

УДК 630*182:631.433.3:630*114.351

НОВАЯ МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

© 2016 г. И. А. Сморкалов

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: ivan.a.smorkalov@gmail.com

Поступила в редакцию 02.07.2015 г.

Ключевые слова: почвенное дыхание, дыхание подстилки, измерение *in situ*, эмиссия CO₂, лесная подстилка, цикл углерода.

DOI: 10.7868/S0367059716050103

Лесная подстилка – важная часть лесной экосистемы: она регулирует водно-воздушный и тепловой режимы почвы, содержит большой запас элементов питания, служит геохимическим барьером на пути поступления атмосферных поллютантов в нижележащие слои почвы. В условиях промышленного загрязнения подстилка может служить индикатором интенсивности нарушения деструкционных процессов (Воробейчик, 1995). Поскольку вклад подстилки в общую эмиссию CO₂ из почвы значителен (от 19 до 42% – Wang et al., 2009), правомерно рассматривать ее как один из основных источников почвенной эмиссии углекислого газа со специфическими механизмами функционирования. Для надежного моделирования цикла углерода в глобальном и региональном масштабах необходимо точно оценивать потоки углекислого газа из разных источников, в том числе из подстилки. Однако поток CO₂ из подстилки оценивают очень редко: в базе SCOPUS на июнь 2015 г. из более чем 15000 работ о дыхании почвы лишь около 80 хотя бы частично посвящены измерению дыхания подстилки. Не в последнюю очередь это связано с недостаточной разработанностью методических аспектов.

Методы определения дыхания подстилки *in situ* можно разделить на прямые (эмиссию CO₂ измеряют непосредственно из подстилки) и косвенные (дыхание подстилки оценивают расчетным путем как разницу между общей эмиссией и эмиссией из других горизонтов) (табл. 1). В случае прямых методов измерения могут проводить либо на изолированной, либо неизолированной подстилке.

Идеальная методика измерения дыхания подстилки, на наш взгляд, должна удовлетворять ряду условий: 1) несмещенность результатов относительно истинного значения; 2) прямое определение дыхания подстилки; 3) возможность проведения из-

мерений в полевых условиях; 4) синтопность (измерение общей эмиссии CO₂ и дыхания подстилки в одной и той же точке пространства); 5) синхронность (одновременное проведение измерений общей эмиссии CO₂ и дыхания подстилки); 6) экспрессность; 7) возможность оценить несколько параметров дыхания подстилки одновременно (величину эмиссии CO₂ из подстилки, ее вклад в общую эмиссию, удельную дыхательную активность). Несмотря на разнообразие подходов (см. табл. 1), ни одна из существующих методик не удовлетворяет большинству перечисленных требований.

Нами была разработана и успешно апробирована новая методика определения дыхания подстилки в полевых условиях (Сморкалов, Воробейчик, 2012, 2016), которая заключается в следующем (рис. 1). В почву на глубину 3 см устанавливают заточенное стальное кольцо диаметром 105 мм, на него помещают камеру прибора и измеряют общую эмиссию CO₂ с поверхности почвы (рис. 1а); затем аккуратно, но как можно быстрее, вырезанную установленным кольцом подстилку переносят в тонкий полиэтиленовый пакет и сразу, не закрывая пакет, возвращают на место измерения, предварительно вынув из почвы стальное кольцо. Далее в пакет помещают чистое полипропиленовое кольцо диаметром 105 мм и высотой 50 мм так, чтобы вся проба подстилки была им ограничена (рис. 1б). Пакет оставляют открытым. Через некоторый промежуток времени, определяемый эмпирически, на кольцо устанавливают камеру прибора, плотно прижимают для исключения поступления воздуха извне и проводят измерение скорости эмиссии CO₂ из подстилки (рис. 1в).

