

Влияние растений на процессы цикла метана в донных отложениях и ризосфере почв

Д. Н. ГАРЬКУША, Ю. А. ФЁДОРОВ

*Институт наук о Земле Южного федерального университета
344090, Ростов-на-Дону, ул. Р. Зорге, 40
E-mail: gardim1@yandex.ru*

Статья поступила 21.04.16

Принята к печати 09.06.16

АННОТАЦИЯ

В статье проанализированы и обобщены данные литературы и собственные материалы, касающиеся влияния живых растений на образование, окисление и концентрации метана в водных и болотных экосистемах, главным образом путем регуляции растениями физико-химических условий ризосферы почв и донных отложений, численности и активности микроорганизмов, а также эмиссии метана в атмосферу. Кроме того, в работе рассмотрены результаты теоретико-экспериментальных исследований механизма аэробного немикробиологического образования метана в филосфере растений.

Ключевые слова: растения, филосфера, ризосфера, метан, образование, окисление, эмиссия.

Известно, что в процессе жизнедеятельности водные и болотные растения изменяют газовый и химический составы водных экосистем и болот, обогащают их органическим веществом, необходимым для жизнедеятельности животных, а также различных микроорганизмов. В результате фотосинтеза растениями создается новое органическое вещество (первичная продукция), поглощается диоксид углерода (CO_2), идет обогащение воды кислородом. При разложении органического вещества растений, напротив, происходит поглощение O_2 и образование CO_2 ; в анаэробных условиях водоемов и водотоков, болот, а также рисовых полей метаногенными археями генерируется метан (CH_4) – второй по значимости после CO_2 “парниковый” газ [Бримблкумб, 1998].

Основными факторами, определяющими интенсивность метаногенеза в водных экосистемах и болотах, являются органические вещества, особенно свежие и легкоразлагаемые. В связи с этим первичная продукция на том или ином участке водных и болотных экосистем имеет большое значение в регулировании образования, концентрации и эмиссии метана [Kelly, Chynoweth, 1981; Кузнецов и др., 1985; Whiting, Chanton, 1993; Bellisario et al., 1999; Joabsson, Christensen, 2001; Федоров и др., 2007; и др.]. Исследования с внесенным в грунты ^{14}C -меченым растительным опадом [Juutinen, 2004] показывают, что стебли и корни растений через ряд последовательных стадий разлагаются до метана сравнительно быстро, при этом часть выделяющегося в атмосферу метана (до

40 %) образуется из свежего растительного опада, а остальное – из органических веществ грунтов.

Помимо того, что водные и болотные растения после отмирания могут являться важным источником органических веществ (особенно в мелководных условиях), при разложении которых возможно образование значительных объемов метана, существенное воздействие на скорость метаногенеза, уровень концентрации и величину потока оказывают и живые растения. К настоящему времени зарубежными учеными опубликовано огромное количество работ, посвященных влиянию живых растений на образование, окисление, концентрацию и эмиссию метана в водных и болотных экосистемах. В нашей стране публикаций, касающихся данной проблематики, на порядок меньше, хотя в целом они соответствуют мировому уровню, а в части инновационных подходов к оценке эмиссии метана [Глаголев, Смагин, 2006; Глаголев и др., 2007; Федоров и др., 2015] нередко и превосходят его. Однако как отечественные, так и зарубежные публикации, как правило, характеризуются узкой направленностью на отдельные элементы цикла метана, в то время как публикации, рассмат-

ривающие весь спектр влияния живых растений на цикл метана в водных и болотных экосистемах, в нашей стране отсутствуют, а за рубежом единичны [ЕРА, 2010].

Анализу и обобщению данных литературы и собственных материалов, касающихся комплексного влияния живых растений на образование, окисление, транспортировку и концентрации метана в воде, донных отложениях и ризосфере почв, а также вклада растительности в глобальную эмиссию метана и посвящена данная статья.

Воздействие живых растений на процессы цикла метана и газообмен на границах раздела “грунт – вода – атмосфера” осуществляется следующими способами (см. рисунок).

Во-первых, растения выделяют в грунты, на которых они произрастают, растворы и легкодоступные органические соединения, среди которых доминируют корневые выделения (корневые экссудаты) [Nguyen, 2003]. Выделяемые корнями органические соединения рассматриваются [Lynch, 1990] в качестве главной движущей силы многих микробных процессов в ризосфере. В частности, корневые выделения легко разлагаются, быстро утилизируются и обеспечивают соединениями углерода различные микроорганизмы,

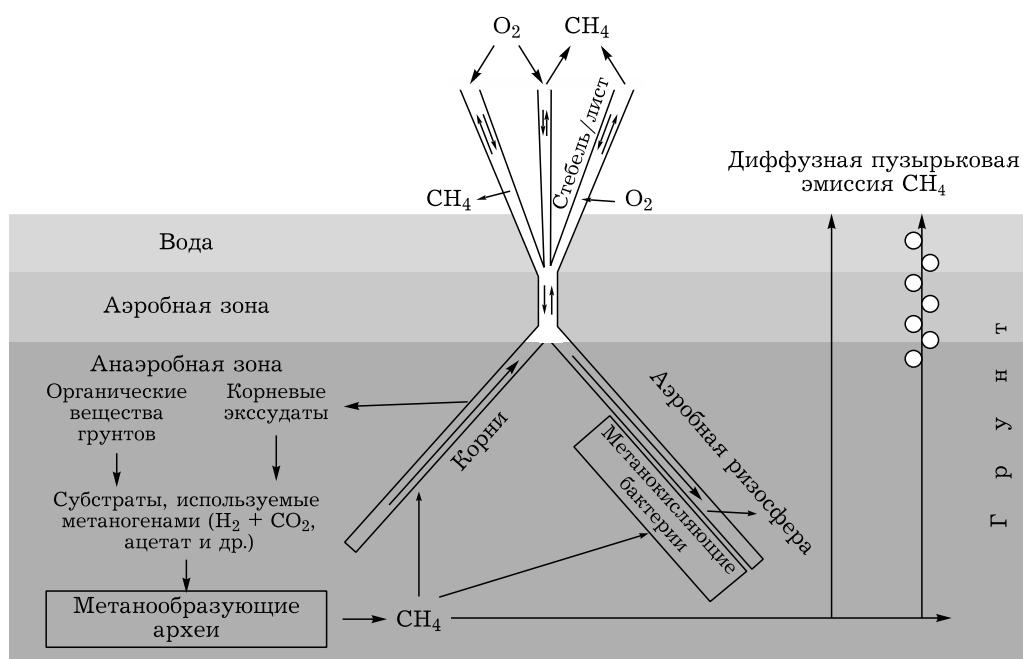


Схема влияния растений на процессы цикла метана и газообмен на границах раздела “грунт – вода – атмосфера”

в том числе микроорганизмы-предшественники метаногенных архей [Van Veen et al., 1989; Aulakh et al., 2001; Kankaala, Bergström, 2004]. Маркировка растений риса $^{13}\text{C}-\text{CO}_2$ и $^{14}\text{C}-\text{CO}_2$ показала, что выделяемые корнями экссудаты преобразуются в метан после того, как в результате ферментации появляется ацетат и водород, при этом ассимиляция меченого углерода с образованием метана происходила в течение нескольких дней и даже часов [Minoda et al., 1996; Megonigal et al., 1999; King, Reeburgh, 2002; Christensen et al., 2003].

Согласно исследованиям [Watanabe et al., 1999; King, Reeburgh, 2002], корневые экссудаты ответственны за большую часть эмиссии метана некоторыми рисовыми полями и болотами. При этом на скорость образования метана оказывают влияние различия в качестве и количестве корневых выделений у разных видов растений, которые к тому же меняются в зависимости от времени суток и стадии развития [Megonigal et al., 1999; Watanabe et al., 1999; Aulakh et al., 2001; Ström et al., 2003]. Кроме этого, корневые выделения стимулируют активность микроорганизмов и, как следствие, разложение ранее захороненного органического вещества и высвобождение питательных веществ в ризосферу растений [Van Veen et al., 1989; Fontaine et al., 2003; Juutinen, 2004; Saarnio et al., 2004].

Во-вторых, водно-болотные сосудистые растения обеспечивают пассивный транспорт метана из грунтов (донных отложений, торфа, почв) [Dacey, Klug, 1979; Sebacher et al., 1985; Глаголев и др., 2007; Tang et al., 2010; Глаголев, 2012; Мигловец и др., 2014; и др.] в атмосферу через аэренхиму, образующую непрерывное воздушное пространство внутри растения. Этот путь позволяет избежать окисления значительной части метана в системе “грунт – вода” [Yavitt et al., 1988; King et al., 1990]. Хотя значительный (часто определяющий) вклад растений в эмиссию метана из болот хорошо известен [Глаголев, Смагин, 2006; Bhullar et al., 2013; Carmichael et al., 2014; и др.], механизмы и особенности этого вида транспорта до сих пор изучены слабо. В литературе рассматриваются три механизма транспорта метана по корням и стеблям растений из грунтов в атмосферу [Глаголев, 2012]: 1) молекулярная диффузия [Sebacher et al.,

1985; Whiting, Chanton, 1992]. Считается [Terazawa et al., 2007; Rice et al., 2010], что метан посредством диффузии может быть переведен в атмосферу и через внутренние ткани деревьев и кустарников, не имеющих аэренхиму; 2) транспирация растениями влаги, содержащей растворенный метан [Sebacher et al., 1985; Nisbet et al., 2009]; 3) действие не очень понятных процессов, называемых в англоязычной литературе “convective through-flow” [Armstrong J., Armstrong W., 1991], “pressure-induced flow” [Sebacher et al., 1985] или “pressurized ventilation” [Dacey, 1981], но являющихся [Whiting, Chanton, 1992] проявлением одного и того же механизма, называемого “thermally pressurized ventilation”, что можно перевести как “вентиляция за счет обусловленного температурой повышения давления” [Глаголев, 2012].

