. В.Э. Смирнову за содержательные предложения относительно статистической обработки данных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-00148. Обработка экспериментальных данных осуществлялась при частичной финансовой поддержке проекта РНФ № 19-77-30012. Подготовка данной статьи выполнена в рамках темы государственного задания РФ № 0191-2019-0045 “Исследование почвенных предшественников, источников и стоков парниковых газов в связи с климатическими изменениями”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гавриленко Е.Г., Сусьян Е.А., Ананьева Н.Д., Макаров О.А. Пространственное варьирование содержания углерода микробной биомассы и микробного дыхания почв южного Подмоскovie // Почвоведение. 2011. № 10. С. 1231–1245. <https://doi.org/10.1134/s106422931110005x>
2. Гончарова О.Ю., Матышак Г.В., Бобрик А.А., Тимофеева М.В., Сефилян А.Р. Оценка вклада корневого и микробного дыхания в общий поток CO₂ из торфяных почв и подзолов севера Западной Сибири методом интеграции компонентов // Почвоведение. 2019. № 2. С. 234–245. <https://doi.org/10.1134/S1064229319020054>
3. Евдокимов И.В., Ларионова А.А., Шмитт М., Лопес де Гереню В.О., Бан М. Определение вклада дыхания корней растений в эмиссию CO₂ из почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2010. № 3. С. 349–355. <https://doi.org/10.1134/S1064229310030105>
4. Евдокимов И.В., Ларионова А.А., Шмитт М., Лопес де Гереню В.О., Бан М. Экспериментальная оценка вклада дыхания корней растений в эмиссию углекислого газа из почвы // Почвоведение. 2010. № 10. С. 1479–1488. <https://doi.org/10.1134/S1064229310120070>
5. Иванова А.Е., Николаева В.В., Марфенина О.Е. Изменение целлюлозолитической активности городских почв в связи с изъятием растительного опада (на примере Москвы) // Почвоведение. 2015. № 5. С. 562–570. <https://doi.org/10.1134/s1064229315030059>
6. Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г., Каганов В.В., Почикалов А.В., Гитарский М.Л. Микробная и корневая составляющие дыхания дерново-подзолистых почв южной тайги // Лесоведение. 2017. № 3. С. 183–195. <https://doi.org/10.1134/s199542551707006x>
7. Ларионова А.А., Сапронов Д.В., Лопес де Гереню В.О., Кузнецова Л.Г., Кудеяров В.Н. Вклад дыхания корней растений в эмиссию CO₂ из почвы // Почвоведение. 2006. № 10. С. 1248–1257. <https://doi.org/10.1134/S1064229306100103>
8. 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.
9. 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. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(78\)90099-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90099-8)
10. Anderson J.P.E. Soil respiration // Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties / Ed. Page A.L. Wisconsin USA, Madison: American Society of Agronomy. 1982. P. 831–853.
11. Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? // Global Change Biology. 2004. V. 10. P. 1756–1766. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00816.x>
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. P. 184–187. <https://doi.org/10.1038/35047138>
13. Creamer R.E., Schulte R.P.O., Stone D., Gal A., Krogh P.H., Lo Papa G., Winding A. Measuring basal soil respiration across Europe: Do incubation temperature and incubation period matter? // Ecological Indicators. 2014. V. 36. P. 409–418. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.08.015>
14. Dilly O., Mogge B., Kutsch W.L., Kappen L., Munch J.C. Aspects of carbon and nitrogen cycling in soils of the Bornhöved Lake district II. Microbial characteristics and emissions of carbon dioxide and nitrous oxide of arable and grassland soils // Biogeochemistry. 1997. V. 39. P. 189–205. <https://doi.org/10.1023/A:1005867931015>
15. Ekblad A., Högberg P. Analysis of δ¹³C of CO₂ distinguishes between microbial respiration of added C₄-sucrose and other soil respiration in a C₃-ecosystem // Plant and Soil. 2000. V. 219. P. 197–209. <https://doi.org/10.1023/A:1004732430929>
16. FAO. World Reference Base for Soil Resources. Rome: FAO, 2014. Retrieved from <http://www.fao.org/3/i3794en/I3794en.pdf>
17. Gavrichkova O. Drivers of soil respiration of root and microbial origin in grasslands. Ph.D. dissertation. Viterbo: Universitadegli Studidella Tuscia, 2009.
18. Heimann M., Reichstein M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks // Nature. 2008. V. 451. P. 289–292. <https://doi.org/10.1038/nature06591>
19. ISO 10381-6. Soil quality – sampling: Part 6. Guidance on the collection, handling and storage of soil for the assessment of aerobic microbial processes in the laboratory. Geneva: International Standards Organization, 1993.
20. ISO 16072. Soil quality – laboratory methods for determination of microbial soil respiration. Geneva: International Standards Organization, 2002.
21. Karhu K., Auffret M.D., Dungait J.A.J., Hopkins D.W., Prosser J.I., Singh B.K., Hartley I.P. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response // Nature. 2014. V. 513. P. 81–84. <https://doi.org/10.1038/nature13604>
22. Kuzuyakov Y., Cheng W. Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition // Soil Biol. Biochem. 2001. V. 33. P. 1915–1925. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00117-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00117-1)
23. Kuzuyakov Y., Larionova A.A. Root and rhizomicrobial respiration: A review of approaches to estimate respiration by autotrophic and heterotrophic organisms in

