

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова

На правах рукописи

Мамай Анастасия Витальевна

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

Специальность: 03.02.03 – микробиология

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Алексей Львович Степанов

Москва – 2014

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР	9
1.1. Круговорот азота и его основные звенья	9
1.1.1. Азотфиксация – главный источник связанного азота в почвах	12
1.1.2. Минерализация органического азота в почвах	16
1.1.3. Нитрификация в почвах	18
1.1.4. Иммуобилизация азота в почве	20
1.1.5. Денитрификация и ее газообразные продукты	21
1.2. Микробные процессы образования CO ₂ и CH ₄ в почвах	27
1.2.1. Дыхание почвы	29
1.2.2. Метанообразование	31
1.3. Влияние факторов среды на процессы азотного и углеродного циклов	33
1.4. Превращение соединений азота и углерода в лесных насаждениях	40
1.4.1. Влияние химического состава растительных остатков	44
на скорость их разложения	44
1.4.2. Особенности круговорота соединений азота в экосистемах средней тайги	46
ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ	49
2. 1. Общая характеристика природно-географических условий района исследований, почв и растительности.	49
2. 2. Общая характеристика объектов исследования	60
2. 3. Свойства исследуемых почв	65
2. 4. Методы исследования	74
2.4.1. Методы определения биологической активности почв	74
2.4.2. Методы учета численности микроорганизмов	78
2.4.3. Исследование состава микробного сообщества лесной подстилки	79
ГЛАВА 3 . РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	82
3.1. Гидротермические условия лет исследований	82
3.2. Протекание процесса фиксации азота в лесных почвах среднетаежных экосистем Карелии	85
3.2.1. Актуальная нитрогеназная активность	85
3.2.2. Сезонная динамика активности азотфиксации в почвах	88
3.2.3. Продуктивность азотфиксации за вегетационный период	93
3.3. Денитрифицирующая активность лесных почв Карелии	94
3.4. Потенциальная биологическая активность почв	98
3.4.1. Потенциальная активность процесса азотфиксации в почвах	98
3.4.2. Потенциальная активность денитрификации в почвах	99
3.5. Интенсивность трансформации органического углерода в почвах	102
3.5.1. Дыхательная активность почв	103
3.5.2. Сезонная динамика интенсивности эмиссии CO ₂ из почв	107
3.5.3. Эмиссия метана	111
3.6. Аммонифицирующая и нитрифицирующая активность	113
в лесных подстилках исследуемых фитоценозов	113
3.7. Численность микроорганизмов в почвах	116
3.8. Состав микробного сообщества лесной подстилки под хвойными и лиственными древостоями	119
ВЫВОДЫ	130
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	132

ВВЕДЕНИЕ

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 биогеохимических 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 в круговороте углерода достигнут уровень подробного баланса элемента в экосистеме (Ведрова с соавт., 2000; Замолотчиков и др., 1997; Замолотчиков, 2003; Курганова, Кудеяров, 1998; Кудеяров, 2005; Пулы и потоки углерода..., 2007; Почекутов, Барцев, 2010; Макаров, 1993; Курганова, 2010; и др.). Круговорот азота - наиболее сложный среди круговоротов химических элементов, а отдельные его звенья отличаются разной степенью изученности (Ремезов и др., 1959; 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 CO_2 , CH_4 и N_2O . Закись азота (N_2O) обладает значительно большей экранирующей способностью по сравнению с другими парниковыми газами (CO_2 и CH_4), а также превосходит их по длительности пребывания в атмосфере (~130 лет) (Меняйло, Краснощеков, 2003; Умаров с соавт., 2007). Другой важной особенностью N_2O является ее преимущественно биологическое происхождение, причем именно почвы играют ведущую роль в этом процессе (Khalil, Rasmussen, 1992; Conrad, 1996). Основными источниками N_2O служат разнообразные процессы микробной трансформации азота в почвах - денитрификация, автотрофная и гетеротрофная нитрификация, диссимиляционное восстановление нитратов в аммоний, хемоденитрификация и некоторые другие (Умаров с соавт., 2007; Степанов, 2011).

Помимо образования N_2O постоянно протекает ее поглощение (восстановление до N_2). В отличие от разнообразия источников N_2O , пути ее биологического поглощения весьма ограничены, поскольку она не может быть ассимилирована растениями, грибами и почвенными животными (Davidson, 1994). В качестве единственных путей микробной трансформации N_2O в почвах рассматриваются два процесса - восстановление N_2O денитрифицирующими и азотфиксирующими бактериями. Предполагается, что наибольшее значение имеет денитрификация, а именно - этап восстановления N_2O в молекулярный азот за счет функционирования специализированного фермента - N_2O -редуктазы (Умаров с соавт., 2007; Степанов, 2011).

Несмотря на имеющиеся данные (Загуральская, 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 хвой-

ных лесах - с большим запасом лесных подстилок и органического вещества, низким значением рН, широким соотношением C/N, 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, Краснощек, 2003; Меняйло, 2003, 2006) о разном характере влияния типа лесной растительности на конечные продукты денитрификации, а именно, преимущественном поглощении N₂O под хвойными породами, особый интерес представляет исследование процессов образования и поглощения N₂O лесами Карелии с преобладанием хвойных пород, их региональной оценки как источника или стока закиси азота.

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

Задачи исследования:

1. Оценить активность азотфиксации и денитрификации (по выделению и поглощению закиси азота) в почвах под лесными фитоценозами.
2. Сравнить интенсивность трансформации органического вещества (по эмиссии углекислого газа и метана) в исследуемых почвах.
3. Оценить интенсивность минерализации органического азота в лесных подстилках по накоплению нитратов и аммония (аммонифицирующая и нитрифицирующая способность почв) в тех же фитоценозах.
4. Определить состав микробного сообщества, общую численность и численность отдельных групп микроорганизмов, определяющих интенсивность превращения соединений азота.

Научная новизна. Проведены комплексные исследования и дана количественная характеристика процессов микробной трансформации соединений азота и углерода: азотфиксации, аммонификации, нитрификации, денит-

рификации, 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 подзолами 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.

Полученная количественная оценка процессов азотфиксации и денитрификации, эмиссии углекислого газа и метана в среднетаежных биогеоценозах может служить основой создания региональных моделей изменения климата. Материалы исследований могут быть использованы при оценке почв как источника CO_2 , N_2O , CH_4 , а также для проведения почвенно-микробиологического мониторинга. Полученные данные могут найти применение при моделировании процессов эмиссии парниковых газов из почвы.

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 и микробиологии 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.

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 статистическими методами.

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

Апробация работы. Основные результаты исследований представлены на V Всероссийском съезде общества почвоведов им. В.В. Докучаева «Сохраним почвы России!» (Ростов-на-Дону, 18-23 августа 2008 г.), XV Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 6-10 апреля 2008), Всероссийской научной конференции XIII Молодежные Докучаевские чтения «Почвы и продовольственная безопасность России» (Санкт-Петербург, 2-6 марта 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, 7-11 сентября 2009), XVI международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 13-18 апреля 2009 г.), VI съезде Общества почвоведов им. В.В. Докучаева. Всероссийской с международным участием научной конференции «Почвы России: современное состояние, перспективы изучения и использования»

(Петрозаводск - Москва, 13-18 августа 2012 г.), XX международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2013» (Москва, 8-12 апреля 2013 г.)

Публикации. По материалам исследований опубликовано 11 работ, из них 3 статьи - в журналах из перечня ВАК РФ.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю А.Л. Степанову, д.б.н, проф. кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ. Особую благодарность выражаю д.с.х.н. Н. Г. Федорец., проф. кафедры агрономии и почвоведения сельскохозяйственного факультета ПетрГУ, зав. лаб. лесного почвоведения ИЛ КарНЦ РАН. 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.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Биологический круговорот биофильных элементов лежит в основе функционирования всех наземных экосистем. Азот принадлежит к числу важнейших биофильных элементов. Его содержание во всех компонентах биосферы, в живой биомассе и биокосной материи, составляет от 0,1% в почвах до 2-3% в растительной и животной массе, т.е. по распространенности азот занимает 4-ое место в ряду биофильных элементов, после углерода, кислорода и водорода. Биофильность азота (отношение содержания в биомассе растений к кларку литосферы) очень высокая, порядка $n \cdot 10^4$, поэтому его биогеохимический цикл принадлежит к числу основных в биосфере (Башкин, 2004). Он входит в состав основных полимеров любой живой клетки – белков-ферментов и структурных белков, нуклеиновых и аденозинфосфорных кислот. Наибольшая его часть (около $4 \cdot 10^{15}$ т) сосредоточена в атмосфере Земли в виде свободного (молекулярного) азота (N_2), где он составляет основную часть (79%) воздуха. В биосфере Земли связанный азот концентрируется в основном в составе органического вещества почв ($1,5 \cdot 10^{11}$ т) и в биомассе прокариот ($1,3 \cdot 10^{11}$ т), что на несколько порядков больше, чем в биомассе растений ($1 \cdot 10^9$ т) и животных ($6,1 \cdot 10^7$) (Орлов, Безуглова, 2000).

Азоту принадлежит особая роль в функционировании таежных экосистем, так как в кислых таежных почвах азотфиксация протекает менее активно, чем в почвах с нейтральной реакцией среды. Вследствие этого обеспеченность почв азотом является одним из главных факторов, обуславливающих состав и продуктивность растительных сообществ.

1.1. Круговорот азота и его основные звенья

Круговорот азота в природе разбивается на несколько основных звеньев, в которых главными агентами выступают микроорганизмы. В этом круговороте участвует как молекулярный азот, так и его разнообразные соединения — минеральные и органические.

Известно, что биологическая продуктивность наземных и водных эко-

систем и биосферы в целом в значительной степени зависит от источников доступного азота. По существующим представлениям главным из них является микробная азотфиксация, которая обеспечивает не только сиюминутную потребность организмов, но и резервирование азота в виде различных азотсодержащих соединений. Микробная азотфиксация активно протекает в самых разнообразных локусах с широким сочетанием физико-химических условий (почвы разных типов, речная и морская вода, ризосфера и филлосфера растений, желудочно-кишечный тракт животных и т.д.), способствуя поддержанию динамического равновесия концентраций различных соединений азота в природе (Умаров с соавт., 2007).

Наиболее длительным сроком сохранения выделяется азот органического вещества почв, в основном почвенного гумуса, являющегося главным резервуаром «биологического» азота в биосфере. Однако этот азот с трудом поддается минерализации и не может служить легкодоступным источником для большинства организмов, вследствие чего они реализуют другие способы его пополнения, главными из которых по распространенности являются симбиозы и ассоциации с бактериями-дiazотрофами.

Запасы азота в почвенном слое 0 - 100 см составляют в подзолистых почвах под хвойными лесами около 6 т/га, дерново-подзолистых почвах под лиственными лесами около 10 т/га, болотных низинных почвах – 59 т/га, верховых болотных почвах – 9 т/га (Тюрин, 1965). Немалая доля приходится на азотные удобрения и совсем незначительные количества глобального азотного баланса составляют поступления, связанные со сжиганием топлива.

Имеющиеся в литературе многочисленные данные показывают, что в верхних горизонтах почв количество органического азота составляет около 90% от общего его содержания в почве (Орлов, 1992; Bremner, 1965). Если рассматривать вертикальное распределение по почвенному профилю, то количество органического азота снижается с глубиной, за исключением почв со слабовыраженной дифференциацией генетических горизонтов.

Органические соединения азота почв являются продуктами микробио-

логического разложения растительных и животных остатков. В почву преимущественно поступают растительные остатки, содержание азота в которых составляет от 0,1 до 4% на сухое вещество. Содержание азота в клетках микроорганизмов гораздо выше – 5-10% на сухое вещество, и большая часть этого азота представлена структурными белками (Parsons, Tinsley, 1975). Эти остатки затем подвергаются процессам гумификации при участии различных групп почвенных микроорганизмов. По М.М. Кононовой (1963), преобладающими микроорганизмами в последовательных этапах разложения и гумификации являются: плесневые грибы и неспороносные бактерии → споровые бактерии → целлюлозные миксобактерии → актиномицеты.

Сначала используются наиболее доступные микроорганизмам органические вещества: углеводы, белки, аминокислоты. Далее разложению подвергается основная масса клетчатки, лигнин и различные азотистые гетероциклические соединения. При разложении углеводов микроорганизмам требуется источник минерального азота, который образуется в почве в результате жизнедеятельности грибов и сапрофитных микроорганизмов, вызывающих с помощью своих ферментов аммонификацию. Актиномицеты способны разлагать и циклические органические вещества, в том числе и гуминовые кислоты (Кудеяров, 1989).

Неорганический азот в почвах представлен в основном аммонием (растворенным в почвенной влаге, обменным и фиксированным), нитратами и нитритами, которые присутствуют в почвах в очень малых количествах. В почвах неорганический азот претерпевает ряд изменений под действием различных факторов. Среди них можно назвать температурный и водный режимы почв, интенсивность минерализационно-иммобилизационных процессов (Кудеяров, 1989).

Доступными для растений формами азота являются NO_3^- и NH_4^+ , частично усваиваются и аминокислоты. Но в целом доля минеральных соединений азота в почве невелика, и основным источником азота для питания растений и процессов его дальнейшей трансформации служат органические со-

единения.

Если при азотфиксации осуществляется приход азота в биосферу, то в ходе других процессов в его биогеохимическом цикле происходит потеря, главным образом в виде газов. Два звена в круговороте азота (нитрификация и денитрификация) ответственны за образование в качестве конечных продуктов газообразных соединений – закиси азота (N_2O) и молекулярного азота (N_2) (Структурно-функциональная роль почв..., 2003).

Таким образом, круговорот азота в природе осуществляется в результате ряда процессов, важнейшими из которых являются фиксация атмосферного азота микроорганизмами, разложение органических азотсодержащих соединений (аммонификация), последовательное окисление освобожденного азота в форме аммиака до нитритов и нитратов (нитрификация), и, наконец, восстановление окисленного азота до газообразной формы (денитрификация). Основная роль в этих процессах принадлежит почвенным микроорганизмам.

1.1.1. Азотфиксация – главный источник связанного азота в почвах

Азотфиксация являлась главным источником доступного для организмов азота в биосфере во все периоды ее развития, несмотря на то, что на долю «биологического азота» приходится около 0,0007% от общих его запасов на Земле (Умаров с соавт., 2007).

Способностью к азотфиксации обладают все прокариоты (бактерии и археи), относящиеся к самым разным физиологическим и таксономическим группам - хемолитотрофам, фототрофам и гетеротрофам, аэробам, микроаэрофилам и анаэробам, трихомным, почкующимся и мицелиальным, грамположительным и грамотрицательным (Умаров и др., 2007). Более сложно организованные эукариотные микроорганизмы (грибы, дрожжи, водоросли) фиксировать N_2 не могут, но своей деятельностью создают благоприятные условия для этого процесса: снабжают бактерии легкодоступными источниками питания, понижают концентрацию кислорода вокруг них, быстро утилизируют связанный ими азот (Звягинцев и др., 1993).

Процесс восстановления молекулярного азота до аммиака осуществляется в клетках diaзотрофов ферментным комплексом нитрогеназа (Бабьева, Зенова, 2005; Умаров с соавт., 2007). Образовавшийся аммиак немедленно ассимилируется, превращаясь в аминокислоты, а затем в белки или другие азотсодержащие соединения клетки.

Известны 4 типа бактериальных нитрогеназ, взаимодополняющих друг друга в биосфере: «классическая» молибден-зависимая и три «альтернативных» - ванадий-, железо- и супероксид-зависимые. Такое дублирование позволяет не только бактериям-диазотрофам, но и всем организмам избежать дефицита необходимого им связанного азота при отсутствии молибдена в почве (Умаров с соавт., 2007).

Нитрогеназа имеет низкую субстратную специфичность, что выражается в способности восстанавливать не только N_2 , но и ряд других соединений с тройной связью в их молекулах (ацетилен, цианиды и пр.) (Кретович, 1995), что было использовано при разработке высокочувствительного ацетиленового метода определения нитрогеназной активности (Hardi et al., 1973). Благодаря простоте и высокой чувствительности реакция восстановления ацетилена послужила основой газохроматографического метода определения нитрогеназной активности у микроорганизмов, а также в почве, ризосфере и филлосфере растений (Умаров, 1976).

Нитрогеназа – один из самых медленно «работающих» ферментов с очень низким числом оборотов (около 1,5с при 23°C), требующих большого количества энергии (28М АТФ для восстановления 1М N_2 , или 12 г глюкозы для фиксации 1 г азота), а азотфиксация является наиболее энергоемким процессом в живой клетке (Кретович, 1995).

Биологическая фиксация азота происходит при давлении, равном одной атмосфере, в интервале температур от 5 до 40°C. Суммарная годовая продукция азотфиксации в наземных экосистемах составляет 175-190 млн. т (Мишустин, 1983; Умаров, 1986).

У многих бактерий-азотфиксаторов обнаружена способность перехо-

дуть к противоположному процессу - денитрификации при наличии минеральных соединений азота (нитратов) в среде. Такая «двойственность поведения» выявлена у представителей pp. *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Aquaspirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Desulfovibrio*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Klebsiella*, *Methanobacterium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Spirillum*, *Thiobacillus*, *Vibrio*, и этот перечень продолжает расширяться (Умаров, 2001; Burris, 2003).

В лесных биогеоценозах азотфиксирующие бактерии часто развиваются совместно с другими организмами. Так, жизнедеятельность азотфиксирующих микроорганизмов, ассоциированных с фитопланой, обусловлена секрецией растениями значительной части продуктов фотосинтеза, преимущественно в корневую зону (Умаров, 1986).

Отмечено позитивное воздействие грибов на нитрогеназную активность бактерий при их совместном выращивании на питательных средах (Мирчинк, 1988). Обнаружено, что опад, разлагающийся с помощью целлюлолитических грибов (*Trichoderma harzianum*, *Gliocladium penicilloides*), характеризуется повышенной активностью азотфиксации (Кураков и др., 2006). Очевидно, гидролитическая деятельность этих микромицетов обеспечивает диазотрофов легкодоступными органическими соединениями.

Азотфиксирующие симбиозы обладают одним общим свойством – тесным сопряжением биогеохимических циклов азота и углерода (Тихонович и др., 2004). Такая интеграция азотного и углеродного метаболизма наиболее характерна для симбиозов бактерий и растений. Наибольшее значение по масштабам фиксации молекулярного азота в природных экосистемах имеет симбиоз бобовых растений с бактериями рода *Rhizobium*, а также симбиоз между актиномицетами преимущественно рода *Frankia* и рядом деревьев и кустарников, таких как ольха, облепиха, лох (Тжеркема et al., 1986; Tarrant, Trappe, 1971). Растения получают от бактерий азот в виде аммиака, а бактерии в свою очередь пользуются энергетическими запасами растений и получают от них углеводы и другие питательные вещества. Так в ольшаниках

прибрежных лесов северо-запада США фиксация молекулярного азота составляет свыше 20 кг/га в год (Miller, Newton, 1983).

