

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

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

\_\_\_\_\_ В.А. Кратасюк

« \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2021 г.

**БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА**

**06.03.01 – Биология**

Влияние N на температурную чувствительность и минерализацию разных  
пулов органического вещества почв ельника и лесной поляны

Руководитель

\_\_\_\_\_  
подпись, дата

к.б.н. И.В. Свидерская

Выпускник

\_\_\_\_\_  
подпись, дата

Е. В. Сиделева

Консультант

\_\_\_\_\_  
подпись, дата

проф., д.б.н. О.В. Меняйло

Красноярск 2021

## РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа по теме «Влияние N на температурную чувствительность и минерализацию разных пулов органического вещества почв ельника и лесной поляны» содержит 39 страниц текстового документа, 6 иллюстраций, 3 таблицы, 47 источников научной литературы.

ГЛОБАЛЬНОЕ ПОТЕПЛЕНИЕ, ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА, ПОЧВЕННОЕ ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО, БАЗАЛЬНОЕ ДЫХАНИЕ, МИНЕРАЛИЗАЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА, ЭМИССИЯ CO<sub>2</sub>, АЗОТ, АКТИВНЫЙ И МЕДЛЕННЫЙ ПУЛЫ.

Объект исследования – почва лесопосадок Института леса им. В.Н. Сукачёва. Цель исследования: определить влияние N на температурную чувствительность (Q<sub>10</sub>) и C-минерализацию разных пулов органического вещества почв елового леса и поляны. В результате проведения исследования подтверждено, что эмиссия CO<sub>2</sub> увеличивалась с повышением температуры. Q<sub>10</sub> C-минерализации почв выше при низких диапазонах температур, а в высоких диапазонах уменьшается. Также было обнаружено, что эмиссия CO<sub>2</sub> и Q<sub>10</sub> C-минерализации зависит от типа экосистемы – значения скорости потока CO<sub>2</sub> больше у образцов почвы ельника, а значения Q<sub>10</sub> C-минерализации выше у образцов лесной поляны. Показано, что добавление азота увеличивает эмиссию CO<sub>2</sub> в почвенных образцах ельника при всех температурах, вследствие, эффекта на Q<sub>10</sub> не наблюдалось. Напротив, добавление азота в почву лесной поляны не вызвало статистически значимого эффекта на эмиссию CO<sub>2</sub>, однако обнаружен отрицательный эффект азота на Q<sub>10</sub> в низких диапазонах температур. Установлено, что Q<sub>10</sub> активных пулов для почв обеих экосистем больше в низком температурном диапазоне, более того Q<sub>10</sub> в низком диапазоне увеличивается при внесении азота. Q<sub>10</sub> медленного пула в почве ельника также как и активного больше в низком диапазоне, однако азот эффекта не имеет. Q<sub>10</sub> для медленного пула поляны не зависит ни от температурного диапазона, ни от внесения азота.

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
1 Обзор литературы .....	7
1.1 Определение, свойства и состав органического вещества почвы .....	7
1.2 Трансформация ПОВ.....	10
1.3 Функции ПОВ .....	13
1.4 Факторы, контролирующие разложение органического вещества .....	15
1.5 Роль азота в регуляции цикла углерода .....	16
1.6 Специфика изучения минерализации углерода с применением инкубационного метода.....	19
2 Объекты и методы исследования .....	21
2.1 Забор и обработка образцов почвы.....	21
2.2 Оборудование и постановка эксперимента.....	21
2.3 Статистическая обработка данных .....	23
3 Результаты .....	25
4 Выводы.....	31
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	32
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	33
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ .....	34

## ВВЕДЕНИЕ

Одной из важнейших глобальных проблем человечества являются неконтролируемые климатические изменения, в том числе — нагрев нижних плотных слоёв атмосферы, известный как парниковый эффект. Главной причиной возникновения парникового эффекта является накопление и избыток в атмосфере диоксида углерода ( $\text{CO}_2$ ).

Основным источником  $\text{CO}_2$  является почва [1-3]. Из-за накопления в атмосфере  $\text{CO}_2$  происходит повышение температуры, что, в свою очередь, приводит к увеличению скорости дыхания микроорганизмов, ускорению эмиссии  $\text{CO}_2$ . Это увеличивает положительный обратный отклик экосистем на глобальное потепление [4-6]. Для оценки взаимодействия эмиссии  $\text{CO}_2$  из почвы в атмосферу и изменения климата используют коэффициент температурной чувствительности ( $Q_{10}$ ), который показывает во сколько раз скорость реакции увеличивается с повышением температуры на каждые  $10\text{ }^\circ\text{C}$  [7, 8]. Было предпринято большое количество попыток создать математическую модель глобального цикла углерода, максимально приближенного к реальному. В большей части таких моделей при последовательном повышении температуры на каждые  $10\text{ }^\circ\text{C}$  скорость минерализации  $\text{C}$  увеличивается ровно в два раза ( $Q_{10} = 2$ ) [8, 9]. Однако это не соответствует действительности: было установлено [10, 11], что рассчитанный для почвенного дыхания  $Q_{10}$  не является постоянной величиной и демонстрирует снижение показателей при повышении температуры и уменьшении влажности.

