

УДК 631.46

МЕТАБОЛІЧНИЙ КОЕФІЦІЄНТ МІКРОБНИХ УГРУПОВАНЬ (qCO_2) БУРИХ ҐРУНТІВ У ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ СХІДНИХ КАРПАТ

І.Шпаківська, О.Марискевич

*Інститут екології Карпат НАН України,
бул. Козельницька 4, м. Львів 79026, Україна,
ecology@city-adm.lviv.ua*

Досліджено рівень базального дихання, мікробну біомасу і значення метаболічного коефіцієнта (qCO_2) бурих лісових ґрунтів із 64 хвойних, змішаних і листяних лісових екосистем у межах висот 300-1200 м н.р.м. заповідних і лісо-експлуатаційних територій Східних Карпат. Аналіз залежності між метаболічним коефіцієнтом і мікробною біомасою для всіх зразків ($n = 64$) засвідчив інверсний гіперболічний зв'язок.

Ключові слова: лісові екосистеми, мікробна біомаса, базальне дихання, метаболічний коефіцієнт.

Пошук критеріїв адекватної оцінки зміни функціонування мікробного угруповання ґрунту є важливою методологічною і методичною проблемою ґрунтово-екологічних досліджень. У більшості праць для оцінки біотичних характеристик ґрунтів використано визначення кількості мікробних метаболітів, значення мікробної біомаси, активності ферментів, інтенсивності дихання ґрунту за виділенням CO_2 чи поглинанням O_2 [10]. Проте з'ясування значень цих показників не дає підстав для висновку про питому метаболічну активність ґрунтової мікрофлори, тобто кількісну оцінку участі мікроорганізмів у метаболічних процесах.

З метою визначення метаболічного статусу мікробних угруповань ґрунтів T.N. Anderson і K.N. Domsch запропонували застосовувати екофізіологічну константу – метаболічний коефіцієнт (qCO_2) – як специфічний показник дихальної активності, визначений об'ємом CO_2 , що його продукує одиниця мікробної біомаси за одиницю часу [3]. Такий підхід дає змогу порівнювати реальну біотичну активність мікробценозів різних типів ґрунтів у момент відбирання зразків, яка пов'язана з процесами життєдіяльності фізіологічно активних клітин мікроорганізмів і не враховує можливої активності клітин, що на цей момент перебувають у стані спокою (цисти, спори). Окрім цього, він також допомагає оцінювати вплив на біотичну активність природних і антропогенних чинників у межах одного типу ґрунту.

Метаболічний коефіцієнт мікробного угруповання ґрунту, який концептуально сформульований на теорії сукцесії екосистем Одум, зокрема, на положенні щодо співвідношення загальної біомаси до дихання, останнім часом використовують як індекс розвитку екосистем [15]. Його успішно застосовано під час досліджень енергетики екосистем [3], первинних і вторинних сукцесій екосистем [7, 12], з'ясування впливу температури на процеси трансформації органічного вуглецю [6, 8], рН ґрунту [5], кислих опадів [9] та впливу ефективності використання сільськогосподарських земель [4] на функціонування ґрунтових мікробіоценозів.

Нашою метою було обчислення qCO_2 бурих ґрунтів (*Dystric Cambisols*) у головних типах лісових асоціацій Східних Карпат та аналіз залежностей між окремими біотичними й фізико-хімічними характеристиками ґрунтів, які впливають на значення метаболічного коефіцієнта.

Об'єкти досліджень – ґрунти хвойних, змішаних і листяних лісів заповідних і лісоексплуатаційних територій Східних Карпат у межах абсолютних висот від 300 до 1200 м н. р. м. Загалом упродовж 1994–1996 рр. проаналізовано змішані зразки ґрунту, відібрані з гумусово-аккумулятивних горизонтів у 64 лісових асоціаціях двох типів формацій – смереки європейської (*Piceetea abietae*) і бука лісового (*Fagetea sylvaticae*), які поділяють на низку субформацій.

