

## ЕКОФІЗІОЛОГІЧНІ ПАРАМЕТРИ ҐРУНТОВИХ МІКРООРГАНІЗМІВ БУРОЗЕМІВ БОРЕАЛЬНОГО РЯДУ НА ВЕРХНІЙ МЕЖІ ЛІСУ ЧОРНОГОРИ (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)

ІРИНА МИРОНІВНА ШПАКІВСЬКА

ШПАКІВСЬКА І. М. Екофізіологічні параметри ґрунтових мікроорганізмів буроземів бореального ряду на верхній межі лісу Чорногори (Українські Карпати) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2010. – Том 1(8), № 1. – С. 307-322. – ISSN 2220-3087.

Екофізіологічні параметри мікробних угруповань буроземних ґрунтів – базальне й субстрат-індуковане дихання та питома дихальна активність є чутливими індикаторами стану ґрунтового блоку екосистем. Їхня сезонна варіабельність пов'язана з адаптацією мікробного комплексу до періоду надходження опаду в ґрунтовий блок екосистеми та вмісту водорозчинних елементів живлення. Просторова мінливість екофізіологічних показників зумовлена характером трав'яного вкриття. Найбільший коефіцієнт просторової варіабельності характерний для базального дихання, а найменший – для величини мікробної біомаси. Метаболічний коефіцієнт ґрунтової мікробіоти є індикатором спрямування відновної сукцесії, а коефіцієнт мікробного дихання – показником стану й збалансованості процесів трансформації органічної речовини ґрунтів.

**Ключові слова:** буроземи, мікробна біомаса, базальне дихання, субстрат-індуковане дихання, питома дихальна активність

Для характеристики життєдіяльності ґрунтової мікробіоти та її активності під час мінералізації органічної речовини ґрунтів використовується набір взаємопов'язаних показників, що має загальну назву “тріада ґрунтового вуглецю”, а саме: вміст органічного вуглецю у ґрунті ( $C_{org}$ ), вуглець мікробної біомаси ( $C_{biom}$ ) і мікробне дихання ( $C_{resp}$ ). Дихання мікроорганізмів ґрунту без збагачення ґрунту доступними джерелами енергії, називають базальним або фоновим ( $V_{basal}$  або BR), а після збагачення ґрунту глюкозою та іншими мінеральними сполуками – субстрат-індукованим диханням або потенційним ( $V_{sir}$  або SIR). Ці характеристики зараховують до індивідуальних показників ґрунтової мікробіоти (Благодатская, Ананьева, Мякшина, 1995; Демкина, Ананьева, 1998; Insam, 1990). За їхньою допомогою розраховують інтегральні екофізіологічні параметри, а саме: вміст мікробної біомаси в органічній речовині ґрунту ( $C_{biom}/C_{org}$ ), метаболічний коефіцієнт або питому дихальну активність ґрунтової мікробіоти ( $qCO_2 = V_{basal}/C_{biom}$ ) і коефіцієнт мікробного дихання ( $Q_r = V_{basal}/V_{sir}$ ). Інтегральні параметри належать до екофізіологічних характеристик процесу мінералізації органічної речовини у природних екосистемах і його змін під впливом ендо- чи екзогенних факторів (Wolters, Joergensen, 1991). Так, метаболічний коефіцієнт мікробного угруповання ґрунту, який концептуально базується на теорії сукцесії екосистем Ю. Одума, зокрема, на його постулаті щодо змін величини відношення загальної біомаси до дихання під час сукцесій, використовується як один з індексів розвитку

екосистем (Insam, Haselwandter, 1989). Окрім того, цим коефіцієнтом оперують під час вивчення енергетичного балансу екосистем (Anderson, Domsch, 1985), оцінки спрямованості процесів циклу вуглецю у ході первинних і вторинних сукцесій, порушення рівноваги у ґрунті внаслідок природного чи антропогенного стресу (Santruchkova, Strackraba, 1991; Kieft, 1994; Wardl, Chani, 1995), дослідження довго- та короткотривалого впливу ґрунтової температури та вологості (Wardle, Parkinson, 1990). Встановлено, що  $qCO_2$  переважно зменшується під час вторинних відновних сукцесій (Santruchkova, Strackraba, 1991; Zak, Grigal, Gleeson, Tilman, 1990; Kieft, 1994; Шпаківська, 1998 а; Марискевич, Шпаківская, 1999). Окрім того, виявлено, що для бурих лісових ґрунтів Східних Карпат має місце інверсний гіперболічний зв'язок між  $qCO_2$  і величиною  $C_{\text{biom}}$ , тобто найвищий рівень біотичної активності відповідає найнижчим величинам мікробної біомаси, що свідчить про енергетичну оптимізацію мікробних угруповань у природних лісах (Шпаківська, Марискевич, 2002).

За останні десятиліття опублікована значна кількість робіт оцінки стану ґрунтової біоти за умов різноманітних антропогенних порушень природних екосистем різних регіонів (Anderson, Domsch, 1985, 1989; Insam, Hutchinson, 1996; Priha, Smolander, 1997; Dilly, 2001; Saggat, Hedley, Salt, 2001; Ананьева, Благодатская, Демкина, 2002 та ін.) з використанням екофізіологічних параметрів, зокрема  $qCO_2$  і  $Q_r$ . Є також і критичні публікації щодо доцільності використання показника  $qCO_2$  для індикації розвитку екосистем (Wardl, Chani, 1995). На думку дослідників, теоретичні розробки використання екофізіологічних параметрів як інтегральних індексів стану ґрунтового блоку наземних екосистем потребують перевірки гіпотез, запропонованих раніше, з використанням конкретних експериментальних робіт для встановлення часової й просторової динаміки цих показників у різних типах наземних екосистем, зональних ґрунтах окремих екорегіонів, урахування ступеня антропогенного втручання у природні процеси (Ананьева, 2003). З огляду на це, метою досліджень було встановлення екофізіологічних параметрів ґрунтової біоти в буроземах бореального ряду верхньої межі лісу (ВМЛ) Чорногірського масиву, які репрезентують різні стадії відновлення зональних лісових екосистем – смеркових лісів.

