

УДК 547.211:57.023:58.072

DOI: 10.15372/KhUR20180101

Немикробиологическое образование метана в растениях

Д. Н. ГАРЬКУША, Ю. А. ФЕДОРОВ

*Институт наук о Земле Южного федерального университета,
Ростов-на-Дону, Россия**E-mail: gardim1@yandex.ru*

(Поступила 12.07.17)

Аннотация

Выполнен обзор и обобщены результаты экспериментальных исследований, направленных на установление механизмов образования метана в аэробной филосфере растений и вклада растительности в глобальную эмиссию метана. До недавнего времени образование и эмиссия метана биогенными источниками связывались исключительно с деятельностью метаногенных архей, растущих в анаэробных условиях водоемов и водотоков, болот, рисовых полей и свалок, желудочно-кишечного тракта животных и термитов. Однако современные данные показывают, что возможно образование метана и не микробиологическим путем в аэробной филосфере растений. Хотя этот механизм точно не установлен, фиксируемая на примере многочисленных экспериментальных работ взаимосвязь между наблюдаемым выделением метана растениями и воздействием на растение ультрафиолетового излучения и других физиологических стрессов (изменение температуры, физическая травма растения) показывает, что это повсеместный процесс, который протекает в присутствии кислорода. Считается, что при воздействии на растения ультрафиолетового излучения и других физиологических стрессов в них инициируются химические реакции с образованием активных форм кислорода и, как следствие, с выделением некоторого количества метана из метоксильных групп растительных пектинов (а по некоторым данным, также из растительной целлюлозы и лигнина), как части процесса клеточного распада. Согласно оценкам с использованием самых разнообразных подходов, наиболее вероятный диапазон глобальной суммарной эмиссии метана растительностью составляет 20–60 Тг/год, при этом доля внекорневой эмиссии метана, связанной с ультрафиолетовым облучением пектина, не превышает 5 % от глобальной эмиссии метана растительностью, из которых ~60 % приходится на тропические широты.

Ключевые слова: филосфера растений, образование метана в филосфере, механизмы, эмиссия

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что в процессе жизнедеятельности растения влияют на газовый и химический состав окружающей среды, обогащают ее органическим веществом, необходимым для жизнедеятельности животных макро- и микроорганизмов [1]. Помимо того что растения после отмирания служат важным источником органических веществ, при разложении которых возможно образование значительных количеств метана [1, 2], существенное воздействие на скорость метаногенеза, уровень концентрации и величину потока метана оказывают и живые растения.

Во-первых, растения выделяют в грунты, на которых они произрастают, растворы и легкодоступные органические соединения, среди которых доминируют корневые выделения (так называемые корневые экссудаты) [3]. Эти органические соединения рассматриваются [4] в качестве главной движущей силы многих микробных процессов в ризосфере. В частности, корневые выделения легко разлагаются, быстро утилизируются и снабжают соединениями углерода различные микроорганизмы, в том числе микроорганизмы-предшественники метаногенных архей [5–9]. Согласно исследованиям [10, 11], корневые экссудаты ответственны за более

чем половину сезонных выбросов метана некоторыми рисовыми полями и болотами.

Во-вторых, растения, главным образом соудистые водно-болотные, обеспечивают транспорт метана из грунтов (почв, донных отложений, торфа) (см. например, [12–20] и ссылки там на оригинальные публикации) в атмосферу через аэренхиму, образующую непрерывное воздушное пространство внутри растения. Этот путь исключает окисление значительной части метана в системе “грунт – вода” [21, 22]. Например, по оценкам [23–30], от 50 до 95 % от общего потока метана с болотных экосистем транспортируется растениями из грунтов корнями через аэренхиму в стебли и листья, затем в атмосферу через устьица растений, а также путем диффузии через поверхность листьев и стеблей [31].

Аэренхима водно-болотных растений служит также каналом-трубопроводом для кислорода, по которому он может диффундировать через корни в ризосферу и прилегающие грунты [12, 28, 32, 33] и, как следствие, стимулировать метаноокисляющие бактерии в грунтах. Следует отметить, что метанотрофы также размножаются и выживают в филосфере растений, несмотря на их небольшую численность [34–36]. Помимо дыхания корней и микроорганизмов, ассоциированных с корнями, парциальное давление кислорода в ризосфере может изменяться вследствие потребления корнями воды, а также проникновения корней в грунты, что разуплотняет их и создает каналы для перекачки газа [37]. Увеличение концентраций кислорода в почве и донных отложениях приводит к повышению их окислительно-восстановительного потенциала и к окислению таких восстановленных форм, как Fe^{2+} , Mn^{2+} , H_2S и CH_4 [38]. Кроме того, повышенный редокс-потенциал будет ограничивать образование метана в грунтах, а следовательно, снижать его эмиссию в атмосферу.

