

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.121

doi: 10.17223/19988591/50/6

Т.А. Сизоненко

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

Дыхание тонких корней *Abies sibirica* Ledeb. в ельнике чернично-сфагновом средней тайги

Работа выполнена в рамках проекта «Вертикальные потоки углеродсодержащих парниковых газов в экосистемах бореальных лесов и болот в условиях современного климата» (№ 18-4-4-17) Комплексной программы Уральского отделения РАН 2018–2020 гг.

Дыхание тонких корней растений играет значительную роль в углеродном балансе лесных экосистем. Изучены сезонная и суточная динамики дыхания тонких корней пихты сибирской. Исследования проведены в течение двух вегетационных сезонов 2016 и 2018 гг. в ельнике чернично-сфагновом средней тайги Республики Коми на неотрезанных тонких корнях пихты, расположенных в лесной подстилке торфянисто-подзолисто-глееватой почвы, с помощью инфракрасного газоанализатора. Установлено, что средние значения интенсивности выделения CO_2 тонкими корнями статистически значимо ($p < 0,001$) различаются между двумя годами исследований. В сезонной динамике наблюдали усиление интенсивности дыхания тонких корней в июле или августе. Наиболее низкие значения выделения CO_2 зафиксированы в июне или сентябре. Как правило, снижение или увеличение интенсивности дыхания корней происходило равномерно в течение всего дня. В течение суток наблюдали тенденцию снижения дыхания корней в послеполуденное время. Показана положительная связь выделения CO_2 корнями пихты от температуры и отрицательная – от влажности лесной подстилки.

Ключевые слова: суточная и сезонная динамика; температура почвы; влажность почвы; Республика Коми.

Введение

Возрастание интереса к исследованию физиолого-биохимических процессов в корнях древесных растений в последние два десятилетия связано, прежде всего, с оценкой их вклада в углеродный баланс и обмен лесных фитоценозов. За счет корней и ассоциированных с ними микроорганизмов образуется от 50 до 70% углерода, аккумулированного в почве [1]. Корневое дыхание в лесных экосистемах варьирует в пределах 7–56%, а в луговых – 24–60% от общей эмиссии CO_2 с поверхности почвы [2], достигая в бореаль-

ных лесах в летний период значений свыше 70% [3]. Известно, что содержание углерода в корнях хвойных растений на Севере достигает 50% от сухой массы [4], поэтому вклад корневого дыхания в эмиссию CO_2 из почвы может быть значительным. Так, по нашим данным [5], дыхание тонких корней ели сибирской в подстилке елового леса средней тайги в течение вегетационного сезона обеспечивает до 55% суммарной почвенной эмиссии.

Дыхательная активность корневых окончаний зависит от условий окружающей среды, интенсивности физиологических процессов в надземных органах растения, активности микроорганизмов и наличия симбионтов. При снижении температуры почвы и дефиците влаги интенсивность дыхания уменьшается [6–8]. В течение вегетационного периода интенсивность газообмена связана с ростом корней. В корнях его максимум наступает раньше, чем у надземной части растений. Молодые активно растущие корни характеризуются более активным выделением CO_2 , поскольку имеют большее количество меристематических клеток [9, 10].

У поглощающих корней диаметром менее 0,5–0,7 мм дыхание гораздо выше, чем у корней более крупной фракции. Эта разница особенно заметна в период их активного роста [10–12]. Величина Q_{10} дыхания корней, которая отражает степень увеличения скорости реакции при повышении температуры на 10 °C, находится обычно в пределах 1,6–3. Нарушение этой закономерности происходит в результате изменений окружающей среды или в неблагоприятных условиях, например при недостатке или избытке влаги в почве [13].

Выделение CO_2 тонкими корнями связано с содержанием азота в почве и усиливается при внесении азотных удобрений [12, 14, 15]. Отмечено, что микоризные окончания корней дышат активнее немикоризных [16], поскольку в них содержится компонент гриба, доля которого оценивается в среднем в 20–30% от объема колонизированного корня [17–19]. Известно, что дыхание эктомикоризного мицелия в целом выше, чем дыхание собственно тонкого корня [20]. Например, дыхание грибного симбионта в эктомикоризах сосны *Pinus contorta* Douglas ex London составляло 25% от общего дыхания, в то время как доля собственно корневого дыхания не превышала 15% [21]. Вклад микоризы лиственницы и сосны в эмиссию CO_2 существенно не различается и составляет около 20% от общего дыхания [22]. Дыхание почвы в эктомикоризных сообществах в два раза чувствительней к температуре почвы, чем в сообществах с арбускулярной микоризой [23].

В сезонной динамике дыхательная способность корней достигает минимальных значений в октябре, незначительно повышается в апреле–мае и заметно увеличивается в период активного роста корней с июня по август [5, 12, 13]. Подобную динамику отмечают также исследователи, изучавшие дыхание эктомикоризного грибного компонента у лиственницы [24].

В литературе описаны различные методы измерения дыхания тонких корней растений – от измерений в лаборатории с извлечением корней из почвы и, соответственно, их травмированием, до вычисления разности между

эмиссией CO_2 из почвы с присутствием корней и после их удаления [2, 7, 11–15]. В данной работе представлены результаты измерений дыхания непосредственно у интактных корней пихты в лесной подстилке. Ранее данная методика апробирована на других видах хвойных деревьев [5].

Пихта сибирская на территории Республики Коми занимает небольшие площади и отличается высокой требовательностью к плодородию и влажности почвы [25]. До настоящего времени, исследования дыхания корней пихты в зависимости от влажности и температуры почвы на территории Республики Коми не проводились. Ранее нами описаны особенности анатомического строения эктомикоризных корней пихты и приведены их некоторые функциональные характеристики [19].

Цель работы – изучение сезонной и суточной динамики дыхательной активности тонких корней пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в типе леса ельнике чернично-сфагновом подзоны средней тайги в течение двух вегетационных сезонов.

Материалы и методики исследования

Исследования проводили в течение двух вегетационных периодов с мая по октябрь 2016 и 2018 гг. в ельнике чернично-сфагновом подзоны средней тайги (62°17' N, 50°40' E). Класс бонитета – V. В составе древостоя более 90% приходится на ель (*Picea obovata* Ledeb.), заметна примесь березы (*Betula pubescens* Ehrh.), сосны (*Pinus sylvestris* L.) и пихты. Возраст деревьев основного полога 106–200 лет, почва – торфянисто-подзолисто-глееватая, супесчаная, подстилаемая суглинками [26]. Лесная подстилка мощностью до 7 см представлена слабо с полуразложившимися остатками сфагновых мхов, общая мощность торфянисто-подстилочных горизонтов 11–13 см. Горизонт A_0 характеризуется высокой кислотностью. По всему профилю присутствуют признаки оглеения и переувлажнения [27].

