

ДЫХАНИЕ ПОЧВ В ПРИРОДНЫХ ЦЕНОЗАХ

УДК 631.433.3

ТЕМПЕРАТУРНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ДЫХАНИЯ ПОЧВ ЛУГОВЫХ ЦЕНОЗОВ В ЗОНЕ УМЕРЕННО-КОНТИНЕНТАЛЬНОГО КЛИМАТА: АНАЛИЗ ДАННЫХ 25-ЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА

© 2023 г. И. Н. Курганова^a, * (ORCID: 0000-0001-5875-0718), В. О. Лопес де Гереню^a,
Т. Н. Мякшина^a, Д. В. Сапронов^a, Д. А. Хорошаев^a, В. А. Аблеева^b

^aИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, 2, Пушкино, Московская область, 142290 Россия

^bСтанция фонового мониторинга, Приокско-Террасный заповедник, Данки, Московская область, 142200 Россия

*e-mail: ikurg@mail.ru

Поступила в редакцию 13.03.2023 г.

После доработки 10.05.2023 г.

Принята к публикации 11.05.2023 г.

Натурные наблюдения за дыханием почв (SR) в разных типах наземных экосистем представляются весьма актуальными, поскольку интенсивность SR характеризуется высокой временной и пространственной вариабельностью. Внутригодовая динамика SR обусловлена в значительной степени изменением гидротермических условий в течение года и часто описывается с помощью коэффициента температурной чувствительности (Q_{10}), который во многих используемых моделях обычно имеет фиксированное значение. Целью настоящего исследования была оценка сезонной и межгодовой динамики температурной чувствительности SR в двух луговых экосистемах южного Подмосковья (умеренно-континентальный климат) на основе непрерывных 25-летних круглогодичных измерений эмиссии CO₂ из почв. Луговые ценозы были сформированы на разных типах почв: дерново-подбуре (Entic Podzol (Arenic)) и серой почве (Haplic Luvisol (Loamic)). Скорость SR измеряли непрерывно с декабря 1997 г. по ноябрь 2022 г. с интервалом 7–10 дней методом закрытых статических камер. Температурная чувствительность SR, оцененная по всей совокупности данных, имела более высокие значения на серых суглинистых почвах по сравнению с супесчаными дерново-подбурами (3.47 vs 2.59). Значения Q_{10} для SR в обоих типах почв в засушливые годы были в 1.2–1.4 раза ниже, чем в годы с нормальным уровнем влажности. Межгодовая изменчивость (коэффициент вариации) значений Q_{10} в луговых экосистемах составила 21–36% в зависимости от интервала температур, который принимался в расчет. В обоих луговых ценозах была обнаружена достоверная положительная корреляция между значениями Q_{10} в интервале температур $\geq 1^\circ\text{C}$ и индексами влажности. Для получения более точных прогнозов баланса C в экосистемах следует применять дифференцированный подход, интегрируя в модели разные значения температурных коэффициентов для SR.

Ключевые слова: эмиссия CO₂ из почв, Q_{10} , температура почвы, индексы влажности, абиотические и биотические факторы, почвенное органическое вещество, Entic Podzol (Arenic), Haplic Luvisol (Loamic)

DOI: 10.31857/S0032180X23600476, **EDN:** RDDRKP

ВВЕДЕНИЕ

Дыхание почв (Soil Respiration, SR) является одним из самых значительных потоков в глобальном цикле углерода [43, 46, 56]. Вместе с тем региональные и глобальные оценки величины SR отличаются самая высокая неопределенность среди других компонентов углеродного цикла [9]. Так, суммарное дыхание почв наземных экосистем нашей планеты, согласно опубликованным в разные годы данным, варьирует от 50 до 98 Гт С/год (1 Гт = 10¹⁵ г) [26, 46, 49]. Одна из последних оценок годового потока CO₂ из почв планеты, полученная с использованием наиболее полной базы

данных экспериментальных измерений годовой величины SR и карты растительности на основе спутниковых данных MODIS, составляет 94.3 ± 17.9 Гт С/год [56], что на порядок выше, чем эмиссия углекислого газа от сжигания ископаемого топлива [19]. Величины SR демонстрируют высокую пространственную [9, 27, 39] и временную неоднородность [20, 29, 31] как на уровне биомов, так и на региональном уровне. Поэтому экспериментальные наблюдения за дыханием почв в разных типах экосистем и сегодня представляются весьма актуальными.

Под термином “дыхание почв” обычно понимают выделение CO₂ из почвы в атмосферу в ре-

зультате двух основных процессов: разложения подстилки и органического вещества почвы за счет деятельности микро- и макроорганизмов (гетеротрофное дыхание, HR) и корневое (или автотрофное, RR) дыхание [22, 45, 60]. Являясь интегральным потоком, SR также включает выделение CO_2 из почв в результате небиологических (физических и физико-химических) процессов [4, 7], но этот поток обычно незначителен [56]. Наиболее важными абиотическими факторами, влияющими на величину SR, являются температура и влажность почвы, тогда как качество и доступность субстрата являются основными биотическими факторами, которые регулируются типом растительности и ее продуктивностью [14, 44]. При натурных измерениях SR влияние температуры и других факторов трудно разделить, и их влияние неизбежно смешивается.

Зависимость величины SR от температуры воздуха или почвы, как правило, носит линейный или экспоненциальный характер. Для количественной характеристики связи между этими параметрами используют коэффициент температурной чувствительности Q_{10} , представляющий собой величину, на которую умножается скорость SR при повышении температуры на 10°C [14, 25]. Средние значения Q_{10} для разных биомов колеблются незначительно: от 1.43 до 2.03, с самым высоким значением в тундре и самым низким значением в пустынях, обладая при этом существенным варьированием внутри биомов [60]. Коэффициент Q_{10} применяют во многих моделях углеродного цикла, используя его фиксированное значение, равное 1.5 или 2.0 для всех почв [8, 18, 38]. Вместе с тем когда пространственно неоднородные значения Q_{10} были интегрированы в модели вместо фиксированного значения Q_{10} , то полученные оценки величин SR были на 40% выше. Поэтому даже небольшие неточности в значениях коэффициента Q_{10} могут привести к существенным погрешностям глобальных оценок почвенного дыхания и баланса С [60]. Таким образом, необходимы исследования, направленные на более глубокое понимание процессов и факторов, влияющих на температурную чувствительность SR.

При моделировании годового потока SR и баланса С в отдельных экосистемах также используют постоянное значение Q_{10} , независимо от времени года. Однако некоторые исследования показывают, что значения коэффициента Q_{10} для SR не являются постоянными и меняются от сезона к сезону [11, 29, 31, 55], так как многие биотические и абиотические факторы, ответственные за температурную чувствительность SR, меняются в зависимости от времени года [24]. Принято считать, что температурная чувствительность SR отрицательно коррелирует с температурой и снижается с уменьшением влажности почвы [11, 22], так как

дефицит воды может подавлять микробную активность и рост корней [14]. В то же время поступление подстилки, количество и доступность органических субстратов, активность микробного сообщества и корней растений также изменяются от сезона к сезону и могут влиять на временную (сезонную и межгодовую) динамику температурной чувствительности SR [22, 48]. Очевидно, что сезонные изменения абиотических и биотических факторов в отдельные периоды года могут по-разному влиять на динамику основных потоков, составляющих SR, — гетеротрофного, корневого и ризомикробного. Так, результаты 4-летнего эксперимента по нагреванию почвы в широколиственном лесу, расположенном в центральной Японии с прохладным умеренным климатом, показали, что влияние потепления на величину SR зависело от сезона [40]. Поток HR, представляющий один из главных компонентов SR, был более чувствителен к потеплению почвы в поздний вегетационный период по сравнению с другими сезонами. Авторы подчеркивают, что сезонные колебания воздействия потепления на SR следует учитывать при прогнозировании отклика компонентов углеродного цикла на будущие климатические изменения. В связи с этим, чтобы лучше понять механизмы неоднозначного влияния основных абиотических и биотических факторов на температурную чувствительность SR, весьма актуальными являются натурные измерения SR в различных экосистемах разных биоклиматических зон. Подавляющее большинство наблюдений за эмиссией CO_2 из почв проводится в лесных или болотных экосистемах, в то время как травяные экосистемы обычно остаются в тени [6]. Вместе с тем их роль в формировании положительного баланса С на территории России довольно значительна [21].

Основная цель представляемого исследования состояла в оценке сезонной и межгодовой динамики температурной чувствительности SR на основе уникальных непрерывных 25-летних натурных измерений дыхания почвы в двух луговых ценозах южного Подмосковья, сформированных на почвах разного типа и контрастного гранулометрического состава — супесчаном дерново-подбуре и суглинистой серой почве. Задачи исследования включали (1) оценку влияния почвенных характеристик на величину Q_{10} и ее временную динамику, (2) поиск корреляционных связей между значениями Q_{10} и метеорологическими индексами, основанными на оценках температуры воздуха, количества осадков и их соотношений для различных временных интервалов в течение года. Мы предполагаем, что межгодовая изменчивость Q_{10} для SR в луговых экосистемах южного Подмосковья будет определяться условиями влагообеспеченности (засушливости) в период наблюдений, а гранулометрический состав почвы будет

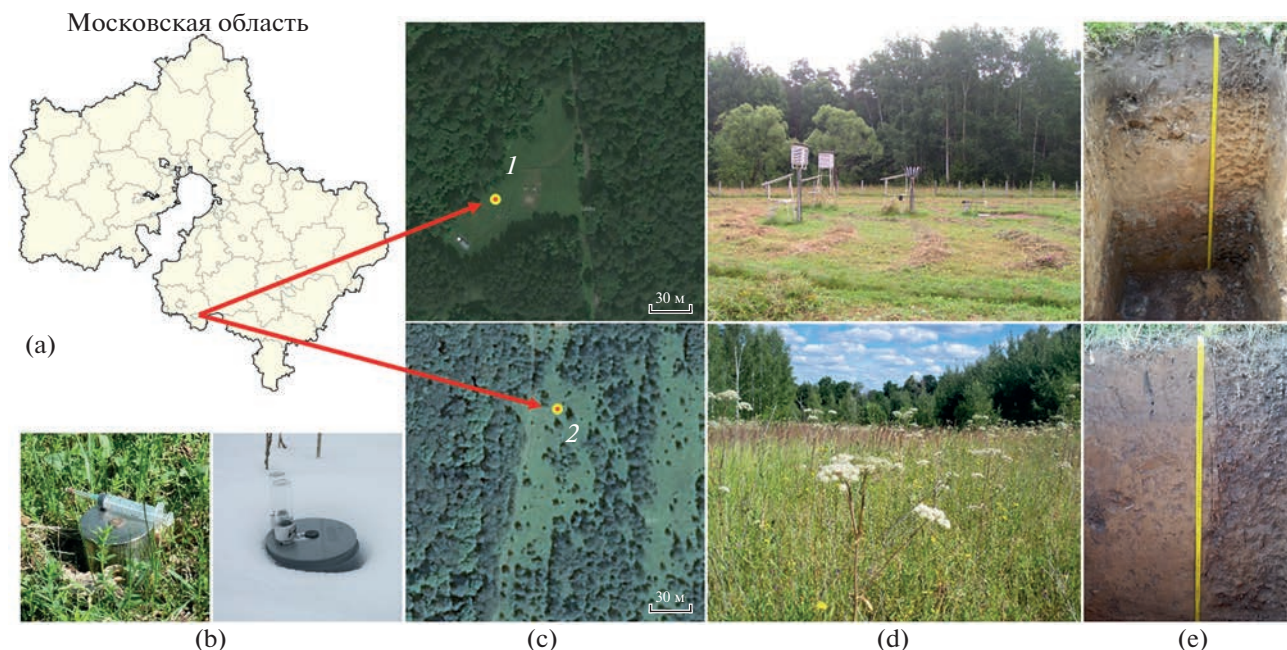


Рис. 1. Расположение (а, с), общий вид луговых площадок (d), профили дерново-подбур (е, 1) и серой почвы (е, 2) и вид измерительных камер в вегетационный и снежный сезоны (b).

