

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологий

Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____ В.А. Каратасюк

« _____ » _____ 2018 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

03.03.02 Физика

03.03.02.07 Биохимическая физика

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ТЕМПЕРАТУРНУЮ
ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
ПОЧВ

Руководитель _____

д.б.н., профессор, зав. кафедрой

биофизики ИФБиБТ СФУ,

В.А. Кратасюк

Научный консультант _____

с.н.с. лаборатории биогеохимических

циклов в лесных экосистемах ИЛ СО РАН,

д.б.н. , профессор РАН, О.В. Меняйло

Выпускник _____

М.С.Громова

Красноярск 2018

Реферат

Выпускная квалификационная работа по теме «Влияние экологических факторов на температурную чувствительность минерализации органического вещества почв» содержит 42 страницы текстового документа, 42 использованных источника.

ЭМИССИЯ CO₂, ПОЧВЕННОЕ ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО, ГЛОБАЛЬНОЕ ПОТЕПЛЕНИЕ, МИНЕРАЛИЗАЦИЯ УГЛЕРОДА, ПОЧВА, АЗОТ, УГЛЕРОД, МОДЕЛЬ, ЭКОЛОГИЯ.

Объект исследования – почвы Академгородка и Емельяновского района Красноярского края.

Цель исследования: выявить влияние некоторых экологических факторов на температурную чувствительность (Q_{10}) C-минерализации в различных почвенных горизонтах двух контрастных экосистем (лес, поляна). В результате проведения исследования подтверждено, что Q_{10} минерализации органического вещества почв выше при низких диапазонах температур, а в высоких диапазонах уменьшается. Показано, что добавление углерода уменьшает Q_{10} C-минерализации, наиболее четко этот эффект виден в низких диапазонах температур. Повышение влажности почв уменьшает Q_{10} C-минерализации. Обнаружено, что Q_{10} C-минерализации зависит от типа экосистемы- в сосновом лесу значения больше. Также установлено увеличение значений Q_{10} минерализации углерода с увеличением глубины почвенного горизонта. Выявлено, что внесение углерода уменьшает Q_{10} C-минерализации с тенденцией увеличения эффекта при увеличении глубины почвенного горизонта. Обнаружен эффект увеличения Q_{10} C-минерализации от вносимого азота вне зависимости от других рассмотренных факторов.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
1. Литературный обзор.....	6
1.1 Почвенное органическое вещество.....	6
1.1.1 Определение, состав и содержание почвенного органического вещества.....	6
1.1.2 Трансформация почвенного органического вещества.....	9
1.1.3 Роль лигнина в разложении почвенного органического вещества.....	12
1.1.4 Функции почвенного органического вещества.....	15
1.1.5 Факторы, контролирующие разложение органического вещества.....	17
1.1.6 Уравнение Аррениуса, энергия активации.....	18
1.1.7 Доступность субстрата. Кинетика Михаэлис- Ментен.....	19
1.2 Роль азота в регуляции цикла углерода.....	20
2. Объекты и методы исследования.....	23
3. Результаты и обсуждения.....	29
Заключение.....	36
Список сокращений.....	37
Список использованных источников.....	38

Введение

В наземной экосистеме углерод поглощается путем фотосинтеза растениями и возвращается в атмосферу тремя основными путями: микробным дыханием, дыханием растений и разложением их биомассы (листовой опад, старение корней). Однако часть углерода хранится в почве и потенциально уязвима для выброса в атмосферу.

Почва выступает главным источником CO₂ в атмосфере, влияющим на глобальное изменение климата. Количество, выделяемого почвами углекислого газа в десять раз превышает количество CO₂, образующегося за счет сжигания всего ископаемого топлива. Повышение температуры из-за накопления в атмосфере CO₂ приводит к увеличению скорости дыхания микроорганизмов, ускорению эмиссии CO₂, что увеличивает положительный обратный отклик экосистем на глобальное потепление. Для оценки взаимодействия эмиссии двуокиси углерода из почвы в атмосферу и потепления климата используют коэффициент температурной чувствительности Q_{10} , показывающий во сколько раз скорость реакции возрастает с повышением температуры на 10 градусов [1]. Основные трудности разработки модели глобального цикла углерода заключаются в неучтенных или недостаточно представленных подземных процессах, которые влияют на цикл углерода, так же сами процессы очень сложны и изменчивы как в зависимости от экосистемы, так и от времени [2]. Несмотря на многочисленные исследования, понимание механизмов температурной чувствительности минерализации органического вещества почв до сих пор не сложилось.

Объяснить высокую вариацию отклика C-минерализации на повышение температуры сложно, так как различные органические компоненты проявляют широкий спектр кинетических свойств, определяющих характерную им температурную чувствительность разложения. Так же методы извлечения почвенного органического вещества из почвы для изучения и построения

моделей его минерализации очень сложны и не обеспечивают полного разделения органических и минеральных веществ, да и сами процессы экстракции могут трансформировать комплексы почвенного органического вещества [2]. Кроме того, некоторые экологические условия могут скрыть температурную чувствительность разложения субстрата, что приводит к уменьшению наблюдаемой "видимой" температурной чувствительности, а также эти факторы могут, сами по себе, быть чувствительными к температуре [1].

Целью настоящей работы является выявить влияние некоторых экологических факторов на температурную чувствительность (Q_{10}) C-минерализации в различных почвенных горизонтах двух контрастных экосистем (лес, поляна).

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Разработать новую методологию экспресс оценки Q_{10} C-минерализации в почвах путем понижения, а не повышения температуры;
2. Установить влияние стехиометрии органического вещества и влажности почв на Q_{10} C-минерализации, путем добавления углерода и воды;
3. Определить влияние типов экосистем и горизонта почв на значения Q_{10} C-минерализации;
4. Выявить влияние добавления углерода и азота (совместно и раздельно) на Q_{10} C-минерализации в зависимости от типов экосистемы и глубины горизонта.

1. Литературный обзор

1.1 Почвенное органическое вещество

1.1.1 Определение, состав и содержание почвенного органического вещества

Важнейшей составляющей частью почвы является органическое вещество, которое представляет собой сложное сочетание растительных и животных остатков, находящихся на различных стадиях разложения, и специфических почвенных органических веществ, называемых гумусом [3].

Под разложением понимается распад органических веществ до небольших органических и неорганических молекул путем деполимеризации и окислительных реакций, осуществляемых микроорганизмами.

Органическое вещество является основой плодородия почв, оно служит своеобразным резервом необходимых растениям питательных веществ, оказывает большое влияние на структуру почвы, является источником энергии для многих полезных микроорганизмов. За счет разложения органического вещества почвы в приземный слой воздуха выделяется углекислый газ, который используется растением для создания урожая при достаточном освещении, влажности и температуре воздуха и почвы.