Во всех описанных случаях растения принимают прямое или опосредованное участие в регулировании процессов образования и эмиссии метана, но сам газ образуется вне растения. Однако в 2006 г. на примере экспериментов с 30 различными видами листьев и трав из районов с тропическим и умеренным климатом, помещенных после срезки в специальные герметичные камеры с типичным

составом атмосферного воздуха (но без метана), было установлено [39, 40], что все живые (зеленые) и засохшие части растений (как сорванные живыми, так и сорванные уже засохшими) выделяли метан. Интенсивность выделения метана сухими листьями растений, по данным [39], варьировала в диапазоне 0.2–3 нг/г сухого листа в час при температуре 30 °С. Количество выделенного метана живыми частями растений (максимум – 12 370 нг/г сухого листа в час) обычно в 10–100 раз превышало выделение метана засохшими частями. Скорость эмиссии метана возрастала в 3–5 раз в случае, если экспериментальные камеры оказывались под воздействием естественного солнечного света, а также при повышении температур до 30–70 °С. Кеплер и соавт. [39, 40] предположили, что образование метана в растениях не связано с деятельностью метаногенных архей, и предложили ферментативный механизм образования метана за счет пектина – структурного элемента растительных тканей трав и листьев, способствующего поддержанию в них тургора. Хотя интенсивность эмиссии метана листьями растений незначительна, при достаточно грубой экстраполяции, проведенной авторами [39] и учитывающей различия между дневными и ночными выбросами метана листьями, продолжительность светового дня, продолжительность вегетационного периода и общую чистую первичную продукцию в каждой экосистеме, величина ежегодной глобальной эмиссии метана живой растительностью получилась очень существенной – от 62 до 236 Тг/год, или 10–40 % от его ежегодного глобального выброса в атмосферу известными природными и антропогенными источниками. (По данным [41], величина глобальной эмиссии в среднем составляет 588 Тг/год, что согласуется с другими оценками, например [42], – 582 Тг/год.) Наибольший вклад (более 70 %) в ежегодную глобальную эмиссию метана растительностью вносят тропические леса и пастбища – от 46 до 169 Тг CH_4 /год [40], что согласуется со спутниковыми наблюдениями [43], показавшими “облака” метана над тропическими лесами. Вклад растительного опада оценен в 0.5–6.6 Тг CH_4 /год [39]. Таким образом, Кеплер и соавт. [39] впервые на примере лабораторных экспериментов

показали, что живые растения и растительный опад могут выделять метан в атмосферу в аэробных условиях.

Эти предположения вызвали живейший интерес, продолжительные дебаты и определенный скептицизм у научного сообщества и средств массовой информации [44, 45], способствовали дальнейшим экспериментальным исследованиям и более широкому изучению влияния растений на глобальный бюджет метана и разработку способов сокращения его эмиссии в атмосферу [46, 47]. Такая реакция на заявление авторов [39] обусловлена следующим. Во-первых, принято считать, что метан образуется метаногенными археями при разложении органического вещества в анаэробных условиях или без участия метаногенов при высоких температурах, например, при сжигании биомассы. И, во-вторых, экстраполяция экспериментальных лабораторных измерений на глобальный уровень [39] показала, что вклад растений в эмиссию метана относительно его совокупных глобальных поступлений в атмосферу природными и антропогенными источниками может быть значителен.

Цель настоящей работы – обзор и обобщение результатов экспериментальных исследований, направленных на установление механизмов образования метана в растениях и вклада растительности в глобальную эмиссию метана и выполненных после опубликования [39]. Следует отметить, что в отечественной литературе статьи Кепплера и соавт. [39, 48] остались практически незамеченными. К настоящему времени в российской периодике имеются лишь единичные публикации по данной проблематике [40, 49].

НЕМИКРОБИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБРАЗОВАНИЕ МЕТАНА В РАСТЕНИЯХ

Выделение метана листьями, отсоединенными от растений, подтверждено на примере большого количества работ ([49–60] и др.). Хотя механизм аэробного образования метана в растениях доподлинно не установлен, взаимосвязь между зафиксированным количеством выделенного растением метана и воздействием на растение ультрафиолетового излучения и тепла позволила предположить, что эти

физиологические воздействия инициируют химические реакции с образованием активных форм кислорода, в ходе которых из антиоксидантов, вырабатываемых в митохондриях живых клеток растений, образуется метан [58, 59, 61, 62]. Подобное аэробное образование метана было продемонстрировано ранее на примере митохондрий животных клеток, подверженных оксидативному (окислительному) стрессу [61, 63]. Под влиянием оксидативного стресса образование активных форм кислорода, таких как пероксид водорода (H_2O_2) и гидроксильный радикал (OH^\cdot), может привести к повреждению жизненно важных клеточных компонентов. Клетки вырабатывают ряд антиоксидантных молекул, которые защищают их путем нейтрализации активных форм кислорода. Показано [61, 63], что в группе антиоксидантных молекул, содержащих метильную CH_3 -группу, при взаимодействии с активными формами кислорода может быть получен метан по реакции, аналогичной его образованию в клетках млекопитающих.

Предположение авторов [39] о том, что метиловые эфиры (метоксильная группа) пектиновых молекул являются потенциальными источниками метана, нашло подтверждение в последующих экспериментах с изотопно-меченым пектином [48]. В работах [51, 52, 56] показано, что все выбросы метана за счет пектина тканей свежих и сушеных листьев зависят от ультрафиолетового излучения. В работе [59] продемонстрировано, что активные формы кислорода способствуют высвобождению метана из метоксильных групп растительных пектинов под действием ультрафиолетового излучения и других физиологических стрессов (например, изменения температуры, давления). В работах [51, 56] также показано, что после удаления метиловых эфиров из пектина образование метана под действием ультрафиолетового излучения прекратилось. Таким образом, пектин может быть источником метана в случае ультрафиолетового облучения растения, в том числе естественным солнечным светом [51]. При проведении исследований [64–68] растения не подвергали ультрафиолетовому облучению и другим физиологическим воздействиям, вероятно, поэтому выделение метана листьями, отсоединенными от растений, не обнаружено.

Авторы [69] считают, что внекорневое выделение метана (т. е. выделение, не связанное с транспортировкой метана из почв и донных отложений через корни, стебли и листья) за счет пектина будет пропорционально величине ультрафиолетового облучения. Помимо этого, выделение метана растением будет зависеть от структуры листа, распределения пектина в листе, фотосенсибилизирующих соединений, а также химических и биохимических процессов генерации активных форм кислорода [51, 59]. Эти факторы варьируют у разных видов растений.

В ходе эксперимента с варьированием продолжительности ультрафиолетового облучения [52] метан образовывался не только из пектина, но также из растительной целлюлозы и лигнина. Дальнейшие исследования [70] с использованием стабильных изотопов подтвердили, что только некоторые из зафиксированных выбросов метана растениями связаны с метильными группами пектина.

Эксперимент [52], в котором определялось время отклика сухой травы (*Lolium perenne*) на три коротких и сильных импульса ультрафиолетовой лампы Виталюкс в виде выброса метана, показал, что отклик происходит почти мгновенно и так же мгновенно прекращается с отключением источника ультрафиолета. Кроме того, объем выделившегося метана коррелирует с длительностью облучения. Практически мгновенный отклик служит явным доказательством того, что источником выбросов метана служит фотохимический процесс, и он не связан с бактериями. Особенность постановки эксперимента исключает процесс физической адсорбции-десорбции или газовой выделению из других источников в качестве возможного объяснения наблюдаемых выбросов метана при ультрафиолетовом облучении в лабораторных условиях. Выделение метана начинается сразу после облучения растения, но максимальная интенсивность достигается через 1–2 мин с начала облучения. Интенсивность выделения метана сухим веществом при ультрафиолетовом облучении на два порядка выше, чем при его отсутствии, что в целом согласуется с результатами работы [39].