Согласно данным метеостанции «Усть-Вымь», в вегетационные периоды 2016 и 2018 гг. по сравнению со средними многолетними данными отмечена теплая и сухая погода. В мае 2016 г. наблюдали относительно теплую погоду, показатели температуры и влажности воздуха возрастали к середине июля. Среднемесячные значения температуры воздуха в этот период достигали 20 °C. В августе и сентябре обоих сезонов зафиксирована теплая и влажная погода. Относительная влажность лесной подстилки 2018 г. в дни проводимых измерений по сравнению с 2016 г. имела более высокие значения. Температура подстилки достигала максимальных значений в июле–августе. Минимальные значения влажности подстилки отмечены в июле 2016 г. и сентябре 2018 г. (табл. 1).

Дыхание неотрезанных (интактных) тонких корней диаметром менее 2 мм измеряли у деревьев пихты возрастом более 60 лет с помощью инфракрасного газоанализатора «Li 6400» (Li-Cor, США) и металлической по-

чвенной камеры объемом 212 см³ в разное время суток в токе атмосферного воздуха. Корневую мочку с тонкими корнями осторожно извлекали из подстилки, очищали от почвы, укладывали во влажную марлю и в таком виде помещали в почвенную камеру. Скорость дыхания в камере регистрировали через 20–30 мин после стабилизации показаний прибора. Время одного измерения составляло 25 мин. Для расчета брали измерения, полученные из четырех промежутков времени: «утро» – примерно с 9 до 10 ч, «полдень» – с 12 до 13 ч, «после полудня» – с 15 до 16 ч, «вечер» – с 16 до 17 ч. После завершения измерений корни отделяли от дерева, высушивали и взвешивали. Интенсивность дыхания рассчитывали в мг СО₂ г⁻¹ч⁻¹. Всего за сезон 2016 г. измерено дыхание у 44 образцов корневых мочек, в 2018 г. – у 26 образцов. Значения температуры и влажности в камере фиксировали по показаниям прибора «Li 6400» (Li-Cor, США).

Таблица 1 [Table 1]

Характеристика погодных условий, температуры и влажности лесной подстилки в период вегетации 2016 и 2018 гг. в дни измерений
[Weather conditions, temperature and moisture of litter during the vegetation period in 2016 and 2018] ($M \pm m_M$)

Даты наблюдений [Dates of observations]]	Температура воздуха* [Air temperature], °C	Относительная влажность воздуха* [Relative air moisture], %	Температура подстилки** [Litter temperature], °C	Влажность подстилки, м ³ м ⁻³ ** [Litter moisture, m ³ m ⁻³]
2016				
23.05–25.05	11,6±0,6	60,9±2,9	7,7±0,03	0,22±0,01
14.06–17.06	14,3±0,6	77,2±2,6	9,5±0,05	0,17±0,01
12.07–14.07	20,6±0,5	78,6±2,2	13,7±0,07	0,04±0,01
01.08–03.08	17,8±0,4	78,8±1,1	14,3±0,12	0,11±0,01
12.09–14.09	8,9±0,2	88,6±0,6	9,9±0,02	0,16±0,01
2018				
05.06–06.06	7,3±0,6	86,3±2,9	5,6±0,02	0,52±0,01
18.06–19.06	19,4±1,3	44,5±3,5	9,4±0,06	0,52±0,01
02.07–04.07	17,3±1,1	72,1±3,2	12,1±0,06	0,43±0,01
13.08–14.08	16,3±0,7	72,7±4,1	13,7±0,02	0,28±0,01
15.09–16.09	11,1±1,0	81,1±4,1	9,7±0,03	0,21±0,01

Примечание. *По данным метеостанции «Усть-Вымь» (www.rp5.ru; www.komimeteo.ru).

**Температура и влажность лесной подстилки измерены с помощью датчиков Hobo Microstation (США).

[Note.*According to the weather station “Ust-Vym”(www.rp5.ru; www.komimeteo.ru). **Hobo Microstation Data Loggers (USA) were used to measure the litter temperature and moisture]

Статистическая обработка данных проведена с использованием пакетов программ Microsoft Excel 2003, StatSoft STATISTICA 10 (лицензия Института биологии Коми НЦ УрО РАН). Для анализа применены методы одно- и двухфакторного ANOVA, *t*-критерия Стьюдента. В тексте и таблицах указаны средние арифметические значения и их стандартные ошибки ($M \pm m_M$). В тексте *R* соответствует коэффициенту корреляции Пирсона, *N* – количество наблюдений.

Результаты исследования

Ранее нами изучена сезонная и суточная динамика интенсивности дыхания тонких корней ели сибирской и сосны обыкновенной. Установлено, что в период активного роста тонких корней интенсивность дыхания увеличивается и зависит от температуры и влажности лесной подстилки [5, 28]. В 2016 г. начаты исследования структурно-функциональной организации тонких корней пихты сибирской [19]. В данной работе мы приводим характеристики сезонной и суточной динамики дыхания тонких корней пихты в течение двух вегетационных сезонов. Согласно нашим данным, средние показатели дыхания тонких корней пихты статистически значимо ($p < 0,001$) различаются в 2016 и 2018 гг. и соответствуют значениям $0,79 \pm 0,01$ и $0,58 \pm 0,01$ мг CO_2 г $^{-1}$ ч $^{-1}$.

Таблица 2 [Table 2]

Выделение CO_2 тонкими корнями пихты сибирской в течение вегетационных сезонов 2016 и 2018 гг.