Понимание процессов и факторов, определяющих поток  $\text{CO}_2$  из почвы в атмосферу, необходимо для моделирования и прогноза взаимодействия атмосферы и биосферы. Использование скорректированной  $Q_{10}$  может повысить точность смоделированного потока  $\text{CO}_2$  в экосистемах в ответ на скачки температуры и прогнозируемые глобальные изменения климата.

Сложности разработки модели глобального цикла углерода состоят в том, что подземные процессы, которые воздействуют на цикл углерода представлены недостаточно. Сами подземные процессы сложны и изменчивы как в зависимости от экосистемы, времени, условий [12, 13]. Многочисленные исследования к настоящему моменту не сформировали полного понимания механизмов температурной чувствительности минерализации органического вещества почв. Каждое органическое вещество имеет характерную минимальную температуру активации для реакции разложения, а значит ему свойственна определенная температурная чувствительность. Высокая вариация значений температурной чувствительности С-минерализации почв объясняется широким спектром таких кинетических свойств у различных органических компонентов почвы. Более того  $Q_{10}$  С-минерализации ПОВ может перекрываться некоторыми экологическими факторами, такими как влажность или азотное загрязнение, что, в действительности приводит к искажению наблюдаемой  $Q_{10}$  С-минерализации ПОВ, к тому же эти факторы могут перекрывать эффект друг друга и сами по себе быть чувствительными к температуре [14].

Лиственный и корневой опад, разлагаясь, образует активный и медленный пулы ПОВ. Активный или, по-другому, лабильный пул в свою очередь участвует в образовании стабильного трудно разлагаемого пула органических соединений [15]. Один из важных этапов моделирования механизмов минерализации – это определение вклада в общий поток  $CO_2$  каждого из пулов. Скорости перехода органического углерода из пула в пул, начальные соотношения между ними так же, как и механизмы этих процессов также недостаточно изучены. Это, очевидно, является проблемой для реального отражения устройства и функций ПОВ в математических моделях его динамики.

Неоднозначный эффект на динамику углеродного цикла носит и поступление азота в почву в виде удобрений и осадков. В биосфере внесение азота может приводить как к связыванию и депонированию углерода в почве

[16], так и к его потере в процессе минерализации и последующей эмиссии [17], что необходимо дополнительно исследовать.

Целью данного исследования является определить влияние N на температурную чувствительность ( $Q_{10}$ ) и C-минерализацию разных пулов органического вещества почв елового леса и поляны.

Для достижения поставленной цели были поставлены следующие задачи:

- 1) Определить влияние диапазона температур на C-минерализацию и  $Q_{10}$ ;
- 2) Определить влияние типов экосистем на C-минерализацию и  $Q_{10}$ ;
- 3) Определить влияние добавления азота на C-минерализацию и  $Q_{10}$ ;
- 4) Сравнить влияние данных факторов на C-минерализацию и  $Q_{10}$  лабильного и стабильного пулов.

# 1 Обзор литературы

## 1.1 Определение, свойства и состав органического вещества почвы

Почвенное органическое вещество (здесь и далее — ПОВ) является основной и важнейшей составляющей почвенного профиля планеты. ПОВ — это сложная многокомпонентная смесь остатков тканей живых организмов разной степени разложения [18]. Посредством окислительно-восстановительных реакций и процессов деполимеризации, происходящих в ходе жизнедеятельности редуцентов, органическое вещество постепенно распадается до неорганических и малых органических молекул.

Именно за счет такого разложения в процессе жизнедеятельности микроорганизмов почвенного органического вещества происходит выделение диоксида углерода в нижние слои атмосферы; при этом растения, находясь в благоприятных для них условиях, активно поглощают выделяющийся углекислый газ и также накапливают его в своей массе.

В составе почвы выделяют три основных формы органического вещества, различающиеся скоростью и типом трансформации ПОВ [19]:

- 1) Мор или грубый гумус — бурые остатки преимущественно растительного происхождения, неразложившиеся или слабо разложившиеся; из мора образованы торфяные горизонты, лесная подстилка, степной войлок;
- 2) Модер, труха — органические остатки в стадии глубокого разложения, представляющие собой рыхлую чёрную или тёмно-бурую массу;
- 3) Собственно гумус — сложные, довольно специфические органические образования; гумус является основой плодородия почвы, составляя порядка 85–90% от всего ПОВ, и служит резервом питательных веществ, необходимых растениям.

Основным источником ПОВ является растительный детрит. Так, в лесных и степных зонах разнообразные микроорганизмы разлагают свежий

детрит на более простые соединения. Данный процесс включает в себя несколько стадий, первая из которых является скорее механической и постепенно переходит в химическую по мере разложения. Из полученных таким образом остатков в почву поступает множество соединений, таких как лигнин, дубильные вещества, углеводы. Из хвои, например, в почву поступают смолы и восковые соединения, тормозящие процесс разложения, а из остатков бобовых — азотсодержащие компоненты.

Микроорганизмы-деструкторы также включены в ПОВ и формируют сложную пищевую сеть организмов, которые охотятся друг на друга и впоследствии сами становятся добычей. Их останки весьма отличаются от растительных: в составе остатков микроорганизмов отсутствует тормозящий разложение лигнин и присутствуют белки и нуклеиновые кислоты, благодаря чему разложение данного типа органического вещества происходит намного быстрее.