Основной вопрос в реализации нашей методики – это выбор интервала времени между измерениями общей эмиссии и дыхания подстилки. Для достижения несмещенности оценок необходимо

Таблица 1. Характеристика различных методов определения дыхания лесной подстилки

Описание метода (комментарии, основные недостатки)	1	2	3	4	5	6	Источник
Прямые методы							
Сравнение изотопного состава CO ₂ , выделяемого нормальной и ¹³ C-обедненной подстилкой. <i>Подстилка не изолирована.</i> (¹³ C-обедненная подстилка подготавливается в лабораторных условиях, метод очень трудоемок.)	+	-	±	-	+	-	Ngaо et al., 2005; Joos et al., 2010
Измерение дыхания подстилки, <i>изолированной</i> от других источников CO ₂ . Акриловый стакан устанавливается в почву и засыпают его прокаленным песком. На песок помещают образец подстилки. Затем камеру прибора углубляют в песок, накрывая его образцом. (Подстилка оказывается в других микроклиматических условиях.)	+	-	-	+	+	-	Ataka et al., 2014a
Измерение дыхания образцов с разной глубины подстилки и отдельных листьев. <i>Подстилка изолирована.</i> Определяется вертикальная изменчивость дыхания подстилки. (Нарушается нормальное состояние подстилки.)	-	-	-	-	-	+	Kominami et al., 2011; Ataka et al., 2014b
Косвенные методы							
Сравнение общей эмиссии CO ₂ и эмиссии с поверхности почвы, лишенной подстилки. Дыхание подстилки определяется как разность общего дыхания почвы и эмиссии из минеральных горизонтов. (При длительной экспозиции почвы без подстилки нарушаются микроклиматические условия, что приводит к искажению результатов.)	+	-	+	-	+	-	DeForest et al., 2009; Zimmermann et al., 2009; Bergman et al., 2014; Luo et al., 2014; Wu et al., 2014; Xiao et al., 2014
Удаление подстилки. Дыхание подстилки определяется как разность общего дыхания почвы и эмиссии из минеральных горизонтов. (Необходимо 1–24 ч между удалением общей эмиссии CO ₂ и дыханием подстилки, так как иначе из-за прекращения экранирования подстилкой потока углекислоты из почвы результаты могут быть сильно искажены (завышение вклада минерального слоя).) (Сморкалов, 2011; Luo, Zhou, 2006)	-	+	-	+	+	-	Tewary et al., 1982; Metcalfe et al., 2007; Atarashi-Andoh et al., 2012
Сравнение эмиссии CO ₂ на участках с нормальным, удаленным и дублированным слоем подстилки. Дыхание подстилки определяется при сопоставлении интенсивности эмиссии CO ₂ во всех трех вариантах. (При длительной экспозиции почвы без подстилки или при увеличении количества подстилки нарушаются микроклиматические условия.)	+	-	±	-	+	-	Boone et al., 1998; Sulzman et al., 2005; Prévost-Bouré et al., 2010; Zhang et al., 2014
Измерение дыхания минеральных горизонтов из стенок почвенного разреза. Вклад подстилки определяется как разность общей эмиссии и эмиссии из минеральных горизонтов. (Нарушаются условия эмиссии при вскрытии разреза, метод трудоемок.)	-	-	-	-	+	-	Кадулин, Копчик, 2013

Примечание. 1–3 – характеристика методик: 1, 2 – синхронность и синтопность с измерением общей эмиссии CO₂ соответственно, 3 – экспрессность; 4–6 – измеряемые параметры: 4 – эмиссия CO₂ из подстилки, 5 – вклад подстилки в общую эмиссию CO₂, 6 – удельная дыхательная активность подстилки.

