

Мамай Анастасия Витальевна

**МИКРОБНАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА И УГЛЕРОДА
В ЛЕСНЫХ ПОЧВАХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ
(НА ПРИМЕРЕ КАРЕЛИИ)**

Специальность - 03.02.03 - микробиология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Москва - 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте леса Карельского научного центра РАН и на кафедре биологии почв факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова **Степанов Алексей Львович**

Официальные оппоненты: **Ананьева Надежда Дмитриевна**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, ведущий научный сотрудник

Меняйло Олег Владимирович, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук, старший научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра Российской академии наук (ИППЭС КНЦ РАН)

Защита диссертации состоится « 14 » октября 2014 г. в 15 ч. 30 мин. в аудитории М-2, на заседании Диссертационного Совета Д 501.002.13 при МГУ имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, корпус 1, стр. 12, факультет почвоведения, тел/факс +7(495)9392947.

С диссертацией можно ознакомиться в фундаментальной библиотеке Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, на сайте <http://vak.ed.gov.ru> и <http://soil.msu.ru>.

Автореферат разослан « _____ » _____ 2014 г.

Приглашаем Вас принять участие в обсуждении диссертации на заседании диссертационного совета. Отзывы на автореферат в двух экземплярах, заверенных печатью организации, просьба направлять по вышеуказанному адресу.

Ученый секретарь
диссертационного совета Д 501.002.13

доктор биологических наук, профессор:



Зенова Галина Михайловна

I. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Важным свойством биосферы является наличие в ней механизмов, обеспечивающих круговорот веществ и связанную с ним неисчерпаемость отдельных химических элементов, а также непрерывность биосферных процессов. Устойчивое существование природных биогеоценозов возможно благодаря наличию механизмов саморегуляции процессов круговорота биофильных элементов. При этом регуляция осуществляется как растительностью, так и почвенной биотой путем формирования сообществ почвенных микроорганизмов (Saetre, Stark, 2005), осуществляющих всевозможные связи между растением и почвой благодаря своей высокой биохимической активности и полифункциональности (Сорокин, 2009).

Лесные экосистемы занимают около 4 млрд. га земной поверхности и, по мнению ряда авторов (Allen, Barnes, 1995), им принадлежит главная роль в регуляции глобальных биохимических циклов углерода и азота в наземных экосистемах.

Круговороты N и C тесно взаимосвязаны, эти элементы являются определяющими для существования и функционирования всех живых организмов. В лесах России круговорот углерода исследован достаточно хорошо (Кутузова, 1993; Макаров, 1993; Замолодчиков и др., 1997; Курганова, Кудеяров, 1998; Ведрова с соавт., 2000; Замолодчиков, 2003; Кудеяров, 2005; Пулы и потоки углерода..., 2007; Почекутов, Барцев, 2010; Курганова, 2010; и др.). Круговорот азота - наиболее сложный среди круговоротов химических элементов, а отдельные его звенья отличаются разной степенью изученности (Ремезов и др., 1965; Мишустин, Шильникова, 1968; Кононков, 1982; Костина и др., 1993; Разгулин, 1995, 2013; Кудеяров, 1989, 1999; Кураков и др., 2001; Новиков, Степанов, 2002; Меняйло, 2006; Умаров с соавт., 2007; и др.).

В настоящее время в связи с исследованием биосферной роли лесов, их продуктивности и устойчивости на фоне глобального изменения климата возрос интерес к изучению процессов образования и поглощения парниковых газов CO₂, CH₄ и N₂O. Закись азота (N₂O) обладает значительно большей экранирующей способностью по сравнению с другими парниковыми газами (CO₂ и CH₄), а также превосходит их по длительности пребывания в атмосфере (~130 лет) (Меняйло, Краснощеков, 2003; Умаров, 2003; Умаров с соавт., 2007). Другой важной особенностью N₂O является ее преимущественно биологическое происхождение, причем именно почвы играют ведущую роль в этом процессе (Khalil, Rasmussen, 1992; Conrad, 1996). Помимо образования N₂O постоянно протекает ее поглощение - восстановление N₂O в молекулярный азот в процессе денитрификации за счет функционирования специализированного фермента – N₂O-редуктазы (Умаров и др., 2007; Степанов, 2011). Поэтому изучение источников и стоков N₂O особенно актуально.

Несмотря на имеющиеся данные (Загуральская, 1993; Федорец, 1993; Федорец, 1993, 1997; Федорец, Бахмет, 2003; Медведева, Мошкина, 2004), масштабы и интенсивность процессов микробной трансформации азота и углерода в почвах лесных экосистем Карелии до настоящего времени изучены не в полной мере, хотя именно азот во многом определяет способность почв поддерживать продуктивность лесных экосистем. Специфика функционирования микробных комплексов лесных экосистем Карелии связано с рядом особенностей - недостатком тепла, в подзолистых почвах – с низкой насыщенностью почв основаниями и малой зольностью поступающего на почву субстрата, в хвойных лесах - с большим запасом лесных подстилок и органического вещества, низким значением рН, преобладанием почв с промывным режимом и, как следствие, бедностью их минеральным азотом. Тем не менее, лесные экосистемы Карелии не испытывают острого дефицита азота. Очевидно, что для выяснения этого феномена следует оценить интенсивность процессов азотфиксации и денитрификации в этих условиях. В связи с появившимися в литературе сообщениями (Меняйло, Краснощеков, 2003; Меняйло, 2006, 2007) о разном характере влияния типа лесной растительности на конечные продукты денитрификации, а именно, преимущественном поглощении N_2O под хвойными породами, особый интерес представляет исследование процессов образования и поглощения N_2O лесами Карелии с преобладанием хвойных пород, их региональной оценки как источника или стока закиси азота.

Цель работы - выявить особенности микробной трансформации соединений азота и углерода в почвах хвойных и мелколиственных лесов среднетаежной подзоны Карелии.

Задачи исследований:

- 1) оценка активности азотфиксации и денитрификации в почвах под лесными фитоценозами;
- 2) сравнение интенсивности трансформации органического вещества (по эмиссии углекислого газа и метана) в исследуемых почвах;
- 3) оценка интенсивности минерализации органического азота в лесных подстилках по накоплению нитратов и аммония (аммонифицирующая и нитрифицирующая способность почв) в тех же фитоценозах;
- 4) определение общей численности и численности отдельных групп микроорганизмов, определяющих интенсивность превращений соединений азота.

Научная новизна. Проведены комплексные исследования и дана количественная характеристика процессов микробной трансформации соединений азота и углерода: азотфиксации, аммонификации, нитрификации, денитрификации, дыхания и метанообразования в лесных почвах среднетаежных экосистем Карелии. Установлена наибольшая активность азотфиксации и эмиссии CO_2 в подзолистой почве под березовым лесом по сравнению с под-

золами под хвойными породами. Впервые для условий средней тайги Карелии обнаружено активное протекание микробного поглощения N_2O лесными почвами в процессе денитрификации. В песчаных подзолах под хвойными лесами этот процесс идет наиболее активно по сравнению с подзолистой почвой под березняком. Микробная трансформация азота в лесных почвах среднетаежной подзоны Карелии приводит к преимущественной аккумуляции аммония, что сопровождается торможением процесса азотфиксации. Впервые установлено, что в этих условиях дополнительное поступление азота в почву осуществляется за счет интенсивного микробного поглощения газообразных окислов азота. Это позволяет рассматривать данные экосистемы как сток для азотсодержащих парниковых газов, в частности N_2O .

Теоретическая и практическая значимость работы. Представляемые результаты исследований углубляют имеющиеся представления об азотном режиме таежных лесных экосистем гумидной зоны Северо-Запада России. Полученные данные могут использоваться при оценке почв как источника CO_2 , N_2O , CH_4 , для проведения почвенно-микробиологического мониторинга и служить основой создания региональных моделей изменения климата. Результаты исследования могут использоваться при разработке систем охраны природы, рационального природопользования и устойчивого развития таежных экосистем.