Помимо основного, есть и другие источники ПОВ: древесный уголь и экссудаты корней растений, а также продукты метаболизма растительноядных животных, поглощающих свежую растительную массу. Ткани животного происхождения также являются источником ПОВ. Помимо содержания белков, нуклеиновых кислот и углеводов, их останки примечательны наличием липидов и хитина [19]. Соотношение содержания органических остатков разного происхождения во многом определяет скорость трансформации ПОВ [19].

В зависимости от почвенного профиля содержание в почве углерода значительно варьируется. Можно выделить три условных уровня почвы:

- 1) Слой подстилки, который характеризуется наличием большого количества иницирующей процесс разложения мезофауны, включающей в себя нематод, насекомых, дождевых червей и т. д.; подстилка, как правило, находится на поверхности листового опада или других поверхностных субстратов;

- 2) Верхний слой почвы — область высокой биологической активности,



где содержание ПОВ и микроорганизмов достигает максимальных показателей на грамм почвы;

3) Нижний слой почвы выступает как более долгосрочный резерв углерода в почве наземных экосистем, поскольку может содержать количество органического вещества, равное количеству ПОВ верхнего слоя, но распределённое на больший объём минерального вещества и обладающее, таким образом, большей устойчивостью [12].

На экосистемном уровне характер почвенного органического вещества определяется шестью факторами почвообразования: антропогенной деятельностью, жизнедеятельностью других организмов, временем, свойствами нижележащих горных пород, рельефом и климатом. На молекулярном уровне ПОВ является продуктом жизнедеятельности микроорганизмов.

Отдельно выделяют транзитно-метаболический резервуар (пул) почвенного органического вещества. Данный пул представляет собой биомассу микроорганизмов, динамично меняющуюся вследствие постоянных процессов её роста и отмирания. Все соединения, которые могут содержаться в растительных остатках — в том числе и лигнин — содержатся в ПОВ форме, преобразованной микроорганизмами.

Помимо поступления, происходит и постоянная потеря почвы ПОВ посредством механической дефляции, эрозии, вымирания, минерализации. Процессы поступления и потери ПОВ в почве очень динамичны. Результирующей между этими процессами выступает показатель содержания органического вещества в почве.

Также к факторам, оказывающим большое значение на содержание в почве ПОВ, относят: скорость разложения и минерализации органического вещества, его природу и объёмы поступления в почву, физико-химические свойства самой почвы, ландшафта и глобальные климатические условия [20].

Вследствие своей гетерогенности ПОВ представляет собой непрерывный набор органических соединений, различающихся по

устойчивости к разложению почвенными деструкторами: от активных пулов, обновляющихся относительно быстро (в течение часов и суток), до очень устойчивых, медленных пулов, сохраняющихся в почве в течение тысячелетий [21]. Активный пул ПОВ составляют легкодоступные простые сахара, крахмал, белки и аминокислоты. Медленный пул ПОВ включает разнообразные воска и смолы, а также трудно разлагаемый лигнин.

## 1.2 Трансформация ПОВ

Разложение и превращение в гумус органических остатков — сложный процесс, при котором отмершие органические ткани распадаются на более простые соединения, такие как минеральные соли, сахара, вода и углекислый газ. Этот биохимический процесс является частью геохимического круговорота питательных веществ. Ткани организмов начинают разлагаться вскоре после их гибели при активном участии микроорганизмов и более крупных населяющих почву животных, таких как дождевые черви, насекомые и их личинки, которые механически измельчают, перетирают и перемешивают с почвой растительные останки [18]. Микроорганизмы играют решающую роль в процессе образования гумуса. Несмотря на то, что все организмы разлагаются по-разному, все из них проходят одни и те же последовательные стадии разложения.

В качестве этапа, завершающего разложение органических веществ гетеротрофами, выделяют минерализацию. Данный процесс включает в себя череду окислительно-восстановительных реакций, в ходе которого органические соединения трансформируются в неорганические. В качестве источников питания и энергии, обеспечивающих микроорганизмам рост и жизнедеятельность, выступают содержащиеся в органическом веществе химические элементы и энергия ОН-связей. В результате минерализации сложные органические соединения разлагаются на оксиды углерода, серу, азот, фосфаты и нитраты, аммоний и другие соединения. Если в процессе

минерализации преобладают восстановительные реакции, то основными продуктами распада будут являться сероводород и метан. Скорость разложения зависит от доступности субстрата для микроорганизмов — чем доступнее субстрат, тем активнее происходит минерализация и тем больше прирост микробной биомассы, выше показатели дыхания и продукции С-СО<sub>2</sub>.

Из этого следует, что показатель продукции С-СО<sub>2</sub> характеризует одновременно как активность микроорганизмов в процессе минерализации, так и исходную минерализационную способность исходного органического субстрата [20].

Поскольку разные вещества даже в одинаковых химических реакциях расходятся с разной скоростью, химический состав исходного подвергаемого разложению органического вещества также оказывает влияние на темпы его минерализации. Так, наибольшую устойчивость к процессам разложения демонстрируют воск, лигнин и разнообразные смолы, тогда как растворимые быстро сахара и крахмал минерализуются активнее.

Накопление и потеря ПОВ замкнуты в цикл: растения потребляют минеральные вещества, а разлагающиеся останки поглощаются гетеротрофными микроорганизмы как материал для синтеза углеводов, белков и жиров для все новых поколений. Когда следующее поколение отмирает, процесс разложения запускается снова, и цикл повторяется.