### Матеріали та методика досліджень

Досліджували ґрунти екосистем, локалізованих на території Говерляньського лісництва Карпатського національного природного парку в Чорногірському масиві Українських Карпат (48°09'16" пн. ш., 24°32'09" сх. д.). Лісова рослинність на північно-східних схилах Чорногори була зведена наприкінці XVIII століття, а створені на її місці вторинні лучні екосистеми впродовж двох століть використовували як пасовища. На сьогодні для верхньої межі лісу характерна складна мозаїчність первинних лісових, вторинних чагарникових і лучних рослинних угруповань, які перебувають на різних стадіях деградації: клімаксова лісова екосистема (смерчина чорницева), вторинні чага-

рничкові (чорничник зеленомоховий) і лучні (червонокостричник різнотравний, біловусник типовий), а також рудеральні (щавельник альпійський) екосистеми.

Лабораторні дослідження екофізіологічних параметрів проводили в ґрунтових зразках без попереднього висушування, які інкубували за оптимальної температури  $22 \pm 0,5$  °C упродовж 7-ми днів.

Визначення загальної мікробної біомаси проводили регідраційним методом (Благодатский, Благодатская, Горбенко, Паников, 1987), який передбачає висушування ґрунту за температури 72 °C впродовж 18 годин і наступної їх регідрації 0,5 н  $K_2SO_4$ . Уміст органічної речовини в сольових витяжках визначали методом біхроматного окислення (1,28 г  $K_2Cr_2O_7$  розчиняли у 400 мл  $H_2O$  і 2000 л концентрованої  $H_2SO_4$ ).

Визначення  $V_{basal}$  і  $V_{sir}$  проводили макрореспірометричним методом з титриметричним закінченням (Благодатская, Ананьева, Мякшина, 1995). Для встановлення величини  $V_{sir}$  до 50 г вологого зразка ґрунту додавали 2,5 мл концентрованої глюкозо-мінеральної суміші (КГМС), яка містить 200 мг глюкози, 20 мг  $K_2HPO_4$ , 20 мг  $(NH_4)_2SO_4$  у 1 мл розчину. Зразок переносили у флакон ємністю 250 мл, інкубували 4 год за 22 0,5 °C з використанням 10 мл 0,1 М КОН для поглинання  $CO_2$ . Після інкубації до розчину лугу додавали 1 мл 1 М  $BaCl_2$  для зв'язування вуглекислого газу, залишок лугу відтитрували 0,05 М  $HCl$  у присутності 1% фенолфталеїну. Методика визначення інтенсивності  $V_{basal}$  аналогічна процедурі визначення  $V_{sir}$ , різниця полягає лише в тому, що замість КГМС додавали таку ж кількість дистильованої води, а час експозиції збільшували до 24 год.

Метаболічний коефіцієнт  $qCO_2$  розраховували як відношення інтенсивності базального дихання ґрунтових мікроорганізмів до їх біомаси, а коефіцієнт мікробного дихання  $Q_r$  як відношення  $V_{basal}/V_{sir}$  (Insam, Haselwandter, 1989; Wolters, Joergensen, 1991).

### Результати досліджень

Встановлено, що досліджувані параметри, зумовлені процесами життєдіяльності ґрунтової мікробіоти, відрізнялися у різних екосистемах (табл. 1.). Інтенсивність базального дихання коливалася у межах від 1,60 до 6,90, середні значення становили 3,15-5,41  $\mu\text{кг C-CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ . Найвищі показники зафіксовані для чорничника зеленомохового й щавельника альпійського, які зумовлені, у випадку чагарничкової екосистеми, високими значеннями біомаси ґрунтової мікробіоти, а у випадку рудеральної – кількістю доступного для мінералізації органічного субстрату. Інтенсивність субстрат-індукованого дихання, яке характеризує величину потенційної мінералізації органічного вуглецю, коливалася в межах – від 13,40 до 85,70, середні значення становили 19,23-59,19  $\mu\text{кг C-CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ . Найвищі показники характерні для чагарничкової і лісової екосистеми порівняно з лучними. Питома дихальна активність достовірно була найнижчою у лісовій екосистемі, найвищою – у рудеральній, між чагарничковою і лучними екосисте-

мами достовірної різниці не виявлено.

Таблиця 1.

<sup>1</sup>Екофізіологічні параметри ґрунтової біоти гумусових горизонтів ґрунтів бореального ряду на ВМЛ\* у Чорногорі (лабораторні умови: 22 °С, 60% ПВ)

Показник	C <sub>biom.</sub> мг·г <sup>-1</sup>	BR	SIR	Q <sub>г</sub>	qCO <sub>2</sub> , мкг С-СО <sub>2</sub> ·мг C <sub>biom.</sub> <sup>-1</sup> ·год <sup>-1</sup>
		мкг С-СО <sub>2</sub> ·г <sup>-1</sup> ·год <sup>-1</sup>			
Смеречина чорницева (n = 45)					
M	<b>1,84</b>	<b>3,21</b>	<b>49,45</b>	<b>0,06</b>	<b>1,75</b>
m	0,22	1,08	6,96	0,04	0,56
min	1,17	1,60	24,80	0,06	1,22
max	2,52	6,90	54,80	0,21	4,67
SD	0,34	1,51	9,20	0,05	0,85
C <sub>v</sub>	18,44	32,23	25,95	39,66	36,35
Чорничник зеленомоховий (n = 33)					
M	<b>2,19</b>	<b>5,41</b>	<b>59,19</b>	<b>0,09</b>	<b>2,50</b>
m	0,12	0,65	14,29	0,03	0,40
min	1,86	3,90	37,40	0,05	1,78
max	2,53	6,90	85,70	0,14	3,12
SD	0,61	1,65	22,71	0,04	0,76
C <sub>v</sub>	27,81	30,57	38,37	40,96	30,60
Червонокостричник різнотравний (n = 24)					
M	<b>1,94</b>	<b>4,62</b>	<b>44,58</b>	<b>0,10</b>	<b>2,38</b>
m	0,11	0,44	4,26	0,10	3,91
min	1,35	1,90	34,50	0,06	1,41
max	1,94	3,40	54,90	0,06	1,75
SD	0,20	0,61	8,34	0,07	2,99
C <sub>v</sub>	11,74	23,36	18,70	1,25	10,99
Біловусник типовий (n = 24)					
M	<b>1,29</b>	<b>3,15</b>	<b>19,23</b>	<b>0,16</b>	<b>2,45</b>
m	0,15	0,50	2,26	0,02	0,61
min	0,84	1,40	13,40	0,08	0,97
max	1,60	3,40	22,50	0,14	3,10
SD	0,46	0,87	6,82	0,04	0,86
C <sub>v</sub>	35,57	40,31	39,59	40,45	47,91
Щавельник альпійський (n = 20)					
M	<b>0,94</b>	<b>5,13</b>	<b>40,50</b>	<b>0,13</b>	<b>4,80</b>
m	0,27	1,30	5,73	0,01	1,58
min	0,56	2,00	31,90	0,09	2,61
max	1,41	6,60	49,10	0,13	8,75
SD	0,41	2,04	12,16	0,03	2,77
C <sub>v</sub>	43,78	49,50	30,03	24,99	57,72