Связь с научными программами. Полученные данные включены в научные отчеты по бюджетным научно-исследовательским темам лаборатории лесного почвоведения Института леса КарНЦ РАН «Особенности почвообразования в северо- и среднетаежной подзонах Европейского Севера» и «Генетические особенности почв Северо-Запада России, оценка их плодородия и экологического состояния на основе информационно-аналитических систем», выполняемых в рамках Программы фундаментальных научных исследований на 2008-2012 годы.

Апробация работы. Основные результаты диссертационной работы были представлены на V и VI Всероссийском съезде общества почвоведов им. В.В. Докучаева (Ростов-на-Дону, 2008 г.; Петрозаводск, 2012 г.); XV Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2008); Всероссийской научной конференции XIII Молодежные Докучаевские чтения «Почвы и продовольственная безопасность России» (Санкт-Петербург, 2009); I международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых: «Фундаментальные и прикладные исследования в биологии» (Донецк, 2009); III Международной конференции «Продуктивность и устойчивость лесных почв» (Петрозаводск, 2009); XVI, XX международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2009», «Ломоносов-2013» (Москва, МГУ, 2009,

2013); а также на заседании кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 11 работ, из них 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация включает введение, литературный обзор, описание объектов и методов исследований, экспериментальных результатов, выводов и списка литературы (255 источников, из них 93 зарубежные). Материалы диссертации изложены на 153 страницах текста, содержат 20 иллюстрации, 14 таблиц.

Личный вклад автора. Автор лично принимал участие на всех этапах подготовки и проведения работы, начиная с подбора пробных площадей, проведении лабораторных и полевых исследований, заканчивая обработкой и интерпретацией полученных результатов.

Обоснованность и достоверность результатов. Основные научные результаты и выводы получены на основе применения современных методик и базируется на обширном экспериментальном материале. Достоверность полученных результатов подтверждена статистически.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д.б.н. А. Л. Степанову. Особую благодарность выражаю д.с-х.н. Н. Г. Федорцу. Искренне благодарю всех сотрудников лаборатории лесного почвоведения ИЛ КарНЦ РАН за всестороннюю поддержку и помощь в организации и проведении исследований. Автор благодарен кафедре биологии почв факультета почвоведения МГУ за возможность проведения измерений методом газовой хроматографии. Автор признателен руководству заповедника «Кивач» за возможность сбора материала на территории заповедника и за любезно предоставленные метеоданные.

II. ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Процессы микробной трансформации соединений азота и углерода выполнены на стационарных пробных площадях в государственном заповеднике «Кивач» и в районе п. Березовка Кондопожского района. Объектами исследований являлись наиболее распространенные на территории средней тайги Карелии лесные почвы под хвойными и лиственным лесами. Названия почв даны по региональной классификации (Морозова, 1991):

I. Сосняк черничный – чистое сосновое насаждение (10С) со вторым ярусом ели (10Е) и небольшой примесью березы, возраст 170 лет, класс бонитета II.0. Почва – подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный на двучленных озерно-ледниковых отложениях.

II. Ельник черничный - чистое еловое насаждение (10Е), возраст 120 лет, класс бонитета III.0. Почва – подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный на двучленных водно-ледниковых отложениях.

III. Березняк злаково-разнотравный – чистый березовый древостой. Единично встречается сосна, осина, ольха серая. (10Б,едС), возраст 60 лет, класс бонитета Ia.8. Имеет антропогенное происхождение, обусловленное хозяйственной деятельностью человека до организации заповедника. Почва – подзолистая грунтово-глееватая супесчаная на суглинках, переходящих в ленточные глины.

Характеристика некоторых химических свойств исследованных почв представлена в таблице 1.

Таблица 1.

Некоторые химические характеристики исследуемых почв

Горизонт	Глубина, см	рН H ₂ O	рН КCl	C	N	C:N	P ₂ O ₅	K ₂ O
				%			мг/100г	
<i>Сосняк черничный, почва подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный</i>								
A ₀	0-3(7)	4,3	3,3	47,40	1,290	36,0	40,0	100,0
A ₂	3(7)-10	4,3	3,3	0,80	0,084	9,5	1,0	1,7
B _{hf}	10-27	4,9	3,9	1,80	0,095	18,9	34,0	1,5
B _f	27-43	5,8	4,8	0,50	0,075	6,5	12,2	0,8
ПВ ₃	43-64	5,9	4,9	0,40	0,058	6,9	6,6	1,5
BC	64-110	5,7	4,7	0,40	0,032	12,5	16,8	2,1
C	110-160	5,4	4,4	0,30	0,010	30,0	41,0	2,4
<i>Ельник черничный, почва подзол иллювиально-гумусово-железистый</i>								
A ₀	0-2(3)	4,05	3,30	46,11	1,610	28,6	54,03	101,31
A ₂	2(3)-11	4,12	3,42	0,35	0,034	10,3	1,34	1,61
B _{hf}	11-20(34)	4,38	3,46	0,83	0,057	14,6	26,48	1,83
B _f	20(34)-31	4,75	4,27	-	-	-	11,40	1,22
B ₃	31-58	4,70	4,15	-	-	-	9,25	2,42
D	58-72	4,70	3,86	-	-	-	32,08	4,05

Продолжение табл. 1.

<i>Березняк злаково-разнотравный, почва подзолистая грунтово-глееватая</i>								
A ₀	0-2	5,46	4,93	45,67	2,174	21,0	70,81	102,81
A ₁ A ₂	2-8	4,55	3,78	1,69	0,148	11,4	18,52	5,06
A ₂	8-12	4,45	3,69	0,53	0,03	17,7	6,74	1,81
B ₁	12-19	5,36	4,38	1,27	0,108	11,8	12,47	6,52
B ₂	19-30	5,15	4,29	0,46	0,034	13,5	12,16	4,44
B _{3g}	30-70	5,19	4,03	0,27	-	-	58,19	3,46

Закладку пробных площадей, отбор и анализ почвенных образцов (кислотно-щелочные показатели, содержание гумуса и элементов минерального питания), температуру и влажность верхних генетических горизонтов почв (на пробных площадях), а также статистическую обработку полученных данных осуществляли общепринятыми методами (Агрохимические методы исследования почв, 1975; Аринушкина, 1973; Дмитриев, 2009).

Интенсивность эмиссии CO₂ определяли методом эмиссионных камер (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991), что предусматривает измерение скорости накопления CO₂ внутри изолятора, врезаемого в почву на глубину 5–10 см. Пробы воздуха отбирали через прокладку в изоляторе немедленно после его установки, а затем еще два раза через равные промежутки времени (τ). Общее время инкубации составляло 1–2 часа.

Определение активности азотфиксации, денитрификации и эмиссию метана проводили методом эмиссионных камер в присутствии ацетилена, который вводили во внутренний объем изолятора (10% от объема камеры) (Hardi et al., 1973; Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991; Степанов, Лысак, 2002), блокирующий процесс денитрификации на стадии образования закиси азота (N₂O). Такой метод определения азотфиксации является косвенным и основан на способности нитрогеназы (у азотфиксирующих бактерий) восстанавливать ацетилен до этилена в количестве, пропорциональном количеству азота, которое может быть восстановлено в тех же условиях (Федорова с соавт., 1973). Присутствие ацетилена в газовой фазе позволяет также оценить поток метана из почв, т.к. ацетилен ингибирует микробное поглощение метана (Bédard & Knowles, 1989). Биологическое поглощение N₂O рассчитывали как разность между скоростями поглощения N₂O в отсутствие ацетилена, и после его введения в газовую фазу, что исключает биологическое поглощение N₂O (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991; Степанов, Лебедева, 2008).