Аэренхима водно-болотных растений является также каналом-губопроводом для кислорода, что позволяет диффундировать этому газу через корни в ризосферу и прилегающие грунты [Dacey, Klug, 1979; Armstrong J., Armstrong W., 1991; Whiting, Chanton, 1992; и др.] и, как следствие, стимулировать метанокисляющие бактерии в грунтах (см. рисунок). Следует отметить, что метанотрофы также размножаются и выживают в филосфере растений, несмотря на их небольшую численность там [Каляева и др., 2003; Доронина и др., 2004]. Так, метанотрофы обнаружены в липовых почках и еловых иголках [Доронина и др., 2004], на листьях и цветках древесных и травянистых растений [Finkel et al., 2011; Iguchi et al., 2012; Knief et al., 2012]. В результате экспериментов с различными частями водных растений, собранных в пресноводном озере [Iguchi et al., 2012], установлено, что скорость окисления метана гораздо выше у полностью погруженных частей макрофитов (*Egeria densa*, *Cabomba caroliniana*, *Chara braunii*), чем у надводных частей наземных и водных растений; кроме того, численность метанотрофов значительно больше на макрофитах, чем в толще воды [Iguchi et al., 2015]. Другие исследователи [Heilman, Carlton, 2001; Calhoun, King, 1997; Sorrell et al., 2002] также сообщали об окислении метана погруженными в воду частями макрофитов. Причем, например, побеги перистолистника *Myriophyllum exalbescens* окис-

ляли больше метана, чем его корни [Sorrell et al., 2002]. Таким образом, метанотрофы, поселяясь на подводных частях растений, взаимодействуют с растениями посредством обмена выделяемыми соединениями: макрофиты обеспечивают метанотрофов кислородом для окисления метана, в то время как метанотрофы предоставляют макрофитам CO_2 и NH_4^+ [Iguchi et al., 2015]. Этот мутуализм способствует увеличению биомассы метанотрофов и макрофитов, стимулируя окисление метана в экосистеме.

Помимо дыхания корней и микроорганизмов, ассоциированных с корнями, парциальное давление кислорода в ризосфере может быть изменено вследствие потребления корнями воды, а также проникновения корней в грунты, что разуплотняет их и создает каналы для перекачки газа [Philipot et al., 2009]. Перенос кислорода корнями риса продемонстрирован на примере исследований [Frenzel et al., 1992], в ходе которых кислород фиксировался в затопленном грунте рядом с корнями высаженного риса вплоть до глубины 40 мм, а на некотором удалении от корней кислород присутствовал только в тонком 3,5 мм поверхностном слое грунта. Важным следствием увеличения концентраций кислорода в почве и донных отложениях является повышение в них окислительно-восстановительного потенциала, что наряду с активизацией окисления метана будет ограничивать его образование, а следовательно, снижать эмиссию в атмосферу.

Несмотря на то, что кислород, транспортируемый в ризосферу, способствует интенсификации окисления метана [Calhoun, King, 1997], наличие водной растительности, как правило, увеличивает потоки метана по сравнению с участками с открытой водной поверхностью [Juutinen, 2004], поскольку транспорт метана растениями гораздо более быстрый, чем его диффузия по градиенту концентрации в системе “донные отложения – вода – атмосфера” или “грунт – атмосфера”. Так, например, по оценкам многих авторов [Cicerone, Shetter, 1981; Dacey, 1981; Holtzapfel-Pschorn et al., 1986; Bartlett et al., 1988; Nouchi et al., 1990; Whiting, Chanton, 1992; Butterbach-Bahl et al., 1997], количество транспортируемого метана растениями из грунтов корнями через аэренхиму в стебли и листья

и последующая его эмиссия в атмосферу через устьица растений, а также путем диффузии через поверхность листьев и стеблей составляет от 50 до 95 % от общего потока метана с рисовых полей и болот.

Что касается не покрытых растительностью водных участков, то здесь из-за низкой растворимости метана в воде доминирующей формой эмиссии часто является пузырьковое выделение, вследствие чего большее его количество поступает в атмосферу, избегая окисления [Juutinen, 2004]. Пузырьковый выброс метана обычно носит эпизодический характер. Например, выделение газовых пузырей может происходить в случае, когда давление газа в отложениях превышает гидростатическое давление [EPA, 2010]. Высвобождение пузырей часто провоцируется также перепадом гидростатического или атмосферного давления [Chanton et al., 1989; Bartlett et al., 1990; Scranton et al., 1993; Christensen et al., 2003]. В некоторых растительных сообществах пузырьковый вклад составляет до половины общей эмиссии метана. Например, как показали исследования шведских болот [Christensen et al., 2003], на долю пузырькового выделения метана приходится от 18 до 50 % общих его выбросов. Приведенные величины сопоставимы с оценками, полученными для Бакчарского болота [Глаголев, Смагин, 2006], согласно которым поток метана через растения сильно менялся в зависимости от сезона: к концу лета он повышался до 40–60 %, а далее снижался, падая практически до 0 % к последней декаде октября; пузырьковый перенос составлял от менее 1 % при относительно низких температурах до 30 % при высоких; вклад диффузии в транспорт метана составлял от первых единиц процентов в насыщенных водой болотных почвах до 10–18 % и более – в ненасыщенных.

Измерения концентраций метана в листьях и стеблях рогоза показали [Knapp, Yavitt, 1992], что максимальное его количество наблюдается в нижней подводной части его стеблей и листьев, быстро уменьшаясь в наземной части по мере увеличения расстояния от поверхности грунта. Концентрации метана внутри всех частей растения всегда оказывались больше, чем атмосферные его концентрации, поэтому диффузионный гра-

диент всегда был направлен от растения в атмосферу. Описанное распределение метана может объясняться тем, что в надземной части существует его сток через устьица и кутикулу растения, а в подводной части концентрация газа поддерживается на высоком уровне за счет его транспортировки корнями из грунтов в стебель. Авторы также отмечали сильные суточные изменения концентраций метана внутри стеблей и листьев рогоза [Knapp, Yavitt, 1992]. Минимальные его содержания наблюдались в середине дня в солнечную погоду, ночью концентрации метана оказывались значительно выше. Когда наблюдался пик концентраций метана в растении, эмиссионные потоки метана оказались низкими – менее $0,16 \text{ мкг/м}^2 \cdot \text{с}$ (или $0,576 \text{ мг/м}^2 \cdot \text{ч}$). Суточные изменения концентраций метана внутри растения происходят довольно быстро, при этом особенно резкие (в несколько раз) изменения фиксируются в период между полуднем и вскоре после захода Солнца. Известно, что солнечное тепло вызывает испарение воды с поверхности клеток мезофилла, и образующийся водяной пар диффундирует из листа через открытые устьица. Такого рода потеря воды, называемая транспирацией, может иметь место во всех органах растения, выставленных на воздух, однако в основном она осуществляется листьями. В ночное время транспирация незначительна, так как устьица обычно закрыты, и испарение воды с поверхности клеток мезофилла замедлено вследствие более низкой температуры. Устьица часто бывают также закрыты во второй половине жаркого солнечного дня. Это значительно уменьшает транспирацию и позволяет растению сберегать воду. При достаточном снабжении растения водой устьица остаются открытыми, и растения за счет транспирации выделяют поразительное количество влаги (на солнце за 1 ч растение транспирирует в среднем около 50 см^3 воды на 1 м^2 листовой поверхности). Если же растение получает от корней недостаточно воды, то замыкающие клетки устьиц теряют тургор, и устьица закрываются, сохраняя воду. Многочисленные мелкие отверстия устьиц служат чрезвычайно эффективным путем для диффузии водяного пара и различных газов (O_2 , CO_2 , CH_4 и др.). Хотя общая площадь этих пор состав-

ляет всего 1–3 % всей поверхности листовой пластинки, интенсивность диффузии через устьица только на 25–50 % ниже, чем через открытую поверхность, равную поверхности листа.

