

ФАКТОРЫ И ОСОБЕННОСТИ ТРАНСФОРМАЦИИ И ГУМИФИКАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВ

УДК 631.417.2

ЗАВИСИМОСТЬ РАЗЛОЖЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВЫ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ В ДЛИТЕЛЬНЫХ ИНКУБАЦИОННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАХ¹

© 2022 г. В. М. Семенов^{а, *}, Т. Н. Лебедева^а, Н. Б. Зинякова^а, Д. П. Хромычкина^а,
Д. А. Соколов^а, В. О. Лопес де Гереню^а, И. К. Кравченко^б, Х. Ли^с, М. В. Семенов^д

^аИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение ФИЦ
“Пушкинский научный центр биологических исследований РАН”,
ул. Институтская, 2, Пушкино, Московской области, 142290 Россия

^бФундаментальные основы биотехнологии РАН,
проспект 60-летия Октября, 7, корп. 2, Москва, 117312 Россия

^сИнститут прикладной экологии Академии наук КНР, Шеньян, 110016 Китай

^дПочвенный институт им. В.В. Докучаева, Пыжевский пер., 7, стр. 2, Москва, 119017 Россия

*e-mail: v.m.semenov@mail.ru

Поступила в редакцию 25.11.2021 г.

После доработки 07.12.2021 г.

Принята к публикации 26.01.2022 г.

Температура и влажность являются главными внешними факторами, контролирующими разложение и минерализацию органического вещества в почве. В двух многомесячных опытах исследовали влияние температуры (8 и 22°C) и влажности (15, 30 и 45 мас. %) серой лесной почвы (Luvisc Retic Greyzemic Phaeozems (Loamic)) на разложение остатков деревьев (листья, мелкие ветви, тонкие корни) и сельскохозяйственных культур (надземная масса и корни клевера, солома и корни ячменя). Грубоизмельченные (2–10 мм) растительные остатки добавляли в почву в сухом виде в количестве 1% от массы почвы. Разложение органического вещества почвы и растительных остатков оценивали по количеству выделившегося из почвы C–CO₂. Эффективность и скорость разложения органического вещества почвы и растительных остатков больше зависели от вида разлагаемого материала, чем от уровней температуры и влажности. Преимущественное разложение легкоразлагаемых компонентов скрадывало температурный отклик устойчивых соединений и низкокачественных растительных остатков. Медленно разлагаемые растительные остатки были более чувствительными к увлажнению почвы. Температурные коэффициенты Q₁₀ минерализации органического вещества почвы и растительных остатков равнялись в среднем 1.66 ± 0.41 и 1.39 ± 0.06 соответственно, а влажностные коэффициенты W₁₀ в диапазонах гравиметрической влажности 15–30 и 30–45% составляли для почвы 1.22 ± 0.09 и 1.21 ± 0.05 соответственно, а для растительных остатков – 1.29 ± 0.20 и 1.25 ± 0.13.

Ключевые слова: органический углерод, минерализация, диоксид углерода, температурный коэффициент Q₁₀, влажностный коэффициент W₁₀

DOI: 10.31857/S0032180X22070085

ВВЕДЕНИЕ

Мировые запасы почвенного углерода примерно в 3 раза больше атмосферного пула углерода, поэтому даже незначительные нарушения целостности почвенного органического вещества (ПОВ) могут сопровождаться ростом концентрации CO₂ в атмосфере и повышением температуры приземного слоя воздуха. Глобальное потепление становится одним из доминирующих факторов

воздействия на биосферу, а обусловленные изменением климата потери почвенного углерода происходят во многих экосистемах, демонстрируя в глобальном масштабе прогрессирующий тренд [10]. Считается, что микробное разложение органического вещества более чувствительно к глобальному потеплению, чем фотосинтез [33, 34, 39]. Если гетеротрофное дыхание контролируется главным образом температурой и влажностью почвы, то скорость фотосинтеза лимитируется более широким числом факторов, включая свет, концентрацию CO₂ и доступность питательных веществ. Поэтому существующее равновесие

¹ Дополнительная информация для этой статьи доступна по doi 10.31857/S0032180X22070085 для авторизованных пользователей.

между фиксацией и потерями углерода в экосистемах может измениться при более теплом климате в сторону резкого увеличения потока CO_2 из почвы в атмосферу [16, 19]. Засуха, как одно из проявлений глобального потепления, оказывает воздействие на все звенья почвенного цикла углерода, включая продуктивность растений (NPP), поступление углерода в почву с растительным опадом и ризодепозитами, разложение растительных остатков в почве, почвенные пулы углерода и почвенную эмиссию CO_2 [20]. В засушливых условиях уменьшаются потери почвенного углерода, поскольку разложение органического вещества замедляется сильнее, чем ограничивается поступление растительного углерода в почву [12, 50]. Однако секвестрирующий эффект засухи не стабилен и не продолжителен из-за быстрого отклика микробного сообщества на увлажнение [30, 44]. В свою очередь, накопление в почве органического вещества может уменьшить риск засухи в сельском хозяйстве [31].

Температура и влажность почвы являются основными внешними детерминантами почвенного дыхания [4]. Обнаруживаемый отклик гетеротрофного дыхания микроорганизмов и разложения органического вещества на изменение температуры при прочих постоянных условиях характеризует температурную чувствительность организмов-деструкторов и органического вещества [15, 19, 21, 22]. Температурная чувствительность разложения органического вещества проявляется по-разному в зависимости от природы вещества (растительные остатки или ПОВ), типа растительных остатков (надземная биомасса или корни), биохимического качества разлагаемого материала, доступности (защищенности) субстрата, структуры и функционального профиля микробного сообщества, влажности, аэрации, питательных свойств и рН почвы, уровня температуры [8, 15, 17, 19, 21, 24, 26, 27, 32, 36, 38, 42, 43]. По литературным данным различия в скорости разложения листового опада и тонких корней в разных биомах на 95 и 86% объяснялись среднегодовой температурой почвы [47].

Влажность почвы является вторым после температуры ключевым фактором, контролирующим микробное разложение почвенного органического углерода [41]. Основные механизмы влияния влажности на разложение органического вещества почвы и растительных остатков — это контроль подвижности и транспорта субстратов и ферментов, физиологической активности микроорганизмов, потоков газов в поровом пространстве, разрушение физических барьеров между порами, заселенными микроорганизмами, и органическими субстратами, сорбция воды растительными остатками из окружающих микронзон и ее удержание [37]. Недостаток влаги ограничивает диффузию суб-

стратов и ферментов в почвенной массе, уменьшает физиологическую и метаболическую активность микроорганизмов, что в итоге приводит к ослаблению почвенного дыхания [45]. Увеличение влажности до полевой влагоемкости после кратковременной засухи повышало вклад разложения листовой подстилки в общее почвенное дыхание с 5 до 37% [14]. При переувлажнении почвы нарушается газообмен, а поровое пространство становится непригодным из-за дефицита кислорода для жизнедеятельности аэробных микроорганизмов [41, 46]. Таким образом, отклик гетеротрофного дыхания на изменения влажности почвы не является монотонным; дыхание почвы возрастает от низкой до средней влажности почвы, достигает плато при оптимальной влажности и снова снижается при высокой влажности почвы [4, 18, 48]. Хотя общие закономерности влияния уровня влажности на разложение органического вещества и почвенное дыхание известны, до сих пор нет единого мнения о выраженности отклика на влажность и атмосферные осадки [14, 37, 48]. Среди причин расхождения выводов — различия в водоудерживающей способности, текстуре и структуре исследуемых почв [28], а также маскирующие эффекты температуры [18].

Цель исследования — оценить чувствительность разложения органического вещества почвы и разных видов растительных остатков к изменению температуры и влажности и определить температурные и влажностные коэффициенты для быстро и медленно разлагаемых органических материалов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Характеристика органических материалов и условия проведения опытов. Исследования проводили с образцами серой лесной почвы (Luvic Retic Greyzemic Phaeozems (Loamic)), лесной растительности и сельскохозяйственных культур. Почва была отобрана в сентябре на территории мелколистного леса ($54^{\circ}8341' \text{ N } 37^{\circ}5729' \text{ E}$) и под посевом ячменя ($54^{\circ}8240' \text{ N } 37^{\circ}5641' \text{ E}$). Из проб, отобранных в нескольких точках верхнего (0–20 см) слоя, готовили смешанные образцы целинной и пахотной почвы. Во время высушивания на открытом воздухе массу почвы просеивали через сито 2 мм, удаляя крупные фрагменты растительных остатков >2 мм. Образцы лесной растительности (опавшие листья осины, опавшие мелкие ветви деревьев диаметром <10 мм, тонкие корни деревьев диаметром <10 мм) отбирали в октябре, сельскохозяйственных культур (надземная масса и корни клевера, солома и корни ячменя) — в первой декаде сентября. Все органические материалы высушивали при температуре 65°C и измельчали до частиц 10–2 мм, просеивая через сито с диаметром отверстий 2 мм. Величины содержания

углерода и азота в органическом веществе почв и растительных остатков приведены в табл. S1. Надземная масса и корни клевера были отнесены к быстро(сильно)разлагаемым, листья осины — к умеренно(средне)разлагаемым, а солома и корни ячменя, тонкие корни и мелкие ветви деревьев — к медленно(слабо)разлагаемым [3].