Продуктивность азотфиксации за вегетационный период в исследуемых фитоценозах рассчитывали, исходя из сезонной динамики азотфиксирующей активности почв по данным, полученным методом эмиссионных камер.

Потенциальную активность азотфиксации, денитрификации, дыхания и эмиссии метана определяли в воздушно-сухих образцах в лаборатории в условиях гидротермическо-

го оптимума, после их обогащения соответствующими субстратами согласно «Методам почвенной микробиологии и биохимии» (1991). Потенциальную активность последней стадии денитрификации оценивали по скорости потребления N_2O (Меняйло, 2006).

Измерение концентрации CO_2 , C_2H_4 , CH_4 и N_2O осуществляли методом газовой хроматографии. Содержание C_2H_4 и CH_4 в газовой фазе измеряли на газовом хроматографе с пламенно-ионизационным детектором. Концентрацию CO_2 и N_2O – на газовом хроматографе с детектором по теплопроводности (Степанов, Лысак, 2002).

Определение *интенсивности процесса минерализации органического азота (аммонификацию и нитрификацию)* в лесных подстилках определяли методом компостирования образцов в оптимальных условиях температуры и влажности (60% от ПВ при температуре $28^{\circ}C$) с последующим измерением в них количества аммонийного азота - колориметрически с реактивом Несслера и нитратов - с дисульфифеноловой кислотой (по Грандваль-Ляжу) (Агрохимические методы исследования почв, 1975).

Численность микроорганизмов (соотношение азотфиксаторов, аммонификаторов, нитрификаторов, денитрификаторов и общую численность микроорганизмов) в исследуемых типах почв определяли методом предельных разведений с использованием жидких питательных сред с добавлением соответствующих субстратов согласно «Методам почвенной микробиологии и биохимии» (1991).

Актуальная биологическая активность почвы изучалась в динамике: измерения проводили ежемесячно в течение вегетационного периода с мая по октябрь 2007 и 2008 гг. В полевом эксперименте каждое растительное сообщество было представлено 2 площадками с 6 пробоотборниками на каждой площадке. Из каждого изолятора отбирались пробы в 3-кратной повторности.

Лабораторные измерения проводились на образцах почв в 3-кратной повторности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Сезонная динамика активности азотфиксации в исследуемых почвах

Изучение сезонной динамики активности фиксации азота в течение двух различающихся между собой по погодным условиям вегетационных периодов (ежемесячно с мая по октябрь 2007 - 2008 гг.) показало, что нитрогеназная активность во всех почвах варьирует в течение периода вегетации: увеличивается к середине лета и постепенно снижается осенью (рис. 1).

Наибольшая нитрогеназная активность во всех исследуемых почвах отмечалась в августе 2007 года и июле 2008 года, достигая своего наибольшего значения в подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным, а наименьшего –

в подзоле иллювиально-гумусово-железистом песчаном под сосняком черничным (рис. 1.). Такая тенденция характерна для всех сроков наблюдения.

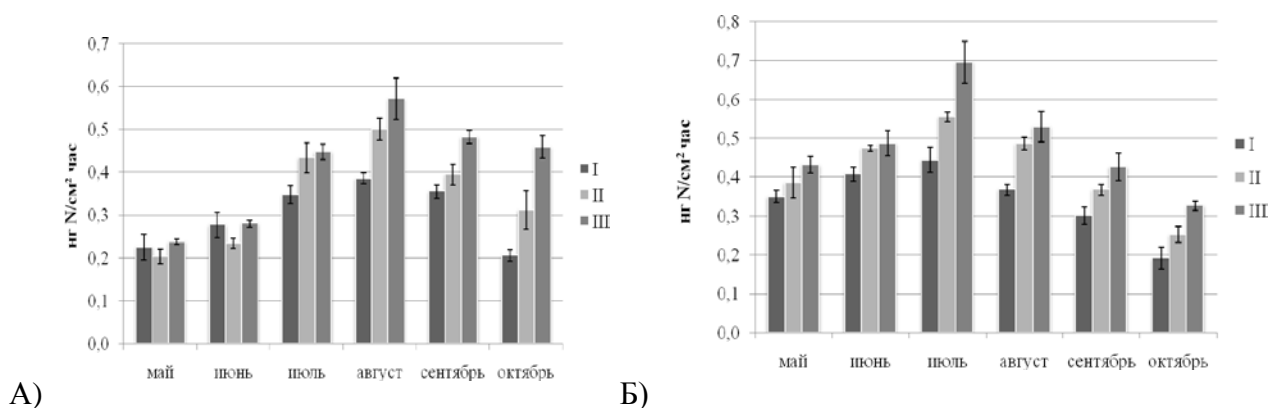


Рис. 1. Сезонная динамика азотфиксирующей активности почв в 2007 (А) и 2008 (Б) гг.
 I - подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный (сосняк черничный)
 II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный (ельник черничный)
 III - подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва (березняк злаково-разнотравный)

Следует отметить, что в подзолистой грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным в осенний период азотфиксирующие микроорганизмы все еще сохраняли довольно высокую активность, по сравнению с подзолами под сосняком и ельником. Возможно, это связано с поступлением в почву энергетического субстрата в виде свежего опада листьев и трав, и разложением подстилки.

При сравнении метеоданных (рис. 2) и динамики азотфиксирующей активности выясняется, что погодные условия комплексно влияют на величину процесса азотфиксации. В начале сезона вследствие низкой температуры азотфиксирующая активность невелика. С повышением температуры в июне – июле увеличиваются и значения азотфиксации. В октябре при низких температурах воздуха и почвы и избыточном количестве осадков активность азотфиксации снижается.

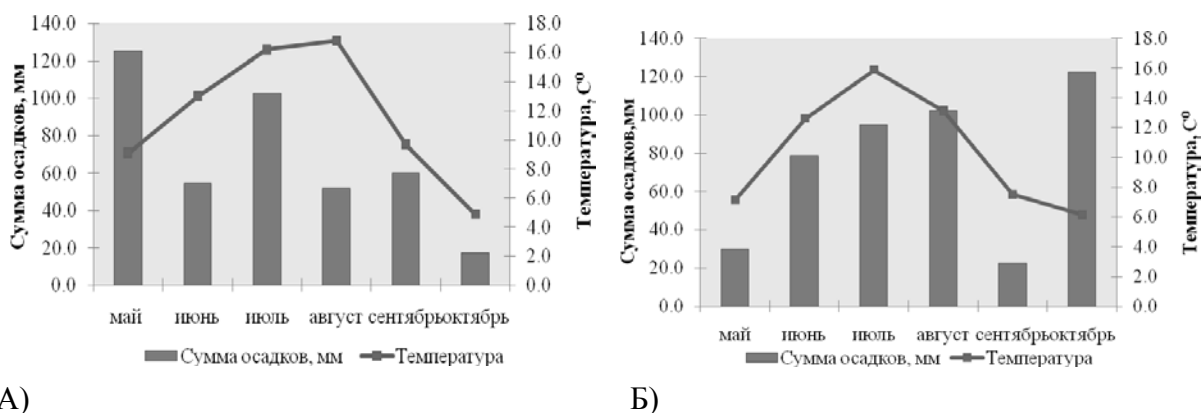


Рис. 2. Характеристика погодных условий в течение вегетации 2007 (А) и 2008 (Б) гг. (по данным метеостанции заповедника «Кивач»)

В наиболее теплом и менее влажном августе 2007 года наблюдался самый высокий уровень азотфиксации. Интенсивность фиксации молекулярного азота в этом месяце в под-

золистой супесчаной грунтово-глееватой почве под березняком и подзоле иллювиально-гумусово-железистом под сосняком составила – 0.57 нг N/см² час и 0.39 нг N/см² час соответственно. Для 2008 года было характерно влажное лето, более теплая погода приходилась на июль месяц. Именно в этот период мы наблюдали максимум нитрогеназной активности.