[CO_2 emission by *Abies sibirica* fine roots during the vegetation periods in 2016 and 2018] ($M \pm m_m$)

Период измерений [Dates of observations]	Число измерений [Number of observations]	Выделение, мг CO_2 , г $^{-1}$ ч $^{-1}$ [Respiration rate, mg CO_2 , g $^{-1}$ h $^{-1}$]	Температура в камере [Temperature in the camera], °C	Влажность в камере [Moisture in the camera], %
2016				
Май [May]	300	$0,82 \pm 0,02$	$25,8 \pm 0,1$	$59,1 \pm 0,7$
Июнь [June]	450	$0,76 \pm 0,01$	$23,3 \pm 0,1$	$62,0 \pm 0,6$
Июль [July]	600	$0,77 \pm 0,01$	$27,1 \pm 0,1$	$56,2 \pm 0,5$
Август [August]	500	$0,96 \pm 0,01$	$28,9 \pm 0,1$	$64,6 \pm 0,5$
Сентябрь [September]	350	$0,61 \pm 0,02$	$17,8 \pm 0,1$	$67,7 \pm 0,6$
2018				
Июнь [June]	600	$0,34 \pm 0,01$	$19,6 \pm 0,2$	$50,7 \pm 0,3$
Июль [July]	350	$0,90 \pm 0,01$	$25,3 \pm 0,3$	$61,7 \pm 0,4$
Август [August]	50	$0,60 \pm 0,04$	$26,9 \pm 0,8$	$67,3 \pm 1,2$
Сентябрь [September]	300	$0,68 \pm 0,02$	$18,5 \pm 0,3$	$69,9 \pm 0,5$

Таблица 3 [Table 3]

Выделение CO_2 тонкими корнями пихты сибирской в течение суток [Daily CO_2 emission by *Abies sibirica* fine roots] ($M \pm m_m$)

Период измерений [Dates of observations]	Выделение мг CO_2 , г $^{-1}$ ч $^{-1}$ [Respiration rate, mg CO_2 g $^{-1}$ h $^{-1}$]			
	Утро [Morning]	Полдень [Midday]	После полудня [Afternoon]	Вечер [Evening]
2016				
Май [May]	$0,57 \pm 0,02$	$1,12 \pm 0,02$	—	$0,77 \pm 0,02$
Июнь [June]	$0,80 \pm 0,02$	$0,76 \pm 0,02$	—	$0,72 \pm 0,02$
Июль [July]	$0,94 \pm 0,02$	$0,45 \pm 0,02$	$0,55 \pm 0,02$	$1,03 \pm 0,02$
Август [August]	$0,80 \pm 0,02$	$0,98 \pm 0,02$	$1,05 \pm 0,02$	$0,99 \pm 0,02$
Сентябрь [September]	$0,63 \pm 0,03$	$0,81 \pm 0,02$	$0,50 \pm 0,02$	$0,50 \pm 0,02$
Весь период [Whole season]	$0,79 \pm 0,01$	$0,80 \pm 0,01$	$0,70 \pm 0,02$	$0,83 \pm 0,01$
2018				
Июнь [June]	$0,28 \pm 0,02$	$0,35 \pm 0,02$	$0,22 \pm 0,02$	$0,50 \pm 0,02$
Июль [July]	$0,82 \pm 0,02$	$1,66 \pm 0,03$	$0,80 \pm 0,03$	$0,69 \pm 0,02$
Август [August]	—	$0,60 \pm 0,03$	—	—

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Период измерений [Dates of observations]	Выделение $\text{mg CO}_2, \text{г}^{-1} \text{ч}^{-1}$ [Respiration rate, $\text{mg CO}_2 \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$]			
	Утро [Morning]	Полдень [Midday]	После полудня [Afternoon]	Вечер [Evening]
Сентябрь [September]	0,89±0,03	0,62±0,02	0,75±0,02	0,46±0,03
Весь период [Whole season]	0,56±0,02	0,66±0,02	0,55±0,02	0,55±0,02

Примечание. «–» – нет данных.

[Note. "–" no data].

В 2016 г. повышение интенсивности дыхания корней отмечено в августе, снижение – в сентябре ($F(4, 2192)=77,77, p<0,0001$) (табл. 2, 3). Увеличение дыхания корней в августе происходило в полдень, а затем в послеполуденное время. В июле наблюдали усиление дыхания корней в утренние и вечерние часы. Снижение дыхания в сентябре по сравнению с другими месяцами отмечали в течение всего дня, т.е. утром, днем и вечером. При этом в сентябре фиксировали наименьшие значения выделения CO_2 корнями ($F(10, 2182)=102,73, p<0,0001$).

Обнаружено, что в 2018 г. интенсивность дыхания корней увеличивалась в июле и снижалась в августе–сентябре ($F(3, 1296)=281,25, p<0,0001$). Минимальные значения выделения CO_2 отмечены в начале июня, когда в лесной подстилке фиксировали максимальный уровень влажности и минимальные значения температуры (см. табл. 1). Интенсификация дыхания в июле и его снижение в сентябре происходили равномерно в каждый промежуток измерений в течение дня, т.е. более высокие значения выделения CO_2 корнями в июле в утренние, дневные и вечерние часы по сравнению с другими месяцами ($F(6, 1287)=135,96, p<0,0001$).

В суточной динамике дыхания корней в 2016 г. наблюдали его активизацию в послеполуденное время летом и снижение в послеполуденное время осенью с некоторым повышением в вечерние часы ($F(3, 2192)=10,31, p<0,0001$). В 2018 г. дыхание корней усиливалось в полуденные часы, затем резко снижалось после полудня в вечернее время в летние месяцы. Обратную динамику суточного дыхания корней наблюдали в сентябре ($F(3, 1296)=6,30, p<0,0001$).

Обсуждение результатов исследования

Наиболее важными факторами, влияющими на дыхание корней древесных растений таежной зоны, являются температура и влажность лесной подстилки [29, 30]. Дыхание тонких корней может варьировать даже при незначительных изменениях температуры почвы [31]. Процесс дыхания корней ослабевает при затоплении, что связано с ухудшением аэрации [32]. Возрастание доступа кислорода в прикорневую зону в результате осушения торфяно-болотных почв приводит к усилению дыхания корней ели и сосны [33]. Подтопление корнеобитаемого слоя почвы снижает поступление органиче-

ских веществ, в том числе ассимилятов углерода, в поглощающие корни сосны из-за блокирования транспортных путей [34]. Дыхательная способность корней древесных растений увеличивается в период ростовых процессов с июня по август, а весной и осенью она, как правило, ниже [13, 28]. Подобные закономерности отмечены для грибного компонента эктомикоризных корней лиственницы [24]. В данном исследовании авторы наблюдали пик дыхания эктомикоризных гиф в июле и августе с последующим снижением осенью (сентябрь–октябрь), что связывали с ежегодным приростом тонких корней и влиянием температуры.

Согласно нашим данным, в 2016 г. дыхание корней слабо менялось в течение мая–июля, увеличиваясь к августу, затем снижалось в сентябре. В 2018 г. отмечено возрастание дыхания в июле с последующим снижением в августе–сентябре. В целом за два вегетационных периода выявлена положительная связь интенсивности дыхания тонких корней пихты с температурой лесной подстилки (табл. 4). Ранее аналогичная сезонная динамика дыхания корней была установлена для ели сибирской и сосны обыкновенной [5].