Поскольку устьица закрываются в ночь, авторы предположили, что концентрация метана внутри рогоза и его эмиссия в атмосферу регулируются путем изменения устьичной проводимости [Knapp, Yavitt, 1992]. Проверка данной гипотезы проводилась путем принудительного закрытия устьиц на листьях рогоза в середине дня [Knapp, Yavitt, 1992]. Это осуществлялось с помощью непрозрачных мешков, на 40 мин надетых на растение, что привело к снижению более чем на 90 % освещенности поверхности листа и закрытию устьиц растения. Результаты эксперимента показали, что концентрация метана в аэренхиме растения увеличилась с 3 до 620 ppmv (или с 2,1 до 441 мкл/дм³) для затененных листьев и с 45 до 550 ppmv (или с 32 до 392 мкл/дм³) для затененных стеблей растений. (Данные концентрации метана сопоставимы с измеренными нами [Федоров и др., 2007] концентрациями в томатном и огуречном соке, выдавленном из свежих овощей (усредненная концентрация метана составляла соответственно 260 и 200 мкл/дм³)). Снятие непрозрачного мешка увеличило освещенность растения и способствовало открытию устьиц, в результате чего наблюдался мощный, относительно короткий импульс выбрасываемого в атмосферу метана – в течение 10 мин со скоростью $19,2 \text{ мкг/м}^2 \cdot \text{с}$ (или $11,5 \text{ мг/м}^2$ за 10 мин). Когда устьица открываются, метан выделяется из растения в атмосферу, и его концентрация внутри растения быстро и заметно снижается, хотя по-прежнему остается на достаточно высоком уровне, что поддерживает градиент концентраций и выделение метана из растения в атмосферу. Когда устьица закрыты, выделение метана сильно подавлено, и продолжающийся транспорт метана корнями от грунтов вверх по стеблю и листьям вызывает значительное увеличение концентрации метана в пределах внутренней воздухоносной ткани растений (аэренхимы). Исходя из этого, авторы [Knapp, Yavitt, 1992] сделали вывод, что эмиссия метана растением (рогозом) должна быть наиболее стремительной утром в те-

чение короткого времени, когда устья от-
крываются и происходит выброс метана, на-
копленного в течение ночи. Раскрытием усть-
иц при восходе Солнца можно объяснить и
большое содержание фитонцидов в воздухе
ранним утром в лесу или вблизи водных
объектов, заросших травянистой раститель-
ностью. Как показали исследования [Кнарп,
Yavitt, 1992], для листьев рогоза величина вы-
деления метана составляет 0,48 мкг/м² лис-
товой поверхности в секунду (или 1,7 мг/м² · ч)
и для стеблей – 2,1 мкг/м² стволовой поверх-
ности в секунду (или 7,5 мг/м² · ч). Поскольку
типичные заросли рогоза имеют от 5 до
24 стеблей на 1 м² [Longstreth, 1989], при экс-
траполяции этих величин рассчитанная ав-
торами [Кнарп, Yavitt, 1992] скорость потока
метана составила около 16 мг/м² · ч (или
385 мг/м² · сут). Это значение согласуется с
литературными данными по эмиссии метана
на участках водоемов и болот с надводной ра-
стительностью (табл. 1). На участках водных
и болотных экосистем, лишенных раститель-
ности, эмиссия метана, как правило, на по-

рядок ниже [Singh et al., 2000; Федоров и
др., 2007; Гарькуша и др., 2015].

Величина эмиссии метана варьирует так-
же в зависимости от состава растительного
сообщества (см. табл. 1) [Ding et al., 2005; Гла-
голев, Смагин, 2006; Мигловец и др., 2014;
Федоров и др., 2015; и др.]. Важная роль типа
растительности подтверждена на примере
пресноводных болот Китая [Ding et al., 2004],
при исследовании которых на участках с осо-
ками зафиксированы более высокие потоки
метана, чем на участках произрастания вей-
ника узколистного, а также при инвентари-
зации шведских болот, в ходе которой уста-
новлен доминирующий вклад осоковых болот
(96 %) в общую эмиссию метана болотами
Швеции [Nilsson et al., 2001]. Согласно иссле-
дованиям [Мигловец и др., 2014], общий
вклад высших сосудистых растений в эмис-
сию метана в атмосферу в дневное время
суток составлял 52–60 %, при этом наиболее
активно транспорт газа осуществлялся через
стебли осок (*Carex rostrata*), несколько ме-
нее активно – через шейхцерию (*Scheu-*

Т а б л и ц а 1

Эмиссия метана на участках с различными типами растительных сообществ

Объект, местоположение	Эмиссия CH ₄ , мг/м ² сут	Ссылка
Затопленные рисовые поля в Калифорнии, США	3,5–180	[Cicerone, Shetter, 1981]
Верховое болото на участках, где одновременно находятся <i>E. vaginata</i> и <i>Sphagnum</i>	72	[Frenzel, Rudolph, 1998]
Верховое болото:		[Minkinen, Laine, 2006]
на участках с пушицей <i>E. vaginatum</i>	29	
на обводненных участках	10	
на лесотопяных участках	2,6	
Болота Китая, на участках с осоками и вейником узколистным	168–744	[Ding et al., 2004]
Сосново-сфагновые и сосново-пушицево-сфагновые комплексные болотные микроландшафты Псковской области, Россия	22–180	[Федоров и др., 2015]
Участок болота с рогозом широколистным, США	385	[Knapp, Yavitt, 1992]
Ландшафты болот альпийского плато Зойге	0,2–287	[Chen et al., 2010]
Тропический лес в Суринаме	9	[Sinha et al., 2007]
Бореальные лесные участки в Финляндии	8	»
Венесуэльская саванна	0–4	[Sanhueza, 2007]
Участок водохранилища Охла в пойме реки Ямуна, заросший макрофитами, Индия	172	[Bansal et al., 2015]
Участок озера с осоками, Полистово-Ловатская болотная система в Псковской области, Россия	550–578	[Федоров и др., 2015]
Озера на Аляске, США:		[Bartlett et al., 1992]
на участках с растительностью	63–154	
на участке с открытой водной поверхностью	4–77	

chzeria palustris), минимум – через вахту трехлистную (*Menyanthes trifoliata*), клюкву (*Oxycoccus palustris*) и сфагновые мхи (род *Sphagnum*). Важность состава растительности как фактора, контролирующего эмиссию метана в атмосферу, также показана на примере верхового болота [Frenzel, Rudolph, 1998], где более высокая эмиссия метана наблюдалась на участках с пушицей *Eriophorum vaginatum* L. по сравнению с участками со сфагновыми (*Sphagnum*) мхами. Эмиссия метана на участках, где произрастали оба эти вида (*E. vaginatum* и *Sphagnum*), составляла около $72 \text{ мг/м}^2 \cdot \text{сут}$, что более чем в шесть раз выше, чем в районах без *E. vaginatum* [Greenup et al., 2000]. Это согласуется с исследованиями, при проведении которых максимальная эмиссия метана (см. табл. 1) наблюдалась в местах произрастания *E. vaginatum* L., с отчетливым трендом снижения на обводненных и лесотопяных участках [Minkinen, Laine, 2006]. По сообщению J. M. Waddington с соавт. [1996], удаление *E. vaginatum* на участках северных болот Швеции уменьшило поток метана на 55–85 %. Исходя из вышесказанного, несколько удивительным, на первый взгляд, является отсутствие в экспериментах [Глаголев, Смагин, 2006] значимого потока метана через пушицу *E. vaginatum*. Однако авторы [Глаголев, Смагин, 2006] логично связывают это с тем, что при проведении исследований на участке произрастания ассоциации с преобладанием пушицы метаногенез оказался весьма слабым, т. е. отсутствие значимого транспорта метана из почвы в атмосферу под этой ассоциацией обуславливалось низкими концентрациями данного газа.

Согласно D. I. Sebacher с соавт. [1985], такие водные растения, как авиценция (*Avicennia nitida*), меч-трава (*Cladium jamaicense*), болотница (*Eleocharis interstincta*), манник (*Glyceria striata*), ситник (*Juncus effuses*), кувшинка (*Nymphaea odorata*), кубышка (*Nuphar luteum*), пельтандра (*Peltandra virginica*), понтедерия (*Pontederia cordata*), стрелолист (*Sagittaria graminea* и *S. lancifolia*), рогоз (*Typha latifolia*), способны обеспечить скорость эмиссии метана от 0,1 до 14,8 мг на растение в сутки. Установлено также [Bansal et al., 2015], что плавающая, не прикрепленная ко дну растительность (например, ряска) очень

слабо транспортирует метан, поскольку не имеет как аэренхимы, так и канала связи с донными отложениями – основным источником метана в водных объектах [Федоров и др., 2007].

В целом хорошая корреляция скорости транспорта метана в атмосферу с составом растительного сообщества, по всей видимости, может объясняться как тем, что многочисленные экологические факторы, влияющие на эмиссию метана, параллельно влияют и на состав растительности, так и тем, что влияя на состав растительного сообщества, они опосредованно контролируют эмиссию метана (растения отчасти поставляют субстраты метаногенеза, а наличие аэренхимы в значительной степени определяет интенсивность транспорта метана через растение). В любом случае, независимо от теоретического объяснения этого факта, в ряде работ [Bubier et al., 1995; Bellisario et al., 1999] показано, что использование уже одной только переменной “тип растительной ассоциации” позволяет прогнозировать величины потоков метана, близкие к реально наблюдаемым. В связи с этим высказана [Maksyutov et al., 1999] уверенность в том, что результаты одновременного изучения состава растительных ассоциаций и измерения потоков метана могут стать основой для региональной оценки эмиссии газа при помощи дистанционного зондирования. С конкретным воплощением данной идеи для территории Западной Сибири можно ознакомиться в работе W. Takeuchi с соавт. [2003].