В целом, эксперименты [52] показали, что ультрафиолет-опосредованное образование метана – это повсеместный процесс, который

протекает в присутствии кислорода. Кроме этого, было высказано мнение [58, 59, 71], что и при других экологических стрессах, как биотических, так и абиотических, а также процессах, в ходе которых в клетках продуцируются активные формы кислорода, из растительных тканей может образовываться некоторое количество метана вследствие клеточного распада. В частности, при проведении экспериментов [72] резкие изменения температуры воды (температурный стресс) приводили к увеличению выбросов метана водными растениями; физическая травма растения также инициировала резкое выделение метана [54].

Киршбаум с соавт. [73] одними из первых указали на методологические нестыковки в подходе Кепплера и соавт. [39] при оценке глобальной эмиссии метана растительностью. Используя для оценки различные подходы (например, за основу была взята биомасса листьев, а не величина чистой первичной продукции, как в работе [39]), они получили значительно более низкие глобальные выбросы метана от растительности, чем рассчитанные в [39]. Последующий анализ с использованием самых разнообразных подходов [60, 68, 74–77] также показал существенно более низкую глобальную эмиссию метана растительностью.

Согласно модели [74], растения выделяют до 125 Тг метана в год, однако в других исследованиях [60, 69, 73–76, 78–80] показано, что глобальная суммарная эмиссия метана растительностью составляет от 4 до 69 Тг/год (диапазон наибольшего согласия между этими оценками – 20–60 Тг/год), т. е. 1–12 % от его ежегодного глобального выделения в атмосферу известными природными и антропогенными источниками. И хотя оценки глобальной эмиссии метана растительностью значительно ниже, чем рассчитанные ранее величины (236 Тг/год, [39]), они отражают заметную роль растений в глобальном цикле метана. При этом, согласно [69], внекорневая глобальная эмиссия метана, связанная с ультрафиолетовым облучением пектина, может составлять 0.2–1.0 Тг/год (или 0.3–5 % от глобальной эмиссии метана растительностью), из которых примерно 60 % приходится на тропические широты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

До недавнего времени образование и эмиссия метана биогенными источниками связывались исключительно с деятельностью метаногенных архей, растущих в анаэробных условиях водоемов и водотоков, болот, рисовых полей и свалок, желудочно-кишечного тракта животных и термитов. Однако современные данные показывают, что процессы образования метана могут протекать и не микробиологическим путем в аэробной филосфере растений. Хотя этот механизм доподлинно не установлен, фиксируемая на примере многочисленных экспериментальных работ взаимосвязь между наблюдаемым выделением метана растениями и воздействием на растение ультрафиолетового излучения и других физиологических стрессов (например, резких изменений температуры, давления, физической травмы растения) показывает, что это повсеместный процесс, который протекает в присутствии кислорода. Считается, что воздействие на растения ультрафиолетового излучения и других физиологических стрессов инициирует в них химические реакции с образованием активных форм кислорода, в результате чего из метоксильных групп растительных пектинов (а по некоторым данным, также растительной целлюлозы и лигнина) выделяется некоторое количество метана, как следствие клеточного распада.