Таблица 4 [Table 4]

Коэффициенты корреляции (*R*) дыхания корней от температуры и влажности лесной подстилки в течение суток и вегетационного сезона
[Correlation (*R*) between root respiration and temperature and moisture of the litter, daily and seasonally]

Период измерения [Period of measurements]	Температура в камере [Temperature in the camera], °C	Температура подстилки [Litter temperature], °C	Влажность в камере [Moisture in the camera], %	Влажность в подстилке [Litter moisture], m ³ /m ³
2016	+0,26*	+0,23*	+0,04*	–0,09*
2018	+0,19*	+0,59*	+0,42*	–0,38*

Примечание. *Статистическая значимость отличий ($p < 0,05$).

[Note. Statistical significance of differences * $p < 0.05$].

Полученные нами данные об интенсивности дыхания корней сопоставимы с результатами других исследователей, изучавших дыхание тонких интактных корней у разных видов сосны и ели, которое составляло от 0,16 до 3,0 мг CO₂ г^{–1}ч^{–1} [12, 35, 36].

Согласно нашим исследованиям, в суточной динамике интенсивность дыхания тонких корней пихты снижалась в послеполуденные часы. Данная закономерность известна из литературы как «послеполуденная депрессия дыхания» и связана с увеличением температуры и снижением влажности почвы [13]. Ранее аналогичная суточная динамика установлена нами для сосны и ели [5]. Увеличение дыхания корней у древесных растений к полудню, отмеченное в ряде работ, могло быть связано с суточными изменениями температуры и влажности почвы [7, 37]. Усиление дыхания подземных органов в вечерние часы вызвано интенсивным поступлением в корни фотоассимилятов, образовавшихся в хвое в первой половине дня, когда фотосинтез в

кроне достигает максимальных величин [38]. Значение фотосинтеза для эктомикоризного симбиоза очевидно, поскольку в эктомикоризные грибы поступает до 20% чистой первичной продукции экосистемы [39, 40]. По другим данным, почти 50% углеводов, образованных в процессе фотосинтеза, транспортируется к корням, и приблизительно 40% общего ассимилированного углерода используется в корневом дыхании [41, 42]. Известно, что на дыхание тонких корней и почвы большое влияние оказывает фенологическое состояние деревьев [6].

За два года исследований мы наблюдали положительную связь дыхания тонких корней пихты от температуры (см. табл. 4).

При этом отмечено неоднозначное влияние на дыхание корней влажности в почве и в опытной камере. Связь дыхания корней с температурой при использовании значений влажности в камере была положительной, а при использовании значений влажности подстилки – отрицательной. В 2018 г. наблюдали более высокие значения коэффициентов корреляции, чем в 2016 г. Многочисленные исследования свидетельствуют о доминирующем влиянии температуры и влажности на дыхание корней, в том числе и на дыхание тонких корней, по сравнению с другими экологическими факторами [6, 7, 23, 43]. Особенно важное значение для выделения CO_2 корнями в литературе придают влиянию влажности почвы в условиях избыточного увлажнения [10, 32–34]. В ряде работ показано, что при снижении уровня грунтовых вод и улучшении аэрации в торфяной почве дыхание физиологически активных корней сосны и ели возрастает в 2,5–3 раза [10, 33]. Т. Yan et al. [24] обнаружили, что дыхание эктомикоризных грибов в корнях (в насаждениях лиственницы) положительно коррелирует с температурой почвы, которая многими рассматривается в качестве основного фактора, влияющего на дыхание. Влияние влажности на дыхание корней в этой же работе было довольно неоднозначным. При высоких значениях данного параметра авторы наблюдали отрицательную корреляцию с дыханием грибов, поскольку избыток влаги в почве отрицательно влияет на их дыхание. Вероятно, отрицательная связь выделения CO_2 тонкими корнями пихты и влажности почвы, полученная нами в 2018 г., обусловлена довольно высокими показателями данного параметра в этот период, значения которого существенно превышали уровни 2016 г. (см. табл. 1).

Заключение

Таким образом, показано, что в ельнике чернично-сфагновом подзоны средней тайги дыхание тонких корней пихты сибирской за два года наблюдений существенно различается и характеризуется положительной связью с температурой лесной подстилки и отрицательной связью с влажностью лесной подстилки. В сезонной динамике наблюдали усиление выделения CO_2 корнями в июле или августе. Выявлено, что суточный ход интенсивности дыхания существенно различается в разные периоды вегетации, снижаясь в послеполуденные часы.

Автор выражает искреннюю признательность ведущему инженеру-электронику С.Н. Кузину (отдел лесобиологических проблем Севера, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар) за техническую помощь в проведении исследований, д-ру биол. наук, зав. отделом лесобиологических проблем Севера С.В. Загировой (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар) за ценные рекомендации при написании статьи.

