

ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.45

doi: 10.17223/19988591/46/8

Л.Г. Никонова^{1,2}, И.Н. Курганова¹, В.О. Лопес де Гереню¹,
В.А. Жмурин¹, Е.А. Головацкая²

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
г. Пушкино, Россия

²Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. Томск, Россия

Влияние абиотических факторов на разложение опада растений-торфообразователей в инкубационном эксперименте

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ПНЦБИ РАН (№ гос. регистрации АААА-А18-118013190177-9) при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-34-50041).

Представлены результаты инкубационного эксперимента по влиянию абиотических факторов (температуры (2, 12, 22°C) и влажности (30, 60 и 90% полной влагоемкости, ПВ)) на скорость разложения растительного опада основных растений-торфообразователей болотных экосистем южно-таежной подзоны Западной Сибири (*Sphagnum fuscum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*) на начальных этапах разложения (3 мес). Показано, что на динамику и интенсивность выделения $C(CO_2)$ в процессе эксперимента заметное влияние оказывают все изучаемые факторы: температура, влажность и вид растительного опада. Во всех растительных образцах на начальных этапах разложения наблюдали усиленное выделение $C(CO_2)$, вызванное всплеском активности микроорганизмов-деструкторов и наличием легкодоступных соединений в составе опада. Увеличение скорости разложения сначала фиксировали при 22°C и спустя 1–2 недели – при 2°C. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа показали, что по силе влияния на общие потери $C(CO_2)$ в процессе разложения растений-торфообразователей в рамках заданных диапазонов температуры и влажности изучаемые факторы можно расположить в следующем порядке: вид растительного опада > температура > влажность. Температурный коэффициент Q_{10} в зависимости от вида растительного опада и его влажности в низкотемпературном диапазоне 2–12°C варьировал от 0,97 до 1,53 и составлял 1,05–2,18 в температурном интервале 12–22°C. При повышении температуры для всех образцов наблюдали значимое увеличение константы разложения. Полученные результаты имеют значение для моделирования и прогнозирования скорости трансформации органического вещества торфа при изменении климатических условий.

Ключевые слова: *Sphagnum fuscum*; *Chamaedaphne calyculata*; *Eriophorum vaginatum*; гидротермические условия; выделение CO_2 ; константа разложения; температурная чувствительность.

Введение

На территории Западной Сибири сосредоточены крупнейшие запасы торфа, составляющие приблизительно 22 млрд т [1]. Основная масса углерода (С), связанного в органическом веществе (ОВ) торфа и растительного опада, высвобождается в виде CO_2 в процессе разложения в результате жизнедеятельности гетеротрофных микроорганизмов. Растительный опад подвергается первичной деструкции микроорганизмами, активность которых в значительной степени определяется гидротермическим режимом торфяной залежи [2–4]. Увеличение температуры, как правило, усиливает микробиологическую активность и тем самым может ускорить процесс разложения [5, 6]. Понижение уровня болотных вод приводит к уменьшению влажности верхних слоев торфяной залежи, что также способствует ускорению процесса разложения торфа, в то время как при высоких уровнях болотных вод наблюдается угнетение аэробного микробного сообщества, за счет чего роль температуры заметно снижается [7]. Согласно исследованиям [3, 8, 9], наиболее интенсивно процессы разложения ОВ протекают на первых этапах деструкции, при этом на краткосрочные данные значительное влияние оказывают колебания влажности и температуры [10, 11]. Однако наряду с влиянием абиотических факторов, таких как температура и влажность, скорость деструкции растительных остатков в торфяной залежи в значительной степени определяется индивидуальными особенностями химического состава опада растений-торфообразователей [3, 4, 12–14]. Особый интерес вызывает неаддитивный эффект, проявляющийся при смешивании опада разных видов растений [15, 16]. В нативных условиях все перечисленные факторы оказывают сопряженное влияние на скорость разложения опада, и выявить вклад каждого из них в процессы трансформации ОВ возможно лишь в условиях модельного эксперимента при заданных и контролируемых внешних условиях.

Цель исследования – количественная оценка влияния абиотических факторов (температуры и влажности) на скорость разложения опада основных растений-торфообразователей олиготрофных болот южно-таежной подзоны Западной Сибири в условиях модельного эксперимента.

Материалы и методика исследования

Характеристика растительных образцов. Динамику скорости разложения ОВ определяли на примере опада основных растений-торфообразователей, характерных для сосново-кустарничково-сфагновых фитоценозов олиготрофных болот: листья кустарничка *Chamaedaphne calyculata* Moench. – мирт болотный, или кассандра (семейство *Ericaceae* Juss. – Вересковые), ветوشь травянистого растения *Eriophorum vaginatum* L. – пушица влагалищная (семейство *Cyperaceae* Juss. – Осоковые) и очес сфагнового

мха *Sphagnum fuscum* Klinggr. – сфагнум бурый (семейство *Sphagnaceae* Martynov – Сфагновые). Растительный опад собирали в сентябре 2017 г. на территории стационара «Васюганье» (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск) на олиготрофном болоте «Бакчарское» (Бакчарский район, Томская область, 56°58'N, 82°36'E). Кроме опада отдельных видов растений, готовили смешанный образец из *S. fuscum* (60%) и *Ch. calyculata* (40%). Долю опада каждого вида рассчитывали в соответствии с вкладом вида в суммарный опад сосново-кустарничково-сфагнового фитоценоза на территории болота «Бакчарское». Собранный опад растений в лабораторных условиях высушивали до воздушно-сухого состояния при комнатной температуре.

В исходных растительных образцах определяли зольность [17], величину рН в водной и солевой (1М KCl) вытяжках (при соотношении опад : раствор = 1:25) [18], гигроскопическую влажность и величину полной влагоемкости (ПВ, %), соответствующую влажности, при которой происходило полное насыщение образца водой, с последующим оттоком гравитационной влаги [19, 20]. Для каждого образца рассчитывали абсолютно сухую массу, которую использовали при дальнейшем определении скорости разложения. В растительных образцах также определяли содержание углерода (С) и азота (N) на автоматическом CHNS-анализаторе Leco (LECO Corporation, США). Содержание спирторастворимых соединений (Eth-Ext, включающих ароматические и алифатические углеводы, терпены, карболовые кислоты, смолы и жирные кислоты, эфирные масла, жиры, фитостерины), целлюлозы (Cel), лигнина и лигниноподобных веществ (Lig) оценивали гравиметрическим методом (J. Klasson, K. Kurschner) [21, 22] на базе аналитической лаборатории (Институт леса Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск) [23]. Лигнин и биогенетически родственные ему лигнаны и флавоноиды определяли после удаления битуминозных веществ и обработки 72% серной кислотой. Целлюлозу экстрагировали смесью концентрированной азотной кислоты и этанола (объемное соотношение 1:4). Биохимические анализы, определение зольности и величины рН проведены без аналитических повторностей: полученные значения сопоставимы с данными, полученными ранее для исследуемых образцов опада [4, 24, 25].

Описание эксперимента. Определение влияния абиотических факторов на скорость разложения органического вещества в лабораторных условиях проводят для почвенных субстратов [26, 27]. Основываясь на данных работах, в условиях инкубационного эксперимента проведено исследование влияния температуры и влажности на скорость разложения опада растений-торфообразователей. Для этого навески растительного материала (1–3 г воздушно-сухой массы) помещали в стеклянные флаконы объемом 110 мл и увлажняли до состояния, соответствующего 30, 60 и 90% их полной влагоемкости (или водоудерживающей способности). Для увлажнения использовали болотную воду, которая содержит нативную микрофлору, характер-

ную для того места, где произрастали растения. Флаконы с растительным опадом выдерживали 7 дней при комнатной температуре (предынкубация) [28, 29], а затем помещали в термостаты для последующего непрерывного инкубирования в течение 3 мес при температурах: 2, 12 и 22°C. Во время эксперимента влажность растительного материала поддерживали на заданном уровне путем добавления болотной воды в количестве, необходимом для поддержания постоянной массы исходных навесок. Опыт проведен в 3-кратной повторности.

Определение скорости выделения CO_2 , или интенсивности разложения (decomposition rate, $DecR$) опада растений-торфообразователей, проводили регулярно: 3–5 раз в неделю в течение 1-го месяца эксперимента и 2 раза в неделю все последующее время. В день проведения замера флаконы извлекали из термостата, проветривали в течение 10 мин в токе воздуха, герметично закрывали резиновыми крышками и опять помещали в термостат. Спустя 3–4 ч проводили определение концентрации CO_2 с помощью точного инфракрасного газоанализатора LI-820 (Li-COR Biosciences, США). Между замерами флаконы закрывали полиэтиленовыми пленками, которые пропускали воздух, но существенно сдерживали испарение влаги.

Для расчета $DecR$ (мкг С/г образца/ч) использовали формулу [30, 31]:

$$DecR = \frac{dC \times M(C) \times V_f \times 10}{m \times V_m \times t}, \quad (1)$$

где dC – показания прибора с учетом нулевого значения, объемные %; $M(C)$ – молярная масса углерода, 12 г/моль; V_f – объем флакона, мл; m – масса абсолютно сухого образца, г; V_m – молярный объем газа, 22,4 л/моль; t – время инкубации, ч; 10 – переводной коэффициент.

Влияние температурного фактора оценивали с помощью температурного коэффициента Q_{10} , показывающего, как изменяется интенсивность разложения образца при изменении температуры на 10°C, используя формулу [32]

$$Q_{10} = \left(\frac{DecR_2}{DecR_1} \right)^{\left[\frac{10}{(T_2 - T_1)} \right]}, \quad (2)$$

где $DecR_2$ и $DecR_1$ – средние скорости биогенного разложения при температурах T_2 (более высокая температура) и T_1 (более низкая температура).