влиять на тесноту связи между температурной чувствительностью SR и метеорологическими показателями.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Общая характеристика климата, растительности и почв. Исследования проводили в двух луговых ценозах, расположенных в регионе южного Подмосковья (рис. 1). Первый располагался на территории Приокско-Террасного биосферного заповедника (ПТБЗ, 54.902° N, 37.555° E), второй — вблизи г. Пушкино на бывшей Опытной-полевой станции Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (ОПС ИФХиБПП РАН, 54.834° N, 37.575° E). Регион исследований относится к зоне умеренно-континентального климата. Согласно данным многолетних метеонаблюдений, проводимых на Станции комплексного фонового мониторинга, расположенной на территории ПТБЗ (местечко Данки, Московская область; 54.902° N, 37.555° E), среднегодовая температура воздуха ($\pm SE$) в 1991–2020 гг. в районе исследований составила $5.7 \pm 0.1^\circ\text{C}$, а среднегодовое количество осадков ($\pm SE$) — 640 ± 20 мм (табл. 1S). Среднемесячные температуры июля и января ($\pm SE$) за этот же период составляют 18.8 ± 0.3 и $-7.2 \pm 0.6^\circ\text{C}$ соответственно. Постоянный снежный покров в разные годы образуется в регионе, начиная с ноября до середины января, и держится, как правило, до середины апреля.

Луговой ценоз на территории ПТБЗ представляет собой полидоминантную ассоциацию с преобладанием манжетки (*Alchemilla* sp.), фиалки трехцветной (*Viola tricolor* L.), трищетинника желтоватого (*Trisetum flavescens* (L.) Beauv.), щавеля кислого (*Rumex acetosa* L.) и др. Почва участка — дерново-подзолистая слабо дифференцированная [3] на песчаных аллювиально-флювиогляциальных отложениях Приокской зандрово-аллювиальной равнины. В соответствии с Классификацией почв России 2004 г. [2] это тип дерново-подбуров или Entic Podzol (Arenic) [16]. Луговой ценоз, расположенный на территории ОПС ИФХиБПП РАН, представляет собой старосеяный (1979 г.) разнотравно-злаковый луг с преобладанием ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.), вейника наземного (*Calamagrostis epigeos* L.), коостреца безостого (*Bromopsis inermis* (Leus.) Holub) и характеризуется богатым разнотравьем (*Galium mollugo* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Hypericum perforatum* L., *Veronica chamaedrys* L., *Melampyrum nemorosum* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub.). До 2004 г. луг регулярно косили, а после прекращения сенокосения на участке стал появляться подрост из березы повислой (*Betula pendula* Roth). Почва участка — серая лесная [3], сформирована на покровных лёссовидных породах, представленных средними и тяжелыми суглинками или легкими глинами, с преобладанием пылеватой фракции [1]. В соответствии с [2] это тип серых почв или Haplic Luvisol (Loamic) [16].

Таблица 1. Общая характеристика почв (слой 0–10 см) луговых ценозов (среднее $\pm$ доверительный интервал среднего, CI, $p = 0.05$; $n = 4$)

Почва	Физическая глина*, %	НВ**, %	рН _{KCl}	С _{орг}	N _{общ}	C/N
				г/кг почвы		
Дерново-подбур	10.3	35.7 ± 3.8	4.65 ± 0.11	16.6 ± 1.2	1.03 ± 0.04	16.0
Серая	36.1	47.3 ± 1.4	5.44 ± 0.35	20.9 ± 2.2	2.03 ± 0.20	10.3

* Содержание частиц <0.01 мм.

** НВ — наименьшая влагоемкость образцов нарушенного сложения.

Почвы экспериментальных площадок имеют разную типовую принадлежность, контрастный гранулометрический состав (супесчаная и суглинистая) и проявляют существенные различия по другим свойствам (табл. 1). Так, при близком содержании C_{орг} в слое 0–10 см, содержание N_{общ} в серой почве в 2 раза выше, чем в дерново-подбуре, что обуславливает существенную разницу в величине отношения C/N в верхнем 10-см слое исследуемых почв. Дерново-подбур имеет более кислую реакцию среды и существенно меньшую величину наименьшей влагоемкости по сравнению с серой почвой.

Определение дыхания почвы. Интенсивность дыхания почвы определяли непрерывно с декабря 1997 г. по ноябрь 2022 г. с интервалом 7–10 дней методом закрытых камер [37]. Измерения проводили круглогодично, в одно и то же время суток — с 9 до 11 ч, когда текущее значение скорости SR примерно равнялось ее среднесуточному значению [30, 35]. Всего за 25-летний период наблюдений было выполнено 1126 измерений на дерново-подбуре и 1018 — на серой почве. Календарный год условно разделили на два периода: вегетационный (или бесснежный) — с мая по октябрь и холодный период (преимущественно со снежным покровом) — с ноября по апрель. Процедуры отбора проб газа в вегетационный и холодный периоды различались размерами используемых камер, их количеством (5 камер в теплый период и 3 — в холодный) и временем экспозиции [30, 37]. В бесснежный период камеры устанавливали на поверхность почвы, срезая надземную часть растений на уровне поверхности почвы. Для измерений использовали стальные (светонепроницаемые) цилиндрические камеры (диаметром 10 см и высотой 10 см). Перед началом измерений их аккуратно заглубляли в почву на 3–4 см. Концентрацию CO₂ в камере определяли в течение 30 или 45 мин, отбирая газовые пробы каждые 10 мин в дерново-подбуре и каждые 15 мин — в серой почве [30, 37]. В первые 18 лет наблюдений (1997–2015 гг.) для проведения измерений в холодный снежный период на поверхность почвы заранее устанавливали стальные основания размером 32 $\times$ 32 см (с гидрозатвором), углубляя их на 20 см и используя в качестве колпаков стальные ящики размером

32 $\times$ 32 $\times$ 15 см. Чтобы исключить нарушение снежного покрова, основания при необходимости наращивались специальными секциями. Увеличение концентрации CO₂ в камере измеряли в течение 135 мин с 45-минутными интервалами [37]. Начиная с ноября 2015 г., для измерения дыхания почв в холодный период года использовали стационарно установленные полихлорвиниловые основания диаметром 10 см, которые заблаговременно врезались в почву на глубину 4 см, а число таких оснований было увеличено до 5 штук на каждой мониторинговой площадке. Перед началом отбора газовых проб основания герметично закрывали крышкой, имеющей резиновую мембрану для отбора проб воздуха из камеры (рис. 1d). Пробы газа (20 см³) отбирали шприцем, доставляли в лабораторию в герметически закрытых вакуумных флаконах и в тот же день анализировали на газовом хроматографе (до 2005 г. использовали Хром-5, Чехия и затем Кристалл-2000, Россия). Скорость дыхания почв вычисляли по формуле [30]:

$$SR = (C_2 - C_1) Ht^{-1}, \quad (1)$$

где SR — скорость дыхания почв, мг C/(м² ч); C₂ и C₁ — конечная и начальная концентрации CO₂ внутри изолятора, мг C/м³; H — высота изолятора над поверхностью почвы, м; t — время экспозиции, ч. При расчетах допускалось, что концентрация CO₂ в камере нарастает линейно в первые 30 и 90 мин в теплый (май–октябрь) и холодный (ноябрь–апрель) периоды соответственно. Определяемый поток CO₂ из почв представляет собой общее дыхание почв, т.е. сумму микробной и корневой компонент, и отчасти благодаря этому, отличается высокой пространственной вариабельностью. В отдельные сроки измерений (чаще всего в периоды оттаивания почв), величина коэффициента пространственной вариации (CV_{sp}) могла достигать 130–150%. Среднее значение CV_{sp} на площадках наблюдений в зависимости от года исследований составляло 12–51% в теплый период года и 21–67% — в холодный. За весь период наблюдений средняя величина CV_{sp} в исследуемых почвах в теплый период года составляла 24–31%, а в холодный была на 10% выше — CV_{sp} = 36–40%.

Параллельно с отбором газовых проб определяли температуру почвы (T_s) на глубине 5 см. В течение 1998–2003 гг. T_s измеряли транзисторным электротермометром ТЭТ-2 (Россия). С ноября 2003 г. T_s определяли автоматическим термометром Checktemp 1 (Hanna Instruments, Германия) при отборе газовых проб, а также 6 раз в сутки термохронами iButton (США).

Оценка коэффициента температурной чувствительности Q_{10} . Температурный коэффициент Q_{10} оценивали по данным еженедельных измерений SR, используя линейное регрессионное уравнение между $\ln(SR)$ и значениями температуры почвы на глубине 5 см (T_s) [41]:

$$\ln(SR) = k + bT_s. \quad (2)$$

Параметры этого уравнения использовали для оценки температурного коэффициента Q_{10} для величины SR, который показывает во сколько раз увеличивается скорость SR при повышении температуры почвы на 10°C :

$$Q_{10} = \exp(10b). \quad (3)$$

Используя полученную величину Q_{10} , рассчитали референсное значение SR_{10} , соответствующее скорости дыхания почвы при 10°C :

$$SR_{10} = Q_{10} \exp(k). \quad (4)$$

Значения Q_{10} и SR_{10} оценивались как для всего массива данных, так и дифференцированно: (1) для каждого из 25 лет наблюдений, (2) для совокупностей лет разного уровня влажности (нормальные, влажные, засушливые) и (3) для массивов данных, относящихся к отдельным календарным сезонам: зима (декабрь–февраль), весна (март–май), лето (июнь–август), осень (сентябрь–ноябрь). Для каждого набора данных были выполнены расчеты Q_{10} и SR_{10} для всего интервала T_s (Q_{10}^* и SR_{10}^*), а также для T_s выше 1°C (Q_{10} и SR_{10}), чтобы избежать влияния всплесков SR, в интервале температур $<1^\circ\text{C}$, вызванного процессами замораживания–оттаивания. Для оценки точности линейного уравнения (2) использовали коэффициент детерминации (R^2). На основании имеющихся рядов экспериментальных данных были рассчитаны “натурные” референсные величины SR_{10} ($SR_{10}\text{-obs}$) как среднее значение экспериментально измеренных величин SR в интервале $T_s = 9.0\text{--}11.0^\circ\text{C}$ для всех совокупностей экспериментальных данных, описанных выше.