\*Тут і надалі ВМЛ – верхня межа лісу.

Інтенсивність дихальної активності ґрунтових мікроорганізмів визначається такими основними гідротермічними факторами едафотопу, як температура й вологість (Insam, 1990). Тому, для встановлення залежності екофізіологічних параметрів від вологості ґрунту, було проведено дослідження базального й субстрат-індукованого дихання з наступним розрахунком коефіцієнта мікробного дихання за польової вологості під час вегетаційного періоду. Виявлено, що від вологості ґрунту найбільше залежить величина базального дихання (коефіцієнт лінійної кореляції  $r$  становив  $+0,56$ ), менше – коефіцієнт мікробного дихання ( $r = +0,37$ ), а на величину субстрат-індукованого дихання вологість ґрунту майже не впливає ( $r = +0,24$ ).

Тісний зв'язок між вологістю ґрунту та інтенсивністю базального дихання зумовлений безпосереднім впливом умісту вологи у верхніх горизонтах ґрунтового профілю на ґрунтову біоту за рахунок активізації метаболічних процесів мікроорганізмів. Тобто, короткочасові флуктуації екофізіологічних параметрів мікробіологічної активності впродовж вегетаційного періоду частково контролюються динамікою вологості. Аналогічні взаємозв'язки базального дихання і вологості ґрунту з високими коефіцієнтами кореляції протягом кількох років досліджень ( $r = +0,56-0,86$ ) отримані для бореальних лісів Канади (Insam, 1990; Wardle, Parkinson, 1990). Цими ж дослідниками отримані коефіцієнти негативної кореляції коефіцієнта мікробного дихання і вологості ґрунту ( $r = -0,62-0,71$ ) у літній період, коли вологість ґрунту була нижчою за 30%. Цей факт є свідченням того, що у гумідних районах низька вологість ґрунту призводить до порушення рівноваги ґрунтової системи, що, у свою чергу, супроводжується збільшенням коефіцієнта мікробного дихання. У випадку екосистем бореального ряду на ВМЛ Чорногори, найнижчі величини вологості верхніх горизонтів ґрунтового профілю зафіксовані на рівні 58-60%, тобто мікрокліматичні умови території досліджень не спричиняють порушень стабільності комплексу ґрунтової біоти.

Сезонна динаміка дихальної активності за показниками базального й субстрат-індукованого дихання була схожою в усіх досліджених екосистемах (рис. 1). Значення цих показників залежало від терміну відбору ґрунтових зразків. Протягом року мінімальні показники мали місце в серпні (у середині літа), максимальні – весною і восени. Для кожної екосистеми сезонна динаміка дихальної активності описувалася, як правило, подібними графіками, проте величини гетеротрофного дихання достовірно різнилися.

Сезонні відмінності як базального, так і субстрат-індукованого дихання пов'язані з адаптацією мікробного комплексу до періоду надходження опадів у ґрунтовий блок екосистеми і вмістом водорозчинних елементів живлення. Найбільша кількість рослинних решток у досліджених екосистемах перебуває на поверхні ґрунту на початку літа (червень) й осені (вересень-жовтень) (Чернобай, 1978). Тобто, високі значення дихальної активності наприкінці весни зумовлені наявністю доступних елементів живлення, які не були використані протягом зимового періоду з низькими температурами, а восени – надходженням свіжих порцій опадів й кореневого відпаду після відмирання

трав'яного покриву. Загалом, за період досліджень, достовірно високі значення дихальної активності характерні для лісової і чагарникової екосистем, низькі – для лучних. Коефіцієнт варіації базального дихання становив для смеречини чорницевої, чорничника зеленомохового, червонокостричника різнотравного, біловусника типового й щавельника альпійського 32, 23, 21, 19 і 45%, SIR – 32, 12, 33, 34 і 20%, відповідно.

Виявлено відсутність достовірного корелятивного зв'язку між величиною базального дихання й біомасою мікроорганізмів у ґрунтах і високу варіабельність цих показників протягом вегетаційного сезону (коефіцієнт варіації 45-80%), що свідчить про флуктуаційні тенденції хемоорганотрофної активності ґрунтових мікроорганізмів, які відображають якісну перебудову їх комплексу під впливом часового сезонного надходження органічного субстрату (табл. 2).