Литература

1. Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlav R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest // *Science*. 2013. Vol. 339. PP. 1615–1618. doi: [10.1126/science.1231923](https://doi.org/10.1126/science.1231923)
2. Евдокимов И.В., Ларионова А.А., Шмитт М., Лопес де Гереню В.О., Бан М. Экспериментальная оценка вклада дыхания корней растений в эмиссию углекислого газа из почвы // *Почвоведение*. 2010. № 12. С. 1479–1488.
3. Kadulin M.S., Smirnova I.E., Koptsyk G.N. The emission of carbon dioxide from soils of the Pasvik nature reserve in the Kola Subarctic // *Eurasian Soil Science*. 2017. Vol. 50, № 9. PP. 1055–1068. doi: [10.7868/S0032180X17090039](https://doi.org/10.7868/S0032180X17090039)
4. Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V. Carbon concentrations and caloric value of organic matter in northern forest ecosystems // *Russian Journal of Ecology*. 2001. Vol. 32. № 1. PP. 63–65. doi: [10.1023/A:1009582318434](https://doi.org/10.1023/A:1009582318434)
5. Сизоненко Т.А. Дыхательная активность эктомикориз ели сибирской и сосны обыкновенной в средней тайге // *Лесоведение*. 2017. № 3. С. 196–204.
6. Davidson E.A., Janssens I.A., Luo Y.Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q10 // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. PP. 154–164. doi: [10.1111/j.1365-2486.2005.01065.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01065.x)
7. Molchanov A.G. Effect of moisture availability on photosynthetic productivity and autotrophic respiration of an oak stand // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2009. Vol. 56. № 6. PP. 769–779. doi: [10.1134/S1021443709060065](https://doi.org/10.1134/S1021443709060065)
8. Wang B., Zha T.S., Jia X., Wu B., Zhang Y.Q., Qin S.G. Soil moisture modifies the response of soil respiration to temperature in a desert shrub ecosystem // *Biogeosciences*. 2014. Vol. 11. PP. 259–268. doi: [10.5194/bg-11-259-2014](https://doi.org/10.5194/bg-11-259-2014)
9. Семихатова О.А., Чиркова Т.В. Физиология дыхания растений : учеб. пособие. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2001. 224 с.
10. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н., Феклистов П.А., Клевцов Д.Н. Динамика дыхания корней сосны и ели в северотаежных фитоценозах // *Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки*. 2014. № 2. С. 52–60.
11. Sun T., Mao Z. Functional relationships between morphology and respiration of fine roots in two Chinese temperate tree species // *Plant and Soil*. 2011. Vol. 346. PP. 375–384. doi: [10.1007/s11104-011-0825-8](https://doi.org/10.1007/s11104-011-0825-8)
12. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Влияние прореживания и азота на сезонную динамику дыхания корней сосны и ели // *ИВУЗ. Лесной журнал*. 2016. № 1. С. 100–114. doi: [10.17238/issn0536-1036.2016.1.100](https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.1.100)
13. Цельникер Ю.Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоя // *Лесоведение*. 2005. № 6. С. 11–18.
14. Zogg G.P., Zak D.R., Burton A.J., Pregitzer K.S. Fine root respiration in northern hardwood forests in relation to temperature and nitrogen availability // *Tree Physiology*. 1996. Vol. 16. PP. 719–725. doi: [10.1093/treephys/16.8.719](https://doi.org/10.1093/treephys/16.8.719)

15. Makita N., Hirano Y., Sugimoto T., Tanikawa T., Ishii H. Intraspecific variation in fine root respiration and morphology in response to in situ soil nitrogen fertility in a 100-year-old *Chamaecyparis obtuse* forest // *Oecologia*. 2015. Vol. 179. PP. 959–967. doi: [10.1007/s00442-015-3413-4](https://doi.org/10.1007/s00442-015-3413-4)
16. Nottingham A.T., Turner B.L., Winter K., van der Heijden, M.G.A., Tanner E.V.J. Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest // *New Phytologist*. 2010. Vol. 186. PP. 957–967. doi: [10.1111/j.1469-8137.2010.03226.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03226.x)
17. Ostonen I., Lõhmus K. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions // *Plant and Soil*. 2003. Vol. 257. PP. 435–442. doi: [10.1023/A:1027305906159](https://doi.org/10.1023/A:1027305906159)
18. Веселкин Д.В. Соотношение объемов гриба и древесных тканей в эктомикоризных корнях хвойных // *Лесоведение*. 2015. № 2. С. 140–146.
19. Сизоненко Т.А. Сезонная динамика строения и функциональной активности эктомикоризных корней пихты сибирской // *Сибирский лесной журнал*. 2017. № 6. С. 110–119. doi: [10.15372/SJFS20170609](https://doi.org/10.15372/SJFS20170609)
20. Neumann J., Matzner E. Contribution of newly grown extramatrical ectomycorrhizal mycelium and fine roots to soil respiration in a young Norway spruce site // *Plant and Soil*. 2014. Vol. 378. PP. 73–82. doi: [10.1007/s11104-013-2018-0](https://doi.org/10.1007/s11104-013-2018-0)
21. Heinemeyer A., Hartley I.P., Evans S.P., Carreira J.A., Fuente D.L., Ineson P. Forest soil CO₂ flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas // *Global Change Biology*. 2007. Vol. 13. PP. 1786–1797. doi: [10.1111/j.1365-2486.2007.01383.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01383.x)
22. Матвиенко А.И., Макаров М.И., Меняйло О.В. Биологические источники почвенного CO₂ под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной // *Экология*. 2014. № 3. С. 182–188. doi: [10.7868/S036705971403007X](https://doi.org/10.7868/S036705971403007X)
23. Wang X., Wang C. Mycorrhizal associations differentiate soil respiration in five temperate monocultures in Northeast China // *Forest Ecology and Management*. 2018. Vol. 430. PP. 78–85. doi: [10.1016/j.foreco.2018.08.001](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.001)
24. Yan T., Qu T., Songc H., Suna Z., Zengb H., Penga S. Ectomycorrhizal fungi respiration quantification and drivers in three differently-aged larch plantations // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2019. Vol. 265. PP. 245–251. doi: [10.1016/j.agrformet.2018.11.024](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.11.024)
25. Дёттева С.В., Дубровский Ю.А., Новаковский А.Б. Видовое и ценотическое разнообразие пихтовых лесов предгорной и горной ландшафтных зон Северного и Приполярного Урала // *Растительность России*. 2016. № 29. С. 3–20. doi: [10.31111/vegrus/2016.29.3](https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.29.3)
26. Полевой определитель почв России. М. : Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
27. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб. : Наука, 2006. 337 с.
28. Tvorozhnikova T.A., Zagirova S.V., Punegov V.V. Seasonal growth dynamics of Siberian spruce ectomycorrhiza and sugar content in it // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2009. Vol. 56. № 1. P. 104–109. doi: [10.1134/S1021443709010154](https://doi.org/10.1134/S1021443709010154)
29. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л. : Наука, 1987. 156 с.
30. Загирова С.В. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург : УрО РАН, 1999. 108 с.
31. Bhupinderpal-Singh N.A., Löfvenius M.O., Högborg M.N., Mellander P.E., Högborg P. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year // *Plant Cell and Environment*. 2003. Vol. 26. PP. 1287–1296. doi: [10.1046/j.1365-3040.2003.01053.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01053.x)
32. Веретенников А.В. Влияние временного избыточного увлажнения на физиологические процессы древесных растений. М. : Наука, 1964. 87 с.

33. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах. Архангельск : АГТУ, 2011. 338 с.
34. Веретенников А.В., Кузьмин Ю.И. Транспорт, распределение и потребление ^{14}C -ассимилятов у сосны обыкновенной при различном водном режиме торфяной почвы // Лесоведение. 1977. № 3. С. 34–41.
35. Ryan M.G., Lavigne M.B. Gower ST. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate // Journal of Geophysical Research. 1997. Vol. 102. PP. 28.871–28.883. doi: [10.1029/97JD01236](https://doi.org/10.1029/97JD01236)
36. Clinton B.D., Vose J.M. Fine root respiration in mature eastern white pine (*Pinus strobus*) in situ: the importance of CO_2 in controlled environments // Tree Physiology. 1999. Vol. 19. PP. 475–479.
37. Kutsch W.L., Staack A., Wotzel J., Middelhoff U., Kappen L. Field measurements of root respiration and total soil respiration in an alder forest // New Phytologist. 2001. Vol. 150. PP. 157–168. doi: [10.1046/j.1469-8137.2001.00071.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00071.x)
38. Загирова С.В. Структура, содержание пигментов и фотосинтез хвои лиственницы сибирской на Северном и Приполярном Урале // Лесоведение. 2014. № 3. С. 3–10.
39. Treseder K.K., Allen M.F. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO_2 and nitrogen deposition // New Phytologist. 2000. Vol. 147. PP. 189–200. doi: [10.1046/j.1469-8137.2000.00690.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00690.x)
40. Hasselquist N.J., Vargas R., Allen M.F. Using soil sensing technology to examine interactions and controls between ectomycorrhizal growth and environmental factors on soil CO_2 dynamics // Plant and Soil. 2010. Vol. 331. PP. 17–29. doi: [10.1007/s11104-009-0183-y](https://doi.org/10.1007/s11104-009-0183-y)
41. Atkin O.K., Tjoelker M.G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature // Trends in Plant Science. 2003. Vol. 8. PP. 343–351. doi: [10.1016/S1360-1385\(03\)00136-5](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00136-5)
42. Hopkins F., Gonzalez-Meler M.A., Flower C.E., Lynch D.J., Czimczik C., Tang J., Subke J.-A. Ecosystem-level controls on root-rhizosphere respiration // New Phytologist. 2013. Vol. 199. PP. 339–351. doi: [10.1111/nph.12271](https://doi.org/10.1111/nph.12271)
43. Yu S., Chen Y., Jie Z., Fu S., Li Z., Xia H., Zhou L. Temperature sensitivity of total soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components in six vegetation types of subtropical China // Science of The Total Environ. 2017. Vol. 607–608. PP. 160–167. doi: [10.1016/j.scitotenv.2017.06.194](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.194)

Поступила в редакцию 30.09.2019 г.; повторно 17.04.2020 г.;
принята 30.04.2020 г.; опубликована 19.06.2020 г.

Авторский коллектив:

Сизоненко Татьяна Александровна – канд. биол. наук, н.с. отдела лесобиологических проблем Севера, Институт биологии Коми научного центра УрО РАН (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН) (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8184-4018>

E-mail: tvor.83@mail.ru

Для цитирования: Сизоненко Т.А. Дыхание тонких корней *Abies sibirica* Ledeb. в ельнике чернично-сфагновом средней тайги // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 119–134. doi: [10.17223/19988591/50/6](https://doi.org/10.17223/19988591/50/6)

For citation: Sizonenko T.A. *Abies sibirica* Ledeb. fine root respiration in the bilberry-sphagnum pine forest in the middle taiga. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal of Biology. 2020;50:119–134. doi: [10.17223/19988591/50/6](https://doi.org/10.17223/19988591/50/6) In Russian, English Summary

Tatyana A. Sizonenko

*Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
(IB FRC Komi SC UB RAS), Syktyvkar, Russian Federation*

***Abies sibirica* Ledeb. fine root respiration
in the bilberry-sphagnum pine forest in the middle taiga**

A recent interest in the study of physiological and biochemical processes in the underground organs of woody plants is due, first of all, to the assessment of their contribution to the carbon balance of forest ecosystems. Root respiration provides a significant part of the total CO₂ emission from the soil surface. *Abies sibirica* Ledeb. has a branched, but not deep, root system and prefers a certain soil fertility and moisture. This tree species does not grow on the permafrost grounds unlike *Picea obovata* Ledeb. and *Pinus sylvestris* L. Numerous literature sources describe various methods for measuring CO₂ in fine roots, from laboratory measurements to calculating the proportion of root respiration in the total CO₂ emission from soil.

Our study is based on the original data on the respiration of non-cut roots of *A. sibirica* in the litter with the minimal damage of the object and environment. The aim of this research is to characterize the seasonal and daily dynamics of fine root respiration rate in *A. sibirica* in the bilberry-sphagnum pine forest in the middle taiga for two growing seasons.

Measurements were performed from May to October in 2016 and 2018 during the vegetation periods in the bilberry-sphagnum pine forest in the middle taiga (N 62°17' E 50°40') of the 5th class of bonitet, stand composition was 9Po1Bp+Ps+As, tree age was 106-200 years, with soil as peaty-podzolic-gleyic, sandy loam, underlied by loams (Histic Albic Retisol). Weather conditions, litter temperature and moisture are presented in Table 1. Respiration of fine mycorrhizal roots (less than 2 mm in diameter) was measured in mature trees by infrared gas analyzer "Li 6400" (Li-Cor, USA) and soil camera during different times of the day in a stream of atmospheric air. Statistical data processing was performed using Microsoft Excel 2003, and STATISTICA 10.

Average values of fir fine root respiration differed significantly in 2016 and 2018 and were 0.79 ± 0.01 mg CO₂ g⁻¹h⁻¹ and 0.58 ± 0.01 mg CO₂ g⁻¹h⁻¹ (Student's t-test). In 2016, respiration rate was higher in August and lower in September (See Table 2 and Table 3). In August, an increase in respiration rate was found only at noon and in the afternoon. In July, respiration rate was higher during morning and evening hours. In September, respiration rate was low during all day compared to other months. The lowest values of root CO₂ emission were found in September. In 2018, respiration was high in July and low in August–September. The lowest values of CO₂ emission were found in the beginning of June. July increase and September decrease in respiration rate occurred evenly in each measurement interval during the day.

Thus, in July, we found higher daily fine roots' CO₂ emission compared to other months. In 2016, the daily dynamics demonstrated an increase in root respiration during summer afternoons and its decrease during autumn afternoons followed by an evening increase in respiration. In 2018, summer root respiration increased in the noon and then decreased sharply in the afternoon and evening. The opposite trend was observed in September. We found a positive correlation of fir fine root respiration rate and temperature (See Table 4).

The direction of moisture influence on root respiration was different. Fine root respiration rate was correlated positively with camera moisture and negatively with soil moisture. In 2018, the dependence was much stronger than in 2016. Therefore,

A. sibirica fine root respiration was different during two years of observation in the bilberry-sphagnum spruce forest and correlated positively with the litter temperature, and negatively with the litter moisture. The seasonal dynamics showed an increased CO₂ emission in July and August. The daily dynamics of the respiration rate was different during different vegetation periods, but, in general, the respiration rate was lower during the afternoon hours.