В течение всего периода наблюдений параллельно с отбором газовых проб определялась температура и влажность верхних почвенных горизонтов. Корреляционный анализ показал, что в вегетационный период 2007 г. выявлена слабая обратная зависимость активности азотфиксации и влажности почв ($r = -0.14 - 0.38$), но довольно тесная положительная корреляция между активностью азотфиксации и температурой воздуха в сосняке и ельнике ($r = 0.58$ и 0.78 , соответственно), и слабая – в березняке злаково-разнотравном ($r = 0.27$). Для всех исследуемых почв отмечена положительная коррелятивная зависимость сезонной динамики азотфиксирующей активности от изменения температуры воздуха ($r = 0.85 - 0.92$) и почвы ($r = 0.73 - 0.77$), отрицательная от влажности почвы ($r = -0.54 - 0.81$).

Таким образом, установлено, что азотфиксирующая активность в исследованных почвах заметно варьирует в течение весенне-летне-осеннего периода, что связано с температурно-влажностным режимом, и, возможно, со скоростью поступления и разложения опада и подстилки.

2. Сезонная динамика интенсивности дыхания лесных почв средней тайги Карелии

Оценку интенсивности эмиссии CO₂ также проводили в течение вегетационного сезона с мая по октябрь 2007 и 2008 гг. Согласно полученным данным, интенсивность «дыхания» лесных почв среднетаежной подзоны Карелии заметно менялась в течение вегетационного сезона. Отмечается сходная с азотфиксацией динамика интенсивности эмиссии CO₂ во всех исследуемых почвах.

Выявлена положительная корреляция между интенсивностью выделения CO₂ и температурой почвы ($r = 0.59-0.69$ в 2007г. и $r = 0.56-0.78$ в 2008г.), достоверной связи эмиссии CO₂ с влажностью почвы не обнаружено.

Таким образом, в связи усилением или ослаблением микробиологической активности, которая, в свою очередь, зависит от гидротермических условий и поступления в почву разлагаемого органического вещества, динамично протекает и процесс выделения CO₂ с поверхности почвы. В течение вегетационного сезона определяющую роль в изменениях скорости выделения CO₂ с поверхности подзолистых почв среднетаежной подзоны играет температура почвы.

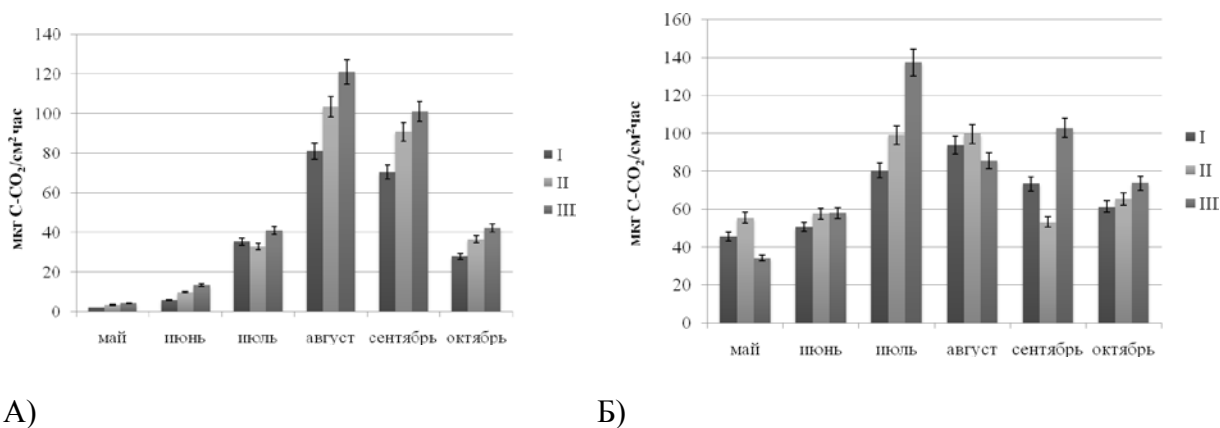


Рис. 3. Сезонная динамика интенсивности «дыхания» почв в 2007 (А) и 2008 (Б) гг.
 I - подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный (сосняк черничный)
 II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный (ельник черничный)
 III - подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва (березняк злаково-разнотравный)

3. Актуальная нитрогеназная активность лесных почв

Определение актуальной нитрогеназной активности на протяжении 2ух лет исследований показало, что наибольших величин азотфиксирующая активность достигала в подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почве березняка злаково-разнотравного (рис. 4) и колебалась в пределах $0.41 - 0.49 \text{ нг N}_2/\text{см}^2 \text{ час}$. На втором месте по активности оказался подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным. Наименьшая нитрогеназная активность отмечена в подзоле иллювиально-гумусово-железистом под сосняком черничным – $0.30 - 0.34 \text{ нг N}_2/\text{см}^2 \text{ час}$.

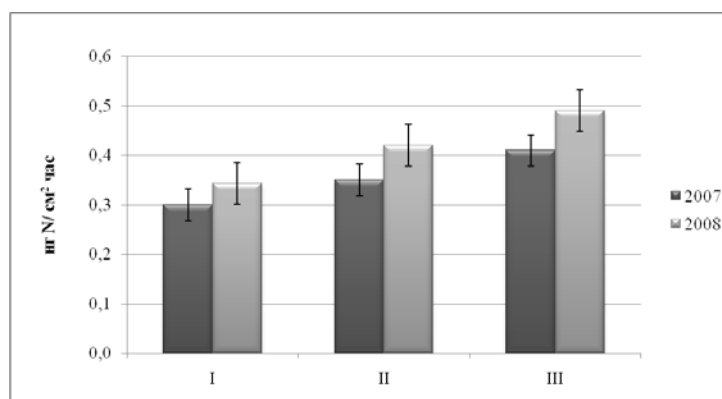


Рис. 4. Актуальная нитрогеназная активность почв в 2007 и 2008 гг.
 I- подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным;
 II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным;
 III -подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным

Невысокая активность азотфиксации в почве сосняка может быть связана с конкуренцией за энергетический субстрат со стороны других микроорганизмов гетеротрофного блока почвы. Микробный пул лесных подстилок сосняков значительно беднее по сравнению с почвами еловых лесов. Подзолистые почвы сосновых насаждений средней тайги Карелии характеризуются как бедные и очень бедные бактериями и актиномицетами и богатые микроско-

пическими грибами (Германова, Медведева, 2006). Согласно правилу трофической пирамиды, перенос энергии по пищевой цепи составляет лишь 10%, при этом коэффициенты переноса энергии меньше коэффициентов переноса углерода (Звягинцев, 1987). Азотфиксаторы, составляющие незначительную долю гетеротрофной микрофлоры почвы, получают весьма малую часть корневых выделений растений. При этом определенное количество углерода затрачивается на основной обмен, и лишь часть на азотфиксацию.

Почвы еловой и березовой формации обладают большим пулом почвенных микроорганизмов, потенциальные возможности которых возрастают в березняках. Почвы ельников характеризуются как среднеобогатенные и богатые микроорганизмами, березняков – богатые и очень богатые бактериями и актиномицетами (Германова, Медведева, 2006). Преобладание доли прокариотных микроорганизмов над эукариотными в подзолистых почвах ельника черничного и березняка злаково-разнотравного может положительно сказываться на активности азотфиксации в этих почвах.

В биогеоценозах важную роль в процессе азотфиксации играет опад лиственных древесных пород, богатый легкоподвижным органическим веществом (Егорова, Петров-Спиридонов, 1987). В хвойных насаждениях структура микробоценоза подстилки в значительной степени обусловлена особенностями химического состава и строения хвои: наличия толстой восковой кутикулы, антибиотических веществ и обогащенностью полифенолами, что ограничивает возможность атакуемости ее микроорганизмами (Аристовская, 1980).