Различают следующие формы нахождения органического вещества в почве [4]:

1. Неразложившиеся или слаборазложившиеся остатки преимущественно растительного происхождения, буроокрашенные. Образуют лесную подстилку, степной войлок, торфяные горизонты. Это так называемый грубый гумус, или мор.

2. Остатки в стадии глубокого разложения, образующие рыхлую темно-бурую или черную массу, под микроскопом – полуразложившиеся остатки. Эта форма получила название модер (труха).

3. Специфические органические образования, представляющие собой собственно гумус, составляющие 85–90% от органического вещества почвы. Это – муллевая форма.

Основным источником первичного органического вещества, поступающего в почву под естественной растительностью, являются остатки растений. Растительные остатки разделяют на три группы [5]: 1 - пожнивные остатки растений; 2 - листостебельные; 3 - корневые. Пожнивные остатки представлены стерней злаков, частями стеблей, листьев и всех других надземных частей растений, которые остаются в поле после уборки урожая. Листостебельные части растений включают корневища, столоны картофеля, корневые шейки клевера, люцерны и других трав, остатки клубней, корнеплодов, луковиц. Корневые остатки растений представлены корнями выращиваемой культуры, сохранившимися живыми к моменту уборки, а также корнями, отмершими к моменту уборки.

При отмирании живых организмов на поверхности или в толще почвы система органических соединений подвергается сложным процессам трансформации, превращаясь в новые, уже неживые формы накопления органических веществ в биосфере. При отмирании живых организмов в почву поступает масса различных соединений, таких как углеводы, лигнин и дубильные вещества, поступающие из растительных остатков, из хвои поступают воск и смолы, тормозящие процессы разложения почвенного органического вещества (ПОВ), азотосодержащие компоненты (в основном белки из остатков бобовых растений). Остатки микроорганизмов существенно отличаются по составу органических веществ от остатков растительного происхождения: в составе доминируют белки и нуклеиновые кислоты, а также

отсутствует лигнин, что обуславливает наиболее интенсивную трансформацию этих остатков в почве. Не менее специфичен и состав остатков почвенной фауны: наряду с белками и углеводами в них содержатся хитин, липиды, а также нуклеиновые кислоты и нуклеотиды [6].

Соотношение между различными группами органических соединений, образующих биомассу растительных, микробных и животных остатков, конечно, варьирует, что предопределяет различную скорость их трансформации в почве [6].

Почвенное органическое вещество различается по почвенному профилю. Упрощенно можно выделить три слоя пространственно и функционально различающихся друг с другом: 1) слой подстилки, 2) верхний слой почвы и 3) нижний слой почвы. В слой подстилки входит лиственный опад и другие поверхностные материалы, которые не считаются ПОВ, пока они не начнут разлагаться. Внутри этого слоя наблюдается высокая концентрация мезофауны (дождевых червей, насекомых, нематод и т. д.), которые физически и химически начинают процесс разложения. Далее следует верхний слой почвы, он имеет самую высокую концентрацию органического вещества и микроорганизмов на грамм почвы и, следовательно, это зона высокой биологической активности. Нижний слой почвы, который достигает реголита, может содержать столько органического вещества, как верхний слой почвы, но оно распределяется на большем объеме минеральной почвы и обладает большой стойкостью. Таким образом, глубинные ПОВ представляют собой долгосрочную часть почвенного пула С в наземных экосистемах [2].

Почвенное органическое вещество на экосистемном уровне - функция шести факторов почвообразования (климат, рельеф, подстилающие горные породы, растения и другие живые организмы, время, деятельность человека), а на молекулярном уровне - продукт деятельности микроорганизмов.

Микробная биомасса вследствие непрерывности ее роста и отмирания представляет собой транзитно-метаболический пул почвенного органического вещества. Все соединения, содержащиеся в растительных остатках, в том числе и лигнин, находятся в составе почвенного органического вещества в преобразованной микроорганизмами. Содержание органического вещества в почве является результирующей между поступлением в почву органического материала и его потерями вследствие минерализации, вымывания, эрозии и механической дефляции почвообрабатывающими орудиями. Немаловажное значение имеют климатические условия, структура ландшафта, системы земледелия с соответствующими способами обработки почвы, физико-химические и биологические свойства почвы, влияющие на количество и качество поступающего свежего органического материала, скорость его разложения и минерализации, процессы стабилизации промежуточных и конечных продуктов разложения органического вещества [7].

1.1.2 Трансформация почвенного органического вещества

Превращение органических остатков в гумус – сложный биохимический процесс, совершающийся в почве при непосредственном участии микроорганизмов, животных, кислорода воздуха и воды. В этом процессе главная и решающая роль принадлежит микроорганизмам, которые участвуют во всех этапах образования гумуса, чему способствует огромная населенность почв микрофлорой. Животные, населяющие почву, тоже активно участвуют в превращении органических остатков в гумус. Насекомые и их личинки, дождевые черви измельчают и перетирают растительные остатки, перемешивают их с почвой, заглатывают, перерабатывают и выбрасывают неиспользованную часть в виде экскрементов в толщу почвы [3].

Конечный этап разложения органических веществ гетеротрофными микроорганизмами, включающий в себя окислительно-восстановительные превращения органических соединений в неорганические называется минерализацией. Энергия ОН-связей и содержащиеся в органическом веществе химические элементы служат микроорганизмам источниками энергии и питания, обеспечивая их рост и жизнедеятельность. Основными продуктами минерализации органических веществ являются газообразные оксиды углерода, азота, серы, а также аммоний, нитраты, фосфаты и другие соединения. При восстановительных условиях среды главными продуктами минерализации выступают метан и сероводород. Чем доступнее микроорганизмам субстрат, тем активнее идут его разложение и минерализация, тем больше прирост биомассы, выше микробное дыхание и больше продуцируется С-СО₂. Поэтому величина С-СО₂ одновременно характеризует и минерализующую активность микроорганизмов, и минерализационную способность самого органического субстрата [7].

Образовавшиеся неорганические вещества используются растениями как элементы питания. Скорость процессов разложения и минерализации различных соединений неодинакова. Особо быстро минерализуются растворимые сахара, крахмал; достаточно хорошо разлагаются белки, гемицеллюлозы и целлюлоза; устойчивыми к разложению оказываются лигнин, смолы, воска. Оставшиеся продукты разложения потребляются гетеротрофными микроорганизмами для синтеза вторичных белков, жиров, углеводов, необходимых новому поколению микроорганизмов. После отмирания нового поколения остатки снова подвергаются процессу разложения.

Процесс временного удержания органического вещества в микробной клетке называется микробным синтезом. Часть продуктов разложения превращается в специфические сложные высокомолекулярные вещества – гумусовые вещества. Совокупность сложных биохимических и физико-

химических процессов превращения органического вещества, в результате которых образуется специфическое органическое вещество почвы – гумус, называется гумификацией. Все три процесса (синтез, разложение и минерализация) идут в почве одновременно и взаимосвязаны друг с другом. Трансформация органического вещества происходит при участии ферментов, выделяемых микроорганизмами, корнями растений, под влиянием которых осуществляются биохимические реакции гидролиза, окисления, восстановления, брожения и т.д. и образуется гумус.