ґрунтові проби відбирали на глибину гумусово-аккумулятивного горизонту в 5-разовій повторюваності методом „конверта” й формували змішаний зразок масою 100–150 г. Змішані зразки ґрунту відразу після відбирання просіювали через сито діаметром отворів 3 мм для відокремлення від коренів, нерозкладених решток рослин і каміння, переносили в поліетиленові пакети та щільно закривали, щоб запобігти випаровуванню. В лабораторних умовах вологість зразків ґрунту доводили до 60% від повної польової вологоємності й зберігали за температури +4°C не більше п'яти днів перед виконанням аналізів.

Мікробну біомасу визначали методом регідратації [1], інтенсивність базального дихання – абсорбційним методом [3]. Метаболічний коефіцієнт qCO_2 розраховували як інтенсивність продукування C-CO₂ одиницею мікробної біомаси за одиницю часу.

Актуальну кислотність ґрунту визначали потенціометрично (співвідношення ґрунт:H₂O = 1:5), вміст органічного вуглецю – методом Нікітіна [2]. Результати опрацьовували статистично з використанням програмного забезпечення STATISTIKA 4.1 for Win 98.

Проаналізовано ґрунтові зразки з 64 лісових асоціацій, які репрезентували субформації чистих смерекових (*Piceeta*), чистих букових (*Fageta*), ялицево-букових (*Abieto-Fageta*) і ялицево-буково-смерекових (*Abieto-Fageto-Piceeta*) лісів. Бурі ґрунти під ліськовою рослинністю мали різний вміст органічної речовини та значення актуальної кислотності (табл. 1).

Мікробна біомаса бурих лісових ґрунтів перебувала в межах 0,2–5,0 мг C·г⁻¹, інтенсивність базального дихання – 341,9–322,0 мг CO₂·100г⁻¹·24 год⁻¹, qCO_2 – 0,7–

$10,8 \cdot 10^3$ мг С-СО₂·мг С_{біом}⁻¹·год⁻¹. Коефіцієнт варіації цих параметрів становив 12,9–37,2 % . Найвищі значення мікробної біомаси зафіксовані в ґрунті ялицево-букових лісів, для ялицево-буково-смерекових, чистих букових і смерекових вони нижчі в 3,3; 2,5 і 2,1 раза, відповідно. Інтенсивність базального дихання була найвищою в ґрунті смерекових лісів і знижувалася відповідно, в 1,3; 1,6 і 3,8 раза у чистих букових, ялицево-буково-смерекових і ялицево-букових. Метаболічний коефіцієнт перебував майже на одному рівні в ґрунті смерекових, букових і ялицево-буково-смерекових лісів і знижувався у ялицево-букових у 7,0–8,6 разів (табл. 2).

Таблиця 1

Вміст органічного вуглецю та актуальна кислотність гумусово-аккумулятивного горизонту бурих ґрунтів у лісових субформаціях Східних Карпат

Субформація	Кількість зразків	С орг., мг·г ⁻¹		рН водне	
		М	SD	М	SD
<i>Piceeta</i>	8	66.3	32.3	4.1	0.6
<i>Fageta</i>	13	51.4	9.0	4.6	0.4
<i>Abieto-Fageta</i>	40	89.3	26.1	4.6	0.6
<i>Abieto-Fageto-Piceeta</i>	3	55.9	10.3	4.1	0.1

Примітка. М – середнє арифметичне; SD – стандартне.

Таблиця 2

Біотичні параметри ґрунтової біоти гумусово-аккумулятивного горизонту бурих ґрунтів у лісових субформаціях Східних Карпат

Субформація	Кількість зразків	Мікробна біомаса, мг С·г ⁻¹		Базальне дихання ² , мг СО ₂ ·100г-1·24 год ⁻¹		qCO ₂ ·103, мг С-СО ₂ · мг С _{біом} ⁻¹ ·год ⁻¹	
		М*	SD*	М*	SD*	М*	SD*
<i>Piceeta</i>	8	1,4	0,4	322,0	120,1	0,26	0,12
<i>Fageta</i>	13	1,2	0,7	253,0	76,3	0,23	0,16
<i>Abieto-Fageta</i>	40	3,0	0,7	84,0	41,9	0,03	0,01
<i>Abieto-Fageto-Piceeta</i>	3	0,9	0,2	198,0	29,4	0,21	0,10

Аналіз залежності між метаболічним коефіцієнтом і мікробною біомасою в усіх випадках засвідчив інверсний гіперболічний зв'язок, тобто найвищий рівень біотичної активності відповідав найнижчому рівню мікробної біомаси (рис. 1). Тобто залежність qCO₂ від мікробної біомаси описує рівняння:

$$act = a \cdot biom^b \quad (b < 0),$$

де act – метаболічний коефіцієнт ґрунтової біоти, $\text{мг С-CO}_2 \cdot \text{мг С}_{\text{біом}}^{-1} \cdot 24 \text{ год}^{-1}$; $biom$ – мікробна біомаса, мг С г^{-1} ; a і b – коефіцієнти.