Опыт 1 с инкубацией растительных остатков с почвой при разных температурах. Воздушно-сухие навески растительных остатков массой 0.1 г смешивали с 10 г сухой почвы, помещали во флаконы объемом 100 мл, добавляли дистиллированную воду до влажности почвы 30 мас. %, закрывали силиконовыми пробками и инкубировали при температуре 8 и 22°C на протяжении 278 сут. Остатки лесной растительности инкубировались с почвой из-под леса, остатки сельскохозяйственных культур — с пахотной почвой. Контролями были образцы почвы из-под леса и с пашни без растительных остатков. Постоянную влажность инкубируемых образцов поддерживали регулярным добавлением дистиллированной воды до постоянной массы. Повторность — трехкратная. За весь период инкубации произведено 43 отбора газовых проб, в которых измеряли концентрацию C—CO₂.

Опыт 2 с инкубацией растительных остатков с почвой при разных уровнях влажности почвы. Процедура подготовки опыта 2 была той же, что и для опыта 1. Флаконы с лесной и пахотной почвой с растительными остатками и без растительных остатков увлажняли до 15, 30 и 45 мас. % (приблизительно 32, 65 и 100% полной полевой влагоемкости), закрывали силиконовыми пробками и инкубировали при температуре 22°C на протяжении 249 сут. Исходные уровни влажности поддерживались на протяжении всего периода инкубации. Повторность — трехкратная. За весь период инкубации произведено 46 отборов газовых проб, в которых измеряли концентрацию C—CO₂.

Определение скорости эмиссии и кумулятивной продукции C—CO₂ инкубируемой почвой. Концентрацию C—CO₂ в газовых пробах определяли на газовом хроматографе КристалЛюкс 4000М. Первое измерение газовой фазы проводили через 3–4 ч после первого увлажнения. В течение первой недели — ежедневно, затем — три раза в неделю. В течение второго месяца инкубации измерения C—CO₂ проводили 2 раза в неделю, начиная с третьего месяца инкубации — 1 раз в 7 или 10 сут. После каждого срока отбора газовых проб флаконы с инкубируемыми образцами проветривали в течение 20 мин в вытяжном шкафу и закрывали силиконовой пробкой до следующего измерения. Кумулятивную величину продукции C—CO₂ получали прибавлением количества выделившегося углерода в каждый срок измерения к сумме за предыдущие сроки. Чистое образование C—CO₂

из растительных остатков устанавливали путем вычета C—CO₂, выделившегося на контроле из почвы без добавления остатков.

Определение эффективности разложения органического вещества почвы и растительных остатков. Эффективность разложения органического вещества устанавливалась по кумулятивному количеству C—CO₂, выделившегося на единицу массы образца, или в процентах к исходному содержанию органического углерода (C_{орг}) в соответствующем образце. Константу скорости разложения исследуемых образцов почвы и органических остатков в разные периоды инкубации и за весь исследуемый период рассчитывали по уравнению (1):

$$k = -[\ln(C_{t2}) - \ln(C_{t1})]/t, \quad (1)$$

где: k — константа скорости разложения, сут⁻¹; C_{t1} и C_{t2} — содержание углерода (% от исходного) в образце в начале и в конце наблюдений; t — продолжительность разложения, сут.

Потенциально-минерализуемое органическое вещество (C₀) в почве и растительных остатках рассчитывали по кумулятивному количеству минерализационных потерь органического вещества в виде C—CO₂, используя однокомпонентное уравнение кинетики первого порядка (2):

$$C_t = C_0(1 - \exp(-kt)), \quad (2)$$

где: C_t — сумма минерализационных потерь C—CO₂ за время t , % от исходного C_{орг}; C_0 — содержание углерода потенциально-минерализуемого органического вещества, % от C_{орг} в образце; k — константа скорости минерализации, сут⁻¹.

Температурный коэффициент разложения (Q₁₀) вычисляли по формуле Вант Гоффа (3):

$$Q_{10} = (R_2/R_1)^{10/(T_2-T_1)}, \quad (3)$$

где: R_1 — кумулятивная величина или скорость эмиссии C—CO₂ при нижнем уровне температуры T_1 (°C), R_2 — то же при верхнем уровне температуры T_2 (°C).

Влажностный коэффициент (W₁₀), показывающий изменение продукции C—CO₂ с увеличением влажности почвы на 10 мас. % [6], рассчитывали по формулам (4) и (5):

$$R_{W1+10} = R_{W1} + (R_{W2} - R_{W1}) \times 10/(W_2 - W_1), \quad (4)$$

$$W_{10} = R_{W1+10}/R_{W1}, \quad (5)$$

где: R_{W1} — кумулятивная величина или скорость эмиссии C—CO₂ при нижнем уровне влажности W_1 (мас. %); R_{W2} — то же при верхнем уровне влажности W_2 (мас. %); R_{W2} — кумулятивная величина или скорость эмиссии C—CO₂ при увеличении влажности на 10 мас. %.

Содержание общего углерода и общего азота в почве и растительных остатках определяли с помощью CNHS-анализатора (Leco 932, США). Вы-

числение биокинетических параметров минерализации C_0 и k (уравнение (2)) проводили методом нелинейной оценки программы Statistica 10. Коэффициенты уравнения (2) с уровнем значимости $P > 0.05$ отвергались. Для расчетов температурного и влажностного коэффициентов, статистического анализа данных и графической иллюстрации экспериментального материала использовали программу MS Excel. Экспериментальные данные приведены в виде средних величин и их стандартных отклонений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние температуры и влажности на динамику разложения растительных остатков в почве. В опыте 1 наиболее существенные различия в эмиссии $C-CO_2$ при разных температурах проявлялись на протяжении 1–2 недель с начала инкубации (рис. S1). При умеренной температуре $22^\circ C$ наибольшая скорость выделения CO_2 из почвы приходилась на первые трое суток с начала инкубации, после чего резко уменьшалась. При пониженной температуре ($8^\circ C$) требовалось от 3 до 7 сут, чтобы достичь самой высокой для этой температуры скорости выделения CO_2 , которая при этом была меньше, чем при $22^\circ C$. По мере адаптации микроорганизмов к существующей температуре и израсходования легкоразлагаемых субстратов размеры выделения $C-CO_2$ из почвы, инкубируемых при 8 и $22^\circ C$, выравнивались. Тем не менее, даже по истечении девяти месяцев инкубации более теплые условия стимулировали эмиссию $C-CO_2$ из почвы, особенно в вариантах с растительными остатками.

Замедленное разложение и иной вид динамики разложения при пониженной температуре хорошо иллюстрируются долей минерализационных потерь углерода на разных стадиях инкубации (рис. S2). Если при низкой температуре $8^\circ C$ за начальные 30 сут инкубации выделилось в зависимости от вида растительных остатков 18–53% от всего учтенного $C-CO_2$, то при умеренной температуре $22^\circ C$ – 21–70% соответственно. Наоборот, в течение последующих двух месяцев между 30 и 90-и сутками процент минерализационных потерь $C-CO_2$ был выше при низкой температуре, чем при умеренной (24–36 и 17–25% соответственно). На конечном этапе наблюдений между 180–276 сутками, когда разложению в основном подвергаются исходно прочные компоненты растительных остатков, процент минерализационных потерь вновь был выше при высокой температуре, за исключением видов с узким отношением C/N (листья и корни клевера).

В отличие от влияния температуры динамика выделения $C-CO_2$ при разных уровнях увлажнения была однотипной (рис. S3). При всех трех

уровнях увлажнения наблюдалось экспоненциальное уменьшение скорости эмиссии диоксида углерода с течением времени без каких-либо пиков, и чем выше была исходная влажность, тем эквивалентно больше образовывалось $C-CO_2$. На фоне трех уровней влажности более значимым фактором динамики выделения $C-CO_2$ был вид разлагаемого материала. Например, при трех испытываемых уровнях влажности за первый месяц разложения листьев осины, корней деревьев, надземной массы клевера и корней ячменя выделилось 50–52, 44–45, 64–66 и 31–32% соответственно от всего учтенного $C-CO_2$ за весь период инкубации (рис. S4). В конце инкубации между 180 и 249 сутками независимо от уровня влажности разложение этих видов растительных остатков давало соответственно 10–11, 14–15, 5–7 и 19% кумулятивной эмиссии $C-CO_2$. Таким образом, изменение температуры отражается как на динамике, так и на размерах продукции $C-CO_2$ разлагаемым органическим веществом, тогда как изменение влажности почвы – только на размерах разложения.

Эффективность минерализации органического вещества почвы и растительных остатков. В опыте 1 потенциально-минерализуемый пул органического вещества пахотной и лесной почвы составлял соответственно 2.6–6.5 и 5.5–8.0% от $C_{орг}$, остатков древесных растений – от 21 до 42%, а остатков сельскохозяйственных культур – от 31 до 72% (табл. 1). В опыте 2 с разными уровнями влажности потенциальная минерализация органического вещества почвы, остатков деревьев и сельскохозяйственных культур варьировала в пределах 3.8–9.4, 9–41 и 14–75% соответственно (табл. 2). Минерализационная способность органического вещества почвы была в среднем в 6 раз меньше, чем растительных остатков. Величины потенциальной минерализации органического вещества почвы и растительных остатков при стандартных условиях температуры ($22^\circ C$) и влажности (30 мас. %) были идентичны величинам, полученным в предыдущих исследованиях [3].

