

## Автотрофное и гетеротрофное дыхание почв криолитозоны: оценка вкладов и методические подходы (на примере почв севера Западной Сибири)

О. Ю. ГОНЧАРОВА\*, Г. В. МАТЫШАК, М. В. ТИМОФЕЕВА, А. Р. СЕФИЛЯН, А. А. БОБРИК, М. О. ТАРХОВ

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова  
119991, Москва, Ленинские горы, 1*

*\*E-mail: goncholgaaj@gmail.com*

Статья поступила 29.03.2019

После доработки 25.04.2019

Принята к печати 06.05.2019

### АННОТАЦИЯ

В ходе исследований, проведенных в условиях сплошной и прерывистой криолитозоны севера Западной Сибири, оценены величины автотрофного (корневого) и гетеротрофного (микробного) почвенного дыхания и их соотношение для типичных биогеоценозов территории. Данные получены на основе комплекса полевых, лабораторных и расчетных методов: затенение, метод исключения корней (сравнение эмиссии на схожих участках с растительностью и без); метод интеграции компонентов или раздельного инкубирования, метод регрессии. Для почв плоскобугристых торфяников вклад корней в общее почвенное дыхание составил 16–30 % методом затенения и  $14 \pm 6$  % методом интеграции компонентов. Для почв сосняков кустарничково-зеленомошных вклад корневого дыхания составил 60 %, для сосняков лишайниковых – 30 %. Можно предположить, что вклад компонентов дыхания, связанных с корневым дыханием, в лесных экосистемах исследованной территории еще выше, что связано с недоучетом в методиках дыхания древесных корней и/или дыхания ризомикробных микроорганизмов и прайминг-эффекта. Вклад корневого дыхания на почвах крупнобугристых торфяников составил в среднем 40 %. Для ландшафтов пятнистых тундр величина вклада корневого дыхания варьирует в пределах 15–70 % в зависимости от приуроченности к элементам криогенного микрорельефа (пятна, зарастающие участки, трещины). Все использованные методы имеют недостатки, определенные допущения, требуют дополнительных исследований для уточнения или корректировки результатов, не всегда интерпретация полученных результатов очевидна. При использовании различных методик близкие результаты получены при большом количестве повторностей опытов в течение нескольких сезонов. Представлены данные по абсолютным величинам удельного дыхания корней разных видов и размерных фракций, запасам корневого биомассы, величинам микробного дыхания почв разных ландшафтов криолитозоны.

**Ключевые слова:** корневое дыхание, микробное дыхание, торфяники, сосняки, метод интеграции компонентов, метод регрессии, метод затенения.

Эмиссия  $\text{CO}_2$  из почвы, или почвенное дыхание, является одним из основных потоков в глобальном круговороте углерода и на порядок превышает величину выбросов  $\text{CO}_2$  при сжигании ископаемых видов топлива [РСС,

2007]. Почвенное дыхание состоит из автотрофной (корневого дыхания – дыхание роста плюс дыхание поддержания) и гетеротрофной (разложение почвенного органического вещества, разложение мертвых раститель-

ных остатков, ризомикробное дыхание и прайминг-эффект) составляющих [Kuzyakov, Larionova, 2005; Ryan, Law, 2005; Subke et al., 2006]. Обе составляющие температурозависимы [Lloyd, Taylor, 1994], поэтому глобальное потепление, подтвержденное для большинства регионов криолитозоны [Anisimov et al., 2001; Дроздов и др., 2011], будет стимулировать и увеличивать поток углерода из почвы [Davidson et al., 2000; Rustad et al., 2001; Melillo et al., 2002]. На тундру и лесотундру приходится около 14 % общего запаса органического углерода наземных экосистем Земли. В силу замедленности биологического круговорота и низкой продуктивности основная масса этого углерода сосредоточена в почвах и многолетнемерзлых породах (ММП) [Ajtay et al., 1979; Billings, 1987]. При этом криогенные (мерзлотные) экосистемы наиболее чувствительны к климатическим изменениям, в процессе их развития возрастает роль так называемых отрицательных обратных связей [Billings et al., 1982].

Существуют две основные причины, обуславливающие необходимость отдельного определения основных составляющих почвенного дыхания. Первая – повышение точности оценок баланса углерода в экосистеме. Он рассчитывается как разность между чистой первичной продукцией и дыханием почвенных микроорганизмов (гетеротрофное почвенное дыхание), которое представляет собой разность между эмиссией  $\text{CO}_2$  с поверхности почвы и дыханием корней [Ларионова и др., 2003; Пулы..., 2007; Карелин и др., 2017]. Вторая причина – обеспечение адекватных прогнозов при изменении климата, поскольку компоненты почвенного дыхания могут реагировать по-разному на данные изменения [Kuzyakov, Larionova, 2005; Ryan, Law, 2005; Zhou et al., 2007; Gomez-Casanovas et al., 2012].

Несмотря на обилие исследований почвенного дыхания в широком диапазоне экосистем разделение потока  $\text{CO}_2$  на составляющие – до сих пор нерешенная проблема. Ни одна из многочисленных методик не предусматривает выделения всех составляющих, ни одна не имеет четкого протокола, все методики имеют определенные ограничения. Вероятно, все это является причиной столь широкой вариабельности представленных в литературе данных по оценке вклада

отдельных компонентов в общее почвенное дыхание. Он варьирует от 10 до 90 % в зависимости от состава растительных сообществ, сезона года и методических подходов [Hanson et al., 2000; Subke et al., 2006]. Наибольшее количество данных представлено для лесных экосистем. Данных по вкладу корневого дыхания в суммарное дыхание почв высоких широт крайне мало [Billings et al., 1977; Федоров-Давыдов, 1998; Карелин, Замолотчиков, 2008; Наумов, 2009], они основаны на единичных измерениях, иногда косвенных и расчетных методах. Нужно отметить, что редко исследования с применением комплекса методов, хотя настоятельно отмечается такая необходимость.

Основной задачей представленного исследования была оценка особенностей, величины и вклада в общее почвенное дыхание автотрофной и гетеротрофной составляющих для экосистем криолитозоны севера Западной Сибири на основе комплекса полевых методов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### Природные условия района исследования.

Исследования проведены на севере Западной Сибири, в Надымском районе (Тюменская область, Ямало-Ненецкий автономный округ (ЯНАО)) на двух участках. Первый ( $65^{\circ}18'55''$  с. ш.  $72^{\circ}52'42''$  в. д.) – в 30 км от г. Надыма в зоне прерывистого распространения ММП на северной границе северной тайги в пределах третьей озерно-аллювиальной равнины (отн. высота 25–35 м) в междуречье Лев. Хетта и Хейгияха. Для района характерны продолжительный зимний период (7–8 мес.), низкая среднегодовая температура воздуха ( $-5^{\circ}\text{C}$ ), 450–650 мм осадков в год. Зональным типом растительности в автоморфных условиях являются березово-лиственничные и березово-сосновые кустарничково-лишайниково-зеленомошные редколесья [Москаленко, 1999]. На плоской заболоченной центральной поверхности равнины доминируют багульниково-сфагновые бугристые торфяники и кустарничково-моховые болота. ММП отсутствуют с поверхности под островами лесных урочищ и болотами и приурочены к массивам торфяников. Повсеместно с поверхности распространены торфяные отложения переменной мощности – 0,5–1,5 м [Ландшафты..., 1983; Васильев, 2007]. В качестве объектов выбраны четыре типичные для района экосистемы:

1. Сосняк кустарничково-зеленомошный с преобладанием в напочвенном покрове *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt (плевроциум Шребера) и кустарничков *Vaccinium uliginosum* L. (голубика) и *Vaccinium vitis-idaea* L. (брусника). Проективное покрытие кустарничков 60–70 %. Почвы – подбур оподзоленный [Классификация..., 2004].