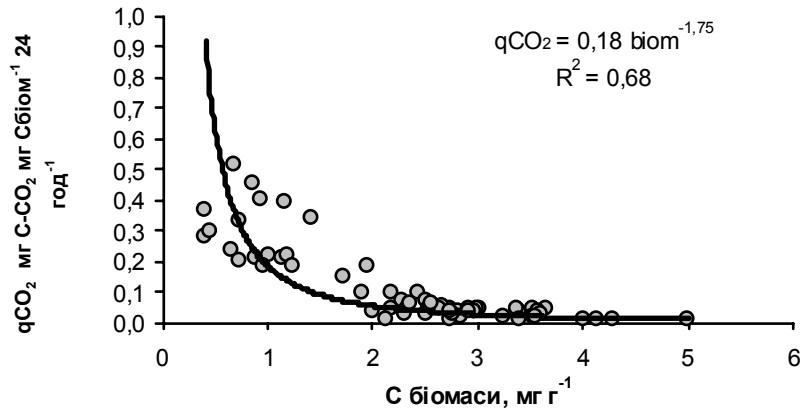


Рис. 1. Залежність qCO_2 від мікробної біомаси гумусово-аккумулятивного горизонту бурих ґрунтів у лісових екосистемах Східних Карпат.

Тісний негативний зв'язок між qCO_2 і мікробною біомасою отриманий також для ґрунтів 23 регіонів Європи, Канади, США і Нової Зеландії з різним вмістом органічної речовини ($C_{\text{орг}}$ 0,03–46,0 %), зокрема ґрунтів агроекосистем [12]. Значення мікробної біомаси були в межах 0,006–4,2 мг С г^{-1} , qCO_2 – 0,009–1,46 $\text{мг С-CO}_2 \cdot \text{мг С}_{\text{біом}}^{-1} \cdot 24 \text{ год}^{-1}$. Рівняння функціонального зв'язку дещо відрізнялося від отриманого нами за коефіцієнтами: $qCO_2 = 0,0364 \cdot \text{біом}^{-0,714}$.

Інверсна гіперболічна залежність між коефіцієнтом мікробного дихання і мікробною біомасою також визначена для 210 зразків бурих лісових ґрунтів і дернових буроземів чотирьох типів екосистем Південної Богемії (Чехія): перелугу, ріллі, сіножаті й листяного лісу [11], а отримане рівняння функціонального зв'язку мало вигляд $qCO_2 = 0,0169 \cdot \text{біом}^{0,181}$.

Є декілька гіпотез щодо можливих похибок у випадку лабораторного визначення qCO_2 : недооцінки мікробної біомаси, пов'язаної із застосуванням методу фумігації хлороформом для визначення мікробної біомаси; високого вмісту свіжого органічного матеріалу (наприклад, органічних добрив); зростання інтенсивності базального дихання за умов використання сухих чи попередньо заморожених зразків без попередньої передінкубації. Щоб запобігти цим похибкам, для оцінки мікробної біомаси ми застосовували метод регідратації, зразки відібрані з ділянок без внесення органічних чи мінеральних добрив, для аналізу використовували лише свіжі проби.

Також вважають, що збільшення qCO_2 за низьких значень мікробної біомаси може бути наслідком стресу, зумовленого низькими значеннями актуальної кислотності ґрунту. Наприклад, для ґрунтів смерекових лісів із рН 2,2–2,3, а букових і дубово-букових – 2,7–3,2, простежується зменшення $C_{\text{біом}}$ на 64% порівняно з аналогічними лісовими ділянками із нейтральними значеннями рН [5, 9].