Важная роль в природе принадлежит синцианозам – симбиозам цианобактерий с протистами, животными, грибами и растениями. Являясь самыми древними на Земле, обладая высокой структурно-функциональной пластичностью и сочетая способность к фотоавтотрофии и diaзотрофии, они относятся к самым распространенным в биосфере (Скрипников, 2006). Одним из важнейших свойств всех синцианозов является образование полисахаридной слизи, которая может быть образована как растением-хозяином, так и цианобионтом или обоими партнерами одновременно. Обильное слизиобразование характерно и для ризопланы высших растений, заселенных гетеротрофными бактериями-дiazотрофами. Полагают, что слизь препятствует диффузии кислорода и тем самым предохраняет нитрогеназу от его ингибирующего воздействия (Умаров с соавт., 2007).

Несмотря на высокую эффективность азотфиксации в симбиозах, в масштабах биосферы их вклад в общий баланс «биологического» азота сравнительно невелик, что обусловлено ограниченностью распространения таких сообществ.

В природе азот в наибольших масштабах фиксируется в ходе ассоциативной азотфиксации, при взаимодействии бактерий и растений, не образующих специализированных органов (клубеньков) на корнях и стеблях (Умаров, 1979; Dobereiner, 1978). Такой тип азотфиксации наиболее широко распространен на планете и играет ведущую роль в поддержании азотного баланса биосферы. По имеющимся оценкам, за счет ассоциативной азотфиксации в зонах умеренного климата в почвы ежегодно поступает не менее 30-50 кг N₂/га, а в тропической зоне – 100 кг/га (Умаров, 1986).

Скорость азотфиксации в почвах возрастает при переходе с севера на юг (Мишустин, 1968).

Определение интенсивности азотфиксации в конкретных местообитаниях азотфиксирующих микроорганизмов необходимо для выяснения разме-

ров поступления биологического азота в почвы разных типов. Активность азотфиксации является одним из интегральных показателей биологической активности почв и поэтому широко используется для ранней диагностики загрязненности почв тяжелыми металлами и ядохимикатами. Этот показатель может быть использован при оценке пространственной и временной неоднородности почв, при выяснении реакции бактериального населения почв на внесение минеральных и органических удобрений.

Почвы, являясь местом максимальной концентрации бактерий-дiazотрофов, играют роль главного биогеохимического реактора, снабжающего биосферу доступными соединениями азота.

1.1.2. Минерализация органического азота в почвах

Процессы продукции и деструкции являются основой функционирования экосистем, в значительной степени определяющие их развитие и устойчивость. В бореальных лесах связующим звеном между фитоценозом (продуцентом) и собственно почвой является подстилка, органогенный горизонт, где происходят деструкционные процессы и замыкаются сложные циклы питательных элементов растений, прежде всего азота (Разгулин, 2004).

Важным звеном в сложной цепи факторов, определяющих производительность почв, является обеспеченность растительности усвояемыми формами азота (Ремезов, 1938). Несмотря на то, что в лесных насаждениях значительная часть азота, полученная растениями из почвы, ежегодно возвращается с растительным опадом (Ремезов и др., 1959; Родин, Базилевич, 1965), древесные растения часто испытывают его недостаток. Это обусловлено недоступностью органических соединений азота высшим растениям без предварительной его минерализации. В связи с этим большое значение имеют процессы минерализации органического вещества, способствующие переходу недоступных органических соединений в доступные для растений формы.

Минерализация – заключительная стадия биodeградации гумуса до минеральных веществ под влиянием почвенных микроорганизмов. Если в процессе трансформации соединения углерода минерализуются до CO_2 , то мине-

рализация органического азота включает несколько стадий: образование NH_4^+ , NO_2^- и NO_3^- . Этому процессу подвержены белки и их производные – пептиды и аминокислоты, нуклеиновые кислоты и их производные – пуриновые и пиримидиновые основания, мочевины и мочевая кислота, азотсодержащий полисахарид хитин и гумусовые кислоты.

Процесс минерализации азотсодержащих органических соединений с выделением аммиака называется *аммонификацией*. Процесс аммонификации носит универсальный характер и осуществляется многими микроорганизмами в широком диапазоне условий, за исключением мест с очень жарким и сухим климатом (Звягинцев, Бабьева, Зенова, 2005).

Освобождение аммонийного азота в процессе микробиологической трансформации азотсодержащих органических соединений, с позиций оценки почвенного плодородия, имеет наибольшее значение. Отщепление аммиака от аминокислот осуществляется при дезаминировании. Существуют различные типы дезаминирования: окислительное, осуществляемое в аэробных условиях; восстановительное – в анаэробных; гидролитическое, осуществляемое с амидами; дезаминирование с образованием ненасыщенных кислот; превращение аргинина и гуанидина в мочевины (Бабьева, Зенова, 1989).

Чистая минерализация азота представляет собой равновесие между ключевыми процессами полной минерализации и поглощения аммония почвой и иммобилизацией его в биомассе деструкторов. В большинстве арктических систем самая распространенная форма минерального азота это аммоний, но в почвах высокоширотных арктических сообществ с нейтральным/щелочным pH азот может находиться в форме нитратов. Во многих природных экосистемах, особенно находящихся на последних стадиях сукцессии (хвойные леса, луговые степи), аммонийный азот в почвах преобладает над нитратным, а растения адаптированы к преимущественному усвоению аммонийного азота.

В процессе аммонификации помимо бактерий участвуют актиномицеты и грибы, но наиболее активные возбудители известны среди бактерий родов

Pseudomonas и *Bacillus*, например, *B.putrificus*. Для процесса аммонификации большое значение имеет соотношение C:N в разлагаемом субстрате. Чем уже это соотношение, тем выше эффективность аммонификации, определяемая по количеству NH_3 от общего количества превращенного азота. На каждые 100 г разложенного органического вещества (т.е. 50 г углерода) бактерии используют на синтез белка биомассы 2 г азота (C:N=25). При содержании азота в органическом веществе разлагающейся растительной массы менее 2% азот будет полностью иммобилизован в клетках микроорганизмов, а при более высоком его содержании (C:N < 25), будет выделяться аммиак (Звягинцев, Бабьева, Зенова, 2005).

Аммонийный азот служит источником питания для растений и микроорганизмов (автотрофов и гетеротрофов). Воздействие микроорганизмов на аммонийный азот, прежде всего нитрификаторов, переводит его в окисленные формы. Нитраты являются той формой минерального азота, которая служит основным источником азотного питания для растений. Эта форма азотных соединений оказывает большое влияние на всю лесную экосистему в целом (Vervaet et al., 2002).

1.1.3. Нитрификация в почвах

В настоящее время нитрификация определяется как биологический процесс окисления аммония узкоспециализированными хемолитоавтотрофными бактериями в нитриты и затем в нитраты, а в случае гетеротрофных микроорганизмов – и разнообразных органических азотсодержащих соединений. Деятельность нитрифицирующих микроорганизмов является главным источником нитратов в почве и биосфере. Исключение составляют несколько химических реакций образования нитратов из оксидов азота в атмосфере, не играющих заметной роли в природе (Умаров и др., 2007).

Процесс нитрификации в почве протекает в два этапа. Первый, осуществляемый в основном бактериями *Nitrosomonas*, *Nitrosospira* и др., заключается в окислении аммония до азотистой кислоты. Второй этап инициируется бактериями *Nitrobacter*, *Nitrococcus* и др., переводящими азотистую кислоту в

азотную.

Большинство исследователей считают, что автотрофная нитрификация, наряду с денитрификацией, является одним из основных источников поступления закиси и окиси азота из почв в атмосферу (Dunfield, Knowles, 1999; Zaman et al., 2004).

Нитрификацию в почвах осуществляют не только автотрофные бактерии, но и различные гетеротрофные микроорганизмы, способные проводить близкие процессы (Verstraete, 1981; Кураков, Попов, 1995). Например, в кислых почвах автотрофная нитрификация подавлена, этот процесс замещается окислением аммиака до нитритов и нитратов гетеротрофными микроорганизмами – грибами и бактериями. Гетеротрофные нитрификаторы не получают энергии за счет окисления азота и их активность значительно ниже по сравнению с автотрофными нитрификаторами. Поэтому деятельность гетеротрофных нитрификаторов, как правило, не рассматривается в качестве значимого источника окисленных форм азота в наземных экосистемах. Однако имеются данные о способности гетеротрофов образовывать большие количества нитратов не только при росте на питательных средах, но и при инкубировании их в вводно-почвенной суспензии и образцах почв (Stroo et al., 1986; Кураков и др., 2001).

Микробная трансформация азотсодержащих соединений в нитраты прямо влияет на интенсивность других процессов цикла азота. С одной стороны, повышенные концентрации нитратов в почвах усиливают денитрификацию и минерализацию органических веществ, а с другой – снижают поступление азота в почву за счет азотфиксации и эффективность его микробной иммобилизации (Кудеяров, 1999).

Гетеротрофные микроорганизмы встречаются в почвах разных типов, в том числе и при низких значениях рН, и вносят существенный вклад в нитрификацию в условиях лимитирования по аммонийному и легкодоступному органическому веществу.

Одним из способов закрепления азота в системе может быть его иммо-

билизация почвенными микроорганизмами.

1.1.4. Иммобилизация азота в почве

Процесс иммобилизации азота в органическую форму, как и процесс минерализации, протекает в почве постоянно. В соответствии с теорией внутрипочвенного азотного цикла (Jansson, 1963) аммонийный азот участвует гораздо активнее в процессах иммобилизации гетеротрофной микрофлорой, нежели нитраты. Азот разлагающегося субстрата постоянно трансформируется из неорганической в органическую форму ассимиляционными процессами, из органических форм в неорганические – путем разложения и минерализации. Ведущим фактором цикличности этих процессов является гетеротрофная микробиота почвы, а необходимая энергия обеспечивается за счет разложения органических соединений, поступающих в виде опада и растительных остатков. Минерализованный же азот может быть повторно использован почвенными микроорганизмами.

Иммобилизация азота сопровождается разложением углеродного энергетического материала в почве. Но через некоторое время наблюдается поворот процесса в сторону усиления минерализации, что связано с реминерализацией. Известно, что добавление в почву соломы как энергетического субстрата активизирует почвенную микробиоту, что в свою очередь ускоряет внутрипочвенный минерализационно-иммобилизационный цикл азота (Евдокимов и др., 1993). Это указывает на цикличность минерализационно-иммобилизационных процессов в почве. Иммобилизованный азот является наиболее подвижной частью органического азота почвы. Этот азот минерализуется в почве в первую очередь и является ближайшим резервом в питании растений (Звягинцев, Бабьева, Зенова, 2005).

В почвах всегда присутствуют органические вещества с различным отношением C:N, поэтому минерализация и иммобилизация азота идут постоянно и одновременно. Превышение интенсивности одного процесса над другим дает основание говорить о чистой (нетто) минерализации или о чистой иммобилизации азота. Размеры общей (брутто) минерализации и иммобили-

зации азота могут варьировать в зависимости от условий в очень широких пределах, поэтому и размеры нетто-минерализации также весьма различны (Ларионова и др., 1994).

По-видимому, наиболее важны показатели нетто-минерализации азота, поскольку именно они определяют уровень азотного питания растений и возможность потерь азота из почвы в газообразной форме. В почвах под естественными фитоценозами минерализация и иммобилизация азота, как правило, уравнивают друг друга.

По мнению ряда авторов (Glendining et al., 1996), внесение в почву минеральных удобрений сопровождается нарушением минерализационно-иммобилизационного равновесия в сторону преобладания минерализации, в результате чего содержание органического вещества при длительном применении удобрений не только не увеличивается, а напротив, уменьшается.

Таким образом, в почвах преобладание минерализационных процессов над иммобилизационными ведет к потерям органического вещества и минерального азота из почв в форме нитратов и газообразных продуктов.

1.1.5. Денитрификация и ее газообразные продукты

Первые сообщения о денитрификации как о процессе, вызывающем потери азота в газообразной форме, принадлежат Гюйому и Дюперти (1888 г.). Долгое время считалось, что денитрификация осуществляется узкоспециализированными бактериями – *Paracoccus denitrificans* и *P. halodenitrificans*. В настоящее время денитрификация рассматривается как широко распространенное свойство аэробных и факультативно-аэробных бактерий окислять органическое вещество в отсутствие кислорода с использованием нитратов в качестве конечных акцепторов электронов. Поэтому процесс называют также нитратным дыханием, гетеротрофной денитрификацией или диссимиляционной нитратредукцией. Последнее название обусловлено тем, что все бактерии, грибы и растения ассимилируют нитраты как источники азотного питания, но используют для этого иную систему ферментов, вследствие чего процесс называется ассимиляционной нитратредукцией (Умаров с соавт., 2007;

Степанов, Лебедева, 2008).

В процессе денитрификации происходит восстановление нитратов через стадии образования промежуточных продуктов (NO_2 , NO , N_2O) до молекулярного азота: $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$ (Bholah, Ng Kee Kwong, 1997).

Восстановление окисленных соединений азота осуществляется последовательно работающими ферментами: диссимиляционной нитратредуктазой, нитритредуктазой, редуктазой окиси азота и редуктазой закиси азота. Согласно имеющимся в настоящее время данным, денитрификация осуществляется широким кругом бактерий, относящихся к самым разным таксонам, которые наряду с полным - до молекулярного азота (N_2) - могут проводить и неполное восстановление нитрата - до нитрита (NO_2^-), окиси азота (NO) или закиси азота (N_2O) (Степанов, Лебедева, 2008).

Большое внимание уделяется накоплению в атмосфере закиси азота (N_2O), что обусловлено ролью этого газа в «парниковом эффекте» и в формировании «озоновых дыр». По имеющимся данным, общее содержание N_2O в атмосфере оценивается в 1500 Тг N-NO_3^- (Schlesinger, 1997), а концентрация повысилась до 320 ppb (Bowman, 1990). Ежегодный прирост концентрации составляет 0,2-0,3% (Watson et al. 1990), причем в последнее время темпы этого процесса возрастают (Умаров с соавт., 2007).

Полная цепь нитратного дыхания имеется у ограниченного числа микроорганизмов – истинных денитрификаторов (Zumft, 1997). К ним, например, относятся некоторые бактерии рр. *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Paracoccus*, *Pseudomonas*, *Thiobacillus* и др. Нередко диссимиляционное восстановление нитратов бактериями протекает в усеченной форме - только до нитритов (например, у представителей рр. *Corynebacterium*, *Propionibacterium*, *Spirillum*) - или заканчивается на стадии образования N_2O (*Aquaspirillum*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*). Такое разграничение условно, так как один и тот же организм в зависимости от условий может осуществлять полный или усеченный процесс нитратного дыхания (Степанов, Лебедева, 2008).

Помимо гетеротрофной денитрификации, в природе существуют и дру-

гие пути восстановления нитратов. Некоторые бактерии проводят так называемую автотрофную денитрификацию, используя нитраты для окисления неорганических соединений, например S^{-2} , Fe^{+2} , что наблюдается в подземных водах, где нитраты поступают в зоны, богатые сульфидом железа (Ho et al., 2002). Известен также процесс хемоденитрификации, когда нитриты вступают в реакцию с органическими компонентами, например с аминокислотами, образуя N_2O (Bouwman, 1990). Кроме того, N_2O может выделяться в реакциях между NO_2 и некоторыми солями железа и меди (Granli, Bockman, 1994). Все эти процессы, по существующим оценкам, имеют низкую скорость в природной среде и могут протекать, например, в нижних горизонтах почв и подстилающих породах. Их общий вклад в биогеохимический цикл азота в масштабах планеты невелик (Умаров с соавт., 2007; Степанов, Лебедева, 2008).

Денитрификация с образованием N_2O - бактериальный процесс, однако способность выделять N_2O присуща многим грибам (Shoun et al., 1992) и рассматривается как приспособление к детоксикации нитритов, накапливающихся в процессе гетеротрофной нитрификации. Об этом свидетельствует также отсутствие влияния ацетилена на активность образования N_2O грибами (Conrad, 1996).

Предпринимались попытки оценить вклад грибов и бактерий в поток N_2O из почв методом ингибиторного анализа с использованием антибиотиков (Laughlin, Stevens, 2002). Авторы сделали заключение о преобладающем вкладе грибов в образование N_2O в луговой почве. Такая точка зрения опирается на представление о преобладании грибов в составе микробной биомассы почв. Однако в этом случае следует принимать во внимание не биомассу, а активность грибов и бактерий. Известно, что активность грибов в отношении образования N_2O , как правило, на несколько порядков ниже, чем, например, денитрифицирующих бактерий (Степанов, Лебедева, 2008). Кроме того, бактериальные источники N_2O чрезвычайно разнообразны: аэробные и анаэробные денитрификаторы, авто и гетеротрофные нитрификаторы, актиномице-

ты, археобактерии, психрофилы, ацидофилы и др.

Почвенные микроорганизмы не только выполняют функцию главного генератора N_2O в биосфере, но и участвуют в его восстановлении, вследствие чего масштабы эмиссии N_2O определяются соотношением этих процессов в почве. Соответственно, по разнице в их активности можно судить о вкладе конкретных почв в атмосферный бюджет N_2O . Поэтому оценку активности денитрификации обычно проводят одновременно двумя методами: 1) по образованию N_2O в присутствии ацетилена (C_2H_2) - специфического ингибитора N_2O -редуктазы, блокирующего ее восстановление до N_2 ; 2) по скорости поглощения N_2O (Умаров с соавт., 2007).

Определение активности денитрификации по скорости поглощения N_2O более точно отражает интенсивность процесса. Восстановление N_2O может происходить при участии четырех ферментных систем: Cu-зависимой редуктазы закиси азота (рустицианина), Mo-зависимой нитрогеназы, Ni-Fe-зависимой дегидрогеназы и Co-зависимой синтазы (Berks et al., 1995), в природе этот процесс осуществляется в основном двумя группами бактерий – денитрификаторами и азотфиксаторами (Умаров, 1990).

Указанные выше методы были использованы для определения потенциальной активности процесса в почвах основных биоклиматических зон Европейской части России (Степанов, 2000). Полученные данные свидетельствуют о том, что микробный потенциал поглощения N_2O в зональных типах почв, как правило, превышает масштабы ее образования, вследствие чего конечным продуктом денитрификации является N_2 .

Наиболее активно денитрификация протекает в почвах с высоким содержанием гумуса и приурочена к верхним, корнеобитаемым горизонтам. Это объясняется тем, что активность денитрифицирующих бактерий определяется не столько концентрацией нитратов, которые всегда в определенном количестве присутствуют в почве, а лимитируется, прежде всего, наличием легкодоступного энергетического материала (например, в виде корневых выделений) (Умаров, 1986).

Разработан метод с использованием N_2O не только в качестве субстрата для денитрифицирующих бактерий, но и как внутреннего стандарта (Степанов с соавт., 1996), который позволяет выделить из общей величины поглощенной N_2O ее абиотическую составляющую - поглощение N_2O в присутствии ацетилена. Интенсивность процесса варьировала в широких пределах - от 0.503 до 1.782 мкг N/га • ч. Наибольшая скорость поглощения N_2O отмечена в светло-серой лесной почве, минимальная - в черноземе обыкновенном. При этом различия между потенциальной активностью денитрификации и актуальной активностью процесса весьма велики - в 100 раз.

Почвы тропических лесов считаются одним из основных источников N_2O (Vitousek, Matson, 1992). В то время как 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). Однако, имеются работы, показывающие, что в лимитированных по азоту почвах бореальных лесов Финляндии наблюдается сравнительно высокая активность эмиссии N_2O как вследствие нитрификации, так и денитрификации (Regina et al., 1996, 1998). Таким образом, данные об эмиссии N_2O из почв бореальных лесных экосистем противоречивы.