Органическое вещество на время задерживается в цитоплазме клеток микроорганизмов. Процесс такого удержания известен как микробный синтез, при котором часть из продуктов разложения превращается в высокомолекулярные, сложные и специфические гумусовые вещества. Гумификация – совокупность сложных физико-химических и биологических процессов преобразования ПОВ в гумус. В почве неразделимо друг от друга идут процессы синтеза, разложения и минерализации веществ. Ферменты, выделяемые растениями и бактериями, способствуют превращению ПОВ оказывая влияние на биохимические реакции окисления, брожения, восстановления и гидролиза.

Основной участник образования органоминеральных комплексов и главный источник подвергающегося минерализации органического вещества — это гуминовые кислоты [18]. Процесс гумификации включает в себя несколько стадий: а) быстрая минерализация органики; б) образование гумусовых кислот; в) гумификация и дальнейшая консервация полученных соединений; г) их медленное и постепенное разрушение. Соответственно данной последовательности новообразующиеся фульвокислоты и гуминовые кислоты принимают участие в солеобразовании, после чего осаждаются, сорбируются, окисляются и расщепляются при усилении ароматизации, которое на конечном этапе приводит к разрыву кольца.

Д. С. Орлов [22] выделяет пять правил гумификации:

1) Направление процесса гумусообразования обусловлено отбором таких органических веществ и тех их соединений с минеральными комплексами, которые наиболее устойчивы в конкретной биотермодинамической системе;

2) Глубина гумификации, отображающая степень образования гуминовых кислот из растительных остатков, зависит непосредственно от кинетики процесса, а объем и скорость гумификации прямо пропорциональны уровню биологической активности почвы;

3) Глубина гумификации связана с продолжительностью периода биологической активности отношением  $C_{ГК} : C_{ФК}$ , где  $C_{ГК}$  — это концентрация гумусовых кислот, а  $C_{ФК}$  — фульвокислот;

4) Данное правило является следствием функциональной зависимости глубины гумификации и минералогического и химического составов почвы, а также степени их гидроморфизма;

5) Фракционный и групповой составы гумуса могут формироваться независимо друг от друга.

Гуминовые вещества являются характерными соединениями почв, так как по природе и по способу своего образования очень специфичны к почвенной среде. Таким образом по наличию гуминовых веществ можно отличить гумус от органического вещества живых организмов [20].

### 1.3 Функции ПОВ

Органическое вещество придаёт почве уникальные черты свойственной ей «полифункциональности», поддерживая и формируя основные свойства, режимы существования и функции почвы. Среди функций ПОВ принято выделять агроэкологическую, почвенно-экологическую, физическую, химическую, эколого-биологическую и биосферно-экологическую.

Агроэкологическая функция органического вещества почвы заключается в том, что в сельскохозяйственных и естественных экосистемах ПОВ осуществляет воспроизведение продукции и техногенно-защитный аспект устойчивого функционирования почвы. Главным процессом образования накапливаемого в составе ПОВ и поступающего почву органического вещества является фотосинтез. Продуцентом и источником возвращаемого в тропосферу и снова утилизируемого растениями  $\text{CO}_2$ , с другой стороны, выступают растительные ассимиляты [23]. Уровень продуктивности растений при высоких концентрациях углекислого газа прямо пропорционален доли тонких корней и их длине из-за ещё большей потребности в элементах питания и воде и массы растительных остатков в целом [24].

ПОВ играет скорее косвенную роль в процессе продукции растений, являясь, тем не менее, важным фактором получения стабильного и обильного урожая сельскохозяйственных культур. ПОВ выступает как продуцент используемого при фотосинтезе углекислого газа, регулятор внутрпочвенных процессов, а также источник микро- и макроэлементов. Такое косвенное участие ПОВ объясняется тем, что ПОВ взаимодействует с большим числом внешних факторов, а они в свою очередь уже напрямую влияют на продуктивность жизнедеятельности растений [20].

Почвенно-экологическая функция ПОВ заключается в том, что органическое вещество — это важнейший компонент почвы как открытой природной системы, полифункциональной и способной к саморегуляции,

стабильному воспроизводству биологической продукции и циклическому обмену компонентами с окружающей средой [25]. Почвенно-экологическая функция ПОВ, в свою очередь, представлена рядом других физических, химических, биологических и экологических подфункций.

Физическая функция ПОВ заключается в создании прочной, устойчивой к воздействию воды почвенной структуры, способной обеспечить благоприятную для растений циркуляцию воды и воздуха, а также удерживать нужную температуру и задать хороший рост корней в почве, который также способствует повышению устойчивости её структуры.

Химическая функция органической составляющей гумуса состоит в том, что она является резервуаром питательных веществ.

Многие питательные вещества, связанные с находящимися в органоминеральной форме гуминовыми кислотами, уже пребывают в обменном состоянии и поглощаются растениями непосредственно из гумуса. Более того, почвенное органическое вещество постоянно минерализуется в процессе жизнедеятельности микроорганизмов, поставляя растениям необходимые им калий, фосфор, азот и другие неорганические элементы.