Бурим лісовим ґрунтам Східних Карпат властиве незначне збільшення qCO_2 зі зменшенням кислотності від 3,5 до 5,8 (рис. 2). Такі значення рН є характерними для бурих лісових ґрунтів, вони не спричинюють кислотного стресу і, відповідно, підвищення метаболічного коефіцієнта, зумовленого цим фактором.

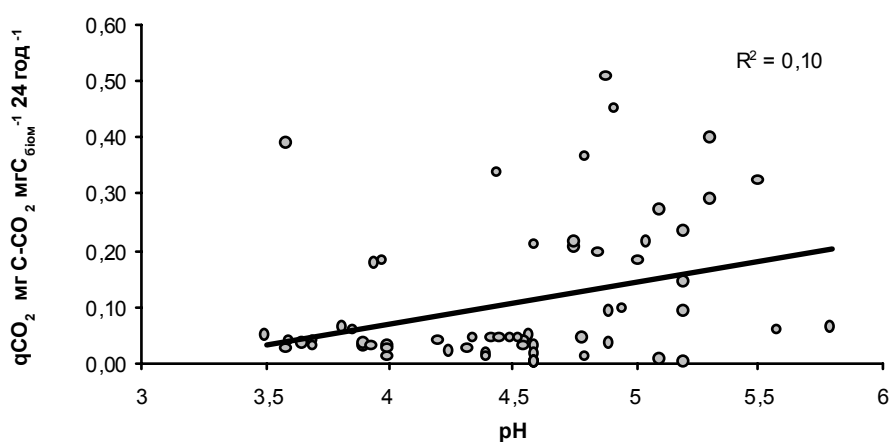


Рис. 2. Залежність qCO_2 від актуальної кислотності гумусово-аккумулятивного горизонту бурих ґрунтів у лісових екосистемах Східних Карпат.

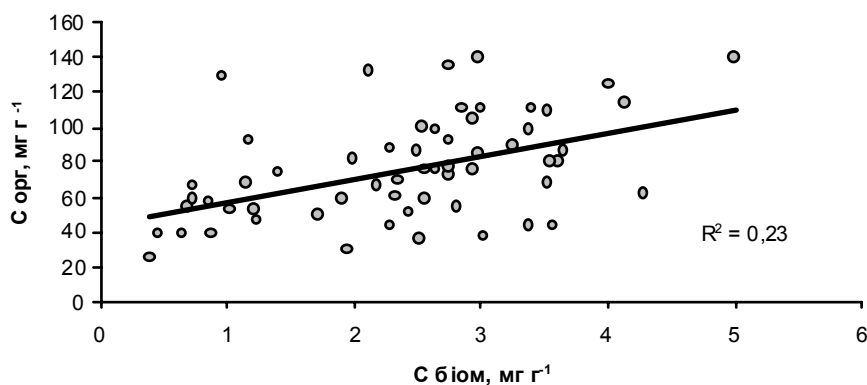


Рис. 3. Взаємозв'язок $C_{\text{біом}}$ і $C_{\text{орг}}$ гумусово-аккумулятивного горизонту бурих ґрунтів у лісових екосистемах Східних Карпат.

Зниження $q\text{CO}_2$ у ґрунтах зі збільшенням мікробної біомаси також пов'язують із пригніченням активності мікроорганізмів дефіцитом елементів живлення, особливо органічного вуглецю [13]. Проте наші дані (рис. 3) та матеріали інших дослідників [12, 14] засвідчують збільшення мікробної біомаси зі зростанням вмісту органічного вуглецю в ґрунтах.

У досліджених зразках бурих ґрунтів 64 лісових асоціацій Східних Карпат простежуємо сумірне зростання кількості активних клітин мікроорганізмів, оцінене за значення метаболічного коефіцієнта, на фоні зменшення загальної мікробної біомаси, яке може бути наслідком енергетичної оптимізації мікробного угруповання у ґрунтах вивчених лісових екосистем і його адаптації до умов ґрунтового середовища. Аналіз залежності між метаболічним коефіцієнтом і мікробною біомасою в усіх випадках засвідчив тісний інверсний гіперболічний зв'язок, тобто найвищий рівень біотичної активності відповідає найнижчому рівню мікробної біомаси. Ця закономірність не залежить від регіону досліджень, рослинного покриву, фізико-хімічних властивостей ґрунтів, терміну відбирання зразків, що дає підстави застосовувати метаболічний коефіцієнт як специфічний параметр оцінки функціонування мікробного угруповання ґрунту.