Согласно работе Александровой Л. Н. [6] гуминовые кислоты являются основным источником минерализуемого органического вещества и главным агентом образования органо-минеральных комплексов. Гумусообразование происходит в несколько этапов: 1) быстрая минерализация органических материалов, 2) новообразование гумусовых кислот, 3) их дальнейшая гумификация и консервация, и 4) постепенное медленное разрушение. Согласно этой схеме, образующиеся гумусовые кислоты (гуминовые кислоты и фульвокислоты) участвуют в солеобразовании, подвергаются осаждению, сорбции, дальнейшему окислению и расщеплению с характерным усилением ароматизации, приводящим к разрыву кольца на конечном этапе.

Согласно Д.С. Орлову [8] существует пять правил гумусообразования. Правило первое - направление процесса гумификации обусловлено отбором наиболее устойчивых в данной биотермодинамической обстановке органических веществ и их соединений с минеральными компонентами. Второе правило - глубина гумификации, или степень превращения растительных остатков в гуминовые кислоты, зависит от кинетики процесса, скорость и объем гумификации пропорциональны уровню биологической активности почвы. Третье правило указывает на связь глубины гумификации, выражаемой отношением $C_{гк} : C_{фк}$ ($C_{гк}$ – концентрация гумусовых кислот, $C_{фк}$ – концентрация фульвокилот), с продолжительностью периода биологической активности. Четвертое правило вытекает из функциональной зависимости глубины

гумификации от химического и минералогического составов почв и степени их гидроморфизма. Согласно пятому правилу, групповой и фракционный составы почвенного гумуса могут формироваться независимо.

Таким образом, как по способу своего образования, так и по своей природе гуминовые вещества представляют собой характерные для почв соединения, наличие которых отличает гумус от неизмененного органического вещества растений, животных и микроорганизмов [7].

1.1.3 Роль лигнина в разложении почвенного органического вещества

Одним из главных нерешенных вопросов определения скорости разложения ПОВ является выявление ключевых факторов, влияющих на процесс, таких как климат, видовой состав микроорганизмов и состав опада. Для скорости разложения органического вещества показано, что среди особенностей биохимического состава наиболее важное значение имеют: содержание лигнина как наиболее медленно разлагающегося в природе материала растительных тканей и практически не разлагающегося в чистом виде микроорганизмами, в отсутствие углеводов в качестве источников энергии [9]; содержание нерастворимых полимеризованных углеводов (целлюлозы и гемицеллюлозы), в большой степени подверженных разложению (в чистом виде); содержание растворимых органических углеводов, легко вымываемых и минерализующих с очень высокой скоростью [10]. Все эти вещества имеют различную энергию активации, скорость разложения закономерно убывает во времени и на поздних стадиях разложения определяется фактически скоростью разложения лигнина, поскольку его доля в течение деструкции может увеличиваться в два и более раз [11]. Более того, часть целлюлозных компонентов может образовывать комплексы с лигнином, поэтому их

разложение на поздних стадиях также определяется скоростью минерализации лигнина [10].

Лигнин-ароматическая часть древесины, не способная к гидролизу минеральными кислотами [12], входит в состав почти всех наземных растений и по распространенности среди природных высокомолекулярных соединений уступает только полисахаридам [10]. Лигнин расположен в клеточных стенках и межклеточном пространстве растений и скрепляет целлюлозные волокна, определяя тем самым механическую прочность стволов и стеблей [10]. Лигнифицированные клеточные стенки можно сравнить с железобетоном, где лигнин – это бетон, а фибриллы целлюлозы выполняют роль арматурных прутьев [10].

Molloy L.F. et al. [13] показали, что в американских прериях лигнин наряду с полисахаридами является доминирующей составной частью в травянистой подстилке и корневых остатках. Как только микроорганизмы разлагают лабильную часть подстилки, содержание лигнина в подстилке оказывает влияние на их трансформацию [14]. Лигнин сокращается, прежде всего, тогда, когда одновременно в качестве источника углерода служат другие субстраты [9]. Поэтому для деструкции лигнина будет решающим, когда в распоряжении микроорганизмов имеются легко разлагаемые источники углерода, такие как полисахариды.

Деструкция лигнина, как и разложение и синтез ПОВ в целом, - процесс трансформации органических остатков на и внутри минерального профиля до более простых органических веществ, вплоть до продуктов полной минерализации [15].

Деструкция лигнина зависит от среднегодовых осадков и среднегодовой температуры [16]. При изменении отношения среднегодовых осадков к среднегодовой температуре содержание сахаров в органическом веществе верхних горизонтов прямо пропорционально меняется [17,18], в нижних горизонтах(50-60см) при низких значениях отношения осадки/испарение

сохраняется относительная влажность и микроорганизмы могут минерализовать сахара за более длительный промежуток времени, чем в верхних горизонтах.

Скорость разложения лигнина так же сильно зависит от типа растительной ткани. В исследовании Гришиной Л.А. [15] скорости и динамики деструкции лигнина опада хвойных лесов показано, что лигнин как наиболее устойчивое соединение относительно накапливается в разлагающемся опаде. Содержание лигнина снижается очень медленно на начальных стадиях разложения, со временем скорость процесса возрастает. Максимальные потери лигнина в течение первого полугодия обнаружены в опаде ветвей ели. Можно заключить, что скорость разложения на начальных стадиях обратно пропорциональна содержанию питательных веществ, в том числе азота и легкодоступных (углеводы, белки) для микроорганизмов органических соединений в опаде. На более поздних стадиях интенсивность распада лигнина может быть обусловлена различиями структуры лигнина, а также преобладанием популяций микроорганизмов с разной способностью к разрушению связи лигнина с полисахаридами [15]. Так же Смагиным А.В. [19] показал, что из-за высокой устойчивости лигнина к разложению большие его количества остаются в подстилке хвойных и лиственничных лесов. Так, опад хвойных и зимне-зеленых растений, благодаря большой доле полифенольных соединений, воско-смола (экстрактивное вещество) и других трудно гидролизуемых соединений разлагается достаточно медленно, способствуя формированию больших (до 40 т/га) запасов детрита на поверхности почвы. По мере разложения детрита, высвобождающиеся биофильные элементы закрепляются в минеральном горизонте, чему способствует не только рост концентрации и запасов органического вещества, но и его качественное преобразование.

Скорость полного распада и изменение компонентного состава растительных остатков при их трансформации обуславливаются последовательностью и скоростью распада отдельных компонентов до простых

мономерных единиц, а в конечном итоге – минерализация лигнина до углекислоты. Продукты распада лигнина участвуют в сложных реакциях вторичного синтеза, ведущих к образованию специфических гумусовых веществ (ГВ) [20].