Согласно оценкам с использованием самых разнообразных подходов, наиболее вероятный диапазон глобальной суммарной эмиссии метана растительностью составляет 20–60 Тг/год. При этом доля внекорневой эмиссии метана, связанной с ультрафиолетовым облучением пектина, не превышает 5 % от глобальной эмиссии метана растительностью.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект №17-17-01229).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1 Гарькуша Д. Н., Федоров Ю. А. // Сиб. экол. журн. 2016. № 6. С. 919–934.
- 2 Fonseca A. L. S., Marinho C. C., Esteves F. A. // *Am. J. Plant Sci.* 2015. Vol. 6. P. 1675–1684.
- 3 Nguyen C. // *Agronomie*. 2003. Vol. 23. P. 375–396.
- 4 Lynch J. M. *The Rhizosphere*. Chichester: Wiley, 1990.
- 5 Van Veen J. A., Merckx R., van de Geijn S. C. // *Plant Soil*. 1989. Vol. 115. P. 179–188.
- 6 Frenzel P., Bosse U. // *FEMSMicrobiol Ecol*. 1996. Vol. 21. P. 25–36.
- 7 Aulakh M. S., Wassmann R., Bueno C., Rennenberg H. // *Plant Soil*. 2001. Vol. 230. P. 77–86.
- 8 Aulakh M. S., Wassmann R., Rennenberg H. // *Adv. Agron.* 2001. Vol. 91. P. 193–260.
- 9 Kankaala P., Bergström I. // *Biogeochemistry*. 2004. Vol. 67. P. 21–37.
- 10 Watanabe A., Takeda T., Kimura M. // *Geophys. Res.* 1999. Vol. 104. P. 23623–23629.
- 11 King J. Y., Reeburgh W. S., Thieler K. K., Kling G. W., Loya W. M., Johnson L. C., Nadelhoffer K. J. // *Global Biogeochemical Cycles*. 2002. Vol. 16, No. 4. P. 1062.
- 12 Dacey J. W. H., Klug M. J. // *Science*. 1979. Vol. 203. P. 1253–1255.
- 13 Sebacher D. I., Harriss R. C., Bartlett K. B. // *Environ. Qual.* 1985. Vol. 14. P. 40–46.
- 14 Schütz H., Schroder P., Rennenberg H. // *Trace Gas Emissions by Plants* / T. D. Sharkey, E. A. Holland, Mooney HA (Eds.). San Diego, CA, USA: Acad. Press, 1991. P. 29–63.
- 15 Walter B. P., Heimann M., Shannon R. D., White J. R. // *Geophys. Res. Letters*. 1996. Vol. 23. P. 3731–3734.
- 16 Strack M., Waddington J. M., Tuittila E.-S. // *Global Biogeochemical Cycles*. 2004. Vol. 18. GB4003.
- 17 Глаголев М. В., Головацкая Е. А., Шнырев Н. А. // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 14, № 2. С. 197–210.
- 18 Tang J., Zhuang Q., Shannon R. D., White J. R. // *Biogeosci.* 2010. Vol. 7. P. 3817–3837.
- 19 Глаголев М. В. // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2012. Т. 3, № 1(5). С. 1–10.
- 20 Мигловец М. Н., Загирова С. В., Михайлов О. А. // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 1. С. 93–98.
- 21 Yavitt J. B., Lang G. E., Downey D. M. // *Global Biogeochem. Cycles*. 1988. No. 2. P. 253–268.
- 22 King G. M., Roslev P., Skovgaard H. // *Applied and Environmental Microbiology*. 1990. Vol. 56. P. 2902–2911.
- 23 Cicerone R. J., Shetter J. D. // *Geophys. Res.* 1981. Vol. 86. P. 7203–7209.
- 24 Holtzapfel-Pschorn A., Conrad R., Seiler W. // *Plant Soil*. 1986. Vol. 92. P. 223–231.
- 25 Bartlett K. B., Crill P. M., Sebacher D. I., Harriss R. C., Wilson J. O., Melack J. M. // *Geophys. Res.* 1988. Vol. 93. P. 1571–1582.
- 26 Schütz H., Holtzapfel-Pschorn A., Conrad R., Rennenberg H., Seiler W. // *Geophys. Res.* 1989. Vol. 94. P. 16405–16416.
- 27 Nouchi I., Mariko S., Aoki K. // *Plant Physiology*. 1990. Vol. 94. P. 59–66.
- 28 Whiting G. J., Chanton J. P. // *Global Biogeochem. Cycles*. 1992. Vol. 6. P. 225–231.
- 29 Nouchi I., Mariko S. // *Biogeochemistry of Global Change: Radiatively Active Trace Gases* / R. S. Oremland (Ed.) NY-London: Chapman & Hall, 1993. P. 336–352.
- 30 Butterbach-Bahl K., Papen H., Rennenberg H. // *Plant Cell Environ.* 1997. Vol. 20. P. 1175–1183.
- 31 Dacey J. W. H. // *Ecology*. 1981. Vol. 62. P. 1137–1147.
- 32 Armstrong W. // *Physiol. Plant.* 1971. Vol. 25. P. 192–197.
- 33 King J. Y., Reeburgh W. S., Regli S. K. // *Geophys. Res.* 1998. Vol. 103. P. 29083–29092.
- 34 Доронина Н. В., Иванова Е. Г., Троценко Ю. А. // Микробиология. 2002. Т. 71, № 1. С. 130–132.