В более раннем исследовании вклад температуры в потенциальную минерализацию органического вещества трех разных почв составлял 71–86% [6]. В опыте 1 при температуре $22^\circ C$ фактическая эффективность минерализации органического вещества почвы за 278 суток была в 1.6–2.6 раза больше, чем при $8^\circ C$, древесных остатков – в 1.6–1.7 раза, растительных остатков сельскохозяйственных культур – в 1.4–1.6 раза. Минерализация растительных остатков при $22^\circ C$ теснее коррелировала с отношением C/N ($r = -0.971$, $P < 0.001$), чем при температуре $8^\circ C$ ($r = -0.941$, $P = 0.002$). Различия по эффективности разложения между разными растительными остатками достигали 39–54% от

Таблица 1. Потенциально-минерализуемое органическое вещество почвы и растительных остатков при разной температуре инкубации

Номер образца	Температура инкубации, °С	Потенциально-минерализуемый углерод (C ₀), % от добавленного	Константа скорости минерализации, сут ⁻¹
1. Почва из-под леса без растительных остатков	8	5.5 ± 0.1	0.013 ± 0.000
	22	8.0 ± 0.1	0.018 ± 0.000
2. Опавшие листья осины	8	30.0 ± 0.7	0.010 ± 0.001
	22	41.8 ± 0.3	0.017 ± 0.001
3. Опавшие мелкие ветви деревьев	8	21.8 ± 0.9	0.006 ± 0.001
	22	30.4 ± 0.7	0.007 ± 0.000
4. Тонкие корни деревьев	8	21.3 ± 1.3	0.004 ± 0.000
	22	27.0 ± 0.4	0.006 ± 0.000
5. Пахотная почва без растительных остатков	8	2.6 ± 0.2	0.010 ± 0.000
	22	6.5 ± 0.0	0.011 ± 0.001
6. Надземная масса клевера	8	37.9 ± 0.5	0.025 ± 0.002
	22	58.4 ± 0.0	0.052 ± 0.000
7. Корни клевера	8	52.2 ± 5.1	0.020 ± 0.000
	22	72.1 ± 0.4	0.055 ± 0.002
8. Солома ячменя	8	30.8 ± 0.1	0.011 ± 0.000
	22	45.5 ± 0.4	0.009 ± 0.000
9. Корни ячменя	8	31.3 ± 0.6	0.004 ± 0.000
	22	46.5 ± 4.6	0.004 ± 0.001
Среднее для почвы	8	4.1 ± 2.0	0.011 ± 0.002
	22	7.3 ± 1.0	0.014 ± 0.005
Среднее для растительных остатков	8	32.2 ± 10.5	0.011 ± 0.008
	22	46.0 ± 15.6	0.021 ± 0.022

Примечание. Константы скорости рассчитаны по формуле (2).

внесенного, а при разных температурах — 9–24% от внесенного.

По литературным данным вклад влажности почвы в потенциальную минерализацию органического вещества почвы составляет 8–18%, а эффективность разложения растительного опада в условиях засухи уменьшается на 12.7% [6, 20]. Величины минерализации и ассимиляции микробами кукурузной соломы в почве при 55% водоудерживающей способности (WHC) были на 31 и 17% соответственно выше, по сравнению с таковыми при 25% WHC [13]. В опыте 2 при влажности 15 мас. % фактическая минерализация медленно разлагаемых растительных остатков за 249 суток была в 1.5–2.0 раза меньше, чем при средней влажности 30 мас. %, а быстро- и умеренноразлагаемых остатков — в 1.1–1.3 раза. Доведение влажности с 30 до 45 мас. % способствовало увеличению минерализации медленно разлагаемых остатков в 1.2–1.3 раза, а быстроразлагаемых — только в 1.1 раза. Прирост минерализации органического веще-

ства почвы в интервалах влажности от 15 до 30 и с 30 до 45 мас. % составлял соответственно 1.2–1.4 и 1.1–1.2 раза. Минерализация растительных остатков одинаково тесно коррелировала с отношением C/N ($r = -0.980$, $P < 0.001$; $r = -0.971$, $P \leq 0.001$; $r = -0.970$, $P \leq 0.001$) при всех трех уровнях увлажнения почвы. Различия по эффективности разложения при разных уровнях влажности составляли 5–14% от внесенного, а между разными растительными остатками — 52–54% от добавленного в почву. Это свидетельствует о том, что вид и качество растительных остатков более значимый фактор их способности к минерализации, чем изменение уровня увлажнения. Органическое вещество пахотной почвы было более чувствительно к увлажнению, чем необрабатываемой почвы из-под леса.

В зависимости от вида растительных остатков и температуры инкубации константа скорости минерализации в начале разложения варьировала от 0.002 до 0.048 сут⁻¹ (время существования от 20

Таблица 2. Потенциально-минерализуемое органическое вещество почвы и растительных остатков при разной влажности инкубации

Номер образца	Влажность почвы, мас. %	Потенциально-минерализуемый углерод (C_0), % от добавленного	Константа скорости минерализации, сут ⁻¹
1. Почва из-под леса без растительных остатков	15	6.5 ± 0.1	0.016 ± 0.000
	30	8.1 ± 0.1	0.016 ± 0.000
	45	9.4 ± 0.1	0.016 ± 0.000
2. Опавшие листья осины	15	28.1 ± 0.5	0.036 ± 0.002
	30	36.3 ± 0.6	0.035 ± 0.002
	45	41.3 ± 1.0	0.039 ± 0.002
3. Опавшие мелкие ветви деревьев	15	12.4 ± 0.1	0.044 ± 0.002
	30	19.0 ± 0.1	0.038 ± 0.001
	45	24.2 ± 0.2	0.033 ± 0.001
4. Тонкие корни деревьев	15	9.0 ± 0.3	0.053 ± 0.004
	30	15.9 ± 0.2	0.038 ± 0.001
	45	21.5 ± 0.5	0.031 ± 0.001
5. Пахотная почва без растительных остатков	15	3.8 ± 0.0	0.011 ± 0.000
	30	5.5 ± 0.0	0.011 ± 0.000
	45	6.6 ± 0.0	0.011 ± 0.000
6. Надземная масса клевера	15	50.9 ± 0.1	0.060 ± 0.001
	30	57.3 ± 0.2	0.063 ± 0.001
	45	65.0 ± 0.4	0.073 ± 0.000
7. Корни клевера	15	60.1 ± 2.4	0.068 ± 0.001
	30	69.9 ± 3.0	0.070 ± 0.001
	45	75.2 ± 3.2	0.071 ± 0.001
8. Солома ячменя	15	26.6 ± 0.1	0.017 ± 0.000
	30	36.2 ± 0.2	0.017 ± 0.000
	45	42.5 ± 0.1	0.016 ± 0.000
9. Корни ячменя	15	14.3 ± 0.0	0.010 ± 0.000
	30	28.3 ± 0.2	0.009 ± 0.000
	45	36.1 ± 0.1	0.010 ± 0.000
Среднее для почвы	15	5.2 ± 1.9	0.014 ± 0.004
	30	6.8 ± 1.8	0.013 ± 0.004
	45	8.0 ± 2.0	0.013 ± 0.004
Среднее для растительных остатков	15	28.8 ± 19.8	0.041 ± 0.022
	30	37.6 ± 19.7	0.039 ± 0.022
	45	43.7 ± 19.9	0.039 ± 0.025

Примечание. Константы скорости рассчитаны по формуле (2).

до 500 сут), а в конце — от 0.0003 до 0.002 сут⁻¹ (время существования 1.4–9.1 лет) (табл. 3). Самая высокая скорость разложения была свойственна биомассе клевера, самая низкая — ветвям и корням деревьев, корням ячменя. Повышение температуры по-разному влияло на скорость разложения сильно- и слабо разлагаемых растительных остатков в течение инкубации. В течение

быстрой фазы константы скорости разложения листьев осины, надземной массы и корней клевера (сильно разлагаемые остатки) при температуре 22°C были в среднем в 3.6 раз больше, чем при температуре 8°C, а в течение медленной — в 2.2 раза. Наоборот, в первую неделю инкубации слабо разлагаемые остатки (ветви и корни деревьев, солома и корни ячменя) слабее реагировали на повы-

Таблица 3. Константы скорости разложения органического вещества почвы и растительных остатков в начале и в конце инкубации при разной температуре по формуле (1), сут⁻¹

Вариант	0–7 сут		18–276 сут	
	8°C	22°C	8°C	22°C
1. Почва из-под леса без растительных остатков	0.001	0.003	0.0001	0.0002
2. Листья осины	0.005	0.009	0.0004	0.001
3. Тонкие ветви деревьев	0.003	0.003	0.0003	0.001
4. Тонкие корни деревьев	0.002	0.002	0.0004	0.0009
5. Пахотная почва без растительных остатков	0.001	0.001	0.0001	0.0001
6. Надземная масса клевера	0.011	0.039	0.0004	0.0008
7. Корни клевера	0.011	0.048	0.0009	0.002
8. Солома ячменя	0.003	0.006	0.0006	0.002
9. Корни ячменя	0.002	0.003	0.0006	0.001

Таблица 4. Константы скорости разложения органического вещества почвы и растительных остатков в начале и в конце инкубации при разных уровнях влажности почвы по формуле (1), сут⁻¹

Вариант	15 мас. %		30 мас. %		45 мас. %	
	1	2	1	2	1	2
1. Почва из-под леса без растительных остатков	0.0015	0.0001	0.0019	0.0002	0.0022	0.0002
2. Листья осины	0.0119	0.0006	0.0154	0.0010	0.0193	0.0010
3. Тонкие ветви деревьев	0.0058	0.0004	0.0085	0.0009	0.0102	0.0009
4. Тонкие корни деревьев	0.0047	0.0004	0.0073	0.0010	0.0092	0.0010
5. Пахотная почва без растительных остатков	0.0008	0.0001	0.0011	0.0002	0.0013	0.0002
6. Надземная масса клевера	0.0382	0.0007	0.0450	0.0007	0.0564	0.0007
7. Корни клевера	0.0448	0.0009	0.0545	0.0016	0.0600	0.0016
8. Солома ячменя	0.0061	0.0008	0.0083	0.0015	0.0097	0.0015
9. Корни ячменя	0.0018	0.0005	0.0038	0.0015	0.0050	0.0015

Примечание. 1 – 0–7 сут, 2 – 180–249 сут.