Анализ метеорологических данных. На основе многолетних метеоданных (среднесуточная температура воздуха (T_{air} , $^\circ\text{C}$) и суточное количество осадков (P , мм)), полученных на станции комплексного фонового мониторинга (Сеть наблюдений Росгидромета), расположенной на терри-

тории ПТБЗ на исследуемой луговой площадке, были оценены следующие метеорологические индексы (МИ): (1) среднегодовая T_{air} (MAT, $^\circ\text{C}$) и годовая сумма осадков (AP, мм); (2) ST(5–8), ST(6–8), ST(6–9) и ST(5–9) – сумма среднемесячных значений T_{air} ($^\circ\text{C}$) с мая по август, июня по август, июня по сентябрь и с мая по сентябрь соответственно; 3) SP(5–8), SP(6–8), SP(6–9) и SP(5–9) – сумма месячных сумм осадков за те же периоды, что указаны для суммы температур; 4) индексы влажности (WI): WI(5–8), WI(6–8), WI(6–9) и WI(5–9), которые представляют собой $\lg(SP(5-8)/ST(5-8))$, $\lg(SP(6-8)/ST(6-8))$, $\lg(SP(6-9)/ST(6-9))$ и $\lg(SP(5-9)/ST(5-9))$ соответственно, и 5) гидротермический коэффициент Селянинова (HTC) за летний период (июнь–август, HTC(6–8)), представляющий отношение суммы осадков (мм) за период со среднесуточной температурой воздуха выше 10°C к сумме температур за этот же период, деленное на 10 [28, 31]. Полагаем, что все эти параметры должны быть наиболее чувствительными предикторами межгодовой изменчивости значений температурного коэффициента, поскольку они охватывают различные временные интервалы в пределах вегетационного периода и будут отражать различия во влагообеспеченности в разные периоды вегетации растений. Значения индексов влажности – HTC(6–8), WI(6–8) и WI(5–9) использовали также для разделения лет наблюдения на влажные, засушливые и нормальные. Если значение какого-либо из этих параметров было выше или ниже его среднего значения за период наблюдения более, чем на 1 стандартное отклонение (STD), то год относили соответственно к влажному или засушливому.

Статистическую обработку и визуализацию данных проводили в MS Excel 2016 (пакет “Анализ данных”) и в программной среде R [42]. На графиках box plot (“ящик с усами”) показаны: среднее (крестик), медиана (черта внутри “ящика”), нижний (Q_1) и верхний (Q_3) квартили (“ящик”), величины $X_1 = Q_1 - 1.5 \text{ IQR}$ (межквартильный размах = $Q_3 - Q_1$) и $X_2 = Q_3 + 1.5 \text{ IQR}$ (“усы”), а также “выбросы” (точки на графиках), не попадающие в область между X_1 и X_2 .

Перед проведением статистического анализа все независимые переменные (значения Q_{10}^* , Q_{10} , SR_{10}^* , SR_{10} и метеоиндексы) были проверены на нормальность распределений и однородность дисперсии (критерий Шапиро–Уилка). Изменчивость величин МИ, значений Q_{10}^* , Q_{10} , SR_{10}^* , SR_{10} оценивали по следующим критериям (табл. 1S, 2S): размах варьирования ($VR = \max - \min$), коэффициент осцилляции (Cos) как отношение между VR и средним значением ($\text{Cos} = VR/\text{Mean}$), а также коэффициент вариации (CV, %) как отношение стандартного отклонения (STD) к среднему значению ($CV = \text{STD}/\text{Mean} \times 100$). Для оценки

влияния типа почвы и особенностей луговой растительности на средние значения Q_{10}^* , Q_{10} , SR_{10}^* , SR_{10} использовали однофакторный дисперсионный анализ (критерий Стьюдента). Взаимосвязь между значениями Q_{10} и SR_{10} и величинами различных МІ исследовали с помощью корреляции Пирсона (F-тест). Расчеты проводили с использованием уровня значимости $\alpha = 0.05$, если не указано иное.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ метеорологических индексов за 1998–2022 гг. В течение 25-летнего периода наблюдений метеорологические индексы сильно варьировали (рис. 2). Наибольшую изменчивость демонстрировали гидротермический коэффициент для летнего сезона НТС(6–8) и индексы, связанные с количеством осадков за вегетационный и летние периоды: SP(5–9), SP(6–8), ($CV = 28–35\%$ и $Cos > 1.0$), тогда как температурные индексы ST(5–9) и ST(6–8) за этот же период характеризовались наименьшей изменчивостью с $CV = 6–7\%$ и $Cos < 0.32$ (табл. 1S).

За все время проведения исследований для всех температурных индексов мы наблюдали положительные временные тренды, которые были статистически значимы ($p = 0.02$) только для МАТ (табл. 1S). В тоже время индексы, характеризующие увлажненность, демонстрировали негативные тенденции, статистическая значимость которых не подтвердилась при $p < 0.05$. Следующие 5 лет были классифицированы как влажные – 1999, 2003, 2006, 2008, 2020, тогда как нижеуказанные 9 лет были классифицированы как засушливые – 2002, 2007, 2010, 2011, 2014, 2015, 2018, 2021, 2022 гг. Остальные 11 лет по уровню влажности были отнесены к нормальным годам – 1998, 2000, 2001, 2004, 2005, 2009, 2012, 2013, 2016, 2017, 2019 гг. В целом период наблюдений (1998–2022 гг.) был незначительно теплее и суше, чем период между 1991 и 2020 гг., который в настоящее время принят за климатическую норму.

Температурная чувствительность SR за весь 25-летний период наблюдений и за совокупности лет с разным уровнем увлажнения. Температурная чувствительность SR, рассчитанная для всего диапазона T_s (Q_{10}^*), в дерново-подбуре была существенно меньше, чем в серой почве: 2.59 vs 3.47 (рис. 3а, 3б). Для интервала $T_s \geq 1^\circ\text{C}$ соответствующие значения Q_{10} были более, чем на единицу ниже, чем величины Q_{10}^* и составили 2.19 и 2.37 для дерново-подбур и серой почвы соответственно. Референсные значения SR_{10}^* и SR_{10} для дерново-подбур, которые были оценены по формуле (4), были близки между собой и составляли 1.86 и 1.97 г C/(м² сут) соответственно. Для луго-

вой экосистемы на суглинистой серой почве референсное значение SR_{10} для интервала температур $T_s \geq 1^\circ\text{C}$ было существенно выше, чем SR_{10}^* , оцененное для полного интервала T_s : 2.11 vs 1.51 г C/(м² сут).

В некоторых работах также имеются указания на то, что значения Q_{10} , основанные на полевых измерениях SR, зависят от периода наблюдений, который может охватывать весь год или ограничиваться вегетационным периодом [53]. Диапазон температур почвы для оценки значений Q_{10} может заметно различаться, особенно в бореальных регионах, где для почв характерны периоды промерзания. Так, в исследованных нами почвах T_s на глубине 5 см за период наблюдения могла опускаться до $-5.0...-6.4^\circ\text{C}$, что свидетельствует о регулярном воздействии на почвы процессов промерзания–оттаивания. Резкий всплеск скорости SR при оттаивании почвы хорошо задокументирован [28, 32, 34], а значения Q_{10} в этот период могут достигать очень высоких значений (10.5–36.6) [33, 57]. Расчеты показали, что температурная чувствительность SR исследованных почв в положительном диапазоне T_s была в 1.2–1.5 раз ниже соответствующих значений Q_{10}^* во всем диапазоне T_s . Выполненные оценки Q_{10} при $T_s \geq 1^\circ\text{C}$ позволили не только уменьшить их межгодовую изменчивость (рис. 3), но и в дальнейшем выявить метеорологические индексы, контролирующие величину Q_{10} .

Существенное превышение значений Q_{10}^* и Q_{10} в серой суглинистой почве, по сравнению с дерново-подбуром супесчаного гранулометрического состава, находится в полном соответствии с гипотезой CQT (carbon quality–temperature), предложенной в работе [12]. Эта гипотеза предполагает, что величина Q_{10} должна увеличиваться с ростом энергии активации, необходимой для реакции разложения органического вещества почвы (SOC) [12, 13]. Следовательно, скорость деградации биохимически устойчивых органических соединений, требующих более высокой энергии активации для разложения, будет более чувствительна к увеличению температуры по сравнению с лабильным органическим веществом более низкого качества [12]. Суглинистые почвы обычно содержат больше стабильного (или связанного с минералами) органического углерода, чем песчаные почвы, которые, как правило, обогащены лабильными компонентами SOC [47]. Простым и надежным индикатором качества SOC является также отношение C/N [36, 50]. Более высокое отношение C/N в дерново-подбуре, по сравнению с серой почвой (16.0 vs 10.3, табл. 1), свидетельствует о большей подверженности SOC дерново-подбуров разложению и объясняет более низкую температурную чувствительность SR в этих поч-