2. Сосняк лишайниковый с абсолютным доминированием кладонии оленьей *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg в напочвенном покрове. Данные экосистемы встречаются фрагментарно, занимая не более 5–10 % общей площади сосняков. Почвы – подзол языковатый.

3. Кустарничково-лишайниковый плоскобугристый торфяник с преобладанием *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg (кладония альпийская) в напочвенном покрове и кустарничка *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud (багульник). Проективное покрытие кустарничков 5–20 %. ММП залегают на глубине около 40 см. Почвы – торфяно-криозем, торфяная олиготрофная мерзлотная [Матышак и др., 2017].

4. Кустарничково-лишайниковый крупнобугристый торфяник деградирующего типа с участками оголенной поверхности торфа и “торфяными пятнами” [Огнева и др., 2016], размером от 0,5 до 2 м<sup>2</sup>, занимающими не более 1–2 % площади торфяников. Пятна окружены типичной для бугристых торфяников растительностью. Почва торфяная олиготрофная остаточно-эутрофная. Доминирующим кустарничком является *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud.

Второй участок исследования расположен на Тазовском полуострове (67°29'43,6" с. ш., 76°32'32,6" в. д.), 200 км севернее г. Новый Уренгой в южно-тундровой зоне со сплошным распространением ММП. Объект исследования – экосистемы пятнистой тундры – расположен на III морской равнине, сложенной преимущественно суглинистыми отложениями. Территория характеризуется однородной фациальной структурой растительного покрова с преобладанием травяно-кустарничково-мохово-лишайниковых тундр с редкими оголенными участками минеральных пятен-медальонов, занимающих около 5 % площади. Растительность представлена в напочвенном покрове различными лишайниками (*Cladonia* spp.) и мхами (*Sphagnum* spp.,

*Pleurozium* spp., *Politrichum* spp.), в травяно-кустарничковом ярусе доминируют кустарнички рода *Vaccinium* (*Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.), а также *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем около 40 %. Почвенный покров представлен комплексом криометаморфических и криотурбированных почв, приуроченных к элементам криогенного микрорельефа. Несмотря на преобладание суглинистых отложений наиболее типичны неглеевые варианты почв с выраженными признаками криотурбаций и маломощным органопротилем.

Для оценки величин и вклада автотрофного и гетеротрофного дыхания в суммарный поток CO<sub>2</sub> из почв применялись следующие методы.

#### **1. Метод затенения растений (shading).**

Суть метода заключается в подавлении листового фотосинтеза путем затенения зеленых частей растений в напочвенном покрове и, таким образом, исключении транспорта свежих ассимилянтов к корням и подавлении корневого дыхания [Craine et al., 1999]. В ходе экспериментов в качестве тента для затенения использовали двойной слой черной полипропиленовой ткани (геотекстиль, плотность 200–400 г/м<sup>2</sup>). Показано, что данный тип ткани пригоден для подобного рода экспериментов: она не меняет гидротермический режим почв и практически полностью затеняет экспериментальные участки (освещенность снижалась в 200–4000 раз) [Гончарова и др., 2018]. Расчет доли корневого дыхания проводили по разнице между первым и последним днем опыта (трое суток), выраженном в процентах. При этом вводилась поправка, учитывающая изменение эмиссии за счет изменения погодных условий в ходе эксперимента, она рассчитывалась с учетом данных для контрольных площадок. Исследования по данной методике проведены в 2016 и 2017 гг. (август) на плоскобугристом торфянике, в сосняке зеленомошном (Надым), а также для участка пятнистой тундры (Новый Уренгой).

#### **2. Метод исключения корней (root exclusion technique).** Существует несколько модификаций данной методики, но все они основаны на сравнении дыхательной активности почв с растениями (и с корневыми системами)

и аналогичных почв без растений [Kuzuakov, 2006]. В районе исследования данный метод опробован на двух специфических объектах: “торфяных пятнах” и окружающих тундровых участках (август 2014–2018 гг.), в сосняках зеленомошных и лишайниковых (август 2014–2018 гг.). Расчет доли корневого дыхания проводили по разнице между эмиссией  $\text{CO}_2$  с поверхности типичных участков и участков без сосудистых растений в напочвенном покрове. Выявленные различия в гидротермическом режиме почв, микробной активности, плотности определили необходимость нормировать величины дыхания и сделать соответствующие расчетные поправки [Гончарова и др., 2018].

**3. Метод интеграции компонентов (component integration).** Метод основан на физическом разделении пулов углерода (корни, почва без корней) и последующего измерения удельных скоростей дыхания всех компонентов в контролируемых условиях [Hanson et al., 2000]. Удельные скорости дыхания каждого компонента умножаются на их массу и суммируются для получения интегрированной величины дыхания, а также расчета вклада отдельных компонентов. С помощью данного метода вклад корневого дыхания оценен на трех объектах: в сосняке кустарничково-зеленомошном, на плоскобугристом и крупнобугристом торфяниках. Исследование проводилось погоризонтно, т. е. вклад компонентов определен как для каждого почвенного горизонта, так и для всего профиля [Гончарова и др., 2019].

**4. Метод регрессии (regression technique).** Метод основан на предположении о существовании линейной зависимости между корневой биомассой и количеством  $\text{CO}_2$ , выделенном корнями и ризосферными микроорганизмами [Kucega, Kirkham, 1971]. Количество  $\text{CO}_2$ , полученное в результате разложения почвенного органического вещества, соответствует пересечению линии регрессии и оси  $Y$  (нулевой запас корневой биомассы). Метод был применен на переходном участке сосняк лишайниковый – сосняк кустарничково-зеленомошный и на участке пятнистой тундры как наиболее контрастных по запасам фитомассы и, соответственно, корней.

Во всех экспериментах эмиссию  $\text{CO}_2$  измеряли методом статичных закрытых камер [Смагин, 2005; Riveros-Iregui et al., 2008] с по-

мощью стальных камер объемом  $900 \text{ см}^3$ , которые устанавливали на поверхность почвы с удаленной растительностью. Концентрацию  $\text{CO}_2$  определяли в полевых условиях с помощью портативного газового анализатора с инфракрасным датчиком RMT DX 6210 (точность  $0,002 \%$ ).

В ходе всех экспериментов контролировалась температура и влажность верхнего, а при необходимости и всех горизонтов почв с помощью логгеров Thermochron iButton TM (Dallas Semiconductor Corporation, TX, USA; разрешение  $0,5 \text{ }^\circ\text{C}$ , точность  $\pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$ ), термометров электронных TP3001 (разрешение  $0,1 \text{ }^\circ\text{C}$ , точность  $\pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$ ), полевого влагомера Field Scout TDR 100 (разрешение  $0,1 \%$ , точность  $\pm 3,0 \%$ ).

Для определения запасов корней ( $\text{кг}/\text{м}^2$  в слое) и плотности почвы ( $\rho$ ,  $\text{г}/\text{см}^3$ ) применялся метод монолитов (объем  $850\text{--}1350 \text{ см}^3$ ). Монолиты взвешивали, из них отбирали корни, отмывали и разделяли на 3 фракции:  $<1 \text{ мм}$ ,  $1\text{--}5 \text{ мм}$  и  $>5 \text{ мм}$ . Удельное корневое дыхание (УКД,  $\text{мг CO}_2/\text{кг}/\text{ч}$ ) из расчета на сухое вещество определяли для каждой фракции в полевых условиях в течение  $2\text{--}3 \text{ ч}$  после взятия монолитов. Для этого навеску корней от  $1,5$  до  $4 \text{ г}$  (в  $3\text{--}5$ -кратной повторности) помещали в герметично закрывающиеся  $125\text{-миллиметровые}$  флаконы, измеряли начальную концентрацию  $\text{CO}_2$  путем отбора газовых проб через резиновую мембрану. После  $30\text{-минутного}$  инкубирования при фоновой температуре измеряли конечную концентрацию  $\text{CO}_2$ . В лабораторных условиях все корни высушивались ( $60 \text{ }^\circ\text{C}$ ) и взвешивались. Также в полевых условиях измеряли УКД кустарничков-доминантов и проводили эксперимент по оценке временной динамики УД отделенных корней (дыхание корней разных фракций измеряли ежедневно в течение  $5$  суток).