шение температуры, чем на заключительном этапе. Увеличение константы скорости разложения этих остатков от повышения температуры с 8 до 22°C в начале и в конце инкубации составляло 1.4 и 2.6 раза соответственно.

Недостаточное увлажнение при 15 мас. % влажности существенно ограничивало скорость разложения растительных остатков на протяжении всего периода наблюдений (табл. 4). Увеличение влажности сопровождалось пропорциональным ростом константы скорости разложения, главным образом в течение быстрой фазы (0–7 сут). Если при 15% влажности константа скорости разложения составляла в среднем для разных видов 0.016 сут⁻¹, то при трехкратном увеличении влажности – 0.024 сут⁻¹. Наиболее заметное ускорение разложения с повышением уровня влажности проявлялось для быстроразлагаемых остатков клевера. На поздней стадии инкубации, когда остаются преимущественно устойчивые соединения,

разложение лимитируется лишь ощутимым недостатком влаги, как это имело место в варианте с 15% уровнем влажности, а при умеренной и высокой обеспеченности влагой (30 и 45 мас. % соответственно) константа скорости разложения оставалась постоянной. Согласно распространенному мнению, уменьшение количества осадков приведет в долгосрочной перспективе к увеличению содержания углерода в почве лесных экосистем из-за более низкого разложения и более высокой химической стойкости органического вещества в результате изменений в составе подстилки [12]. Однако, как показывают результаты нашего опыта, сохранившийся или накопленный в течение засухи углерод, скорее всего, будет потерян при увеличении влажности почвы.

Таким образом, влияние температуры на разложение растительных остатков контролируется соотношением легко- и труднорастворимых соединений в их составе, при этом содержание

быстро- и легкоразлагаемых компонентов выступало триггером отклика устойчивых соединений на повышение температуры. Чем меньше в растительных остатках размеры быстро- и легкоразлагаемых пулов, тем сильнее проявляется термочувствительность медленно и трудно разлагаемых компонентов. Влияние влажности на разложение проявляется по-другому, чем температуры, главным образом посредством изменения подвижности и позиционной доступности субстрата для микроорганизмов. Поэтому изменение константы скорости разложения по мере увеличения влажности было равномерным. Чем больше в растительных остатках содержалось лабильных соединений, тем быстрее проявлялся отклик на дополнительное увлажнение.

Температурный коэффициент разложения. Чувствительность деструкции и минерализации органического вещества к изменению температуры среды обычно выражают температурным коэффициентом Q_{10} [15, 19, 21, 22, 24]. Температурный коэффициент Q_{10} , рассчитанный по дыханию почвы, характеризует преимущественно видимую (apparent) температурную чувствительность органического вещества, а не внутреннюю (intrinsic) температурную чувствительность [19]. Видимая температурная чувствительность отражает отклик разложения на изменение температуры, которая может быть подавлена или скрыта защитными механизмами субстрата в почве и другими условиями окружающей среды, тогда как внутренняя чувствительность обусловлена кинетическими свойствами различных соединений в органическом материале.

Коэффициенты Q_{10} разложения основных компонентов ПОВ сильно различаются в одной и той же почве (от 1.24 до 3.45), что свидетельствует о неоднородности свойств ПОВ и различном отклике отдельных соединений ПОВ на потепление [24]. По обобщенным данным температурный коэффициент минерализации органического вещества самой почвы составляет 2.26 ± 0.41 , почвы с соломой – 2.02 ± 0.35 , соломы – 1.67 ± 0.17 [32]. Однако в одном из инкубационных опытов коэффициенты Q_{10} для трех почв с пшеничной соломой и без соломы были приблизительно одинаковыми, составляя 1.61 [5]. Для 77 образцов почв, отобранных в зональных биомах, среднее значение Q_{10} составляло 3.0 (от 2.2 до 4.6) при этом 45% вариации Q_{10} было обусловлено качеством ПОВ [25]. Метаанализ данных Q_{10} , показал, что в интервале исследуемых температур от -15 до $+55^\circ\text{C}$ первичные величины температурного коэффициента варьировали от 0.5 до 344, усредненные – от 1.2 до 174, средние для всего массива – 2.6 ± 1.2 (медиана – 2.39 при $n = 494$), нормализованные с учетом времени инкубации и температуры – 2.04 ± 1.09 (медиана – 1.85 при $n = 317$) [29]. По-

казано, что значения Q_{10} для растительного опада были достоверно ниже, чем для ПОВ, составляя соответственно 1.2–2.7 (в среднем 1.8) и 2.3–3.8 (в среднем 3.1) [21]. Чувствительность разложения к температуре была значительно выше у листового опада ($Q_{10} = 2.17$), чем у тонких корней ($Q_{10} = 1.40$) [47]. В другом исследовании, наоборот, разложение тонких корней было более чувствительно к температуре ($Q_{10} = 4.21$) по сравнению с листовым опадом ($Q_{10} = 2.36$) [9].

В нашем эксперименте температурный коэффициент Q_{10} минерализации ПОВ и растительных остатков за 178 сут инкубации составил в среднем 1.66 ± 0.41 и 1.39 ± 0.06 соответственно. Температурная чувствительность органического вещества почвы в отличие от растительных остатков контролируется не только качеством органических соединений, но и их физической защитой, создаваемой агрегацией и адсорбцией [7]. Различия по температурному коэффициенту между видами растительных остатков были не существенными. Термочувствительность растительных остатков, рассчитанная по кумулятивному количеству выделившегося $\text{C}-\text{CO}_2$ в течение инкубации, отчетливее проявлялась на ранней стадии разложения (коэффициент Q_{10} составлял в среднем 1.74), чем на поздней (Q_{10} – в среднем 1.39) (рис. 1). Подобная закономерность наблюдалась в работе [2].

Оказалось, что термочувствительность разложения на ранней стадии отчетливее проявлялась для высококачественных растительных остатков с узким соотношением C/N , чем для низкокачественных с широким соотношением C/N (рис. 2). На поздней стадии разложения зависимость температурного коэффициента от качества органического вещества была не достоверной. Полученные данные согласуются с гипотезой, что, если значения Q_{10} устанавливаются по кумулятивному количеству выделившегося CO_2 за длительный период времени, разложение не будет иметь явной температурной чувствительности из-за истощения и изменения качественного состава субстрата [26].

Согласно кинетической теории, разложение структурно сложных и более защищенных субстратов требует большей энергии активации, чем структурно простых и лабильных субстратов [11]. Поэтому температурная чувствительность разложения остатков низкого качества, как и трудноразлагаемых компонентов органического вещества, должна быть выше, чем остатков более высокого качества и легкоразлагаемых компонентов. В ряде исследований разложение лабильного пула и “нового” органического вещества положительно реагировало на температуру, но разложение устойчивого пула и “старого” органического вещества проявляло более высокую температурную чувствительность [1, 19, 26, 35]. В других исследованиях температурная чувствительность разложе-