Величину температурного коэффициента Q_{10} в нашем эксперименте определяли для двух температурных интервалов: 2–12 и 12–22°C.

Константу скорости разложения растительного опада определяли на основе экспоненциальной регрессионной модели, используя кумулятивные кривые потерь углерода (С) в форме CO_2 за все время эксперимента [33]:

$$C_{cum} = C_o \times (1 - e^{(-k \times T)}), \quad (3)$$

где C_{cum} – суммарные потери $C(CO_2)$ в результате разложения растений-торфообразователей (мг С/г субстрата); C_o – исходное содержание общего углерода в образце (мг С/г субстрата); T – время инкубации, сут; k – константа разложения, сут⁻¹.

Статистическая обработка экспериментальных данных проведена с использованием пакета программ Microsoft Office Excel 2007 и StatSoft STATISTICA 6.0. Количественная оценка влияния температуры (T), влажности (W) и вида субстрата (P) на величину C_{cum} (суммарные потери $C(CO_2)$ за время всего эксперимента) проведена при помощи двух- и трехфакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Все статистические анализы выполнены при уровне значимости $\alpha = 0,05$. На рисунках и в таблицах данные представлены в виде средней арифметической величины со стандартной ошибкой ($m \pm SE$).

Результаты исследования и обсуждение

Наиболее активные процессы деструкции органического вещества растительного опада происходят на начальных этапах трансформации. В зависимости от химического состава растений и гидротермических условий трансформация ОВ протекает с разной интенсивностью. Для выявления особенностей химического состава исследуемых растений-торфообразователей проведен анализ физико-химических показателей растительного опада, согласно результатам которого, свойства и состав изучаемых образцов заметно отличались (табл. 1, 2). Так, для образца *S. fuscum* получены самые низкие значения рН и зольности, но вместе с тем и самые высокие показатели гигроскопической влажности и полной влагоемкости (см. табл. 1). Также в этих образцах выявлено самое низкое содержание С, N и целлюлозы, при наиболее высокой обогатенности лигниноподобными и спирторастворимыми веществами (см. табл. 2). Величины отношений C/N и Lig/N для образца *S. fuscum* оказались наиболее широкими. Среди всех исследуемых образцов листья *Ch. calyculata* характеризовались наиболее высоким содержанием С и N и наиболее узким отношением C/N и Lig/N. По многим анализируемым параметрам образец *E. vaginatum* занимал промежуточное положение между образцами *S. fuscum* и *Ch. calyculata*, но вместе с тем он характеризовался самым высоким содержанием целлюлозы.

Для жизнедеятельности микроорганизмов-деструкторов кислая среда является неблагоприятным фактором [34], что может существенно тормозить процесс разложения органического вещества. Также более медленная минерализация, по мнению многих авторов, характерна для субстратов с широким соотношением C/N и Lig/N [35, 36]. Можно предположить, что наиболее благоприятными для разложения свойствами обладает опад *Ch. calyculata*, а *S. fuscum* будет отличать наиболее высокая устойчивость к разложению.

Таблица 1 [Table 1]

Некоторые свойства опада растений-торфообразователей
[Some properties of the litter of peat-forming plants]

Показатель [Parameter]	Золь- ность [Ash], %	pH		Гигроскопиче- ская влажность [Hygroscopic moisture], %	Полная влагоемкость [Water holding capacity], %
		1M KCl	H ₂ O		
Растение [Plant]					
<i>Sphagnum fuscum</i>	0,74	2,5	3,4	13,7	2541±241
<i>Eriophorum vaginatum</i>	2,25	4,3	4,8	3,9	178±3
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	2,23	4,5	4,9	7,6	244±1
Смешанный образец [Mixed sample]	1,53	3,7	3,0	9,3	1203±55

Примечание. * – данные полной влагоемкости представлены в виде средней арифметической величины со стандартной ошибкой.

[Note. *Water holding capacity data are shown as the arithmetic mean and the standard error for each sample].

Таблица 2 [Table 2]

Биохимический состав опада растений-торфообразователей
[Biochemical composition of the litter of peat-forming plants], %

Содержание [Content]	C, %	N, %	C/N	Eth- Ext, %	Cel, %	Lig, %	Lig/N
<i>Sphagnum fuscum</i>	44,0±0,6	0,37±0,01	118±1	3,9	25,3	12,2	32
<i>Eriophorum vaginatum</i>	45,4±0,4	0,93±0,01	49 ±0,1	11,3	35,3	20,3	22
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	51,8±1,1	1,15±0,03	45±1	33,4	12,1	28,5	24
Смешанный образец [Mixed sample]	46,2±0,7	0,66±0,01	70±0	19,2	19,2	20,8	32

Примечание. Eth-Ext – спирторастворимые соединения (ароматические и алифатические углеводы, терпены, карбоновые кислоты, смолы и жирные кислоты, эфирные масла, жиры, фитостерины); Cel – целлюлоза; Lig – лигнин и лигниноподобные вещества (m±SE).

[Note. Eth-Ext - Alcohol-soluble compounds (aromatic and aliphatic carbohydrates, terpenes, carboxylic acids, resins, fatty acids, essential oils, fats, phytosterols); Cel - Cellulose; Lig - Lignin and lignin-like substances (m±SE)].

На динамику и интенсивность выделения C(CO₂) в процессе эксперимента заметное влияние оказывали все три изучаемых фактора: температура, влажность и вид растительного образца (рис. 1–3). Динамика выделения C(CO₂) из образца *S. fuscum* демонстрировала наибольшее сходство со смешанным образцом, который на 60% состоял из остатков сфагнового мха. Разница заключалась в интенсивности разложения, которая в первые 1,5 мес эксперимента для опада *S. fuscum* в 2–3 раза ниже, чем для смешанного образца. Эту закономерность наблюдали практически при всех исследуемых температурах и уровнях влажности. Период наиболее активного разложения опада *S. fuscum* существенно короче, чем для всех других образцов, и не превышает

5 дней. Такой характер разложения *S. fuscum* объясняется особенностями его химического состава – самым высоким содержанием спирторастворимых веществ и самым широким соотношением C/N и Lig/N (см. табл. 1, 2).

Кривые, описывающие динамику величины DecR для образца *E. vaginatum*, за время всего эксперимента идентичны при всех заданных температурах и уровнях влажности. Самую высокую скорость разложения опада *E. vaginatum* наблюдали в первые дни эксперимента. Чем выше температура и влажность, тем интенсивнее начальный всплеск выделения C(CO₂), наблюдаемый в процессе разложения опада *E. vaginatum*. При 22°C интенсивность выделения C(CO₂) достигала, в зависимости от влажности, 150–200 мкг C/г/ч, а при 12 и 2°C максимальная скорость выделения C(CO₂) не превышала 55–85 мкг C/г/ч. Период, в течение которого наблюдали самые высокие скорости разложения опада *E. vaginatum*, составлял 1–5 дней при температуре 22°C, при более низких температурах инкубирования длительность этого периода увеличивалась до 25–30 дней. Чем ниже была влажность инкубируемых образцов, тем более длительным оказывался период интенсивных потерь C(CO₂). Спустя 30–35 дней после начала эксперимента наблюдали выход интенсивности выделения C(CO₂) из образца *E. vaginatum* на стационарный уровень с дальнейшим постепенным и медленным снижением величины DecR до значений, не превышающих 5–25 мкг C/г/ч к концу 3-го месяца эксперимента.

Разложение опада *Ch. calyculata* в наибольшей степени зависело от температуры и влажности инкубирования. При температуре 22°C и уровнях влажности 60 и 90% ПВ, величина DecR достигала максимальных значений (50–150 мкг C/г/ч) в течение первых 2 нед эксперимента.

Снижение температуры и влажности вызывало не только закономерное уменьшение максимальных значений DecR до 25–40 мкг C/г/ч, но и увеличение продолжительности периода с высокой скоростью разложения и его смещение на более поздние сроки (см. рис. 2, 3). Выход интенсивности выделения C(CO₂) на стационарный уровень (10–20 мкг C/г/час) для опада *Ch. calyculata* наблюдали только при 22°C и влажности 60 и 90% от ПВ (см. рис. 1).

Таким образом, на начальных этапах разложения наблюдали усиленное выделение C(CO₂) из всех растительных образцов, вероятно, вызванное всплеском активности микроорганизмов-деструкторов, которое сначала фиксировали при 22°C и только спустя 1–2 нед – при 2°C. При этом снижение активности разложения опада при 2°C происходило намного медленнее, чем при 22°C. Так, например, у опада *E. vaginatum* при 22°C максимальные значения DecR фиксировали через сутки, а при 2°C – только на 7-е сут после начала эксперимента. Динамика разложения смешанного образца примечательна тем, что максимальная величина DecR превышала соответствующие показатели для опада *S. fuscum* и *Ch. calyculata*. Как правило, при одних и тех же температурах максимальные значения DecR наблюдали при высоких уровнях влажности (60 и 90% ПВ).