The paper contains 4 Tables and 43 References.

Key words: daily and seasonal dynamics; soil temperature; soil moisture; Komi Republic.

Funding: This work was partially supported by the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Project (Grant No 18-4-4-17).

Acknowledgments: The author thanks SN Kuzin, Leading Engineer of the Department of Forest-Biological Problems of the North (IB FRC UrB RAS, Syktyvkar) for his technical support; SV Zagirova, Dr. Sci. (Biol.) (IB FRC UrB RAS, Syktyvkar) for her valuable and critical comments while writing the paper.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Clemmensen KE, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay RD, Wardle DA, Lindahl BD. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*. 2013;339:1615-1618. doi: [10.1126/science.1231923](https://doi.org/10.1126/science.1231923)
2. Yevdokimov IV, Larionova AA, Lopes de Gerenyu VO, Schmitt M, Bahn M. Experimental assessment of the contribution of plant root respiration to the emission of carbon dioxide from the soil. *Eurasian Soil Science*. 2010;43(12):1373-1381. doi: [10.1134/S1064229310120070](https://doi.org/10.1134/S1064229310120070)
3. Kadulin MS, Smirnova IE, Koptsyk GN. The emission of carbon dioxide from soils of the Pasvik Nature Reserve in the Kola Subarctic. *Eurasian Soil Science*. 2017;50(9):1055-1068. doi: [10.1134/S1064229317090034](https://doi.org/10.1134/S1064229317090034)
4. Bobkova KS, Tuzhilkina VV. Carbon concentrations and caloric value of organic matter in northern forest ecosystems. *Russian J Ecology*. 2001;32(1):63-65. doi: [10.1023/A:1009582318434](https://doi.org/10.1023/A:1009582318434)
5. Sizonenko TA. Respiration of ectomycorrhizas of the Norway spruce and the Scots pine in middle taiga. *Lesovedenie = Russian J of Forest Science*. 2017;3:196-204. In Russian
6. Davidson EA, Janssens IA, Luo YQ. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: Moving beyond Q10. *Global Change Biology*. 2006;12:154-164. doi: [10.1111/j.1365-2486.2005.01065.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01065.x)
7. Molchanov AG. Effect of moisture availability on photosynthetic productivity and autotrophic respiration of an oak stand. *Russian J Plant Physiology*. 2009;56(6):769-779. doi: [10.1134/S1021443709060065](https://doi.org/10.1134/S1021443709060065)
8. Wang B, Zha TS, Jia X, Wu B, Zhang YQ, Qin SG. Soil moisture modifies the response of soil respiration to temperature in a desert shrub ecosystem. *Biogeosciences*. 2014;11:259-268. doi: [10.5194/bg-11-259-2014](https://doi.org/10.5194/bg-11-259-2014)
9. Semikhatova OA, Chirkova TV. Fiziologiya dykhaniya rasteniy [Physiology of plant respiration]. St Petersburg: Saint Petersburg State Univ. Publ.; 2001. 224 p. In Russian
10. Zarubina LV, Konovalov VN, Feklistov PA, Klevtsov DN. Dinamika dykhaniya korney sosny i eli v severotaezhnykh fitotsenozakh [Dynamics of root respiration in pine and spruce trees of northern taiga plant communities]. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki = Arctic Environmental Research*. 2014;2:52-60. In Russian

11. Sun T, Mao Z. Functional relationships between morphology and respiration of fine roots in two Chinese temperate tree species. *Plant and Soil*. 2011;346:375-384. doi: [10.1007/s11104-011-0825-8](https://doi.org/10.1007/s11104-011-0825-8)
12. Zarubina LV, Kononov VN. Vliyaniye prorezhivaniya i azota na sezonnyuyu dinamiku dykhaniya korney sosny i eli [Impact of thinning and nitrogen on seasonal dynamics of pine and spruce root respiration]. *Lesnoy zhurnal = Russian Forestry J*. 2016;1:100-114. doi: [10.17238/issn0536-1036.2016.1.100](https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.1.100) In Russian
13. Tsel'niker YuL. Dykhanie korney i ego rol' v uglerodnom balanse drevostoya [Root respiration and its role in the carbon budget of a stand]. *Lesovedenie = Russian J Forest Science*. 2005;6:11-18. In Russian
14. Zogg GP, Zak DR, Burton AJ, Pregitzer KS. Fine root respiration in northern hardwood forests in relation to temperature and nitrogen availability. *Tree Physiology*. 1996;16:719-725. doi: [10.1093/treephys/16.8.719](https://doi.org/10.1093/treephys/16.8.719)
15. Makita N, Hirano Y, Sugimoto T, Tanikawa T, Ishii H. Intraspecific variation in fine root respiration and morphology in response to in situ soil nitrogen fertility in a 100-year-old *Chamaecyparis obtuse* forest. *Oecologia*. 2015;179:959-967. doi: [10.1007/s00442-015-3413-4](https://doi.org/10.1007/s00442-015-3413-4)
16. Nottingham AT, Turner BL, Winter K, van der Heijden MGA, Tanner EVJ. Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest. *New Phytologist*. 2010;186:957-967. doi: [10.1111/j.1469-8137.2010.03226.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03226.x)
17. Ostonen I, Lõhmus K. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions. *Plant and Soil*. 2003;257:435-442. doi: [10.1023/A:1027305906159](https://doi.org/10.1023/A:1027305906159)
18. Veselkin DV. Sootnoshenie ob'emov griba i drevesnykh tkaney v ektomikoriznykh kornyakh khvoynykh [Volumetric ratio of fungal and wood tissues of ectomycorrhizal roots of conifers]. *Lesovedenie = Russian J Forest Science*. 2015;2:140-146. In Russian
19. Sizonenko TA. Seasonal dynamics of structure and functional activity of ectomycorrhizal roots of the Siberian fir. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal = Siberian J Forest Science*. 2017;6:110-119. doi: [10.15372/SJFS20170609](https://doi.org/10.15372/SJFS20170609) In Russian, English Summary
20. Neumann J, Matzner E. Contribution of newly grown extramatrical ectomycorrhizal mycelium and fine roots to soil respiration in a young Norway spruce site. *Plant and Soil*. 2014;378:73-82. doi: [10.1007/s11104-013-2018-0](https://doi.org/10.1007/s11104-013-2018-0)
21. Heinemeyer A, Hartley IP, Evans SP, Carreira JA, Fuente DL, Ineson P. Forest soil CO₂ flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas. *Global Change Biology*. 2007;13:1786-1797. doi: [10.1111/j.1365-2486.2007.01383.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01383.x)
22. Matvienko AI, Menyailo OV, Makarov MI. Biological sources of soil CO₂ under *Larix sibirica* and *Pinus sylvestris*. *Russian J Ecology*. 2014;45:174-180. doi: [10.1134/S1067413614030072](https://doi.org/10.1134/S1067413614030072)
23. Wang X, Wang C. Mycorrhizal associations differentiate soil respiration in five temperate monocultures in Northeast China. *Forest Ecology and Management*. 2018;430:78-85. doi: [10.1016/j.foreco.2018.08.001](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.001)
24. Yan T, Qu T, Songe H, Suna Z, Zengb H, Penga S. Ectomycorrhizal fungi respiration quantification and drivers in three differently-aged larch plantations. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2019;265:245-251. doi: [10.1016/j.agrformet.2018.11.024](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.11.024)
25. Degteva SV, Dubrovskiy YuA, Novakovskiy AB. Species and coenotic diversity of fir (*Abies sibirica*) forests in foothill and mountain landscapes of the Northern and Subpolar Urals. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia*. 2016;29:3-20. doi: [10.3111/vegus/2016.29.3](https://doi.org/10.3111/vegus/2016.29.3) In Russian
26. *Polevoy opredelitel' pochv Rossii* [Field Guide of soils in Russia]. Moscow: Pochvennyy institut im VV Dokuchaeva Publ.; 2008. 182 p. Available at: http://soils.narod.ru/download/field_guide_int.pdf (accessed 11.04.2017). In Russian