1.1.4 Функции почвенного органического вещества

Органическое вещество, формирует и поддерживает основные режимы, свойства и функции почвы, тем самым придавая ей уникальные свойства полифункциональности. Выделяются агроэкологические, почвенно-экологические и биосферно-экологические функции почвенного органического вещества.

Агроэкологическая функция. Почвенное органическое вещество выполняет продукционно-воспроизводящие и техногенно-защитные функции, которые связаны со стабильным функционированием почвы в составе естественных и сельскохозяйственных экосистем. С одной стороны, фотосинтез является основным процессом образования органического вещества, поступающего в почву и накапливаемого в составе почвенного органического вещества. С другой стороны, растительные ассимиляты выступают источником и продуцентом CO_2 , возвращаемого в атмосферу и заново утилизируемого растениями [21]. Повышение продуктивности растений в условиях повышенных концентраций CO_2 предполагает увеличение длины корней, доли тонких корней, вследствие большей потребности в воде и элементах питания, а также в целом массы растительных остатков [22].

Почвенное органическое вещество является важным фактором получения высокого и стабильного урожая культур, но его роль в продукционном процессе растений преимущественно косвенная, как продуцента CO_2 , используемого при фотосинтезе, источника элементов макро- и

микроэлементов, регулятора внутрипочвенных процессов и свойств почвы и проявляется во взаимодействии с большим числом внешних факторов, оказывающих влияние на рост, развитие и питание растений [7].

Почвенно-экологические функции. Органическое вещество – важнейший компонент почвы как полифункциональной, энергетически открытой природной системы, способной к саморегуляции, циклическому обмену компонентами с окружающей средой и устойчивому воспроизводству биологической продукции наземными экосистемами [23].

Почвенно-экологические функции почвенного органического вещества представлены биологическими, экологическими, физическими и химическими группами функций.

Физическая функция — это создание водопрочной почвенной структуры, что обеспечивает благоприятную циркуляцию воды, воздуха, нужную температуру и предопределяет хороший рост корней в почве, создавая её устойчивую структуру.

Химическая функция заключается в том, что ПОВ является хранилищем элементов питания. Многие питательные вещества связаны с гуминовыми кислотами в органоминеральной форме, находятся в обменном состоянии и усваиваются растениями непосредственно из этих форм. Кроме того, в результате деятельности микроорганизмов ПОВ постепенно разлагается (минерализуется), освобождая заключенные в нем азот, фосфор, калий и другие элементы.

Эколого-биологическая функция гумуса — это создание благоприятных условий для развития и деятельности микроорганизмов. Придает стабильность, упругость и устойчивость системе почва-растения-микроорганизмы, а также служит источником и стоком углерода в виде углекислого газа.

Биосферно-экологические функции. Почвенное органическое вещество является формой накопления и хранения солнечной энергии, преобразованной при фотосинтезе, звеном глобальных биогеохимических циклов, примером самоорганизации сложных биологических систем. Биохимические и физические потери почвенного органического вещества могут быть причиной нарушения одной или нескольких функций почвы и как следствие деградации плодородия, утраты биоразнообразия, снижения устойчивости экосистемы к внешним воздействиям, ухудшения качества окружающей среды, социально-экономических кризисов. Взаимодействие почвенного органического вещества с глобальными и биогеоценоотическими функциями почвы осуществляется посредством круговорота воды и биогеохимических циклов углерода, азота, фосфора и серы [7].

1.1.5 Факторы, контролирующие разложение органического вещества

Запас органического вещества в почвах является результатом баланса поступления и расхода углерода в почве. Главным образом поступление происходит благодаря листовенному и корневому опадку. Расход же возникает в следствии эмиссии парниковых газов (CO_2 и метана), а также вымывания растворенного углерода и частиц углеродных соединений. Продукция CO_2 в почвах в основном результат дыхания корней и разложения органического вещества микроорганизмами. Как все химические и биохимические реакции эти процессы зависят от температуры. Дыхание корней и микробное разложение также могут подвергаться водной лимитации. Таким образом, множество эмпирических моделей связывают эмиссию CO_2 из почв (часто объединяющие микробное и корневое дыхание в «дыхание почв») с температурой и уровнем влажности и осадками.

Если обобщить, то к числу основных факторов, регулирующих скорость и характер гумификации, следует отнести количество и характер поступления

растительных остатков в почву, их химический состав, режим влажности и аэрации, реакцию среды и окислительно-восстановительные условия, интенсивность микробиологической деятельности и групповой состав микроорганизмов, а также гранулометрический, минералогический и химический состав минеральной части [6].

Кинетические закономерности ферментных реакций бесспорно нужно учитывать. Энергии активации соотносятся с температурой окружающей среды и с молекулярной структурой углеродосодержащего вещества, участвующее в реакции. Температурная чувствительность разложения повышается с увеличением молекулярной сложности субстрата.

Температурная чувствительность дыхания почвы (часто называемый как Q_{10}) – это коэффициент, показывающий как скорость выделения CO_2 возрастает с повышением температуры на $10^\circ C$, который является важным параметром, чтобы оценить интенсивность отрыва между углеродной утечкой почвы и глобальным потеплением [1].

1.1.6 Уравнение Аррениуса, энергия активации

Аррениус заметил, что химические реакции в том числе экзергонические (экзергонический процесс – самопроизвольно протекающий процесс, сопровождающийся уменьшением свободной энергии системы. В живых системах экзергонические процессы сопряжены с эндергоническими. В частности, процессы катаболизма (распад или окисление молекул) обычно являются экзергоническими процессами, а процессы анаболизма – эндергоническими процессами) часто требуют небольшой толчок, для начала, кот называется энергией активации (E_a). Он сделал вывод, что объяснение неожиданно высокой температурной чувствительности скорости реакции может быть в количестве веществ обладающих достаточной энергией для реакции [1]. Хотя фактическая концентрация реагирующего вещества может

быть относительно постоянной, активная фракция, которая на самом деле принимает участие в реакции быстро возрастает с увеличением температуры.

Таким образом, Аррениус разработал следующее уравнение:

$$K = a \cdot \exp(-E_a / RT),$$

где K - константа скорости реакции; a - частота или предэкспоненциальный множитель (то есть, теоретическая константа скорости реакции в отсутствие энергии активации); E_a - необходимая энергия активации; R - газовая постоянная и T - температура в градусах Кельвина. Экспоненциальный множитель определяет для любой заданной температуры долю присутствующих молекул, с энергиями, равной или большей требуемой энергии активации. Функция Аррениуса раскрывает некоторые важные свойства реакций, которые он описывает [1]:

1. Q_{10} химических реакций уменьшается с повышением температуры, что также обычно наблюдается в природе. Теоретическое объяснение уменьшения Q_{10} с повышением температуры состоит в том, что, поскольку температура увеличивается, наблюдается снижение относительного увеличения доли молекул с энергией, подходящей для реакции.