Эколого-биологическая функция гумуса заключается в создании и поддержании таких условий, в которых смогут активно развиваться и гумусообразующие микроорганизмы. Выполнение этой функции придаёт почве необходимую стабильность, но вместе с тем упругость и адаптивность сложной системы взаимодействия растений, микроорганизмов и почвы.

Наиболее масштабной функцией ПОВ является биосферно-экологическая. Если посмотреть на содержащиеся в почве органические соединения в масштабе глобального мирового биогеохимического цикла, то ПОВ будет там резервуаром — звеном, отвечающим за хранение и накопление преобразованной при фотосинтезе формой солнечной энергии и являющих собой пример слаженной самоорганизации сложнейших биологических систем. Биогеохимические циклы разных элементов и круговорот воды —

процессы, посредством которых происходит взаимодействие ПОВ и глобальных биогеоценотических функций почвы.

Потери ПОВ нарушат выполняемые им функции и повлекут за собой утрату биоразнообразия и деградацию плодородия вплоть до вспышек социально-экономических кризисов и ухудшения общего состояния окружающей среды [20].

#### **1.4 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 опаду. Расход же возникает в следствии эмиссии парниковых газов ( $\text{CO}_2$  и метана), а также вымывания растворенного углерода и частиц углеродных соединений.

В почве происходят два процесса, в значительной мере зависящих от температуры и влажности: жизнедеятельность микроорганизмов, в ходе которой разлагается органическое вещество, и дыхание подземной части растений. Оба этих процесса примечательны тем, что их результатом является продукция и накопление в почве  $\text{CO}_2$ , из-за чего эти процессы часто объединяют названием «дыхание почв». Так как дыхание почв зависит от температуры и влажности, множество моделей устанавливают зависимость между этими двумя показателями и эмиссией углерода их почв.

Помимо температуры и влажности к влияющим на скорость гумификации факторам стоит отнести объёмы и природу органических остатков, поступающих в почву, то есть их химический состав, а также условия, в которых будет происходить процесс гумусообразования — уровень аэрации почвы, рН среды, интенсивность жизнедеятельности микроорганизмов, их состав и химический состав минеральной части субстрата и т. д. [19].

Кроме того, необходимо учитывать кинетические закономерности ферментных реакций. Энергии активации соотносятся с температурой окружающей среды и с молекулярной структурой углеродосодержащего вещества, участвующее в реакции. Температурная чувствительность C-минерализации увеличивается с усложнением молекулярной структуры субстрата.

Температурная чувствительность дыхания почвы (часто называемый как  $Q_{10}$ ) – это коэффициент, показывающий как скорость выделения  $CO_2$  возрастает с повышением температуры на  $10\text{ }^\circ C$ , который является важным параметром, чтобы оценить интенсивность отзвыва между углеродной утечкой почвы и глобальным потеплением [8].

### **1.5 Роль азота в регуляции цикла углерода**

Азотные осадки оказывают большое влияние на цикл углерода в целом и эмиссию углекислого газа в частности. В осадках азот может быть представлен двумя формами: в виде чистого неорганического соединения (около половины от общего количества осадков азота), которое оседает сухой пылью на поверхности почвы [26], и в составе органических соединений (от 25 до 35% от общего числа азотных осадков) [27]. Азотные осадки представляют собой перешедший в кислоту диоксид азота ( $NO_2$ ), который получается в результате естественного окисления оксида азота — соединения, выделяемого в природе наибольшим количестве.  $NO_2$  легко растворяется в воде, поэтому зачастую переносится воздушными потоками в форме облаков и выпадает осадками в течение половины суток [28].

В азотном цикле можно выделить два важных для рассматриваемой темы процесса. Первый — анаэробный процесс, протекающий в переувлажненных почвах в присутствии нитрата и органического углерода кислорода и называющийся диссимиляционным восстановлением нитрата в аммоний [29]. Аммоний менее подвержен вымыванию, чем нитраты, поэтому благодаря



диссимиляционному восстановлению происходит закрепление и накопление азота в почве в более надёжной форме [30]. Второй процесс происходит при определённых условиях и является результатом бурного роста и жизнедеятельности микроорганизмов, которые захватывают азот и запасают его в белках цитоплазмы, вследствие чего азот становится недоступен для растений. Такой процесс называется иммобилизацией азота микроорганизмами. Пока микроорганизмы живы, содержащийся в них азот недоступен для растений, однако после их смерти азот высвобождается в процессе минерализации [29]. Таким образом, иммобилизующие азот микроорганизмы выступают как своеобразная форма депонирования азота в почве. Большие концентрации азота, попадая в водные и наземные экосистемы, приводят к эвтрофикации водоемов, уменьшению рН почв и даже изменению процессов мирового круговорота углерода. Уровень и успешность иммобилизации азота являются характеристикой, определяющей устойчивость почвы к высоким концентрациям азота в неорганических соединениях и обеспечивающей эффективность применения азотных удобрений [31].