Транспорт метана в окружающую среду осуществляется органами растений (корни, стебель, листья), находящихся как под водой, так и над ней. Поскольку коэффициент диффузии метана в воздухе существенно больше, чем в воде (на 4 порядка [Tang et al., 2010]), то очевидно, что чем меньшая часть растения находится под водой, тем интенсивнее будет транспорт метана в атмосферу и, соответственно, тем меньше будет его диффузия в воду. И наоборот, чем большая часть растения находится под водой, тем больше метана выделяется в воду, что должно приводить к увеличению его концентраций в воде. Для растений, стебель которых отчасти покрыт гидрофобными веществами, между стеблем и водой может находиться тончай-

шая пленка воздуха, по которой вверх вдоль стебля будет осуществляться транспорт метана в атмосферу [Глаголев, 2012], при этом интенсивность его выделения в водную толщу будет относительно низкой. В любом случае, очевидно, что чем большая часть растения находится в воде, тем больший путь предстоит пройти молекуле метана, прежде чем она выйдет в приземный слой воздуха. На прохождение большего пути требуется больше времени, следовательно для такой молекулы увеличивается вероятность того, что она вообще не выйдет в атмосферу, а будет окислена до CO_2 метанотрофами, которые могут находиться как в водной толще, так и быть ассоциированы с растением (см. выше).

Из всего сказанного следует, что количество надземной (надводной) биомассы может являться индикатором как поступления в составе корневых выделений и корневого опада питательных субстратов, используемых в том числе метаногенами, так и эффективности транспортировки метана, в которой участвуют надземные и подземные органы растений. В связи с этим содержание метана в грунте и водных и болотных экосистемах, а также его потоки в системе “грунт – вода – атмосфера” и “грунт – атмосфера” должны возрастать с увеличением надземной (надводной) биомассы. Увеличение эмиссии метана с ростом количества надземной (надводной) биомассы, особенно при расчетах в площадном или годовом масштабе, подтверждено исследованиями [Kelly, Chynoweth, 1981; Whiting, Chanton, 1992, 1993; Bellisario et al., 1999; Joabsson, Christensen, 2001; Juutinen, 2004; Глаголев, Смагин, 2006; Мигловец и др., 2014; и др.]. Однако как показано в работе М. Н. Мигловец с соавт. [2014], эмиссия метана с поверхности болот сопряжена главным образом с массой надземных (надводных) органов трав, поэтому не всегда с увеличением плотности надземной фитомассы происходит пропорциональное увеличение скорости эмиссии метана. Так, например, в ряду “кочка → мочажина → осоково-сфагновый ковер” общая надземная биомасса снижается из-за уменьшения доли кустарничков, а скорость выделения метана в атмосферу существенно увеличивается, поскольку возрастает доля трав в общей массе растений и, преж-

де всего, осоки на участке осоково-сфагнового ковра [Мигловец и др., 2014]. Эта закономерность обусловлена особенностями строения стеблей сосудистых растений и, в первую очередь, наличием в них аэренхимы.

Таким образом, основным “предсказателем” интенсивности эмиссии метана на участках с разными сообществами водно-болотных растений является масса надземных (надводных) органов трав, главным образом сосудистых, в то время как общая надземная (надводная) фитомасса и масса корней растений может служить косвенным показателем скорости образования и уровня содержания метана в грунтах водных экосистем и болот. Следует учитывать, что для болот, кроме плотности трав и ботанического состава торфяной залежи, на концентрацию и эмиссию метана оказывают влияние степень разложения торфов и характер их увлажнения [Глаголев, Смагин, 2006; Федоров и др., 2008, 2015; Bloom et al., 2010; Мигловец и др., 2014; и др.]. Помимо выше перечисленных факторов в сезонном и пространственном масштабе важное регулирующее значение для потоков метана в атмосферу имеет и температура [Moore, Dalva, 1993; Bubier et al., 1995; Gedney et al., 2004; Федоров и др., 2007; 2012; Гарькуша и др., 2011].

Вызывает интерес факт значительного уменьшения количества растворенного метана в поровой воде грунтов на участках со срезанными надземными органами трав [Whiting, Chanton, 1992; Мигловец и др., 2014], что, как считают некоторые авторы [Whiting, Chanton, 1992], обусловлено снижением корневой экссудации свежего органического материала, являющегося важным источником питательных субстратов для метаногенов. Возможной причиной уменьшения концентраций метана в грунтах таких участков может являться также существенное увеличение скорости его вывода из грунтов в атмосферу за счет ускорения диффузионного переноса газа через срезанные органы трав. Сказанное подтверждается результатами наблюдений [Dingemans et al., 2011], в ходе которых изучалось воздействие на эмиссию метана водными экосистемами и болотами выпаса на макрофитах водоплавающих птиц и других водных травоядных животных. Как показали исследования [Dingemans et al.,

2011], выпас в камышах водных травяных приводит к 4–5-кратному увеличению скорости эмиссии метана, что объясняется облегчением диффузионного транспорта газа через съеденные стебли. При этом наибольший поток метана в атмосферу оказался характерен для съеденного стебля растения, находящегося над водой; если стебель съеден настолько, что находится под водой, то в этом случае водная толща выступает в качестве окислительного барьера, существенно сдерживающего эмиссию метана в атмосферу [Dingemans et al., 2011]. Однако в последнем варианте будет происходить увеличение степени анаэробнозиса водной толщи вследствие снижения содержания растворенного кислорода, затрачиваемого на окисление метана метанотрофами.

Во всех описанных выше случаях растения принимают прямое или опосредованное участие в регулировании процессов образования и эмиссии метана, но сам газ образуется вне растения. Однако в 2006 г. на примере экспериментов с 30 различными видами листьев и трав из районов с тропическим и умеренным климатом, которые после срезки помещали в специальные герметичные камеры с типичным составом атмосферного воздуха (но без метана), установлено [Kerpler et al., 2006; Керплер, Рекманн, 2007], что все живые и засохшие части растений (как сорванные живыми, так и сорванные уже засохшими) выделяли метан. Интенсивность выделения метана сухими листьями растений, по сообщению [Kerpler et al., 2006], варьировала в диапазоне 0,2–3 нг/г сухого листа в час при температуре 30 °С. Количество выделенного метана живыми частями растений (максимум – 12370 нг/г сухого листа в час) обычно в 10–100 раз превышало выделение метана засохшими частями. Скорость эмиссии метана возрастала в 3–5 раз в том случае, если экспериментальные камеры оказывались под воздействием естественного солнечного света, а также при увеличении температур от 30 до 70 °С. Ф. Керплер с соавт. [Kerpler et al., 2006; Керплер, Рекманн, 2007] предположили, что образование метана в растениях не связано с деятельностью метаногенных архей, и предложили ферментативный механизм образования метана за счет пектина – структурного элемента

растительных тканей трав и листьев, способствующего поддержанию в них тургора. Хотя интенсивность эмиссии метана листьями растений является незначительной, при достаточной грубой экстраполяции, проведенной авторами [Kerpler et al., 2006], при которой учитывались различия между дневными и ночными выбросами метана листьями, продолжительность светового дня, продолжительность вегетационного периода и общая чистая первичная продукция в каждой экосистеме, величина ежегодной глобальной эмиссии метана живой растительностью получилась значительной – от 62 до 236 Тг/год, что составляет 10–40 % от его ежегодного глобального выброса в атмосферу известными природными и антропогенными источниками. (Согласно обобщениям данных литературы [Федоров и др., 2007], величина глобальной эмиссии в среднем составляет 588 Тг/год, что соответствует другим оценкам, например, [Denman et al., 2007] – 582 Тг/год.). При этом наибольший вклад (более 70 %) в ежегодную глобальную эмиссию метана растительностью вносят тропические леса и пастбища – от 46 до 169 Тг CH_4 /год [Керплер, Рекманн, 2007]. Вклад растительного опада оценен в 0,5–6,6 Тг CH_4 /год [Kerpler et al., 2006]. Таким образом, Ф. Керплер с соавт. [Kerpler et al., 2006] впервые на примере лабораторных экспериментов показали, что живые растения и растительный опад могут выделять метан в атмосферу в аэробных условиях. Наблюдения Ф. Керплера и соавт. [Kerpler et al., 2006] вызвали живой интерес, продолжительные дебаты и определенный скептицизм научного сообщества и средств массовой информации [Schiermeier, 2006], что привело к дальнейшим экспериментальным исследованиям и более широкому изучению влияния растений на глобальный бюджет метана.