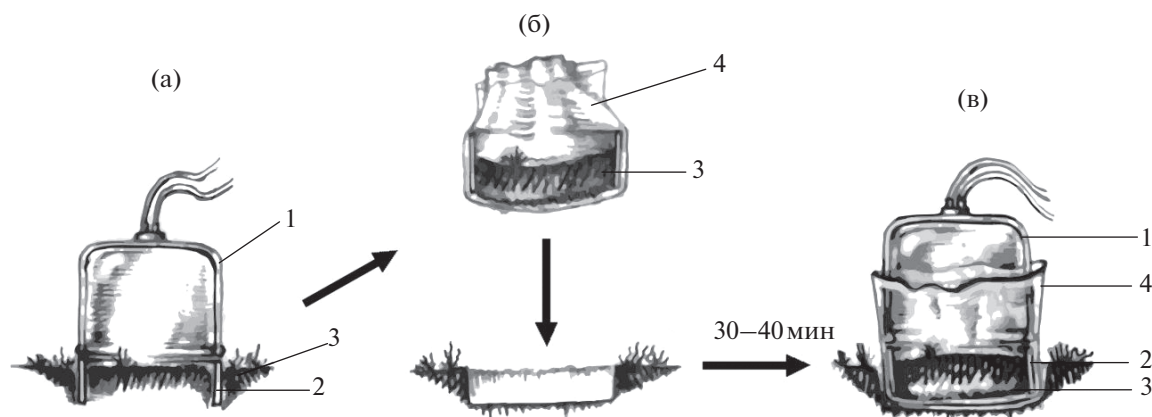


Рис. 1. Схема методики измерения дыхания подстилки: 1 – камера респирометра, 2 – почвенное кольцо, 3 – подстилка, 4 – пластиковый пакет; последовательность измерений: а – измерение общей эмиссии CO_2 , б – изолирование подстилки, в – измерение дыхания подстилки.

найти компромисс между длительностью ожидания стабилизации дыхания подстилки, после ее неизбежного механического нарушения при переносе в пакет, и мешающим влиянием суточной динамики интенсивности эмиссии CO_2 , связанной в основном с флуктуациями температуры почвы. Цель настоящей работы – определить минимальный интервал времени, необходимый для стабилизации дыхания после механического нарушения подстилки, чтобы обеспечить приемлемую точность оценок эмиссии CO_2 из подстилки.

Дыхание подстилки измеряли в августе 2013 г. на трех участках (табл. 2), которые контрастно различались по запасам подстилки. Скорость эмиссии определяли закрытым динамическим камерным методом (close dynamic chamber) (Luo, Zhou, 2006) с помощью полевого респирометра Li-8100A (Li-Cor biosciences, США). На каждом участке измерения проводили в 4–6 случайно выбранных точках по описанной выше схеме. Измерение скорости эмиссии CO_2 из подстилки начинали сразу же после возвращения пакета с подстилкой на исходное место и проводили каждые 5 мин в течение 2 ч. Динамику эмиссии CO_2 оценивали в автоматическом режиме, т.е. респирометр по заданной программе аккуратно поднимал и опускал камеру, что позволило избежать дополнительного механического нарушения подстилки. Время одного измерения составляло 1 мин. Скорость эмиссии определяли по уравнению линейной регрессии увеличения концентрации CO_2 в системе с учетом объема системы (включая свободный объем кольца). Всего проведено 350 измерений дыхания подстилки в 14 точках. После измерений подстилку переносили в лабораторию, сушили до воздушно-сухого состояния и измеряли массу с точностью 0.01 г.

Дополнительно мы оценили возможную диффузию CO_2 через использованную полиэтиленовую пленку. В этих целях пустой пакет с полипропиленовым кольцом помещали на поверхность почвы и проводили одиночные измерения, а также серии измерений в автоматическом режиме по описанной выше схеме. Результаты показали наличие лишь флуктуаций концентрации углекислого газа в системе в пределах ± 2 ppm.

Для сравнения интенсивности дыхания подстилки в каждый пятиминутный интервал со средней интенсивностью дыхания за последние 5, 30 и 60 мин из двух часов измерений использовали анализ простых (неортогональных) контрастов модели однофакторного дисперсионного анализа, который был выполнен в ПО Statistica v. 8 (StatSoft Inc., 2008).

После помещения подстилки в пакет ее дыхание быстро снижается, а через 60 мин выходит на плато и практически не меняется в дальнейшем (рис. 2). Поэтому среднюю величину дыхания за интервал 60–120 мин можно принять за истинную величину и использовать ее в дальнейшем в качестве референтного значения.

Анализ контрастов показал, что отличия дыхания подстилки от референтного значения в ельниках становятся незначимыми через 15–25 мин, в сосняке – через 45 мин (см. рис. 2). Данные, полученные через 30–40 мин, завышены в среднем на 26–32% относительно референтного значения, однако такую погрешность можно считать приемлемой для полевых измерений.