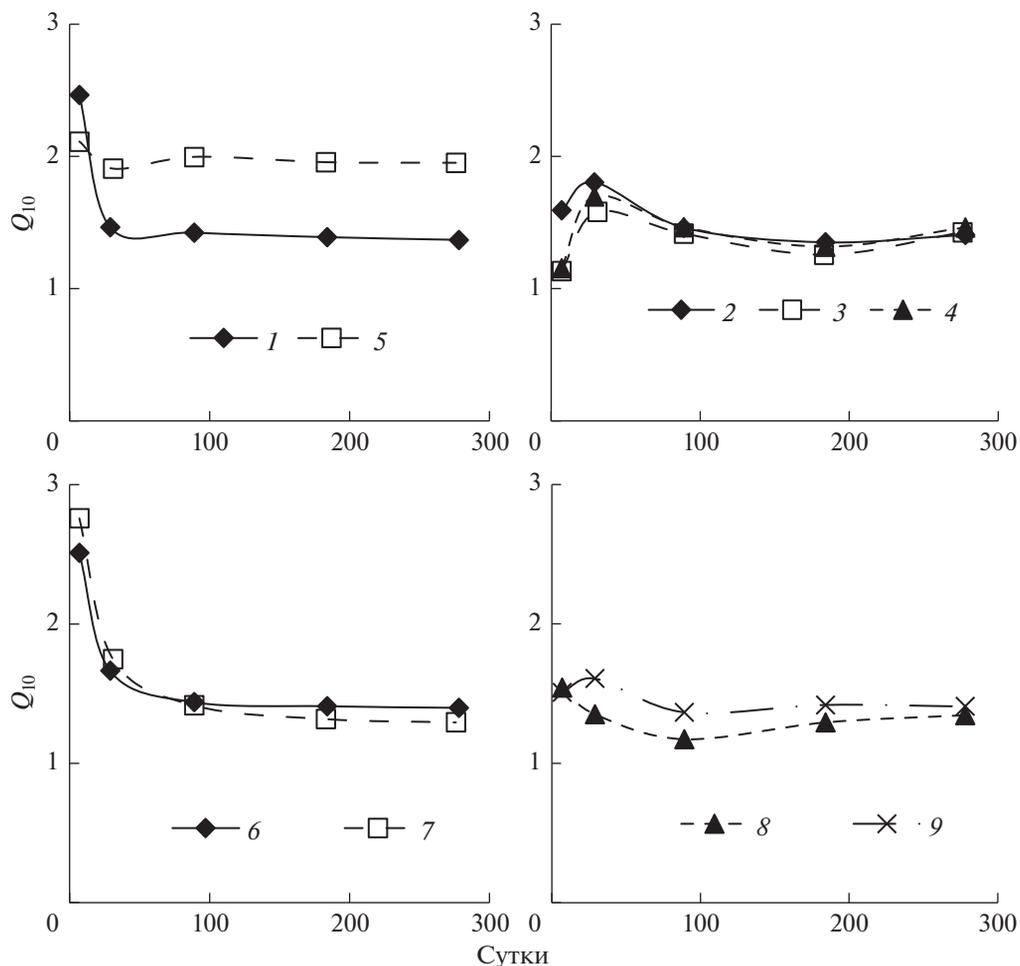


Рис. 1. Температурные коэффициенты (Q_{10}) разложения органического вещества почвы и растительных остатков в течение длительной инкубации, рассчитанные по кумулятивной продукции $C-CO_2$. Обозначения вариантов здесь и далее: 1 – почва из-под леса без растительных остатков; 2 – опавшие листья осины; 3 – опавшие мелкие ветви деревьев; 4 – тонкие корни деревьев; 5 – пахотная почва без растительных остатков; 6 – надземная масса клевера; 7 – корни клевера; 8 – солома ячменя; 9 – корни ячменя.

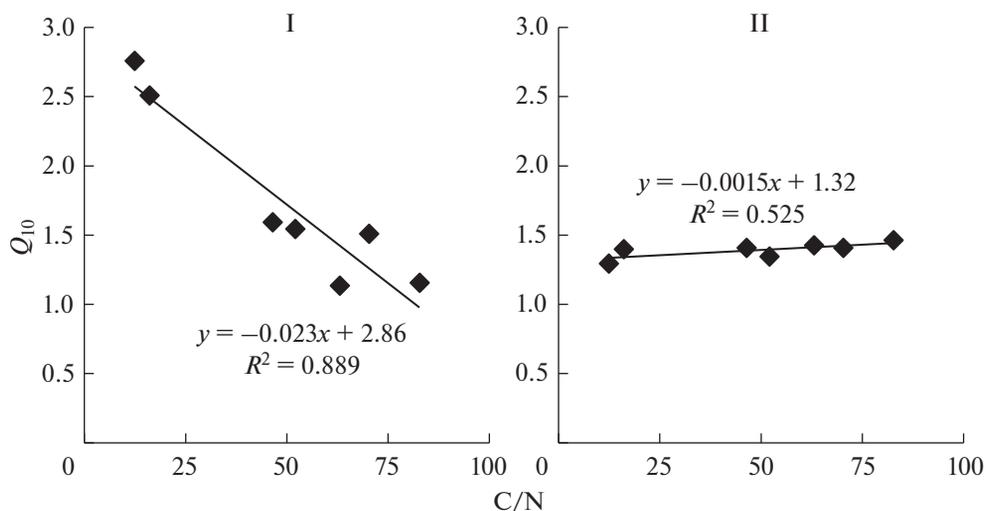


Рис. 2. Температурный коэффициент (Q_{10}) разложения растительных остатков с разным отношением C/N на ранней (I) и поздней (II) стадиях инкубации. I – 7 сут, II – 278 сут. Коэффициент Q_{10} рассчитан по кумулятивной продукции $C-CO_2$.

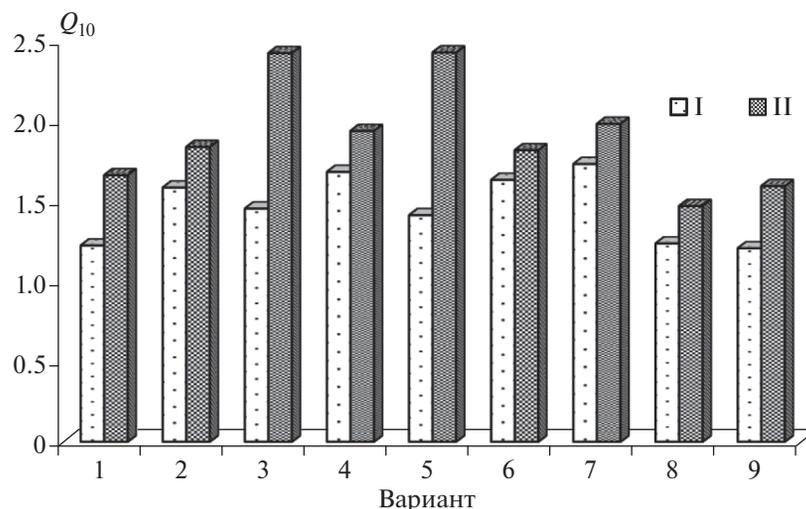


Рис. 3. Температурные коэффициенты (Q_{10}) разложения органического вещества почвы и растительных остатков, рассчитанные по скорости выделения CO_2 в начале и в конце инкубации. I – 7 сут с начала инкубации, II – 278 сут с начала инкубации.

ния быстрооборачиваемого лабильного углерода не отличалась для медленно оборачиваемого устойчивого углерода [14, 23]. Имеются также данные, что разложение лабильных, высококачественных пулов органического вещества в составе растительных остатков было более чувствительно к температуре, чем устойчивых, низкокачественных [2, 40].

Если судить по кумулятивным величинам выделения $\text{C}-\text{CO}_2$, то быстроразлагаемый (лабильный) пул органического вещества почвы и растительных остатков более термочувствителен, чем медленно разлагаемый (устойчивый) пул, а высококачественные растительные остатки более чувствительны к повышению температуры, чем низкокачественные (рис. 1). В действительности это не так и результаты нашего эксперимента не противоречат кинетической теории. Достаточно сравнить величины Q_{10} , полученные по скорости выделения $\text{C}-\text{CO}_2$ в начале инкубации, когда минерализуются быстроразлагаемые и легкодоступные соединения, и в конце инкубации, когда преобладают медленно разлагаемые и труднодоступные для микроорганизмов компоненты ПОВ или растительных остатков. Во всех вариантах температурный коэффициент образования CO_2 был выше в конце инкубации, чем в начале (рис. 3). Коэффициент Q_{10} минерализации органического вещества почвы в начале и в конце инкубации составлял 1.31 ± 0.13 и 2.04 ± 0.51 , а растительных остатков 1.50 ± 0.21 и 1.86 ± 0.31 соответственно.

Таким образом, органическое вещество демонстрирует разную термочувствительность при кратковременном и длительном влиянии повышенной температуры. Почвенные микроорганиз-

мы могут адаптироваться к повышенной температуре при длительном влиянии температуры, в результате чего температурная чувствительность разложения оказывается меньше ожидаемой или демонстрирует иные зависимости [8, 49]. Уровень влажности почвы выступает маскирующим температурную чувствительность органического вещества фактором. По мере увеличения гравиметрической влажности почвы с 10 до 25% величина Q_{10} потенциальной минерализации органического вещества трех почв уменьшалась с 2.93 до 2.61 [6].

Влажностный коэффициент разложения. По аналогии с температурным коэффициентом Q_{10} влажностный коэффициент W_{10} показывает изменение скорости и размеров минерализации органического вещества при увеличении влажности на 10 мас. % [6]. В современных исследованиях нет общепринятого способа измерения и единого показателя влажности почвы [28], поэтому в литературе встречаются единичные значения влажностных коэффициентов. В цитируемой выше работе [6] влажностные коэффициенты потенциальной минерализации органического вещества трех пахотных почв (серой лесной, чернозема оподзоленного, темно-каштановой) в диапазонах влажности 10–25 и 25–40 мас. % были равны 1.30 ± 0.18 и 1.14 ± 0.08 соответственно. Также отмечено, что легкоминерализуемая фракция (W_{10} в интервале 10–25 и 25–40 мас. % 1.36 ± 0.08 и 1.10 ± 0.13 соответственно) оказалась более влажочувствительной по сравнению с трудноминерализуемой (W_{10} 1.07 ± 0.22 и 1.00 ± 0.14 соответственно).