В настоящее время выделение метана листьями, отсоединенными от растений, подтверждено на примере большого количества работ [Капитанов, Пономарёв, 2006; McLeod et al., 2008; Vigano et al., 2008; Wang et al., 2009; Bruggemann et al., 2009; Bruhn et al., 2009; Messenger et al., 2009; Nisbet et al., 2009; и др.]. Хотя механизм аэробного образования метана в растениях доподлинно не установлен, взаимосвязь между зафиксированным количеством выделенного растением метана

и воздействием на растение ультрафиолетового излучения и тепла привело к предположению, что эти физиологические воздействия вызывают химические реакции с образованием активных форм кислорода, в ходе которых из вырабатываемых в митохондриях живых клеток растений антиоксидантов образуется метан [Ghyczy et al., 2008; Messenger et al., 2009; ERA, 2010]. Подобное аэробное образование метана продемонстрировано ранее на примере митохондрий животных клеток, подверженных оксидативному (окислительному) стрессу [Ghyczy et al., 2008]. Под влиянием оксидативного стресса образование активных форм кислорода, таких как перекись водорода (H_2O_2) и гидроксильный радикал (OH^\cdot), может привести к повреждению жизненно важных клеточных компонентов. Клетки вырабатывают ряд антиоксидантных молекул, которые защищают клетки от повреждения путем нейтрализации активных форм кислорода. Показано [Ghyczy et al., 2008], что в группе антиоксидантных молекул, содержащих метильную ($-CH_3$)-группу, при взаимодействии с активными формами кислорода может образоваться метан по реакции, аналогичной реакции, протекающей в клетках млекопитающих.

Согласно предположению Ф. Кеплера и соавт. [Kerpler et al., 2006], метиловые эфиры (метиловая группа) пектина являются потенциальными источниками метана, что подтверждено позже в экспериментах с изотопно-меченым пектином [Kerpler et al., 2008]. В работах [McLeod et al., 2008; Bruhn et al., 2009] также показано, что после удаления метиловых эфиров из пектина образование метана под действием ультрафиолетового излучения прекращалось. Вероятно, из-за того, что при проведении исследований [Dueck et al., 2007; Beerling et al., 2008; Kirschbaum, Walcroft, 2008] растения не подвергались ультрафиолетовому облучению и другим физиологическим воздействиям, выделения метана листьями, отсоединенными от растений, не обнаружено.

Эксперимент [Vigano et al., 2008], в котором определялось время отклика сухой травы (*Lolium perenne*) на три коротких и сильных импульса ультрафиолетовой лампы Виталюкс в виде выброса метана показал, что отклик на ультрафиолетовое облучение в

виде выброса метана происходит почти мгновенно и также мгновенно выделение метана останавливается после выключения источника ультрафиолета. Кроме того, объем выделившегося метана коррелирует с длительностью облучения. Практически мгновенный отклик является отчетливым доказательством того, что фотохимический процесс является источником выбросов метана и не связан с бактериями. При этом особенность постановки эксперимента исключает процесс физической адсорбции – десорбции или газовой выделенности из других источников в качестве возможного объяснения наблюдаемых выбросов метана при ультрафиолетовом облучении в лабораторных условиях. Выделение метана начинается сразу после облучения растения, но максимальная интенсивность достигается через 1–2 мин с начала облучения. Интенсивность выделения метана сухим веществом при ультрафиолетовом облучении на два порядка выше, чем выделение метана при отсутствии ультрафиолетового света, что в целом согласуется с результатами работы Ф. Кеплера с соавт. [Kerpler et al., 2006]. В ходе постановки эксперимента [Vigano et al., 2008] образование метана наблюдалось не только из пектина, а также из растительной целлюлозы и лигнина. Дальнейшие исследования [Vigano et al., 2009] с использованием стабильных изотопов подтвердили, что только часть выделившегося из растения метана образовывалась из метильных групп пектина.

В целом эксперименты [Vigano et al., 2008, 2009] показали, что ультрафиолет-опосредованное образование метана – это повсеместный процесс, который протекает в присутствии кислорода. Кроме того, продемонстрировано [Kerpler et al., 2009; Messenger et al., 2009; Qaderi, Reid, 2009; Wang et al., 2009], что и при других экологических стрессах, как биотических, так и абиотических, а также процессах, в ходе которых в клетках продуцируются активные формы кислорода, из растительных тканей может образовываться некоторое количество метана как части процесса клеточного распада. В частности, при проведении экспериментов [Qaderi, Reid, 2009] резкие изменения температуры воды (температурный стресс) приводили к увеличению выбросов метана водными растениями, физическая травма растения также вы-

Глобальная эмиссия метана растениями

Глобальная эмиссия метана, Тг/год			Ссылка
растениями	растительным опадом	внекорневая эмиссия, обусловленная ультрафиолетовым облучением пектина	
62,3–236 (149) *	0,5–6,6	–	[Keppler et al., 2006]
15,1–60,3 (36,4)	–	–	[Kirschbaum et al., 2006]
42–53	–	–	[Parsons et al., 2006]
20–69	–	–	[Butenhoff, Khalil, 2007]
85–125	–	–	[Houweling et al., 2006]
4–38	–	–	[Nisbet et al., 2009]
–	–	0,2–1,0	[Bloom et al., 2010]

* Пределы изменения (средние значения).

зывала резкое выделение метана [Wang et al., 2009].

Авторами [Kirschbaum et al., 2006] одними из первых указано на методологические нестыковки в подходе Ф. Кеплера и соавт. [Keppler et al., 2006] при оценке глобальной эмиссии метана растительностью. М. Киршбаум и соавт. [Kirschbaum et al., 2006], используя для оценки различные подходы (например, за основу бралась биомасса листьев, а не величина чистой первичной продукции, как в работе [Keppler et al., 2006]), показали значительно более низкие глобальные выбросы метана, чем первоначально рассчитанные Ф. Кеплером с соавт. [Keppler et al., 2006]. Последующий анализ с использованием самых разнообразных подходов [Houweling et al., 2006; Parsons et al., 2006; Butenhoff, Khalil, 2007; Nisbet et al., 2009] также показал существенно более низкую глобальную эмиссию метана растительностью (табл. 2).

Согласно модели [Houweling et al., 2006] (см. табл. 2), растениями выделяется до 125 Тг метана в год, однако в других исследованиях [Kirschbaum et al., 2006; Parsons et al., 2006; Butenhoff, Khalil, 2007; Nisbet et al., 2009; Bloom et al., 2010] показано, что глобальная суммарная эмиссия метана растительностью составляет от 4 до 69 Тг/год (диапазон наибольшего согласия между этими оценками – 20–60 Тг/год), т. е. 1–12 % от его ежегодного глобального выделения в атмосферу известными природными и антропогенными источниками. Несмотря на то, что эти оценки глобальной эмиссии метана раститель-

ностью значительно ниже, чем рассчитанные ранее величины – 236 Тг/год [Keppler et al., 2006], они указывают на заметную роль растений в глобальном цикле метана. При этом согласно [Bloom et al., 2010], внекорневая глобальная эмиссия метана, связанная с ультрафиолетовым облучением пектина, может составлять 0,2–1,0 Тг/год (или 0,3–5 % от глобальной эмиссии метана растительностью), из которых около 60 % приходится на тропические широты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растительность играет важную роль в процессах цикла метана в водных и болотных экосистемах. Помимо того, что отмершие растения являются значимым источником питательных субстратов для метанобразующих архей, растения в процессе жизнедеятельности выделяют в грунты большое количество лабильных органических соединений, главным образом корневых экссудатов, которые при разложении также могут быть преобразованы в метан. Кроме того, водноболотные растения, особенно сосудистые, имеющие аэренхиму, обеспечивают пассивный транспорт метана из грунтов корнями через аэренхиму в стебли и листья и последующую его эмиссию в атмосферу через устьица растений, а также путем диффузии через поверхность листьев и стеблей, что позволяет избежать окисления значительной части метана. С другой стороны, аэренхима сосудистых растений является каналом для

переноса из атмосферы кислорода, что способствует диффузии этого газа через корни в ризосферу и прилегающие грунты и, как следствие, стимулированию окисления метана. Несмотря на интенсификацию окисления метана в ризосфере, наличие водной растительности, как правило, увеличивает его эмиссию в атмосферу по сравнению с участками с открытой водной поверхностью, что обусловлено более быстрым переносом газа внутри растения, чем диффузия метана по градиенту концентраций в системе “донные отложения – вода – атмосфера” или “грунт – атмосфера”.

На концентрацию метана внутри растения и его эмиссию в атмосферу значительное влияние оказывают суточные изменения устьичной проводимости. Когда устьица закрыты (как правило, в ночное время), выделение метана в атмосферу сильно подавлено, и существующий перенос метана по градиенту концентраций от грунтов через корни вверх по стеблю и листьям вызывает значительное увеличение концентрации метана внутри растения. Когда устьица открываются (как правило, на свету), метан интенсивно выделяется в атмосферу и его концентрация внутри растения быстро и заметно снижается, хотя по-прежнему остается на достаточно высоком уровне, поддерживающем градиент концентраций и выделение метана из растения в атмосферу.