Для выяснения возможного вклада северных лесных почв в формировании глобального бюджета парниковых микрогазов О. В. Меняйло и Ю. Н. Краснощековым изучены потенциальные активности денитрификации и минерализации углерода в криогенных почвах Енисейского меридиана. Показано, что лесные почвы бореальной зоны обладают высоким потенциалом денитрифицирующей активности и при увеличении содержания нитратного азота могут являться источником N_2O (Меняйло, Краснощеков, 2003).

Много попыток было предпринято с целью отдельного определения вклада каждого из указанных процессов. По последним данным денитрифи-

кация является несравнимо большим источником N_2O , чем нитрификация (Menyailo et al., 2003a).

Известны эксперименты с тремя древесными породами в Финляндии (Priha, Smolander, 1997; Priha et al., 1999), с четырьмя породами в Германии и четырнадцатью в Польше (Reich et al., 2005). В России О. В. Меняйло (2006) изучено влияние шести основных лесообразующих пород Сибири на две стадии процесса денитрификации – образование и потребление N_2O . В данной работе впервые выявлен заметный эффект древесных пород на потенциальные активности образования и потребления N_2O . Показано, что почвы под лиственными породами (осина и береза) имеют низкую активность потребления N_2O , по сравнению с почвами под хвойными породами, что приводит к более высоким скоростям общей эмиссии N_2O в лиственных лесах. Сделан вывод, что и в полевых условиях более высокую эмиссию N_2O можно ожидать в почвах под березой и осиной. Немецкие исследователи так же 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).

Потенциальная активность денитрификации в Сибири превышала этот показатель в тропических лесных почвах (Menyailo et al., 2002; Menyailo et al., 2003). Это свидетельствует о том, что микроорганизмы почв умеренного и бореального лесных поясов потенциально способны выделять даже больше N_2O , чем тропические экосистемы. Сделан прогноз о двукратном повышении эмиссии N_2O из почв в атмосферу при замещении хвойных пород лиственными, что возможно в условиях глобальных климатических изменений (Меняйло, 2006).

Процесс денитрификации является биологически необходимым, поскольку способствует устранению избытка нитратов из почв и водоемов и, таким образом, снижает уровень нитратного загрязнения природных вод. С другой стороны, усиливающаяся эмиссия в атмосферу окислов азота, по мнению ряда исследователей (Knowles, 1981; Wassman, Papen, 1998) может при-

вести к разрушению озонового слоя и возрастанию величины парникового эффекта.

Таким образом, приведенный обзор литературных данных свидетельствует о сложных путях превращения азотных соединений в почве. Круговорот азота в системе почва-растение зависит от деятельности множества различных групп организмов, обитающих как в почве, так и на ее поверхности. В конечном счете, обеспеченность растений азотом определяется состоянием этого круговорота, накоплением в почве азотсодержащих продуктов в доступной для растений форме.

1.2. Микробные процессы образования CO₂ и CH₄ в почвах

В связи с прогнозируемыми глобальными изменениями климата, обусловленными повышением концентрации N₂O, CO₂, CH₄ и других газов в атмосфере (так называемый “парниковый эффект”) с особой остротой встает вопрос о предсказании этих изменений, влияющих на нормальное функционирование природных экосистем. Это делает почву исключительно важным составляющим звеном в планетарном цикле азота и углерода (Van Breemen et al, 1998). Огромная роль в глобальном цикле углерода принадлежит экосистемам бореального пояса, в пределах которых сосредоточено до 35% от общих запасов органического углерода экосистем суши (Кобак, 1988).

Развивающиеся лесные экосистемы являются мощным резервуаром для фиксации CO₂ из атмосферы вследствие двух причин. Во-первых, это преобладание прироста над опадом (то есть закрепление углерода в биомассе). Так, например, по данным Н. И. Казиминова и Р. М. Морозовой (Казимиров, Морозова, 1973) для ельника черничного ежегодный прирост превышает опад вплоть до 130-летнего возраста насаждений, а максимальное накопление запаса фитомассы приходится на возраст 45-55 лет. Во-вторых, с возрастом лесных экосистем возрастают запасы лесной подстилки (Родин, Базилевич, 1965).

В ответ на прогнозируемое увеличение температуры возможно увеличение скорости разложения лесной подстилки и высвобождение больших ко-

личеств углерода и питательных веществ из почвенного органического вещества (Nadelhoffer et al, 1991). При этом существенно снизятся запасы лесной подстилки, частично за счет ее гумификации, но в основном за счет ее минерализации. Между тем лесная подстилка представляет собой чрезвычайно динамичное образование, от скорости процессов трансформации органического вещества в которой зависят как строение и свойства самих подстилок, так и питательный режим всего лесного биогеоценоза (Добровольский и др., 1999).

Возросшее количество осадков и изменение водного режима почвы могут также повлечь за собой и изменения в характере и скорости процесса минерализации в бореальных экосистемах, поскольку параметры увлажнения (в определенных пределах) в большей степени влияют на активность организмов-деструкторов, чем параметры тепла. В ряде работ (Wilhelmi, Rothe, 1990) было показано, что биологическая активность органических горизонтов почв под еловыми лесами была оптимальной в интервале температур 20 – 35 °С и влажности 40 – 60%, то есть влажность имеет более узкий диапазон значений, благоприятных для деятельности почвенных микроорганизмов в лесных биогеоценозах. Очень высокое, так же как и очень низкое, содержание влаги в почве может лимитировать скорость разложения. Ускорение разложения подстилки при дополнительном увлажнении можно объяснить увеличением активности почвенных микроорганизмов. Более того, в сообществах с изменившимися водным и температурным режимами может меняться и качественный состав подстилки.

Изменение водного режима почв в сторону уменьшения их переувлажнения также приведет к существенной эмиссии CO₂, так как в целом увеличится аэробный слой почвы.

Комплексные изменения в почвенных процессах, в конечном счете, могут привести к увеличению чистой первичной продукции, что можно принять за негативное отражение изменений климата, если количество углерода, иммобилизованного в чистой первичной продукции, превысит количество угле-

рода, высвобождаемого при разложении (Гришакина, 2007).

Наиболее достоверным показателем, характеризующим интенсивность минерализации органического углерода, является прямое изучение эмиссии CO_2 из почв, но при этом необходимо проводить эти наблюдения в течение всего вегетационного периода, кроме того, необходимо учитывать и вклад корневого дыхания.

1.2.1. Дыхание почвы

Система биогеохимических циклов на нашей планете, в значительной мере, определяется циклом органического углерода (Заварзин, 2004). Наземные экосистемы могут, как быть углеродным стоком, так и выступать в качестве источника углерода (Ouimet, 2007). Деструкционная ветвь цикла органического углерода сложна: она объединяет все разнообразие процессов разложения органических материалов, а ее конечным продуктом является углекислый газ. Всю совокупность биохимических и физических процессов, приводящих, в конечном счете, к выделению CO_2 , воды и энергии, запасенной в органических соединениях, характеризует «дыхание» почвы, которое является одной из ее наиважнейших функций (Кудеяров, 1994, 1999). В литературе термин «дыхание почвы» используется для обозначения разнообразных по своей природе процессов и явлений, а именно: воздухообмен между почвой и атмосферой; суммарное выделение (эмиссия) CO_2 с поверхности почвы; скорость минерализации органического вещества и показатель ее биологической активности (Смагин, 1999, 2005; Наумов, 2004).

Считается, что на долю собственно почвенного дыхания приходится от 2/3 до 1/2 общего потока CO_2 из почв (Singh, Gupta, 1977; Кобак, 1988; Благодатский и др., 1993; Кудеяров, 2004).

Деятельность гетеротрофных микроорганизмов, минерализующих почвенное органическое вещество, приносит около 70% эмиссии CO_2 почвы (Заварзин, 2004). Общий поток CO_2 из почвы зависит от ее биологической активности и состоит из нескольких составляющих: микробного разложения корневых выделений и остатков корней; корневого дыхания растений; мик-

робного разложения гумусовых веществ; дополнительного микробного разложения гумуса за счет повышенной активности микроорганизмов в ризосфере (Пулы и потоки..., 2007).

Корневые выделения, остатки корней и, собственно, растений разлагаются широким спектром микроорганизмов – почвенными грибами и бактериями. Среди бактерий дыхание свойственно наиболее многочисленным и разнообразным в современных условиях группам протеобактерий и грамположительных организмов. Поскольку в течение почти столетия микробиологическая техника была приспособлена к исследованию аэробных органотрофов, именно здесь накоплены основные сведения о микробном разнообразии. Предполагают, что аэробные органотрофы сформировались в рамках цианобактериального сообщества, где было изобилие органического вещества и с суточной периодичностью возникал избыток кислорода вплоть до гипероксии (Заварзин, 2004).

Вся совокупность аэробных органотрофных организмов существует за счет дыхания. Традиционно их называют гетеротрофами, хотя, строго говоря, этот термин относится к анаболизму. Дыхание представляет наиболее выгодный энергетически процесс, но зависит от доступности O_2 , резервуар которого мал вследствие малой растворимости, и доступность целиком определяется потоком к месту развития организма или колонии. Поэтому деятельность аэробных органотрофов определяется конкуренцией и за доступный Сорг, и за O_2 . Развитие аэробных органотрофов лимитируется, следовательно, двумя факторами: доступным органическим веществом и притоком O_2 . Если резервуар доступного органического вещества, например, в виде растительных остатков, может быть значительным, то доступность кислорода зависит только от его притока и определяется скоростью переноса. Для органотрофов скорость переноса O_2 представляет ограничивающий фактор для микроместобитания сообщества (Заварзин, 2004).

В сумме органотрофы осуществляют реакцию, обратную фотосинтезу: разлагают $[CH_2O]$, поглощают кислород, выделяют CO_2 . Об успехе деятель-

ности органотрофов можно судить по остаточному органическому веществу в местообитании: отсутствие его указывает на полноту действия сообщества органотрофных аэробов (Заварзин, 2004).

В верхних слоях почвы, где достаточно кислорода, процесс разложения растительных остатков в первую очередь осуществляется микроорганизмами, обладающими гидролитическими ферментами. Микробные превращения полимеров проходят до стадии образования CO_2 , который в дальнейшем поступает в атмосферу. То небольшое, что остается после гидролитиков, поступает в распоряжение олиготрофных микроорганизмов, собирающих полимеры из среды и завершающих их переработку (Chapin, 1975). В анаэробных условиях главными продуктами переработки остатков растений становятся жирные кислоты и молекулярный водород, который далее вовлекается различными бактериями в их метаболические пути, например, метаногены используют его для восстановления CO_2 до CH_4 . Жирные кислоты используются вторичными анаэробами как источники углерода и энергии при восстановлении неорганических акцепторов электрона, в результате чего в атмосферу поступают такие газы как CH_4 , CO_2 , H_2 , H_2S , N_2O и другие.

Сравнение показывает, что гетеротрофное дыхание почвы дает примерно половину CO_2 по сравнению с дыханием почвы вместе с корнями (Epron et al, 2001; Kelliner et al, 1999; Maier et al, 2000; Ruess et al, 1996; Shibistova et al, 2002; Xu et al, 2000). При этом, вследствие различий в сезонном ритме развития корней и размножения почвенных микроорганизмов, доля дыхания почвы в суммарном выделении CO_2 из почвы, меняется в течение сезона, уменьшаясь в середине лета и увеличиваясь к осени (Irvine, Law, 2002; Widen, Maydy, 2001).

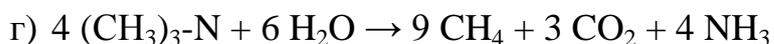
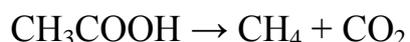
1.2.2. Метанообразование

В почвах всех типов широко распространены бактерии, образующие метан. В результате их деятельности синтезируется $5,3-10,0 \cdot 10^8$ т метана в год, что составляет более 65 % от общей его продукции. 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 (Шлегель, 1987; Звягинцев, Бабьева, Зенова, 2005).

Отличие метаногенов от других организмов состоит в том, что все метаногены – это археобактерии (Шлегель, 1987; Определитель бактерий Берджи, 1997). Метаногены – строгие анаэробы, хемоавтотрофы или хемогетеротрофы, всегда образующие метан как продукт катаболизма. Источниками углерода и энергии для них служат молекулярный водород и диоксид углерода, формиат, ацетат, а также соединения, содержащие метильную группу (метанол, метиламины, метилсульфиды и др.). Многие штаммы – облигатные или факультативные автотрофы. Источником азота служит аммиак (хотя некоторые штаммы могут также использовать аминокислоты или фиксировать азот); источник серы – сульфид или сера.

Образование метана биологическим путем из CO_2 и других одноуглеродных источников (метановое брожение) происходит в болотах, торфяниках, иловых отложениях озер, метантенках, рубце жвачных животных, кишечном тракте человека. Основные возможные реакции образования метана (Papen, Rennenberg, 1990): а) $\text{CO}_2 + 4 \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2 \text{H}_2\text{O}$;



Японскими исследователями (Takai & Wada, 2004) установлено, что декарбоксилирование уксусной кислоты (CH_3COOH) - важнейший путь образования метана в заболоченных почвах. Явит с соавторами (Yavitt et al., 1990) обнаружили, что образование метана в глубоких торфах (30-40 см) происходит в основном через восстановление CO_2 , причем скорость процесса ограничена доступностью H_2 . Добавление глюкозы, H_2 и CO_2 в торфяные почвы стимулировало образование метана, в то время как добавление ацетата ингибировало метаногенез. В заболоченных почвах одним из основных путей об-

разования CH_4 является также декарбоксилирование уксусной кислоты.

Полагают, что наземные переувлажненные экосистемы являются основными источниками атмосферного CH_4 (Topp, Pattey, 1997).

Метан является высокоэнергетическим субстратом, который используется метанотрофами в качестве единственного источника углерода и энергии. По некоторым данным эмиссия CH_4 может значимо регулировать азотфиксацию в качестве энергетического субстрата для азотфиксирующих метилотрофов, поскольку эти микроорганизмы в лесных и болотных экосистемах проявляют высокую активность на протяжении всего вегетационного периода (Yavitt et al., 1990).

Таким образом, можно полагать, что метилотрофы, вовлекая в биологический круговорот углеродные соединения группы метана, играют важную роль в круговороте углерода, замыкая тем самым трофические цепи в различных природных экосистемах.

Возможность для развития в близком соседстве аэробных и анаэробных микроорганизмов, например, метанобразующих и метанооксиляющих бактерий дает содержащийся внутри почвенных агрегатов заземленный воздух, который с большим трудом подвергается обменным процессам (Wagner et al., 1999). Наличие анаэробных зон внутри почвенных агрегатов объясняет возможность протекания анаэробных процессов даже в аэрируемых почвах (Wang et al., 1995, 1999).

1.3. Влияние факторов среды на процессы азотного и углеродного циклов

Факторы внешней среды – концентрация кислорода, влажность, температура, кислотность, содержание минерального азота и др. – оказывают существенное влияние на активность протекания различных микробиологических процессов в природе.

Так, для активного протекания азотфиксации большое значение имеет кислородная обстановка. Концентрация кислорода в почвенном воздухе во многом определяется степенью влажности почвы и ее структурой. Одной из

особенностей Мо-зависимой нитрогеназы является ее чувствительность к кислороду. Поэтому азотфиксация в основном протекает в анаэробных или микроаэробных условиях, а аэробные азотфиксаторы используют разнообразные способы защиты нитрогеназы от кислорода (Умаров с соавт., 2007). У многих бактерий нитрогеназа образуется только тогда, когда она необходима, то есть в отсутствие подходящего источника связанного азота (Zumft, Castillo, 1978). У пурпурных и зеленых бактерий под влиянием этих ионов уменьшается также активность уже синтезированного фермента (Bédard & Knowles, 1989).

Большинство исследователей определяют влажность и температуру как один из основных факторов, влияющих на азотфиксирующую активность в лесных почвах. Зависимость азотфиксирующей активности от влажности подстилки и почвы показана в работах М. Юргенсена с соавт. (Jurgensen et al., 1989). В образцах почвы из хвойного леса наблюдалось увеличение азотфиксации почвы при повышении влажности до полной влагоемкости (Jurgensen et al., 1987). Однако, для гидроморфных почв, находящихся в анаэробных условиях, наблюдается подавление азотфиксации вследствие торможения разложения органического вещества и подавления активности аэробных азотфиксаторов.

Одним из факторов, неблагоприятно влияющих на процесс фиксации азота, также является повышенная кислотность лесных почв (Тжеркема, 1979).

Азотфиксирующие микроорганизмы способны быстро «выключать» нитрогеназную активность в ответ на появление в среде аммония, но механизм этого эффекта до конца не выяснен (Умаров и др., 2007).

Минерализация азота регулируется низкой температурой почвы, высокой или низкой влажностью почвы и качеством органического вещества. Возрастание почвенной температуры существенно стимулирует минерализацию и увеличивает доступность соединений азота. Считается, что нитрификация более чувствительна к повышению температуры, чем аммонификация. Тем-

пература лимитирует процесс минерализации ранней весной и поздней осенью, но и в течение лета ее сильное понижение может отрицательно сказаться на минерализации азота (Zaman, Chang, 2004; Кноерр, Swank, 2002). Так в еловых и смешанных лесах Вермонта и Новой Англии самая высокая скорость минерализации азота наблюдалась в июле, совпадая с потреблением азота некоторыми растительными доминантами (McNulty et al., 1996). Потребление азота растениями в лесах бореального пояса может продолжаться и в сентябре и в начале октября, но азот, ставший доступным посредством минерализации и нитрификации в сентябре и октябре, не утилизируется растительностью и, возможно, может быть потерян из системы.

Автотрофная нитрификация весьма чувствительна к рН почвенной среды. Есть мнение, что при рН ниже 4,0-4,5 автотрофная нитрификация в почвах практически отсутствует (Duggin, 1991).

Критическим фактором для жизнедеятельности автотрофных нитрификаторов в почвах лесных биоценозов является недостаток аммония в связи с его быстрой иммобилизацией гетеротрофными микроорганизмами, главным образом грибами, доминирующими по биомассе в микробном комплексе почв. Органическое вещество, активизируя деятельность гетеротрофных микроорганизмов и закрепление азота в их биомассе, создает дефицит NH_4^+ для автотрофных бактерий. Это создает условия пониженного содержания минерального азота в почвах (Кутузова, 1993). Известно, что отношение содержания легкодоступного углерода к аммонийному азоту играет важную роль для автотрофных и гетеротрофных нитрифицирующих бактерий в образовании нитратов. В ряде работ обнаружено (Verhagen et al., 1992; Bernhardt, 2002), что при высоких значениях отношения C/N и ухудшении аэрации существенно возрастает активность окисления аммония гетеротрофными бактериями. Таким образом, связь автотрофных окислителей аммония с гетеротрофными процессами обусловлена как поставкой последними NH_4^+ , так и конкуренцией за азот. Повышенное содержание минерального азота в почвах может сдвинуть эту конкуренцию в сторону автотрофного процесса, напро-

тив, наличие в почвах большой доли органического вещества - в сторону гетеротрофной ассимиляции азота.