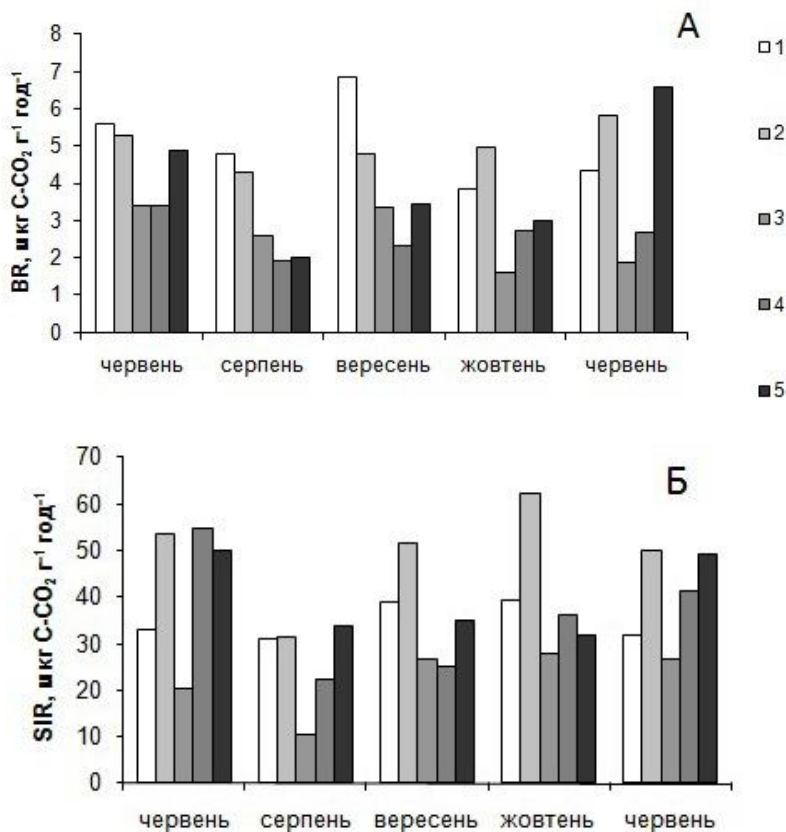


Рис. 1. Сезонна динаміка екофізіологічних показників ґрунтової мікробіоти гумусових горизонтів ґрунтів бореального ряду на верхній межі лісу Чорногори: А – базальне дихання (BR), Б – субстрат-індуковане дихання (SIR); 1 – смеречина чорницева, 2 – чорничник зеленомоховий, 3 – червонокостричник різнотравний, 4 – біловусник типовий, 5 – щавельник альпійський.

Відповідна трансформація гетеротрофного блоку досліджених екосистем на ВМЛ Чорногори, швидше за все, пов'язана зі зміною частки ґрунтових мікроміцетів, для яких властивий повільний ріст (Марфенина, Попова, 1988). Додатково слід зауважити, що для з'ясування змін метаболізму мікробного комплексу під впливом гідротермічних факторів і продуктивності рослинного блоку екосистеми, необхідні подекадні дослідження сезонної динаміки протягом усього вегетаційного сезону хоча б за декілька років, а не фрагментарні, розрізненні в часі, визначення кількісних величин. Аналогічні дані стосовно практично відсутньої кореляції між біомасою ґрунтових мікроорганізмів, запасами фітомаси та інтенсивністю емісії вуглекислого газу також отримані низкою дослідників (Титлянова, Наумова, Косых, 1993; Полянская, Гейдебрехт, Звягинцев, 1995; Шпаківська, 1998 б)

Таблиця 2.

**Сезонна динаміка  $C_{\text{біом}}$  гумусових горизонтів ґрунтів бореального ряду на ВМЛ Чорногори**

Екосистема	Біомаса мікроорганізмів, мкг $C \cdot g^{-1}$					
	червень		серпень		жовтень	
	М	m	М	m	М	m
Смеречина чорницева	2050	102	1970	70	1930	160
Чорничник зеленомоховий	1860	200	2310	100	2190	350
Червонокостричник різнотравний	1740	770	1940	300	1840	210
Біловусник типовий	800	160	840	70	1440	190
Щавельник альпійський	560	60	630	90	1150	320

Просторову мінливість базального дихання вивчали на прикладі територіально відокремлених одна від одної парцел екосистеми смеречини чорницевої. У ній на площі 0,7 га виділяють чорницеву, мертвопокровну, ожикову, куничникову парцели, а на ділянках, що сформувалися внаслідок вивалу дерев – папоротеву та групового підросту смереки (Отчет ..., 1978). Виявилось, що за незначних змін актуальної кислотності в однакових едафічних і мікрокліматичних умовах, величини базального й субстрат-індукованого дихання відрізнялися відповідно у 1,8-5,8 і 1,02-2,20 рази, найвищі значення були приурочені до мертвопокровної парцели. Максимальні відмінності відносних показників дихальної активності  $Q_t$  і  $qCO_2$  для досліджених парцел сягали

2,79-3,10 рази (табл. 3).

Загалом, мінералізаційний потенціал ґрунтової мікробіоти (величина базального дихання) лімітується наявністю доступного енергетичного субстрату, який використовується для росту корневих систем трав'яних видів, тому сягає максимальних значень у випадку відсутності трав'яного ярусу на мертвопокровній парцелі, а мінімальних на ожиковій – з високим відсотком проективного вкриття трав'яного ярусу.

Таблиця 3.

**Просторова мінливість екофізіологічних параметрів ґрунтової мікробіоти гумусових горизонтів ґрунтів смеречини чорницевої**

Парцела	рН водне	C <sub>орг.</sub> , мг·г <sup>-1</sup>	C <sub>біом.</sub> , мг·г <sup>-1</sup>	BR	SIR	Q <sub>г</sub>	qCO <sub>2</sub>
				C-CO <sub>2</sub> , мг·г <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>			мкг C-CO <sub>2</sub> мг C <sub>біом.</sub> <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>
Чорницева	3,6	115	1910	4,47	20	0,22	2,34
Мертвопокровна	3,7	145	2520	6,24	35,56	0,18	2,48
Ожикова	3,9	52	1270	1,07	16,04	0,07	0,84
Папоротева	3,8	60	1770	1,94	23,7	0,08	1,10
Зеленомохова	3,9	59	1070	3,21	17,64	0,18	3,00
Куничникова	3,6	75	1750	3,42	16,39	0,21	1,95
Групового підросту смереки	4,1	57	1760	3,39	20,31	0,17	1,93
M		80	1721	3,39	21,38	0,16	1,95
SD		36	467	1,67	6,79	0,06	0,76
C <sub>v</sub> ,%		44	27	49	32	38	39