1. *Благодатский С.А., Благодатская Е.В., Горбенко А.Ю., Паников Н.С.* Регидрационный метод определения биомассы микроорганизмов в почве // Почвоведение. 1987. № 4. С. 64–71.
2. *Никитин Б.А.* Определение содержания гумуса в почве // Агрoхимия. 1972. № 3. С. 123–125.
3. *Anderson T.N., Domsch K.N.* Determination of ecophysiological maintenance carbon requirements of soil microorganisms in dormant state // Biology and Fertility of soil. 1985. N 1. P. 81–89.
4. *Anderson T.N., Domsch K.N.* Application of eco-physiological quotient ($q\text{CO}_2$ and qD) on microbial biomasses from soils of different cropping histories // Soil Biology and Biochemistry. 1990. N 22. P. 251–255.
5. *Anderson T.N., Domsch K.N.* The metabolic quotient for CO_2 ($q\text{CO}_2$) as a specific activity parameter to assess the effect of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of the forest soil // Soil Biology and Biochemistry. 1993. N 25. P. 393–395.
6. *Anderson T.N., Gray T.R.G.* The influence of the soil organic carbon on microbial growth and survival // Advanced in Soil Organic Matter Research: The Impact On Agricultural in the Environmental. – Melksam: Redwood Press, 1991. P. 253–266.
7. *Insam H., Haselvandter K.* Metabolic quotient of the soil microflora in relation to plant succession // Oekologia. 1989. N 79. P. 174–178.

8. *Jorgensen R.G., Brooks P.S., Jenkinson D.S.* Survival of the soil microbial biomass at elevated temperatures // *Soil Biology and Biochemistry*. 1990. N 22. P. 1129–1136.
9. *Killham K.* A physiological determination of the impact of environmental stress on the activity of microbial biomasses // *Environmental Pollution*. 1985. N 38. P. 283–294.
10. *Paul E.A., Clark F.E.* Methods for studying soil microorganisms // *Soil Microbiology and Biochemistry*. – Toronto: Academic Press, 1996. P. 35–68.
11. *Santruckova H.* Microbial biomass, microbial activity and soil respirations in relations to secondary succession of plant communities // *Pedobiologia*. 1991. N 1. P. 123–132.
12. *Santruckova H., Straskraba M.* On the relationship between specific respiration activity and microbial biomasses in soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 1991. N 23. P. 525–532.
13. *Simek K.* Bacterial activity in the reservoir determined by autoradiography and its relationship to phyto- and zooplankton // *International Revue der gesammten Hydrobiologie*. 1986. N 71. P. 593–612.
14. *Tesarova M.* Microorganisms and the carbon cycle in ecosystems // *Soil Microbial Assosiations*. – Prague: Academia, 1988. P. 339–405.
15. *Wardle D.A., Ghani A.* A critique of the microbial metabolic quotient (qCO_2) as a bioindicator of disturbance and ecosystem development // *Soil Biology and Biochemistry*. 1995. N 12. P. 1601–1610.

**METABOLIC QUOTIENT OF MICROBIAL ASSOCIATIONS
(QCO_2) OF BROWN SOILS IN THE FOREST ECOSYSTEMS
(EASTERN CARPATHIANS)**

I.Shpakivska, O.Maryskevych

*Institute of Ecology of the Carpathians,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Kozelnytska st. 4, L'viv 79026, Ukraine,
e-mail: ecology@city-adm.lviv.ua*

The basal respiration, microbial biomass and value of metabolic quotient of microbial associations (qCO_2) in the brown soils of the 64 coniferous, mixed and deciduous forests in the margins of 300–1200 m above sea level of protected and forest land use territories of the Western Carpathians has been studied. Analysis of the dependence between microbial activity and biomass for all samples ($n = 64$) resulted in an inverse hyperbolic relationship.

Established that proportionate increase of quantity the active microorganism cells and decrease of the total microbial biomass is consequence of energetic optimization in soil of forest ecosystems and its adaptation to a soil conditions.

Keywords: forest ecosystems, microbial biomass, metabolic quotient of microbial associations.

Стаття надійшла до редколегії 06.07.2001

Прийнята до друку 27.07.2001