Таким образом, интервал между измерениями общей эмиссии и дыхания подстилки можно принять равным 30–40 мин. Это минимальное время, по истечении которого можно добиться отсутствия статистически значимого смещения полученных результатов относительно истинного зна-

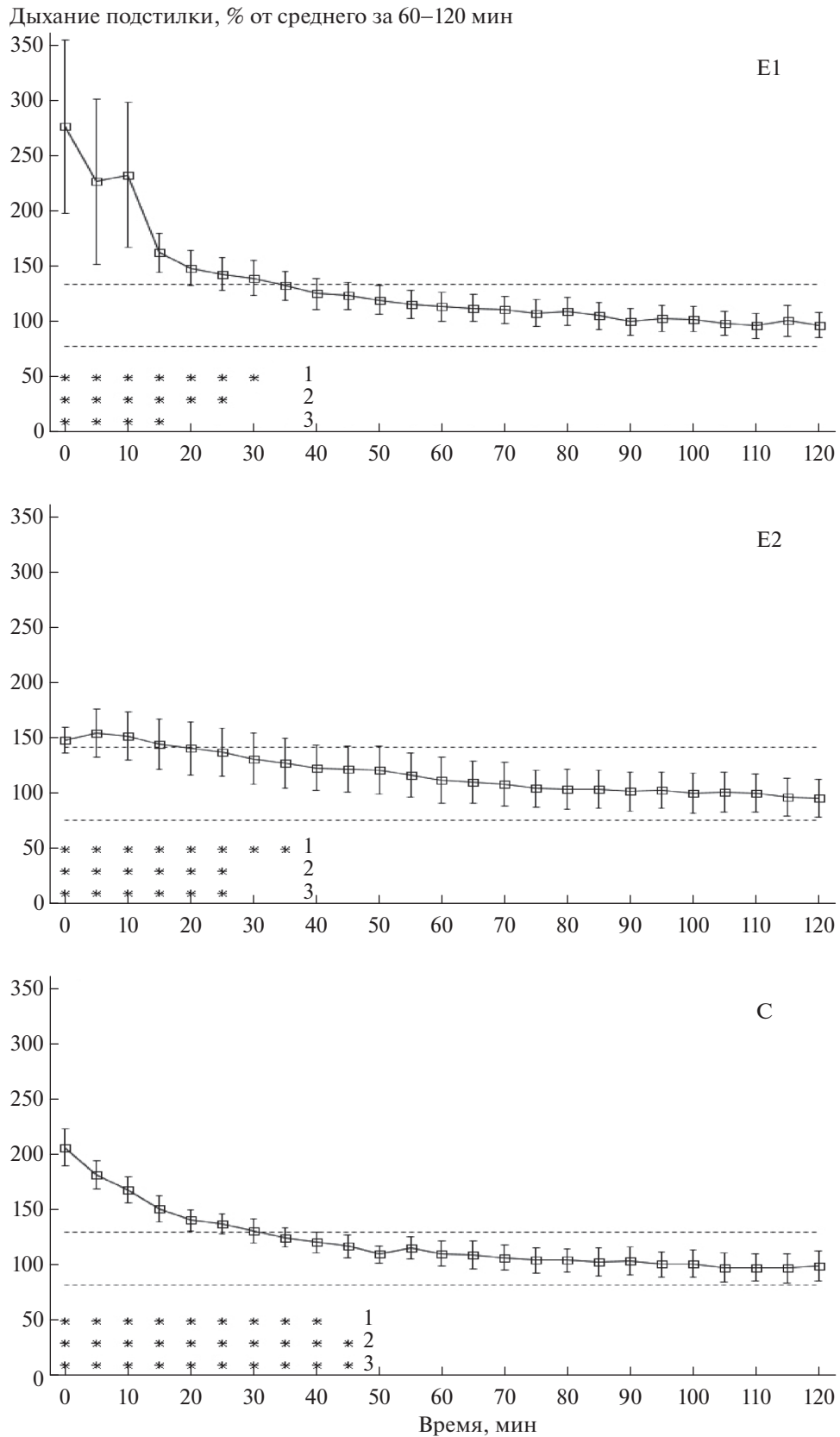


Рис. 2. Изменение интенсивности дыхания подстилки (среднее \pm ошибка) после механического нарушения. Штриховые линии – среднее за отрезок 60–120 мин \pm 95%-ный доверительный интервал; * – значимое отличие от среднего за интервал: 1 – 115–120 мин, 2 – 90–120 мин, 3 – 60–120 мин; E1, E2, C – обозначения участков см. табл. 2.