Микробное дыхание (МД) ( $\text{мг CO}_2/\text{кг}/\text{ч}$ ) определяли в полевых условиях в почве, освобожденной от корней и аккуратно протертой вручную через сито  $3 \text{ мм}$  не ранее чем через  $2$  суток после отбора монолитов и их подготовки. Измерения проводили аналогично измерениям УКД. Навеска составляла  $5 \text{ г}$  почвы естественной влажности для органогенных горизонтов и  $10 \text{ г}$  для минеральных. В лабораторных условиях МД определяли по скорости выделения  $\text{CO}_2$  почвой за  $12\text{--}15 \text{ ч}$  инкубации при

температуре 22 °С и естественной влажности [Стольникова и др., 2011]. Переход от удельных величин к объемным (мг CO<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>/ч на горизонт) проводили с учетом мощности горизонтов и их плотности.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Запасы корневой биомассы и УКД.** Запасы корневой биомассы в верхнем 20-сантиметровом слое почвы составляют от 90 % (подбуры и подзолы лесных экосистем) до 100 % (торфяная почва) от общих. Максимальными запасами характеризуется сосняк кустарничково-зеленомошный (рис. 1). Приблизительно в 2 раза меньшими запасами (в среднем около 800 г/м<sup>2</sup>) обладают тундровые экосистемы крупнобугристого торфяника и пятнистой тундры. Мы не проводили деление на пятна и заросшие участки в экосистеме пятнистой тундры, так как запасы корневой биомассы в почвах пятна и не пятна приблизительно равны. Низкие запасы корневой биомассы выявлены для наиболее типичных полугидроморфных экосистем зоны прерывистой мерзлоты (плоскобугристые торфяники), а также сосняков лишайниковых, где корневую биомас-

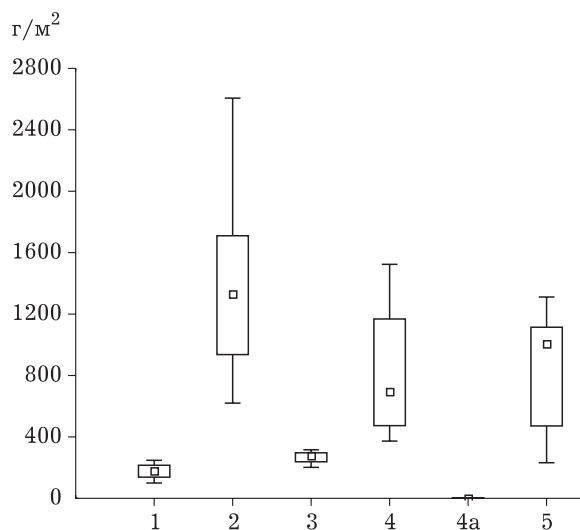


Рис. 1. Запасы корневой биомассы в почвах типичных экосистем севера Западной Сибири. 1 – сосняк лишайниковый ( $n = 4$ ); 2 – сосняк кустарничково-зеленомошный ( $n = 10$ ); 3 – плоскобугристый торфяник ( $n = 4$ ); 4 – крупнобугристый торфяник типичный ( $n = 4$ ); 4а – крупнобугристый торфяник пятна ( $n = 2$ ); 5 – пятнистая тундра ( $n = 12$ ). Диаграмма размаха: минимум – нижний квартиль – медиана – верхний квартиль – максимум

су в основном составляют древесные корни. В отличие от минеральных пятен, в «торфяных пятнах» корни практически отсутствуют.

В сосняке зеленомошном в среднем 30–40 % общей массы приходится на тонкие корни, такая же доля – на средние, 20–30 % – на толстые корни. В сосняке лишайниковом доля толстых корней составляет несколько процентов, доли тонких и средних корней приблизительно равны. В экосистеме плоскобугристых торфяников толстых корней практически нет, доля средних корней в 2 раза больше, чем тонких. На крупнобугристом торфянике сосудистых растений (кустарнички и кустарники) существенно больше, чем на плоскобугристом, и в целом растения более крупные, что отражается на долевом соотношении фракций. На доли крупных и средних корней приходится в среднем по 20 %, тонкие корни составляют 55–60 %.

Оценка величины УКД проведена для трех экосистем: сосняки, плоскобугристые и крупнобугристые торфяники (рис. 2). В целом наблюдается сильное варьирование этой величины – от 40 до 500 мг CO<sub>2</sub>/кг/ч при температуре измерения 13 °С. Выявлены следующие четкие закономерности для величины УКД различных фракций: 1) значимое снижение с увеличением толщины корней; 2) на плоскобугристом торфянике значительно выше, чем в других экосистемах. Получены следующие величины УКД для корней доминирующих видов сосудистых растений (без разделения на фракции): брусника – 227 ± 39 мг CO<sub>2</sub>/кг/ч ( $n = 30$ ), черника – 167 ± 51 мг CO<sub>2</sub>/кг/ч ( $n = 5$ ); багульник – 278 ± 35 мг CO<sub>2</sub>/кг/ч ( $n = 5$ ); карликовая береза – 242 ± 75 мг CO<sub>2</sub>/кг/ч ( $n = 10$ ). Таким образом, УКД отдельных видов растений, за исключением черники, близко.

С целью повышения точности оценок вклада корневого дыхания методом интеграции компонентов проведен эксперимент по временной динамике дыхания на отделенных корнях (рис. 3). Тенденции для всех фракций схожи: наблюдается снижение интенсивности дыхания в первые двое суток, затем оно стабилизируется. Таким образом, измерения целесообразно проводить в первые сутки после отбора образцов и отделения корней.

**Микробное дыхание.** Величина МД (гетеротрофного) оценена в полевых условиях при

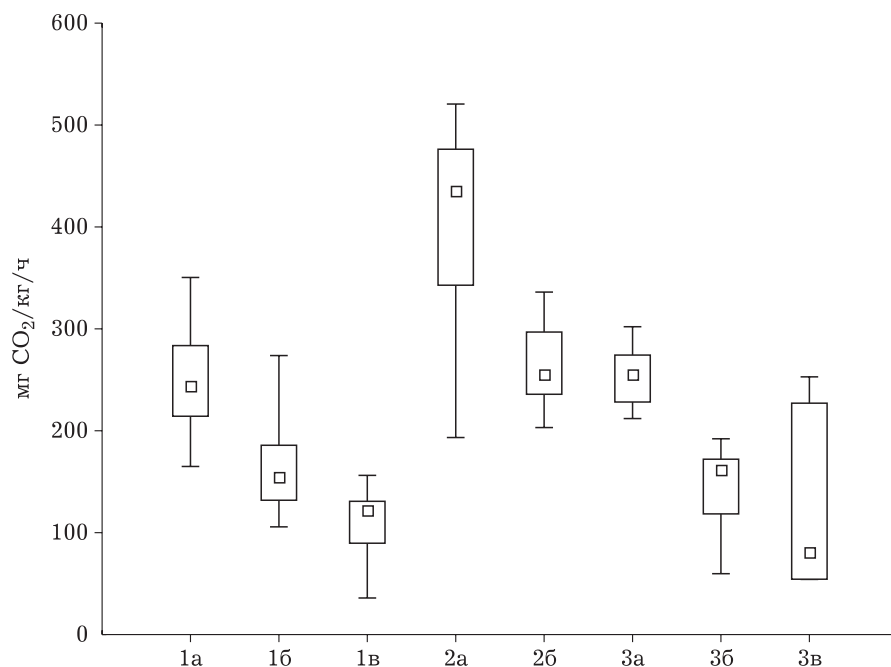


Рис. 2. Удельное дыхание корней разных фракций для ключевых фитоценозов из расчета на сухое вещество и температуру 13 °С. 1 – сосняк: а – <1 мм (n = 27), б – 1–5 мм (n = 30), в – >5 мм (n = 12); 2 – плоскобугристый торфяник: а – <1 мм (n = 12), б – 1–5 мм (n = 12); 3 – крупнобугристый торфяник: а – <1 мм (n = 8), б – 1–5 мм (n = 6), в – >5 мм (n = 6). Диаграмма размаха: минимум – нижний квартиль – медиана – верхний квартиль – максимум