- soil // *J. Plant Nutrition Soil Sci.* 2005. V. 168. P. 503–520. <https://doi.org/10.1002/jpln.200421703>
24. *Kuzyakov Y.* Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods // *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38. P. 425–448. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.08.020>
 25. *Nielsen M.N., Winding A.* Microorganisms as indicators of soil health. NERI Technical Report No. 388. Denmark: Ministry of the Environment, National Environmental Research Institute, 2002.
 26. *Protingheuer N., Scharnagl B., Graf A., Vereecken H., Herbst M.* Spatial and seasonal variability of heterotrophic and autotrophic soil respiration in a winter wheat stand // *Biogeosciences Discuss.* 2010. V. 7. P. 9137–9173. <https://doi.org/10.5194/bgd-7-9137-2010>
 27. *Rodeghiero M., Cescatti A.* Indirect partitioning of soil respiration in a series of evergreen forest ecosystems // *Plant and Soil.* 2006. V. 284. P. 7–22. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-5109-8>
 28. *Schlesinger W.H., Andrews J.A.* Soil respiration and the global carbon cycle // *Biogeochemistry.* 2000. V. 48. P. 7–20. <https://doi.org/10.1023/A:1006247623877>
 29. *Subke J.A., Ingima I., Cotrufo M.F.* Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: A meta-analytical review // *Global Change Biology.* 2006. V. 12. P. 921–943. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01117.x>
 30. *Tang J., Baldocchi D.D.* Spatial-temporal variation in soil respiration in an oak-grass savanna ecosystem in California and its partitioning into autotrophic and heterotrophic components // *Biogeochemistry.* 2005. V. 73. P. 183–207. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-5889-6>
 31. *Trewartha G.T., Horn L.H.* An Introduction to Climate. N.Y.: McGraw-Hill Book Company, 1980.
 32. *Van Gestel M., Ladd J.N., Amato M.* Carbon and nitrogen mineralization from two soils of contrasting texture and micro-aggregate stability: Influence of sequential fumigation, drying and storage // *Soil Biol. Biochem.* 1991. V. 23. P. 313–322. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(91\)90185-m](https://doi.org/10.1016/0038-0717(91)90185-m)
 33. *Van Gestel M., Merckx R., Vlassak K.* Microbial biomass and activity in soils with fluctuating water contents // *Geoderma.* 1993. V. 56. P. 617–626. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(93\)90140-G](https://doi.org/10.1016/0016-7061(93)90140-G)
 34. *Vasenev V.I., Stoorvogel J.J., Plyushchikov V.G., Ananyeva N.D., Ivashchenko K.V., Romzaykina O.N.* Basal respiration as a proxy to understand spatial trends in CO₂ emissions in the Moscow region // *Vestnik RUDN. J. Agronomy and Animal Industrie.* 2016. V. 4. P. 94–106. <https://doi.org/10.22363/2312-797X-2016-4-94-107>
 35. *Wirth S.* Regional-scale analysis of soil microbial biomass and soil basal CO₂ respiration in northeastern Germany // *Sustaining the Global Farm / Eds. D.E. Stott, R.H. Mohtar, G.C. Steinhardt West Lafayette, IN, 2001. P. 486–493.*
 36. *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. Crete, Sissi-Lassithi, 2006.*

Soil Microbial Respiration of Sub-Taiga and Forest-Steppe Ecosystems in European Russia: Field and Laboratory Approaches

N. D. Ananyeva^{1,*}, S. V. Sushko^{1,2,3}, K. V. Ivashchenko^{1,2}, and V. I. Vasenev²

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow region, Russia*

²*Agrarian-Technological Institute, Peoples' Friendship University of Russia, Moscow, Russia*

³*Agrophysical Research Institute, Saint-Petersburg, Russia*

*e-mail: ananyeva@rambler.ru

Our study focuses on testing laboratory measurements of soil microbial respiration as a proxy that in the field conditions. The soil microbial respiration was measured in field (MR_{field}) and laboratory (MR_{lab}) conditions monthly (from May to October) in sub-taiga (mixed forest, meadow) and forest-steppe (broad-leaved forest, virgin steppe) ecosystems of the European Russia. The MR_{field} was determined through soil respiration partitioning by the conventional substrate-induced respiration method. The MR_{lab} was measured as basal respiration of 10 cm topsoil at 22°C and 60% water holding capacity. The contribution of MR_{field} to total soil respiration varied during the growing season from 25 to 82% for sub-taiga and from 41 to 88% for forest-steppe. The MR_{field} for studied ecosystems varied from 2.2 to 21.7 g CO₂/(m² d), while MR_{lab} was from 3.5 to 18.6 g CO₂/(m² d). Similar results obtained by field and laboratory approaches were in 50% of measurements in the sub-taiga ecosystems and in almost 20% of cases on the forest-steppe. The average MR_{field} and MR_{lab} for growing season did not significantly differ for all studied ecosystems. These findings demonstrate possible prospects of using laboratory measurement of soil microbial respiration during the growing season to approximate and predict average MR_{field} for various ecosystems.

Keywords: soil respiration, partitioning, substrate-induced respiration technique, proxy assessment