Важность внешних условий для активного протекания нитрификации в почвах продемонстрирована в работе Дегранжа с соавторами (Degrange et al., 1998). В подзолистых почвах под лесом методами ПЦР и предельных разведений была обнаружена довольно высокая плотность автотрофных нитрифицирующих бактерий, то есть низкую активность образования нитратов и, соответственно, ингибирование нитрификации в этих почвах определяли внешние факторы.

На денитрифицирующую активность микроорганизмов в природе существенное влияние оказывают концентрация кислорода, влажность, температура, кислотность, содержание минерального азота и др.

Во многих лабораторных исследованиях с чистыми культурами микроорганизмов показана обратная связь между скоростью денитрификации и концентрацией кислорода (Christiansen, Tiedje, 1998). Сходные результаты получены и при исследовании влияния кислорода на денитрифицирующую активность почв. Так, по мере снижения концентрации кислорода в почвенном воздухе денитрифицирующая активность возрастала, приближаясь к максимальному уровню при содержании кислорода -0,5% (Arah et al., 1998).

Протекание денитрификации в незатопленных почвах объясняется наличием анаэробных микрозон или возникновением локального анаэробнозиса вследствие быстрого исчерпания кислорода при интенсивном разложении органического вещества (Степанов с соавт., 1997).

От содержания кислорода в почвенном воздухе может зависеть состав газообразных продуктов денитрификации. Многими авторами отмечается рост соотношения N_2O/N_2 с увеличением концентрации O_2 (Granli, Vockman, 1994). Поэтому увеличение доли N_2O в продуктах денитрификации можно рассматривать как результат снижения активности редуктазы закиси азота под влиянием кислорода (Умаров с соавт., 2007).

Увеличение скорости денитрификации с увеличением содержания

почвенной влаги, наиболее значимо при влажности $>80\%$ от полной полевой влагоемкости (ППВ) (Heinemeyer et al., 1998). Однако прямой пропорциональной зависимости между уровнем влажности почвы и конечными продуктами денитрификации, по-видимому, не существует (Hutchinson, Davidson, 1993). Изучение соотношения окиси азота и закиси азота в продуктах денитрификации показало, что при меньшей влажности увеличивается эмиссия NO, а при большей – N₂O (Davidson, 1994). Переменное иссушение/увлажнение почвы стимулирует эмиссию как NO, так и N₂O (Davidson et al., 1993).

Температура также является одним из важных факторов, влияющих на образование и поглощение N₂O бактериями, что отражается на интенсивности потока N₂O из почв. По сообщениям многих авторов (Davidson, 1994; Conrad, 1996), максимальная эмиссия N₂O из почв наблюдается в интервале температур от 25 до 32°C. При температуре 4-6°C активность денитрифицирующих бактерий резко падает (Костина с соавт., 1995), но может проявляться и при отрицательных значениях (до -4°C). Даже незначительное прогревание почвы (до 5°C) приводит к существенному росту активности денитрифицирующих бактерий. Обычно повышение температуры почвы влечет за собой изменение других факторов среды, также влияющих на скорость денитрификации. Это физические (изменение растворимости газов в воде) и биологические (рост микробной популяции) факторы. Оба они обычно сочетаются, так как при увеличении температуры заметно возрастает потребление кислорода, что способствует формированию анаэробных микрозон в почве и повышает активность денитрифицирующих бактерий (Степанов и др., 1996).

Значительное влияние на процессы образования и поглощения N₂O в почвах оказывает их кислотность. Считается, что оптимальным для образования нитратов при нитрификации и сменяющей ее денитрификации являются значения pH 7,0-8,0 (Кудеяров, 1999). Подкисление вызывает быстрое снижение активности автотрофных нитрифицирующих бактерий, и процесс прекращается при pH $< 4,5$. Широко распространено мнение, что в кислых

почвах процесс протекает, главным образом, за счет деятельности гетеротрофных нитрификаторов (Granli, Vockman, 1994). Вместе с тем получены данные об автотрофных нитрификаторах, растущих при pH 4,0. Методом ингибиторного анализа установлено (Schalk, 2000), что даже в кислых болотных почвах вклад гетеротрофных нитрификаторов не превышает 8% общего количества нитратов, образующихся в результате автотрофной нитрификации (Умаров с соавт., 2007).

В отличие от автотрофных нитрификаторов, денитрифицирующие бактерии более устойчивы к низким значениям pH, хотя активность процесса заметно снижается. Наибольшее влияние кислая реакция среды, по-видимому, оказывает на соотношение N_2O/N_2 в продуктах денитрификации. При увеличении кислотности в первую очередь снижается активность редуктазы N_2O , что сопровождается ростом доли закиси азота в газообразных продуктах денитрификации (Костина с соавт., 1995). По данным некоторых авторов (Сорокин с соавт., 2001), при высоких значениях pH (9,0-10,0) накопления закиси азота не происходит, что является свидетельством высокой активности N_2O -редуктазы в этих условиях, хотя не исключаются и химические процессы связывания N_2O .

Влияние факторов внешней среды наиболее контрастно проявляется в присутствии минеральных соединений азота, стимулирующих процессы образования N_2O в почвах (Умаров с соавт., 2007). Установлено, что наиболее окисленные соединения азота (нитраты, нитриты) ингибируют или существенно замедляют процесс восстановления N_2O в N_2 , хотя существуют исключения для штаммов некоторых бактерий (Tiedje, 1988). Отмечена тесная корреляция между концентрацией нитратов в почве и увеличением соотношения N_2O/N_2 в продуктах денитрификации (Кудеяров, 1999).

Почвенное дыхание зависит от ряда биотических (содержания углерода и элементов питания) (Kuzyakov, 2000; Fontaine et al., 2007; Cheng, 2009) и абиотических (температура, влажность) факторов (Kirschbaum, 1995; Katterer, 1998; Davidson, 2000), следствием чего является его высокая динамичность

по сезону и в течение суток (Иванникова, Семенова, 1988; Ларионова, Розанова, 1993; Макаров, 1988). Температура и влажность почвы являются наиболее значимыми экологическими факторами, определяющими скорость деградации органического вещества и интенсивность выделения CO_2 из почв (Kovalenko et al., 1978; Swift et al., 1979; Ларионова и др., 1993; Иванникова, Семенова, 1988; Lomander et al., 1998; Максимов, 2007). Высокая положительная корреляция между скоростью выделения CO_2 и температурой почвы обнаруживается как в глобальном масштабе (Fung et al., 1987; Raich and Schlesinger, 1992; Kirschbaum, 2000; Raich et al., 2002), так и для почв отдельных экосистем и регионов (Lloyd and Taylor, 1994; Ялынская, 1999; Лопес де Гереню и др., 2001; Perrin et al., 2003; Tonon et al., 2006; и мн. др.) (цит. по Курганова, 2010).

При недостаточном увлажнении почвы выделение CO_2 из почвы уменьшается, и оно меньше реагирует на изменение температуры (Bosc et al., 2003; Qi Y., Xu M., 2001; Reichstein et al., 2002).

Lee J., Six J., King A.P., Van Kessel C., Rolston D.E. установлено, что величины и вариабельность потоков CO_2 и других парниковых газов в полевых условиях более тесно связаны с микробной активностью и обеспеченностью почвы лабильными источниками углерода и азота (С микробной биомассы, С взвешенного органического вещества, N-NO_3^-), чем с параметрами физических и химических свойств почвы, которые в свою очередь определяли изменчивость биологических свойств (Lee et al., 2006.).

Поскольку все перечисленные условия, влияющие на дыхание почвы, более или менее тесно связаны с широтой местности, количество CO_2 , которое выделяется при гетеротрофном дыхании почвы, также зависит от широты местности. На широте 2° в Бразилии из почвы выделяется около $36 \text{ т } \text{CO}_2 \text{ га}^{-1}$ (Malhi Y. et al., 1999), на широте 3° в Малайзии – $40 \text{ т } \text{CO}_2$ (Ito A., Oikawa T., 2002), а на широте 61° вблизи полюса холода Сибири около Якутска – $5.1 \text{ т } \text{CO}_2 \text{ га}^{-1}$ (Sprugel, 1990). В средних широтах, где большую роль играет водный режим почвы, интенсивность выделения CO_2 из почвы колеблется в широких

пределах – от 8 до 22 т га⁻¹ год⁻¹ (Hamilton et al, 2002; Irvine, Law, 2002).

Во влажных тропических лесах за год разлагается все органическое вещество, поступившее в почву и на ее поверхность, тогда как в умеренных широтах разложение детрита происходит медленнее, чем поступление, поэтому лесные почвы постепенно обогащаются углеродом.

Эмиссия CH₄ контролируется степенью обводненности, температурой, запасами органического вещества, характером растительности, процессами метаногенеза и метаноокисления (Torn, Chapin, 1993; Shannon, White, 1996; Sundh et al., 1994; Conrad, 1996). Несомненно, влияние этих факторов в различных экосистемах неодинаково. Недостаточность информации не позволяет пока остановиться на каком-либо механизме, контролирующем цикл CH₄ в наземных экосистемах и его поток в атмосферу (Sundh et al., 1994; Conrad, 1996; Rosswal et al., 1989).

Таким образом, почвенные микроорганизмы контролируют потоки углерода и азота в биосфере, осуществляя такие ключевые процессы, как деструкция и минерализация органического вещества почвы, иммобилизация азота, нитрификация, денитрификация и азотфиксация.

Рассмотрев общие звенья, слагающие глобальный цикл азота и отдельные звенья круговорота углерода, можно перейти к особенностям круговорота азота в лесных биогеоценозах.

1.4. Превращение соединений азота и углерода в лесных насаждениях

Изучение круговорота веществ в системе «почва – растение» в лесоводстве проводилось еще в конце XIX века, и в результате утвердилось мнение, что древесные породы мало нуждаются в дополнительном азоте. Основой для такого заключения послужили данные о небольшом содержании азота в ежегодном приросте древесных пород и возвращении значительного количества азотных соединений в почву с опадом. Только после принятия в 1950-1960-х годах Международной биологической программы (МБП) во многих странах развернулись обширные исследования круговорота органического вещества и элементов минерального питания в различных ценозах.

Под биологическим круговоротом понимается поступление элементов из почвы и атмосферы в живые организмы, биохимический синтез с образованием новых сложных соединений, и возвращение элементов в почву и атмосферу с ежегодным опадом части органического вещества или с полностью отмершими организмами, входящими в состав биогеоценоза. В ходе биологического круговорота осуществляется обогащение почвы перегноем, азотом и элементами минерального питания (Родин, Базилевич, 1965).

Обобщение исследований по круговороту веществ в различных биогеоценозах было сделано в работах Н. П. Ремезова, Л. Н. Быковой, К. М. Смирновой (1959) и Л. Е. Родина, Н. И. Базилевич (1965), а конкретно для таежной зоны - в 1971 г. (Родин, Базилевич, 1971). В большинстве работ имеются данные только по общей фитомассе, годичной продукции фитомассы и содержанию в ней углерода и азота.

При оценке круговорота углерода и азота в лесах широко используются такие показатели, как общая фитомасса и содержание в ней этих элементов, по величине которых судят о продуктивности биогеоценоза. Эти показатели колеблются в зависимости от возраста насаждения, состава древостоя и условий местопроизрастания. В целом в биогеоценозах содержание азота (живые органы растений, опад, подстилка, почва) составляет $1600-23000 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ (Работнов, 1980); в еловых лесах Швеции – $3020-23000$ (Тамм, 1975), Англии – 7500 (Ovington, 1965); в сосновых лесах Швеции – $1600-1800$ (Тамм, 1975) (цит. по Федорец, Бахмет, 2003).

Количество углерода и азота, выносимое ежегодно растениями на построение своего прироста, колеблется в широких пределах и зависит от возраста, состава и местопроизрастания.

Изучая круговорот органического вещества и азота, Н. П. Ремезов пришел к выводу, что лесная растительность не обедняет почву азотом, а, напротив, в лесной подстилке аккумулируются азот и некоторые другие элементы (Ремезов, 1956).

Доля участия различных частей растений в общем выносе азота из поч-

вы различна. Наиболее высокое содержание азота наблюдается в листьях деревьев и травах, меньше азота в хвое сосны и ели, еще меньше - в древесине. В листьях березы и осины содержится 2-2,5% азота, в хвое сосны и ели – 1,0-1,5%, в древесине – 0,1-0,2% азота (Федорец, Бахмет, 2003).

В круговороте азота в лесу принимает участие и травяно-кустарничковый ярус, содержание азота в надземной фитомассе которого колеблется от 2 до 4 кг·га⁻¹ (Паршевников, 1962; Казимиров и др., 1978). В живых органах растений обычно содержится не более 10% от общего содержания связанного азота в биогеоценозах. С опадом возвращается примерно одна треть общего количества азота, потребляемого растениями за период вегетации. По данным ряда авторов, в таежных лесах с опадом возвращается от 20 до 50 кг N в год (Паршевников, 1962; Казимиров и др., 1972).

Наряду с поступлением азота в лесные биогеоценозы, происходят и постоянные потери его из почвы: в результате вымывания водами и в газообразной форме вследствие жизнедеятельности некоторых групп микроорганизмов. Рядом авторов установлено, что потери с внутрпочвенным стоком, как правило, невелики (не более 4-5 кг N в год) (Най, Тинкер, 1980). Нитратный азот теряется в больших количествах, чем аммонийный.

С позиций системного подхода была построена серия концептуальных балансовых моделей обменных процессов ряда природных экосистем – травяных, лесных, пустынных (Ляпунов, Титлянова, 1971; Титлянова, Базилевич, 1975; Базилевич, 1976, 1981). Большинство лесных почв бедны элементами минерального питания и не обеспечивают ими в достаточной мере произрастающие на них насаждения. Балансовые модели круговорота азотных соединений в лесных биогеоценозах выявили напряженность азотного режима почв в северных условиях (Федорец, Бахмет, 2003).

В науке накоплен сравнительно большой фактический материал по формам азота в почве. Исследования, проведенные в различных регионах (Роговой, 1966; Арефьева, 1968; Забелло, 1968; Переверзев и др., 1970; Победов, Волчков, 1972; Вайчис, 1975; Кислых, 1975; Попова, 1983; Переверзев,

1985), показали, что независимо от географического района преобладающей фракцией азотного фонда лесных почв является негидролизующий азот, представленный устойчивыми органическими соединениями, недоступными для растений. Значительное внимание этому вопросу уделялось в Канаде, Германии, Скандинавских странах (Tamm, 1962, 1966, 1969; Hohne, Fiedler, 1967; Viro, 1967, 1972; Ovington, 1972; Ellert, Bettany, 1995).

Весомый вклад в изучение режима азотного питания лесных насаждений внесли исследования Н. П. Ремезова (1938, 1941), В. С. Шумакова (1948, 1958, 1974), W. Wittich (1958), А.Я.Орлова, С. П. Кошелькова (1971), Т. А. Работнова (1980), В. С. Победова (1981), В. N. Ellert, E. G. Gregorich (1996) и многих других (цит. по Федорец, Бахмет, 2003).

Круговорот азота в лесных биогеоценозах - сложный и многообразный процесс, в котором участвуют группы растений, различающиеся по циклам развития, химическому составу и требовательности к элементам питания. Взаимоотношения между растениями и почвой являются наиболее важным звеном. Почвы хвойных лесов бедны доступным для растений азотом, вследствие чего во многих случаях наблюдается слабое развитие хвойных пород (Ремезов, 1941; Шумаков, 1948; Орлов, Кошельков, 1971; Казимиров, Морозова, 1973; Морозова, Федорец, 1992; Федорец и др., 2000).

В лесных биогеоценозах (БГЦ) подстилка занимает особое место среди биогеоценологических горизонтов. Органическое вещество лесных подстилок как наиболее мобильный компонент наземного детрита играет важную роль в биологическом круговороте биофильных элементов (Добровольский, Никитин, 1990). Подстилки лесных почв наиболее плотно заселены микроорганизмами, чем нижележащие горизонты, и именно в них наиболее четко выражена сезонная динамика численности и биомассы различных групп почвенных микроорганизмов. Поэтому процессы трансформации и минерализации органического вещества интенсивнее всего протекают в подстилках, чем в минеральных горизонтах, более бедных, как по содержанию органического вещества, так и по составу и структуре почвенной микробиоты. Стратифика-

ция подстилки отражает этапы сукцессии, связанные с конвейерной переработкой растительного опада (Головченко и др., 1995).

В естественных БГЦ условия минерального питания растений сильно зависят от скорости минерализации растительного опада. В процессе минерализации высвобождаются зольные элементы и азот. Количество ежегодно поступающих в биологический круговорот, то есть потребляемых растениями, зольных элементов и азота определяется химическим составом растительного опада, количеством опада и скоростью его минерализации. Скорость минерализации органического вещества является одним из параметров, характеризующих биологический круговорот в БГЦ.

1.4.1. Влияние химического состава растительных остатков на скорость их разложения

Накоплен огромный фактический материал, иллюстрирующий зависимость скорости превращения растительного опада от его химического состава. В многочисленных работах по данному вопросу отмечается большая роль количественных соотношений между углеродом и азотом в растительных тканях (Harmsen, Schreven, 1955; Barrow, 1960; Pugh, 1974; Williams, Gray, 1974; Enwezor, 1976; Herman et al., 1977, и др.). Интенсивное разложение опада возможно только при определенном уровне содержания в нем азота (Pugh, 1974). Недостаток азота сильно ограничивает скорость минерализации, и она идет не до конца (Harmsen, Schreven, 1955). Если количество азота в разлагающихся остатках не превышает 1,5%, то накопления его минеральной формы в почве не происходит, так как весь освобождающийся в ходе минерализации азот связывается микроорганизмами (Аристовская, 1980).

Содержание азота в основном определяет питательную ценность органических остатков для сапрофагов: степень предпочтительности разных видов опада коррелирует у первичных разрушителей с содержанием азота (Стриганова, 1980).

Минерализация азота начинается при отношении C:N = 20, однако известно, что значение этой величины может меняться, в зависимости от харак-

тера химических соединений, входящих в состав растительных тканей. Высокое содержание легкоразлагаемых водорастворимых органических соединений благоприятствует быстрой минерализации растительного опада. Наличие большого количества лигнина, наоборот, замедляет этот процесс (Рунов, Соколов, 1956; Gulyas, 1968, и др.). Содержащиеся в тканях некоторых растений полифенолпротеиновые комплексы, импрегнирующие клетчатку, защищают ее от разложения микроорганизмами. Особенно много таких соединений в тканях вересковых и смолистых растений.

Ингибирующее действие на процессы распада оказывает также присутствие в растительных остатках бактерицидных веществ типа танинов, терпенов и смол, токсичных для целого ряда микроорганизмов. Важными факторами, влияющими на скорость разложения, оказываются также содержание в опаде элементов зольного питания и их качественный состав (Аристовская, 1980). Большую роль играет уровень содержания фосфора, минерализация которого становится возможной лишь при определенных отношениях С:Р. Это отношение должно быть меньше 112 (Enwezor, 1976), если оно находится в пределах 112-501, то происходит иммобилизация фосфора почвы. Наиболее благоприятные условия для процессов разложения создаются при соотношении $C:N:S:P = 100:8:1:1.2$.

Существенным фактором, оказывающим влияние на интенсивность деградации, является содержание оснований. Растительные остатки, богатые катионами, разлагаются значительно энергичнее, чем содержащие мало оснований (Аристовская, 1980).