В другом опыте величины влажностных коэффициентов W_{10} для интервала увлажнения 10–40 мас. % за 150 сут инкубации в почвах без соло-

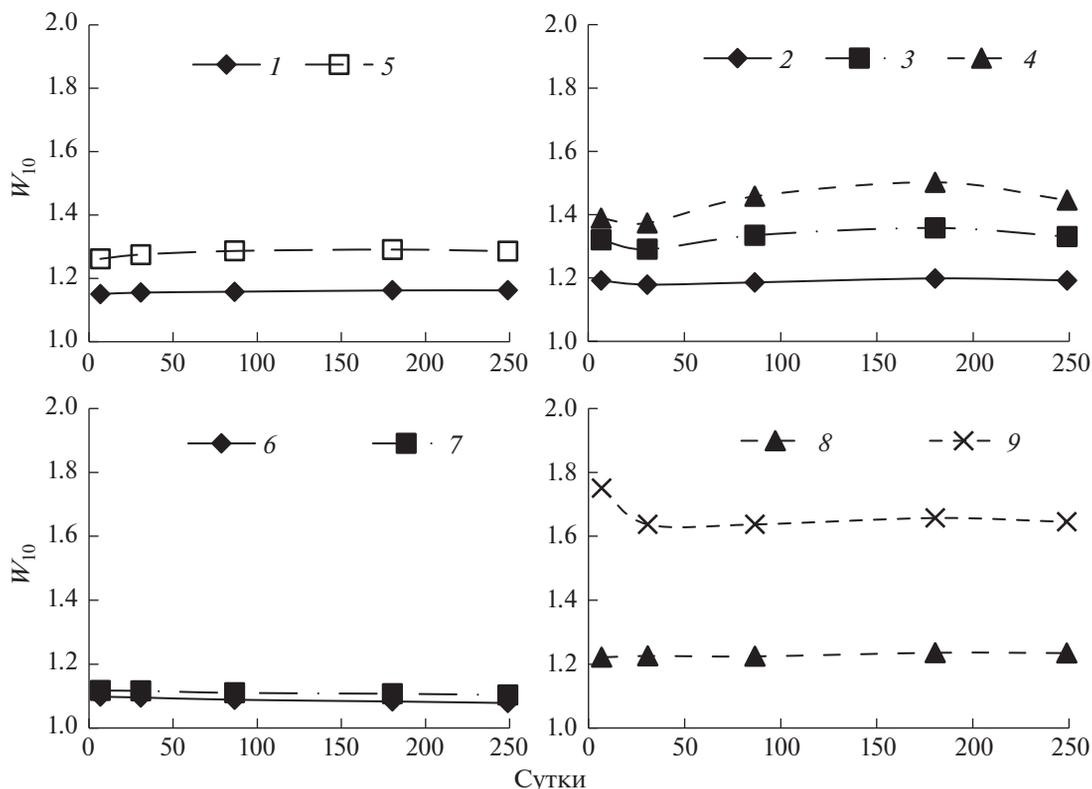


Рис. 4. Влажностные коэффициенты (W_{10}) разложения органического вещества почвы и растительных остатков в течение длительной инкубации, рассчитанные по кумулятивной продукции $C-CO_2$.

мы составили в среднем 1.15, а в почвах с соломой – 1.24, то есть для обеспечения эффективной минерализации при внесении соломы возрастала потребность в увлажнении [5]. По данным, приведенным в работе [13], были вычислены влажностные коэффициенты минерализации органического вещества почвы и кукурузной соломы при гравиметрической влажности почвы 7.1 и 15.7% (25 и 55% от водоудерживающей способности). Значения коэффициентов для почвы составили 1.41 ± 0.17 , для брутто-минерализации соломы – 1.50 ± 0.01 и нетто-минерализации соломы с вычетом прайминг-эффекта – 1.52 ± 0.00 .

В опыте 2 влажностные коэффициенты W_{10} минерализации органического вещества почвы за 249 сут инкубации в интервале гравиметрической влажности 15–30 и 30–45% составляли 1.22 ± 0.09 и 1.21 ± 0.05 соответственно, а растительных остатков – 1.29 ± 0.20 и 1.25 ± 0.13 (рис. 4). При этом W_{10} отклик быстроразлагаемых остатков (листья осины, надземная масса и корни клевера) в этих интервалах влажности равнялся 1.12 ± 0.06 и 1.13 ± 0.04 , тогда как медленно разлагаемых (ветви и корни деревьев, солома и корни ячменя) – 1.41 ± 0.18 и 1.35 ± 0.09 . В отличие от температурного коэффициента Q_{10} значения влажностного

коэффициента W_{10} практически не изменялись на протяжении инкубации (рис. 4). Например, через 30 сут величины W_{10} разложения органического вещества почвы (1.22 ± 0.09 и 1.21 ± 0.05) и растительных остатков (1.27 ± 0.20 и 1.25 ± 0.12) были практически теми же самыми, что и по истечению 249 сут. Как показано выше, температурные коэффициенты Q_{10} , вычисленные по кумулятивному количеству $C-CO_2$, искажали температурную чувствительность компонентов, разлагаемых в начале и в конце длительной инкубации, в отличие от таковых, получаемых по скорости эмиссии $C-CO_2$. Наоборот, влажностные коэффициенты, рассчитанные по скорости выделения CO_2 в начале и в конце инкубации, были фактически одинаковыми (рис. 5).

Главным фактором влагочувствительности разложения явилось качество разлагаемого материала. Для обоих интервалов влажности (15–30 и 30–45 мас. %), как в начале, так и в конце инкубации обнаруживалась прямая зависимость между отношением C/N в растительных остатках и влажностным коэффициентом (рис. 6). Органическое вещество медленно разлагаемых растительных остатков было более влагочувствительным, чем быстроразлагаемых. Следовательно, из-

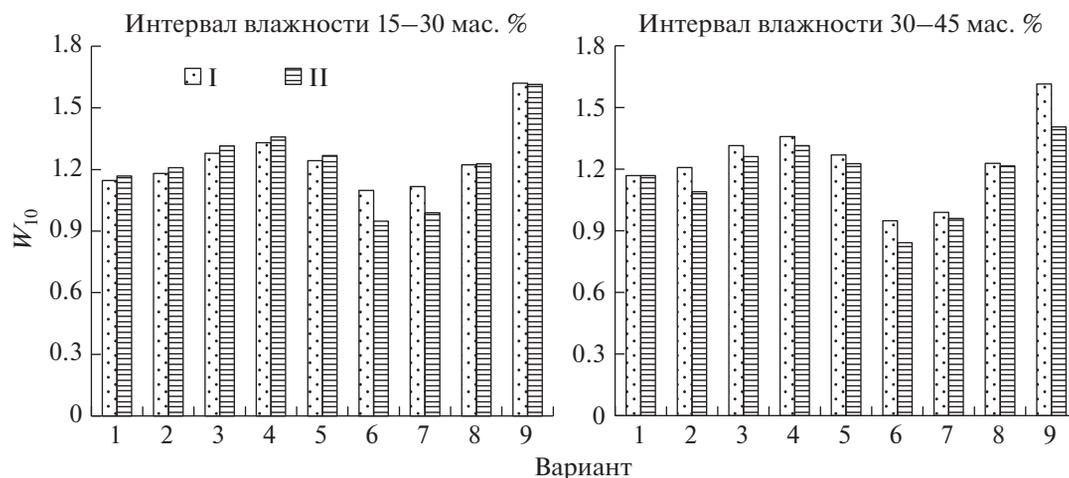


Рис. 5. Влажностные коэффициенты (W_{10}) разложения органического вещества почвы и растительных остатков, рассчитанные по скорости выделения CO_2 в начале и в конце инкубации. I – 7 сут с начала инкубации, II – 249 сут с начала инкубации.

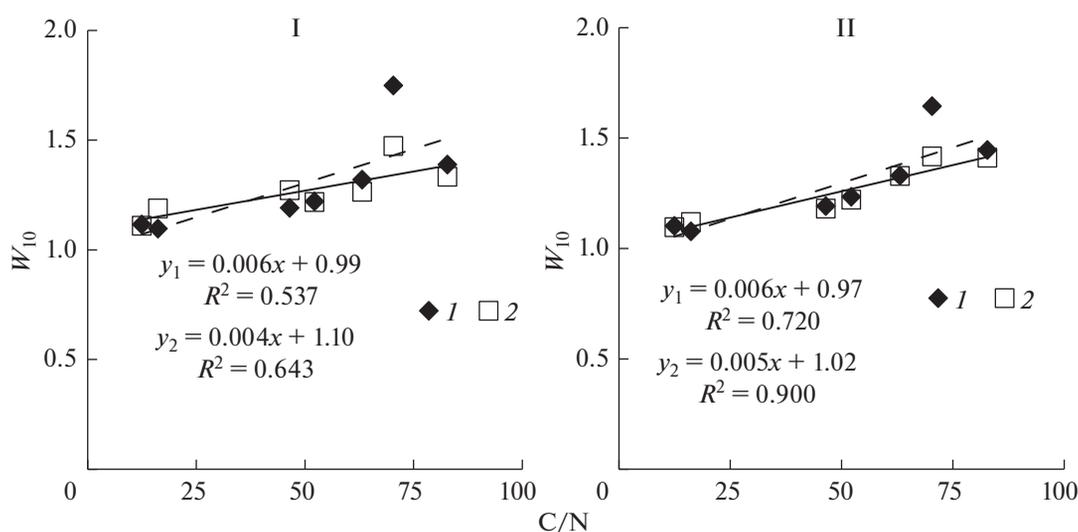


Рис. 6. Влажностный коэффициент (W_{10}) кумулятивного разложения растительных остатков с разным отношением C/N на ранней (I) и поздней (II) стадиях инкубации. I – 7 сут, II – 249 сут; 1 – интервал влажности 15–30 мас. %, 2 – интервал влажности 30–45 мас. %. Коэффициент W_{10} рассчитан по кумулятивной продукции C– CO_2 .