Зміни екофізіологічних характеристик ґрунтів природних екосистем, трансформованих унаслідок різних форм антропогенного впливу (косіння, випасу, сільськогосподарського використання, атмосферного забруднення тощо) належать до категорії антропогенного стресу та вивчалися низкою дослідників (Insam, Domsch, 1988; Kieft, 1994; Ross, Tate, Feltham, 1996; Ананьева, Благодатская, Демкина, 2002 та ін.). Зокрема було показано, що в природних екосистемах величина qCO<sub>2</sub> завжди достовірно менша, ніж в екосистемах, які перебувають під впливом господарської діяльності. Виявлено, що в ґрунтах одного типу екосистем високий вміст мікробної біомаси відповідає низьким значенням питомої дихальної активності, тобто має місце тісна нега-



тивна кореляційна залежність  $qCO_2$  і мікробної біомаси (Wolters, Joergensen, 1991; Ананьева, Благодатская, Демкина, 2002; Шпаківська, Марискевич, 2002). Проте, в інших публікаціях є твердження про відсутність кореляційного зв'язку між цими параметрами (Bradley, Fyles, 1995; Sakamoto, Oba, 1994). У зв'язку з цим, на підставі низки публікацій стосовно природних та антропогенно трансформованих екосистем на різних стадіях екологічних сукцесій, було проаналізовано межі коливань  $qCO_2$  (табл. 4).

Таблиця 4.

**Величина метаболічного коефіцієнта ( $qCO_2$ ) у ґрунтах різних екосистем**

Екосистема	Локалізація	$qCO_2$ , мкг С- $CO_2$ мг С <sub>біом</sub> <sup>-1</sup> ·год <sup>-1</sup>	Автор
Ліс	Нова Зеландія	4,9-5,3	Wardle, 1993
Ліс, пасовище	Нова Зеландія	0,5-0,7	Sparling, Hart, August, Leslie, 1994
Ліс	Іспанія	5,0-6,0	Trasar-Cereda, Leiros, Gil-Sotres, Seoane, 1998
Степ	США	1,2-0,4	Smith, Halvorson, Bolton, 1994
Степ	Іспанія	2,1-6,4	Garsia, Fernandes, Costa, 1997
Рілля	Канада, США	0,5-3,5	Insam, Haselwandter, 1989
Ліс	Канада	1,2-1,4	Bauchus, Pare, Cote, 1998
Ліс	Канада	1,5-2,0	Chang, Trofimiv, 1996
Ліс	Німеччина	0,9-3,0	Anderson, Jorgensen, 1997
Ліс	Німеччина	1,4-2,4	Wolters, Joergensen, 1991
Рілля	Німеччина	0,8-0,9	Zelles, Bai, Ma et al., 1994
Рілля	Німеччина	1,2-1,8	- " -
Лука	Німеччина	0,8	- " -
Переліг	Чехія	3,6	Santruchkova, Straskraba, 1991
Рілля	Чехія	4,7	- " -
Лука	Чехія	2,9	- " -
Ліс	Чехія	3,3	- " -
Ліс	Білорусія	1,6-3,8	Ананьева, Благодатская, Демкина, 2002
Лука	Білорусія	1,7-2,4	- " -
Рілля	Білорусія	1,1-5,1	- " -
Ліс	Німеччина	1,5-2,8	- " -
Ліс	Німеччина	2,0-2,9	- " -
Ліс	Росія	1,4-1,7	- " -
Лука	Росія	3,6-3,8	- " -
Рілля	Росія	2,8-3,5	- " -

Просторова варіабельність екофізіологічних показників пов'язана з характером трав'яного вкриття, умістом органічної речовини й кількості мікробної біомаси на окремих парцелах, що зумовило, відповідно, різну активність ґрунтової мікробіоти. Найбільший коефіцієнт просторової варіації характерний для базального дихання, а найменший – для величини мікробної біомаси. Високі значення просторової варіабельності фонового дихання зумовлені різною кількістю доступного для мінералізації органічного субстрату у гумусових горизонтах досліджених парцел, оскільки величини субстрат-індукованого дихання, унаслідок засвоєння легкомінералізованого вуглецю, доданого під час досліду, відрізняються менше.

Узагальнення даних, отриманих різними авторами показало, що метаболический коефіцієнт перебував у межах від 0,5 до 6,4  $\text{мкг С-СО}_2 \text{ мг С}_{\text{біом}}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ . Так, у ґрунтах лісових екосистем Німеччини, Канади, Чехії, Нової Зеландії та Іспанії величина  $q\text{CO}_2$  становила 0,5-6,0, а в агроекосистемах – 0,5-4,7  $\text{мкг С-СО}_2 \text{ мг С}_{\text{біом}}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ . У ґрунтах різних кліматичних зон величина метаболического коефіцієнта збільшувалася з підвищенням середньорічної температури (Jenkinson, 1977; Trasar-Cereda, Leiros, Gil-Sotres, Seoane, 1998). Загалом, величини  $q\text{CO}_2$  різних типів ґрунтів природних екосистем не перевищували 6,4  $\text{мкг С-СО}_2 \text{ мг С}_{\text{біом}}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ , а це є свідченням того, що величина метаболического коефіцієнта може використовуватися як інтегральний екофізіологічний параметр статусу ґрунтового мікробного угруповання, оскільки часова й просторова варіабельність його не перевищує одного порядку без видимих порушень в екосистемі (Wolters, Joergensen, 1991; Santruchkova, Strackraba, 1991). Тобто, саме цей показник може бути індикатором стійкості мікробного угруповання, а відтак, і ґрунту загалом, до антропогенного чи природного впливу. Цю величину можна розглядати як постійну й кількісну характеристику збалансованості функціонування ґрунтового блоку екосистеми. Величина просторової варіабельності цього показника в межах одного типу екосистем (20-30%) дає можливість використовувати його як характеристику (або індекс) стану екосистеми на різних стадіях екологічних сукцесій.