2. Реагенты с более высокими энергиями активации (то есть, менее способные на реакцию и более трудноразлагаемые) должны иметь более высокую температурную чувствительность.

1.1.7 Доступность субстрата. Кинетика Михаэлис-Ментен

Применимость кинетики Аррениуса может быть ограничена в условиях изменяющейся доступности субстрата. Важность доступности субстрата может быть легко продемонстрирована в моделях с катализируемыми ферментами процессами. Энзимы влияют на скорость реакции в первую очередь за счет

уменьшения требуемой энергии активации, таким образом, что они могут происходить при температуре окружающей среды. Важность доступности субстрата в катализируемых ферментами реакциях, описывается кинетическими закономерностями Михаэлиса-Ментен:

$$V_{\max} * [S] / (K_m + [S]),$$

где $[S]$ - доступность субстрата (т.е. является концентрация субстрата в активном сайте фермента), V_{\max} - максимальная скорость реакции при данной температуре, и K_m - константа Михаэлиса-Ментен, представляющая субстрат-концентрацию, при которой скорость реакции равна $V_{\max}/2$. Когда $[S]$ - низкая, K_m становится актуальным. Поскольку K_m большинства ферментов увеличивается с ростом температуры, температурная чувствительность K_m и V_{\max} могут нейтрализовать друг друга, создавая очень низкий видимый Q_{10} . Таким образом, временные и пространственные различия в доступности субстрате также могут внести свой вклад в большую изменчивость Q_{10} наблюдаемую в природе.

1.2 Роль азота в регуляции цикла углерода

С ростом экономических потребностей человечества возросло производство и применение азотных удобрений для повышения производительности сельского хозяйства. Вместе с тем возрос и объем выбросов в атмосферу соединений азота, образующихся при сжигании ископаемого топлива [24].

Основное количество соединений азота выделяется в виде оксида азота NO , который окисляется до диоксида азота NO_2 и переносится воздушными массами. Под действием солнца, вследствие высокой растворимости в воде (облака, дождь) в течение 12-14 часов до 50 % диоксида азота может перейти в

кислоту, которая быстро выпадает на поверхность [25]. Половину из общего количества азотных осадков, попадающих в леса составляют соединения азота в сухом виде (когда молекулы веществ сорбируются на поверхностях или аэрозольные частицы оседают под действием гравитационных сил) [26], а 25-35 % от общего количества азотных осадков из атмосферы приходится на органические соединения азота [27].

Индустриализация, интенсификация сельского хозяйства и связанные с ними выбросы аммиака (NH_3), в течение последнего столетия привели к трех-пятикратному увеличению выпадений соединений азота в экосистемы и предполагается дальнейшее его увеличение [28].

Последствия этого процесса существенны: азот в большом количестве попадает в водные и наземные экосистемы, приводя к эвтрофикации водоемов, подкислению почв, изменению процессов глобального цикла углерода [29-31].

Существует два важных процесса азотного цикла: 1) диссимиляторное восстановление нитрата в аммоний и 2) иммобилизация азота микроорганизмами.

Диссимиляторное восстановление нитрата в аммоний – анаэробный процесс, протекающий в переувлажненных почвах, в присутствии нитрата и органического углерода кислорода [24]. Положительная роль этого процесса заключается в закреплении азота в почве, поскольку нитраты более подвержены вымыванию и денитрификации, чем аммоний [32].

Азот иммобилизуется микробной биомассой, а при ре-минерализации может быть источником питания для растений и микроорганизмов [24]. Иммобилизация, вероятно, может определять устойчивость экосистем к высоким концентрациям минерального азота и быть главным фактором, обеспечивающим эффективность азотных удобрений [33], удерживающим азот от вымывания из почв.

Соотношение углерода и азота – ключевой показатель качества растительного опада, который используется для предсказания динамики его минерализации и гумификации [34].

При повышенных поступлениях азота в лесных экосистемах снижается их продуктивность, увеличивается гибель хвойных деревьев и замещение их на быстрорастущие лиственные леса, вследствие разных скоростей оборачиваемости азота [24].

Для лесных экосистем России характерен низкий уровень азотных депозиций, вследствие чего главным источником азота для деревьев является минерализация ПОВ [35,36]. Скорость минерализации органического вещества почв и высвобождение минеральных форм азота определяют формирование и продуктивность лесных экосистем [37]. Высвобождающийся из органического вещества аммоний нитрифицируется под влиянием нитрификаторов, основными из которых считаются автотрофные и гетеротрофные бактерии, археобактерии и некоторые грибы [24]. Причем, нитрификация прямо влияет на интенсивность других процессов цикла азота, так, например, повышенное количество нитратов может снижать азотфиксацию в почвах и усиливать денитрификацию [38].

Снижение пула органического вещества в почве компенсируется опадом и отпадом древесной растительности (при отсутствии рубок) [24]. При внесении азота в экосистему в большинстве случаев наблюдается рост ее биологической продуктивности и накопление углерода в растениях, причиной которого может быть снижение грибной биомассы, накопление лигнина и уменьшение активности минерализации органического вещества почв сапротрофным комплексом. В динамике основного резервуара углерода в биосфере внесение азота может приводить как к накоплению [39], так и к потере почвенного С [40].

2. Объекты и методы исследования

Было проведено два инкубационных эксперимента. В первом эксперименте проводилось изучение влияния диапазона температуры, добавления глюкозы в разной концентрации и варьирование влажности на Q_{10} С-минерализации со смешанным образцом верхнего минерального горизонта серой лесной почвы (горизонт АУ), отобранным на глубине 0-10 см (рисунок А.1) в трех разнотравных березняках возле Академгородка (г. Красноярск). Во втором эксперименте было изучено влияние добавления глюкозы и азота (раздельно и вместе) на Q_{10} С-минерализации почвенных образцов, взятых из двух видов экосистем. Были заложены почвенные профили в лесной поляне и мертвопокровном сосняке 70-летнем в Емельяновском районе Красноярского края. Тип почвы на лесной поляне – серая лесная, с горизонтами АУ - АЕL - ВЕL - ВТ (рисунок Б.1), в сосняке - дерново-подзолистая с горизонтами АУ - ЕL - ВЕL – ВТ (рисунок В.1).