менение уровня влажности создает предпосылки для усиления или ослабления разложения органического вещества посредством изменения доступности субстрата и физиологической активности деструкторов, но не влияет прямо на скорость биохимических процессов, вовлеченных в разложение субстрата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Температура и влажность – главные абиотические драйверы разложения органического вещества почвы и растительных остатков. При темпе-

ратуре 8°C эффективность разложения органического вещества почвы и растительных остатков была в среднем в 2.1 и 1.6 раза меньше, чем при умеренной температуре (22°C), а при низкой влажности почвы 15 мас. % – соответственно в 1.3 и 1.4 раза меньше, чем при средней влажности 30 мас. %. Замедление разложения органического вещества при низкой температуре и недостаточной влажности почвы создает видимость секвестрации углерода в почве. Однако сохранившееся из-за неблагоприятных внешних условий потенциально-минерализуемое органическое вещество остается нестабилизированным и чув-

ствительным к увеличению температуры и влажности почвы.

Изменение температуры отражалось как на динамике, так и на размерах продукции C–CO₂ разлагаемым органическим веществом, тогда как изменение влажности почвы – только на размерах разложения. В отличие от влияния температуры динамика выделения C–CO₂ при разных уровнях увлажнения была однотипной. Качество органического вещества, то есть соотношение быстро- и медленно разлагаемых компонентов, было более значимым фактором эффективности и скорости разложения, чем уровни температуры и влажности. Минерализационная способность органического вещества почвы была в среднем в 6 раз меньше, чем растительных остатков.

Влияние температуры на разложение растительных остатков контролировалось соотношением легко- и трудноминерализуемых соединений в их составе. Чем меньше в растительных остатках быстро(легко)разлагаемых соединений, тем больше термочувствительность медленно(трудно)разлагаемого пула. Влияние влажности на разложение проявлялось посредством изменения подвижности и позиционной доступности субстрата для микроорганизмов и проявлялось равномерно в течение всей инкубации.

Температурный Q_{10} и влажностный W_{10} коэффициенты характеризуют отклик разложения органического вещества на изменение температуры и гравиметрической влажности. Температурные коэффициенты Q_{10} минерализации ПОВ и растительных остатков равнялись в среднем 1.66 ± 0.41 и 1.39 ± 0.06 соответственно, а влажностные коэффициенты W_{10} в интервалах гравиметрической влажности 15–30 и 30–45% составляли для почвы 1.22 ± 0.09 и 1.21 ± 0.05 соответственно, а для растительных остатков – 1.29 ± 0.20 и 1.25 ± 0.13 .

Расчет температурного коэффициента разложения органического вещества по кумулятивному количеству выделившегося C–CO₂ в течение инкубации, может скрадывать истинную термочувствительность, поэтому ее следует определять дискретно, в течение инкубации по фактической скорости выделения CO₂. Значения влажностного коэффициента W_{10} практически не изменялись на протяжении инкубации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Экспериментальные данные получены при поддержке Российского научного фонда, проект № 21-76-10025.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Табл. S1. Содержание углерода и азота в почве и в различных растительных остатках.

Рис. S1. Скорость эмиссии C–CO₂ из почвы с различными видами растительных остатков в начале (I) и в конце (II) инкубации при температуре 8°C (1) и 22°C (2).

Рис. S2. Кумулятивная продукция C–CO₂ разлагающимся органическим веществом почвы и растительных остатков в течение инкубации при разных температурах. 1 – 8°C, 2 – 22°C. Количество C–CO₂ продуцируемого растительными остатками рассчитано по разнице между почвой с растительными остатками и почвой без растительных остатков.

Рис. S3. Скорость эмиссии C–CO₂ из почвы с разными растительными остатками в начале (I) и в конце (II) инкубации при разных уровнях влажности. 1 – 15, 2 – 30, 3 – 45 мас. %.

Рис. S4. Кумулятивная продукция C–CO₂ разлагающимся органическим веществом почвы и растительных остатков в течение инкубации при разных уровнях влажности: а – 15, б – 30, с – 45 мас. %. Количество продуцируемого растительными остатками C–CO₂ рассчитано по разнице между почвой с растительными остатками и почвой без растительных остатков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ларионова А.А., Квиткина А.К., Евдокимов И.В., Быховец С.С., Стулин А.Ф. Влияние температуры на интенсивность разложения лабильного и устойчивого органического вещества агрочернозема // Почвоведение. 2013. № 7. С. 803–812. <https://doi.org/10.7868/S0032180X13070046>
2. Ларионова А.А., Мальцева А.Н., Лопес де Гереню В.О., Квиткина А.К., Быховец С.С., Золотарева Б.Н., Кудеяров В.Н. Влияние температуры и влажности на минерализацию и гумификацию листовного опада в модельном инкубационном эксперименте // Почвоведение. 2017. № 4. С. 438–448. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17020083>
3. Семенов В.М., Паутова Н.Б., Лебедева Т.Н., Хромычкина Д.П., Семенова Н.А., Лопес де Гереню В.О. Разложение растительных остатков и формирование активного органического вещества в почве инкубационных экспериментов // Почвоведение. 2019. № 10. С. 1172–1184. <https://doi.org/10.1134/S0032180X19100113>
4. Смагин А.В., Садовникова Н.Б., Смагина М.В., Глаголев М.В., Шевченко Е.М., Хайдапова Д.Д., Губер А.К. Моделирование динамики органического вещества почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2001. 120 с.
5. Тулина А.С. Влияние температуры, влажности и внесения соломы на динамику минерализации органического вещества и почвенные пулы углерода и азота // Агрохимия. 2019. № 3. С. 3–18. <https://doi.org/10.1134/S0002188119030141>

6. Тулина А.С., Семенов В.М. Оценка чувствительности минерализуемого пула почвенного органического вещества к изменению температуры и влажности // Почвоведение. 2015. № 8. С. 952–962. <https://doi.org/10.7868/S0032180X15080109>
7. Arevalo C.B.M., Chang S.X., Bhatti J.S., Sidders D. Mineralization Potential and Temperature Sensitivity of Soil Organic Carbon under Different Land Uses in the Parkland Region of Alberta, Canada // Soil Sci. Soc. Am. J. 2012. V. 76(1). P. 241–251. <https://doi.org/10.1016/j.sssaj.2011.01.126>
8. Blagodatskaya E., Blagodatsky S., Khomyakov N., Myachina O., Kuzyakov Y. Temperature sensitivity and enzymatic mechanisms of soil organic matter decomposition along an altitudinal gradient on Mount Kilimanjaro // Sci. Reports. 2016. V. 6. Art. No. 22240. <https://doi.org/10.1038/srep22240>
9. Bonanomi G., Idbella M., Zotti M., Santorufio L., Motti R., Maisto G., De Marco A. Decomposition and temperature sensitivity of fine root and leaf litter of 43 mediterranean species // Plant and Soil. 2021. V. 464. P. 453–465. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04974-1>
10. Bond-Lamberty B., Bailey V.L., Chen M., Gough C.M., Vargas R. Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades // Nature. 2018. V. 560. P. 80–83. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0358-x>
11. Bosatta E., Ågren G.I. Soil organic matter quality interpreted thermodynamically // Soil Biology and Biochemistry. 1999. V. 31(13). P. 1889–1891. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00105-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00105-4)
12. Campo J., Merino A. Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forest ecosystems // Global Change Biol. 2016. V. 22. P. 1942–1956. <https://doi.org/10.1111/gcb.13244>
13. Chen L., Zhang J.B., Zhao B.Z., Xin X.L., Zhou G.X., Tan J.F., Zhao J.H. Carbon mineralization and microbial attributes in straw-amended soils as affected by moisture levels // Pedosphere. 2014. V. 24. P. 167–177. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(14\)60003-5](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(14)60003-5)
14. Cisneros-Dozal L.M., Trumbore S.E., Hanson P.J. Effect of moisture on leaf litter decomposition and its contribution to soil respiration in a temperate forest // J. Geophysical Research. 2007. V. 112. Art. No. G01013. <https://doi.org/10.1029/2006JG000197>
15. Conant R.T., Ryan M.G., Ågren G.I., Birge H.E., Davidson E.A., Eliasson P.E., Evans S.E., Frey S.D., Giardina C.P., Hopkins F.M., Hyvönen R., Kirschbaum M.U.F., Lavallee J.M., Leifeld J., Parton W.J., Steinweg J.M., Wallenstein M.D., Wetterstedt J.Å.M., Bradford M.A. Temperature and soil organic matter decomposition rates – synthesis of current knowledge and a way forward // Global Change Biology. 2011. V. 17(11). P. 3392–3404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02496.x>
16. Cox P., Betts R., Jones C., Spall S.A., Totterdell I.J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model // Nature. 2000. V. 408. P. 184–187. <https://doi.org/10.1038/35041539>
17. Dalias P., Anderson J.M., Bottner P., Coûteaux M.-M. Temperature responses of carbon mineralization in conifer forest soils from different regional climates incubated under standard laboratory conditions // Global Change Biology. 2001. V. 7(2). P. 181–192. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00386.x>
18. Davidson E.A., Belk E., Boone R.D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest // Global Change Biology. 1998. V. 4. P. 217–227. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00128.x>
19. Davidson E.A., Janssens I.A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // Nature. 2006. V. 440. P. 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
20. Deng L., Peng C., Kim D.-G., Li J., Liu Y., Hai X., Liu Q., Huang C., Shangguan Z., Kuzyakov Y. Drought effects on soil carbon and nitrogen dynamics in global natural ecosystems // Earth-Science Reviews. 2021. V. 214. Art. No. 103501. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103501>
21. Erhagen B., Öquist M., Sparman T., Haei M., Ilstedt U., Hedenström M., Schleucher J., Nilsson M.B. Temperature response of litter and soil organic matter decomposition is determined by chemical composition of organic material // Global Change Biology. 2013. V. 19(12). P. 3858–3871. <https://doi.org/10.1111/gcb.12342>
22. Fang C., Moncrieff J.B. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature // Soil Biol. Biochem. 2001. V. 33(2). P. 155–165. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00125-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00125-5)
23. Fang C., Smith P., Moncrieff J.B., Smith J.U. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature // Nature. 2005. V. 433. P. 57–59. <https://doi.org/10.1038/nature03138>
24. Feng X., Simpson M.J. Temperature responses of individual soil organic matter components // J. Geophysical Res. 2008. V. 113. Art. No. G03036. <https://doi.org/10.1029/2008JG000743>
25. Fierer N., Colman B.P., Schimel J.P., Jackson R.B. Predicting the temperature dependence of microbial respiration in soil: A continental-scale analysis // Global Biogeochem. Cycles. 2006. V. 20(3). GB3026. <https://doi.org/10.1029/2005GB002644>
26. Fierer N., Craine J.M., McLaughlan K., Schime I. J.P. Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition // Ecology. 2005. V. 86(2). P. 320–326. <https://doi.org/10.1890/04-1254>
27. Frey S.D., Lee J., Mellilo J.M., Six J. The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate // Nature Climate Change. 2013. V. 3. P. 395–398. <https://doi.org/10.1038/nclimate1796>
28. Ghezzehei T.A., Sulman B., Arnold C.L., Bogie N.A., Berhe A.A. On the role of soil water retention characteristic on aerobic microbial respiration // Biogeoscienc-