Постоянный отток питательных веществ за счет выноса фитомассой, водных и газообразных потерь очень медленно восполняется в процессе их высвобождения из разлагающейся хвои. В результате в хвойных экосистемах по сравнению с лиственными микробо- и фитоценоз существуют в условиях дефицита элементов питания и высокого фонда трудно мобилизуемых соединений (Загуральская, 1993). Микробные сообщества почв березовых лесов развиваются в условиях постоянного притока доступных пищевых ресурсов из листовного опада (Казимиров с соавт., 1979). Так, в подзолистой почве под березняком злаково-разнотравным создаются более благоприятные условия для процессов минерализации и трансформации органического вещества. Благодаря листовному опадку и травянистой растительности, лесная подстилка характеризуется более высоким содержанием элементов минерального питания (N, P, K и др.) по сравнению с подзолами иллювиально-гумусово-железистыми под сосняком и ельником. Высокая кислотность почв ельников и сосняков является одним из факторов, приводящих к снижению в них численности бактериальной флоры и биологической активности этих почв.

Все перечисленные выше факторы объясняют более высокую активность процесса азотфиксации подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почвы под березняком злаково-разнотравным по сравнению с подзолами под хвойными лесами.

В целом, проведенные исследования выявили сравнительно невысокую азотфиксирующую активность в лесных почвах среднетаежной подзоны Карелии. Так, например, по данным Разгулина С. М. в березняках южной тайги средняя активность процесса за сезон составляла 54 ± 27 и 27 ± 5 мкг N м⁻²ч⁻¹ в 1993 и 1995 гг., соответственно (Разгулин, 1998), в ельниках южной тайги в зависимости от типа почв и положения экосистем в геохимической катене нитрогеназная активность варьировала от 9 до 58 нг N/см² час (Гришакина, 2007).

4. Продуктивность азотфиксации за вегетационный период

Исходя из оценки динамики азотфиксирующей активности почв, была рассчитана продуктивность азотфиксации за вегетационный период под изучаемыми фитоценозами (табл. 2). Продуктивность азотфиксации увеличивается в ряду «сосняк черничный (подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный) – ельник черничный (подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный) – березняк злаково-разнотравный (подзолистая грунтово-глееватая супесчаная)».

Таблица 2.

Продуктивность азотфиксации за вегетационный период

Почва, тип леса	2007 год		2008 год	
	мкг N/см ² сезон	кг N/га сезон	мкг N/см ² сезон	кг N/га сезон
Подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный, сосняк черничный	0.92	0.09	0.99	0.10
Подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный, ельник черничный	1.03	0.10	1.22	0.12
Подзолистая грунтово-глееватая супесчаная, березняк злаково-разнотравный	1.20	0.12	1.41	0.14

В результате в исследуемых фитоценозах за время наших наблюдений установлена очень низкая активность азотфиксации. Полученные нами величины продуктивности азотфиксации получились несколько меньше, по сравнению с данными ряда авторов, проводивших исследования в лесных экосистемах умеренного пояса. В Финляндии и Норвегии в березовых лесах поступление азота за счет азотфиксации оценивалось в 1.4-1.7 кг/га за 1 год, в сосновых лесах Финляндии оно определялось в 3.5 кг/га в год (Alexander, 1974).

Более близка к нашим данным активность азотфиксации в лесных подзолистых почвах северной тайги (Кольский полуостров), по данным ряда авторов (Егоров, 1979; Егорова, 1980), она не превышала 0.5-1 кг N га⁻¹ в год, а также в хвойных лесах Скандинавии и Северной Америки, где поступление азота за счет азотфиксирующей способности почв варьировала от 0.35 до 3.2 кг/га в год (Cushon, Feller, 1989; Granchall, Lindberg, 1978; Heath et al, 1988).

С атмосферными осадками обычно поступает небольшое количество азота, иногда 1-2 кг га⁻¹ и не больше 5-10 кг га⁻¹ (Работнов, 1980), что также больше того количества азота, которое поступает за счет азотфиксирующей активности в наших исследованиях. Это свидетельствует о невысокой обеспеченности изученных лесных фитоценозов биологическим азотом.

5. Интенсивность поглощения N₂O лесными почвами Карелии

Впервые для лесных почв средней тайги Карелии обнаружено достаточно активное протекание процесса микробного поглощения N₂O. Однако, скорость поглощения N₂O для исследуемых почв неодинакова. Так, максимальная интенсивность потребления N₂O наблюдалась в подзоле иллювиально-гумусово-железистом под сосняком черничным (0.46-0.61 мкг N-N₂O/ см² час), снижалась в подзоле иллювиально-гумусово-железистом пылевато-песчаном под ельником черничным (0.34-0.39 мкг N-N₂O/ см² час), и была минимальной для подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почвы березняка (0.15-0.22 мкг N-N₂O/ см² час).

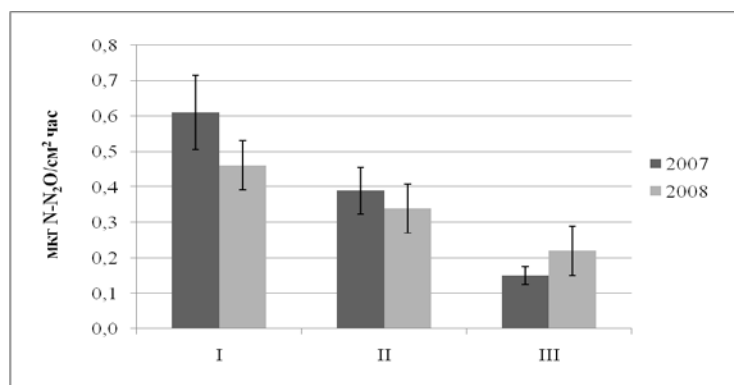


Рис. 5. Актуальная активность поглощения N₂O лесными почвами среднетаежной подзоны Карелии

- I- подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным;
- II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным;
- III - подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным

В литературе описан эффект древесных пород на интенсивность образования и потребления N₂O (Меняйло, 2006). Так, почвы под лиственными породами имеют низкую активность потребления N₂O (в почве под березой ~ 4 мкг N-N₂O кг/сут) по сравнению с почвами под хвойными породами (в почве под елью и сосной, соответственно ~ 6,5 и 7,5 мкг N-N₂O кг/сут), что приводит к более высоким скоростям общей эмиссии N₂O в лиственных лесах. Сделан вывод, что и в полевых условиях более высокую эмиссию N₂O можно ожидать в

почвах под березой и осиной. Немецкие исследователи также обнаружили более высокую эмиссию N_2O в полевых условиях из почв под лиственным лесом по сравнению с хвойными лесами Германии (Butterbach-Bahl et al., 1997). Данный вывод имеет значение для прогнозирования эмиссии N_2O из лесных почв в условиях изменений в составе лесобразующих пород. Полученные нами данные, в целом, согласуются с оценками этих авторов по различию интенсивности денитрификации в почвах под разными фитоценозами.

Разная скорость поглощения N_2O может определяться неодинаковой численностью и степенью активности денитрифицирующих микроорганизмов (Кромка и др., 1991), а также более низким содержанием минерального азота в почвах хвойных лесов, чем лиственных. Возможно, из-за недостатка нитратов бактерии-денитрификаторы осуществляют лишь последнюю стадию денитрификации – восстановление N_2O до N_2 .

Почвы бореальных лесов относятся к экосистемам с наименьшими скоростями эмиссии N_2O . Согласно имеющимся представлениям, биомасса и активность денитрифицирующих микроорганизмов в почвах бореальных лесов ничтожно малы, поскольку эти леса лимитированы по азоту вследствие крайне низкой скорости минерализации органического вещества (Bonan, Shugart, 1989). Кроме того, если в почвы северных лесов и попадает (например, из атмосферы) какое-то количество минерального или органического азота, то он немедленно иммобилизуется почвенным микробным комплексом или высшими растениями, что приводит к низкой скорости эмиссии N_2O (Blew, Parkinson, 1993).