Как правило, в большинстве случаев экосистема положительно реагирует на добавление в неё азота: повышается биологическая продуктивность гетеротрофных организмов, минерализующих органические соединения. Этот эффект важно иметь в виду, так как в долгосрочной перспективе рост азотного загрязнения почв при изменении температурного режима может негативно сказаться на запасе углерода в почве. Однако внесение азота может приводить как к накоплению [16], так и к потере почвенного углерода [17], что будет зависеть от влияния взаимодействия дополнительных факторов. Ускоренное истощение почвенных запасов органического С при поступлении азота в почву объясняется увеличением доступности азота для микроорганизмов-деструкторов, минерализующих ПОВ. Связывание и депонирование углерода в почве может быть связано с угнетением организмов-редукторов азотом. Согласно литературным источникам, можно выделить два механизма ингибирования выхода потока

СО<sub>2</sub> азотом: 1) подавление жизнедеятельности грибов-лигнолитиков [32]; 2) усложнение структуры сильно гумифицированного органического вещества [33]. Для предсказания динамики и скорости гумификации органического вещества (например, листового опада) и его минерализации используется показатель соотношения углерода и азота [34].

От темпов минерализации ПОВ и скорости высвобождения азота в неорганической форме зависит продуктивность лесных экосистем, скорость и успешность их формирования [35]. Аммоний, высвобождаясь из органического вещества, нитрифицируется под влиянием автотрофных и гетеротрофных бактерий, археобактерий и некоторых грибов (организмы-нитрификаторы) [29]. Нитрификация оказывает прямое влияние и на другие процессы цикла азота (например, при повышении количества нитратов темпы азотфиксации в почвах снижается, а денитрификация — усиливается [36]). Вместе с тем нитрификация является причиной повышения кислотности почв, так как при окислении аммония происходит высвобождение ионов водорода во внешнюю среду. Подкисление почвенной среды посредством загрязнения её азотом негативно сказывается на жизнедеятельности микроорганизмов, усвоении растениями азота и в общем на протекание почвенных ферментативных реакций [37]. Замечено, что при увеличении поступления азота в почву лесных экосистем повышается смертность хвойных пород. Эффективность хвойных экосистем снижается, и им на смену приходят лиственные леса, замещающие хвойные за счёт разных скоростей потребления азота [25].

Учёные [38] разработали карту азотных выпадений по миру. Исключая зоны, подвергающиеся повышенным азотным загрязнением вблизи промышленных центров, данные этой карты согласуются с измерениями, полученными в ходе полевых и лабораторных экспериментов. Для лесных экосистем России характерен низкий уровень азотных выпадений, вследствие чего главным источником азота для деревьев является минерализация ПОВ [35, 36]. Так, уровень выпадений азота для опытных участков Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, расположенных в лесостепной зоне, в 50 км на

север от Красноярска, составляет примерно  $0,65 \text{ кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ . Данное значение попадает в диапазон  $0,25 - 1 \text{ кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ , рассчитанный для областей Урала и Сибири. Это дает уникальную возможность исследовать процесс С-минерализации и изменения температурной чувствительности при низких уровнях загрязнения азота в лесных массивах России.

## **1.6 Специфика изучения минерализации углерода с применением инкубационного метода**

Инкубация — это классический лабораторный эксперимент для исследования факторов, влияющих на круговорот углерода (например, изменение температуры, влажности, поступления азота и т.д.) в органических и минеральных горизонтах почв [39]. Как правило, измеренные данные представлены в виде скорости эмиссии  $\text{CO}_2$  (измеряется концентрация  $\text{CO}_2$  на момент времени,  $\mu\text{M CO}_2 \text{ кг}^{-1}\text{с}^{-1}$ ), кумулятивного потока  $\text{CO}_2$  или в виде % минерализованного С от органического углерода. На основе этих данных выводятся кинетические параметры и коэффициенты, с помощью которых возможно построение моделей различной сложности.

Основной вклад в эмиссию  $\text{CO}_2$  почвы вносят дыхание корневых систем растений и дыхание почвенных микроорганизмов-деструкторов. Для того чтобы оценить баланс органического и неорганического С в почве следует разделять потоки почвенного  $\text{CO}_2$  на дыхание микроорганизмов и корней, потому что ключевым параметром для расчета баланса углерода является базальное (микробное) дыхание. Так, для разделения потока  $\text{CO}_2$  применяют различные методики, которые позволяют с разной степенью точности разделить почвенное дыхание на корневое и микробное [39]. Ручное удаление корней, механическая обработка и гомогенизация почвы, а затем и последующая инкубация – одна из базовых методик для достижения цели разделения потоков  $\text{CO}_2$ . Главное достоинство данного метода состоит в том, что в лабораторных условиях возможно контролировать и исследовать факторы, влияющие на эмиссию  $\text{CO}_2$ ,

что исключено в полевых экспериментах. С помощью долговременной инкубации можно изучать процессы разложения ПОВ активного и стабильного пулов. После того как в почвенном образце заканчивается легкодоступный субстрат (активный пул), микроорганизмы принимаются за трудно разлагаемые лигниноподобные вещества (стабильный пул). Опять же для полевых работ такие задачи недостижимы, так как потери ПОВ активного пула при разложении снова компенсируется листовым и корневым опадом. Отсутствие необходимости использовать специальное оборудование делает метод простым и не затратным в применении. Недостатком данного метода является то, что при механической обработке нарушается целостность почвенного образца, происходит дополнительное насыщение его кислородом, что приводит к изменению скорости выделения  $\text{CO}_2$ . Всё это вносит свои погрешности в измерения и отдаляет эксперимент от реальных почвенных процессов в природе.