- 35 Каляева М. Л., Иванова Е. Г., Доронина Н. В., Захарченко Н. С., Трощенко Ю. Л., Бурьянов Я. И. // Докл. РАН. 2003. Т. 388, № 6. С. 847–849.
- 36 Доронина Н. В., Иванова Е. Г., Сузина Н. Е., Трощенко Ю. А. // Микробиология. 2004. Т. 73, № 6. С. 817–824.
- 37 Philippot L., Hallin S., Börjesson G., Baggs E. M. // Plant Soil. 2009. Vol. 321. P. 61–81.
- 38 Kludze H. K., Delaune R. D., Patrick W. H. Jr. // Soil Sci. Soc. Am. J. 1993. Vol. 57. P. 386–391.
- 39 Keppler F., Hamilton J. T. G., Brass M., Rockmann T. // Nature. 2006. Vol. 439. P. 187–191.
- 40 Кеплер Ф., Рекманн Т. // В мире науки. (05) май. 2007. С. 65–69.
- 41 Федоров Ю. А., Тамбиева Н. С., Гарькуша Д. Н., Хорошевская В. О. Метан в водных экосистемах. 2-е изд., перераб. и доп. Ростов-на-Дону – Москва: Ростиздат, 2007. 330 с.
- 42 Denman K. L., Brasseur G., Chidthaisong A., Ciais P., Cox P. M., Dickinson R. E., Hauglustaine D., Heinze C., Holland E., Jacob D., Lohmann U., Ramachandran S., Da Silva Dias P. L., Wofsy S. C., Zliang X. // Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor, H. L. Miller (Eds.) UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press. Cambridge. 2007. P. 500–556.
- 43 Frankenberg C., Meirink J. F., van Weele M., Platt U., Wagner T. // Science. 2005. Vol. 308. P. 1010–1014.
- 44 Schiermeier Q. // Nature. 2006a. Vol. 439. P. 128.
- 45 Schiermeier Q. // Nature. 2006b. Vol. 442. P. 730–731.
- 46 Lowe D. C. // Nature. 2006. Vol. 439. P. 148–149.
- 47 NIEPS. Do recent scientific findings undermine the climate benefits of carbon sequestration in Forests? An expert review of recent studies on methane emissions and water tradeoffs. Durham, NC, USA: Nicholas Institute for Environmental Policy Solutions, Duke University. NI Report 06-01. April, 2006. 14 p.
- 48 Keppler F., Hamilton J. T. G., McRoberts W. C., Vigano I., Brass M., Rockmann T. // New Phytol. 2008. Vol. 178. P. 808–814.
- 49 Капитанов В. А., Пономарев Ю. Н. // Оптика атмосферы и океана. 2006. Т. 19, № 5. С. 399–403.
- 50 Cao G., Xu X., Long R., Wang Q., Wang C., Du Y., Zhao X. // Biol. Letters. 2008. Vol. 4. P. 681–684.
- 51 McLeod A. R., Fry S. C., Loake G. J., Messenger D. J., Reay D. S., Smith K. A., Yun B. W. // New Phytologist. 2008. Vol. 180. P. 124–132.
- 52 Vigano I., van Weelden H., Holzinger R., Keppler F., McLeod A., Rockmann T. // Biogeosci. 2008. No. 5. P. 937–947.
- 53 Wang Z. P., Han X. G., Wang G. G., Song Y., Gulledge J. // Environ. Sci. Technol. 2008. Vol. 42. P. 62–68.
- 54 Wang Z. P., Gulledge J., Zheng J. Q., Liu W., Li L. H., Han X. G. // Biogeosci. 2009. Vol. 6. P. 615–621.
- 55 Bruggemann N., Meier R., Steigner D., Zimmer I., Louis S., Schnitzler J. P. // New Phytologist. 2009. Vol. 182. P. 912–918.
- 56 Bruhn D., Mikkelsen T. N., Obro J., Willats W. G. T., Ambus P. // Plant Biol. 2009. Vol. 11. P. 43–48.
- 57 Bruhn D., Moller I. M., Mikkelsen T. N., Ambus P. // Physiol. Plant. 2012. Vol. 144. P. 201–209.
- 58 Messenger D. J., McLeod A. R., Fry S. C. // Plant Signaling and Behavior. 2009. Vol. 4. P. 1–2.
- 59 Messenger D. J., McLeod A. R., Fry S. C. // Plant, Cell & Environment. 2009. Vol. 32. P. 1–9.