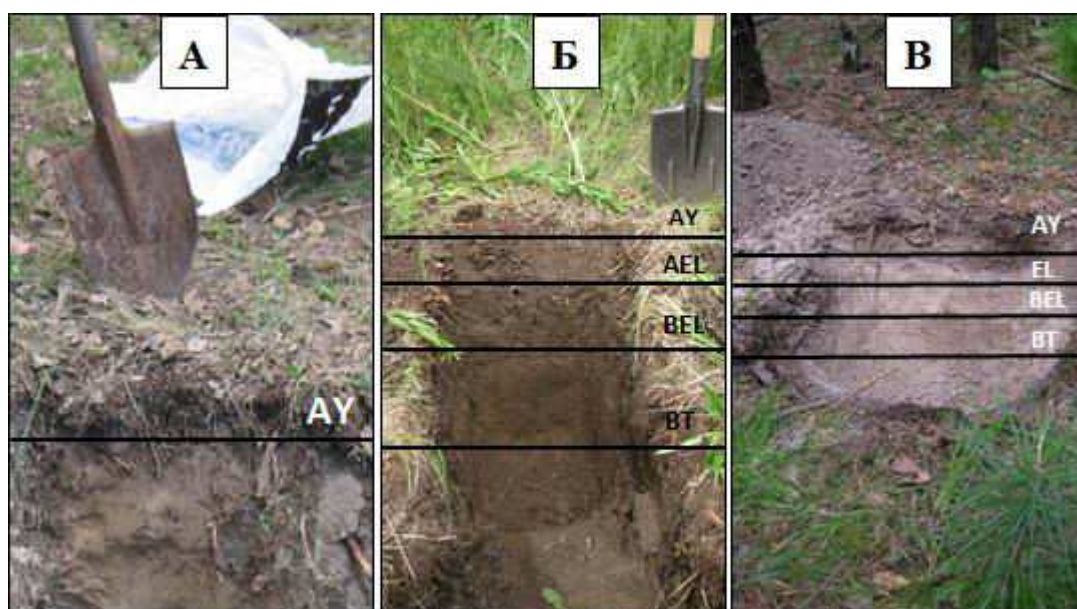


Рисунок 1 - Почвенные профили: А-серая лесная почва (Академгородок), Б- серая лесная почва (Емельяновский район), В- дерново-подзолистая почва (Емельяновский район)

Все образцы были просеяны через сито диаметром 1мм для гомогенизации и удаления корней больших размеров. Образцы каждого горизонта отдельного типа почвы были распределены по 16 стеклянным сосудам объемом 0.5 л, по 100 г почвы в каждом.

В первом эксперименте в образцы серой лесной (горизонт АУ) почвы (по 2 повторности) добавлены растворы глюкозы концентраций 0 (контроль), 25, 125, 250, 500, 1250, 2500, 5000 мкг/г по 5мл в 100г образца. **Во втором эксперименте** в образцы серой (горизонты АУ - АЕЛ - ВЕЛ - ВТ) и дерново-подзолистой (горизонты АУ - ЕЛ - ВЕЛ – ВТ) почв (по 4 повторности) добавлено по 10 мл (в общей сложности) водных растворов - глюкозы, концентрацией 6250мкг/1г, нитрата аммония, концентрацией 48620 мкг/100г и их равной смеси, а так же был выделен контроль почвенных образцов с добавлением 10 мл воды.

Образцы с добавленными растворами помещены в стеклянные герметично закрытые сосуды (500 мл) в программируемый инкубатор (рисунок 2) с Пельтье-охлаждением фирмы Memmert (Германия), соединенный с 16-портовым мультиплексером Li-Cor 8150 (Li-Cor Incorporated, Lincoln, Nebraska, USA). Мультиплексер в свою очередь соединен с инфракрасным анализатором потока CO₂ Li-Cor8100.



Рисунок 2 - Программируемый инкубатор с Пельтье-охлаждением (Mettmert 500) и 16-канальный мультиплексер (LiCor 8150), соединенный с инфракрасным анализатором (LiCor 8100)

В первом эксперименте инкубация проводилась 82 часа при 25°C с регулярным (каждые 8 часов) кратковременным (на 2 часа) понижением температуры на 10°C. Сделаны четыре цикла измерений скоростей потоков CO₂. В цикле 1, 2 и 4 температурный режим соответствовал 25°C-15°C (рисунок 3), в цикле 3 температурный режим 20°C-10°C (рисунок 4), в цикле 4 увеличена влажность, во всех циклах внесена глюкоза разной концентрации.

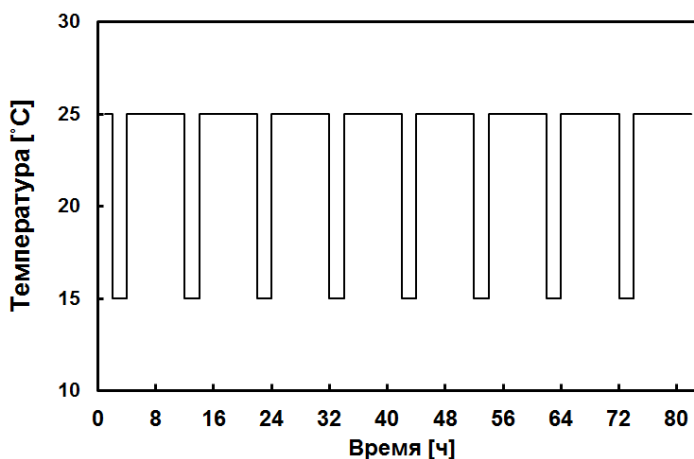


Рисунок 3 - График изменения температуры во время инкубации образца серой лесной почвы в циклах 1, 2 и 4

Во втором эксперименте инкубация проводилась при 20°C 82 часа с регулярным (каждые 8 часов) кратковременным (на 2 часа) понижением температуры на 10°C. Температурный режим во время инкубации соответствовал 20°C-10°C (рисунок 4).

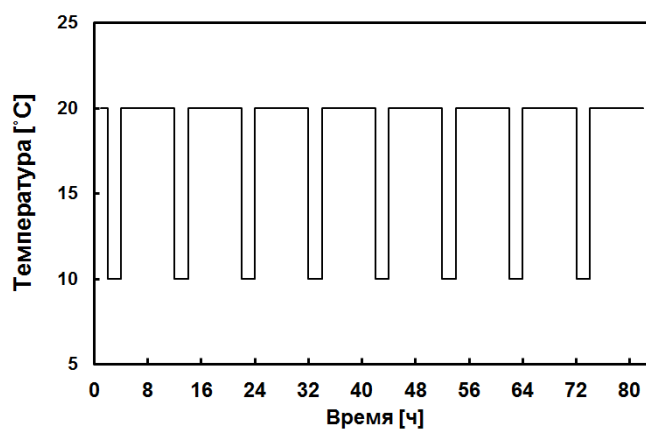
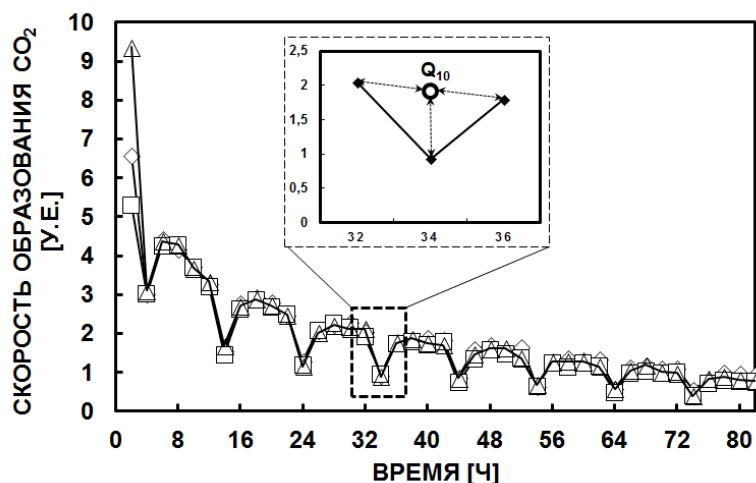


Рисунок 4 - График изменения температуры во время инкубации образцов серой и дерново-подзолистой почв

Измерения скорости образования CO_2 проводили каждые 2 часа таким образом, чтобы при повышенной температуре (25 или 20°C) было четыре измерения, а при пониженной температуре (15 или 10°C) - одно измерение.