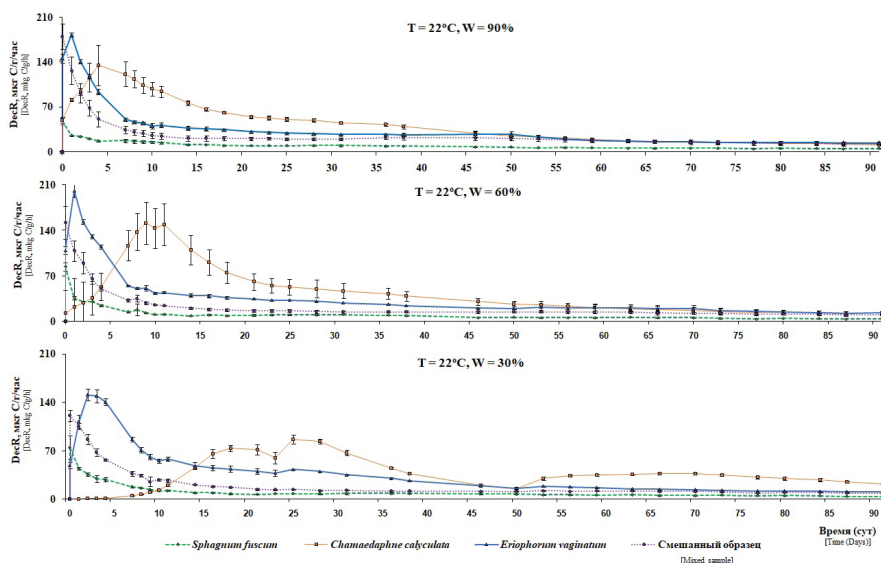


Рис. 1. Динамика скорости выделения $C(CO_2)$ из различных видов растительного опада при температуре $22^\circ C$ и разных уровнях влажности (W): 30, 60 и 90% их полной влагоемкости ($m \pm SE$)

[Fig. 1. Dynamics of $C(CO_2)$ emission rate from various types of plant litter at a temperature of $22^\circ C$ and different moisture levels (W): 30, 60 and 90% of their water holding capacity. On the X-axis - Incubation time, days; on the Y-axis - $C(CO_2)$ emission rate, $mg/g/h$ ($m \pm SE$)]

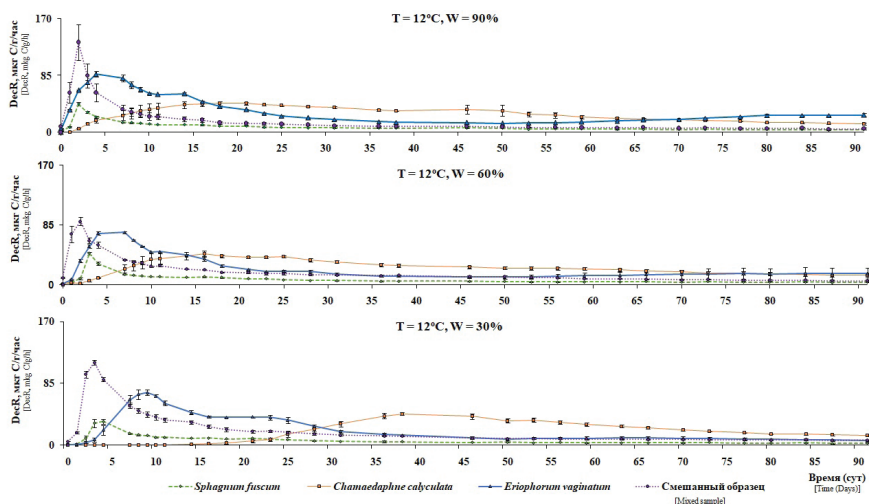


Рис. 2. Динамика скорости выделения $C(CO_2)$ из различных видов растительного опада при температуре $12^\circ C$ и разных уровнях влажности (W): 30, 60 и 90% их полной влагоемкости ($m \pm SE$)

[Fig. 2. Dynamics of $C(CO_2)$ emission rate from various types of plant litter at a temperature of $12^\circ C$ and different moisture levels (W): 30, 60 and 90% of their water holding capacity. On the X-axis - Incubation time, days; on the Y-axis - $C(CO_2)$ emission rate, $mg/g/h$ ($m \pm SE$)]

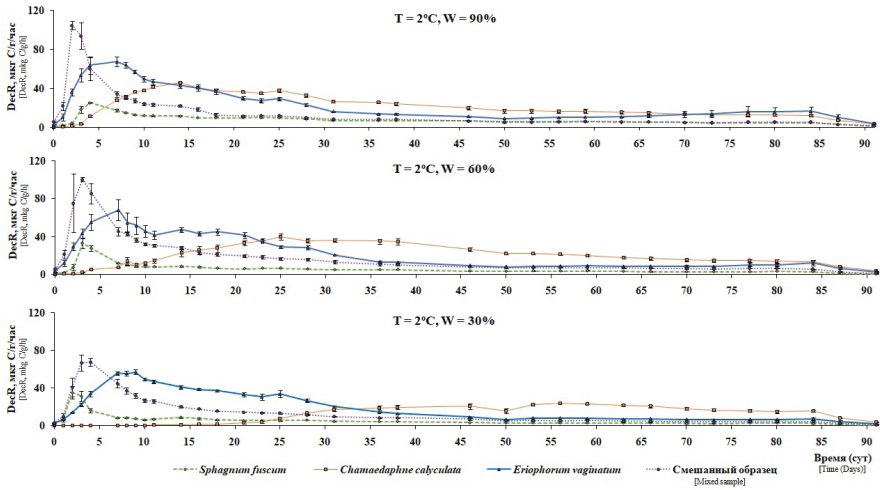


Рис. 3. Динамика скорости выделения $C(CO_2)$ из различных видов растительного опада при температуре $2^\circ C$ и разных уровнях влажности (W): 30, 60 и 90% их полной влагоемкости ($m \pm SE$)

[Fig. 3. Dynamics of $C(CO_2)$ emission rate from various types of plant litter at a temperature of $2^\circ C$ and different moisture levels (W): 30, 60 and 90% of their water holding capacity. On the X-axis - Incubation time, days; on the Y-axis - $C(CO_2)$ emission rate, $mg/g/h$ ($m \pm SE$)]

Высокие скорости разложения растительных образцов на начальном этапе эксперимента объясняются, по-видимому, тем, что в свежем растительном опаде содержится большое количество водорастворимых и легкогидролизуемых веществ, которые потребляются микроорганизмами-деструкторами в первую очередь [14]. В ходе последующего разложения содержание легкодоступных компонентов углеводного и полипептидного комплексов снижается и соответственно уменьшаются потери органического вещества [12, 37–39]. Таким образом, ключевую роль в динамике разложения растительноторфообразователей играет их химический состав, который и определяет, как характер разложения, так и величину максимальных значений DecR.

Максимальные общие потери $C(CO_2)$ из растительных образцов за 3 мес (C_{cum}) эксперимента наблюдали в образцах *Ch. calyculata* и *E. vaginatum*. Величина C_{cum} в зависимости от температуры инкубации изменялась от 67 до 93 мг C/г при температуре $22^\circ C$ до 29–46 мг C/г при температуре $2^\circ C$ (рис. 4, A–C).

Снижение температуры и влажности, при которых проводили инкубацию растительных образцов, как правило, вызывало уменьшение общих потерь $C(CO_2)$ в процессе разложения. Наиболее заметно (в 1,5 раза) уменьшилась величина C_{cum} в образцах *Ch. calyculata* при снижении температуры с 22 до $2^\circ C$ (см. рис. 4, C). Образцы *S. fuscum* ожидаемо демонстрировали самую высокую устойчивость к разложению: потери $C(CO_2)$ при $22^\circ C$ практически не зависели от влажности, составляя 19–20 мг C/г (см. рис. 4, A). Наиболее значительное снижение суммарного выделения $C(CO_2)$ из образца *S. fuscum*

наблюдали при температуре 2°C (см. рис. 4, C). Величина C_{cum} для смешанного образца принимала промежуточное значение между потерями $C(\text{CO}_2)$, полученными для его отдельных компонент (*S. fuscum* и *Ch. calyculata*), и, как правило, уменьшалась при более низких температурах (см. рис. 4, A–C). Уменьшение влажности образцов при разных температурах разнонаправленно влияло на величину потерь $C(\text{CO}_2)$: при 22°C происходило снижение величины C_{cum} , а при 12°C – ее повышение (см. рис. 4, A, B).

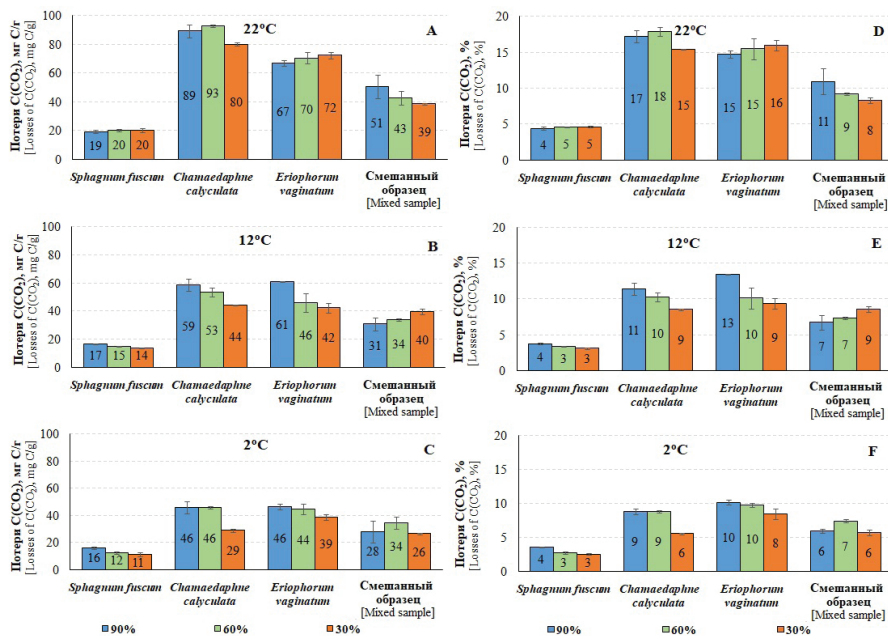


Рис. 4. Суммарные потери $C(\text{CO}_2)$ из различных видов растительного опада при температурах (2, 12, 22°C) и разных уровнях влажности (30, 60 и 90% их полной влагоемкости): A, B, C – мг C/g растительного опада; D, E, F – % от исходного количества C в образце ($m \pm SE$)