Это позволяет рассматривать данные лесные экосистемы не только как сток углекислого газа, но и как один из путей поглощения газообразных атмосферных окислов азота, в частности закиси азота. В этом случае исследуемые почвы следует считать не источником закиси азота, а стоком.

6. Потенциальная биологическая активность почв

Параметры потенциальной (субстрат-индуцированной) активности процессов азотфиксации и денитрификации измеряются при оптимуме температуры, влажности и избытке органического вещества в качестве источника питания для микроорганизмов, вследствие чего они являются показателями максимально возможного для данного фитоценоза уровня биологической активности почвы.

Азотфиксирующая активность почв

Оценка потенциальной активности азотфиксации показала (рис. 6), что в подзоле иллювиально-гумусово-железистом песчаном под сосняком черничным азотфиксирующая активность была самой низкой (0.34-0.73 нг N/г сут), выше в подзоле иллювиально-гумусово-железистом пылевато-песчаном под ельником черничным (0.30-1.31 нг N/г сут) и наиболее

высокая в подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почвой под березняком злаково-разнотравным (0.67-1.40 нг N/г сут), что согласуется с численностью diaзотрофов в данных типах леса (рис. 12).

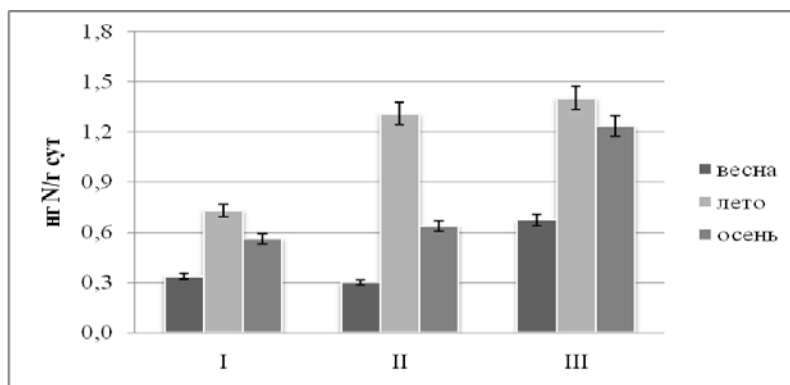


Рис. 6. Потенциальная азотфиксирующая активность почв

- I - подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным;
- II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным;
- III - подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным

В подзолистой грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным в осенний период азотфиксирующие микроорганизмы все еще сохраняли довольно высокую активность. Полученные результаты, в целом, не противоречат данным полевых оценок динамики нитрогеназной активности в исследованных почвах.

Потенциальная активность денитрификации в почвах

Определение потенциальной интенсивности поглощения N_2O в процессе денитрификации лесными почвами среднетаежной подзоны подтвердило приведенные результаты по актуальной активности поглощения N_2O .

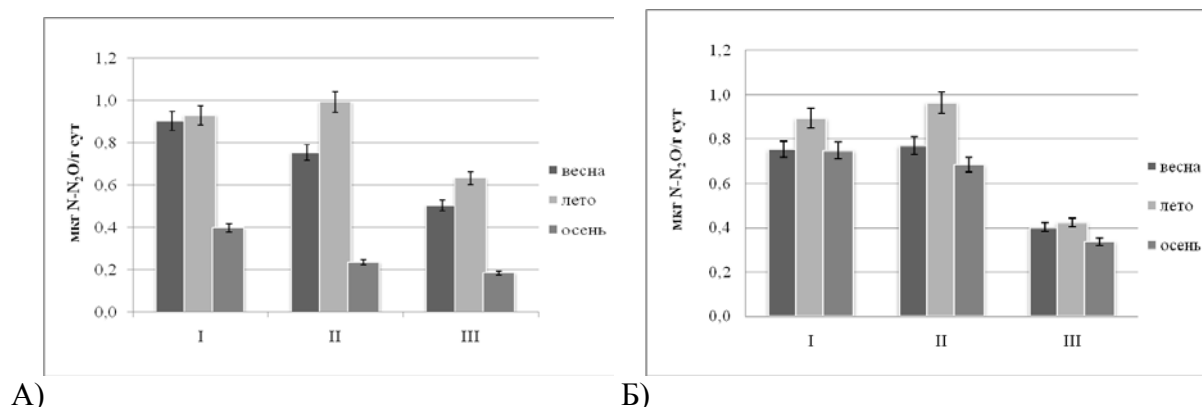


Рис. 7. Потенциальная активность поглощения N_2O лесными почвами средней тайги Карелии: 2007 (А) и 2008 (Б) гг.

- I - подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным;
- II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным;
- III - подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным

Наибольшее поглощение N_2O наблюдалось в почвах под хвойными породами, а наименьшее – в подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным во все сроки наблюдения.

Таким образом, подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным имеет более низкую активность потребления закиси азота, что приводит к более высоким скоростям общей эмиссии N_2O из этой почвы, по сравнению с подзолами под сосняком и ельником черничными.

7. Интенсивность трансформации органического вещества по эмиссии углекислого газа (CO_2) и метана (CH_4)

По количеству CO_2 , выделяемой с поверхности почвы, можно судить об интенсивности процессов разложения органического вещества (Смирнов, 1955; Ведрова, 1997), характеризовать биологическую активность почв (Смирнов, 1955; Мина, 1957) или продуктивность фитоценоза (Карпачевский, 1981). Метаногенез, или биологическое образование метана, является геохимически важным процессом, который происходит там, где возникают анаэробные условия, и образуется водород в первичных процессах анаэробного превращения органических веществ (Шлегель, 1987; Звягинцев, Бабьева, Зенова, 2005). Очевидно, что бактерии-метаногены играют основную роль в образовании метана в природных условиях и составляют важнейшее звено в анаэробном разложении органических веществ и общем круговороте углерода.

Оценка величины эмиссии CO_2 (рис. 8), как показателя деструкционных процессов в аэробных условиях свидетельствует о том, что наибольшая активность этого процесса отмечалась в подзолистой грунтово-глееватой супесчаной почве под березняком злаково-разнотравным (средняя величина эмиссии составила 61 и 80 мкг $C-CO_2/cm^2$ час в 2007 и 2008г, соответственно), по сравнению с подзолами под хвойными древостоями.

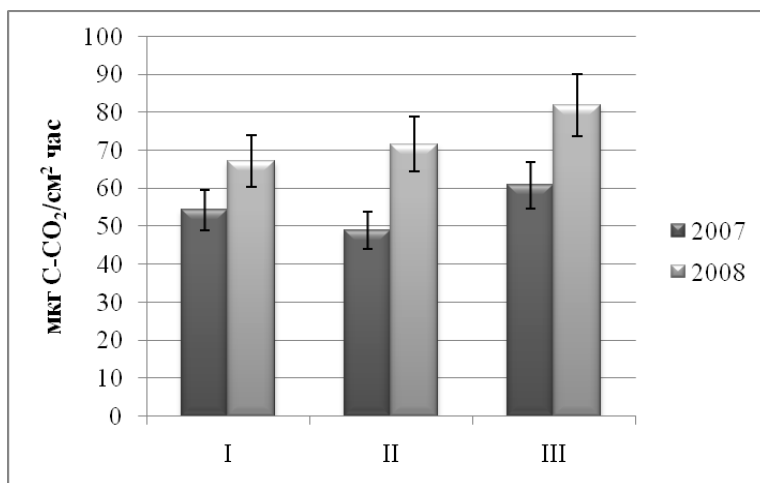


Рис. 8. Актуальная активность дыхания в исследуемых почвах (средняя величина эмиссии CO_2)
 I - подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным;
 II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным;
 III - подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным

Скорость и направленность процессов деструкции и трансформации в значительной степени определяются качеством поступающего растительного вещества. Неблагоприятное влияние в хвойных лесах может оказывать ряд факторов: более высокая кислотность подстилки и почвы, чем в лиственных лесах, биохимические особенности хвойного опада, обу-

словливающие медленное его разложение, слабое развитие травянистых растений под пологом хвойных (Егорова с соавт., 1987).