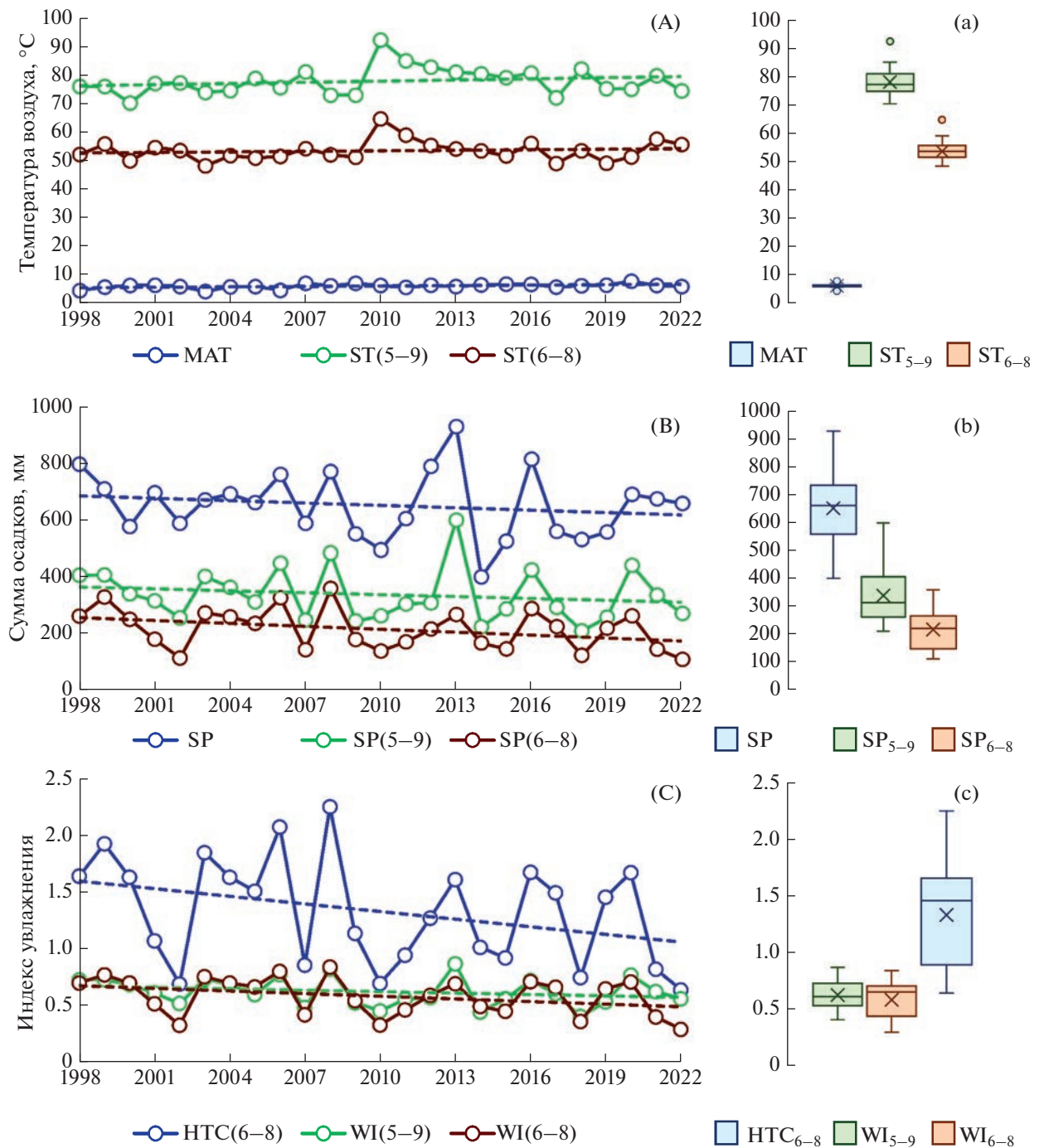


Рис. 2. Динамика метеорологических индексов за период наблюдения (А, В, С) и их статистические характеристики (а, б, в): среднее (крестик), медиана (черта), нижний ($Q1$) и верхний ($Q3$) квантили (прямоугольники), $X1 = Q1 - 1.5 \text{ IQR}$ (межквартильный размах, $\text{IQR} = Q3 - Q1$) и $X2 = Q3 + 1.5 \text{ IQR}$ ("усы"); а также выбросы, не попадающие в область между $X1$ и $X2$ (точки над "усами"). Метеорологические индексы: МАТ – среднегодовая температура воздуха (°C); ST(6–8), ST(5–9) – сумма среднемесячных температур воздуха за летний (июнь–август) и вегетационный (май–сентябрь) периоды (°C) соответственно; SP – годовая сумма осадков (мм); SP(6–8), SP(5–9) – сумма месячных осадков за летний и вегетационный периоды соответственно; WI(6–8), WI(5–9) – индексы влажности за летний и вегетационный периоды соответственно; HTC(6–8) – гидротермический коэффициент за летний период (июнь–август). Пунктирные линии соответствуют линейным трендам, статистические характеристики которых приведены в табл. 1S.

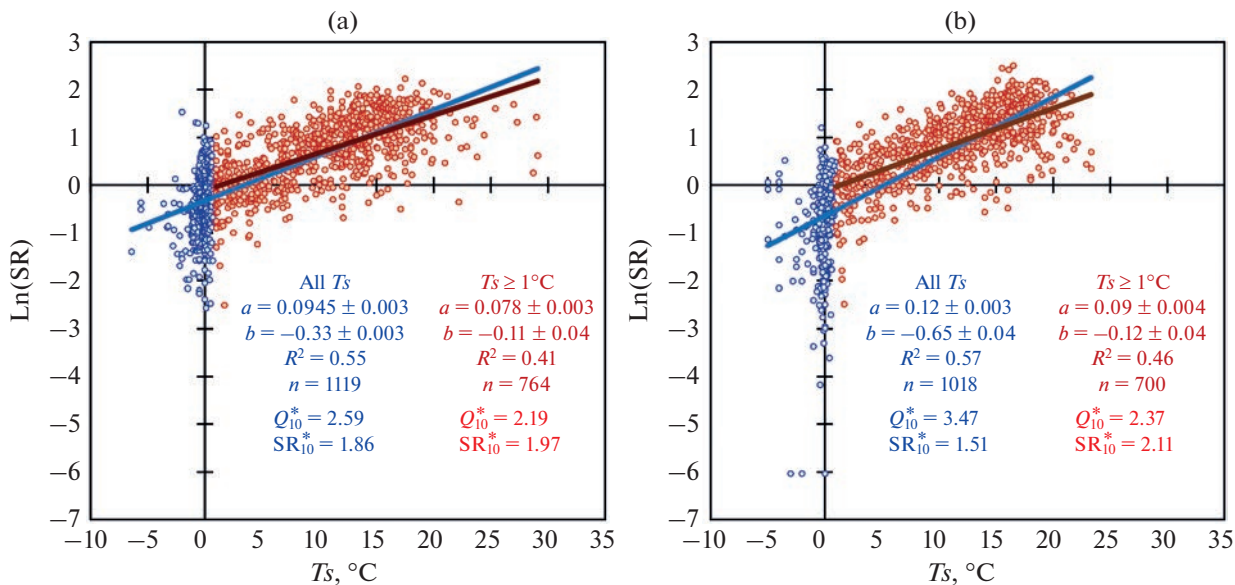


Рис. 3. Зависимость между $\ln(SR)$ и температурой почвы T_s на глубине 5 см для дерново-подбур (а) и серой почвы (б) для всего ряда T_s (синяя линия) и для $T_s \geq 1^\circ\text{C}$ (красная линия). SR – скорость дыхания почвы, г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{сут})$; T_s – температура почвы на глубине 5 см, $^\circ\text{C}$; R^2 – коэффициент детерминации; n – количество наблюдений; Q_{10}^* и Q_{10} – температурная чувствительность дыхания почвы при полном диапазоне T_s (синий цвет) и при $T_s \geq 1^\circ\text{C}$ (красный цвет), соответственно. SR_{10}^* и SR_{10} – референсные значения SR при $T_s = 10^\circ\text{C}$. а и б ($\pm$ стандартная ошибка) – коэффициенты уравнения $\ln(SR) = aT_s + b$. Все коэффициенты значимы при $p \ll 0.0001$.

вах. В целом значения Q_{10} (2.19 и 2.37), полученные в настоящей работе на основании всего массива данных при $T_s \geq 1^\circ\text{C}$, близки к средним величинам $Q_{10} = 1.81\text{--}2.60$, полученным для луговых экосистем Китая [17, 36].

Выполненные в рамках настоящего исследования дифференцированные расчеты величин Q_{10}^* и Q_{10} для совокупностей лет с разным уровнем увлажнения (нормальные, влажные, сухие) и для обоих интервалов температур – полного и $T_s \geq 1^\circ\text{C}$ показали, что в нормальные и более влажные годы как значения Q_{10}^* , так и Q_{10} для SR в ис-

следованных луговых экосистемах были близки между собой и не отличались более, чем на 0.15 единиц (табл. 2). В засушливые годы величины Q_{10}^* и Q_{10} были в 1.2–1.4 раза ниже, по сравнению с годами с нормальным уровнем увлажнения, и составляли 1.56–1.87. В годы с нормальным и повышенным уровнем влажности T_s на глубине 5 см отвечала за 48–63% изменчивости SR , тогда как в засушливые годы только 34–56% дисперсии SR объяснялось колебаниями T_s на глубине 5 см. В разные по увлажнению годы температурная чувствительность SR лугового ценоза,

Таблица 2. Температурная чувствительность SR луговых ценозов в разные по увлажнению годы

Уровень увлажнения	Q_{10}^*	SR_{10}^*	R^2	n	Q_{10}	SR_{10}	R^2	n
Дерново-подбур								
Нормальный	2.84	2.03	0.56	483	2.53	2.09	0.48	339
Влажный	2.94	2.19	0.63	220	2.72	2.26	0.54	152
Сухой	2.22	1.56	0.54	415	1.80	1.70	0.34	273
Серая почва								
Нормальный	3.69	1.98	0.59	440	2.57	2.27	0.52	294
Влажный	3.74	1.99	0.58	207	2.49	2.28	0.50	363
Сухой	3.13	1.59	0.56	363	2.20	1.87	0.50	266

Примечание. Все коэффициенты значимы при $p \ll 0.0001$; R^2 – коэффициент детерминации, n – число измерений.

сформированного на серой почве, была выше по сравнению с луговым ценозом на дерново-подбуре.

Расчетные значения SR_{10}^* в обеих луговых экосистемах в годы с нормальным и повышенным уровнем увлажнения были близки между собой и варьировали от 1.98 до 2.19 г C/(м² сут). Величины SR_{10} были выше соответствующих значений SR_{10}^* и в годы с повышенным и нормальным уровнем увлажнения колебались от 2.49 до 2.72 г C/(м² сут). В засушливые годы значения SR_{10}^* и SR_{10} для обеих исследованных луговых экосистем были значительно ниже и изменялись от 1.56 до 1.87 г C/(м² сут).

Таким образом, результаты показали заметное снижение значений всех расчетных коэффициентов (Q_{10}^* , Q_{10} , SR_{10}^* и SR_{10}) в обеих почвах в засушливые годы по сравнению с нормальными по уровню увлажнения годами. Считается, что снижение влажности почвы может блокировать влияние температуры на величину SR, делая его нечувствительным к изменениям температуры [54, 55]. Температурная чувствительность SR зависит от наличия влаги, поскольку она влияет на коэффициент диффузии растворимых органических субстратов, который будет низким при недостатке влаги [60]. Низкая диффузионная способность растворимых субстратов при дефиците влаги и недостаток кислорода при высоком содержании воды снижают дыхание почвенной микробиоты, уменьшая ее температурную чувствительность [14].

Следовательно, в исследованных луговых почвах температурная чувствительность SR была обусловлена смешанным влиянием внутренних факторов, таких как содержание и состав SOC, гранулометрический состав почвы, а также уровень увлажнения почв (внешний фактор). Величины SR_{10} практически не зависели от внутренних особенностей изучаемых почв, но реагировали на дефицит влаги в почве. Из-за сопряженного влияния биотических и абиотических факторов значения Q_{10} , определенные на основе измерений SR *in situ*, известны как “кажущиеся” (apparent) величины Q_{10} [13]. Поэтому использование “кажущихся” значений Q_{10} может привести к переоценке или недооценке влияния температуры на глобальную величину SR и исказить прогноз будущих эмиссионных потерь CO₂ из почвы при глобальном потеплении.

Температурная чувствительность SR в разные календарные сезоны года. Расчеты величин Q_{10}^* и Q_{10} , выполненные дифференцированно для массивов данных, объединяющих отдельные календарные сезоны, показали полное отсутствие связи между Ln(SR) и T_s для летнего и зимнего периодов ($T_s \geq 1^\circ\text{C}$) и очень слабую взаимосвязь между этими параметрами в зимний период для полного ряда T_s (табл. 3). Значения Q_{10}^* для SR в весенний

сезон (март–май) в обеих исследованных луговых экосистемах были выше по сравнению с осенним периодом (сентябрь–ноябрь): 3.03–5.18 vs 2.55–3.22. Величины Q_{10} в весенний и осенний периоды для SR лугового ценоза на серой почве подчинялись обратной закономерности, а величины Q_{10} для луга на дерново-подбуре были практически равны. В весенне-осенний период колебания T_s на глубине 5 см объясняли 38–53% изменчивости SR во всем интервале температур и 29–45% при $T_s \geq 1^\circ\text{C}$.

Расчетные значения SR_{10}^* и SR_{10} в обеих луговых экосистемах для весеннего сезона были немного выше, чем в осенний период: 2.18–2.40 г C/(м² сут) vs 1.90–2.08 г C/(м² сут).