[Fig. 4. Total losses of $C(\text{CO}_2)$ from different types of plant litter at temperatures (2, 12, 22°C) and different moisture levels (30, 60 and 90% of their water holding capacity): A, B, C - mg C/g of plant litter; D, E, F - % of the initial amount of C in the sample. On the X-axis - Total losses of C; on the Y-axis - Plant samples ($m \pm SE$)]

Количество $C(\text{CO}_2)$, выделившееся за 3 мес эксперимента, оценивали также как долю (в %) по отношению к исходному количеству C в растительных образцах (рис. 4, D–F). За 3 мес эксперимента в зависимости от температуры и увлажнения образцы *S. fuscum* потеряли всего 3–5% исходного количества C, смешанный образец чуть больше – 6–11%, а потери $C(\text{CO}_2)$ из опада *Ch. calyculata* и *E. vaginatum* составили от 6 до 18% исходного содержания углерода. Полученные нами данные согласуются с результатами натурального эксперимента по разложению растительного опада [24], согласно которому за 1 год эксперимента в зависимости от условий увлажнения об-

разцы *S. fuscum* теряли меньшее количество углерода в отличие от опада *Ch. calyculata* и *E. vaginatum*.

В результате 3-факторного дисперсионного анализа выявлено, что все изучаемые факторы (вид растительного опада, температура и влажность) оказывали значимое влияние на вариабельность величины C_{cum} за 3 мес эксперимента (табл. 3). Вместе с тем основное влияние на количество общих потерь $C(CO_2)$ оказывал вид опада, объясняя 61% общей дисперсии величины C_{cum} . На долю температуры и влажности приходилось 31 и 2% объясненной дисперсии соответственно. Значимое, но довольно слабое влияние на величину общих потерь $C(CO_2)$ из растительных образцов оказывали и различные сочетания изучаемых факторов, за исключением совместного влияния температуры и влажности (см. табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

Доля дисперсии (η , %), объясненной влиянием вида растительного опада (P), температуры (T), влажности (W) и их сочетаниями на величину общих потерь $C(CO_2)$ за 3 мес эксперимента [The dispersion percentage (η ,%), explained by the influence of the type of plant litter (P), temperature (T), moisture level (W) and their combinations on the total loss of $C(CO_2)$ for 3 months of the experiment]

Фактор [Factor]	η , %	F	p
P	61,0	450	< 0,0001
T	31,2	230	< 0,0001
W	2,1	15	< 0,0001
P*T	4,3	32	< 0,0001
P*W	0,6	4	0,001
T*W	0,3	2	0,129
P*T*W	0,4	3	0,001
UV	0,1		

Примечание. UV – необъясненная дисперсия; жирным шрифтом показано значимое влияние факторов ($p < 0,05$).

[Note. UV - an unexplained variance; the significant influence of factors is in bold ($p < 0.05$)]

Результаты 2-факторного дисперсионного анализа, проведенные для каждого из растительных образцов индивидуально, показали, что основное влияние на величину общих потерь $C(CO_2)$ из образцов изучаемых видов опада оказывала температура, которая объясняет 75–90% дисперсии C_{cum} . Влияние влажности оказалось значимым для всех изучаемых видов растений, кроме смешанного образца, хотя доля объясненной дисперсии за счет изменения этого фактора не превышает 9% (табл. 4). Сопряженное влияние температуры и влажности не оказывало достоверного влияния на величину общих потерь $C(CO_2)$ из отдельных видов растительных образцов.

Таким образом, по силе влияния на общие потери $C(CO_2)$ в процессе разложения опада основных видов растений-торфообразователей в рамках заданных диапазонов температуры и влажности изучаемые факторы можно

расположить в следующем порядке: вид растительного опада > температура > влажность.

Таблица 4 [Table4]

Доля дисперсии (p, %), объясненной влиянием температуры (T), влажности (W) и их сочетанием (T*W) на общие потери C(CO₂) из различных видов растений-торфообразователей

[The dispersion percentage (p, %), explained by the influence of temperature (T), moisture level (W) and their combination (T*W) on the total loss of C (CO₂) from various peat-forming plants]

Фактор [Factor]	<i>Sphagnum fuscum</i>		<i>Chamaedaphne calyculata</i>		<i>Eriophorum vaginatum</i>		Смешанный образец [Mixed sample]	
	p, %	p	p, %	p	p, %	p	p, %	p
T	86,1	< 0,0001	90,3	< 0,0001	86,7	< 0,0001	74,7	0,001
W	7,8	0,006	9,0	< 0,0001	5,6	0,048	1,9	0,753
T*W	4,9	0,014	0,4	0,31	6,2	0,017	16,8	0,074
UV	1,2		0,3		1,5		6,6	

Примечание. UV – необъясненная дисперсия; полужирным шрифтом выделено статистически значимое влияние факторов (p<0,05).

[Note. UV - an unexplained variance; the significant influence of factors is in bold (p < 0.05)].

Кумулятивные кривые потерь C(CO₂) из растительных образцов за 3 мес эксперимента аппроксимировались при помощи экспоненциальной регрессионной модели [уравнение (3)], что позволило оценить константы скорости разложения растительных образцов за этот период при различных сочетаниях температуры и влажности (рис. 5).

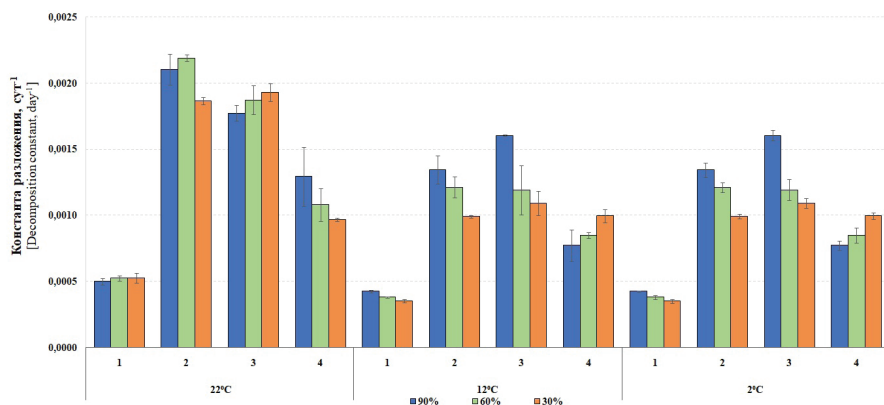


Рис. 5. Константы разложения (k, сут⁻¹) основных растений-торфообразователей при различном сочетании абиотических факторов

[Fig. 5. The decomposition constant (k, day⁻¹) of the main peat-forming plants under different combinations of abiotic factors]: 1 – *Sphagnum fuscum*, 2 – *Chamaedaphne calyculata*, 3 – *Eriophorum vaginatum*, 4 – Смешанный образец [Mixed sample] (m±SE)

Минимальные значения константы разложения ($k = 0,0003-0,0004 \text{ сут}^{-1}$) характерны для опада *S. fuscum* при температуре 12 и 2°C, что хорошо согласуется с незначительными общими потерями $C(\text{CO}_2)$ за время эксперимента. Опад *E. vaginatum* и *Ch. calyculata* при всех температурах характеризовался близкими и самыми высокими среди исследуемых видов величинами константы разложения ($k > 0,001 \text{ сут}^{-1}$; см. рис. 5). Для всех видов опада при повышении температуры от 12 до 22°C наблюдали заметное увеличение константы разложения, в то время как значения k практически не изменялись в интервале температур 2–12°C. Характер зависимости величины k от влажности определялся как видом растительного опада, так и температурой, при которой проводили эксперимент. Так, при 12 и 2°C для опада *E. vaginatum* и *Ch. calyculata* наблюдали отчетливую тенденцию снижения константы разложения с уменьшением влажности. Однако для смешанного образца при тех же температурах выявлена прямо противоположная зависимость величины k от влажности.

В исследованиях по разложению тех же видов растений в слое торфа в условиях натурального эксперимента выявлены близкие константы скорости разложения для опада *S. fuscum* и *E. vaginatum* на Тимирязевском болоте Томской области [24]. В экспериментах по разложению растительных образцов в торфе болота Кукушкино (окрестности г. Ханты-Мансийск) максимальная скорость разложения отмечалась на начальных этапах деструкции, затем скорость разложения растительных образцов заметно снижалась, и уменьшался диапазон, в пределах которого варьировала константа разложения [40]. В работе А.А. Ларионовой с соавт. [36] константа скорости разложения листовного опада, определенная в длительном модельном эксперименте, увеличивалась с ростом температуры, однако увеличение влажности приводило, как правило, к уменьшению значений k , что наиболее заметно проявлялось при самой высокой температуре – 22°C.