Таблица 2. Характеристика исследованных участков (среднее ± ошибка)

Показатели	Участок		
	Е1	Е2	С
Координаты	56°48'24.29" с.ш., 59°21'43.96" в.д.	56°49'44.91" с.ш., 59°52'24.54" в.д.	56°41'14.41" с.ш., 60°55'16.51" в.д.
Тип биотопа	Ельник-пихтарник неморально кисличный	Ельник-пихтарник мертвопокровный	Сосняк разнотравный
Дата измерений	21.08.2013	20.08.2013	04.09.2013
Количество точек	6	4	4
Мощность подстилки (минимум–максимум), см	1–2	7–11	1–4
Запас подстилки, кг/м ²	1.1 ± 0.1	7.4 ± 0.6	1.1 ± 0.3
Общая эмиссия, мг СО ₂ /м ² /ч	1219.7 ± 63.4	1964.2 ± 95.0	617.8 ± 47.5
Дыхание подстилки ¹ , мг СО ₂ /м ² /ч	293.0 ± 31.7	1319.5 ± 228.1	82.4 ± 6.3
Удельная дыхательная актив- ность подстилки ¹ , мг СО ₂ /г/ч	0.20 ± 0.02	0.13 ± 0.02	0.07 ± 0.01

¹ Согласно предложенной методике, время между измерением общей эмиссии СО₂ и дыхания подстилки составило 30–40 мин.

чения (при условии наличия достаточного количества повторностей). Для большей точности мы рекомендуем увеличить интервал как минимум до 60 мин. Предложенная нами методика имеет ряд преимуществ перед другими: она достаточно точна, синтопна, экспрессна, позволяет напрямую определять как дыхание подстилки, так и вклад подстилки в общую эмиссию СО₂, а также ее удельную дыхательную активность (интенсивность дыхания единицы массы субстрата). Подстилка при измерении находится в условиях, которые мало отличаются от окружающих участков. Для экономии времени при использовании нескольких десятков точек измерения общей эмиссии СО₂ и дыхания подстилки можно проводить последовательно: за 30–40 мин можно измерить общую эмиссию в 15–20 точках, а затем в том же порядке в них измерить дыхание подстилки. Методика адаптирована для Li-8100А, но может быть легко модифицирована и для других респирометров.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-05-31517) и Президиума УрО РАН (проект № 15-12-4-27). Благодарю Е.Л. Воробейчика, В.С. Микрюкова, О.В. Дулю, С.Ю. Кайгородову, Н.О. Садыкову за обсуждение и комментарии к тексту рукописи, М.О. Садыкова – за подготовку рисунка со схемой методики измерений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробейчик Е.Л.* Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. № 4. С. 278–284.
- Кадулин М.С., Копчик Г.Н.* Эмиссия СО₂ почвами в зоне влияния горно-металлургического комбината “Североникель” в Кольской Субарктике // Почвоведение. 2013. № 11. С. 1387–1396.
- Сморкалов И.А.* Методические проблемы разделения потоков углекислого газа из почвы в полевых условиях: определение вклада дыхания подстилки // Экология: сквозь время и расстояния: Мат-лы конф. Екатеринбург, 2011. С. 185–186.
- Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л.* Влияние промышленного загрязнения тяжелыми металлами на дыхание лесной подстилки // Изв. ОГАУ. 2012. Т. 37. № 5. С. 224–227.
- Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л.* Механизм стабильности эмиссии СО₂ из лесной подстилки в градиенте промышленного загрязнения // Лесоведение. 2016. № 1. С. 34–43.
- Ataka M., Kominami Y., Yoshimura K. et al.* In situ CO₂ efflux from leaf litter layer showed large temporal variation induced by rapid wetting and drying cycle // PLoS ONE. 2014a. V. 9. № 10. P. e108404.
- Ataka M., Kominami Y., Jomura M. et al.* CO₂ efflux from leaf litter focused on spatial and temporal heterogeneity of moisture // J. Forest Res-JPN. 2014b. V. 19. № 2. P. 295–300.
- Atarashi-Andoh M., Koarashi J., Ishizuka S., Hirai K.* Seasonal patterns and control factors of CO₂ effluxes from surface litter, soil organic carbon, and root-derived carbon es-