В литературе имеются данные, свидетельствующие о том, что температурная чувствительность SR не постоянна в течение года и меняется в зависимости от сезона [11, 40, 57]. Считается, что значения Q_{10} максимальны в холодный период и снижаются с повышением температуры [10, 22, 60]. Проведенные нами исследования не могли в полной мере подтвердить представления о максимальных значениях температурной чувствительности зимой и минимальной – летом, поскольку зависимости между Ln(SR) и T_s в эти периоды были чрезвычайно слабыми или отсутствовали вовсе. Тем не менее в нашем случае, значения Q_{10}^* в весенний сезон, часто включающие значения SR из замёрзших почв в ранне-весенний период, были выше, чем осенние значения Q_{10}^* , когда промерзания почв не наблюдается. Таким образом, выявленные нами различия в величинах Q_{10}^* между весенним и осенним периодами в почвах обеих луговых экосистем находятся в соответствии с гипотезой сезонной пластичности [15], которая предполагает, что микробная активность и структура ферментов должны адаптироваться эволюционно или физиологически акклиматизироваться в ответ на сезонные изменения температуры. Часто эти процессы характеризуются более высокой температурной чувствительностью в более холодные периоды и ее снижением при повышении температуры. Однако характер сезонной динамики значений Q_{10} может различаться из-за большой пространственной неоднородности климатических и гидротермических условий, а также качества и доступности субстратов (SOC) разложению [38, 57]. Сильное влияние климатической зоны на сезонную динамику температурной чувствительности SR было выявлено в инкубационном эксперименте с почвами, расположенными вдоль широтного градиента на востоке Китая [58]. В сходных по составу естественных смешанных лесах температурная чувствительность SR в осенний и весенний периоды увеличивалась в направлении с севера на юг, в то время как летом значения Q_{10} вдоль широтного градиен-

Таблица 3. Температурная чувствительность SR луговых ценозов в разные календарные сезоны года

Сезон	Q_{10}^*	SR_{10}^*	R^2	n	p	Q_{10}	SR_{10}	R^2	n	p
Дерново-подбур										
Зима	2.84	1.77	0.04	252	0.001	0.65	0.53	0.008	43	0.57
Весна	3.03	2.25	0.48	290	≤ 0.0001	2.39	2.24	0.32	167	≤ 0.0001
Лето	—	—	—	—	—	1.08	3.12	0.00	290	0.43
Осень	2.55	1.92	0.38	288	≤ 0.001	2.33	1.90	0.29	264	≤ 0.0001
Серая почва										
Зима	10.36	5.07	0.01	205	0.001	0.62	0.61	0.007	22	0.71
Весна	5.18	2.18	0.47	265	≤ 0.0001	2.31	2.40	0.33	159	≤ 0.0001
Лето	—	—	—	—	—	1.34	3.06	0.02	266	0.02
Осень	3.22	2.08	0.53	276	≤ 0.0001	2.87	2.08	0.45	159	≤ 0.0001

Примечание. R^2 — коэффициент детерминации, n — число измерений, p — уровень значимости.

та были одинаковыми. Авторы предполагают, что летние значения Q_{10} были тесно связаны с преобладанием в микробных сообществах г-стратегов, характеризующихся высокими скоростями роста при достаточном количестве доступных (лабильных) органических субстратов. Весенние значения Q_{10} не зависели от состава и функций микробного сообщества, увеличиваясь с уменьшением доступности углерода с севера на юг. В то же время осенние значения Q_{10} определялись микробными сообществами, с преобладанием К-стратегов, что авторы объясняют наличием прайминг-эффекта, инициированного наличием свежего растительного опада [58]. Следовательно, состав микробного сообщества и продукция экзоферментов сильно зависят от сезонных изменений доступности субстрата и наличия питательных веществ, что может быть одной из причин сезонной динамики значений Q_{10} [40, 51, 52].

Межгодовая изменчивость температурной чувствительности и референсных значений SR в луговых экосистемах. В течение 25-летнего периода наблюдений в луговом ценозе на дерново-подбуре значения Q_{10}^* изменялись от 1.40 до 5.42 и варьировали от 2.27 до 5.71 на лугу, сформированном на серой почве (рис. 4а).

Межгодовая изменчивость значений Q_{10}^* (CV) в этих почвах составила 36 и 29% соответственно (табл. 2S). Коэффициент осцилляции Q_{10}^* для SR лугового ценоза на дерново-подбуре достигал 1.43, а для луга на серой лесной почве был в 1.5 раз ниже ($\text{Cos} = 0.97$). Средняя величина Q_{10}^* для SR лугового ценоза на серой почве была достоверно выше, чем на дерново-подбуре ($p = 0.05$): 2.41 vs 3.44 (рис. 3а), а медианное значение Q_{10}^* для дыхания серой почвы было в 1.4 раза выше, чем соответствующий показатель для дерново-подбур (рис. 4а).

Для дерново-подбур значения Q_{10} (интервал $T_s \geq 1^\circ\text{C}$) изменялись практически в тех же пределах, что и значения Q_{10}^* — от 1.38 до 5.24, в то время как в серой почве диапазон межгодовой вариативности значений Q_{10} был существенно уже, чем Q_{10}^* — от 1.63 до 3.62 (рис. 4б). Коэффициенты межгодовой вариативности и коэффициенты осцилляции для значений Q_{10} в дерново-подбуре были выше, а для серой почвы — чуть ниже соответствующих параметров, характеризующих варьирование Q_{10}^* (табл. 2S). Средние значения Q_{10} в исследованных почвах были практически одинаковыми (2.41 и 2.46), в то время как медианное значение Q_{10} в дерново-подбуре было на 0.2 единицы меньше по сравнению с серой почвой: 2.12 vs 2.33.

Значения SR_{10}^* в дерново-подбуре в течение 25-летнего периода наблюдений колебались от 1.30 до 3.19 г C/(м² сут) и изменялись в более широком интервале от 0.83 до 3.74 г C/(м² сут) — в серой почве (рис. 5а).

Коэффициенты межгодовой вариативности и коэффициенты осцилляции значений SR_{10}^* были существенно выше в серой почве, чем в дерново-подбуре: 23 vs 35% (CV) и 0.98 vs 1.47 (Cos) (табл. 3S). Достоверной разницы между средними значениями SR_{10}^* в обеих исследованных луговых экосистемах не было выявлено, в то время как медианное значение SR_{10}^* для луга на серой почве было на 0.26 г C/(м² сут) выше, чем для луга на дерново-подбуре.

Значения SR_{10} (в интервале $T_s \geq 1^\circ\text{C}$) для исследованных почв изменялись в пределах, близких к соответствующим значениям SR_{10}^* : от 1.52 до 3.46 г C/(м² сут) в дерново-подбуре и от 0.91 до 4.02 г C/(м² сут) в серой лесной почве (рис. 5б). Коэффициенты межгодовой вариативности и

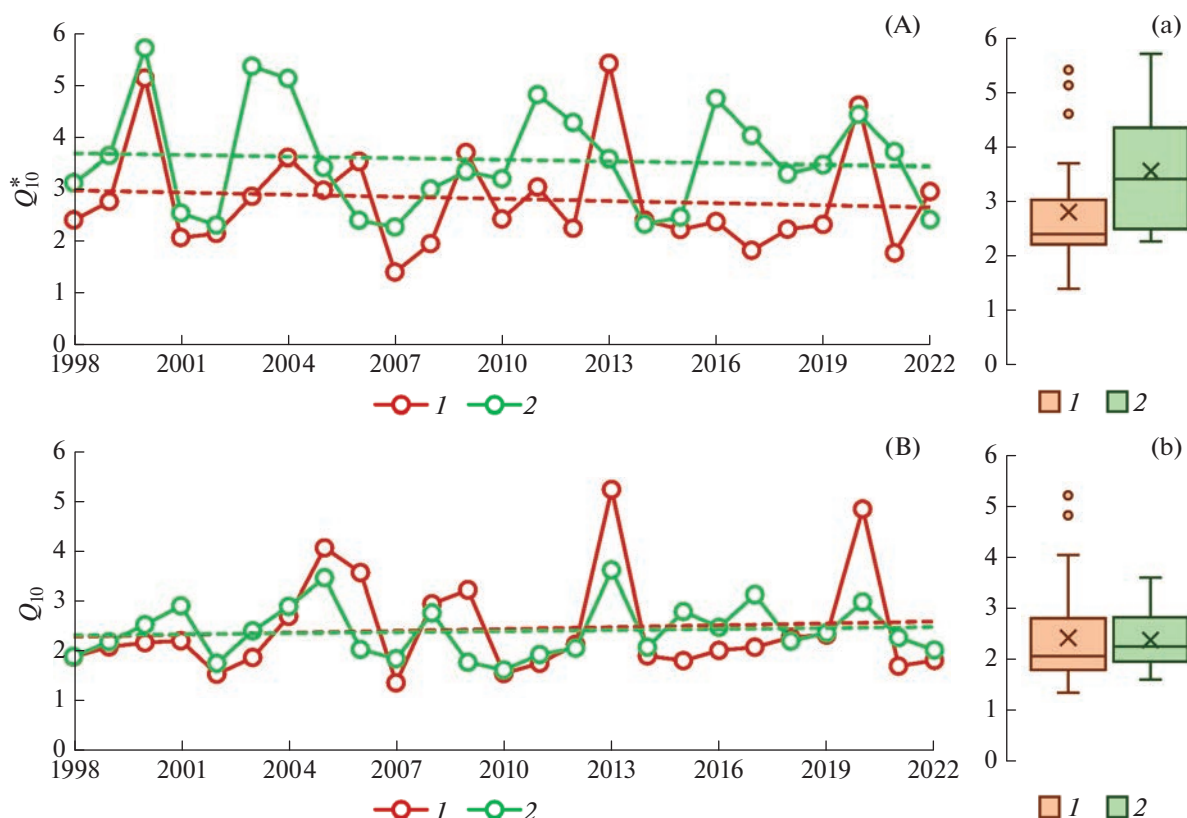


Рис. 4. Динамика значений Q_{10}^* и Q_{10} в двух луговых экосистемах за 25-летний период наблюдений (А, В) и их статистические характеристики (а, б): 1 – дерново-подбур, 2 – серая почва. Обозначения см. рис. 2. Пунктирные линии соответствуют линейным трендам, статистические характеристики которых приведены в табл. 2S.

коэффициенты осцилляции значений SR_{10} также были близкими по величине к соответствующим показателям для SR_{10}^* (табл. 3S), т.е. референсные значения SR_{10} в суглинистой серой почве демонстрировали более высокую изменчивость по сравнению с дерново-подбуром супесчаного гранулометрического состава. Достоверной разницы между средними значениями SR_{10} в обеих исследованных почвах не было выявлено, в то время как медианные значения SR_{10} в дерново-подбуре были на $0.37 \text{ г C}/(\text{м}^2 \text{ сут})$ ниже медианы SR_{10} в серой почве.