Оценка деструкционной активности в анаэробных условиях по величине метанообразования показало, что этот процесс идет во всех исследуемых почвах, но с низкой активностью (рис. 9). Скорость поступления этого парникового газа в атмосферу в среднем составляла 12.7 - 13.5 нг $\text{CH}_4/\text{см}^2$ час в 2007 г. В 2008 г. исследуемые почвы также незначительно отличались по эмиссии CH_4 , но интенсивность метанообразования была ниже, чем в 2007г. Так, в 2008г она составила 4.4 - 5.9 нг $\text{C-CH}_4/\text{см}^2$ час.

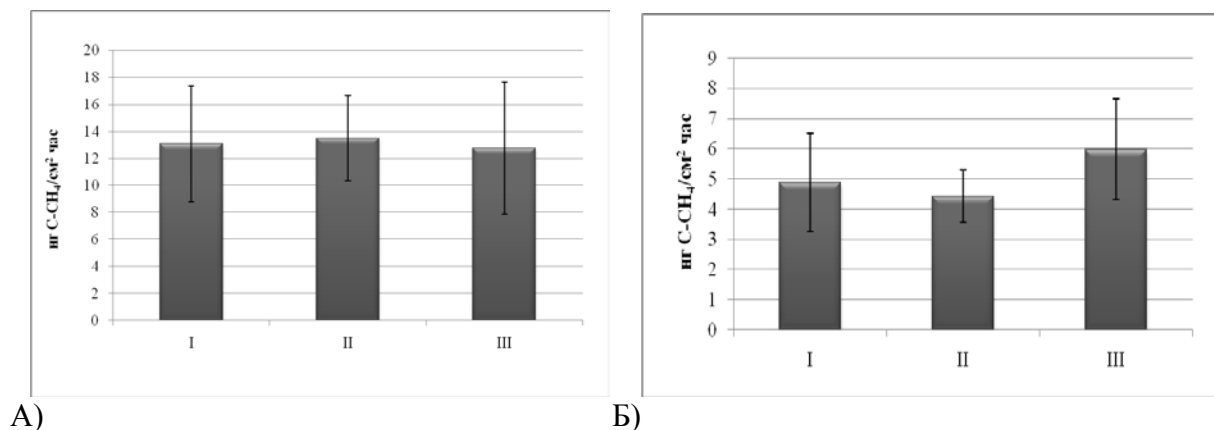


Рис 9. Актуальная активность метанообразования в исследуемых почвах в 2007 (А) и 2008 (Б) гг.

- I- подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным;
- II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным;
- III -подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным

Исследуемые лесные почвы средней тайги являются автоморфными, не испытывающие длительного застоя влаги в верхних горизонтах почвенного профиля, что выражается в преобладании аэробных процессов и возникновении неблагоприятного режима для развития метанообразующих бактерий.

8. Интенсивность минерализации азотсодержащих органических соединений в лесной подстилке исследуемых фитоценозов

Потенциальная способность почв к разложению азотсодержащих органических соединений отражает уровень трофности почв и является одним из объективных показателей ее биологической активности. Результаты наших исследований по минерализации органического азота, свидетельствуют о том, что процесс трансформации органического вещества во всех исследуемых почвах идет по пути накопления аммония. При оптимальных условиях компостирования на 10, 20 и 30 сутки содержание аммиачного азота во всех почвах было значительно выше содержания нитратного азота (Рис. 10.) Нитрификация протекала во всех почвах, но интенсивность её была значительно ниже интенсивности аммонификации.

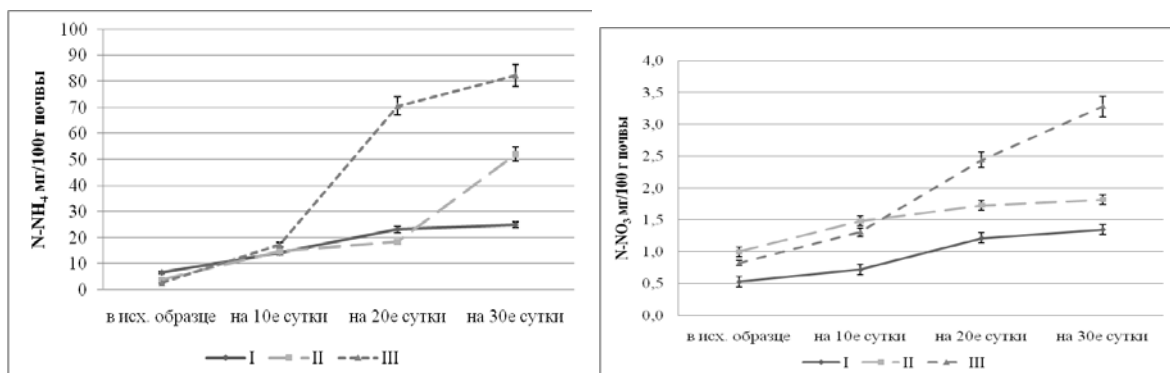


Рис. 10. Изменение содержания аммиачного и нитратного азота в лесных подстилках в процессе компостирования

- I- подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным;
- II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным;
- III -подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным

В нашем опыте наибольшая скорость процессов аммонификации и нитрификации была выявлена для лесной подстилки под березняком злаково-разнотравным (Рис. 11). Здесь за 30 дней компостирования накопилось 79.61 мг NH_4 на 100 г почвы. Высокая скорость минерализации подстилки в березняке обусловлена низким по сравнению с сосняком и ельником содержанием воскоsmол и высоким содержанием азота в листовенном опаде.

Менее интенсивной была аммонификация в подстилке ельника черничного, за 30 дней компостирования здесь накопилось 48.18 мг NH_4 на 100 г почвы. Наименьшая скорость минерализации органического азота обнаружена в подзоле иллювиально-гумусово-железистом песчаном под сосняком черничным.

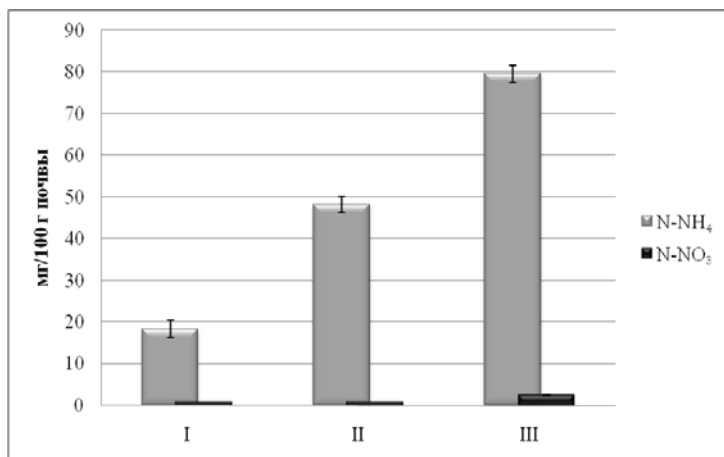


Рис. 11. Интенсивность процессов аммонификации и нитрификации в лесной подстилке (за 30 дней компостирования)
 I- подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным;
 II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным;
 III -подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным

По данным ряда исследователей (Ремезов,1941, Шумаков, 1948, Загуральская Л.М., 1993; Федорец Н.Г., Бахмет О.Н., 2003), в лесных почвах под пологом хвойных лесов процессы аммонификации преобладают над процессами нитрификации, что обусловлено особенностями гидротермического режима почв, реакцией почвенного раствора, составом органического вещества, а также наличием специфических продуктов разложения подстилок (воскоsmолы, лигнины).