Разные методики для изучения процесса С-минерализации ПОВ и  $Q_{10}$  имеют одну цель, но при этом достигают её разными путями, и поэтому имеют свои плюсы и минусы. Для того чтобы исследовать поток  $\text{CO}_2$ , исходящий от почвенных редуцентов, изучить влияние на поток различных факторов при этом сделать поправку на пулы, оптимальным является метод с применением длительной инкубации.

С 21 по 31 страницы изъяты в связи с авторскими правами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К настоящему моменту  $Q_{10}$  C-минерализации ПОВ является предметом изучения во всем мире [40-43]. Глобальное потепление и в последствии изменение климата могут дать начало кардинальным преобразованиям устройства экосистем, а значит, и изменению функционирования формирующих их элементов. В связи с этим исследования процессов базального дыхания, особенно зависимости биологической активности почвы от разных экологических факторов, представляют научный и практический интерес. Для моделирования и прогноза взаимодействия атмосферы и биосферы необходимо понимание процессов и факторов, определяющих поток  $CO_2$  из почвы в атмосферу.  $Q_{10}$ , скорректированная для определённых условий, типов экосистем и пулов, повышает точность смоделированного потока  $CO_2$  в экосистемах в ответ на температуру и прогнозируемые глобальные изменения климата [44-47].

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ПОВ – почвенное органическое вещество

C-минерализация – минерализация углерода

C<sub>ФК</sub> — концентрация фульвокислот

C<sub>ГК</sub> — концентрация гумусовых кислот

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Luo, Y. Terrestrial carbon cycle feedback to climate warming / Y. Luo // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* - 2007. - V. 38. - PP. 683–712.
2. Raich J.W., Schlesinger W.H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate / J.W. Raich, W.H. Schlesinger // *Tellus B.* - 1992. - V. 44. - PP. 81-99.
3. Schimel D.S., Braswell B.H., Holland E.A., McKeown R. Climatic, edaphic, and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils / D.S. Schimel, B.H. Braswell, E.A. Holland, R. McKeown // *Global Biogeochemistry Cycles.* - 1994. - V. 8. - PP. 279–293.
4. Houghton R.A., Davidson E.A., Woodwell G.M. Missing sinks, feedbacks, and understanding the role of terrestrial ecosystems in the global carbon balance / R.A. Houghton, E.A. Davidson, G.M. Woodwell // *Global Biogeochemical Cycles.* - 1998. - V. 12. - PP. 25–34.
5. Karhu K., Auffret M.D., Dungait J.A., et al. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response / K. Karhu, M.D. Auffret, J.A. Dungait // *Nature.* - 2014. - V. 513. - № 7516. - PP. 81-84.
6. Kirschbaum, M.U.F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage / M.U.F. Kirschbaum // *Soil Biol. Biochem.* - 1995. - V. 27. - PP. 753–760.
7. Arrhenius, S. Uber die Reaktions geschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Sauren / S. Arrhenius // *Z. Phys. Chem.* - 1889. - V. 4. - PP. 226–248.
8. Davidson, E. A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change / E. A. Davidson, I. A. Janssens // *Nature.* - 2006. - V. 440. - PP. 166 – 169.
9. Davidson E.A., Trumbore S.E. Soil warming and organic carbon content / E.A. Davidson, S.E. Trumbore // *Nature.* - 2000. - V. 408. - PP. 789–790.



10. Kirschbaum, M. U. F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage / M.U.F. Kirschbaum // *Soil Biology and biochemistry*. – 1995. – Т. 27. – №. 6. – PP. 753-760.
11. Rayment M. B., Jarvis P. G. Temporal and spatial variation of soil CO<sub>2</sub> efflux in a Canadian boreal forest / M. B. Rayment, P. G. Jarvis // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2000. – Т. 32. – №. 1. – PP. 35-45.
12. Belowground Carbon Cycling Processes at the Molecular Scale An EMSL : материалы к междунар. науч.-практ. конф., 19 – 21 февр. 2013 г. – Вашингтон, 2013. – 8с.
13. Larionova A.A., Yevdokimov I.V., Bykhovets S.S. 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. - PP. 1073-1081.
14. Liski J., Ilvesniemi H. CO<sub>2</sub> emissions from soil in response to climatic warming are overestimated-The decomposition of old soil organic matter is tolerant of temperature / J. Liski, H. Ilvesniemi // *Ambio*. - 1999. - V. 28. - PP. 171–174.
15. Чертов, О. Г. Теоретические подходы к моделированию динамики содержания органического вещества почв / О. Г. Чертов, А. С. Комаров // *Почвоведение*. – 2013. – №. 8. – С. 937-937.
16. Кудеяров, В. Н. Азотно-углеродный баланс в почве / В. Н. Кудеяров // *Почвоведение*. – 1999. – №1. – С. 73 – 82.
17. Sillen, W. M. A. Effects of elevated CO<sub>2</sub> 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. – PP. 2247 – 225.
18. 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. – С.150-176.