27. *Korennyye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* [Virgin spruce forest of North: Biodiversity, structure, functions]. Bobkova KS and Galenko EP, editors. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2006. 337 p. In Russian
28. Tvorozhnikova TA, Zagirova SV, Punegov VV. Seasonal growth dynamics of Siberian spruce ectomycorrhiza and sugar content in it. *Russian J Plant Physiology*. 2009;56(1):104-109. doi: [10.1134/S1021443709010154](https://doi.org/10.1134/S1021443709010154)
29. Bobkova KS. Biologicheskaya produktivnost' khvoynykh lesov evropeyskogo Severo-Vostoka [Biological productivity of coniferous forests of the European Northeast]. Leningrad: Nauka Publ.; 1987. 156 p. In Russian
30. Zagirova SV. Struktura assimilyatsionnogo apparata i CO₂-gazoobmena u khvoynykh [Structure of the assimilative tissue and CO₂-exchange in conifers]. Yekaterinburg: Ural Branch Publ.; 1999. 108 p. In Russian
31. Bhupinderpal-Singh NA, Löfvenius MO, Högborg MN, Mellander PE, Högborg P. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant Cell and Environment*. 2003;26:1287-1296. doi: [10.1046/j.1365-3040.2003.01053.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01053.x)
32. Veretennikov AV. Vliyaniye vremennogo izbytochnogo uvlazhneniya na fiziologicheskie protsessy drevesnykh rasteniy [The effect of temporary excess moisture on the physiological processes of woody plants]. Moscow: Nauka Publ.; 1964. 87 p. In Russian
33. Kononov VN, Zarubina LV. Ekologo-fiziologicheskie osobennosti khvoynykh na udobrennykh pochvakh [Ecological and physiological features of conifers on fertilized soils]. Arkhangel'sk: Arkhangelsk State Technical University Publ.; 2011. 338 p. In Russian
34. Veretennikov AV, Kuz'min YuI. Transport, raspredeleniye i potrebleniye ¹⁴C-assimilyatov u sosny obyknovennoy pri razlichnom vodnom rezhime torfyanoy pochvy [Transport, distribution and consumption of ¹⁴C-assimilates in Scots pine under different water conditions of peat soil]. *Lesovedeniye = Russian J Forest Science*. 1977;3:34-41. In Russian
35. Ryan MG, Lavigne MB, Gower ST. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. *J Geophysical Research*. 1997;102:28.871-28.883. doi: [10.1029/97JD01236](https://doi.org/10.1029/97JD01236)
36. Clinton BD, Vose JM. Fine root respiration in mature eastern white pine (*Pinus strobus*) in situ: The importance of CO₂ in controlled environments. *Tree Physiology*. 1999;19:475-479.
37. Kutsch WL, Staack A, Wotzel J, Middelhoff U, Kappen L. Field measurements of root respiration and total soil respiration in an alder forest. *New Phytologist*. 2001;150:157-168. doi: [10.1046/j.1469-8137.2001.00071.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00071.x)
38. Zagirova SV. Struktura, sodержaniye pigmentov i fotosintez khvoi listvennitsy sibirskoy na Severnom i Pripolyarnom Urale [Structure, pigment content and photosynthesis of Siberian larch needles in Northern and Sub-Arctic Urals]. *Lesovedeniye = Russian J Forest Science*. 2014;3:3-10. In Russian
39. Treseder KK, Allen MF. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO₂ and nitrogen deposition. *New Phytologist*. 2000;147:189-200. doi: [10.1046/j.1469-8137.2000.00690.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00690.x)
40. Hasselquist NJ, Vargas R, Allen MF. Using soil sensing technology to examine interactions and controls between ectomycorrhizal growth and environmental factors on soil CO₂ dynamics. *Plant and Soil*. 2010;331:17-29. doi: [10.1007/s11104-009-0183-y](https://doi.org/10.1007/s11104-009-0183-y)
41. Atkin OK, Tjoelker MG. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*. 2003;8:343-351. doi: [10.1016/S1360-1385\(03\)00136-5](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00136-5)
42. Hopkins F, Gonzalez-Meler MA, Flower CE, Lynch DJ, Czimeczik C, Tang J, Subke J-A. Ecosystem-level controls on root-rhizosphere respiration. *New Phytologist*. 2013;199:339-351. doi: [10.1111/nph.12271](https://doi.org/10.1111/nph.12271)

43. Yu S, Chen Y, Jie Z, Fu S, Li Z, Xia H, Zhou L. Temperature sensitivity of total soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components in six vegetation types of subtropical China. *Science of The Total Environ.* 2017;607-608:160-167. doi: [10.1016/j.scitotenv.2017.06.194](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.194)

Received 30 September 2019; Revised 17 April 2020;

Accepted 30 April 2020; Published 19 June 2020.

Author info:

Sizonenko Tatyana A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Department of Forest Science, Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8184-4018>

E-mail: tvor.83@mail.ru