Оскільки екофізіологічні параметри дають інформацію про статус мікробного угруповання ґрунтового блоку екосистеми й стабільність органічної речовини, вони адекватно реагують на різні форми антропогенного впливу. Кожен з індивідуальних екофізіологічних параметрів „тріади” ґрунтового вуглецю характеризує окремі складові функціонування циклу вуглецю і додатково використовується для розрахунків інтегральних екофізіологічних параметрів, за якими визначають як ступінь антропогенного впливу, так і стан сукцесійних стадій різноманітних хронологічних рядів екосистем. Зокрема встановлено, що величина метаболического коефіцієнту ґрунтової мікрофлори відображає вплив на ґрунтовий блок агротехнічних заходів (Anderson, Domsch, 1989), стадій первинних рослинних сукцесій гляціальних серій (Insam, Naserwadter, 1989) та ефективності рекультивациі порушених видобутком корисних копалин територій (Insam, Domsch, 1988).

Загалом, антропогенне втручання призводить до дестабілізації органічної речовини ґрунтів, що, у свою чергу, проявляється через:

- зменшення вмісту органічного вуглецю, кількості мікробної біомаси;
- збільшення інтенсивності базального дихання, відношення  $C_{\text{biom}}:C_{\text{org}}$ , величини метаболічного коефіцієнта.

У ході відновних сукцесій має місце обернена спрямованість цих тенденцій (Insam, Domsch, 1988; Insam, Haselwadter, 1989; Santruchkova, Strackraba, 1991).

Для випадку відновної сукцесії бореального ряду на верхній межі лісу Чорногори, якщо взяти до уваги її початковий дегресивний характер, також виявлено вищезазначені тенденції змін екофізіологічних параметрів вторинних екосистем порівняно з первинною (табл. 1), а саме:

- зменшення вмісту органічного вуглецю у верхніх горизонтах ґрунтів в 1,2-2,7 рази, найнижчі величини зафіксовані для біловусника типового;
- зменшення кількості мікробної біомаси в 1,4-2,0 рази, на стадіях біловусника типового й щавельника альпійського, для чорничника зеленомохового й червонокостричника різнотравного достовірної різниці не виявлено;
- збільшення в усіх вторинних екосистемах інтенсивності мінералізаційних процесів (величини базального дихання) в 1,4-1,7 рази, за винятком біловусника типового;
- збільшення величини метаболічного коефіцієнта мікробної мікрофлори, для чагарничкової і лучних стадій в 1,4; а для рудеральної – у 2,7 рази;
- збільшення співвідношення  $C_{\text{biom}}/C_{\text{org}}$  в 1,4 рази на чагарничковій, в 1,6-2,4 рази – лучних і 1,9 – рудеральній стадії дигресії бореального ряду.

Таким чином, антропогенний вплив, який супроводжувався заміною клімаксових смерекових лісів Чорногірського масиву вторинними чагарничковими, лучними й рудеральними екосистемами внаслідок вирубування лісів та інтенсивного випасу, призвів до змін характеристик ґрунтового мікробного комплексу. Так, величина мікробної біомаси в ґрунтовому блоці довготривало-похідних екосистем становить лише 50-70% від фонового рівня лісових буроземів під клімаксовими смерековими лісами, а відсоток фізіологічно активної біомаси найменший у ґрунті лісової екосистеми (33-36%), більший на короткочасово-похідних стадіях (40-48%) і рудеральній стадії (57-60%). Це свідчить про збільшення функціональної активності мікроорганізмів у вторинних екосистемах, яка призводить до дестабілізації процесів трансформації органічної речовини, а саме – збільшення інтенсивності мінералізаційних процесів і зменшенням запасів стабільних гумусових сполук, особливо в ґрунтах довготривало-похідних екосистем. Якісну перебудову комплексу мікробних угруповань унаслідок заміни первинних лісових екосистем вторинними, відображає збільшення питомої дихальної активності мікроорганізмів. Метаболічний коефіцієнт є найнижчим у ґрунті лісової екосистеми й збільшується у напрямку дегресивних змін, що свідчить про зміну екологічної стратегії мікробної популяції унаслідок антропогенного стресу (Insam, 1990). Тобто, у

грунті клімаксової екосистеми переважають К-стратегі з повільним ростом і мінімальним споживанням кількостей субстрату, а значна частка мікроорганізмів перебуває в стадії спокою (Кожевин, 1980; Insam, Haselwader, 1989), що свідчить про ефективне використання енергії лісовими екосистемами на рівні комплексу ґрунтових мікроорганізмів.

### Висновки

Тривале господарське використання території Чорногірського масиву, яке супроводжувалося зведенням зональних смерекових лісів та інтенсивним випасом, призвело до трансформації основних фізичних, фізико-хімічних і біотичних властивостей ґрунтового покриву та екофізіологічних характеристик комплексу ґрунтової біоти як основного агента трансформації вуглецевмісних органічних сполук. Встановлено, що основною властивістю комплексу ґрунтової мікробіоти клімаксової екосистеми смерекового лісу є висока біомаса мікроорганізмів, яка характеризується низькою метаболічною активністю щодо трансформації органічного вуглецю та низьким вкладом мікробної біомаси в загальний запас вуглецю в ґрунті. Низька інтенсивність мінералізаційних процесів забезпечує збалансованість процесів мінералізації/гуміфікації та збереження пулу органіки в ґрунтовому блоці зональних лісових екосистем. Унаслідок антропогенного впливу, який супроводжується заміною клімаксової лісової екосистеми вторинними лучними, зменшуються запаси мікробної біомаси, проте збільшується гетеротрофний потенціал мікробного комплексу, на що вказує інтенсифікація субстрат-індукованого дихання. Це відбувається внаслідок зміни домінантної стратегії мікрофлори за рахунок збільшення частки г-стратегів. Така трансформація мікробіоценозу призводить до дестабілізації органічної речовини за рахунок посилення процесів мінералізації, зміни співвідношення між різними групами гумусових речовин та якісного складу гумусу, що супроводжується зменшенням запасів ґрунтової органіки в довготривалопохідних лучних екосистемах.

---

АНАНЬЕВА Н. Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. – М.: Наука, 2003. – 223 с.