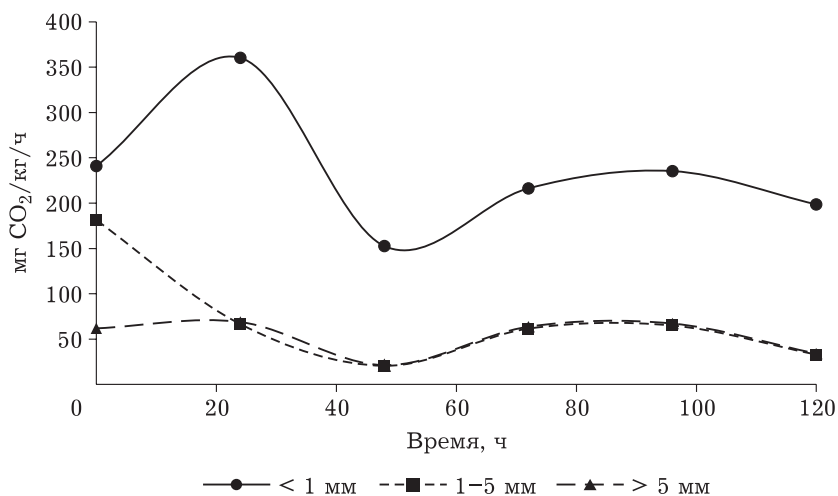


Рис. 3. Изменение УКД разных размерных фракций во времени

температуре воздуха и в лабораторных условиях по стандартной методике (22 °С). В обоих вариантах влажность оставляли естественной. С целью сравнения почв исследованных экосистем по данному показателю на рис. 4, а приведены данные, полученные в лабораторных условиях.

Максимальной потенциальной микробной активностью характеризуется верхний подстильно-торфяной горизонт подбуров сосняков кустарничково-зеленомошных. В 2 раза меньшие величины МД имеет верхний торфяной горизонт почв плоскобугристых торфяников. Крайне низкие величины МД опре-

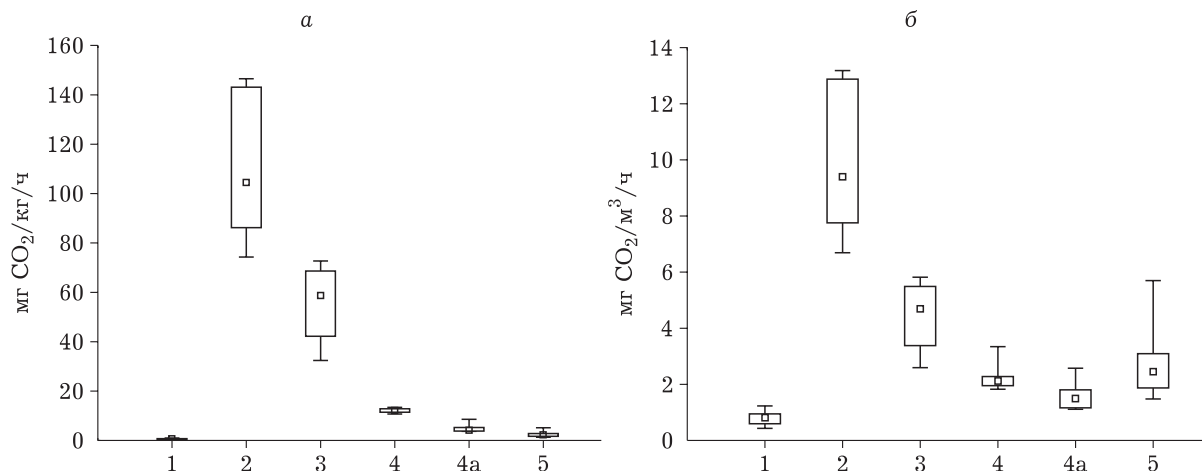


Рис. 4. МД верхних почвенных горизонтов типичных экосистем севера Западной Сибири: а – удельное (мг CO<sub>2</sub>/кг/ч), б – нормированное по объему (мг CO<sub>2</sub>/м<sup>3</sup>/ч). 1 – сосняк лишайниковый (n = 18, ρ = 1,24); 2 – сосняк кустарничково-зеленомошный (n = 11, ρ = 0,09); 3 – плоскобугристый торфяник (n = 11, ρ = 0,08); 4 – крупнобугристый торфяник типичный (n = 19, ρ = 0,17); 4а – крупнобугристый торфяник пятна (n = 19, ρ = 0,30); 5 – пятнистая тундра (n = 24, ρ = 1,10). Диаграмма размаха: минимум – нижний квартиль – медиана – верхний квартиль – максимум

делены для верхних минеральных горизонтов почв сосняка лишайникового и почв пятнистой тундры. Также низкими величинами МД характеризуются почвы крупнобугристого торфяника, особенно “торфяных пятен”. Поскольку верхние горизонты исследованных почв сильно различаются по плотности, а величины МД рассчитываются на единицу веса, мы решили нормировать данные по объему, используя величины плотности соответствующих горизонтов (рис. 4, б). В целом, описанные выше закономерности сохранились, почвы значимо различаются по величине МД, только разница между максимальными и минимальными значениями составляет не два, а один порядок.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Перед обсуждением результатов исследований следует отметить, что термины “корневая биомасса” и “корневое дыхание” мы употребляем с некоторой долей условности, что связано с особенностями биоморфологии видов, слагающих напочвенный покров изучаемых экосистем. Практически все виды, а в основном это представители семейства вересковых, имеют хорошо развитые подземные побеги: столоны и ксилоризомы, что приводит к образованию вегетативно-подвижных форм растений [Мазуренко, 1982]. То есть основ-

ная часть подземной фитомассы это не корни, а побеги. Мы не проводили деления на “корни” и “не корни” при анализе запасов биомассы и измерении УКД.

Представленные в литературе данные по запасам корневой биомассы в торфяных экосистемах, схожих с экосистемами Западной Сибири, выше – от 300 до 1200 г/м<sup>2</sup> [Kosykh et al., 2008; Головацкая, 2009]. Для исследованных экосистем выявлена высокая вариабельность запасов корневой биомассы, что можно объяснить крайне высокой неоднородностью условий их функционирования. Для сравнения величин УДК арктических видов мы ориентировались на работы группы ученых под руководством О. А. Семихатовой на о-ве Врангеля, а также в других арктических регионах [Семихатова и др., 2010]. Представленный ими диапазон УКД составляет 0,13–0,32 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> сырой массы·ч<sup>-1</sup> (для 10 °С), что полностью совпадает с нашими данными. В этот же диапазон укладываются данные для растений болотных экосистем южной тайги [Наумов, 2009]. В работах по Аляске и Норвегии представлены несколько большие величины [Skre, 1975; Billings et al., 1977]. Величины УКД для сосняков сопоставимы с немногочисленными литературными данными, например, для лесов Канады с преобладанием *Picea Mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb [Uchida et al., 1998].

Представляет интерес, по нашему мнению, факт существенного различия величин УКД для сосняков и торфяников. Хотя видовой состав кустарничков и различен для двух биогеоценозов, они относятся к одному семейству (вересковые) и характеризуются схожими физиологическими аспектами: например, образуют специфическую эрикоидную микоризу и вегетативно-подвижные формы [Мазуренко, 1982]. Возможно, различия в интенсивности дыхания связаны с переходом от более низких температур функционирования (2–5 °С) к повышенным (13–20 °С), при которых проводились измерения (для растений торфяных биоценозов). На такую возможность указывала А. А. Ларионова с соавторами [Ларионова и др., 2003]. В их работах получены аномально высокие величины температурной чувствительности корневого дыхания в диапазоне низких температур.