На начальных стадиях разложения растительного опада микрофлора, как правило, не испытывает недостатка в элементах минерального питания благодаря наличию достаточного количества легкоразлагаемых органических веществ, и поэтому скорость минерализации может не всегда отчетливо зависеть от температуры. Так, в соответствии с проведенными расчетами, температурный коэффициент Q_{10} в зависимости от вида растительного опада и его влажности в низкотемпературном диапазоне 2–12°C варьировал от 0,97 до 1,53 и составлял 1,05–2,18 в температурном интервале 12–22°C (рис. 6), что чуть ниже типичных величин константы Вант-Гоффа, характерных для химических реакций: $Q_{10} = 2-3$. Самые высокие значения Q_{10} характерны в обоих температурных диапазонах для опада *Ch. calyculata* и *E. vaginatum*. При $W=30\%$ увеличение температуры с 2 до 12°C оказывало менее заметное влияние на среднюю скорость разложения растительного опада исследуемых видов, чем подъем температуры с 12 до 22°C, за исключением смешанного образца. В литературе имеются указания на то, что величина

Q_{10} для скорости разложения органического вещества почвы и некоторых растительных субстратов, как правило, уменьшается с ростом температуры и возрастает при разложении устойчивых органических соединений [36, 41, 42]. В нашем эксперименте уменьшение величины Q_{10} с ростом температуры не обнаружено, и Q_{10} , рассчитанный в интервале 12–22°C, выше, чем в низкотемпературном диапазоне 2–12°C, что, по-видимому, можно объяснить различиями в составе исследуемых органических субстратов. Вместе с тем температурные коэффициенты, рассчитанные для скорости разложения субстрата на основе коры осины [30], также выше в интервале 12–22°C, чем 2–12°C, и оказались близки по величине к значениям Q_{10} , полученным в настоящем исследовании.

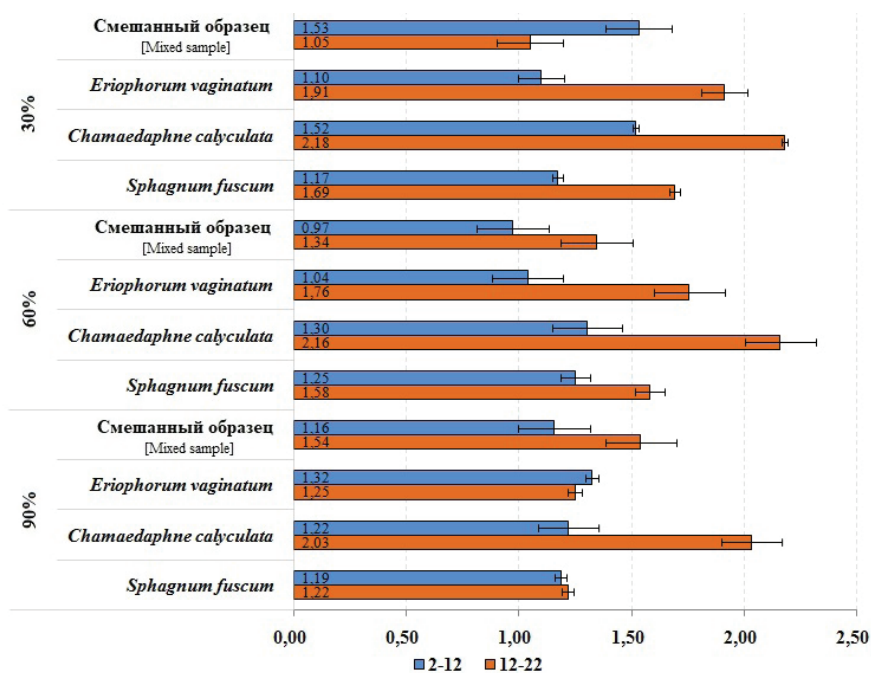


Рис. 6. Температурный коэффициент Q_{10} для средней скорости разложения различных видов растительного опада в различных температурных интервалах 2–12 и 12–22°C в зависимости от влажности ($W=30, 60$ и 90% их полной влагоемкости) ($m \pm SE$) [Fig. 6. Q_{10} temperature coefficient for the average decomposition rate of various types of plant litter in different temperature ranges of 2–12 and 12–22°C N ($W = 30, 60$ and 90% of their water holding capacity) ($m \pm SE$). On the X-axis - Q_{10} values; on the Y-axis - Plant samples]

Температурная чувствительность органических субстратов в процессе длительной инкубации (от 12 мес), как правило, уменьшается, демонстрируя самые высокие значения величины Q_{10} в первый месяц эксперимента [30, 36]. На поздних стадиях разложения в связи с возникновением адап-

тации сообщества микроорганизмов-деструкторов к гидротермическим условиям продолжительной инкубации температурная чувствительность скорости разложения, как правило, ослабевает. Так, на примере длительной инкубации листовенного опада показано, что скорость разложения органического вещества более чувствительна к изменениям температуры и влажности в первые месяцы разложения [36, 43, 44], тогда как в дальнейшем в длительных экспериментах скорость разложения органических материалов слабо коррелирует с температурой [33, 45].

Выводы

1. Температура, влажность и вид растительного опада оказывают значимое влияние на динамику и интенсивность выделения $C(CO_2)$ в процессе инкубационного эксперимента. На начальных стадиях разложения в растительных образцах, состоящих из *S. fuscum*, *Ch. calyculata*, *E. vaginatum*, происходит усиленное выделение $C(CO_2)$, которое при $22^\circ C$ регистрируется в течение первых дней эксперимента, а при $2^\circ C$ наступает только через 1–2 недели. При этом снижение скорости разложения растительных остатков при $22^\circ C$ происходит значительно быстрее, чем при $2^\circ C$.

2. Минимальная величина константы разложения характерна для опада *S. fuscum*. При повышении температуры для всех видов растительного опада наблюдается увеличение константы разложения, в то время как влияние влажности на величину константы разложения исследуемых растений-торфообразователей неоднозначно и в зависимости от температуры и вида растительного опада может оказывать разнонаправленный эффект.

3. В рамках заданных диапазонов температуры и влажности в процессе разложения опада основных видов растений-торфообразователей изучаемые факторы по силе влияния на общие потери $C(CO_2)$ располагаются в следующем порядке: вид растительного опада > температура > влажность.

4. Температурный коэффициент Q_{10} в зависимости от вида растительного опада и его влажности в низкотемпературном диапазоне $2\text{--}12^\circ C$ варьирует от 0,97 до 1,53, а в температурном интервале $12\text{--}22^\circ C$ он незначительно выше и составляет 1,05–2,18.

Литература

1. Инишева Л.И. Торфяные ресурсы и их характеристика // Болота Западной Сибири – их роль в биосфере / под ред. А.А. Земцова. Томск : ТГУ, СибНИИТ, 2000. 2-е изд. 72 с.
2. Guo X., Lu X., Tong S., Dai G. Influence of environment and substrate quality on the decomposition of wetland plant root in the Sanjiang Plain, Northeast China // Journal of Environmental Sciences. 2008. № 20. PP. 1445–1452. doi: [10.1016/S1001-0742\(08\)62547-4](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(08)62547-4)
3. Peltoniemi K., Strakova P., Fritze H., Iraizoz P.A., Pennanen T. Laiho R. How water-level drawdown modified litter-decomposing fungal and actinobacterial communities in boreal peatlands // Soil Biology and Biochemistry. 2012. № 51. PP. 20–34. doi: [10.1016/j.soilbio.2012.04.013](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.013)

4. Головацкая Е.А., Никонова Л.Г. Влияние уровня болотных вод на процессы трансформации сфагновых мхов в торфяной почве олиготрофных болот // Почвоведение. 2017. № 5. С. 606–613. doi: [10.7868/80032180X17030030](https://doi.org/10.7868/80032180X17030030)
5. Domisch T., Finér L., Laine J., Laiho R. Decomposition and nitrogen dynamics of litter in peat soils from two climatic regions under different temperature regimes // European Journal of Soil Biology. 2006. № 42. PP. 74–81. doi: [10.1016/j.ejsobi.2005.09.017](https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2005.09.017)
6. Vanhala P., Karhu K., Tuomi M., Björklöf K., Fritze H., Liski J. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in southern and northern areas of the boreal forest zone // Soil Biology and Biochemistry. 2008. № 40. PP. 1758–1764. doi: [10.1016/j.soilbio.2008.02.021](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.02.021)
7. Hogg E.H., Lieffers V. J., Wein R.W. Potential carbon losses from peat profiles: effects of temperature, drought cycles, and fire // Ecological Applications. 1992. Vol. 2, № 3. PP. 298–306.
8. Миронычева-Токарева Н.П., Косых Н.П., Вишнякова Е.К. Продукционно-деструкционные процессы в болотных экосистемах Васюганья // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2013. Т. 4, № 1. С. 1–9.
9. Вишнякова Е.К., Коронатова Н.Г., Михайлова Е.В. Трансформации соединений углерода и макроэлементов в торфяных залежах болот различной трофности // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2017. Т. 4, № 2. С. 137–140.
10. Коронатова Н.Г. Исследование разложения торфа в болотах методом инкубации сухих и влажных образцов // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2010. Т. 1, № 1. С. 77–84.
11. Filippova N.V., Glagolev M.V. Short-term standard litter decomposition across three different ecosystems in middle taiga zone of West Siberia // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2018. Vol. 138, № 1. 012004. doi: [10.1088/1755-1315/138/1/012004](https://doi.org/10.1088/1755-1315/138/1/012004)
12. Функционирование микробных комплексов в верховых торфяниках – анализ причин медленной деструкции торфа / под ред. И.Ю Чернова. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. 128 с.
13. Вишнякова Е.К., Миронычева-Токарева Н.П., Косых Н.П. Динамика разложения растений на болотах Васюганья // Вестник ТГПУ. 2012. № 7. С. 88–93.
14. Dobrovol'skaya T.G., Golovchenko A.V., Zvyagintsev D.G. Analysis of ecological factors limiting the destruction of high-moor peat // Eurasian Soil Science. 2014. Vol. 47, № 3. PP. 182–193. doi: [10.1134/S106422931403003X](https://doi.org/10.1134/S106422931403003X)
15. Leroy F., Gogo S., Buttler A., Bragazza L., Laggoun-Defarge F. Litter decomposition in peatlands is promoted by mixed plants // Journal of soils and sediments. 2018. № 18(3). PP. 739–749. doi: [10.1007/s11368-017-1820-3](https://doi.org/10.1007/s11368-017-1820-3)
16. Zhou G., Cao W., Bai J., Xu C., Zeng N., Gao S., Rees R. Non-additive responses of soil C and N to rice straw and hairy vetch (*Vicia villosa* Roth L.) mixtures in a paddy soil // Plant and Soil. 2019. Vol. 436, № 1. PP. 229–244. doi: [10.1007/s11104-018-03926-6](https://doi.org/10.1007/s11104-018-03926-6)
17. Дурьнина Е.П., Егоров В.С. Агрохимический анализ почв, растений, удобрений. М. : МГУ, 1998. 113 с.
18. Воробьева Л.А., Ладонин Д.В., Лопухина О.В., Рудакова Т.А., Кирюшин А.В. Химический анализ почв. Вопросы и ответы. М. : МГУ, 2012. 186 с.
19. Гиглёв В.Ю. Физика почв : учеб.-метод. пособие. Пермь : Изд-во Пермского ун-та, 2012. 37 с.
20. Кауричев И.С. Практикум по почвоведению. М. : Колос, 1980. 272 с.
21. Browning B.L., Methods of Wood Chemistry. New York ; London : Intersci. Publ.; 1967. Vol. 2. 498 p.
22. Dence C.W. The determination of lignin // Methods of Lignin Chemistry. Berlin : Springer-Verlag, 1992. PP. 33–61. doi: [10.1007/978-3-642-74065-7_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-74065-7_3)

23. Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы : учеб. пособие для вузов. М. : Экология, 1991. 320 с.
24. Головацкая Е.А., Никонова Л.Г. Разложение растительных остатков в торфяных почвах олиготрофных болот // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 3 (23). С. 137–151.
25. Nikonova L.G., Golovatskaya E.A., Terechshenko N.N. Decomposition rate of peat-forming plants in the oligotrophic peatland at the first stages of destruction // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2018. Vol. 138, № 1. 012013. doi: [10.1088/1755-1315/138/1/012013](https://doi.org/10.1088/1755-1315/138/1/012013)
26. Kätterer T., Reichstein M., Andren O. Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analyzed with different models // Biology and Fertility of Soils. 1998. Vol. 27, № 3. PP. 258–262. doi: [10.1007/s003740050430](https://doi.org/10.1007/s003740050430)
27. Rovira P., Jorba M., Romanyà J. Active and passive organic matter fractions in Mediterranean forest soils // Biology and Fertility of Soils. 2010. Vol. 46, № 4. PP. 355–369. doi: [10.1007/s00374-009-0437-0](https://doi.org/10.1007/s00374-009-0437-0)
28. Huang Y., Zou J., Zheng X., Wang Y., Xu X. Nitrous oxide emissions as influenced by amendment of plant residues with different C : N ratios // Soil Biology and Biochemistry. 2004. Vol. 36, № 6. PP. 973–981. doi: [10.1016/j.soilbio.2004.02.009](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.02.009)
29. Ananyeva N.D., Susyan E.A., Ryzhova I.M., Bocharnikova E.O., Stolnikova E.V. Microbial biomass carbon and the microbial carbon dioxide production by soddy-podzolic soils in postagrogenic biogeocenoses and in native spruce forests of the southern taiga (Kostroma oblast) // Eurasian Soil Science. 2009. Vol. 42, № 9. PP. 1029–1037. doi: [10.1134/S1064229309090105](https://doi.org/10.1134/S1064229309090105)
30. Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Galibina N., Kapitsa E., Shorohova E. Coupled effect of temperature and mineral additions facilitates decay of aspen bark // Geoderma. 2018. № 316. PP. 27–37. doi: [10.1016/j.geoderma.2017.12.014](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.12.014)
31. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Gallardo Lancho J.F., Oehm C.T. Evaluation of the rates of soil organic matter mineralization in forest ecosystems of temperate continental, mediterranean, and tropical monsoon climates // Eurasian Soil Science. 2012. № 45 (1). PP. 68–79. doi: [10.1134/S1064229312010085](https://doi.org/10.1134/S1064229312010085)
32. Chen H., Dong S., Liu L., Ma C., Zhang T., Zhu X., Mo J. Effects of experimental nitrogen and phosphorus addition on litter decomposition in an old-growth tropical forest // PLoS One. 2013. № 8 (12). PP. 84–101. doi: [10.1371/journal.pone.0084101](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084101)
33. Berg B. Decomposition patterns for foliar litter: A theory for influencing factors // Soil Biol. Biochem. 2014. Vol. 78. PP. 222–232. doi: [10.1016/j.soilbio.2014.08.005](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.005)
34. Денисенков В.П. Основы болотоведения : учеб. пособие. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2000. 224 с.
35. Козловская Л.С., Медведева В.М., Пьявченко Н.И. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л. : Наука, 1978. 172 с.
36. Ларионова А.А., Мальцева А.Н., Лопес де Гереню В.О., Квиткина А.К., Быховец С.С., Золотарева Б.Н., Кудеяров В.Н. Влияние температуры и влажности на минерализацию и гумификацию листовного опада в модельном инкубационном эксперименте // Почвоведение. 2017. № 4. С. 438–448. doi: [10.7868/S0032180X17020083](https://doi.org/10.7868/S0032180X17020083)
37. Бамбалов Н.Н., Хоружик А.В., Лукошко Е.С., Стригуцкий В.П. Превращение отмерших растений в болотных биogeоценозах // Эксперимент и математическое моделирование в изучении биogeоценозов лесов и болот. М. : Наука, 1990. С. 53–63.
38. Fioretto A., Di Nardo C., Papa S., Fuggi A. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem // Soil Biology and Biochemistry. 2005. № 37. PP. 1083–1091. doi: [10.1016/j.soilbio.2004.11.007](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.11.007)

39. Hajek T. Habitat and species controls on *Sphagnum* production and decomposition in a mountain bog // *Boreal Environmental Research*. 2009. № 14. PP. 947–958.
40. Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Паршина Е.К. Фитомасса, продукция и разложение растительных остатков в олиготрофных болотах средней тайги Западной Сибири // *Вестник Томского государственного педагогического университета*. 2009. № 3. С. 63–69.
41. Fierer N., Craine J.M., McLauchlan K., Schimel J.P. Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition // *Ecology*. 2005. Vol. 86. PP. 320–326. doi: [10.1890/04-1254](https://doi.org/10.1890/04-1254)
42. Davidson E.A., Janssens I.A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // *Nature*. 2006. Vol. 440. PP. 165–173. doi: [10.1038/nature04514](https://doi.org/10.1038/nature04514)
43. Preston C.M., Nault J.R., Trofymow J.A., Smyth C. Chemical changes during 6 years decomposition of litters in some Canadian forest sites // *Ecosystems*. 2009. Vol. 12. PP. 1053–1077. doi: [10.1007/s10021-009-9266-0](https://doi.org/10.1007/s10021-009-9266-0)
44. Prescott C. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils // *Biogeochemistry*. 2010. Vol. 101. PP. 133–149. doi: [10.1007/s10533-010-9439-0](https://doi.org/10.1007/s10533-010-9439-0)
45. Трофимов С.Я., Ботнер П., Куту М.М. Разложение органического вещества органогенных горизонтов лесных почв в лабораторных условиях // *Почвоведение*. 1998. № 12. С. 1480–1488.

Поступила в редакцию 01.05.2018 г.; повторно 08.02.2019 г. и 23.05.2019 г.; принята 29.05.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.

Авторский коллектив:

Никонова Лилия Гарифулловна – аспирант, м.н.с. лаборатории физики климатических систем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3); м.н.с. лаборатории почвенных циклов азота и углерода, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Россия, 142290, г. Пушкино, Московская область, ул. Институтская, 2/2).

ORCID iD: [0000-0003-1759-5082](https://orcid.org/0000-0003-1759-5082)

E-mail: lili12358@mail.ru

Курганова Ирина Николаевна – д-р биол. наук, доцент, в.н.с. лаборатории почвенных циклов азота и углерода, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Россия, 142290, г. Пушкино, Московская область, ул. Институтская 2/2).

E-mail: ikurg@mail.ru

Лопес де Гереню Валентин Овидиович – канд. техн. наук, в.н.с. лаборатории почвенных циклов азота и углерода, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Россия, 142290, г. Пушкино, Московская область, ул. Институтская, 2/2).

E-mail: vlopes@mail.ru

Жмурин Василий Анатольевич – аспирант, м.н.с. лаборатории почвенных циклов азота и углерода, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Россия, 142290, г. Пушкино, Московская область, ул. Институтская, 2/2).

E-mail: zhmurin.vasya@mail.ru

Головацкая Евгения Александровна – д-р биол. наук, профессор РАН, директор, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: golovatskayaeva@gmail.com

For citation: Nikonova LG, Kurganova IN, Lopes de Gerenyu VO, Zhmurin VA, Golovatskaya EA. Impact of abiotic factors on the decomposition of litter of peat-forming plants in the incubation experiment. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:148-170. doi: [10.17223/19988591/46/8](https://doi.org/10.17223/19988591/46/8). In Russian, English Summary

Liliya G. Nikonova^{1,2}, Irina N. Kurganova¹, Valentin O. Lopes de Gerenyu¹,
Vasilij A. Zhmurin¹, Evgeniya A. Golovatskaya²

¹Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation

²Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation

Impact of abiotic factors on the decomposition of litter of peat-forming plants in the incubation experiment

In bog ecosystems, the decomposition rate of plant residues is largely determined by the combined effect of abiotic (temperature and moisture of peat) and biotic (properties of peat-forming plants) factors. Model experiments under well controlled external conditions are a good tool to determine the contribution of each factor to the decomposition process. The aim of the research was to quantify the effect of temperature (T) and moisture (W) of peat on the decomposition rate of the main peat-forming plant residues of the oligotrophic wetland in the southern taiga subzone of Western Siberia.