Таким образом, высокое содержание легкоразлагаемых органических соединений азота, фосфора и оснований способствует интенсивной минерализации опада и быстрому развитию отдельных звеньев круговорота веществ в почве. Наличие устойчивых и бактерицидных веществ, а также бедность растительных остатков азотом и элементами минерального питания замедляют их переработку микроорганизмами.

1.4.2. Особенности круговорота соединений азота в экосистемах средней тайги

Одним из ведущих факторов, определяющих интенсивность биологического круговорота в лесных экосистемах Карелии, является температурный. В условиях короткого вегетационного периода и при низком содержании азота в опаде хвойных, растительные остатки разлагаются слабо и накапливаются в виде лесной подстилки. Особенно четко это наблюдается в перестойных сосновых насаждениях, где отношение C:N в подстилке составляет 23-27 и биологический круговорот можно характеризовать как замедленный (Федорец, 1993).

Запасы азота в сосновых и еловых биогеоценозах складываются из запасов их в фитомассе древостоя, растениях напочвенного покрова, лесных подстилках и минеральных горизонтах почв. Запасы азота в фитомассе древостоя определяются запасами и составом фитомассы и содержанием в ней азота, которые, в свою очередь, связаны с зональными особенностями произрастающих насаждений, лесообразующей породой, экологическими условиями, возрастом насаждений. Азот живой фитомассы насаждения составляет лишь около 10% от общего содержания его в биогеоценозе. Основная масса азотных соединений биогеоценозов сосредоточена в почве, а именно – в почвенном гумусе (Федорец, Бахмет, 2003).

В почвах климаксовых насаждений многие противоположно направленные процессы азотного цикла уравновешены: иммобилизация и деструкция белка почвенных микроорганизмов, гумификация и деструкция гумуса, аммонификация и образование лабильных форм органического азота. В более молодых (средневозрастных) насаждениях преобладают процессы иммобилизации азота микроорганизмами, процессы гумификации интенсивнее деструкции гумусовых соединений.

Важным показателем азотного фонда лесных почв является фракционный состав азотных соединений. Для почв хвойных и мелколиственных лесов

среднетаежной подзоны Карелии характерно высокое содержание негидролизуемого азота (85-97%) и бедность их минеральным (0,78...2,42%) и гидролизуемым (1,35...13,10%) азотом (Федорец, Бахмет, 2003; Мошкина, 2009).

Накопление в почве подвижных азотсодержащих соединений тесно связано с наличием общего азота, запасы которого определяются основными факторами почвообразования.

Для сходных по генезису почв характерны свои специфические особенности трансформации азотных соединений в зависимости от произрастающей на них растительности: в ельниках биологический круговорот азота интенсивнее, чем в сосняках, больше азота возвращается в почву с опадом, но запасы его в лесной подстилке ниже, так как активнее идет его переработка микроорганизмами (Федорец, Бахмет, 2003).

Вынос азота с грунтовыми водами в общем балансе невелик и составляет доли процента от запасов минерального азота в 50-сантиметровом слое почв. Вероятно, малый вынос минерального азота объясняется тем, что в лесных почвах бореальной и умеренной зон основной минеральной формой азота является аммонийная (Родин, Базилевич, 1965; Попова, 1983; Федорец, Бахмет, 2003; Разгулин, 2008, 2010). Аммоний слабо вымывается из почв, так как обменно поглощается почвенными коллоидами. Нитратный азот в лесных почвах средней тайги Карелии находится в незначительных количествах.

Возврат азота составляет существенную величину по отношению к выносу его из почвы на формирование текущего прироста. В высокопроизводительных насаждениях этот показатель достигает 82-84, в низкопроизводительных - 87,5-90,8%. Эти данные свидетельствуют об интенсивном круговороте азота в системе фитоценоз - почва и о значительном пополнении запаса почвенного азота за счет растительного опада (Федорец, Бахмет, 2003).

Биогенность почв и потенциальные возможности микрофлоры к деструкции опада в насаждениях среднетаежной подзоны возрастают в ряду: сосняк-ельник-березняк (Загуральская, 1993). Смена хвойных лесов мелколиственными значительно активизирует биогеохимический круговорот, при этом

заметно возрастает масса поступивших с опадом и скорость высвобождения из него зольных элементов (Германова, 2009).

В среднетаежной подзоне биогеоценозы характеризуются положительным балансом круговорота азота и высокой степенью замкнутости систем, что свидетельствует об устойчивости характера биологического круговорота азота.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

2. 1. Общая характеристика природно-географических условий района исследований, почв и растительности.

Климат. Климатические особенности Карелии обуславливаются близостью ее к Баренцеву и Белому морям и сильным влиянием Атлантического океана. Климат Карелии неоднороден в связи со значительной протяженностью территории с севера на юг (672 км) в пределах 66°41'- 60°39' с.ш. С запада на восток республика простирается в пределах 29°18'-37°57' в.д., наибольшая протяженность территории республики в этом направлении на широте г. Петрозаводска составляет около 420 км. Климат умеренно континентальный с продолжительной мягкой зимой и коротким прохладным летом, высокой относительной влажностью воздуха. Недостаток солнечной энергии возмещается теплом, приносимым воздушными массами с запада (Федорец и др., 2008) В формировании климата большую роль играют болота и озера, занимающие 1/3 часть площади республики. Они сглаживают суточный и сезонный ход температуры, увеличивают влажность воздуха и облачность. Карелия является самым облачным районом России. Количество пасмурных дней летом составляет 60-70%, зимой – 80%. Средняя январская температура на 10 °С выше, а июльская на 3 °С ниже, чем на той же широте к востоку от Карелии (Агроклиматические ресурсы..., 1974).

Относительная влажность воздуха во все сезоны очень высокая - ночью 90-100%, днем 60-80%, и только в отдельные засушливые периоды падает ниже. Значительная вытянутость территории с севера на юг, а также пересеченный рельеф обусловили климатическую неоднородность (выделяются четыре климатических района). Изменение климата с севера на юг характеризуется нарастанием положительных температур при одновременном увеличении осадков. Граница между северной и южной частями Карелии совпадает с границей между северной и средней подзонами лесов таежной зоны (63° с.ш.). В среднетаежной подзоне число дней со среднесуточной температурой

выше +5°C составляет 145-160, общая сумма положительных температур за этот период колеблется от 1700 до 1950 °С. Безморозный период длится от 100 до 130 дней. Годовое количество осадков составляет 550-600 мм, в том числе за период с устойчивой температурой выше +10°C 200-250 мм. Влияние Белого моря на климат Южной Карелии сравнительно невелико, но на юго-западе ее территория открыта воздействиям воздушных масс с Ладожского озера (Романов, 1961).

Самый длительный сезон года в Карелии – зима, от 150 дней на юге до 190 дней на севере. Устойчивый снежный покров устанавливается в ноябре, снег лежит до апреля-мая. Весна начинается со второй половины апреля. Температура повышается медленно, что приводит к затяжному снеготаянию и медленному прогреванию почвы. Лето довольно прохладное и дождливое, осень продолжается до ноября. В это время отмечается повышенная облачность, дожди приобретают затяжной характер. Вегетационный период длится 160 дней (Агроклиматические ресурсы..., 1974).

Рельеф. Рельеф Карелии холмисто-равнинный. Характеризуется значительной пересеченностью и сложностью строения. Основные его формы определились в дочетвертичное время. Тектонические и денудационные процессы, сочетающиеся с медленными колебательными движениями, привели к образованию крупных и мелких трещин, разломов и грабен. Многочисленные разломы определили черты современного рельефа. Основной чертой рельефа является выдержанность ориентировки крупных орографических форм в северо-северо-западном направлении, что обусловлено давними тектоническими и денудационными процессами. Денудационные равнины и отпрепарированные гряды широко представлены в Карелии. Последующее действие ледника выразилось в сглаживании выступающих вершин кристаллических гряд, углублении и расширении отрицательных элементов рельефа (ледниковое выпаживание), перераспределении и накоплении рыхлого материала. Это привело к частой смене сельг, высоких холмов узкими и неглубокими понижениями, что придает поверхности сильно пересеченный вид.

Северо-западная часть Карелии наиболее возвышенная, понижается к Белому морю, Онежскому и Ладожскому озерам. Отступление ледника привело к образованию моренных холмов, широко распространенных на всей территории Карелии. С деятельностью послеледниковых вод связано образование песчаных волнистых равнин, а на юге республики на местах древних озер образовались равнины, сложенные ленточными глинами (Бискэ, 1959).

Геологические условия и почвообразующие породы. Карелия находится в восточной части Балтийского щита и отличается от равнинной части России отсутствием мощных толщ осадочных пород. Восточная часть Балтийского щита - это преобразованная интенсивными дислокациями древняя складчатая страна. Преобладающая часть территории Карелии сложена протерозойскими породами, залегающими на размытом складчатом архейском основании. На юге протерозойские породы перекрываются более молодыми кембрийскими. Архейские породы представлены гранитами, гранито-гнейсами и кристаллическими сланцами. Среди протерозойских пород встречаются как осадочные (известняки, песчаники, глинистые сланцы), так и магматические и метаморфические (граниты, диабазы, кварциты, мрамор и пр.) (Кратц, 1963; Геология Карелии, 1987).

В основном коренные породы покрыты толщей четвертичных отложений мощностью от нескольких сантиметров до 150 м, часто встречаются их выходы на дневную поверхность. Отложения мезоплейстоцена на поверхность не выходят. К неоплейстоценовым отложениям относятся: межледниковые морские и озерные осадки, морена последнего оледенения и связанные с ней флювиогляциальные осадки. Верхняя морена покрывает межледниковые образования. Она образовалась в период последнего Валдайского оледенения (Герасимов, Марков, 1939). Голоценовые осадки представляют собой группы различных по литологии пород - от песков до ленточных глин. В Карелии к древнему и раннему голоцену относятся отложения приледниковых озер, занимающие пониженные участки рельефа. Аллювиальные и делювиальные отложения относятся к среднему и позднему голоцену.

Основными почвообразующими породами на территории Карелии являются четвертичные отложения. Однако в почвообразовании участвуют и коренные породы: из архейских пород - это гранитогнейсы и кристаллические сланцы, из протерозойских - диабазы, габбро-диабазы и шунгиты. Химизм четвертичных отложений в значительной степени зависит от минералогического состава коренных пород. Из четвертичных наносов преобладают моренные отложения Валдайского оледенения. Мощность ледниковых моренных наносов постепенно возрастает с северо-запада на юго-восток (Бискэ, 1959). По механическому составу это пески и супеси. В пределах северной части республики преобладает морена грубого, крупнозернистого песчаного состава, содержащая много валунов, в основном кислых пород (гранитов и гранитогнейсов). Содержание скелета в составе морены колеблется от 64% на севере до 30% на юге республики. Количество илистых частиц незначительно, что связано с заторможенностью процессов химического выветривания. Основными минералами песчаных фракций морены являются кварц и калиевые полевые шпаты. Мелкопылеватые и илистые частицы состоят из гидрослюд, биотита и рудных минералов. В южной части Карелии преобладает морена пылевато-супесчаного механического состава, отличающаяся более высоким содержанием илистых частиц (до 4,5%) и щелочных и щелочноземельных оснований. Основные минералы - это кварц и калиевые полевые шпаты, в иле помимо гидрослюд, кварца и полевых шпатов обнаружены глинистые минералы. В южной и особенно юго-восточной части Карелии довольно широкое распространение получила суглинистая морена. По минералогическому составу она близка к супесчаным отложениям (Четвертичные отложения..., 1993).

В тесной связи с моренными образованиями находятся водноледниковые наносы, слагающие озы, камы и зандровые равнины, чаще распространенные в южной части Карелии. Пески озов крупнозернистые или разнозернистые, иногда с включениями гравия. Пески камов и зандровых равнин более однородные, часто слоистые. Все они содержат, мало илистых

частиц (0,03 - 0,1%), характеризуются большой водопроницаемостью и низкой влагоемкостью. Они состоят из кварца, калиевых полевых шпатов, слюд, плагиоклаза, роговых обманок, илестые частицы состоят из гидрослюды и каолинита.

Из позднеледниковых отложений встречаются ленточные глины и суглинки, они приурочены к крупным депрессиям рельефа. Эти отложения содержат 30-40% пылеватых частиц и 10-20% ила. Пылеватые частицы ленточных глин состоят, главным образом, из кварца (40-50%) и мусковита, присутствует полевой шпат (10%) и другие минералы. Илестые частицы состоят на 60% из каолинита и на 25% из гидрослюды, присутствуют биотит, кварц, в незначительном количестве другие минералы (Марченко, 1962).

Из послеледниковых отложений наибольшее распространение имеют торфа, занимающие 20% территории республики. Все торфяники молодые, не выходят за пределы суббореального периода. Большинство их образовалось вследствие зарастания водоемов. Характеризуются они низкой зольностью, повышенной обводненностью и слабым разложением органической массы. Мощность торфяных залежей очень разнообразна, от 0,5 до 10 м и более, но преобладают торфа мощностью 1-2 м. Часто торфяные залежи неоднородны: нижние слои сложены низинными торфами, а сверху залегают верховые (Федорец, 2003; Почвы Карелии, 2008).

Растительность. Почти вся площадь Карелии покрыта лесами. Основными лесобразующими породами являются сосна (*Pinus sylvestris* L.), ель обыкновенная (*Picea abies*), ель сибирская (*Picea abovata* Ledeb.), ель финская (*Picea fennica* (Regel) Kom), береза (*Betula pubescens* Ehrh.), ольха (*Alnus incana* (L.) Moench.) и осина (*Populus tremula* L.).

Сосновые леса занимают 63% площади, еловые – 25,2, березовые – 10,1, осиновые и ольховые – 0,9% (Разнообразие биоты Карелии..., 2003). Большая часть флоры относится к бореальным видам - палеарктическим и европейским, как, например, ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt), кислица (*Oxalis*

acetosella L.), толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.), вереск (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) и др. Встречаются растения сибирской флоры: ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.). В северной части республики распространены представители сибирской флоры: голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), багульник (*Ledum palustre* L.), вороника (*Empetrum nigrum* L.), а в южной — растения широколиственных лесов: липа (*Tilia cordata* Mill.), сныть (*Aegopodium podagraria* L.), звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum* L.). Для всей подзоны характерна флористическая бедность (около 600 видов высших растений) (Раменская, 1958).

По характеру растительного покрова территория Карелии делится на северную и среднюю подзоны таежной зоны, граница между ними проходит около 63° с. ш. Северотаежные леса характеризуются низкорослостью древостоев, изреженностью полога и низкой производительностью (V—Va классы бонитета). В связи с широким распространением почв легкого механического состава преобладают сосновые древостой. Подзона средней тайги характеризуется более производительными лесами (III—IV классы бонитета). Здесь широко распространены еловые леса, общее число видов высшей растительности возрастает до 910.

На территории Карелии выделяют следующие группы типов леса: лишайниковые, зеленомошные, долгомошные, сфагновые (Яковлев, Воронова, 1959). Лишайниковые типы леса формируются в наиболее сухих местообитаниях - на скальных участках и песчаных отложениях, чаще всего это сосняки. В напочвенном покрове этих лесов господствуют лишайники *Cladonia alpestris* (L.) Rabh., *C. rangiferina*, *C. sylvatica* (L.) Rabh. Из кустарников распространены брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), толокнянка, вереск. Производительность этих лесов низкая, запасы древесины не превышают 100 м³·га⁻¹. Общая площадь этих типов леса среди сосняков около 12%, причем в северной тайге их в 2 раза больше, чем в средней.

Зеленомошные леса на территории Карелии занимают наибольшую площадь, среди сосновых - 66%, еловых - 71%. К ним относятся сосняки и ельники брусничные и черничные, ельники кисличные.

В северотаежной подзоне к этой группе относятся сосняки и ельники вересково-брусничные и воронично-черничные. Брусничные леса в этой группе имеют самую низкую производительность (IV-V классы бонитета). В напочвенном покрове обильно произрастает брусника, реже черника (*Vaccinium myrtillus* L.). Хорошо развит моховой покров из *Hylocomium splendens* Hedw., *Dicranum rugosum* Hedw. Черничные леса более производительны, древостой III класса бонитета с запасом древесины $300 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$. В напочвенном покрове господствует черника, появляются травы, моховой покров развит хорошо и состоит из *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* (Willd) Mitt. Леса кисличного типа в Карелии встречаются не часто. Они являются наиболее производительными насаждениями (I—II классы бонитета) с запасом древесины $400 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$. В наземном покрове меньше кустарничков и больше трав: кислица (*Oxalis acetosella*), майник (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), ландыш (*Convallaria majalis*), золотая розга (*Solidago virgaurea* L.). Моховой покров развит слабо. В северотаежной и среднетаежной подзонах площади сосняков брусничных и черничных примерно одинаковы, но кисличные на территории северной тайги отсутствуют.

В гидроморфных условиях распространены сосняки и ельники долгомошные, травяно- и осоково-сфагновые. Древостой низкобонитетные (V-Va класса) с запасом древесины около $100 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$. Кроме политриховых мхов (*Polytrichum strictum* Sm., *Polytrichum commune* Hedw.) и различных видов сфагнумов, здесь широко распространены багульник (*Ledum palustre* L.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), осоки (*Carex globularis* L., *C. lasiocarpa* Ehrh.), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.) и др. В гидроморфных проточных условиях произрастают высокопроизводительные ельники травяно-болотные (II-III классы бонитета). В травяном покрове встречаются таволга (*Filipendula struthiopteris* (L.)), осока пузырчатая (*Carex vesicaria* L.), калуж-

ница болотная (*Caltha palustris* L.) и др. Из мхов присутствует сфагнум, из зеленых мхов - *Pleurozium schreberi*. Гидроморфные типы лесов на территории среднетаежной подзоны распространены в меньшей степени, чем в северотаежной, по сравнению с лесами нормального увлажнения (Казимиров и др., 1971, 1977).

Почвы и почвенный покров. Природные особенности Карелии с ее умеренно холодным климатом и преобладанием почвообразующих пород легкого механического состава с близким подстиланием кристаллического фундамента и преобладанием хвойных лесов обусловили широкое распространение элювиально-иллювиального процесса почвообразования (Морозова, 1991).

По почвенному районированию Карелия относится к зоне подзолистых почв (Глазовская, 1973).

Почвенный покров Карелии образован макро- и мезосочетаниями почв, принадлежащих к подзолисто-буроземному, болотно-подзолисто-болотному типам. Формирование этих почв связано с воздействием умеренно холодного влажного климата и хвойных лесов на различные по химическому составу и физическим свойствам почвообразующие породы. Весной и осенью в почвах легкого механического состава водный режим – промывной, в почвах тяжелого механического состава легко создается временное или постоянное переувлажнение, что обуславливает развитие процесса глееобразования (Федорец и др, 2000).