Величины микробного (базального) дыхания, полученные в результате исследования, вполне закономерно варьируют в зависимости от характера субстрата: для органогенных горизонтов величины микробного дыхания существенно выше (иногда на порядок), чем для минеральных. Особняком стоят почвы крупнобугристых торфяников. Несмотря на органогенный характер верхних горизонтов величина МД в них низкая, особенно в почвах «торфяных пятен». Это объясняется деструктивным характером средне- и сильно-разложившегося торфа, который характерен для этих участков [Огнева и др., 2016]. Также наблюдается выраженная и вполне закономерная тенденция: с увеличением запасов корневой биомассы возрастает и МД почв. Связано это с поступлением как свежих растительных остатков в виде корневого опада, так и ризодепозитов. В силу анизотропности почв по плотности для адекватного сравнения объектов необходимо нормировать данные по объему. Именно эти значения использовались для расчета вклада корневого дыхания методом интеграции компонентов. Таким образом, мы оценили абсолютные величины УКД и МД. Вопрос об их соотношении, т. е. о вкладе отдельных компонентов, решался с помощью комплекса методов.

**Метод затенения растений.** По результатам экспериментов с использованием данного метода доля корневого дыхания с уче-

том неполного подавления дыхания корней при затенении (по литературным данным взяли величину 50 % [Голик, 1990; Gloser et al., 1996; Millenaar et al., 2000; Lambers et al., 2005]) составила 29–58 % для плоскобугристого торфяника, 30–39 % для сосняка кустарничково-зеленомошного и около 70 % для пятнистой тундры. Полученные в ходе эксперимента данные характеризуются большой вариабельностью, что согласуется с выраженной неоднородностью условий среды, которая проявляется, в том числе, в различной доле участия в растительном покрове сосудистых растений. Так, например, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса на экспериментальных площадках плоскобугристого торфяника варьировало от 30 до 60 %, в сосняке кустарничково-зеленомошном – от 50 до 85 %, на пятнистой тундре – от 40 до 75 %.

Основное преимущество данного метода заключается в том, что и растительный покров, и почва не претерпевают существенных нарушений. Не происходит, как показано нами, изменений гидротермического режима почв. В отношении растений данный метод давно и успешно применяется физиологами растений для определения составляющих темнового (корневого) дыхания растений [Голик, 1990]. Основной трудностью при использовании данной методики является неполное подавление корневого дыхания при затенении: подавляется дыхание роста при сохранении дыхания поддержания, а соотношение этих двух составляющих специфично для разных видов и меняется в онтогенезе. В литературе представлено крайне мало данных по величинам дыхания роста и поддержания для дикорастущих видов, что затрудняет расчеты и снижает точность результатов. Еще один недостаток методики – возможная смена погодных условий в ходе эксперимента. Нам пришлось корректировать расчеты, используя данные с контрольных площадок.

**Метод исключения корней – сравнение эмиссии на схожих участках с растительностью и без.** «Торфяные пятна» (Надьим). В ходе работы показано, что запасы корней на пятнах более чем в 100 раз меньше, чем на прилегающих участках с растительностью. Таким образом, величиной корневого дыхания на пятнах можно пренебречь. Разница в ве-



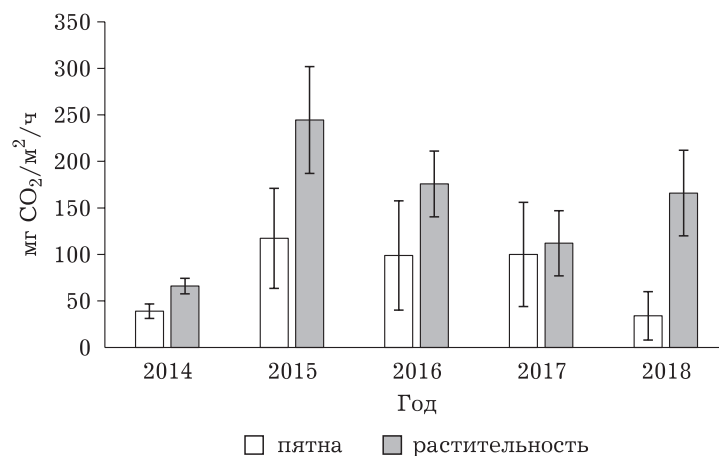


Рис. 5. Средняя величина эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности торфяных пятен и участков, покрытых растительностью (крупнобугристый торфяник). I – стандартное отклонение

личине эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности “торфяных пятен” и участков с растительностью составила в среднем 46 % (диапазон 11–80 %) (рис. 5). Большая разница в абсолютных значениях величины эмиссии за разные года обусловлена изменчивостью погодных условий. Выявленные различия в термическом режиме почв потребовали сделать поправку на вариабельность температур участков. С этой поправкой средняя величина вклада корневого дыхания приближается к 50 %. Применительно к данной методике очень важна идентичность участков с точки зрения микробной активности (МД). Разница в вели-

чине МД, нормированной по объему, между почвой пятен и растительности в среднем составляет 1,4 (см. рис. 4, б). Вклад корней в таком случае достигает 40 %.

*Сосняки зеленомошные, лишайниковые.* Для данных экосистем за четыре полевых сезона в общей сложности сделано более 200 измерений величины эмиссии (рис. 6). Как и в случае с “торфяными пятнами”, абсолютные различия в величинах эмиссии по годам обусловлены гидротермическими условиями и тем, что измерения проводились на разных участках леса. Расчеты велись по той же схеме, с учетом разницы в температуре, величине МД, нор-

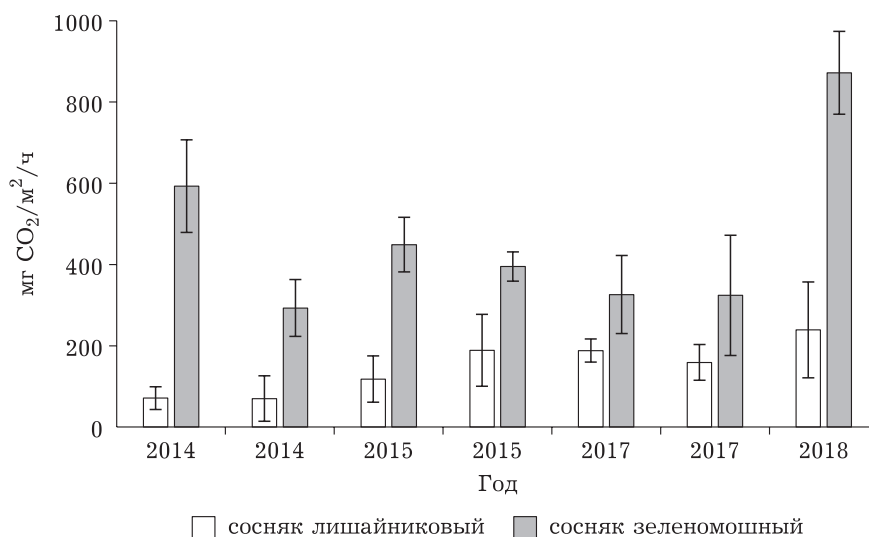


Рис. 6. Средняя величина эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности почвы на участках сосняков лишайниковых и сосняков кустарничково-зеленомошных. I – стандартное отклонение

мированной по объему. С учетом всех корректировок доля корневого дыхания для сосняка зеленомошного составила в среднем 61 %. Нужно отметить, что, в отличие от экосистем с “торфяными пятнами”, запасы корней в сосняке зеленомошном превышают таковые в лишайниковом в 5–14 раз (варьирование для разных участков леса), т. е. не абсолютно. Связано это с тем, что в сосняке лишайниковом отсутствуют корни сосудистых растений напочвенного яруса, но присутствуют древесные корни (хотя и в меньшем количестве).