In a 3-month incubation experiment, we studied the initial stages of decomposition of 4 types of plant substrates at various temperatures (T = 2, 12, 22°C) and contrasting moisture levels corresponding to 30, 60 and 90% of their water holding capacity (WHC). We collected plant residues of *Sphagnum fuscum* Klinggr., *Chamaedaphne calyculata* Moench., and *Eriophorum vaginatum* L. in the Bakcharskoe oligotrophic bog (Bakcharsky district, Tomsk region, 56°58'N, 82°36'E) in September 2017. Besides the individual types of plant residues, a mixed sample of *S. fuscum* (60%) and *Ch. calyculata* (40%) was also studied. We determined the basic physicochemical characteristics in the original plant substrates: pH value in water and salt extracts (1M KCl) (litter : solution = 1:25), WHC, hygroscopic moisture, ash content, total carbon (C) and nitrogen (N) content, C to N ratio, and some organic compounds (alcohol-soluble compounds, cellulose, lignin and lignin-like substances) by the gravimetric method (See Table 1-2). Lignin and biogenetically related lignans and flavonoids were determined after removal of bituminous substances and treatment with 72 % sulfuric acid. Cellulose was extracted using a mixture of concentrated nitric acid and ethanol.

For the experiment, we placed plant residues (1-3 g of air-dry mass) in 110-ml glass bottles and moistened to 30, 60 and 90% of their WHC with bog water, which contained native microflora. The bottles with moistened plant residues stayed at room temperature for 7 days (pre-incubation period) and, then, were placed in thermostats for a 3-month incubation at 2, 12, and 22°C. During the experiment, the moisture content of plant material was maintained at a constant level by adding bog water. The experiment was conducted in 3 replicates. CO₂ emission rate (or decomposition rate, DecR) of the main peat-forming plant residues was measured using LI-820 (USA) infrared gas analyzer 3-5 times per week for the 1st month of the experiment and 2 times per week over the next 2 months. The decomposition constant (k) of plant residues was calculated based on the curves of cumulative C(CO₂) losses over the entire experiment using an exponential regression model. DecR (µg C/g sample/hour) was calculated according to Kurganova I et al. (2018), Kurganova I et al. (2012). The impact of the temperature factor was estimated using Q₁₀ temperature coefficient according to Kurganova I et al (2012), which was determined for two temperature intervals (2-12°C and 12-22°C).

We demonstrated that the dynamics and intensity of C (CO₂) release during the experiment were significantly influenced by all three factors: temperature, moisture content, and type of plant residues. In the initial stages of decomposition, we observed

an enhanced release of C (CO₂) for all plant samples caused by a surge in the activity of destructor microorganisms and the presence of readily available compounds in the litter composition. An increase in the decomposition rate at 22°C was recorded during the first 1-2 days of incubation and at 2°C after 1-2 weeks of experiment. At the same time, the decrease in the decomposition activity of plant residues at 2°C was much slower than at 22°C (See Fig. 1-3). The temperature coefficient Q₁₀ for DecR depended on the type of plant residue and its moisture and varied from 0.97 to 1.53 in the low temperature range (2-12°C) and from 1.05 to 2.18 in the temperature range of 12-22°C (See Fig. 6). The highest total C (CO₂) losses throughout the 3 months of the experiment (C_{cum}) were observed for *Ch. calyculata* and *E. vaginatum*. C_{cum} value varied from 67 to 93 mg C/g at 22°C and decreased to 29-46 mg C/g at 2°C (See Fig. 4, A-C). Depending on temperature and moisture, *S. fuscum* lost only 3-5% of the initial amount of C over the 3 months of the experiment. The mixed sample lost 6-11% of the initial C content whereas the C(CO₂) losses from *Ch. calyculata* and *E. vaginatum* varied from 6 to 18% (See Fig. 4, D-F). Based on the result of 3-way analysis of variance (ANOVA), we revealed that all the factors studied (type of plant substrate, temperature and moisture content) significantly influenced the variability of C_{cum} value for 3 months of the experiment. The type of substrate is the main factor which affected the total C(CO₂), explaining 61% of the total variance of C_{cum} (See Table 3). Temperature and humidity accounted for 31 and 2% of the variance explained, respectively. The 2-way ANOVA was carried out individually for each plant substrate and showed that the temperature was the main factor that affected the total C(CO₂) loss from the studied plant substrates explaining 75-90% of the C_{cum} dispersion (See Table 4). The lowest values of the decomposition constant (k = 0.0003-0.0004 day⁻¹) were attributed to the *S. fuscum* at 12 and 2°C. Decomposition constants for *E. vaginatum* and *Ch. calyculata* were the highest (k > 0.001 day⁻¹) at all studied temperatures among all types of plant substrates (See Fig. 5). We can conclude that due to the slow decomposition rate, *S. fuscum* makes a major contribution to peat formation process.

The paper contains 6 Figures, 4 Tables and 45 References.

Key words: *Sphagnum fuscum*; *Chamaedaphne calyculata*; *Eriophorum vaginatum*; hydrothermal conditions; CO₂ emission; constant of decomposition; temperature sensitivity.

Funding: The research was carried out within the state assignment of the FRC IPBSS RAS (No AAAA-A18-118013190177-9) and partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 17-34-50041).

References

1. Inisheva LI. Torfyanye resursy i ikh kharakteristika [Peat resources and their characteristics]. In: *Bolota Zapadnoy Sibiri - ikh rol' v biosfere* [Mires of Western Siberia: Their role in the biosphere]. Zemtsov AA, editor. 2nd ed. Tomsk: Tomsk State University Publ., SibNIIT Publ.; 2000. 72 p. In Russian
2. Guo X, Lu X, Tong S, Dai G. Influence of environment and substrate quality on the decomposition of wetland plant root in the Sanjiang Plain, Northeast China. *J Environmental Sciences*. 2008;20:1445-1452. doi: [10.1016/S1001-0742\(08\)62547-4](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(08)62547-4)
3. Peltoniemi K, Strakova P, Fritze H, Iraizoz PA, Pennanen T, Laiho R. How water-level drawdown modified litter-decomposing fungal and actinobacterial communities in boreal peatlands. *Soil Biology and Biochemistry*. 2012;51:20-34. doi: [10.1016/j.soilbio.2012.04.013](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.013)
4. Golovatskaya EA, Nikonova LG. Influence of the level of bog waters on the processes of transformation of sphagnum mosses in peat soil of oligotrophic bogs. *Eurasian Soil Science*. 2017;5:580-588. doi: [10.7868/80032180X17030030](https://doi.org/10.7868/80032180X17030030)

5. Domisch T, Finer L, Laine J, Laiho R. Decomposition and nitrogen dynamics of litter in peat soils from two climatic regions under different temperature regimes. *European J Soil Biology*. 2006;42:74-81. doi: [10.1016/j.ejsobi.2005.09.017](https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2005.09.017)
6. Vanhala P, Karhu K, Tuomi M, Björklöf K, Fritze H, Liski J. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in southern and northern areas of the boreal forest zone. *Soil Biology and Biochemistry*. 2008;40:1758-1764. doi: [10.1016/j.soilbio.2008.02.021](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.02.021)
7. Hogg EH, Lieffers VJ, Wein RW. Potential carbon losses from peat profiles: effects of temperature, drought cycles, and fire. *Ecological Applications*. 1992;2(3):298-306.
8. Mironycheva-Tokareva NP, Kosykh NP, Vishnyakova EK. Production and destruction processes in peatland ecosystems of Vasugan region. *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2013;4(1):1-9. doi: [10.17816/edgcc411-9](https://doi.org/10.17816/edgcc411-9). In Russian, English Summary
9. Vishnyakova EK, Koronotova NG, Mikhaylova EV. Transformation of carbon and macroelement compounds in mire peat deposits of different nutritional status. *Interespo Geo-Sibir' = Interexpo Geo Siberia*. 2017;4(2):137-140. In Russian
10. Koronotova NG. Investigation of peat decomposition in mires using method of incubation of dry and wet samples. *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2010;1(1):77-84. doi: [10.17816/edgcc1177-84](https://doi.org/10.17816/edgcc1177-84). In Russian, English Summary
11. Filippova NV, Glagolev MV. Short-term standard litter decomposition across three different ecosystems in middle taiga zone of West Siberia. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2018;138(1):012004. doi: [10.1088/1755-1315/138/1/012004](https://doi.org/10.1088/1755-1315/138/1/012004)
12. *Funktsionirovanie mikrobykh kompleksov v verkhovykh torfyanikakh - analiz prichin medlennoy destruktzii torfa* [Functioning of microbial complexes in upland peat bogs: Analysis of the causes of slow peat destruction]. Chernova IYu, editor. Moscow: The Partnership of Scientific Publications KMK Publ.; 2013. 128 p. In Russian
13. Vishnyakova EK, Mironycheva-Tokareva NP, Kosykh NP. Decomposition dynamics of plants of bogs (Data: Vasyugan Bog). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta = Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2012;7:88-93. In Russian
14. Dobrovol'skaya TG, Golovchenko AV, Zvyagintsev DG. Analysis of ecological factors limiting the destruction of high-moor peat. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(3):182-193. doi: [10.1134/S106422931403003X](https://doi.org/10.1134/S106422931403003X)
15. Leroy F, Gogo S, Buttler A, Bragazza L, Laggoun-Defarge F. Litter decomposition in peatlands is promoted by mixed plants. *J Soils and Sediments*. 2018;18(3):739-749. doi: [10.1007/s11368-017-1820-3](https://doi.org/10.1007/s11368-017-1820-3)
16. Zhou G, Cao W, Bai J, Xu C, Zeng N, Gao S, Rees R. Non-additive responses of soil C and N to rice straw and hairy vetch (*Vicia villosa* Roth L.) mixtures in a paddy soil. *Plant and Soil*. 2019;436(1):229-244. doi: [10.1007/s11104-018-03926-6](https://doi.org/10.1007/s11104-018-03926-6)
17. Durykina EP, Egorov VS. *Agrokhimicheskiy analiz pochv, rasteniy, udobreniy* [Agrochemical analysis of soil, plants and fertilizers]. Moscow: Moscow State Univ. Publ.; 1998. 113 p. In Russian
18. Vorob'eva LA, Ladonin DV, Lopukhina, OV, Rudakova, TA, Kiryushin AV. *Khimicheskiy analiz pochv. Voprosy i otvety* [Chemical soil analysis. Questions and answers]. Moscow: Moscow State Univ. Publ.; 2012. 186 p. In Russian
19. Giglev VYu. *Fizika pochv* [Physics of soils]. Perm: Perm State Univ. Publ.; 2012. 37 p. In Russian
20. Kaurichev IS. *Praktikum po pochvovedeniyu* [Manual on soil science]. Moscow: Kolos Publ., 1980. 272 p. In Russian
21. Browning, BL. *Methods of Wood Chemistry*. Vol. 2. NewYork, London: Intersci Publ.; 1967. 498 p.
22. Dence CW. The determination of lignin. In: *Methods of Lignin Chemistry*. Berlin: Springer Publ.; 1992. pp. 33-61. doi: [10.1007/978-3-642-74065-7_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-74065-7_3)