Опад хвойных лесов беден зольными элементами. Отношение углерода к зольности в опаде сосновых лесов колеблется около 100, еловых – 60. Недостаток оснований, высокое содержание воско-мол и лигнинов тормозит активность микрофлоры и, в свою очередь, гумификацию и минерализацию опада. Запас подстилки на поверхности почвы в 30-50 раз превышает количество опада. Разложение и гумификация органических остатков сопровождаются вымыванием из них низкомолекулярных органических, гуминовых и фульвокислот. При богатстве почвообразующих пород железосодержащими

минералами эти кислоты связываются с железом и алюминием, выносятся вниз по профилю и выпадают в осадок, образуя иллювиальный Al-Fe-гумусовый горизонт. Органо-железистые и органо-алюминиевые комплексы в виде тонких пленок осаждаются на поверхности минеральных частиц, придавая им бурые тона различных оттенков. На породах, бедных основаниями и железосодержащими минералами, образуются почвы подзолистого типа, на породах, богатых основаниями и железосодержащими минералами – буроземы (Таргульян, 1971; Фирсова, Ржанникова, 1972; Kellog, Nygard, 1951 и др.). Морфологический профиль подзолистых почв часто изменяется на не-большом расстоянии, что связано с изменением количества растительных остатков, их зольностью и условиями разложения. На песках часто распространены языковатые подзолы. На сложных песках в почвенном профиле наблюдаются псевдофибры – железистые ржавые полосы (Федорец и др, 2000).

По всей изменчивости профиля подзолистых почв наблюдается общая закономерность – увеличение мощности почвенной толщи с севера на юг. При условии периодического переувлажнения на поверхности почвы формируется мощная лесная подстилка, продуцирующая большое количество органических кислот, мигрирующих вниз и способствующих формированию мощных подзолистых и иллювиальных горизонтов.

На породах суглинистого и глинистого механического состава формируются элювиально-поверхностно-глеевые почвы. Большая влагоемкость и низкая водопроницаемость таких пород способствует переувлажнению верхних горизонтов почв, особенно в весенний и осенний периоды (Федорец и др., 2000).

В Карелии на рыхлых четвертичных отложениях в автоморфных условиях распространены различные виды подзолистых почв (60,8%), на элювации основных пород или морене с большим участием этих пород - буроземы (0,9), на коренных породах – подбуры (0,8) или слаборазвитые почвы (1,3). В полугидроморфных условиях формируются различные виды болотно-подзолистых почв. Среди подзолистых и болотно-подзолистых почв преоб-

ладают песчаные и супесчаные разновидности, на долю почв суглинистого и глинистого состава приходится менее 6% площади. Из болотных почв наиболее распространены торфяные верховые (10,8%), затем – переходные (8,2%). Площадь низинных торфяных почв не превышает 1% от общей земельной площади.

Резкой смены типов почв при продвижении с севера на юг не наблюдается, что связано с широким распространением почвообразующих пород легкого механического состава, общность физических и химических свойств которых (низкая влагоемкость, высокая водопроницаемость, бедность элементами минерального питания) перекрывает влияние изменения биоклиматических показателей (Почвы Карелии, 2008).

В почвенном покрове среднетаежной подзоны подзолистые почвы занимают 2/3 территории. Среди подзолистых почв наиболее распространены (33,3%) подзолы иллювиально-железистые и иллювиально-гумусово-железистые (табл. 2.1.). На долю иллювиально-железисто-гумусовых и иллювиально-гумусовых приходится около 5% площади.

Таблица 2.1.

Распространение различных подтипов и родов подзолистых почв в среднетаежной подзоне Карелии (по данным Федорев и др., 2000)

Почвы	Среднетаежная подзона	
	Тыс.га	%
Подзолы иллювиально-железистые и поверхностно-подзолистые почвы	729,8	12,3
Подзолы иллювиально-железистые и иллювиально-гумусово-железистые	1981,3	33,3
Подзолы иллювиально-железисто-гумусовые и иллювиально-гумусовые	292,9	4,9
Подзолистые вторично-дерновые суглинистые	209,4	5,4
Подзолистые поверхностно-глееватые суглинистые	-	-
Подзолы щебенчатые фрагментарные + подбуры	106,2	1,8

Продолжение табл. 2.1.

Подзолистые бывшие освоенные и видоизмененные	322,6	5,6
Подзолистые освоенные	124,0	2,1
Итого	3878,1	65,4

Среднетаежной подзоне, особенно ее южной части, свойственно широкое распространение кислых грубогумусных буроземов. Их формирование связано с богатством почвообразующих пород соединениями железа, кальция, магния. Для условия Карелии буроземы – азональные почвы. Для почв южной Карелии характерен гумусово-аккумулятивный процесс, который приводит к формированию подзолистых почв, а не подзолов, особенно на почвообразующих породах супесчаного и суглинистого механического состава. В связи с интенсивной вырубкой древостоев появилось большое количество вырубков, заселяющихся лиственными породами, с интенсивным травяным покровом, где развивается задернение, усиливающее накопление гумуса в верхних горизонтах почвы, поэтому количество подзолистых почв в почвенном покрове возросло.

В районах развития озово-камового рельефа на среднезернистых и крупнозернистых песках под сосняками беломошными формируются мало-мощные иллювиально-железистые подзолы. На озерно-ледниковых глинах и суглинках развиты подзолистые и дерново-подзолистые глееватые почвы. При ухудшении водного режима на этих породах формируются торфянисто-и перегнойно-торфянисто-глеевые почвы.

В денудационно-тектонических ландшафтах Заонежья и Приладожья распространены темноцветные почвы – подбуры и буроземы.

В целом, почвенный покров Карелии отличается очень сложным строением, мозаичностью и мелкоконтурностью, вызванной чрезвычайной расчлененностью рельефа и частой сменой почвообразующих пород.

2. 2. Общая характеристика объектов исследования

Исследования проводились в Республике Карелия на стационарных пробных площадях в государственном заповеднике «Кивач» и в районе п. Березовка Кондопожского района. Объектами исследования являлись наиболее распространенные на территории средней тайги Карелии лесные почвы под хвойными и лиственными древостоями среднетаежной подзоны. 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, полнота 0.92. Береза находится в стадии отмирания. Подрост и подлесок отсутствуют или очень редки.

В напочвенном покрове доминирует черника (*Vaccinium myrtillus* L.) (35%), покрытие брусники (*V. vitis-idaea* L.) не превышает 1%. Остальные виды растений встречаются единично: костяника (*Rubus saxatilis* L.), марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.), вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), иван-чай (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Holub), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), двурядник сплюснутый (*Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub), щитовник (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs), гудайера ползучая (*Goodyera repens* (L.) R. Br.), можжевельник (*Juniperus communis* L.), луговик извилистый (*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), ожика (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), плаун (*Lycopodium annotinum* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.), грушанка (*Pyrola chlorantha* Sw.), золотарник (*Solidago virgaurea* L.), седмичник (*Trientalis europaea* L.) (Разнообразие почв и биоразнообразие..., 2006).



Почва – *подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный* на двухчленных озерно-ледниковых отложениях.

Морфологическое строение профиля:

A₀ 0-3(7) см. Лесная подстилка средней степени разложения, слоистая, обильно пронизана корнями, сложена остатками хвои, кустарничков, веток, корней; свежая, на границе перехода – угли.

A₂ 3(7)-10 см. Серого цвета, свежий, бесструктурный, песчаный. Среднезернистый, встречаются корни сосны, переход в следующий горизонт по неровной линии, в верхней части горизонта – угли, потечный гумус.

B_{hf} 10-27 см. Коричневато-бурого цвета среднезернистый песок, свежий, бесструктурный, встречаются угли, корни сосны различного диаметра, переход в следующий горизонт неровный.

B_f 27-43 см. Буровато-желтый среднезернистый песок, встречаются пятна темно-охристого цвета, корней много, переход в следующий горизонт по изменению цвета и сложению.

ПВ₃ 43-64 см. Коричневато-желтый легкий суглинок, более плотный, чем предыдущий горизонт, с включениями угля, влажный, корней немного, переход в следующий горизонт постепенный.

B₄ 64-90 см. Серовато-желтого цвета хорошо сортированный песок, среднезернистый, влажный, корней нет, переход постепенный.

BC 90-110 см. Светло-серый тонкозернистый песок, пятна более темного цвета, встречаются отдельные корни сосны, переход отчетливый по механическому составу.

C 110-160 см. Оливкового цвета с рыжими пятнами, песчаный, плотный, влажный.



II. Ельник черничный. Чистое еловое насаждение (10Е), возраст 120 лет, класс бонитета III.0, полнота 0.8.

В напочвенном покрове черника (*Vaccinium myrtillus* L.), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Bird.) Mitt.), гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G.), брусника (*V. vitis-idaea* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.)), гудайера ползучая (*Goodyera repens* (L.) R. Br.), ожика (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.), костяника (*Rubus saxatilis*), седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.) (Эколого-геохимические и биологические закономерности..., 2009).



Почва - *подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный* на двучленных водно-ледниковых отложениях.

Морфологическое строение профиля:

A₀ 0-2(3) см. Лесная подстилка, бурого цвета, слоистая, обильно пронизана корнями, сложена остатками хвои, кустарничков, веток, корней; свежая.

A₂ 2(3)–11(13) см. Серый, пылевато-песчаный, много корней, уплотнен, в верхней части затеки гумуса.

B_{hf} 11(13)–20 см. Рыжевато-бурый, встречаются камни, хрящ, пылевато-песчаный, уплотненный, много тонких корней, переход в следующий горизонт по цвету.

B_f 20-31(32) см. Рыжего цвета, пылевато-песчаный, хорошо сортирован, уплотнен, корней мало.



B₃ 31(32)-58 см. Сероватого цвета, плохо сортирован (хрящевато-песчаный), много камней различного размера и разной степени окатанности, уплотнен, переход в следующий горизонт по цвету и механическому составу.

D 58-72 см. Серого цвета, тяжелый суглинок, плотный, свежий, оструктурен.

III. Березняк злаково-разнотравный. Чистый березовый древостой. Единично встречается сосна, осина, ольха серая. (10Б,едС), возраст 60 лет, класс бонитета I^a.8, полнота 0.81. Подлесок – рябина, ольха серая (редко). Подрост представлен елью в возрасте 10-30 лет, 1-3 м высотой, около 200 шт/га.

Хорошо развит травяно-кустарничковый ярус, общее проективное покрытие 85%. Всего выявлено 49 видов сосудистых растений. Преобладает костяника (*Rubus saxatilis*) 35%, земляника (*Fragaria vesca*) 23%, вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea*) 20%. Встречаются ландыш майский (*Convallaria majalis*) 6%, щитовник иглистый (*Dryopteris carthusiana*) 5%, дудник лесной (*Angelica sylvestris*) 4%, бор развесистый (*Milium effusum*) 4%, мерингия трехнервная (*Moehringia trinervia*) 4%, герань лесная (*Geranium sylvaticum*) 3% (Разнообразие почв и биоразнообразие..., 2006).



Почва - подзолистая грунтово-глееватая супесчаная на суглинках, переходящих в ленточные глины.

Морфологическое строение профиля:

A₀ 0–2 см Рыхлая подстилка, слоистая, бурого цвета, состоит из листьев березы и опада разнотравья, много углей.

A₁A₂ 2–8 см Буровато-темно-серый, отбеленные зерна кварца, пылеватого-супесчаный, комковатый, пронизан корнями много углей. Переход в следующий горизонт неясный.

A₂ 8–12 см Выражен фрагментарно, в отдельных местах мощность больше, белесый с сероватыми пятнами, встречаются угли и темные пятна пирогенного происхождения. Пылеватая супесь, корней мало, свежий, бесструктурный. Переход в следующий горизонт ясный по цвету.

B_{hf} 12–19 см Бурого цвета, в верхней части с коричневатым оттенком, много мелких корней, уплотнен, бесструктурный, супесчано-пылеватый, переход в следующий горизонт по цвету и механическому составу.

B₂ 19–30 см Серовато-буроватый, окрашен неоднородно, мелкие железисто-гумусовые конкреции, среднесуглинистый, пылеватый, бесструктурный, уплотнен. Переход в следующий горизонт постепенный по изменению цвета и плотности.

B_{3g} 30–70 см Серый, с оливковым оттенком, плотный, есть стяжения железа и марганца, суглинистый, пылеватый, корней мало, свежий, глееватый. Переход в следующий горизонт ясный по цвету и механическому составу.

C_g 70–110 см Ленточное строение, ленты широкие, чередование темно-серых и палевых полос. Темно-серые – более тяжелого механического состава. Плотный глинистый, листовато(чешуйчато)-пластинчатый, пористый, свежий, глееватый.



2.3. Свойства исследуемых почв

Подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным. Профиль подзола иллювиально-гумусово-железистого под сосняком черничным носит анизотропный характер, а именно: отмечено наличие прослоек более тяжелого механического состава, залегающих на глубине около 40 см, имеющих мощность 10-20 см (табл. 2.2.). Они характеризуются повышенным содержанием илистых фракций, что не могло не сказаться на общих физико-химических свойствах этой почвы. Наличие прослоек объясняется формированием данных почв на двучленных отложениях: флювиогляциальные пески на глубине около 2 м подстилаются ленточными глинами (Эколого-геохимические и биологические закономерности..., 2009).

Содержание физической глины в нижней части профиля на глубине около 100 см составляет 9,3%, в прослойке, залегающей на глубине 43-64 см, - 21,7%. Почвы сосняка черничного в целом хорошо дренированы, т.к. имеют песчаный гранулометрический состав, но в то же время растения не испытывают недостатка влаги в наиболее засушливые периоды года в связи с наличием прослоек тяжелого гранулометрического состава и подстилания ленточными глинами.

Почва характеризуется высокой кислотностью, особенно это характерно для лесных подстилок и подзолистых горизонтов (табл. 2.3.). Вниз по профилю кислотность снижается, что характерно для подзолов в целом. Содержание углерода наибольшее в лесных подстилках, далее по профилю его накопление носит элювиально-иллювиальный характер. То же относится и к валовому содержанию азота. Профильное распределение суммы обменных оснований типично для подзолов: в лесной подстилке количество оснований довольно высокое, а с глубиной – резко снижается. Высоки показатели гидrolитической кислотности. В результате степень насыщенности основаниями в минеральных горизонтах в некоторых случаях равна нулю (Эколого-геохимические и биологические закономерности..., 2009).

Таблица 2.2.

Гранулометрический состав исследуемых почв

Горизонт	Глубина, см	Содержание фракций, % к абсолютно-сухой почве, размер частиц, мм						
		1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	< 0,001	< 0,01
<i>Сосняк черничный, почва подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный</i>								
A ₂	3(7)-10	59,7	21,5	12,8	1,4	1,5	2,6	5,5
B _{hf}	10-27	69,2	18,4	4,4	0,6	2,7	2,7	6,0
B _f	27-43	25,2	63,0	6,0	1,4	1,1	2,4	4,9
IIВ ₃	43-64	5,3	47,4	24,7	8,0	9,9	3,8	21,7
BC	64-110	0,8	54,9	34,3	1,4	1,8	6,1	9,3
C	110-160	1,0	59,6	32,9	2,1	1,6	2,2	5,9
<i>Ельник черничный, почва подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный</i>								
A ₂	2(3)-11	63,5	23,2	9,2	1,7	0,9	0,9	3,5
B _{hf}	11-20(34)	58,2	33,5	2,7	1,3	0,4	2,0	3,7
B _f	20(34)-31	58,0	32,9	3,8	0,8	0,5	1,5	2,8
B ₃	31-58	86,1	7,1	3,7	0,5	0,3	1,7	2,5
D	58-72	29,4	14,5	26,8	3,5	13,5	10,9	27,9
<i>Березняк злаково-разнотравный, почва подзолистая грунтово-глееватая супесчаная</i>								
A ₁ A ₂	2-8	41,5	28,7	10,6	7,5	5,0	5,0	17,5
A ₂	8-12	44,2	31,3	9,4	5,7	5,7	2,8	14,2
B ₁	12-19	40,7	29,9	10,4	7,8	6,1	2,8	16,7
B ₂	19-30	27,5	12,7	17,1	20,9	16,2	4,2	41,3
B ₃ g	30-70	13,5	9,0	28,2	26,9	17,6	3,7	48,2
C _g	70-110	3,7	0,0	34,6	32,7	18,8	8,7	60,2

*Разнообразие почв ..., 2006; Эколого-химические и биологические закономерности почвообразования..., 2009

Таблица 2.3.

Физико-химические свойства исследуемых почв

Горизонт	Глубина, см	pH H ₂ O	pH KCl	C	N	C:N	ГК	S	V, %	P ₂ O ₅	K ₂ O
				%			мг-экв./100г			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	51,5	26,2	33,7	40,0	100,0
A ₂	3(7)-10	4,3	3,3	0,80	0,084	9,5	5,7	1,0	14,9	1,0	1,7
B _{hf}	10-27	4,9	3,9	1,80	0,095	18,9	5,3	1,0	13,7	34,0	1,5
B _f	27-43	5,8	4,8	0,50	0,075	6,5	2,5	0,3	12,5	12,2	0,8
ПВ ₃	43-64	5,9	4,9	0,40	0,058	6,9	1,8	0,0	0,0	6,6	1,5
BC	64-110	5,7	4,7	0,40	0,032	12,5	16,0	0,9	3,6	16,8	2,1
C	110-160	5,4	4,4	0,30	0,010	30,0	1,8	5,8	76,3	41,0	2,4
<i>Ельник черничный, почва подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный</i>											
A ₀	0-2(3)	4,05	3,30	46,11	1,610	28,6	104,39	69,16	39,85	54,03	101,31
A ₂	2(3)-11	4,12	3,42	0,35	0,034	10,3	4,32	3,61	45,54	1,34	1,61
B _{hf}	11-20(34)	4,38	3,46	0,83	0,057	14,6	5,31	1,02	16,08	26,48	1,83
B _f	20(34)-31	4,75	4,27	-	-	-	2,41	0,0	0,0	11,40	1,22
B ₃	31-58	4,70	4,15	-	-	-	2,12	0,81	27,59	9,25	2,42
D	58-72	4,70	3,86	-	-	-	2,52	7,89	75,84	32,08	4,05
<i>Березняк злаково-разнотравный, почва подзолистая грунтово-глееватая супесчаная</i>											
A ₀	0-2	5,46	4,93	45,67	2,174	21,0	87,39	65,04	42,67	70,81	102,81
A ₁ A ₂	2-8	4,55	3,78	1,69	0,148	11,4	8,47	3,44	28,88	18,52	5,06
A ₂	8-12	4,45	3,69	0,53	0,03	17,7	4,68	0,0	0,0	6,74	1,81
B ₁	12-19	5,36	4,38	1,27	0,108	11,8	7,10	1,63	18,67	12,47	6,52
B ₂	19-30	5,15	4,29	0,46	0,034	13,5	2,11	0,0	0,0	12,16	4,44
B ₃ g	30-70	5,19	4,03	0,27	-	-	3,60	3,66	50,41	58,19	3,46

*Разнообразие почв ..., 2006; Эколого-химические и биологические закономерности почвообразования..., 2009

Иллювиально-гумусово-железистые подзолы относятся к почвам с промывным водным режимом, но периоды промывания кратковременны и наблюдаются в весенний и позднеосенний периоды. На водный режим данных почв влияет залегание на глубине 2 м ленточных глин, являющихся водоупором.

Песчаные почвы, образовавшиеся на флювиогляциальных отложениях, самые бедные по содержанию микроэлементов. Для подзолистых почв легкого механического состава в процессе почвообразования наблюдается тенденция элювиально-иллювиального распределения по профилю большинства микроэлементов. По валовому содержанию в лесных подстилках соединения микроэлементов располагаются в следующий ряд: железо > марганец > цинк > свинец > медь > хром > никель > кобальт > кадмий.