Обработка данных. Данные по скорости потока CO_2 для всех образцов обработаны в программе Excel 2016. Получены по 80 временных точек для скорости потока CO_2 и по 8 точек для значений Q_{10} каждого образца. Так же в этой программе посчитаны значения Q_{10} , которые в последствии обработаны дисперсионным многофакторным анализом с помощью программы Statistica version 10. Для расчета Q_{10} взята средняя точка между двумя крайними значениями до и после понижения температуры на 10°C (рисунок 5).



○ низкая влажность △ низкие температуры ◻ повышенная влажность

Рисунок 5. Скорость образования CO_2 в период инкубации для трех образцов серой лесной почвы (вариант без глюкозы, для одной из повторности показано как рассчитывался Q_{10})

Скорости образования CO_2 и рассчитанные значения Q_{10} тестировались на нормальность распределения (тест Колмогорова-Смирнова) и однородность выборки (тест Левина). Затем отдельно для скорости образования CO_2 и для значений Q_{10} проведен двух- и многофакторный дисперсионный анализ вариации с повторяющимися измерениями. Анализ выявил отсутствие влияния времени на Q_{10} , т.е. значения не изменялись во времени (рисунок 6). Поэтому, для каждого варианта были посчитаны средние значения и проведен двух- и многофакторный дисперсионный анализ как описано выше, но без повторяющихся измерений. Все эффекты считались достоверными при $P < 0.050$. Результаты достоверных значений статистического анализа для первого эксперимента представлены в таблице 1, для второго- в таблице 2.

Таблица 1 - Результаты достоверных значений статистического анализа для первого эксперимента

Факторы и их взаимодействия	P
Цикл	0,000
Концентрация	0,000
Цикл x Концентрация	0,004

Таблица 2 - Результаты достоверных значений статистического анализа для второго эксперимента

Факторы и их взаимодействия	P
Тип экосистемы	,000
Глубина горизонта	,000
Азот	,015
Углерод	,000
Тип экосистемы x Глубина горизонта x Углерод	,000
Тип экосистемы x Углерод	,000
Глубина горизонта x Углерод	,000
Тип экосистемы x Глубина горизонта	,000

Q_{10} для скорости реакции определяется как коэффициент, показывающий во сколько раз скорость реакции возрастает с повышением температуры на 10 градусов. Температурную чувствительность (Q_{10}) C-минерализации изучают

сейчас во всем мире. Используемая в работе методика экспресс-оценки температурной чувствительности С-минерализации имеет следующие преимущества: 1) она основана на регулярном кратковременном понижении температуры, что позволяет исключить лимитирование скорости реакции субстратом, 2) расчет Q_{10} проводится без подгонки экспоненциальных моделей, что исключает математические ошибки и уменьшает трудозатраты, 3) автоматизация измерений увеличивает точность измерений, стандартизацию времени пребывания при той или иной температуре, повышает производительность.

Список сокращений

ПОВ - почвенное органическое вещество.

ППВ – Предельно-полевая влагоемкость.

С - минерализация – минерализация углерода.

Список использованных источников

- 1 Davidson, E. A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change / E. A. Davidson, I. A. Janssens // Nature. - 2006. – V. 440. - P. 166 – 169.
- 2 Belowground Carbon Cycling Processes at the Molecular Scale An EMSL : материалы к междунар. науч.-практ. конф., 19 – 21 февр. 2013 г. – Вашингтон, 2013. – 8с.
- 3 Марчик, Т. П. Почвоведение с основами растениеводства : учеб. пособие для студентов спец. «Биология» / Т.П. Марчик, А.Л. Ефремов; Образовательное учреждение "Гродненский гос. ун-т им. Я. Купалы". - Гродно : ГрГУ, 2006. – 150-176 с.
- 4 Органическое вещество почвы [Электронный ресурс] : файловый архив для студентов // файловый архив «StudFiles». – Режим доступа: <https://studfiles.net/preview/3851667/>.
- 5 Биологические показатели плодородия почвы и их воспроизводство [Электронный ресурс] : электронная статья // Агрономический портал «Основы сельского хозяйства». – Режим доступа: http://agronomiy.ru/biologicheskie_pokazateli_plodorodiya_pochvi_i_ich_vosproizvodstvo.html
- 6 Александрова, Л. Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации : учебник / Л. Н. Александрова. -Ленинград : НАУКА, 1980. – 12-13 с.
- 7 Семенов, В.М. Почвенное органическое вещество : научный сборник / В.М., Семенов Б.М. Когут. – Москва : ГЕОС, 2015. – 14-27 с.
- 8 Орлов, Д.С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации : научн.изд. / –Москва : Изд-во МГУ, 1990. – 325 с.
- 9 Kirk, T.K. Requirement of a growth substrate during lignin decomposition by two wood-rotting fungi / T.K.Kirk, W.J. Connors, J.G. Zeikus // Appl. Environ. Microbiol. - 1976. - V. 32. - P. 191–194.

- 10 Ковалев, И.В. Биохимия лигнина в почвах : дис. ... д-ра сель.-хоз. наук : 03.02.13 / Ковалев Иван Васильевич. – Москва, 2015. – 39-42 с.
- 11 Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем : научн. сборник / Под ред. Г.В. Добровольского. - Москва: Наука, 2002. – 363 с.
- 12 Никитин, В.М. Химия древесины и целлюлозы : учеб. пособие / В. М. Никитин, А. В. Оболенская, В. П. Щеголев. – Москва : Лесная промышленность, 1978. – 145с.
- 13 Molloy, L.F. Studies on a climosequence of soils in tussock grasslands. Structural carbohydrates in tussock leaves, roots and litter and in the soil light fraction / L.F. Molloy, B. Bridger, A. Cairns // N.Z. J. Sci. – 1977. – Vol. 20. – P. 443–451.
- 14 Melillo J.M., Aber J.D. und Muratore J.F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics / J.M. Melillo, J.D. Aber, J.F. Muratore // Ecology. – 1982. – V. 63. – P. 621–626.
- 15 Гришина, Л.А. Биологический круговорот и его роль в почвообразовании : Курс лекций. / Л.А. Гришина. – Москва : МГУ, 1974. –128 с.
- 16 Jenkinson, D.S. Decomposition of carbon-14 labeled plant material under tropical conditions / D.S. Jenkinson, A. Ayanaba // Soil Sci. Soc. Am. – 1977. – V. 41. – P. 912–915.
- 17 Rodionov, A. Einfluß von Klima und Nutzung auf Humuseigenschaften russischer Steppenböden/ A. Radionov // Bayreuther Bodenkundliche Berichte. – 1999. – V. 64. – P.94.
- 18 Amelung, W. Climatic effects on soil organic matter composition of the Great Plains / W. Amelung, K.-W Flach., W. Zech // Soil Sci. Soc. Am. J. – 1997. – V.61. – P. 115–123.
- 19 Смагин, А.В. Физические механизмы и модели биогенной организации лесных экосистем на легких почвах : учебн. изд. / А.В. Смагин. – Тр. Ин-та экологического почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова. – Вып. 11. – Москва : МАКС Пресс, 2011. – 31–61 с.