- es. 2019. V. 16(6). P. 1187–1209.
<https://doi.org/10.5194/bg-16-1187-2019>
29. *Hamdi S., Moyano F., Sall S., Bernoux M., Chevallier T.* Synthesis analysis of the temperature sensitivity of soil respiration from laboratory studies in relation to incubation methods and soil conditions // *Soil Biology and Biochem.* 2013. V. 58. P. 115–126.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.012>
 30. *Hueso S., Hernández T., García C.* Resistance and resilience of the soil microbial biomass to severe drought in semiarid soils: The importance of organic amendments // *Appl. Soil Ecol.* 2011. V. 50. P. 27–36.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.07.014>
 31. *Iizumi T., Wagai R.* Leveraging drought risk reduction for sustainable food, soil and climate via soil organic carbon sequestration // *Sci. Reports.* 2019. V. 9. Art. No 19744.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-55835-y>
 32. *Kätterer T., Reichstein M., Andrén O., Lomander A.* Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analyzed with different models // *Biology and Fertility Soils.* 1998. V. 27. P. 258–262.
<https://doi.org/10.1007/s003740050430>
 33. *Kirschbaum M.U.F.* The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage // *Soil Biol. and Biochem.* 1995. V. 27(6). P. 753–760.
[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00242-S](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00242-S)
 34. *Kirschbaum M.U.F.* Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? // *Biogeochemistry.* 2000. V. 48. P. 21–51.
<https://doi.org/10.1023/A:1006238902976>
 35. *Knorr W., Prentice I.C., House J.I., Holland E.A.* Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming // *Nature.* 2005. V. 433. P. 298–301.
<https://doi.org/10.1038/nature03226>
 36. *Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Galibina N., Kapitsa E., Shorohova E.* Coupled effect of temperature and mineral additions facilitates decay of aspen bark // *Geoderma.* 2018. V. 316. P. 27–37.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.12.014>
 37. *Kutlu T., Guber A.K., Rivers M.L., Kravchenko A.N.* Moisture absorption by plant residue in soil // *Geoderma.* 2018. V. 316. P. 47–55.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.11.043>
 38. *Leifeld J., von Lützow M.* Chemical and microbial activation energies of soil organic matter decomposition // *Biology and Fertility Soils.* 2014. V. 50. P. 147–153.
<https://doi.org/10.1007/s00374-013-0822-6>
 39. *Lloyd J., Taylor J.A.* On the temperature dependence of soil respiration // *Functional Ecology.* 1994. V. 8(3). P. 315–323.
<https://doi.org/10.2307/2389824>
 40. *Melillo J.M., Steudler P.A., Aber J.D., Newkirk K., Lux H., Bowles F.P., Catricala C., Magill A., Ahrens T., Morrisseau S.* Soil Warming and Carbon-Cycle Feedbacks to the Climate System // *Science.* 2002. V. 298(5601). P. 2173–2176.
<https://doi.org/10.1126/science.1074153>
 41. *Moyano F.E., Manzoni S., Chenu C.* Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: An exploration of processes and models // *Soil Biology and Biochem.* 2013. V. 59. P. 72–85.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.01.002>
 42. *Petraglia A., Cacciatori C., Chelli S., Fenu G., Calderisi G., Gargano D., Abeli T., Orsenigo S., Carbognani M.* Litter decomposition: effects of temperature driven by soil moisture and vegetation type // *Plant and Soil.* 2019. V. 435. P. 187–200.
<https://doi.org/10.1007/s11104-018-3889-x>
 43. *Reichstein M., Subke J.-A., Angeli A.C., Tenhunen J.D.* Does the temperature sensitivity of decomposition of soil organic matter depend upon water content, soil horizon, or incubation time? // *Global Change Biology.* 2005. V. 11. P. 1754–1767.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01010.x>
 44. *Rousk J., Smith A.R., Jones D.L.* Investigating the long-term legacy of drought and warming on the soil microbial community across five European shrubland ecosystems // *Global Change Biology.* 2013. V. 9(12). P. 3872–3884.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12338>
 45. *Schimel J.P.* Life in dry soils: Effects of drought on soil microbial communities and processes // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 2018. V. 49. P. 409–432.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062614>
 46. *Sierra C.A., Malghani S., Loescher H.W.* Interactions among temperature, moisture, and oxygen concentrations in controlling decomposition rates in a boreal forest soil // *Biogeosciences.* 2017. V. 14. P. 703–710.
<https://doi.org/10.5194/bg-14-703-2017>
 47. *Song S., Hu X., Zhu J., Zheng T., Zhang F., Ji C., Zhu J.* The decomposition rates of leaf litter and fine root and their temperature sensitivities are influenced differently by biotic factors // *Plant and Soil.* 2021. V. 461. P. 603–616.
<https://doi.org/10.1007/s11104-021-04855-7>
 48. *Vicca S., Bahn M., Estiarte M., van Loon E.E., Vargas R., Alberti G., Ambus P., Arain M.A., Beier C., Bentley L.P., Borken W., Buchmann N., Collins S.L., de Dato G., Dukes J.S., Escobar C., Fay P., Guidolotti G., Hanson P.J., Kahmen A., Kröel-Dulay G., Ladreiter-Knauss T. et al.* Can current moisture responses predict soil CO₂ efflux under altered precipitation regimes? A synthesis of manipulation experiments // *Biogeosciences.* 2014. V. 11. P. 2991–3013.
<https://doi.org/10.5194/bg-11-2991-2014>
 49. *von Lützow M., Kögel-Knabner I.* Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition – what do we know? // *Biology and Fertility Soils.* 2009. V. 46. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1007/s00374-009-0413-8>
 50. *Zhou X.H., Zhou L.Y., Nie Y.Y., Fu Y.L., Du Z.G., Shao J.J., Zheng Z.M., Wang X.H.* Similar responses of soil carbon storage to drought and irrigation in terrestrial ecosystems but with contrasting mechanisms: a meta-analysis // *Agric. Ecosyst. and Environ.* 2016. V. 228. P. 70–81.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.04.030>

Dependence of Soil Organic Matter and Plant Residues Decomposition on Temperature and Moisture in Long-Term Incubation Experiments

V. M. Semenov^{1, *}, T. N. Lebedeva¹, N. B. Zinyakova¹, D. P. Khromykhina¹, D. A. Sokolov¹,
V. O. Lopes de Gerenyu¹, I. K. Kravchenko², H. Li³, and M. V. Semenov⁴

¹ *Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, 142290 Russia*

² *Winogradsky Institute of Microbiology, Research Center of Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

³ *Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang, 110016 China*

⁴ *Dokuchaev Soil Science Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

*e-mail: v.m.semenov@mail.ru

Temperature and moisture are the main external factors controlling the decomposition and mineralization of organic matter in the soil. The effect of temperature (8 and 22°C) and moisture (15, 30, and 45 mass %) of gray forest soil (Luvic Retic Greyzemc Phaeozems (Loamic)) on the decomposition of tree residues (leaves, small twigs, thin roots) and agricultural plants (clover aboveground mass and roots, barley straw and roots) was studied in two long-term experiments. Coarsely crushed (10–2 mm) plant residues were added to the soil in dry form in an amount of 1% of the soil mass. The decomposition of soil organic matter and plant residues were assessed by the quantification of C–CO₂ emitted from the soil. The efficiency and rate of soil organic matter and plant residues decomposition depended more on the type of decomposed material than on the temperature and moisture levels. The predominant decomposition of easily decomposable components hid the temperature response of stable compounds and low-quality plant residues. The slowly decomposable plant residues were more sensitive to soil wetting. Temperature coefficients Q_{10} of soil organic matter and plant residues mineralization were on average 1.66 ± 0.41 and 1.39 ± 0.06 , respectively. Moisture coefficients W_{10} in the gravimetric moisture intervals of 15–30 and 30–45% were 1.22 ± 0.09 and 1.21 ± 0.05 for soil, and 1.29 ± 0.20 and 1.25 ± 0.13 for plant residues, respectively.

Keywords: organic carbon, mineralization, carbon dioxide, temperature coefficient Q_{10} , moisture coefficient W_{10}