23. Obolenskaya AV, El'nitskaya ZP, Leonovich AA. Laboratornye raboty po khimii drevesiny i tsellyulozy [Laboratory work on the chemistry of wood and cellulose]. Moscow: Ekologiya Publ.; 1991. 320 p. In Russian
24. Golovatskaya EA, Nikonova LG. Decomposition of plant residues in peat soils of oligotrophic peatlands. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;3(23):137-151. In Russian
25. Nikonova LG, Golovatskaya EA, Terechshenko NN. Decomposition rate of peat-forming plants in the oligotrophic peatland at the first stages of destruction. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2018;138(1):012013. doi: [10.1088/1755-1315/138/1/012013](https://doi.org/10.1088/1755-1315/138/1/012013)
26. Kätterer T, Reichstein M, Andren O. Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analyzed with different models. *Biology and Fertility of Soils*. 1998;27:258-262. doi: [10.1007/s003740050430](https://doi.org/10.1007/s003740050430)
27. Rovira P, Jorba M, Romanyà J. Active and passive organic matter fractions in Mediterranean forest soils. *Biology and Fertility of Soils*. 2010;46:355-369. doi: [10.1007/s00374-009-0437-0](https://doi.org/10.1007/s00374-009-0437-0)
28. Huang Y, Zou J, Zheng X, Wang Y, Xu X. Nitrous oxide emissions as influenced by amendment of plant residues with different C : N ratios. *Soil Biology and Biochemistry*. 2004;36(6):973-981. doi: [10.1016/j.soilbio.2004.02.009](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.02.009)
29. Ananyeva ND, Susyan EA, Ryzhova IM, Bocharnikova EO, Stolnikova EV. Microbial biomass carbon and the microbial carbon dioxide production by soddy-podzolic soils in postagrogenic biogeocenoses and in native spruce forests of the southern taiga (Kostroma oblast). *Eurasian Soil Science*. 2009;42(9):1029-1037. doi: [10.1134/S1064229309090105](https://doi.org/10.1134/S1064229309090105)
30. Kurganova I, Lopes de Gerenyu V, Galibina N, Kapitsa E, Shorohova E. Coupled effect of temperature and mineral additions facilitates decay of aspen bark. *Geoderma*. 2018;316:27-37. doi: [10.1016/j.geoderma.2017.12.014](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.12.014)
31. Kurganova IN, Lopes de Gerenyu VO, Gallardo Lancho JF, Oehm CT. Evaluation of the rates of soil organic matter mineralization in forest ecosystems of temperate continental, mediterranean, and tropical monsoon climates. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(1):68-79. doi: [10.1134/S1064229312010085](https://doi.org/10.1134/S1064229312010085)
32. Chen H, Dong S, Liu L, Ma C, Zhang T, Zhu X, Mo J. Effects of experimental nitrogen and phosphorus addition on litter decomposition in an old-growth tropical forest. *PLoS One*. 2013;8(12):84-101. doi: [10.1371/journal.pone.0084101](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084101)
33. Berg B. Decomposition patterns for foliar litter: A theory for influencing factors. *Soil Biology and Biochemistry*. 2014;78:222-232. doi: [10.1016/j.soilbio.2014.08.005](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.005)
34. Denisenkov VP. Osnovy bolotovedeniya. Uchebnoe posobie [Fundamentals of Telmathology: A Manual]. St. Petersburg: St. Petersburg Univ. Publ.; 2000. 224 p. In Russian
35. Kozlovskaya LS, Medvedeva VM, Piavchenko NI. Dinamika organicheskogo veshchestva v protsesse torfoobrazovaniya [Dynamics of organic matter in peat formation]. Leningrad: Nauka Publ., 1978. 172 p. In Russian [The dynamics of organic substances during the process of peat creation].
36. Larionova AA, Maltseva AN, Lopes de Gerenyu VO, Kvitkina AK, Bykhovets SS, Zolotareva BN, Kuderyarov VN. Effect of temperature and moisture on the mineralization and humification of leaf litter in a model incubation experiment. *Eurasian Soil Science*. 2017;4:422-431. doi: [10.7868/S0032180X17020083](https://doi.org/10.7868/S0032180X17020083)
37. Bambalov NN, Horuzhik AV, Lukoshko ES, Strigutsky VP. Transformation of dead plants in marsh biogeocenoses. In: *Ekspieriment i matematicheskoe modelirovanie v izuchenii biogeocenofov lesov i bolot* [Experiment and mathematical modeling in the study of biogeocenoses of forests and bogs]. Editor. Moscow: Nauka Publ.; 1990. pp. 53-63. In Russian
38. Fioretto A, Di Nardo C, Papa S, Fuggi A. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*. 2005;37:1083-1091. doi: [10.1016/j.soilbio.2004.11.007](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.11.007)

39. Hajek T. Habitat and species controls on Sphagnum production and decomposition in a mountain bog. *Boreal environmental research*. 2009;14:947-958.
40. Kosyh NP, Mironycheva-Tokareva NP, Parshina EK. Fitomassa, produktsiya i razlozhenie rastitel'nykh ostatkov v oligotrofnyykh bolotakh sredney taygi Zapadnoy Sibiri [Phytomass, production and decomposition of plant residues in oligotrophic bogs of the middle taiga Western Siberia]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta = Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2009;3:63-69. In Russian
41. Fierer N, Craine JM, McLaughlan K, Schimel JP. Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition. *Ecology*. 2005;86:320-326. doi: [10.1890/04-1254](https://doi.org/10.1890/04-1254)
42. Davidson EA, Janssens IA. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*. 2006;440:165-173. doi: [10.1038/nature04514](https://doi.org/10.1038/nature04514)
43. Preston CM, Nault JR, Trofymov JA, Smyth C. Chemical changes during 6 years decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. *Ecosystems*. 2009;12:1053-1077. doi: [10.1007/s10021-009-9266-0](https://doi.org/10.1007/s10021-009-9266-0)
44. Prescott C. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils. *Biogeochemistry*. 2010;101:133-149. doi: [10.1007/s10533-010-9439-0](https://doi.org/10.1007/s10533-010-9439-0)
45. Trofimov SYa, Botner P, Kutu MM. Decomposition of organic matter of organogenic horizons of forest soils under laboratory conditions. *Eurasian Soil Science*. 1998;12:1480-1488.

Received 01 May 2018; Revised 08 February 2019 and 23 May 2019;

Accepted 29 May 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Nikonova Liliya G, Postgraduate Student, Junior Researcher, Laboratory of Physics of Climatic Systems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskyy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation; Junior Researcher, Laboratory of Soil Cycles of Nitrogen and Carbon, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, 2/2 Institutskaya Str., Pushchino 142290, Russian Federation.

ORCID iD: [0000-0003-1759-5082](https://orcid.org/0000-0003-1759-5082)

E-mail: lili112358@mail.ru

Kurganova Irina N, Dr. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Leading Researcher, Laboratory of Soil Cycles of Nitrogen and Carbon, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, 2/2 Institutskaya Str., Pushchino 142290, Russian Federation.

E-mail: ikurg@mail.ru

Lopes de Gerenyu Valentin O, Cand. Sci. (Tech.), Leading Researcher, Laboratory of Soil Cycles of Nitrogen and Carbon, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, 2/2 Institutskaya Str., Pushchino 142290, Russian Federation.

E-mail: vlopes@mail.ru

Zhmurin Vasily A, Postgraduate Student, Junior Researcher, Laboratory of Soil Cycles of Nitrogen and Carbon, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, 2/2 Institutskaya Str., Pushchino 142290, Russian Federation.

E-mail: zhmurin.vasya@mail.ru

Golovatskaya Eugenia A, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Director, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskyy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: golovatskayaea@gmail.com