До недавнего времени образование и эмиссия метана биогенными источниками связывалась исключительно с деятельностью метаногенных архей, растущих в анаэробных условиях водоемов и водотоков, болот, рисовых полей и свалок, желудочно-кишечного тракта животных и термитов. Однако современные данные показывают, что процессы образования метана могут протекать и немикробиологическим путем в аэробной флосфере растений. Хотя механизм аэробного образования метана в растениях доподлинно не установлен, фиксируемая на примере многочисленных экспериментальных работ взаимосвязь между наблюдаемым выделением метана растениями и воздействием на растение ультрафиолетового излучения и других физиологических стрессов (например, резких изменений температуры, физической травмы растения) показывает, что это повсемест-

ный процесс. Считается, что воздействие на растения ультрафиолетового излучения и других физиологических стрессов вызывает в них химические реакции с образованием активных форм кислорода, что приводит к выделению некоторого количества метана из метильных групп растительных пектинов (а по некоторым данным также растительной целлюлозы и лигнина), как части процесса клеточного распада. Согласно современным оценкам с использованием самых разнообразных подходов наиболее вероятный диапазон глобальной суммарной эмиссии метана растительностью составляет от 20 до 60 Тг/год, при этом доля внекорневой эмиссии метана, связанной с ультрафиолетовым облучением пектина, не превышает 5 % от глобальной эмиссии метана растительностью.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки (проект № 5.1848.2014/К) и РФФИ (проект № 16-05-00976).

ЛИТЕРАТУРА

- Бримблкунб П. Состав и химия атмосферы. М.: Мир, 1998. 352 с.
- Гарькуша Д. Н., Фёдоров Ю. А., Тамбиева Н. С. Эмиссия метана из почв Ростовской области // Аридные экосистемы. 2011. Т. 17, № 4(49). С. 44–52 [Gar'kusha D. N., Fedorov Yu. A., Tambieva N. S. Emission of Methane from the Soils of Rostov Oblast // Arid Ecosystems. 2011. Vol. 17, N 4(49). P. 36–44].
- Гарькуша Д. Н., Фёдоров Ю. А., Тамбиева Н. С., Крукиер М. Л., Калманович И. В. Оценка эмиссии метана водными объектами Ростовской области // Изв. вузов. Сев.-Кавказский регион. Сер. Естеств. науки. 2015. № 3. С. 83–89.
- Глаголев М. В., Головацкая Е. А., Шнырев Н. А. Эмиссия парниковых газов на территории Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 14, № 2. С. 197–210 [Glagolev M. V., Golovatskaya E. A., Shnyrev N. A. Greenhouse Gas Emission in West Siberia // Contemporary Problems Ecol. 2008. Vol. 1, N 1. P. 136–146].
- Глаголев М. В. Высокий уровень стояния воды может снижать эмиссию метана из почвы // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2012. Т. 3, № 1(5). С. 1–10.
- Глаголев М. В., Смагин А. В. Количественная оценка эмиссии метана болотами: от почвенного профиля – до региона (к 15-летию исследований в Томской области) // Докл. по экол. почвоведению. 2006. Т. 3, № 3. С. 75–114.
- Доронина Н. В., Иванова Е. Г., Сузина Н. Е., Троценко Ю. А. Метанотрофы и метилобактерии обнаружены в тканях древесных растений в зимний период // Микробиология. 2004. Т. 73, № 6. С. 817–824. [Doronina N. V., Ivanova E. G., Suzina N. E., Trotsenko Yu. A. Methanotrophs and methylbacteria are

- found in woody plant tissues within the winter period // *Microbiology*. 2004. Vol. 73, N 6. P. 702–709].
- Каляева М. Л., Иванова Е. Г., Доронина Н. В., Захарченко Н. С., Троценко Ю. Л., Бурьянов Я. И. Стимуляция метанотрофными бактериями морфогенеза пшеницы *in vitro* // ДАН. 2003. Т. 388, № 6. С. 847–849 [Kalyaeva M. A., Ivanova E. G., Doronina N. V., Zakharchenko N. S., Trotsenko Yu. L., Buryanov Ya. I. Stimulation of wheat morphogenesis *in vitro* by methanotrophic bacteria // *Dokl. Biol. Sci.* 2003. Vol. 388, N 1-6. P. 76–78].
- Капитанов В. А., Пономарев Ю. Н. Измерения эмиссии метана растениями в аэробных условиях лазерным метанометром // *Оптика атмосферы и океана*. 2006. Т. 19, № 5. С. 399–403 [Kapitanov V. A., Ponomarev Yu. N. Laser methanometer measurements of methane emission by plants in aerobic conditions // *Atmospheric and oceanic optics*. 2006. Vol. 19, N 5. P. 354–358].
- Келлер Ф., Рекманн Т. Метан и изменение климата // *В мире науки*. 2007. № 5. С. 65–69.
- Кузнецов С. И., Саралов А. Е., Назина Т. Н. Микробиологические процессы круговорота углерода и азота в озерах. М.: Наука, 1985. 213 с.
- Миглювец М. Н., Загирова С. В., Михайлов О. А. Эмиссия метана в растительных сообществах мезоолиготрофного болота средней тайги // *Теорет. и прикл. экол.* 2014. № 1. С. 93–98.
- Фёдоров Ю. А., Тамбиева Н. С., Гарькуша Д. Н., Хорошевская В. О. Метан в водных экосистемах. 2-е изд., перераб. и доп. Ростов-на-Дону; Москва: Ростиздат, 2007. 330 с.
- Фёдоров Ю. А., Гарькуша Д. Н., Хромов М. И. Эмиссия метана с торфяных залежей Иласского болотного массива Архангельской области // *Изв. Рус. геогр. о-ва*. 2008. Т. 140, вып. 5. С. 40–48.
- Фёдоров Ю. А., Гарькуша Д. Н., Крукиер М. Л. Температура и ее влияние на эмиссию метана из водных объектов (по результатам экспериментального и математического моделирования) // *Изв. вузов. Сев.-Кавказский регион*. 2012. № 6. С. 99–101.
- Фёдоров Ю. А., Гарькуша Д. Н., Шипкова Г. В. Эмиссия метана торфяными залежами верховых болот Псковской области // *Геогр. и прир. ресурсы*. 2015. № 1. С. 88–97 [Fedorov Yu. A., Gar'kusha D. N., Shipkova G. V. Methane emission from peat deposits of raised bogs in Pskov oblast // *Geography and Natural Res.* 2015. Vol. 36, N 1. P. 70–78].
- Armstrong J., Armstrong W. A convective through-flow of gases in *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud // *Aquat. Bot.* 1991. Vol. 39. P. 75–88.
- Aulakh M. S., Wassmann R., Bueno C., Rennenberg H. Impact of root exudates of different cultivars and plant development stages of rice (*Oryza sativa* L.) on methane production in a paddy soil // *Plant Soil*. 2001. Vol. 230. P. 77–86.
- Bansal S., Chakraborty M., Katyal D., Garg J. K. Methane flux from a subtropical reservoir located in the floodplains of river Yamuna, India // *Appl. Ecol. Environ. Res.* 2015. Vol. 13, N 2. P. 597–613.
- Bartlett K. B., Crill P. M., Bonassi J. A., Richey J. E., Harriss R. C. Methane flux from the Amazon River floodplain: Emission during rising water // *Geophys. Res.* 1990. Vol. 95. P. 16773–16788.
- Bartlett K. B., Crill P. M., Sebacher D. I., Harriss R. C., Wilson J. O., Melack J. M. Methane flux from the central Amazonian floodplain // *Ibid.* 1988. Vol. 93. P. 1571–1582.
- Bartlett K. B., Crill P. M., Sass R. L., Harriss R. C., Dise N. B. Methane emissions from tundra environments in the Yukon-Kuskokwim Delta Alaska // *Ibid.* 1992. Vol. 97, N 15. P. 16645–16660.
- Beerling D. J., Gardiner T., Leggett G., McLeod A., Quick W. P. Missing methane emissions from leaves of terrestrial plants // *Global Change Biol.* 2008. Vol. 14. P. 1821–1826.
- Bellisario L. M., Bubier J. L., Moore T. R., Chanton J. P. Controls on CH₄ emissions from a northern peatland // *Global Biogeochem. Cycles*. 1999. Vol. 13. P. 81–91.
- Bhullar G. S., Iravani M., Edwards P. J., Venterink H. O. Methane transport and emissions from soil as affected by water table and vascular plants // *BMC Ecology*, 2013. <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/13/32>.
- Bloom A. A., Taylor J. L., Madronich S., Messenger D. J., Palmer P. I., Reay D. S., McLeod A. R. Global methane emission estimates from ultraviolet irradiation of terrestrial plant foliage // *New Phytologist*. 2010. Vol. 187. P. 417–425.
- Bruggemann N., Meier R., Steigner D., Zimmer I., Louis S., Schnitzler J. P. Nonmicrobial aerobic methane emission from poplar shoot cultures under low-light conditions // *Ibid.* 2009. Vol. 182. P. 912–918.
- Bruhn D., Mikkelsen T. N., Obro J., Willats W. G. T., Ambus P. Effects of temperature, ultraviolet radiation and pectin methyl esterase on aerobic methane release from plant material // *Plant Biol*. 2009. Vol. 11. P. 43–48.
- Bubier J. L., Moore T. R., Bellisario L., Comer N. T., Crill P. M. Ecological controls on methane emissions from a northern peatland complex in the zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada // *Global Biogeochem. Cycles*. 1995. Vol. 9. P. 455–470.
- Butenhoff C. L., Khalil M. A. K. Global methane emissions from terrestrial plants // *Environ. Sci. & Technol.* 2007. Vol. 41. P. 4032–4037.
- Butterbach-Bahl K., Papen H., Rennenberg H. Impact of gas transport through rice cultivars on methane emission from paddy fields // *Plant, Cell & Environ.* 1997. Vol. 20. P. 1175–1183.
- Calhoun A., King G. M. Regulation of root-associated methanotrophy by oxygen availability in the rhizosphere of two aquatic macrophytes // *Appl. and Environ. Microbiol.* 1997. Vol. 63. P. 3051–3058.
- Carmichael M. J., Bernhardt E. S., Bräuer S. L., Smith W. K. The role of vegetation in methane flux to the atmosphere: should vegetation be included as a distinct category in the global methane budget? // *Biogeochemistry*. 2014. Vol. 119. P. 1–24.
- Chanton J. P., Martens C. S., Kelley C. A. Gas transport from methane saturated, tidal freshwater and wetland sediments // *Limnol. Oceanogr.* 1989. Vol. 34. P. 807–819.
- Chen H., Wu N., Wang Y., Gao Y., Peng C. Methane fluxes from alpine wetlands of zoige plateau in relation to water regime and vegetation under two scales // *Water, Air, and Soil Pollution*. Springer. Published online: 18.08.2010.
- Christensen T. R., Panikov N., Mastepanov M., Joabsson A., Steward A., Öquist M., Sommerkorn M., Reynaud S.,