АНАНЬЕВА Н. Д., БЛАГОДАТСКАЯ Е. В., ДЕМКИНА Т. С. Пространственно и временное варьирование микробного метаболического коэффициента в почвах // Почвоведение. – 2002. – № 10. – С. 1233-1241.

БЛАГОДАТСКАЯ Е. В., АНАНЬЕВА Н. Д., МЯКШИНА Т. Н. Характеристика состояния микробного сообщества почв по величине метаболического коэффициента // Почвоведение. – 1995. – № 2. – С. 205-210.

БЛАГОДАТСКИЙ С. А., БЛАГОДАТСКАЯ Е. В., ГОРБЕНКО А. Ю., ПАНИКОВ Н. С. Регидратационный метод определения биомассы микроорганизмов в почве // Почвоведение. – 1987. – № 7. – С. 64-71.

- ДЕМКИНА Т. С., АНАНЬЕВА Н. Д. Влияние длительного применения удобрений на дыхательную активность и устойчивость микробных сообществ почвы // Почвоведение. – 1998. – № 11. – С. 1382-1389.
- КОЖЕВИН П. А. О критериях микробной сукцессии в почве // Микробиология. – 1980. – Т. 49, Вып. 2. – С. 335-342.
- МАРИСКЕВИЧ И. М., ШПАКИВСКАЯ И. М. Экофизиологические параметры микробоценозов в буроземах Восточных Карпат // Мат. II (IX) Всерос.съезда по почвенной зоологии. – М., 1999. – С. 85-87.
- МАРФЕНИНА О. Е., ПОПОВА Л. В. Изменение комплексов почвенных микроскопических грибов при пастбищной дигрессии горных биогеоценозов // Биологические науки. Сер. Почвоведение. – 1988. – № 9. – С. 96-101.
- ОТЧЕТ биогеоценологической экспедиции факультета почвоведения МГУ о проведенной работе в Карпатском государственном заповеднике. – 1978. – 43 с.
- ПОЛЯНСКАЯ Л. М., ГЕЙДЕБРЕХТ Д. Г., ЗВЯГИНЦЕВ Д. Г. Биомасса грибов в различных типах почв // Почвоведение. – 1995. – № 5. – С. 566-572.
- ТИТЛЯНОВА А. А., НАУМОВА Н. Б., КОСЫХ Н. П. Круговорот углерода в луговых экосистемах // Почвоведение. – 1993. – № 3. – С. 32-39.
- ЧЕРНОБАЙ Ю. Н. Подстилка и некоторые вопросы ее биогеоценологической роли в лесах Черногоры (Украинские Карпаты): Автореф. дис... канд. биол. наук. – Днепропетровск, 1978. – 25 с.
- ШПАКІВСЬКА І. М. Дихальний газообмін ґрунту як елемент продукційного процесу в екосистемі // Збереження та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. Мат. конфер. присв. 40-річчю біол. стаціонару. – Львів, 1998 а. – С. 175-177.
- ШПАКІВСЬКА І. М. Режими трансформації органічного вуглецю в екосистемах Черногоры // Науковий вісник УкрЛДТУ “Проблеми і перспективи розвитку лісового господарства”. – Львів, 1998 б. – Вип. 9.1. – С. 81-86.
- ШПАКІВСЬКА І. М., МАРИСКЕВИЧ О. Г. Метаболічний коефіцієнт микробних угруповань ( $qCO_2$ ) бурих ґрунтів у лісових екосистемах Східних Карпат // Вісник Львівського ун-ту. – Серія біологічна. – 2002. – Вип. 28. – С. 146-153.
- ANDERSON T. N., DOMSCH K. N. Determination of ecophysiological maintenance carbon requirements of soil microorganisms in dormant state // Biology and Fertility of soil. – 1985. – № 1. – P. 81-89.
- ANDERSON T. N., DOMSCH K. N. Ratio of microbial biomass carbon to total organic in arable soils // Biology and Fertility of soil. – 1989. – № 4. – P. 471-479.
- ANDERSON T. N., JORGENSEN R. G. K. N. Relationship between SIR and FE estimates of microbial biomass C in deciduous forest soils at different pH // Soil Biology and Biochemistry. – 1997. – Vol. 29, № 7. – P. 1033-1042.
- BAUCHUS J., PARE D., COTE L. Effect of tree species, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in a southern boreal forest // Soil Biology and Biochemistry. – 1998. – Vol. 230, № 8/9. – P. 1077-1089.
- BRADLEY R. L., FYLES J. W. A kinetic parameters describing soil available carbon and its relationship to rate increase in C mineralization // Soil Biology and Biochemistry. – 1995. – Vol. 27, № 12. – P. 1601-1610.
- CHANG S., TROFIMOV J. Microbial respiration and biomass (substrate-induced respiration) in soil of old-growth and regenerating forest on northern Vancouver Island British Columbia // Biology and Fertility Soils. – 1996. – Vol. 23, № 2. – P. 145-152.
- DILLY O. Microbial respiratory quotient during basal metabolism and after glucose amendment in soils and litter // Soil Biology and Biochemistry. – 2001. – Vol. 33,

№ 1. – P. 117-127.