Значения $SR_{10\text{-obs}}$ изменялись в сходных пределах: от 1.14 до $4.56 \text{ г C}/(\text{м}^2 \text{ сут})$ – в дерново-подбуре и от 0.91 до $4.03 \text{ г C}/(\text{м}^2 \text{ сут})$ – в серой почве (рис. 5b). Коэффициенты межгодовой вариабельности и коэффициенты осцилляции для $SR_{10\text{-obs}}$ в обеих почвах были практически равными: 33–35% (CV) и 1.31–1.41 (Cos) (табл. 3S). Медианные и средние значения $SR_{10\text{-obs}}$ в дерново-подбуре и серой почве также были близки между собой ($2.35\text{–}2.43 \text{ г C}/(\text{м}^2 \text{ сут})$) и не отличались значимо между почвами изучаемых луговых ценозов (рис. 5с).

Тесная связь ($R^2 = 0.49\text{--}0.79$; $p < 0.001$) наблюдалась между значениями $SR_{10\text{-obs}}$, SR_{10} и SR_{10}^* на протяжении всего периода наблюдений в обеих луговых экосистемах.

За 25 лет наблюдений рассчитанные и экспериментально полученные значения SR демонстрировали значимые ($p < 0.05$) и противоположно направленные тренды: положительные для суглинистой серой почвы и отрицательные для дерново-подбур супесчаного гранулометрического состава. Обнаруженные тенденции были наиболее выражены для SR_{10} , объясняя более 40% вариабельности этого параметра в обеих почвах. Таким образом, наблюдаемое в регионе исследований потепление и усиление засухливости вызвало противоположные тенденции изменения SR в контрастных по текстуре почвах.

До настоящего времени межгодовая динамика температурной чувствительности SR широко не исследовалась, и основное внимание уделялось анализу пространственной изменчивости температурной чувствительности почвенного дыхания и контролирующих его факторов. Поэтому во многих моделях углеродного цикла экосистем

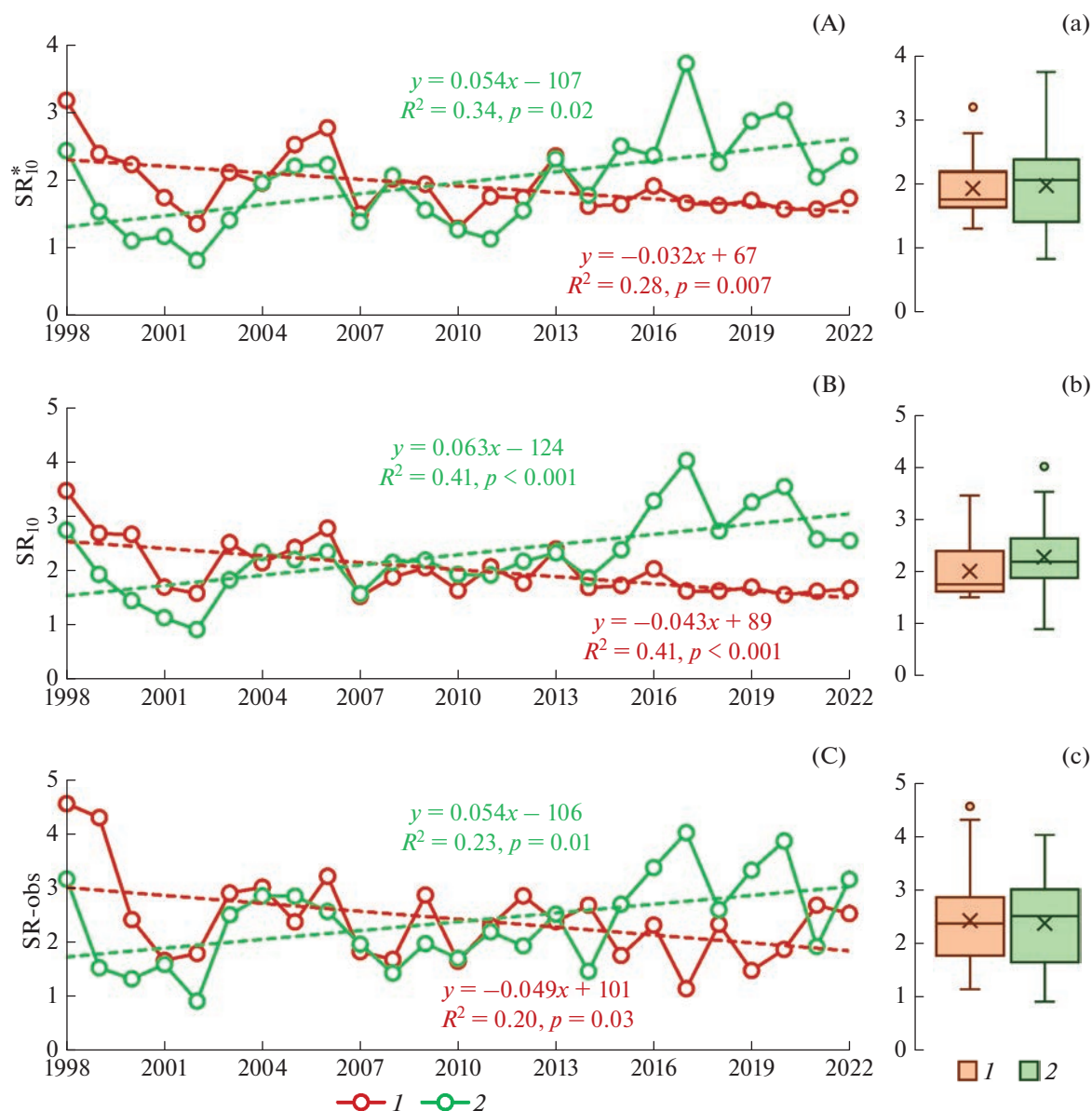


Рис. 5. Динамика значений SR_{10}^* , SR_{10} и SR_{obs} (г C/(м² сут)) в двух луговых ценозах за 25-летний период наблюдений (А, В, С) и их статистические характеристики (а, б, в): 1 – дерново-подбур, 2 – серая почва. Обозначения см. рис. 2. Пунктирные линии соответствуют линейным трендам, статистические характеристики которых приведены в табл. 2S.

обычно предполагается, что температурная чувствительность SR постоянна из года в год [22, 59]. Тем не менее исследования, проведенные на тибетских альпийских пастбищах в течение 4 лет (2009–2012 гг.), показали, что температурная чувствительность SR в период вегетации растений колебалась от 2.89 до 5.59 [54]. Согласно результатам 25-летних наблюдений, представленных в данном исследовании, годовая температурная чувствительность SR продемонстрировала высокую временную изменчивость с наименьшими значениями Q_{10} для SR в обоих исследованных

почвах в засушливые годы (2002, 2007, 2010, 2022), характеризующиеся низкими индексами увлажнения. Таким образом, полученные данные подтверждают утверждение о том, что влагообеспеченность является ключевым абиотическим фактором, влияющим на температурную чувствительность дыхания почвы. В целом рост температуры ускоряет микробное дыхание за счет увеличения как активности внеклеточных ферментов, разрушающих сложные полимерные компоненты SOC, так и скорости захвата микробами растворимых субстратов [51, 52]. Ограничение влажности может

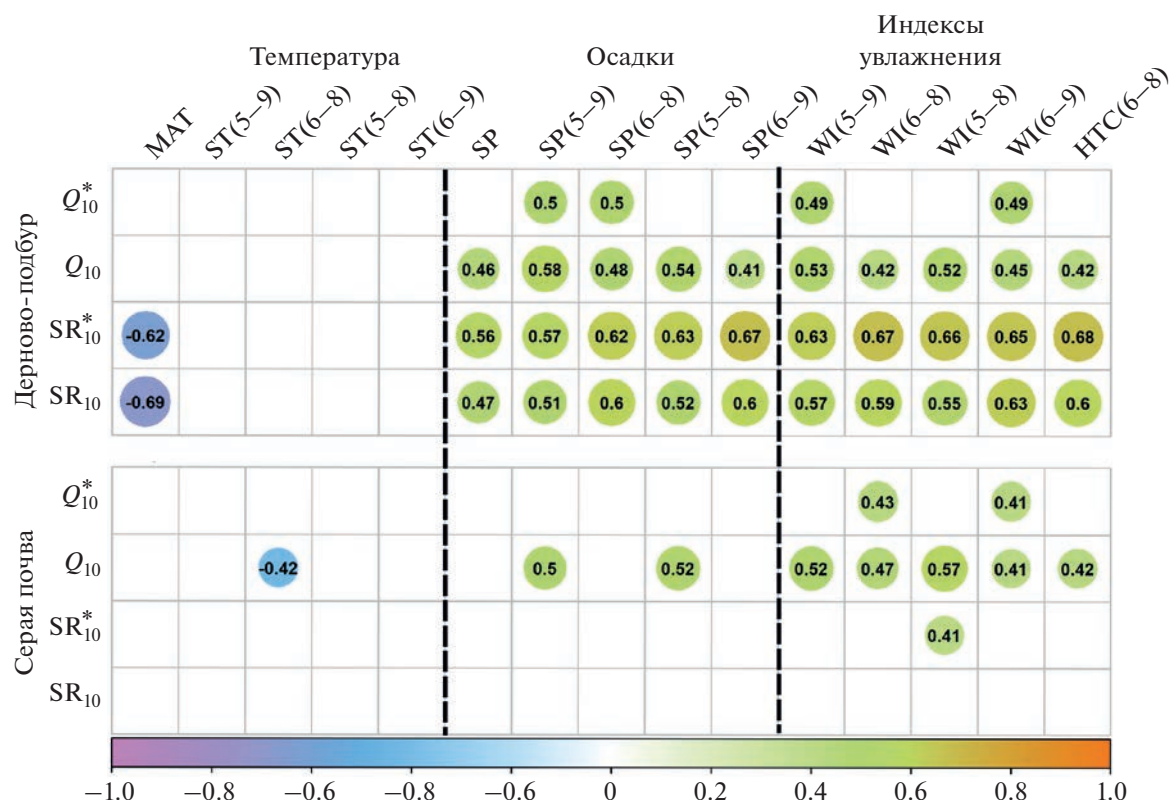


Рис. 6. Корреляции между значениями Q_{10}^* , Q_{10} , SR_{10}^* и SR_{10} и метеорологическими индексами. Показаны только значимые корреляции ($p < 0.05$). Q_{10}^* и Q_{10} – температурные коэффициенты дыхания почвы в полном диапазоне температуры почвы T_s и при $T_s \geq 10^\circ\text{C}$, соответственно SR_{10}^* и SR_{10} – скорость дыхания почвы при 10°C (г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{сут})$), рассчитанная с использованием Q_{10}^* и Q_{10} . Метеорологические индексы расшифрованы в разделе Объекты и методы.

подавлять микробную активность независимо от температуры, что повлечет за собой снижение температурной чувствительности SR [13]. Следовательно, имеет место смешанное влияние основных абиотических и биотических факторов на температурную чувствительность SR, оцениваемую в полевых исследованиях, о чем уже говорилось чуть выше.

Связь между значениями Q_{10} и SR_{10} и метеорологическими индексами за 25-летний период наблюдений. Для дерново-подбур супесчаной текстуры наблюдались значимые ($p < 0.05$) положительные корреляционные связи между величинами Q_{10} , SR_{10}^* и SR_{10} и всеми метеорологическими индексами, которые характеризуют режим увлажнения, а именно с суммами осадков и индексами влажности за разные периоды вегетационного сезона (рис. 6).