9. Численность микроорганизмов

Результаты оценки актуальной и потенциальной интенсивности процессов микробной трансформации соединений азота и углерода в исследуемых фитоценозах указывают, что выбранные параметры связаны с общей численностью и численностью отдельных групп микроорганизмов, участвующих в этих процессах (рис. 12).

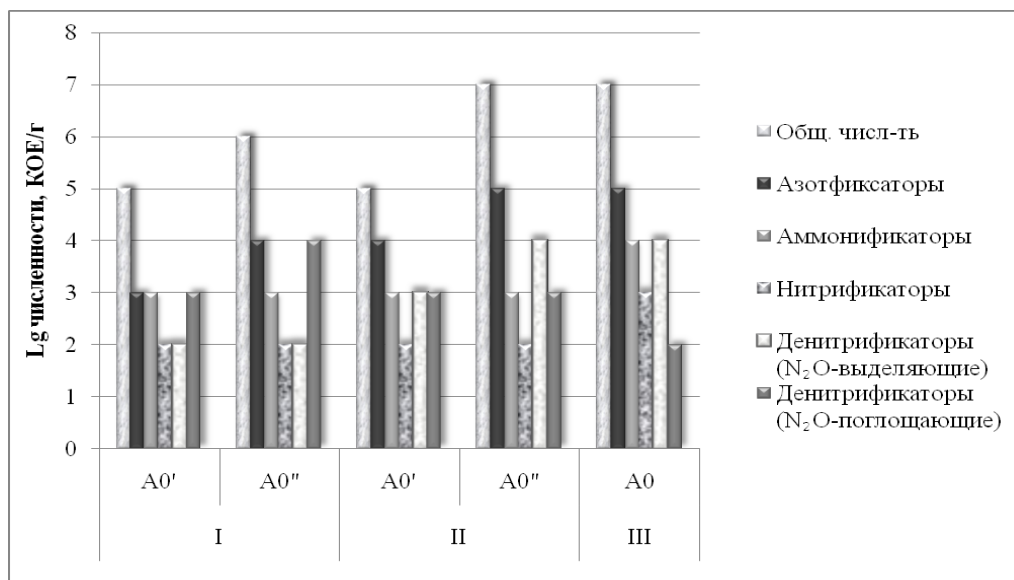


Рис. 12. Численность микроорганизмов

- I- подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным;
II - подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным;
III -подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным

Общая численность микроорганизмов во всех изученных экосистемах колебалась в пределах от 10^5 до 10^7 кл/г. При этом, численность азотфиксирующих бактерий, нитрификаторов и аммонификаторов, а также денитрификаторов, выделяющих N_2O были выше для лесной подстилки березняка злаково-разнотравного и ельника черничного. Исключение составляли денитрификаторы, способные поглощать N_2O , численность которых была наибольшей в лесной подстилке хвойных лесов (10^3 - 10^4 кл/г).

ВЫВОДЫ

1. Исследуемые почвы существенно различаются по уровню биологической активности. Так, наибольшая активность дыхания отмечена для подзолистой грунтово-глееватой супесчаной почвы под березняком злаково-разнотравным, что обусловлено химическим составом опада и лесной подстилки в сочетании с гидротермическими условиями, реакцией почвенного раствора, общей численностью микроорганизмов.

2. Оценка численности азотфиксаторов и азотфиксирующей активности почв под хвойными и лиственным древостоями показала, что в подзолистой грунтово-глееватой почве под березняком как численность азотфиксаторов, так и азотфиксирующая активность выше, чем в подзолах иллювиально-гумусово-железистых под ельником и сосняком. Однако в целом уровень азотфиксирующей активности оказался сравнительно низким во всех исследуемых почвах.

3. Связывание молекулярного азота и эмиссия CO_2 в лесных почвах среднетаежной подзоны совершается неравномерно в течение всего периода вегетации растений, что определяется изменением температурно-влажностного режима, а также возможно, скоростью поступления и разложения опада и подстилки.

4. Максимальная скорость процессов аммонификации и нитрификации в лесной подстилке была выявлена в подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным, а наименьшая – в подзоле иллювиально-гумусово-железистом песчаном под сосняком черничным, что определяется различием в качественном составе растительного опада. Продуктом минерализации лесной подстилки во всех исследуемых фитоценозах преимущественно являлся аммоний.

5. Исследуемые лесные почвы средней тайги Карелии относятся к автоморфным, не испытывающим застоя влаги в верхних горизонтах почвенного профиля, в результате чего создаются неблагоприятные условия для развития метанобразующих бактерий, и характерна низкая интенсивность образования метана.

6. Оценка процесса денитрификации показала активное протекание микробного поглощения N_2O во всех исследуемых почвах с преобладанием этого процесса в почвах под хвойными породами, что определяется численностью и степенью активности денитрифицирующих бактерий. При этом во всех исследованных почвах скорость восстановления N_2O превышала величину ее эмиссии. Это позволяет рассматривать данные экосистемы как сток для азотсодержащих парниковых газов, в частности N_2O .

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Мамай А., Федорец Н., Степанов А. Процессы азотфиксации и денитрификации в подзолистых почвах хвойных и мелколиственных лесов среднетаежной подзоны Карелии // Лесоведение, 2013. № 1. С. 66–74.
2. Мамай А., Степанов А., Федорец Н. Микробная трансформация соединений азота в почвах средней тайги // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение, 2013. № 4. С. 32–38.
3. Германова Н.И., Медведева М.В., Мамай А.В. Динамика разложения хвое-лиственного опада в насаждениях среднетаежной Карелии // Известия вузов. Лесной журнал, 2012. № 1. С. 24-32.
4. Мамай А.В. Круговорот азота в почвах хвойных и мелколиственных лесов средней тайги // Ломоносов -2013: XX междунаод. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых: Секция «Почвоведение»; 8-12 апреля 2013 г., Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, факультет почвоведения: Тезисы докладов. – М.: МАКС Пресс, 2013. С. 30-31.
5. Мамай А.В. Биологическая активность лесных почв среднетаежной подзоны Карелии // Материалы докладов VI съезда Общества почвоведов им. В.В. Докучаева. Всерос. с междунаод. участием научн. конф. «Почвы России: современное состояние, перспективы изучения и использования». Кн. 3. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 224-226.
6. Мамай А.В. Особенности протекания азотфиксации и денитрификации в почвах средней тайги (на примере Карелии) // Ломоносов -2009: Материалы XVI междунаод. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых (Москва, 13-18 апреля 2009 г.). М., 2009. С. 63-64.
7. Мамай А.В. Микробные процессы образования и поглощения парниковых микрогазов в лесных почвах средней тайги (на примере Карелии) // Продуктивность и устойчивость лесных почв: Материалы III Междунаод. конф. (Петрозаводск 7-11.09.2009 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 208-211.
8. Мамай А.В. Азотфиксирующая и денитрифицирующая активность подзолистых почв среднетаежной подзоны Карелии // Почвы и продовольственная безопасность России: Материалы Всерос. научн. конф. XIII Молодежные Докучаевские чтения 2009. СПб, 2009. С. 211-212.
9. Мамай А.В. Микробные процессы образования и поглощения парниковых газов в лесных почвах среднетаёжной подзоны Карелии // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии: Материалы I междунаод. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Донецк, 2009. С. 348-349.

10. Крутова (Мамай) А.В. Интенсивность дыхания лесных почв среднетаёжной подзоны // Материалы V Всероссийского съезда общества почвоведов им. В.В. Докучаева. Ростов-на-Дону, 2008. С. 112.

11. Крутова (Мамай) А.В. Разложение растительного опада в лесных насаждениях среднетаёжной подзоны Карелии // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы XV Всерос. молодежной научн. конф. Сыктывкар, 2008. С. 140.