Для участка пятнистой тундры (Новый Уренгой) данную методику применить не удалось, так как минеральные пятна, которые занимают до 20 % площади, содержат значительное количество корней при полном отсутствии наземной фитомассы. Данное обстоятельство связано с благоприятными термическими условиями для функционирования корней на участках оголенных минеральных пятен [Chernov, Matveyeva, 1997].

Таким образом, метод исключения корней в предложенной нами модификации показал вполне удовлетворительный результат. Основными его преимуществами является кратковременность эксперимента, что очень ценно в полевых условиях. Метод не требует дополнительных манипуляций, не меняет гидротермический режим почв, не нарушает их целостность. Основной недостаток: он не является универсальным, так как требует наличия специфических объектов. Второй недостаток: недоучет таких составляющих дыхания, как дыхание ризомикробных микроорганизмов и прайминг-эффект.

**Метод интеграции компонентов.** Вклад дыхания отдельных компонентов рассчитывали на основе данных по величинам УКД, запасам корневого биомассы и величинам МД, нормированного по объему. В результате, вклад корневого дыхания составил для подзола сосняка зеленомошного  $29 \pm 3 \%$ , для торфяной почвы плоскобугристого торфяника –  $14 \pm 6 \%$ , торфяной мерзлотной остаточно эутрофной крупнобугристого торфяника – 40 %. Верхний горизонт торфяной мерзлотной почвы обеспечивает 70 % всей продукции  $\text{CO}_2$  (из расчета на деятельный слой), верхний органогенный горизонт подзола – около 80 %.

Преимуществами метода интеграции компонентов мы считаем то, что он хотя и тру-

доемкий, но дает возможность получить информацию о вкладе в общую продукцию  $\text{CO}_2$  не только отдельных компонентов, но и почвенных горизонтов, фракций корней и т. д. В отличие от методов, основанных на измерении потока  $\text{CO}_2$  с поверхности, отсутствуют погрешности, связанные с изменением скорости потока за счет изменения гидротермических и других факторов. Но при этом метод имеет ряд недостатков, которые отмечены и другими исследователями. Первое – это вероятное изменение дыхания компонентов вследствие нарушения сложения почвы, а также срезания корней. В связи с этим целесообразно вводить поправочные коэффициенты, учитывающие изменение величин МД и УКД. Также недостатком метода является недоучет ряда составляющих почвенного дыхания, связанных с микробным разложением почвенного органического вещества, инициированного недавним поступлением ризодепозитов и “ризомикробным дыханием”. Величины gross-продукции  $\text{CO}_2$  исследованными почвами в несколько раз превысили величину эмиссии  $\text{CO}_2$  с поверхности почв. Это обстоятельство исключает возможность расчета величины вклада одного компонента как разницы между эмиссией и дыханием другого компонента, как предложено в ряде исследований.

**Метод регрессии в разных модификациях.** Для пятнистой тундры выявлена полиномиальная связь эмиссии  $\text{CO}_2$  с поверхностью почвы с запасами корневого биомассы. Таким образом, метод регрессии для данной экосистемы не работает, так как он предполагает линейную связь. В области низких величин корневого биомассы с ее ростом наблюдается устойчивое увеличение эмиссии, а при большой корневого биомассы тенденции обратные. Мы объясняем данный факт физическими процессами: пятна и трещины, окружающие пятна, существенно (в 2–3 раза) различаются по плотности. Перераспределение газа в трещинах идет быстрее, его накопления не происходит. Это приводит к “необъяснимым” эффектам повышенной эмиссии, например, на полностью оголенных участках пятен, или, наоборот, нулевой эмиссии на заросших участках. Для подобного рода объектов не применимы (или применимы с ограничениями) методики, основанные на измерении эмиссии  $\text{CO}_2$  с поверхности почвы. По нашему мнению, наи-

более подходит в данном случае метод интеграции компонентов.

Для участка, расположенных в непосредственной близости сосняка лишайникового и сосняка кустарничково-зеленомошного, удалось получить линейную зависимость между величиной корневой биомассы (для верхнего 10-сантиметрового слоя) и эмиссией  $\text{CO}_2$  с поверхности почвы (рис. 7, а). Согласно методике величина эмиссии, обусловленная только микробным дыханием, равна  $167 \text{ мг CO}_2/\text{м}^2/\text{ч}$  (при нулевом значении биомассы корней). Исходя из этого, доля корневого дыхания составляет на данном участке от 2 % (почти полное отсутствие корней на участке сосняка лишайникового) до 62 %, при среднем значении 29 %.

Основной недостаток данной методики в том, что она предполагает идентичность микробного дыхания на всех участках (в нашем случае, на всех точках опробования). Но абсолютно очевидно, что величина МД будет выше на участках с хорошо развитым покровом сосудистых растений. Полученная корреляционная зависимость между МД (в объемных единицах) и эмиссией очевидна, хотя и статистически не значима ( $R = 0,57$ ;  $p = 0,09$ ). Существуют и другие факторы, влияющие на величину эмиссии на данном объекте (температура, влажность и др.), но значимым (по результатам регрессионного анализа) является только запас корневой биомассы. Мы попытались применить метод регрессии в другой модификации на этом же объекте: выявить зависимость величины эмиссии от запасов биомассы сосудистых растений (травяно-кустарничковый ярус)

(рис. 7, б). Если произвести расчет доли корневого дыхания (принимая, что при нулевой биомассе вклад корней нулевой), то она составит 0–86 % (среднее 68 %).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известно, что с помощью методик определения вклада отдельных компонентов в общее почвенное дыхание возможно разделение не всех основных источников, а лишь отдельных их групп [Kuzyakov, Larionova, 2005; Ryan, Law, 2005; Subke et al., 2006], и различные методики способны разделить лишь определенные компоненты. Данные компоненты к тому же имеют пересечения [Kuzyakov, 2006]. Из этого следует, что наиболее точные результаты могут быть получены при использовании комплекса методов на одном и том же объекте, объединив полученные данные. Для почв плоскобугристых торфяников величина вклада корней в общее почвенное дыхание, определенная методом затенения, составила 16–30 % (29–58 % с учетом неполного подавления дыхания), методом интеграции компонентов –  $14 \pm 6$  %. Разница в данных по двум методикам объясняется тем, что в методе интеграции компонентов определяется только автотрофная составляющая дыхания без учета ризомикробного дыхания и прайминг-эффекта. Для почв лесных фитоценозов – подзолов и подбуров – получен широкий диапазон данных по вкладу корневого дыхания – от 0 до 80 %. Столь широкое варьирование объясняется прежде всего различиями в характере напочвенного раститель-

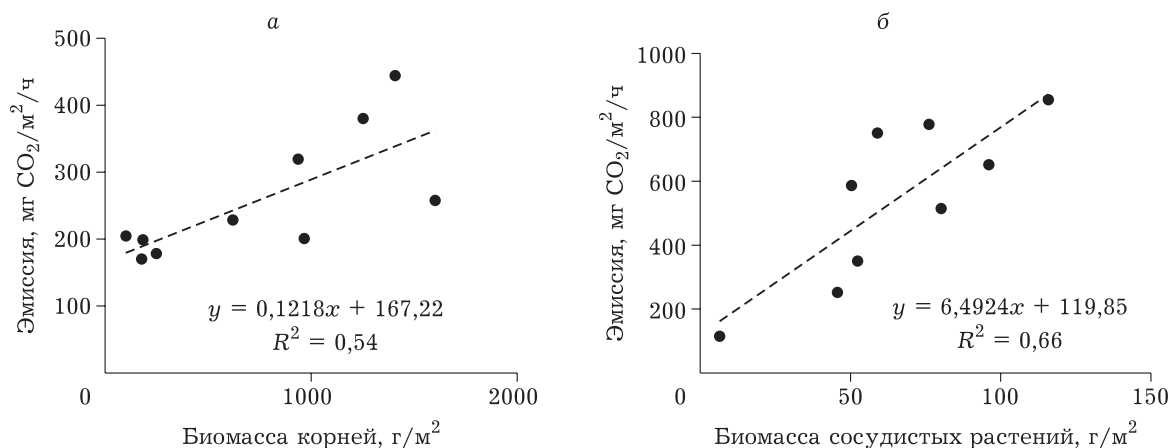


Рис. 7. Регрессионные зависимости величины эмиссии  $\text{CO}_2$  с поверхности почвы сосняков от: а – запаса корневой биомассы (данные 2017 г.), б – запаса надземной фитомассы сосудистых растений (данные 2018 г.)