- timated using radiocarbon signatures // *Agr. Forest Meteorol.* 2012. V. 152. № 1. P. 149–158.
- Berryman E.M., Marshall J.D., Kavanagh K.* Decoupling litter respiration from whole-soil respiration along an elevation gradient in a Rocky Mountain mixed-conifer forest // *Can. J. Forest Res.* 2014. V. 44. № 5. P. 432–440.
- Boone R.D., Nadelhoffer K.J., Canary J.D., Kaye J.P.* Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration // *Nature.* 1998. V. 396. № 6711. P. 570–572.
- DeForest J.L., Chen J., McNulty S.G.* Leaf litter is an important mediator of soil respiration in an oak-dominated forest // *Int. J. Biometeorol.* 2009. V. 53. № 2. P. 127–134.
- Joos O., Hagedorn F., Heim A.* et al. Summer drought reduces total and litter-derived soil CO₂ effluxes in temperate grassland – Clues from a ¹³C litter addition experiment // *Biogeosciences.* 2010. V. 7. № 3. P. 1031–1041.
- Kominami Y., Jomura M., Ataka M.* et al. Heterotrophic respiration causes seasonal hysteresis in soil respiration in a warm-temperate forest // *J. Forest Res.* 2011. P. 1–9.
- Luo S., Liu G., Li Z.* Partitioning of soil respiration in a trenching experiment in the sub-alpine forests of China // *J. Food. Agric. Environ.* 2014. V. 12. № 1. P. 368–373.
- Luo Y., Zhou X.* Soil respiration and the environment. Burlington: Acad. Press, 2006. 316 p.
- Metcalf D.B., Meir P., Aragão L.E.O.C.* et al. Factors controlling spatio-temporal variation in carbon dioxide efflux from surface litter, roots, and soil organic matter at four rain forest sites in the eastern Amazon // *J. Geophys. Res. – Biogeo.* 2007. V. 112. № 4. P. G04001.
- Ngao J., Epron D., Brechet C., Granier A.* Estimating the contribution of leaf litter decomposition to soil CO₂ efflux in a beech forest using ¹³C-depleted litter // *Global Change Biol.* 2005. V. 11. № 10. P. 1768–1776.
- Prévost-Bouré N.C., Soudani K., Damesin C.* et al. Increase in aboveground fresh litter quantity over-stimulates soil respiration in a temperate deciduous forest // *Appl. Soil Ecol.* 2010. V. 46. № 1. P. 26–34.
- Sulzman E.W., Brant J.B., Bowden R.D., Lajtha K.* Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest // *Biogeochemistry.* 2005. V. 73. № 1. P. 231–256.
- Tewary C.K., Pandey U., Singh J.S.* Soil and litter respiration rates in different microhabitats of a mixed oak-conifer forest and their control by edaphic conditions and substrate quality // *Plant. Soil.* 1982. V. 65. № 2. P. 233–238.
- Wang Y., Wang H., Ma Z.* et al. Contribution of aboveground litter decomposition to soil respiration in a subtropical coniferous plantation in Southern China // *Asia-Pac. J. Atmos. Sci.* 2009. V. 45. № 2. P. 137–147.
- Wu Z., Guan L., Chen B.* et al. Components of Soil Respiration and its Monthly Dynamics in Rubber Plantation Ecosystems // *Res. J. Appl. Sci. Eng. Technol.* 2014. V. 7. № 5. P. 1040–1048.
- Xiao W., Ge X., Zeng L.* et al. Rates of litter decomposition and soil respiration in relation to soil temperature and water in different-aged *Pinus massoniana* forests in the three gorges reservoir area, China // *PLoS ONE.* 2014. V. 9. № 7. P. e101890.
- Zhang X., Mao R., Gong C.* et al. CO₂ evolution from standing litter of the emergent macrophyte *Deyeuxia angustifolia* in the Sanjiang Plain, Northeast China // *Ecol. Eng.* 2014. V. 63. P. 45–49.
- Zimmermann M., Meir P., Bird M.* et al. Litter contribution to diurnal and annual soil respiration in a tropical montane cloud forest // *Soil. Biol. Biochem.* 2009. V. 41. № 6. P. 1338–1340.