- GARSIA C., FERNANDES T., COSTA F. Potential use of dehydrogenase activity as an index of microbial activity in degraded soils // *Commun. Soil. Sci. Plant Anal.* – 1997. – Vol. 28, № 1-2. – P. 123-134.
- INSAM H. Are the soil microbial biomass and basal respiration governed by the climatic regime? // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1990. – Vol. 22, № 4. – P. 252-532
- INSAM H., DOMSCH K. H. Relationship between soil organic carbon and microbial biomass on chronosequences of reclamation sites // *Microbial Ecology.* – 1988. – № 15. – P. 177-188.
- INSAM H., HASELWANDTER K. Metabolic quotient of the soil microflora in relation to plant succession // *Oecologia.* – 1989. – Vol. 79. – P. 174-178.
- INSAM H., HUTCHINSON T. C., REBER H. H. Effects of heavy metal stress on the metabolic quotient of the soil microflora // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1996. – Vol. 28, № 4-5. – P. 691-694.
- JENKINSON D. S. The Soil Biomass // *New Zealand Soil News*, 1977. – Vol. 25. – P. 213-218.
- KIEFT T. L. Grazing and plant-canopy effects on semiarid soil microbial biomass and respiration // *Biology and Fertility Soils.* – 1994. – Vol. 18. – P. 155-162.
- PRIHA O., SMOLANDER A. Microbial biomass and activity in soil and litter under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at originally similar field afforestation sites // *Biology and Fertility Soils.* – 1997. – Vol. 24. – P. 45-51.
- ROSS J. D., TATE K. R., FELTHAM C. W. Microbial biomass, and C and N mineralization, in litter and mineral soil of adjacent montane ecosystems in southern beech (*Nothofagus*) forest and tussock grassland // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1996 – Vol. 28, № 12. – P. 1613-1620.
- SAGGAR S., HEDLEY C., SALT G. Soil microbial biomass, metabolic quotient and carbon and nitrogen mineralization in 25-year-old *Pinus radiata* agroforestry regimes // *Aust. J. Soil. Res.* – 2001. – Vol. 39. – P. 491-504.
- SAKAMOTO K., OBA Y. Effect of fungal to bacterial biomass ratio on the relationship between CO<sub>2</sub> evolution and total soil microbial biomass // *Biology and Fertility Soils.* – 1994. – Vol. 17, № 7. – P. 39-44.
- SANTRUCKOVA H., STRACKRABA M. On the relationship between specific respiration activity and microbial biomass in soil // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1991. – Vol. 23, № 6. – P. 525-532.
- SMITH J. L., HALVORSON J. J., BOLTON H. Spatial relationships of soil microbial biomass and C and N mineralization in semi-arid shrub-steep ecosystems // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1994. – Vol. 26, № 9. – P. 1151-1159.
- SPARLING G. P., HART P. B., AUGUST J. A., LESLIE D. M. A comparison of soil and microbial carbon, nitrogen and phosphorous contents, and macro-aggregate stability of a soil under native forest and after clearance for pastures and plantation forest // *Biology and Fertility Soils.* – 1994. – Vol. 17, № 2. – P. 91-100.
- TRASAR-CEREDA C., LEIROS C., GIL-SOTRES F., SEOANE S. Towards a biochemical quality index for soils: an expression relative several biological and biochemical properties // *Biology and Fertility Soils.* – 1998. – Vol. 26, № 2. – P. 100-106.
- WARDLE D. A., CHANI A. A critique of the microbial metabolic quotient (qCO<sub>2</sub>) as a bioindicator of disturbance and ecosystem development // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1995. – Vol. 27, № 12. – P. 1601-1610.
- WARDLE D., PARKINSON D. Interaction between microclimatic variables and the soil microbial biomass // *Biology and Fertility Soils.* – 1990. – № 9. – P. 273-280.

- WARDLE D. A. Changes in the microbial biomass and metabolic quotient during leaf litter succession in some New Zealand forest and shrubland ecosystems // *Functional Ecology*. – 1993. – Vol. 3, № 7. – P. 346-355.
- WOLTERS V., JOERGENSEN R. Microbial carbon turnover in beech forest soils at different stages of acidification // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1991. – Vol. 23, № 9. – P. 897-902.
- ZAK D. R., GRIGAL D. F., GLEESON S., TILMAN D. Carbon and nitrogen cycling during old-field succession: constants on plant and microbial biomass // *Biogeochemistry*. – 1990. – Vol. 11. – P. 111-129.
- ZELLES L., BAI Q. Y., MA R. X., RACKWITZ R., WINTER K., BEESE F. Microbial biomass, metabolic activity and nutritional status determination from fatty acid patters and polyhydroxybutyrate in agriculturally-manmade soils // *Soil Biology and Biochemistry*, 1994. – Vol. 26, № 4. – P. 439-446.

### **ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ БУРОЗЕМОВ БОРЕАЛЬНОГО РЯДА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА ЧЕРНОГОРЫ (УКРАИНСКИЕ КАРПАТЫ)**

И. М. ШПАКИВСКАЯ

Экофизиологические параметры микробных сообществ буроземных почв, в частности базального и субстрат-индуцированного дыхания и удельной дыхательной активности являются чувствительными индикаторами состояния почвенного блока экосистем. Их сезонная вариабельность связана с адаптацией микробного комплекса к периоду поступления опада в почвенный блок экосистемы и содержания водорастворимых элементов питания. Пространственная изменчивость экофизиологических показателей связана с характером травяного покрова. Наиболее высокий коэффициент пространственной вариабельности характерный для базального дыхания, наименьший – для величины микробной биомассы. Метаболический коэффициент почвенной микробиоты является индикатором направления восстановительной сукцессии, а коэффициент микробного дыхания – показателем состояния и сбалансированности процессов трансформации органического вещества почв.

**Ключевые слова:** буроземы, микробная биомасса, базальное дыхание, субстрат-индуцированное дыхание, удельная дыхательная активность

### **ECO-PHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF SOIL MICROORGANISMS BROWN SOILS BOREAL SERIES ON TIMBERLINE OF CHORNOGORA (UKRAINIAN CARPATHIANS)**

I. M. SHPAKIVSKA

Eco-physiological parameters of microbial communities brown soils, in particular, basal and substrate-induced respiration and specific respiration activity are sensitive indicators of the condition of the soil block of ecosystems. Their seasonal variability associated with the adaptation of the microbial complex of the period of input litter in the soil ecosystem and the content of water-soluble nutrients. Spatial variability of eco-physiological parameters related to character the grass cover. The highest rate of spatial variability was characteristic of basal respiration, the least – for the value of microbial biomass. Metabolic quotient of the soil microorganisms was the indicator of the direction of secondary succession, and the coefficient of microbial respiration – indicator of the state and the balance of the transformation soil organic matter.

**Key words:** *brown soils, microbial biomass, basal respiration, substrate-induced respiration, specific respiration activity*

Надійшла 13.12.2010

Прийнята до друку 23.12.2010

ШПАКІВСЬКА І. М. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026, Україна; e-mail: ishpakivska@ukr.net

SPAKIVSKA I. M. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St., Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ishpakivska@ukr.net