- Svensson B. Biotic controls on CO₂ and CH₄ exchange in wetlands – a closed environment study // *Biogeochemistry*. 2003. Vol. 64. P. 337–354.
- Cicerone R. J., Shetter J. D. Sources of atmospheric methane: measurements in rice paddies and a discussion // *Geophys. Res.* 1981. Vol. 86. P. 7203–7209.
- Dacey J. W. H. Pressurized ventilation in the yellow water lily // *Ecology*. 1981. Vol. 62. P. 1137–1147.
- Dacey J. W. H., Klug M. J. Methane efflux from lake sediments through water lilies // *Science*. 1979. Vol. 203. P. 1253–1255.
- Denman K. L., Brasseur G., Chidthaisong A., Ciais P., Cox P. M., Dickinson R. E., Hauglustaine D., Heinze C., Holland E., Jacob D., Lohmann U., Ramachandran S., Da Silva Dias P. L., Wofsy S. C., Zhiang X. Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry // *Climate Change: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* / eds. S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor, H. L. Miller. Cambridge. UK and New York. NY, USA: Cambridge University Press, 2007. P. 500–556.
- Ding W., Cai Z., Tsuruta H. Summertime variation of methane oxidation in the rhizosphere of a *Carex* dominated freshwater marsh // *Atmospheric Environ.* 2004. Vol. 38. P. 4165–4173.
- Ding W., Cai Z., Tsurutua H. Plant species effects on methane emissions from freshwater marshes // *Ibid.* 2005. Vol. 39. P. 3199–3207.
- Dingemans B., Bakker E., Bodelier P. Aquatic herbivores facilitate the emission of methane from wetlands // *Ecology*. 2011. Vol. 92. P. 1166–1173.
- Dueck T. A., De Visser R., Poorter H., Persijn S. et al. No evidence for substantial aerobic methane emission by terrestrial plants: a $\delta^{13}\text{C}$ -labelling approach // *New Phytologist*. 2007. Vol. 175. P. 29–35.
- EPA, 2010. Methane and Nitrous Oxide Emissions from Natural Sources. U.S. Environmental Protection Agency Office of Atmospheric Programs, Washington, DC, USA, 2010. 194 p.
- Finkel O. M., Burch A. Y., Lindow S. E., Post A. F., Belkin S. Geographical location determines the population structure in phyllosphere microbial communities of a salt-excreting desert tree // *Appl. Environ. Microbiol.* 2011. Vol. 77. P. 7647–7655.
- Fontaine S., Mariotti A., Abbadie L. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition // *Soil Biol. Biochem.* 2003. Vol. 35. P. 837–843.
- Frenzel P., Rothfuss F., Conrad R. Oxygen profiles and methane turnover in a flooded rice microcosm // *Biol. and Fertility of Soils*. 1992. Vol. 14. P. 84–89.
- Frenzel P., Rudolph J. Methane emission from a wetland plant: the role of CH₄ oxidation in *Eriophorum* // *Plant Soil*. 1998. Vol. 202. P. 27–32.
- Gedney N., Cox P. M., Huntingford C. Climate feedback from wetland methane emissions // *Geophys. Res. Lett.* 2004. Vol. 31. L20503.
- Ghyczy M., Torday C., Kaszaki J., Szabo A., Czobel M., Boros M. Hypoxia-induced generation of methane in mitochondria and eukaryotic cells—an alternative approach to methanogenesis // *Cellular Physiol. Biochem.* 2008. Vol. 21. P. 251–258.
- Greenup A. L., Bradford M. A., McMamara N. P., Ineson P., Lee J. A. The role of *Eriophorum vaginatum* in CH₄ flux from ombrotrophic peatland // *Plant Soil*. 2000. Vol. 227. P. 265–272.
- Heilman M. A., Carlton R. G. Methane oxidation associated with submersed vascular macrophytes and its impact on plant diffusive methane flux // *Biogeochemistry*. 2001. Vol. 52. P. 207–224.
- Holtzapfel-Pschorn A., Conrad R., Seiler W. Effects of vegetation of the emission of methane from submerged paddy soil // *Plant Soil*. 1986. Vol. 92. P. 223–231.
- Houweling S., Rockmann T., Aben I., Keppler F., Krol M., Meirink J. F., Dlugokencky E. J., Frankenberg C. Atmospheric constraints on global emissions of methane from plants // *Geophys. Res. Lett.* 2006. Vol. 33. L15821.
- Iguchi H., Sato I., Sakakibara M., Yurimoto H., Sakai Y. Distribution of methanotrophs in the phyllosphere // *Biosci., biotechnol. and biochem.* 2012. Vol. 76. P. 1580–1583.
- Iguchi H., Yurimoto H., Sakai Y. Interactions of Methylo-trophs with Plants and Other Heterotrophic Bacteria // *Microorganisms*. 2015. Vol. 3. P. 27–151.
- Joabsson A., Christensen T. R. Methane emissions from wetlands and their relationship with vascular plants: an arctic example // *Global Change Biol.* 2001. Vol. 7. P. 919–932.
- Juutinen S. Methane fluxes and their environmental controls in the littoral zone of boreal lakes. PhD Dissertations in Biology. University of Joensuu, 2004. 110 p.
- Kankaala P., Bergström I. Emission and oxidation of methane in *Equisetum fluviatile* stands growing on organic sediment and sand bottoms // *Biogeochemistry*. 2004. Vol. 67. P. 21–37.
- Kelly C. A., Chynoweth D. P. The contributions of temperature and of the input of organic matter in controlling rates of sediment methanogenesis // *Limnol. Oceanogr.* 1981. Vol. 26. P. 891–897.
- Keppler F., Hamilton J. T. G., Brass M., Rockmann T. Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions // *Nature*. 2006. Vol. 439. P. 187–191.
- Keppler F., Hamilton J. T. G., McRoberts W. C., Vigano I., Brass M., Rockmann T. Methoxyl groups of plant pectin as a precursor of atmospheric methane: Evidence from deuterium labelling studies // *New Phytologist*. 2008. Vol. 178. P. 808–814.
- Keppler F., Boros M., Frankenberg C., Lelieveld J., McLeod A., Pirttila A. M., Rockmann T., Schnitzler J. P. Methane formation in aerobic environments // *Environ. Chem.* 2009. Vol. 6. P. 459–465.
- King G. M., Roslev P., Skovgaard H. Distribution and rate of methane oxidation in sediments of the Florida Everglades // *Appl. Environ. Microbiol.* 1990. Vol. 56. P. 2902–2911.
- King J. Y., Reeburgh W. S. A pulse-labeling experiment to determine the contribution of recent plant mediated photosynthates to net methane emission in arctic wet sedge tundra // *Soil Biol. Biochem.* 2002. Vol. 34. P. 173–180.
- Kirschbaum M. U. F., Bruhn D., Etheridge D. M., Evans J. R., Farquhar G. D., Gifford R. M., Paul K. I., Winters A. J. A comment on the quantitative significance of aerobic methane release by plants // *Functional Plant Biol.* 2006. Vol. 33. P. 521–530.
- Kirschbaum M. U. F., Walcroft A. No detectable aerobic methane efflux from plant material, nor from adsorption/desorption processes // *Biogeosciences*. 2008. Vol. 5. P. 1551–1558.