- 20 Кононова, М.М. Органическое вещество почв. Его природа, свойства и методы изучения : научн. изд. / М.М. Кононова. – Москва : АН СССР, 1963. – 316 с.
- 21 Kuzyakov, Y. Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls / Y. Kuzyakov, O. Gavrichkova // *Global Change Biol.* – 2010. – V. 16. – P. 3386-3406.
- 22 Scholes, M.C. Input control of organic matter dynamics / M.C. Scholes, D. Powlson, G. Tian // *Geoderma.* – 1997. – V. 79. – P. 25-47.
- 23 Смагин, А.В. Моделирование динамики органического вещества почв : учебник / А.В. Смагин, Н.Б. Садовникова, М.В. Смагина, М.В. Глаголев, Е.М. Шевченко, Д.Д. Хайдапова, А.К. Губер. – Москва : МГУ, 2001. – 120 с.
- 24 Матвиенко, А. И. Влияние азота на минерализацию углерода в почвах под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Матвиенко Анастасия Игоревна. – Красноярск, 2017. – 22с.
- 25 Заиков, Г. Е. Кислотные дожди и окружающая среда : науч. изд. / Г. Е. Заиков, С. А. Маслов, В. Л. Рубайло. – Москва : Химия, 1991. – 140 с.
- 26 Sparks, J. P. Dry nitrogen deposition estimates over a forest experiencing free air CO₂ enrichment / J. P. Sparks, J. Walker, A. Turnipseed, A. Guenther // *Global Change Biology.* – 2008. – Т. 14. – №. 4. – С. 768-781.
- 27 Cornell, S. Atmospheric nitrogen deposition: revisiting the question of the invisible organic fraction / S. Cornell // *Procedia Environmental Sciences.* – 2011. – V. 6. – P. 96-103.
- 28 Reay, D. S. Global nitrogen deposition and carbon sinks / D. S. Reay, F. Dentener, P. Smith, J. Grace, R. A. Feely // *Nature Geoscience.* – 2008. – V. 1. – №. 7. – P. 430 – 437.
- 29 Vitousek, P. M. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences / P. M. Vitousek, J. D. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger, D. G. Tilman // *Ecological applications.* – 1997. – V. 7. – №. 3. – P. 737 – 750

- 30 Замолодчиков, Д. Г. Современные антропогенные модификации глобальных биогеохимических циклов / Д. Г. Замолодчиков // Известия Самарского научного центра РАН. – 2013. – №3. – С.23 – 32.
- 31 Меняйло, О. В., Влияние азота на окисление метана почвами под разными древесными породами / О. В. Меняйло, А. Л. Степанов, М. И. Макаров, Р. Конрад // Доклады Академии наук. – 2012. – Т. 447. – № 1. С. 103 – 105.
- 32 Silver, W. L. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium in upland tropical forest soils / W. L. Silver, D. J. Herman, M. K. Firestone // Ecology. – 2001. – V. 82. – №. 9. – P. 2410 – 2416.
- 33 Евдокимов, И. В. Иммобилизация азота почвенными микроорганизмами в зависимости от доз его внесения / И. В. Евдокимов, С. Саха, С. А. Благодатский, В. Н. Кудеяров // Почвоведение. – 2005. – №. 5. – С. 581 – 589.
- 34 Alexander, M. Mineralization and immobilization of nitrogen // Introduction to soil microbiology, 2nd edn. Wiley / M. Alexander, New York. – 1977. – P. 136 – 247.
- 35 Разгулин, С. М. Минерализация азота в почве высокопродуктивного березняка южной тайги / С. М. Разгулин // Лесоведение. – 2012. – № 1. – С. 65 – 71.
- 36 Разгулин, С. М. Минерализация соединений азота в почве низкопродуктивного березняка южной тайги / С. М. Разгулин // Лесоведение. – 2014. – №. 2. – С. 46 – 51.
- 37 Федорец, Н. Г. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах / Н. Г. Федорец, О. Н. Бахмет. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. – 2003. – 240
- 38 Кудеяров, В. Н. Азотно-углеродный баланс в почве / В. Н. Кудеяров // Почвоведение. – 1999а. – №1. – С. 73 – 82.
- 39 Sillen, W. M. A. Effects of elevated CO₂ and N fertilization on plant and soil carbon pools of managed grasslands: a meta-analysis / W. M. A. Sillen, W. I. J. Dieleman // Biogeosciences. – 2012. – V. 9. – P. 2247 – 225.

- 40 Mack, M. C. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization / M. C. Mack, E. A. Schuur, M. S. Bret-Harte, G. R. Shaver, F. S. Chapin // *Nature*. – 2004. – V. 431. – №. 7007. – P. 440 – 443.
- 41 Thiessen, S. Both priming and temperature sensitivity of soil organic matter decomposition depend on microbial biomass- An incubation study / S. Thiessen, G. Gleixner, T. Wutzler, M. Reichstein // *Soil Biology & Biochemistry*. – 2013. – V. 57. – P. 745-746.
- 42 Larionova, A.A. Temperature response of soil respiration is dependent on concentration of readily decomposable C / A.A. Larionova, I. V. Yevdokimov, S. S. Bykhovets // *Biogeosciences*. – 2007. – V. 4. – P.1073-1081.

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологий

Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

 В.А. Каратасюк

« 9 » 06 2018 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

03.03.02 Физика

03.03.02.07 Биохимическая физика

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ТЕМПЕРАТУРНУЮ
ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
ПОЧВ

Руководитель



д.б.н., профессор, зав. кафедрой

биофизики ИФБиБТ СФУ,

В.А. Каратасюк

Научный консультант



с.н.с. лаборатории биогеохимических

циклов в лесных экосистемах ИЛ СО РАН,

д.б.н., профессор РАН, О.В. Меняйло

Выпускник



М.С.Громова

Красноярск 2018