Преобладающая часть микроэлементов, содержащихся в почве, растениям недоступна. Так называемые подвижные соединения, т.е. доступные растениям, составляют только 10-25%, а иногда и около 1%. Одна из причин заключается в том, что значительная их часть входит в состав почвенных минералов, нередко входящих в состав песчаной фракции почвы. Такие минералы очень слабо подвергаются выветриванию, в связи с чем содержащиеся в них микроэлементы не переходят в доступную для растений форму (Эколого-геохимические и биологические закономерности..., 2009).

Содержание кальция, магния и железа в подзоле под сосняком значительно ниже, чем под ельником, что свидетельствует о большей степени разрушенности минералов почвы под ельником. Что касается основных микроэлементов, необходимых для питания растений, их количество в почвах сосняка и ельника близко. Кадмий и свинец накапливаются в лесных подстилках, играющих роль геохимических барьеров.

Данные валового химического состава почв показывают, что распределение кремнекислоты и полуторных оксидов дифференцировано по горизонтам. Подзолистый горизонт обеднен оксидами железа и алюминия и обога-

щен кремнием, в то время как в иллювиальных горизонтах содержится пониженное количество кремнекислоты и накапливаются железо и алюминий. В подзолистом горизонте почти полностью разрушены минералы, содержащие магний и марганец. Для магния характерно элювиально-иллювиальное распределение по профилю (Разнообразие почв ..., 2006). В лесных подстилках происходит биогенное накопление всех элементов, кроме кремния (табл. 2.4.).

Таблица 2.4.

Валовой химический состав подзола иллювиально-гумусово-железистого
песчаного, %

Горизонт	Глубина, см	SiO ₂	TiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	MnO	MgO	CaO
A ₀	0-3(7)	74,40	0,36	10,50	2,90	0,38	1,64	3,61
A ₂	3(7)-10	79,90	0,31	10,70	2,00	0,15	1,23	2,10
B _{hf}	10-27	74,40	0,33	13,40	3,20	0,24	1,66	3,05
B _f	27-43	75,80	0,24	11,70	3,00	0,34	1,36	2,80
ПВ ₃	43-64	75,16	0,28	11,56	3,00	0,15	1,11	1,96
BC	64-110	76,77	0,29	11,71	2,72	0,14	1,00	1,87
C	110-160	75,20	0,34	12,70	2,70	0,24	1,65	3,04

Подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным. В профиле подзола иллювиально-гумусово-железистого под ельником черничным прослоек более тяжелого механического состава в верхних генетических горизонтах не выявлено, несмотря на то, что почва сформировалась также на двучленных отложениях. На глубине 60 см изменяется гранулометрический состав - песок сменяется легким суглинком. Гранулометрический состав почвы в основном представлен песком: в верхней части профиля преобладают его крупные и средние фракции, в нижней части – мелкие. Распределение крупной пыли по профилю носит элювиально-иллювиальный характер, количественно увеличиваясь с глубиной (см. табл. 2.2.).

В подзоле иллювиально-гумусово-железистом под ельником черничным распределение по профилю физической глины и ила носит более равно-

мерный характер, чем в подзоле иллювиально-гумусово-железистом под сосняком черничным, однако содержание их повышается на глубине 60 см. В целом почва здесь хорошо дренирована, а утяжеление механического состава на глубине приводит к улучшению водного режима почв, что позволяет произрастать в данных условиях ельникам, более требовательным, чем сосняки к условиям увлажнения (Эколого-геохимические и биологические закономерности..., 2009).

Подзолистые почвы еловых лесов характеризуются высокой активной обменной и гидролитической кислотностью. Особенно она высока в лесных подстилках и подзолистых горизонтах. С глубиной кислотность резко снижается. Не является исключением из этого правила исследуемый нами подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный (см. табл. 2.3.). Наибольшие показатели гидролитической кислотности и суммы поглощенных оснований характерны для лесной подстилки. Для минеральных горизонтов характерна низкая степень насыщенности основаниями, кроме материнской породы, характеризующейся утяжеленным механическим составом.

Содержание углерода и азота в подзоле типично для иллювиально-гумусово-железистых подзолов легкого механического состава. Распределение по минеральной части профиля почвы углерода и азота носит элювиально-иллювиальный характер. Содержание углерода наибольшее в лесных подстилках. То же относится и к валовому содержанию азота. Количественные показатели содержания углерода и общего азота близки с подзолами иллювиально-гумусово-железистыми под сосняком черничным (см. табл. 2.3.).

Песчаные почвы, сформировавшиеся на флювиогляциальных отложениях, бедны микроэлементами. Количество их в почве определяется содержанием в почвообразующей породе, но в процессе почвообразования происходит перераспределение их по почвенному профилю. Железа в исследуемой почве накапливается больше других элементов. Накапливается оно в виде комплексных соединений с органическим веществом в иллювиальных гори-

зонтах, а также в богатой мелкодисперсными фракциями материнской породе. На втором месте по количеству в почве находится марганец, содержание других микроэлементов значительно ниже (Эколого-геохимические и биологические закономерности..., 2009).

Флювиогляциальные отложения, на которых развита почва, состоят из кислых пород. Содержание оксида кремния в них колеблется около 80%, на втором месте по количеству находится оксид алюминия – 8-11%. Таким образом, они составляют более 90% общего количества элементов (табл. 2.5.). На все остальные элементы приходится около 10%, из них больше всего содержится железа и натрия. Отличительной особенностью химического состава подзолов, сформировавшихся на флювиогляциальных отложениях, является преобладание щелочных элементов над щелочноземельными, и натрия над калием. Для данных почв характерны биогенная аккумуляция элементов органоидов в лесной подстилке и элювиально-иллювиальное распределение полуторных оксидов и щелочноземельных металлов по почвенному профилю. Распределение кремнекислоты по профилю свидетельствует о том, что в настоящий момент подзолообразованием охвачена верхняя часть профиля, которая характеризуется накоплением оксида кремния в подзолистом горизонте.

Таблица 2.5.

Валовой химический состав подзола иллювиально-гумусово-железистого пылевато-песчаного, %

Горизонт	Глубина, см	SiO ₂	TiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	MnO	MgO	CaO	Na ₂ O	K ₂ O	P ₂ O ₅
A ₂	2(3)-11	83,67	0,37	8,75	1,10	0,09	0,52	0,74	1,65	1,44	0,02
B _{hf}	11-20(34)	79,99	0,33	11,39	2,43	0,15	0,97	0,80	1,78	1,39	0,05
B _f	20(34)-31	75,76	0,45	11,89	3,44	0,08	1,35	1,36	1,85	1,42	0,09
B ₃	31-58	75,77	0,57	11,19	3,75	0,09	2,05	1,40	1,86	1,44	0,19

Подзолистые грунтово-глееватые почвы березняков развиваются на низких озерных и водно-ледниковых песчаных равнинах с близким уровнем залегания почвенно-грунтовых вод. Чаще всего они имеют обычный про-

филь, характерный для подзолистых почв, но отличаются наличием сизоватых пятен оглеения в нижней части профиля. Оглеенность почв вызвана застаиванием почвенно-грунтовых вод, связанным со слоистым сложением почвообразующих пород или их строением. Оглеение не оказывает влияния на формирование верхней части профиля. Лесная подстилка маломощная, хорошо разложившаяся.

Морфологическое строение подзолистой грунтово-глеевой почвы в березняке злаково-разнотравном довольно сложное, обусловленное частой сменой гранулометрического состава (см. табл. 2.2.). Верхняя часть профиля до глубины 19 см - представлена супесью с большим количеством среднего и мелкого песка (85%), далее до 70 см - далее до 70 см увеличивается содержание физической глины (48%), еще более увеличиваясь после 70 см (60%). Илистая фракция в значительной степени приурочена к обогащенному гумусом горизонту A1A2 (5%), имеет минимум в элювиальном горизонте (2,8%) и постепенно увеличивается к нижней части профиля (4-8%). Подобное строение профиля связано с двучленным строением почвообразующих пород в исследуемом районе (Федорец, Бахмет, 2003; Разнообразие почв и биоразнообразие ...,2006; Эколого-геохимические и биологические закономерности почвообразования ...,2009).

Таблица 2.6.

Валовой химический состав подзола иллювиально-гумусово-железистого пылевато-песчаного, %

Горизонт	Глубина, см	SiO ₂	TiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	MnO	MgO	CaO	Na ₂ O	K ₂ O	P ₂ O ₅
A0	0-2	78,36	0,32	10,15	1,73	0,36	0,89	2,47	2,83	2,37	0,33
A1A2	2-8	80,19	0,31	10,37	1,80	0,04	0,65	1,40	2,95	2,29	0,13
A2	8-12	81,19	0,26	9,82	1,41	0,02	0,61	1,22	3,01	2,28	0,04
Bhf	12-19	75,92	0,20	12,66	2,86	0,03	1,05	1,43	3,12	2,30	0,20
B2	19-30	73,19	0,47	12,97	3,56	0,04	2,05	1,59	3,17	2,62	0,06
B3g	30-70	71,49	0,66	13,42	4,09	0,07	2,22	2,01	3,17	2,60	0,11

Валовой химический анализ (табл. 2.6.) свидетельствует о наличии процесса подзолообразования, который выражается в накоплении оксидов кремния и выносе из подзолистых горизонтов оксидов железа и алюминия.

На данном участке заповедника "Кивач" ленточные глины, которые зачастую подстилают пески и супеси на волнистых песчаных озерно-ледниковых равнинах, не выходят на поверхность, но располагаются довольно близко к поверхности; на глубине 70 см.

Высокая кислотность почвы наблюдается по всему профилю (см. табл. 2.3.), наибольшая кислотность отмечена в горизонтах A_1A_2 и A_2 . Гидролитическая кислотность наибольшая в подстилке, затем резко - уменьшается в минеральных горизонтах. Наибольшие показатели суммы поглощенных оснований и степени насыщенности также приурочены к лесной подстилке. Подвижные соединения фосфора и калия, а также общих азота и углерода имеют четко выраженное элювиально-иллювиальное распределение по профилю. Подзолистые супесчаные почвы на ленточных глинах, под березовыми лесами характеризуются более высоким содержанием гумуса, чем подзолы, в минеральных горизонтах почвы и постепенным уменьшением содержания его с глубиной.

Запас лесной подстилки, по сравнению с подстилками в сосновых и еловых лесах, минимальный, здесь создаются наиболее благоприятные условия для разложения растительного опада (Казимиров с соавт., 1979).

В лесной подстилке березняка злаково-разнотравного отмечено наибольшее содержание фосфора и калия (см. табл. 2.3.), по сравнению с подстилками под сосняком и ельником. В подподстилочном горизонте содержание фосфора и калия и уровень рН снижаются по сравнению с подстилкой, но остаются наиболее высокими среди подподстилочных горизонтов исследуемых почв. Несмотря на то, что общее содержание углерода в лесной подстилке березняка злаково-разнотравного ниже, чем в лесных подстилках под исследуемыми хвойными древостоями, более высокое содержание общего азота приводит к сужению соотношения C:N - в лесной подстилке березняка оно составляет 21 (в подстилке сосняка и ельника 36 и 28.6, соответственно). Это свидетельствует о более интенсивном разложении органических остатков опада и подстилки.

2. 4. Методы исследования

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).

2.4.1. Методы определения биологической активности почв

Полевые методы определения биологической активности

Актуальная биологическая активность почвы изучалась в динамике: измерения проводили ежемесячно в течение вегетационного периода с мая по октябрь.

Интенсивность эмиссии CO_2 определяли методом эмиссионных камер (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991), что предусматривает измерение скорости накопления CO_2 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. Пробы воздуха переносили в пенициллиновые флаконы, предварительно заполненные насыщенным раствором соли. Отобранная газовая проба наполовину вытесняла заполняющий флакон раствор. После ввода пробы флаконы переворачивали вверх дном таким образом, чтобы остаток раствора во флаконе создавал водяной затвор. Избыток соли, содержащийся в растворе, не позволяет газу растворяться. Флаконы, заполненные отобранными газовыми пробами, транспортировали в лабораторию, где на газовом хроматографе определяли величины концентрации CO_2 в воздухе (c_0 , c_1 , c_2). Поток CO_2 из почвы в атмосферу рассчитывали по следующей формуле:

$$D' = -V / \tau \cdot s \cdot \ln [(c_1 - c_0) / (c_2 - c_1)],$$

$$F = D' \cdot (c_1 - c_0) / [1 - \exp(-D' \tau / H)],$$

где F – поток газа из почвы в атмосферу, D' – коэффициент диффузии газа в почве, τ – время экспозиции, c_0 – исходная концентрация газа, c_1 – концентрация газа в момент времени τ , c_2 – концентрация газа в момент времени 2τ , V – объем камеры, s – площадь камеры, H – высота камеры.

Коэффициент диффузии (D') позволяет рассчитать поток газа из почвы в атмосферу (F) с учетом поправки на нелинейность скорости накопления газа в изоляторе, что обусловлено процессом диффузного газообмена между изолированным объемом почвы и локальной припочвенной атмосферой (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991).

Определение *актуальной активности азотфиксации и денитрификации (по выделению N_2O) и эмиссию метана* определяли тем же способом (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991), но сразу после установки изолятора, в его внутренний объем через резиновую пробку вводили ацетилен (10% от объема камеры) (Yoshinari et al., 1977), блокирующий процесс денитрификации на стадии образования закиси азота (N_2O). 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). Время инкубации составляло 1 час.

Актуальную активность поглощения N_2O определяли также с использованием камер. В реакционную камеру постоянного объема (пластиковый цилиндр), врезанную в почву, вводится N_2O из расчета примерно 5% от объема камеры. Отбор проб газов из камеры для определения концентрации закиси азота осуществляется с интервалом 20 мин. после начала эксперимента. Затем в камеру вводится ацетилен (10% от объема) и после 15-20 минутного перерыва, необходимого для диффузии ацетилена в почву, возобновляется

отбор проб для измерения концентрации N_2O в этот период (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991).

Продуктивность азотфиксации в фитоценозах за вегетационный период в исследуемых фитоценозах рассчитывали, исходя из сезонной динамики азотфиксирующей активности почв по данным, полученным методом эмиссионных камер. Для этого средние значения активности азотфиксации умножали на число часов светового периода и количество дней между определениями, складывали и рассчитывали на $см^2$ с дальнейшим перерасчетом на 1 га (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991).

Определение потенциальной биологической активности почвы

Потенциальную биологическую активность почвы определяли в воздушно-сухих образцах почв. Для этого навеску почвы (1-5 г) помещали во флаконы объемом 15 мл. Увлажняли водой (60% от полной влагоемкости) и прединкубировали в течение 3-5 суток во влажной камере. Добавляли глюкозу в концентрации 2.5 мг/г почвы. Затем флаконы закрывали резиновыми пробками, фиксировали зажимами, вводили ацетилен ($1см^3$ – для измерения азотфиксации и денитрификации, образование CH_4), инкубировали в течение 24 часов при $28^{\circ}C$ и следили за динамикой накопления исследуемых газов в газовой фазе.

Определение потенциальной активности N_2O образования. Потенциальную активность денитрификации оценивали по скорости накопления закиси азота с использованием ацетилена как ингибитора редуктазы закиси азота (Yoshinari et al., 1977). Для этого навеску воздушно-сухой почвы массой 5г помещали в стеклянные флаконы (15мл), увлажняли дистиллированной водой и инкубировали при $28^{\circ}C$. Затем добавляли раствор глюкозы и нитратов (KNO_3) 0.4 мг/г, и флаконы герметично закрывали. Анаэробные условия, необходимые для процесса денитрификации, создавали путем вытеснения воздуха аргоном. Инкубацию проводили при $28^{\circ}C$ в течение 24 часов. Затем из газовой фазы каждого флакона шприцем отбирали пробы воз-

духа объемом 0.5мл. В отобранных газовых пробах измеряли концентрацию N_2O на газовом хроматографе с детектором по теплопроводности (Степанов, Лысак, 2002).

Определение потенциальной активности N_2O потребления. Потенциальную активность последней стадии денитрификации оценивали по скорости потребления закиси азота (Меняйло, 2006). Для этого навеску воздушно-сухой почвы массой 5г помещали в стеклянные флаконы (15мл), увлажняли дистиллированной водой и инкубировали при 28°C. Затем добавляли раствор глюкозы, флаконы закрывали резиновыми пробками, фиксировали зажимами, продували аргоном (для создания анаэробных условий, необходимых для процесса денитрификации). В газовую фазу вводили шприцем 0.5 мл N_2O в качестве конечного акцептора электронов. Пробы воздуха из газовой фазы каждого флакона отбирали шприцем объемом 0.5 мл (сразу после введения N_2O и через 24 ч инкубации) для анализа концентрации N_2O на газовом хроматографе. Измерение концентрации C_2H_4 и N_2O осуществляли методом газовой хроматографии (Степанов, Лысак, 2002).

Анализ C_2H_4 и метана вели на газовом хроматографе Chrom-41 с пламенно-ионизационным детектором. Длина колонки – 3,2 м, наполнитель – Spherosil, температура термостата 30°C, газ-носитель – аргон, расход аргона – 30 мл/мин, водорода – 20 мл/мин, кислорода – 10 мл/мин.

Анализ N_2O и CO_2 проводили на газовом хроматографе Московского опытного завода "Хроматограф" – модель 3700/4. Использовали колонки из нержавеющей стали диаметром 2 мм, длиной 3 м. Колонки были заполнены адсорбентом Полисорб-1. Температура катарометра 100°C, ток измерительных элементов 148 мА. Температура термостата 30°C, температура камеры впрыска 40°C, скорость потока газа-носителя (гелий) – 30 мл/мин. Пробы вводили медицинским шприцем, объем вводимой пробы составлял 0,5 см³.

Скорость образования газов рассчитывали на 1 г почвы, с учетом растворения газа в почвенном растворе и уменьшения его концентрации вследствие отбора газовых проб.

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.

Определение интенсивности процесса минерализации азота. Процесс минерализации органического азота (аммонифицирующая и нитрифицирующая способность почв) изучали методом компостирования почвы и измерения количества образовавшихся в ней нитратов и аммония. Образцы воздушно-сухой почвы массой 10 г помещали во флаконы, увлажняли до 60-80% от полевой влагоемкости и инкубировали при 28°C в течение 30 сут. Количество нитратов и аммония измерялось в исходной почве и на 10-ые, 20-ые и 30-ые сутки. За интенсивность аммонификации и нитрификации принималась разница в содержании нитратов и аммония в почве после компостирования и в исходных образцах. Содержание минеральных соединений азота (нитратного и аммонийного) определяли по общепринятым методикам: аммонийный азот - колориметрическим методом с реактивом Несслера, нитратный по Грандваль-Ляжу (метод с дисульфифеноловой кислотой) (Агрохимические методы исследования почв, 1975). Каждый вариант опыта закладывали в 3-кратной повторности.

2.4.2. Методы учета численности микроорганизмов

Общую численность микроорганизмов в исследуемых почвах определяли методом предельных разведений на жидкой питательной среде Rich (бактериальная) следующего состава (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991): пептон - 1 г, дрожжевой экстракт и гидролизат казеина - 1 г, глюкоза - 1 г, CaCO₃ - 5 г, дистиллированная вода – 0.5 л.