- Knapp A. K., Yavitt J. B. Evaluation of a closed-chamber method for estimating methane emissions from aquatic plants // *Tellus*. 1992. Vol. 44B, N 1. P. 63–71.
- Knief C., Delmotte N., Chaffron S., Stark M., Innerebner G., Wassmann R., von Mering C., Vorholt J. A. Metaproteogenomic analysis of microbial communities in the phyllosphere and rhizosphere of rice // *Int. Soc. Microbial Ecol. Journ.* 2012. N 6. P. 1378–1390.
- Longstreth D. J. Photosynthesis and photorespiration in freshwater emergent and floating plants // *Aquat. Bot.* 1989. Vol. 34. P. 287–299.
- Lynch J. M. *The rhizosphere* / Wiley-Interscience, Chichester (England), 1990. 129 p.
- Maksyutov S., Dorofeev A., Makhov G., Sorokin M., Panikov N., Gadzhiev I., Inoue G. Atmospheric methane concentrations over wetland: measurements and modeling // *Proc. of the fourth symp. on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1995*. Sapporo: Kohsoku Printing Center, 1999. P. 125–131.
- McLeod A. R., Fry S. C., Loake G. J., Messenger D. J., Reay D. S., Smith K. A., Yun B. W. Ultraviolet radiation drives methane emissions from terrestrial plant pectins // *New Phytologist*. 2008. Vol. 180. P. 124–132.
- Megonigal J. P., Whalen S. C., Tissue D. T., Bovard B. D., Albert D. B., Allen A. S. A plant-soil-atmosphere microcosm for tracing radiocarbon from photosynthesis through methanogenesis // *Soil Sci. Soc. Am. Journ.* 1999. Vol. 63. P. 665–671.
- Messenger D. J., McLeod A. R., Fry S. C. The role of ultraviolet radiation, photosensitizers, reactive oxygen species and ester groups in mechanisms of methane formation from pectin // *Plant, Cell & Environ.* 2009. Vol. 32. P. 1–9.
- Minkkinen K., Laine J. Vegetation heterogeneity and ditches create spatial variability in methane fluxes from peatlands drained for forestry // *Plant Soil*. 2006. Vol. 285. P. 289–304.
- Minoda T., Kimura M., Wada E. Photosynthates as dominant source of CH₄ and CO₂ in soil water and CH₄ emitted to the atmosphere from paddy fields // *Geophys. Res.* 1996. Vol. 101. P. 21091–21097.
- Moore T., Dalva M. The influence of temperature and water table position on carbon dioxide and methane emissions from laboratory columns of peatland soils // *J. Soil Sci.* 1993. Vol. 44. P. 651–664.
- Nguyen C. Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls // *Agronomie*. 2003. Vol. 23. P. 375–396.
- Nilsson M., Mikkilä C., Sundh I., Granberg G., Svensson B. H., Ranneby B. Methane emission from Swedish mires: National and regional budgets and dependence on mire vegetation // *Geophys. Res.* 2001. Vol. 106, N 20. P. 847–860.
- Nisbet R. E. R., Fisher R., Nimmo R. H., Bendall D. S., Crill P. M., Gallego-Sala A. V., Hornibrook E. R. C., Lopez-Juez E., Lowry D., Nisbet P. B. R., Shuckburgh E. F., Sriskantharajah S., Howe C. J., Nisbet E. G. Emission of methane from plants // *Proc. Royal Soc.: Biol. Sci.* 2009. Vol. 276. P. 1347–1354.
- Nouchi I., Mariko S., Aoki K. Mechanism of methane transport from the rhizosphere to the atmosphere through rice plants // *Plant Physiol.* 1990. Vol. 94. P. 59–66.
- Parsons A. J., Newton P. C. D., Clark H., Kelliher F. M. Scaling methane emissions from vegetation // *Trends Ecol. & Evolution*. 2006. Vol. 21. P. 423–424.
- Philippot L., Hallin S., Börjesson G., Baggs E. M. Biochemical cycling in the rhizosphere having an impact on global change // *Plant Soil*. 2009. Vol. 321. P. 61–81.
- Qaderi M. M., Reid D. M. Methane emissions from six crop species exposed to three components of global climate change: temperature, ultraviolet-B radiation and water stress // *Physiologia Plantarum*. 2009. Vol. 137. P. 139–147.
- Rice A. L., Butenhoff C. L., Shearer M. J., Teama D., Rosenstiel T. N., Khalil M. A. K. Emissions of anaerobically produced methane by trees // *Geophys. Res. Lett.* 2010. Vol. 37. L03807.
- Saarnio S., Wittenmayer L., Merbach W. Rhizospheric exudation of *Eriophorum vaginatum* L. – potential link to methanogenesis // *Plant Soil*. 2004. Vol. 267. P. 343–355.
- Sanhueza E. Methane soil-vegetation-atmosphere fluxes in tropical ecosystems // *Interciencia*. 2007. Vol. 32. P. 30–34.
- Schiermeier Q. The methane mystery // *Nature*. 2006. Vol. 442. P. 730–731.
- Scranton M. I., Crill P., de Angelis M. A., Donaghay P. L., Sieburth J. M. The importance of episodic events in controlling the flux of methane from anoxic basin // *Global Biogeochem. Cycles*. 1993. Vol. 7. P. 491–507.
- Sebacher D. I., Harriss R. C., Bartlett K. B. Methane emissions to the atmosphere through aquatic plants // *Environ. Quality*. 1985. Vol. 14. P. 40–46.
- Singh S. N., Kulshreshtha K., Agnihotri S. Seasonal dynamics of methane emissions from wetlands // *Chemosphere Global Change Sci.* 2000. N 2. P. 39–46.
- Sinha V., Williams J., Crutzen P. J., Lelieveld J. Methane emissions from boreal and tropical forest ecosystems derived from *in-situ* measurements // *Atmospheric Chem. Phys. Discussions*. 2007. Vol. 7. P. 14011–14039.
- Sorrell B. K., Downes M. T., Stanger C. L. Methanotrophic bacteria and their activity on submerged aquatic macrophytes // *Aquat. Bot.* 2002. Vol. 72. P. 107–119.
- Ström L., Ekberg A., Mastepanov M., Christensen T. R. The effect of vascular plants on carbon turnover and methane emissions from a tundra wetland // *Global Change Biol.* 2003. Vol. 9. P. 1185–1192.
- Takeuchi W., Tamura M., Yasuoka Y. Estimation of methane emission from West Siberian wetland by scaling technique between NOAA AVHRR and SPOT HRV // *Remote Sensing of Environ.* 2003. Vol. 85. P. 21–29.
- Tang J., Zhuang Q., Shannon R. D., White J. R. Quantifying wetland methane emissions with process-based models of different complexities // *Biogeosciences*. 2010. Vol. 7. P. 3817–3837.
- Terazawa K., Ishizuka S., Sakata T., Yamada K., Takahashi M. Methane emissions from stems of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* trees in a floodplain forest // *Soil Biol. Biochem.* 2007. Vol. 39. P. 2689–2692.
- Van Veen J. A., Merckx R., van de Geijn S. C. Plant- and soil-related controls of the flow of carbon from roots through soil microbial biomass // *Plant Soil*. 1989. Vol. 115. P. 179–88.
- Vigano I., van Weelden H., Holzinger R., Keppler F., McLeod A., Rockmann T. Effect of UV radiation and

- temperature on the emission of methane from plant biomass and structural components // *Biogeosciences*. 2008. № 5. P. 937–947.
- Vigano I., Rockmann T., Holzinger R., van Dijk A., Kepler F., Greule M., Brand W. A., Geilmann H., van Weelden H. The stable isotope signature of methane emitted from plant material under UV irradiation // *Atmospheric Environ.* 2009. Vol. 43. P. 5637–5646.
- Waddington J. M., Roulet N. T., Swanson R. V. Water table control of CH₄ emission enhancement by vascular plants in boreal peatlands // *Geophys. Res.* 1996. Vol. 101. P. 22775–22785.
- Wang Z. P., Gullledge J., Zheng J. Q., Liu W., Li L. H., Han X. G. Physical injury stimulates aerobic methane emissions from terrestrial plants // *Biogeosciences*. 2009. Vol. 6. P. 615–621.
- Watanabe A., Takeda T., Kimura M. Evaluation of origins of CH₄ carbon emitted rice paddies // *Geophys. Res.* 1999. Vol. 104. P. 23623–23629.
- Whiting G. J., Chanton J. P. Plant-dependent CH₄ emission in a subarctic Canadian fen // *Global Biogeochem. Cycles*. 1992. Vol. 6. P. 225–231.
- Whiting G. J., Chanton J. P. Primary production control of methane emission from wetlands // *Nature*. 1993. Vol. 364. P. 794–795.
- Yavitt J. B., Lang G. E., Downey D. M. Potential methane production and methane oxidation in peatland ecosystems of the Appalachian Mountains, United States // *Global Biogeochem. Cycles*. 1988. N 2. P. 253–268.

Influence of Plants on the Methane Cycle in Sediments and Rhizosphere Soils

D. N. GAR'KUSHA, Yu. A. FEDOROV

*Institute of Earth Sciences Southern Federal University
344090, Rostov-on-Don, R. Zorge str., 40
E-mail: gardim1@yandex.ru*

The article analyzes and summarizes the literature data and own material regarding the influence of living plants on the formation, oxidation and concentration of methane in aquatic and wetland ecosystems, principally through the regulation of plants physical-chemical conditions of the rhizosphere soils and sediments, number and activity of microorganisms, as well as methane emissions into the atmosphere. In addition, the paper discusses the results of theoretical and experimental studies of the mechanism of aerobic, not microbiological formation of methane in plant filesphere.

Key words: plants, filosphere, rhizosphere, methane formation, oxidation, emission.