ного покрова – от почти полного отсутствия сосудистых растений (сосняки лишайниковые) до участков с 85%-м проективным покрытием сосудистых растений (сосняки кустарничково-зеленомошные). В среднем для участков сосняка кустарничково-зеленомошного вклад корневого дыхания составил 60 %, для лишайникового – 30 %. Мы предполагаем, что вклад компонентов дыхания, связанных с корневой деятельностью, в лесных экосистемах исследованной территории ближе к верхним полученным значениям (80–90 %), что связано с недоучетом в некоторых методиках дыхания древесных корней (затенение), а в других – дыхания ризомикробных микроорганизмов и прайминг-эффекта (интеграция компонентов). Вклад корневого дыхания на почвах крупнобугристых торфяников составил в среднем 40 %. Для этого участка данные, полученные по двум методикам (исключения корней и интеграции компонентов), совпали. Для ландшафтов пятнистых тундр варьирование величин вклада корневого дыхания 15–70 % в зависимости от характера участка (пятна, зарастающие участки, трещины).

Следует отметить, что в ходе выполнения проекта не удалось найти метода, не имеющего недостатков. Все методы имеют определенные допущения, требуют дополнительных исследований для уточнения или корректировки результатов, не всегда интерпретация полученных результатов очевидна. Наилучшие, с нашей точки зрения, результаты получены при использовании метода интеграции компонентов и метода исключения корней (сравнение эмиссии на схожих участках с растительностью и без). При использовании различных методик близкие результаты получены при большом количестве повторностей опытов в течение нескольких сезонов.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 18-04-00952 и № 16-04-00808.

#### ЛИТЕРАТУРА

Васильев С. В. Лесные и болотные ландшафты Западной Сибири. Томск: Изд-во НТЛ, 2007. 276 с.  
 Голик К. Н. Темновое дыхание растений. Киев: Наук. думка, 1990. 136 с.  
 Головацкая Е. А. Биологическая продуктивность олиготрофных и эвтрофных болот южно-таежной подзоны Западной Сибири // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Биология. 2009. Т. 2, № 1. С. 38–53.

Гончарова О. Ю., Матышак Г. В., Бобрик А. А., Тимофеева М. В., Сефилян А. Р. Оценка вклада корневого и микробного дыхания в общий поток CO<sub>2</sub> из торфяных почв и подзолов севера Западной Сибири методом интеграции компонентов // Почвоведение. 2019. № 2. С. 234–245. [Goncharova O. Yu., Matyshak G. V., Bobrik A. A., Timofeeva M. V., Sefilyan A. R. Assessment of the Contribution of Root and Microbial Respiration to the Total Efflux of CO<sub>2</sub> from Peat Soils and Podzols in the North of Western Siberia by the Method of Component Integration // Eur. Soil Sci. 2019. Vol. 52, N 2. P. 206–217].  
 Гончарова О. Ю., Матышак Г. В., Бобрик А. А., Удовенко М. М., Сефилян А. Р. Методические подходы к полювому определению вклада корневого и микробного дыхания в эмиссию CO<sub>2</sub> почвами криолитозоны // Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение. 2018. № 1. С. 46–51 [Goncharova O. Yu., Matyshak G. V., Bobrik A. A., Udovenko M. M., Sefilyan A. R. Procedural approaches to field determination of root and microbial respiration contribution to CO<sub>2</sub> emission by permafrost-affected soils // Moscow Univ. Soil Sci. Bull. 2018. Vol. 73, N 1. P. 39–44].  
 Дроздов Д. С., Васильев А. А., Малкова Г. В., Москаленко Н. Г., Орехов П. Т., Украинцева Н. Г. Изменения температуры многолетнемерзлых пород западного сектора Российской Арктики в связи с изменениями климата // Полярная криосфера воды и суши. М.: Paulsen, 2011. С. 151–170.  
 Карелин Д. В., Замолодчиков Д. Г. Углеродный обмен в криогенных системах. М.: Наука, 2008. 343 с.  
 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 [Karelin D. V., Zamolodchikov D. G., Kaganov V. V., Pochikalov A. V., Gityarskiy M. L. Microbial and root components of respiration of sod-podzolic soils in boreal forest // Russian Journal of Forest Science. 2007. N 3. P. 183–195].  
 Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.  
 Ландшафты криолитозоны Западно-Сибирской нефтегазоносной провинции / под ред. Е. С. Мельникова. Новосибирск: Наука, 1983. 165 с.  
 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 CO<sub>2</sub> из почвы // Почвоведение. 2003. № 2. С. 183–194 [Larionova A. A., Yevdokimov I. V., Kurganova I. N., Sapronov D. V., Kuznetsova L. G., Lopes de Gerenyu V. O. Root respiration and its contribution to the CO<sub>2</sub> emission from soil // Eur. Soil Sci. 2003. Vol. 36, N 2. P. 173–184].  
 Мазуренко М. Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока (структура и морфогенез). М.: Наука, 1982. 184 с.  
 Матышак Г. В., Богатырев Л. Г., Гончарова О. Ю., Бобрик А. А. Особенности развития почв гидроморфных экосистем северной тайги Западной Сибири в условиях криогенеза // Почвоведение. 2017. № 10. С. 1155–1164 [Matyshak G. V., Bogatyrev L. G., Goncharova O. Yu., Bobrik A. A. Specific features of the development of soils of hydromorphic ecosystems in the northern taiga of western Siberia under conditions of cryogenesis // Eur. Soil Sci. 2017. Vol. 50, N 10. P. 1115–1124].