19. Александрова, Л. Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации : учебник / Л. Н. Александрова. - Ленинград : НАУКА, - 1980. – С.12-13.
20. Семенов, В. М. Почвенное органическое вещество: научный сборник / В. М. Семенов, Б.М. Когут. – Москва : ГЕОС, – 2015. – С. 14-27.
21. Ларионова, А. А. Идентификация лабильного и устойчивого пулов органического вещества в агросерой почве / А. А. Ларионова //Почвоведение. – 2011. – №. 6. – С. 685-698.
22. Орлов, Д.С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации : научн.изд. / Д. С. Орлов – Москва : Изд-во МГУ, - 1990. – С. 325.
23. 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. – PP. 3386-3406.
24. Scholes, M.C. Input control of organic matter dynamics / M.C. Scholes, D. Powlson, G. Tian // Geoderma. – 1997. – V. 79. – PP. 25-47.
25. 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. – С.120.
26. Sparks, J. P. Dry nitrogen deposition estimates over a forest experiencing free air CO<sub>2</sub> enrichment / J. P. Sparks, J. Walker, A. Turnipseed, A. Guenther //Global Change Biology. – 2008. – Т. 14. – №. 4. – PP. 768-781.
27. Cornell, S. Atmospheric nitrogen deposition: revisiting the question of the invisible organic fraction / S. Cornell //Procedia Environmental Sciences. – 2011. – V. 6. – PP. 96-103.
28. Заиков Г.Е. Кислотные дожди и окружающая среда : науч. изд. / Г. Е. Заиков, С. А. Маслов, В. Л. Рубайло. – Москва : Химия, 1991. – С.140.
29. 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. – С.22.

30. 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. – PP. 2410 – 2416.

31. Евдокимов, И. В. Имобилизация 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.

32. Frey S. D. Chronic nitrogen additions suppress decomposition and sequester soil carbon in temperate forests / S. D. Frey // *Biogeochemistry*. – 2014. – V. 121. – №. 2. – PP. 305-316.

33. Oita A. Substantial nitrogen pollution embedded in international trade /A. Oita, A. Malik // *Nature Geoscience*. – 2016. – V. 9. – №. 2. – PP. 111-115.

34. Alexander, M. Mineralization and immobilization of nitrogen // *Introduction to soil microbiology*, 2nd edn. Wiley / M. Alexander, New York. – 1977. – PP. 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. Стадницкий, Г. В. Экология: Учебное пособие для вузов-2-е изд., исправл. / Г. В. Стадницкий, А. И. Родионов. – СПб. – 1996.

38. Reay D. S. et al. Global nitrogen deposition and carbon sinks /D. S. Reay // *Nature Geoscience*. – 2008. – V. 1. – №. 7. – PP. 430-437.

39. Weihermüller, L. Problems associated to kinetic fitting of incubation data / L. Weihermüller // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2018. – V. 120. – PP. 260-271.

40. Федорец, Н. Г. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах / Н. Г. Федорец, О. Н. Бахмет // – Петрозаводск: КарНЦ РАН. – 2003. – 240
41. 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. – PP. 440 – 443.
42. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Галлардо Ланчо Х.Ф. Оценка скорости минерализации органического вещества почв в лесных экосистемах внутриконтинентального умеренного, средиземноморского и тропического муссонного климата / И.Н. Курганова, В.О. Лопес де Гереню, Х.Ф. Галлардо Ланчо // Почвоведение. - 2012. - № 1. - С. 82-94.
43. Schädel, C. Decomposability of soil organic matter over time: the Soil Incubation Database (SIDb, version 1.0) and guidance for incubation procedures/ C. Schädel //Earth System Science Data. – 2020. – V. 12. – №. 3. – PP. 1511-1524.
44. Ларионова А.А., Мальцева А.Н., Лопес де Гереню В.О., Квиткина А.К. Влияние температуры и влажности на минерализацию и гумификацию листового опада в модельном инкубационном эксперименте / А.А. Ларионова, А.Н. Мальцева, В.О. Лопес де Гереню, А.К. Квиткина // Почвоведение. - 2017. - № 4. - С. 438-448.
45. Иванов А.В., Браун М., Татауров В.А. Сезонная и суточная динамика эмиссии CO<sub>2</sub> из почв кедровых лесов южного Сихотэ-Алиня / А.В. Иванов, М. Браун, В.А. Татауров // Почвоведение. - 2018. - № 3. - С. 297-303.
46. Евдокимов И.В., Юсупов И.А., Ларионова А.А., Быховец С.С. Тепловое воздействие факела попутного газа на биологическую активность почвы / И.В. Евдокимов, И.А. Юсупов, А.А. Ларионова, С.С. Быховец // Почвоведение. - 2017. - № 12. - С. 1485-1493.
47. Ларионова А.А., Квиткина А.К., Евдокимов И.В., Быховец С.С. Влияние температуры на интенсивность разложения лабильного и устойчивого органического вещества агрочернозема / А.А. Ларионова, А.К.

Квиткина, И.В. Евдокимов, С.С. Быховец // Почвоведение. - 2013. - № 7. - С. 803.

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

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

 В.А. Кратасюк

« 17 » июня 2021 г.

**БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА**

**06.03.01 – Биология**

Влияние N на температурную чувствительность и минерализацию разных пулов  
органического вещества почв ельника и лесной поляны

Руководитель

  
подпись, дата


к.б.н. И.В. Свидерская

Выпускник

 29.06.2021  
подпись, дата

Е. В. Сиделева

Консультант

 21.06.21  
подпись, дата

проф., д.б.н. О.В. Меняйло

Красноярск 2021