Наиболее тесные связи, объясняющие $>25\%$ дисперсии величины Q_{10} , были выявлены с SP(5–9) и SP(5–8), WI(5–9) и WI(5–8). Величина Q_{10}^* демонстрировала положительные связи только с SP(5–9) и SP(6–8), WI(5–9) и WI(6–8), но они

были слабее и объясняли $<25\%$ дисперсии. По сравнению с Q_{10} , величины SR_{10}^* и SR_{10} проявляли более тесные связи с MI, и отвечали, как правило, более чем за 25% их дисперсии. Корреляция между Q_{10}^* и Q_{10} и температурными индексами отсутствовала. Вместе с тем связь между SR_{10}^* , SR_{10} и MAT была отрицательной и достаточно тесной ($r = -0.62$ – -0.69).

Для серой суглинистой почвы значимые ($p < 0.05$) корреляционные связи между величинами Q_{10}^* и Q_{10} наблюдались с более усеченным набором метеорологических индексов по сравнению с дерново-подбуром супесчаной текстуры (рис. 6). Величина Q_{10} положительно коррелировала со всеми индексами влажности, а также с SP(5–9) и SP(6–8) и демонстрировала отрицательную связь с ST(6–8). Величина Q_{10}^* проявляла положительные связи только с WI(6–8) и WI(6–9). Референсные значения SR_{10}^* и SR_{10} достоверных корреляционных связей с MI не показывали за исключением слабой положительной корреляции между SR_{10}^* и WI(5–8).

Выявление факторов, контролирующих температурную чувствительность SR в луговых экосистемах, обычно основывается на метаанализе полевых или инкубационных исследований, проводимых вдоль климатического градиента [17, 36]. В целом отмечается отрицательная связь значений Q_{10} с температурой и положительная связь с уровнем влажности почвы. Однако до сих пор исследования по выявлению факторов, определяющих межгодовую изменчивость Q_{10} на локальном (экосистемном) уровне, практически отсутствуют. Такие исследования крайне необходимы для определения направления и величины обратной связи углеродного цикла отдельных экосистем с изменением климата. На основе проведенных непрерывных 25-летних измерений SR в двух луговых экосистемах показано, что основным фактором, контролирующим температурную чувствительность SR в дерново-подбуре супесчаной текстуры как в полном интервале T_s , так и при $T_s \geq 1^\circ\text{C}$, является влагообеспеченность почв в течение вегетационного периода. Между значениями Q_{10}^* и Q_{10} и индексами влажности в различные по длительности отрезки вегетационного периода выявлены значимые корреляционные связи. В луговом ценозе на суглинистой серой почве значимые корреляционные связи наблюдались только между величиной Q_{10} при $T_s \geq 1^\circ\text{C}$ и индексами влажности, но они были слабее, чем в супесчаной почве. Таким образом показано, что комплекс метеорологических показателей, контролирующих межгодовую изменчивость температурной чувствительности луговых почв в условиях умеренно континентального климата зависит от гранулометрического состава почв, который определяет их влагообеспеченность. В дерново-подбурх референсные значения скорости SR при 10°C (как SR_{10}^* , так и SR_{10}) продемонстрировали сходные с Q_{10} зависимости, указывающие на близость контролирующих факторов и механизмов их межгодовой изменчивости. Ранее, в лесных ценозах на тех же типах почв нами были выявлены очень близкие закономерности, объясняющие временную динамику всех изучаемых параметров (Q_{10}^* , Q_{10} , SR_{10}^* , SR_{10}) условиями увлажнения и демонстрирующие тесные связи с индексами увлажненности [29].

Таким образом, проведенные исследования подтвердили гипотезу, что влагообеспеченность почв в течение вегетационного периода, определяемая метеоусловиями конкретного года исследований, была ключевым фактором межгодовой изменчивости значений Q_{10} в луговых экосистемах умеренного пояса, а текстура почвы влияла на тесноту связи между температурной чувствительностью SR и метеорологическими индексами. Учитывая явную тенденцию усиления засуш-

ливости климата в изучаемом регионе [5, 31] и во многих регионах мира [23], можно прогнозировать снижение температурной чувствительности дыхания почвы и предположить увеличение стока углерода в луговые экосистемы умеренно-континентального климата. В будущем моделирование скорости SR с использованием различных значений Q_{10} перспективно для повышения точности оценок годового потока SR, а также для уточнения региональных оценок баланса углерода. Чтобы лучше понять временную динамику температурной чувствительности SR, также необходим ежемесячный или сезонный мониторинг доступности субстрата и питательных веществ в почвах, наряду с экспериментальными оценками состава и стратегии микробных сообществ в разных почвах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено обобщение 25-летних круглогодичных измерений дыхания почвы в двух луговых экосистемах в условиях умеренно-континентального климата и впервые оценена межгодовая изменчивость значений Q_{10} и проанализировано влияние различных факторов, определяющих сезонную и межгодовую вариабельность значений Q_{10} . Результаты показали, что наряду с оценками Q_{10} для всего диапазона температур, целесообразно оценивать температурную чувствительность SR в интервале $T_s \geq 1^\circ\text{C}$ чтобы избежать влияния всплесков SR, характерных для процессов промерзания-оттаивания почв. Выполненный анализ полученных данных показал, что основным фактором, контролирующим температурную чувствительность SR исследуемых почв при $T_s \geq 1^\circ\text{C}$, является влагообеспеченность в течение вегетационного периода. Об этом свидетельствуют значимые положительные корреляции между значениями Q_{10} , количеством осадков и индексами влажности/гидротермическими показателями в различные периоды вегетационного периода. В дерново-подбуре супесчаной текстуры влияние фактора увлажнения выражено более рельефно, чем в суглинистой серой почве, обладающей большей влагоудерживающей способностью. Кроме того, обнаружили отрицательную связь величин Q_{10}^* и Q_{10} со среднегодовой температурой воздуха. При существующей тенденции усиления засушливости климата можно прогнозировать снижение температурной чувствительности дыхания почв и увеличение стока углерода в луговых экосистемах умеренно-континентального климата. Для повышения точности оценок годовых потоков CO_2 и моделирования баланса углерода в экосистемах целесообразно использовать дифференцированный подход с различными значениями Q_{10} в различные по увлажнению годы.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы благодарны рецензентам за их труд по анализу рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа была выполнена при финансовой поддержке РНФ (проект 22-24-00691).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Конфликт интересов отсутствует.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Онлайн версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X23600476>.

Таблица S1. Статистические характеристики метеорологических показателей за весь период наблюдений 1998–2022 гг. ($n = 25$).

Таблица S2. Статистические характеристики Q_{10} and SR_{10} за весь период наблюдений 1998–2022 гг. ($n = 25$).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алифанов В.М. Палеокриогенез и современное почвообразование. Пушино, 1995. 318 с.
2. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
3. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 225 с.
4. Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 247 с.
5. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Аблеева В.А., Быховец С.С. Климат южного Подмосковья: современные тренды и оценка аномальности // Фундаментальная и прикладная климатология. 2017. № 4. С. 66–82. <https://doi.org/10.21513/2410-8758-2017-4-66-82>
6. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Жиенгалиев А.Т., Кудеяров В.Н. Углеродный бюджет степных экосистем России // Докл. Академии наук. 2019. № 6. С. 732–735. <https://doi.org/10.31857/s0869-56524856732-735>
7. Смагин А.В. Газовая функция почв // Почвоведение. 2000. № 10. С. 1211–1223.
8. Bond-Lamberty B., Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record // Nature. 2010. V. 7288. P. 579–582. <https://doi.org/10.1038/nature08930>
9. Bond-Lamberty B., Thomson A. A global database of soil respiration data // Biogeosciences. 2010. V. 6. P. 1915–1926. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1915-2010>
10. Bradford M.A., Davies C.A., Frey S.D., Maddox T.R., Melillo J.M., Mohan J.E., Reynolds J.F., Treseder K.K., Wallenstein M.D. Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature // Ecology Lett. 2008. V. 12. P. 1316–1327. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01251.x>
11. Chen B., Liu S., Ge J., Chu J. Annual and seasonal variations of Q_{10} soil respiration in the sub-alpine forests of the Eastern Qinghai-Tibet Plateau, China // Soil Biol. Biochem. 2010. V. 10. P. 1735–1742. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.06.010>
12. Craine J.M., Fierer N., McLauchlan K.K. Widespread coupling between the rate and temperature sensitivity of organic matter decay // Nature Geoscience. 2010. V. 12. P. 854–857. <https://doi.org/10.1038/ngeo1009>
13. Davidson E.A., Janssens I.A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // Nature. 2006. V. 7081. P. 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
14. Davidson E.A., Janssens I.A., Luo Y. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10} // Global Change Biology. 2006. V. 2. P. 154–164. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01065.x>
15. Drake J.E., Giasson M.-A., Spiller K.J., Finzi A.C. Seasonal plasticity in the temperature sensitivity of microbial activity in three temperate forest soils // Ecosphere. 2013. V. 6. P. 77. <https://doi.org/10.1890/ES13-00020.1>
16. FAO World reference base for soil resources 2014: international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps / FAO, Rome: FAO, 2014.
17. Feng J., Wang J., Song Y., Zhu B. Patterns of soil respiration and its temperature sensitivity in grassland ecosystems across China // Biogeosciences. 2018. V. 17. P. 5329–5341. <https://doi.org/10.5194/bg-15-5329-2018>
18. Foereid B., Ward D.S., Mahowald N., Paterson E., Lehmann J. The sensitivity of carbon turnover in the Community Land Model to modified assumptions about soil processes // Earth System Dynamics. 2014. V. 1. P. 211–221. <https://doi.org/10.5194/esd-5-211-2014>
19. Friedlingstein P., Jones M.W., O'Sullivan M., Andrew R.M., Hauck J., Peters G.P., Peters W. et al. Global Carbon Budget 2019 // Earth System Science Data. 2019. V. 4. P. 1783–1838. <https://doi.org/10.5194/essd-11-1783-2019>
20. Giasson M.-A., Ellison A.M., Bowden R.D., Crill P.M., Davidson E.A., Drake J.E., Frey S.D. et al. Soil respiration in a northeastern US temperate forest: a 22-year synthesis // Ecosphere. 2013. V. 11. P. 140. <https://doi.org/10.1890/es13.00183.1>
21. Golubyatnikov L.L., Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O. Estimation of Carbon Balance in Steppe Ecosystems of Russia // Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics. 2023. V. 1. P. 72–86. <https://doi.org/10.1134/S0001433823010048>
22. Han M., Jin G. Seasonal variations of Q_{10} soil respiration and its components in the temperate forest ecosystems, northeastern China // Eur. J. Soil Biol. 2018.