- Москаленко Н. Г. Антропогенная динамика растительности равнин криолитозоны России. Новосибирск: Наука. Сиб. издат. фирма РАН, 1999. 280 с.
- Наумов А. В. Дыхание почв: составляющие, экологические функции, географические закономерности. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 208 с.
- Огнева О. А., Матышак Г. В., Гончарова О. Ю., Бобрлик А. А., Пономарева О. Е. Почвы торфяных пятен бугристых торфяников севера Западной Сибири // Криосфера Земли. 2016. Т. 20, № 2. С. 61–68 [Ogneva O. A., Matyshak G. V., Goncharova O. Yu., Bobrik A. A., Ponomareva O. E. Soils of peat spots of frozen peatlands in the north of Western Siberia // Earth's Cryosphere. 2016. Vol. 20, N 2. P. 55–62].
- Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
- Семихатова О. А., Иванова Т. И., Кирпичникова О. В. Дыхание корней у растений острова Врангеля // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 5. С. 656–666.
- Смагин А. В. Газовая фаза почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2005. 301 с.
- Стольников Е. В., Ананьева Н. Д., Чернова О. В. Микробная биомасса, ее активность и структура в почвах старовозрастных лесов европейской территории России // Почвоведение. 2011. № 4. С. 479–494 [Stolnikova E. V., Ananyeva N. D., Chernova O. V. The microbial biomass and its activity and structure in the soils of old forests in the European Russia // Eur. Soil Sci. 2011. Vol. 44, N 4. P. 437–452].
- Федоров-Давыдов Д. Г. Дыхательная активность тундровых биогеоценозов и почв Колымской низменности // Почвоведение. 1998. № 3. С. 291–301.
- Ajtaý G. L., Ketner P., Duvigneaud P. Terrestrial primary production and phytomass // The Global Carbon Cycle / Eds. B. Bolin, E. T. Degens, S. Kempe and P. Ketner. Chichester: John Wiley & Sons, 1979. P. 129–181.
- Anisimov O. A., Fitzharris B., Hagen J. O., Jefferies R., Marchant H., Nelson F., Prowse T., Vaughan D. Polar regions (Arctic and Antarctica) // Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2001. P. 85–98.
- Billings W. D. Carbon balance of Alaskan tundra and taiga ecosystems: past, present and future // Quater. Sci. Rev. 1987. Vol. 6, N 2. P. 165–177.
- Billings W. D., Luken J. O., Mortensen D. A., Peterson K. M. Arctic tundra: a source or sink for atmospheric carbon dioxide in a changing environment? // Oecologia. 1982. Vol. 53. P. 7–11.
- Billings W. D., Peterson K. M., Shaver G. R., Trent A. W. Root growth, respiration and carbon dioxide evolution in an arctic soil // Arctic Alpine Res. 1977. Vol. 9, N 2. P. 129–137.
- Chernov Yu. I., Matveyeva N. V. Arctic ecosystems in Russia // Ecosystems of the world. Vol. 3. Polar and Alpine Tundra / Ed. F. E. Wielgolaski. Amsterdam, 1997. P. 361–507.
- Craine J. M., Wedin D. A., Chapin F. S. Predominance of ecophysiological controls on soil CO<sub>2</sub> flux in a Minnesota grassland // Plant and Soil. 1999. Vol. 207, N 1. P. 77–86.
- Davidson E. A., Verchot L. V., Cattânio J. H., Ackerman I. L., Carvalho J. E. M. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia // Biogeochem. 2000. Vol. 48, Issue 1. P. 53–69.
- Gloser V., Scheurwater I., Lambers H. The interactive effect of irradiance and source of nitrogen on growth and root respiration of *Calamagrostis epigejos* // New Phytol. 1996. Vol. 134. P. 407–412.
- Gomez-Casanovas N., Matamala R., Cook D. R., Gonzalez-Meler M. A. Net ecosystem exchange modifies the relationship between the autotrophic and heterotrophic components of soil respiration with abiotic factors in prairie grasslands // Global Change Biol. 2012. Vol. 18, N 8. P. 2532–2545.
- Hanson P. J., Edwards N. T., Garten C. T., Ansreus J. A. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations // Biogeochem. 2000. Vol. 48, N 1. P. 115–146.
- IPCC Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2007.
- Kosykh N. P., Koronotova N. G., Naumova N. B., Titlyanova A. A. Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of West Siberia // Wetland Ecol. Manage. 2008. Vol. 16. P. 139–153.
- Kucera C. L., Kirkham D. R. Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri // Ecology. 1971. Vol. 52. P. 912–915.
- Kuzyakov Y. Sources of CO<sub>2</sub> efflux from soil and review of partitioning methods // Soil Biol. Biochem. 2006. Vol. 38, N 3. P. 425–448.
- Kuzyakov 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. Vol. 168. P. 503–520.
- Lambers H., Robinson S. A., Ribas-Carbo M. Regulation of respiration *in vitro* // Plant Respiration. From Cell to Ecosystem. Advances in Photosynthesis and Respiration. 2005. Vol. 18. P. 1–15.
- Lloyd J., Taylor J. A. On the temperature dependence of soil respiration // Functional Ecol. 1994. Vol. 8. P. 315–323.
- Melillo J. M., Steudler P. A., Aber J. D., Newkirk K., Lux H., Bowles F. P., Catricala C., Magill A., Ahrens T., Morrisseau S. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system // Science. 2002. Vol. 298. P. 2173–2176.
- Millenaar F. F., Roelofs R., González-Meler M. A., Siedow J. N., Wagner A. M., Lambers H. The alternative oxidase in roots of *Poa annua* after transfer from high-light to low-light conditions // The Plant J. 2000. Vol. 23. P. 623–662.
- Riveros-Iregui D. A., McGlynn B. L., Epstein H. E., Welsch D. L. Interpretation and evaluation of combined measurement techniques for soil CO<sub>2</sub> efflux: Discrete surface chambers and continuous soil CO<sub>2</sub> concentration probes // J. Geophys. Res. 2008. Vol. 113. P. 1–11.
- Rustad L. E., Campbell J. L., Marion G. M., Norby R., Mitchell M., Hartley A., Cornelissen J., Gurevitch J. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming // Oecologia. 2001. Vol. 126. P. 543–562.

- Ryan M. G., Law B. E. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration // *Biogeochem.* 2005. Vol. 73. P. 3–27.
- Skre O. CO<sub>2</sub> exchange in Norwegian tundra plants studied by infrared gas analyzer technique // *Ecological studies. Fennoscandian Tundra ecosystems. Part I: Plants and microorganisms* / Ed. F. E. Wielgolaski. 1975. Vol. 6. P. 168–183.
- Subke J. A., Inghima I., Cotrufo M. F. Trends and methodological impacts in soil CO<sub>2</sub> efflux partitioning: A meta-analytical review // *Global Change Biol.* 2006. Vol. 12. P. 921–943.
- Uchida M., Nakatsubo T., Horikoshi T., Nakane K. Contribution of micro-organisms to the carbon dynamics in black spruce (*Picea mariana*) forest soil in Canada // *Ecol. Res.* 1998. Vol. 13. P. 17–26.
- Zhou X., Wan S., Luo Y. Source components and interannual variability of soil CO<sub>2</sub> efflux under experimental warming and clipping in a grassland ecosystem // *Global Change Biol.* 2007. Vol. 13, N 4. P. 761–775.

## **Autotrophic and heterotrophic soil respiration in cryolithozone: quantifying the contributions and methodological approaches (the case of soils of the north Western Siberia)**

O. Yu. GONCHAROVA\*, G. V. MATYSHAK, M. V. TIMOFEEVA, A. R. SEFILIAN, A. A. BOBRIK, M. O. TARKHOV

*Lomonosov Moscow State University  
119991, Moscow, Leninskie gory, 1  
\*E-mail: goncholgaj@gmail.com*

In the course of research conducted in the continuous and discontinuous permafrost zone of the north of Western Siberia, the values of autotrophic (root) and heterotrophic (microbial) soil respiration and their ratio for typical ecosystems of the area were estimated. The data were obtained on the basis of a complex of field, laboratory and calculation methods: shading; root exclusion method (comparing emissions at similar sites with and without vegetation); method of components integration or separate incubation; regression method. For soils of plateau palsa, the root contribution to total soil respiration was 16–30 % by shading method and  $14 \pm 6$  % by the components integration method. For soils of shrub-green moss pine forests, the contribution of root respiration was 60 %, for lichen pine forests – 30 %. It can be assumed that in forest ecosystems of the studied area the contribution of root-derived respiration is even higher, which is due to undercount in some methods tree roots respiration and / or rhizomicrobial microorganisms respiration and priming effect. The contribution of root respiration in soils of mound palsa averaged 40 %. For tundra with frost boil ecosystems, the variation of the contribution of root respiration was 15–70 %, depending on the location on the cryogenic micro-relief (boils, inter-boils). All used methods have disadvantages, some assumptions. These require additional studies to clarify or correct the results. The interpretation of the results are not always obvious. When using different techniques, similar results were obtained with a large number of replications of experiments over several seasons. The paper also presents data on the absolute values of the specific roots respiration for different species and size fractions, the value of the root biomass and the microbial respiration of the soils of different permafrost landscapes.

**Key words:** root respiration, microbial respiration, palsa, pine forests, component integration method, regression method, shading method.