- 60 Nisbet R. E. R., Fisher R., Nimmo R. H., Bendall D. S., Crill P. M., Gallego-Sala A. V., Hornibrook E. R. C., Lopez-Juez E., Lowry D., Nisbet P. B. R., Shuckburgh E. F., Sriskantharajah S., Howe C. J., Nisbet E. G. // Proceed. the Royal Society B. 2009. Vol. 276. P. 1347–1354.
- 61 Ghyczy M., Torday C., Kaszaki J., Szabo A., Czobel M., Boros M. // Cellular Physiology and Biochemistry. 2008. Vol. 21. P. 251–258.
- 62 EPA, 2010. Methane and Nitrous Oxide Emissions from Natural Sources. U.S. Environmental Protection Agency Office of Atmospheric Programs, Washington, DC, USA, 2010. 194 p.
- 63 Ghyczy M., Torday C., Boros M. // The FASEB J. 2003. Vol. 17. P. 1124–1126.
- 64 Beerling D. J., Hewitt C. N., Pyle J. A., Raven J. A. // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A. Mathematical Physical Sciences. 2007. Vol. 365. P. 1629–1642.
- 65 Beerling D. J., Gardiner T., Leggett G., McLeod A., Quick W. P. // Global Change Biology. 2008. Vol. 14. P. 1821–1826.
- 66 Dueck T. A., De Visser R., Poorter H., Persijn S., Gorissen A., De Visser W., Schapendonk A., Verhagen J., Snel J., Harren F. J. M., Ngai A. K. Y., Vestappen F., Bouwmeester H., Voesenk L. A. C. J., van Werf A. // New Phytol. 2007. Vol. 175. P. 29–35.
- 67 Kirschbaum M. U. F., Walcroft A. // Biogeosci. 2008. Vol. 5. P. 1551–1558.
- 68 Magonigal J. P., Guenther A. B. // Tree Physiol. 2008. Vol. 28. P. 491–498.
- 69 Bloom A. A., Taylor J. L., Madronich S., Messenger D. J., Palmer P. I., Reay D. S., McLeod A. R. // New Phytologist. 2010. Vol. 187. P. 417–425.
- 70 Vigano I., Rockmann T., Holzinger R., van Dijk A., Keppler F., Greule M., Brand W. A., Geilmann H., van Weelden H. // Atmospheric Environment. 2009. Vol. 43. P. 5637–5646.
- 71 Keppler F., Boros M., Frankenberg C., Lelieveld J., McLeod A., Pirttila A. M., Rockmann T., Schnitzler J. P. // Environ. Chem. 2009. Vol. 6. P. 459–465.
- 72 Qaderi M. M., Reid D. M. // Physiol. Plantarum. 2009. Vol. 137. P. 139–147.
- 73 Kirschbaum M. U. F., Bruhn D., Etheridge D. M., Evans J. R., Farquhar G. D., Gifford R. M., Paul K. I., Winters A. J. // Functional Plant Biology. 2006. Vol. 33. P. 521–530.
- 74 Houweling S., Rockmann T., Aben I., Keppler F., Krol M., Meirink J. F., Dlugokencky E. J., Frankenberg C. // Geophysical Research Letters. 2006. Vol. 33. L15821.
- 75 Parsons A. J., Newton P. C. D., Clark H., Kelliher F. M. // Trends in Ecology & Evolution. 2006. Vol. 21. P. 423–424.
- 76 Butenhoff C. L., Khalil M. A. K. // Environ. Sci. & Technol. 2007. Vol. 41. P. 4032–4037.
- 77 Ferretti D. F., Miller J. B., White J. W. C., Lassey K. R., Lowe D. C., Etheridge D. M. // Atmospheric Chemistry and Physics. 2007. Vol. 7. P. 237–241.
- 78 Braga do Carmo J., Keller M., Dezincourt Dias J., Barbosa de Camargo P., Crill P. // Geophys. Res. Letters. 2006. Vol. 33. L04809.
- 79 Ferretti D. F., Miller J. B., White J. C. W., Lassey K. R., Lowe D. C., Etheridge D. M. // Atm. Chem. and Physics. 2006. Vol. 6. P. 5867–5875.
- 80 Miller J. B., Gatti L. V., D'Amelio M. T. S., Crotwell A. M., Dlugokencky E. J., Bakwin P., Artaxo P., Tans P. P. // Geophys. Res. Lett. 2007. Vol. 34. L10809.