- V. 85. P. 36–42.
<https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2018.01.001>
23. IPCC Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2021. 3949 p.
 24. Janssens I.A., Pilegaard K. Large seasonal changes in Q_{10} of soil respiration in a beech forest // *Global Change Biology*. 2003. V. 6. P. 911–918.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00636.x>
 25. Kirschbaum M.U.F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage // *Soil Biol. Biochem.* 1995. V. 6. P. 753–760.
[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00242-S](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00242-S)
 26. Kudeyarov V.N. Soil Respiration and Biogenic Carbon Dioxide Sink in the Territory of Russia: An Analytical Review // *Eurasian Soil Science*. 2018. V. 6. P. 599–612.
<https://doi.org/10.1134/s1064229318060091>
 27. Kudeyarov V.N., Kurganova I.N. Respiration of Russian Soils: Database Analysis, Long-Term Monitoring, and General Estimates // *Eurasian Soil Science*. 2005. V. 9(38). P. 983–992.
 28. Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Khoroshaev D., Blagodatskaya E. Effect of snowpack pattern on cold-season CO_2 efflux from soils under temperate continental climate // *Geoderma*. 2017. V. 304. P. 28–39.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.09.009>
 29. Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Khoroshaev D., Myakshina T., Sapronov D., Zhmurin V. Temperature Sensitivity of Soil Respiration in Two Temperate Forest Ecosystems: The Synthesis of a 24-Year Continuous Observation // *Forests*. 2022. V. 9. P. 1374.
<https://doi.org/10.3390/f13091374>
 30. Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Rozanova L., Sapronov D., Myakshina T., Kudeyarov V. Annual and seasonal CO_2 fluxes from Russian southern taiga soils // *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*. 2003. V. 2. P. 338–344.
<https://doi.org/10.3402/tellusb.v55i2.16724>
 31. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Khoroshaev D.A., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Zhmurin V.A., Kudeyarov V.N. Analysis of the long-term soil respiration dynamics in the forest and meadow cenoses of the Prioksko-Terrasny biosphere reserve in the perspective of current climate trends // *Eurasian Soil Science*. 2020. V. 10. P. 1421–1436.
<https://doi.org/10.1134/s1064229320100117>
 32. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O. Contribution of abiotic factors to CO_2 emission from soils in the freeze–thaw cycles // *Eurasian Soil Science*. 2015. V. 9. P. 1009–1015.
<https://doi.org/10.1134/s1064229315090082>
 33. Kurganova I.N., Tipe P. The effect of freezing–thawing processes on soil respiration activity // *Eurasian Soil Science*. 2003. V. 9. P. 976–985
 34. Kurganova I., Teepe R., Loffield N. Influence of freeze–thaw events on carbon dioxide emission from soils at different moisture and land use // *Carbon Balance and Management*. 2007. V. 1(2). P. 2.
<https://doi.org/10.1186/1750-0680-2-2>
 35. Larionova A.A., Rozanova L.N., Samoylov T.I. Dynamics of gas exchange in the profile of a gray forest soil // *Soviet soil science*. 1989. V. 3. P. 104–110.
 36. Liu Y., He N., Zhu J., Xu L., Yu G., Niu S., Sun X., Wen X. Regional variation in the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in China's forests and grasslands // *Global Change Biology*. 2017. V. 8. P. 3393–3402.
<https://doi.org/10.1111/gcb.13613>
 37. Lopes de Gerenyu V.O., Kurganova I.N., Rozanova L.N., Kudeyarov V.N. Annual emission of carbon dioxide from soils of the Southern Taiga soils of Russia // *Eurasian Soil Science*. 2001. V. 34. P. 931–944.
 38. Meyer N., Welp G., Amelung W. The temperature sensitivity (Q_{10}) of soil respiration: controlling factors and spatial prediction at regional scale based on environmental soil classes // *Global Biogeochemical Cycles*. 2018. V. 2. P. 306–323.
<https://doi.org/10.1002/2017GB005644>
 39. Mukhortova L., Schepaschenko D., Moltchanova E., Shvidenko A., Khabarov N., See L. Respiration of Russian soils: Climatic drivers and response to climate change // *Sci. Total Environ.* 2021. V. 785. P. 147314.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147314>
 40. Noh N.J., Kuribayashi M., Saitoh T.M., Muraoka H. Different responses of soil, heterotrophic and autotrophic respirations to a 4-year soil warming experiment in a cool-temperate deciduous broadleaved forest in central Japan // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2017. V. 247. P. 560–570.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.09.002>
 41. Pavelka M., Acosta M., Marek M. V., Kutsch W., Janous D. Dependence of the Q_{10} values on the depth of the soil temperature measuring point // *Plant and Soil*. 2007. V. 1–2. P. 171–179.
<https://doi.org/10.1007/s11104-007-9213-9>
 42. R Core Team R: A language and environment for statistical computing / R Core Team, Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2021.
 43. Raich J.W., Tufekcioglu A. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls // *Biogeochemistry*. 2000. V. 1(48). P. 71–90.
<https://doi.org/10.1023/A:1006112000616>
 44. Reichstein M., Rey A., Freibauer A., Tenhunen J., Valentini R., Banza J., Casals P., Cheng Y. et al. Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices // *Global Biogeochemical Cycles*. 2003. V. 4. P. 1104.
<https://doi.org/10.1029/2003GB002035>
 45. Rustad L.E., Huntington T.G., Boone R.D. Controls on soil respiration: Implications for climate change // *Biogeochemistry*. 2000. V. 1. P. 1–6.
<https://doi.org/10.1023/a:1006255431298>

46. *Schlesinger W.H., Andrews J.A.* Soil respiration and global carbon cycle // *Biogeochemistry*. 2000. V. 1. P. 7–20.
<https://doi.org/10.1023/a:1006247623877>
47. *Schmidt M.W.I., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kögel-Knabner I. et al.* Persistence of soil organic matter as an ecosystem property // *Nature*. 2011. V. 7367. P. 49–56.
<https://doi.org/10.1038/nature10386>
48. *Shabaga J.A., Basiliko N., Caspersen J.P., Jones T.A.* Seasonal controls on patterns of soil respiration and temperature sensitivity in a northern mixed deciduous forest following partial-harvesting // *Forest Ecology and Management*. 2015. V. 348. P. 208–219.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.022>
49. *Sitch S., Friedlingstein P., Gruber N., Jones S.D., Murray-Tortarolo G., Ahlström A., Doney S.C. et al.* Recent trends and drivers of regional sources and sinks of carbon dioxide // *Biogeosciences*. 2015. V. 3. P. 653–679.
<https://doi.org/10.5194/bg-12-653-2015>
50. *Sollins P., Homann P., Caldwell B.A.* Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls // *Geoderma*. 1996. V. 1. P. 65–105.
[https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(96\)00036-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(96)00036-5)
51. *Suseela V., Conant R.T., Wallenstein M.D., Dukes J.S.* Effects of soil moisture on the temperature sensitivity of heterotrophic respiration vary seasonally in an old-field climate change experiment // *Global Change Biology*. 2012. V. 1. P. 336–348.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02516.x>
52. *Wallenstein M.D., McMahon S.K., Schimel J.P.* Seasonal variation in enzyme activities and temperature sensitivities in Arctic tundra soils // *Global Change Biology*. 2009. V. 7. P. 1631–1639.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01819.x>
53. *Wang W., Peng S., Wang T., Fang J.* Winter soil CO₂ efflux and its contribution to annual soil respiration in different ecosystems of a forest-steppe ecotone, north China // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 3. P. 451–458.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.028>
54. *Wang Y., Liu H., Chung H., Yu L., Mi Z., Geng Y., Jing X., Wang S., Zeng H., Cao G., Zhao X., He J.-S.* Non-growing-season soil respiration is controlled by freezing and thawing processes in the summer monsoon-dominated Tibetan alpine grassland // *Global Biogeochemical Cycles*. 2014. V. 10. P. 1081–1095.
<https://doi.org/10.1002/2013GB004760>
55. *Xu M., Qi Y.* Spatial and seasonal variations of Q_{10} determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada Forest // *Global Biogeochemical Cycles*. 2001. V. 3(15). P. 687–696.
<https://doi.org/10.1029/2000GB001365>
56. *Xu M., Shang H.* Contribution of soil respiration to the global carbon equation // *J. Plant Physiology*. 2016. V. 203. P. 16–28.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.08.007>
57. *Yang L., Zhang Q., Ma Z., Jin H., Chang X., Marchenko S.S., Spektor V.V.* Seasonal variations in temperature sensitivity of soil respiration in a larch forest in the Northern Daxing'an Mountains in Northeast China // *J. Forestry Research*. 2022. V. 3. P. 1061–1070.
<https://doi.org/10.1007/s11676-021-01346-4>
58. *Yang S., Wu H., Wang Z., Semenov M.V., Ye J., Yin L., Wang X., Kravchenko I., Semenov V., Kuzyakov Y., Jiang Y., Li H.* Linkages between the temperature sensitivity of soil respiration and microbial life strategy are dependent on sampling season // *Soil Biol. Biochem.* 2022. V. 172. P. 108758.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108758>
59. *Zheng Z.-M., Yu G.-R., Fu Y.-L., Wang Y.-S., Sun X.-M., Wang Y.-H.* Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: A trans-China based case study // *Soil Biol. Biochem.* 2009. V. 7(41). P. 1531–1540.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.013>
60. *Zhou T., Shi P., Hui D., Luo Y.* Global pattern of temperature sensitivity of soil heterotrophic respiration (Q_{10}) and its implications for carbon-climate feedback // *J. Geophysical Research: Biogeosciences*. 2009. V. G2 (114).
<https://doi.org/10.1029/2008JG000850>

Temperature Sensitivity of Soil Respiration in Grasslands under the Temperate Continental Climate Zone: Analysis of 25-Year Monitoring Data

I. N. Kurganova^{1,*}, V. O. Lopes de Gerenyu¹, T. N. Myakshina¹, D. V. Sapronov¹,
D. A. Khoroshaev¹, and V. A. Ableeva²

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

²*Background Monitoring Station, Prioksko-Terrasny Nature Reserve, Danki, 142200 Russia*

*e-mail: ikurg@mail.ru

Field observations of soil respiration (SR) in different types of terrestrial ecosystems seem to be very relevant, since the SR rate is characterized by high temporal and spatial variability. The intra-annual dynamics of SR is determined mainly by the change in hydrothermal conditions during the year and is often described using a temperature sensitivity coefficient (Q_{10}), which usually has a fixed value in many of the models used. The aim of this study was to assess the seasonal and interannual dynamics of SR temperature sensitivity in two grasslands in the southern part of Moscow region (temperate continental climate) based on continuous 25-year year-round measurements of CO₂ emissions from soils. Grasslands were formed on two different types of soils: soddy-podbur sandy soil (Entic Podzol (Arenic)) and gray loamy soil (Haplic Luvisol

(Loamic)). The SR rate was measured continuously from December 1997 to November 2022 with an interval of 7–10 days using the closed static chamber method. The temperature sensitivity of SR, estimated from the entire set of data, had higher values on Haplic Luvisol compared to Entic Podzol (3.47 vs 2.59). The values of Q_{10} for SR in both types of soils in dry years were 1.2–1.4 times lower than in years with a normal moisture level. The interannual variability of Q_{10} values in grassland ecosystems was 21–36%, depending on the temperature range that was taken into account. A significant positive correlation between Q_{10} values in the temperature range $\geq 1^{\circ}\text{C}$ and humidity indices was found in both grasslands. To obtain more accurate forecasts of the C balance in ecosystems, a differentiated approach should be applied by integrating different values of temperature coefficients for SR into the models.

Keywords: soil CO₂ emissions, Q_{10} , soil temperature, moisture indices, abiotic and biotic factors, soil organic matter, Entic Podzol, Haplic Luvisol