Численность *денитрификаторов* определяли методом предельных разведений на жидкой питательной среде с добавлением нитратов следующего состава (на литр дистиллированной воды): K_2HPO_4 - 1.6 г, KH_2PO_4 - 1 г, $MgSO_4$ - 0.3 г, $NaCl$ - 0.5 г, KNO_3 - 3 г, дрожжевой экстракт - 0.1 г, глюкоза - 10 г.

Численность *бактерий, способных фиксировать азот*, определяли методом предельных разведений на жидкой питательной среде без добавления нитратов (среда Эшби) следующего состава (на литр дистиллированной воды): глюкоза - 20 г, KH_2PO_4 - 0.2 г, $MgSO_4$ - 0.2 г, $NaCl$ - 0.2 г, K_2SO_4 - 0.1 г, $CaCO_3$ - 5.0 г

Численность *аммонификаторов* определяли методом предельных разведений на жидкой питательной среде (пептонная вода) следующего состава (на литр водопроводной воды): пептон - 10 г, $NaCl$ - 0.5 г.

Накопление NH_3 в среде устанавливали при помощи реактива Несслера. На предметное стекло помещали каплю исследуемой культуральной жидкости и вносили каплю реактива Несслера. При большом количестве NH_3 образуется коричневый или буроватый осадок, при небольшом - появляется оранжевая или желтая окраска.

Для выделения и учета *аммонийоокисляющих бактерий* (I фаза нитрификации) использовали среду Сориано и Уокера следующего состава (г/л): $(NH_4)_2SO_4$ - 0.5, KH_2PO_4 - 0.2, $CaCl_2 \cdot 2H_2O$ - 0.04, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ - 0.04, цитрат Fe - 0.0005 (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991).

2.4.3. Исследование состава микробного сообщества лесной подстилки

Газохроматографический - масс-спектрометрический (ГХ-МС) метод (метод ЖК-маркеров. Суть анализа состоит в прямом извлечении с помощью химической процедуры высших жирных кислот, альдегидов и стероидов из подлежащего исследованию образца, их разделения на хроматографе в капиллярной колонке высокого разрешения и анализа состава в динамическом

режиме на масс-спектрометре. Его результатом является определение концентрации микробных маркеров и последующая реконструкция состава и структуры микробного сообщества.

Методика анализа (Верховцева, Осипов, 2008). Из навесок исследуемого материала (0.2 г, точность до четвертого знака) экстрагируют липидные компоненты методом кислого метанолиза (КМ) в 0,4 мл 1М HCl в метаноле в течение одного часа при 80°C. На этой стадии происходит освобождение жирных кислот (ЖК) и альдегидов из сложных липидов. В результате получают ЖК в виде метиловых эфиров (МЭЖК) и альдегиды в виде диметилацеталей (ДМА). Далее эти компоненты экстрагируют, применяя 400 мкл гексана. Полученный экстракт высушивают при 80⁰ С и сухой остаток обрабатывают 20-ю мкл N,O-бис(триметилсилил)-трифторацетамида в течение 15 мин при 80°C для получения триметилсилильных эфиров окси-кислот, спиртов и стероидов. Далее 1-2 мкл полученной реакционной смеси разбавляют гексаном до 100 мкл и вводят для анализа в инжектор хромато-масс-спектрометра (далее ГХ-МС). Для количественных измерений в качестве внутреннего стандарта используют тридека-тридеканоеат.

Масс-фрагментография. Масс-спектрометр (Agilent Technology, США) работает в режиме периодического сканирования от восьми до пятнадцати ионов в пяти интервалах времени. Интервалы и ионы выбраны таким образом, чтобы селективно детектировать маркеры определяемых видов микроорганизмов. В том числе, для детектирования малых количеств микробных кислот с длиной углеродной цепи C10-C24 в спектрах ЖК использован интенсивный ион с отношением массы (m) к заряду (z) $m/z = 87$. Для детектирования β -оксикислот взят ион 175, для которых он специфичен и характеризуется достаточной интенсивностью в спектре. Общим для альдегидов выбран ион 75 – максимальный в их масс-спектре. В итоге, для селективного детектирования маркерных веществ микроорганизмов используют программу с накоплением сигналов более 30-и ионов. Площади пиков маркеров на масс-фрагментограммах интегрируют автоматически по специальной про-

грамме. Затем эти данные вводят в программу расчета, подготовленную в электронных таблицах EXCEL. Такой алгоритм детектирования масс-спектральных параметров пробы позволяет определять около двухсот известных ЖК, спиртов и стеролов микроорганизмов, что достаточно для выявления и количественного определения более 170 таксонов микроорганизмов на уровне рода, а иногда и вида.

Для количественного расчета используют данные калибровки по дейтерированной тридекановой кислоте и чистым культурам микроорганизмов (Верховцева, Осипов, 2008)

ГЛАВА 3 . РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Определение таких интегральных показателей биологической активности почв как азотфиксация, эмиссия углекислого газа, денитрификация непосредственно в лесу необходимо для оценки продуктивности фитоценоза, поскольку они отражают уровень функционального состояния лесного сообщества на данный момент времени. При многократных измерениях интенсивности этих процессов в течение года можно с достоверной точностью оценить масштабы поступления и пути дальнейшей трансформации азота в лесные экосистемы.

3.1. Гидротермические условия лет исследований

Прежде чем перейти к рассмотрению результатов наших исследований, следует кратко охарактеризовать метеорологические условия вегетационных периодов 2007-2008 г.г., поскольку интенсивность многих биохимических и биологических процессов в почве находится в тесной зависимости от гидротермических условий.

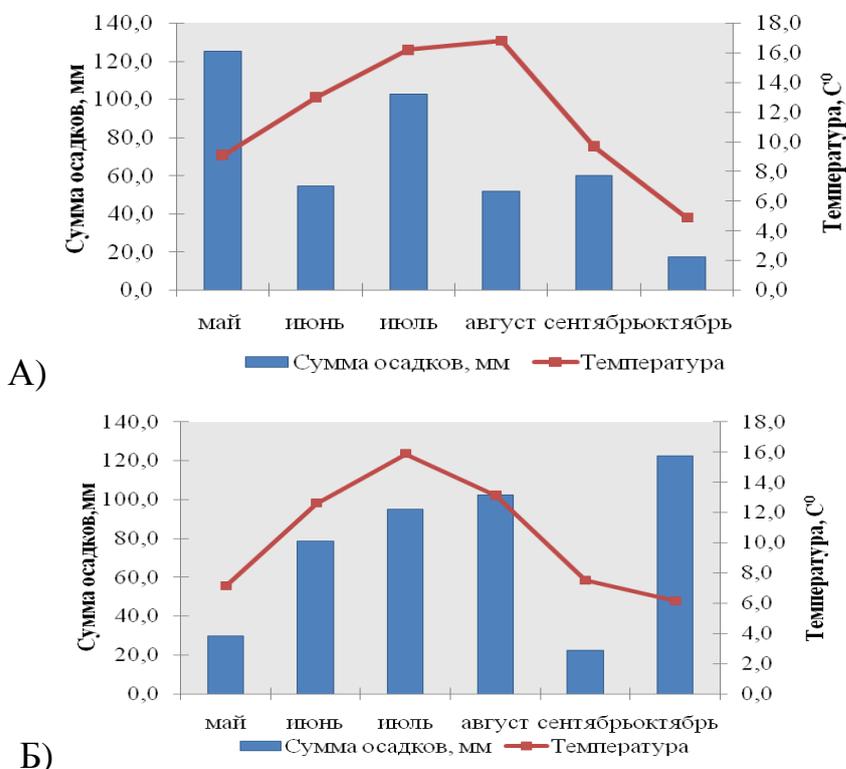


Рис. 3.1. Метеорологические условия вегетационных периодов 2007 (А) и 2008 (Б) гг.

Для общей характеристики климатических условий района исследований были использованы данные метеостанции заповедника «Кивач», которые представлены на рисунке 3.1.

Распределение осадков по месяцам в течение вегетационных периодов этих лет было различным. Так, в 2007 г. наибольшее количество осадков выпало в мае (125,1мм) и июле (102.7 мм), а в 2008 самыми дождливыми были летние месяцы (поступление осадков составило 78.4 - 102.2 мм) и октябрь (122.6 мм). Наиболее теплый месяц в течение вегетации 2007- август (16.8°C), а в 2008 более теплая погода приходилась на июль (15.9°C).

В течение всего периода наблюдений параллельно с отбором газовых проб проводилось измерение температуры верхних почвенных горизонтов термометрами, а также определение влажности почвы весовым методом. Данные измерений приводятся в таблице 3.1. и 3.2.

Таблица 3.1.

Гидротермические показатели исследуемых почв в 2007 г.: влажность (в весовых %) – в числителе, температура почвы (°C) – в знаменателе.

Почва, тип леса	Горизонт	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
Подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный, С. черничным	A0	<u>375.47</u> 0.8	<u>177.56</u> 11.0	<u>207.80</u> 14.5	<u>272.26</u> 16.0	<u>326.7</u> 12.6	<u>269.21</u> 15.5
	A2	<u>48.12</u> 0.5	<u>12.90</u> 10.0	<u>13.69</u> 12.5	<u>28.53</u> 14.5	<u>21.34</u> 11.4	<u>19.68</u> 11.0
	Bhf	<u>13.49</u> 0.3	<u>10.99</u> 10.0	<u>10.96</u> 12.0	<u>10.23</u> 14.0	<u>15.99</u> 11.0	<u>10.18</u> 11.0
Подзол иллювиально-гумусово-железистый пылеватопесчаный, Е. черничный	A0	<u>421.56</u> 1.6	<u>216.55</u> 10.5	<u>287.53</u> 17.0	<u>309.14</u> 15.0	<u>181.15</u> 11.0	<u>240.81</u> 11.0
	A2	<u>19.65</u> 1.5	<u>22.45</u> 10.0	<u>9.81</u> 12.5	<u>20.11</u> 14.5	<u>21.29</u> 10.5	<u>19.38</u> 10.0
	Bhf	<u>29.35</u> 1.3	<u>21.04</u> 9.0	<u>9.34</u> 11.5	<u>24.91</u> 14.0	<u>20.60</u> 10.0	<u>25.28</u> 10.0
Подзолистая грунтово-глееватая супесчаная, Б. злаково-разнотравным	A0	<u>389.60</u> 0.8	<u>222.62</u> 11.6	<u>195.76</u> 14.5	<u>312.89</u> 16.5	<u>143.63</u> 12.5	<u>218.76</u> 12.5
	A1A2	<u>25.57</u> 0.5	<u>32.81</u> 11.4	<u>20.00</u> 13.5	<u>21.32</u> 15.5	<u>38.76</u> 12.0	<u>32.02</u> 11.0
	A2	<u>21.65</u> 0.4	<u>23.85</u> 10.4	<u>14.33</u> 12.0	<u>10.92</u> 15.0	<u>20.86</u> 11.3	<u>15.14</u> 10.5

Таблица 3.2.

Гидротермические показатели исследуемых почв в 2008 г.: влажность (в весовых %) – в числителе, температура почвы (°С) – в знаменателе.

Почва, тип леса	Горизонт	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
Подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный, С. черничный	A0	<u>265.29</u>	<u>207.23</u>	<u>180.04</u>	<u>293.58</u>	<u>346.33</u>	<u>309.93</u>
		8.0	10.5	16.0	12.5	9.0	7.3
	A2	<u>22.10</u>	<u>12.61</u>	<u>10.24</u>	<u>13.08</u>	<u>15.44</u>	<u>12.91</u>
		5.5	7.5	15.0	11.5	9.5	7.5
	Bhf	<u>13.85</u>	<u>11.40</u>	<u>11.84</u>	<u>11.47</u>	<u>13.75</u>	<u>10.79</u>
		5.0	7.0	15.0	11.5	10.0	7.5
Подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный, Е. черничный	A0	<u>346.01</u>	<u>267.12</u>	<u>122.01</u>	<u>192.21</u>	<u>271.42</u>	<u>235.43</u>
		5.5	9.0	14.5	11.5	10.0	7.5
	A2	<u>26.42</u>	<u>10.48</u>	<u>9.60</u>	<u>9.82</u>	<u>13.72</u>	<u>11.40</u>
		4.3	6.5	13.0	11.5	10.0	7.1
	Bhf	<u>28.95</u>	<u>6.36</u>	<u>8.64</u>	<u>8.38</u>	<u>14.02</u>	<u>18.84</u>
		3.3	6.0	12.5	9.5	9.0	7.0
Подзолистая грунтово-глееватая супесчаная, Б. злаково-разнотравный	A0	<u>279.52</u>	<u>112.17</u>	<u>111.36</u>	<u>130.17</u>	<u>250.42</u>	<u>313.01</u>
		6.0	14.0	14.0	12.5	9.5	8.2
	A1A2	<u>41.36</u>	<u>62.28</u>	<u>36.44</u>	<u>37.89</u>	<u>13.37</u>	<u>11.70</u>
		3.0	8.0	13.0	12.0	9.5	8.0
	A2	<u>25.33</u>	<u>19.92</u>	<u>34.57</u>	<u>17.68</u>	<u>13.97</u>	<u>11.79</u>
		2.0	6.5	12.5	12.0	10.0	8.0

Влажность исследуемых почв значительно колебалась в зависимости от погодных условий. В 2007 году влажность лесной подстилки в сосняке черничном колебалась от 177.60 до 375.47 %, в ельнике черничном от 181.15 до 421.56 %, в березняке злаково-разнотравном от 143.63 до 389.60 %. В 2008 году, соответственно, 180.04 - 346.33%, 122.01 - 346.01 и 111.36 - 313.01 %.

Минеральные горизонты обладают незначительной водоудерживающей способностью и влажность их, по сравнению с лесными подстилками, низка. В сосняке черничном она составляет 10.18-48.12 %; в ельнике черничном 9.34-29.35%; в березняке злаково-разнотравном 10.92-32.81%. Показатели влажности для первого и второго года исследований были близкими.

Температура исследуемых почв колебалась в тесной зависимости от метеорологических условий, но эти колебания были не так значительны, как изменения влажности почв.

3.2. Протекание процесса фиксации азота в лесных почвах среднетаежных экосистем Карелии

3.2.1. Актуальная нитрогеназная активность

Определение актуальной нитрогеназной активности на протяжении периодов 2007-2008 гг. показало, что наибольших величин азотфиксирующая активность достигала в подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почве березняка злаково-разнотравного (рис. 3.2.). Скорость процесса в этой почве колебалась в пределах от 0.41 до 0.49 нг N₂/см² час. На втором месте по активности был подзол под ельником черничным. Наименьшая нитрогеназная активность отмечена в подзоле иллювиально-гумусово-железистом под сосняком черничным – 0.30 - 0.34 нг N₂/см² час.

Азотфиксация, как процесс очень энергоемкий, в значительной степени зависит от обеспеченности микроорганизмов органическим веществом, которое они получают либо с корневыми выделениями растений, либо при разложении опада и подстилки.

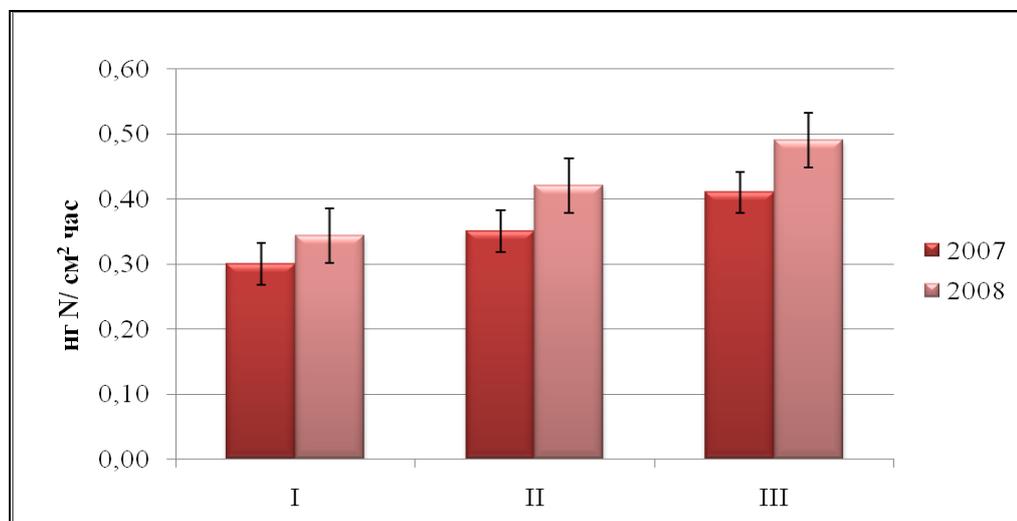


Рис. 3.2. Актуальная нитрогеназная активность почв в 2007 и 2008 гг.

- 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

В биогеоценозах важную роль в процессе азотфиксации играет опад лиственных древесных пород, богатый легкоподвижным органическим веществом (Егорова и др., 1987). В хвойных насаждениях структура микробоцено-

за подстилки в значительной степени обусловлена особенностями химического состава и строения хвои: наличием 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 труднообилизуемых соединений (Загуральская, 1993). Микробные сообщества почв березовых лесов развиваются в условиях постоянного притока доступных пищевых ресурсов из лиственного 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 лиственному опадению 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 (табл. 2.3.).

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 микроскопическими 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. Высокая кислотность почв ельников и сосняков является одним из факторов, приводящих к снижению в них численности бактериальной флоры и биологической активности этих почв. 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 подзолистой почве березняка злаково-разнотравного может положительно сказываться на активности азотфиксации в этой почве.

Наши данные в определенной мере согласуются с данными других авторов по активности азотфиксации под разными породами. Исследования Егоровой С.В., Калининской Т.А., Лавровой В.А. (1987) показали более высокую активность в лиственных лесах по сравнению с активностью в хвойных и приуроченность этого процесса к лесным подстилкам и к ризосфере растений, составляющих лесной биогеоценоз.

Опад хвойных пород минерализуется медленнее, чем лиственных, и активность азотфиксации при этом у них заметно ниже (Егорова, Петров-Спиридонов, 1987). Сравнение активности азотфиксации при разложении опада хвойных и лиственных древесных пород Егоровой С.В., Калининской Т.А. показало, что наиболее активно азотфиксация протекает при разложении опада лиственных пород – липы и березы, а наименьшая активность азотфиксации, практически нулевые значения, отмечена в опаде ельника (Егорова, Калининская, 1981).

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).

3.2.2. Сезонная динамика активности азотфиксации в почвах

Определение сезонной динамики активности азотфиксации проводили в течение двух различающихся между собой по погодным условиям вегетационных периодов (ежемесячно с мая по октябрь 2007 - 2008 гг.). Рядом исследователей (Кононков, Умаров, 1982; Петров-Спиридонов, 1985; Разгулин, 1995) отмечалась большая пространственная изменчивость активности азотфиксации в естественных условиях, что также наблюдалось в наших исследованиях. Однако если в момент определения азотфиксация была на высоком уровне, то она, как правило, была высокой на всех опытных площадках и, наоборот, при спаде ее активности она везде имела низкие показатели, что позволяет при рассмотрении динамики активности азотфиксации пользоваться средними значениями.

Изучение сезонной динамики активности процесса азотфиксации в почвах под разными фитоценозами показало, что нитрогеназная активность во всех почвах варьирует в течение периода вегетации: увеличивается к середине лета и постепенно снижается осенью. Максимум нитрогеназной активности во всех исследуемых почвах был зафиксирован 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. 3.3.). Такая тенденция характерна для всех сроков наблюдения.

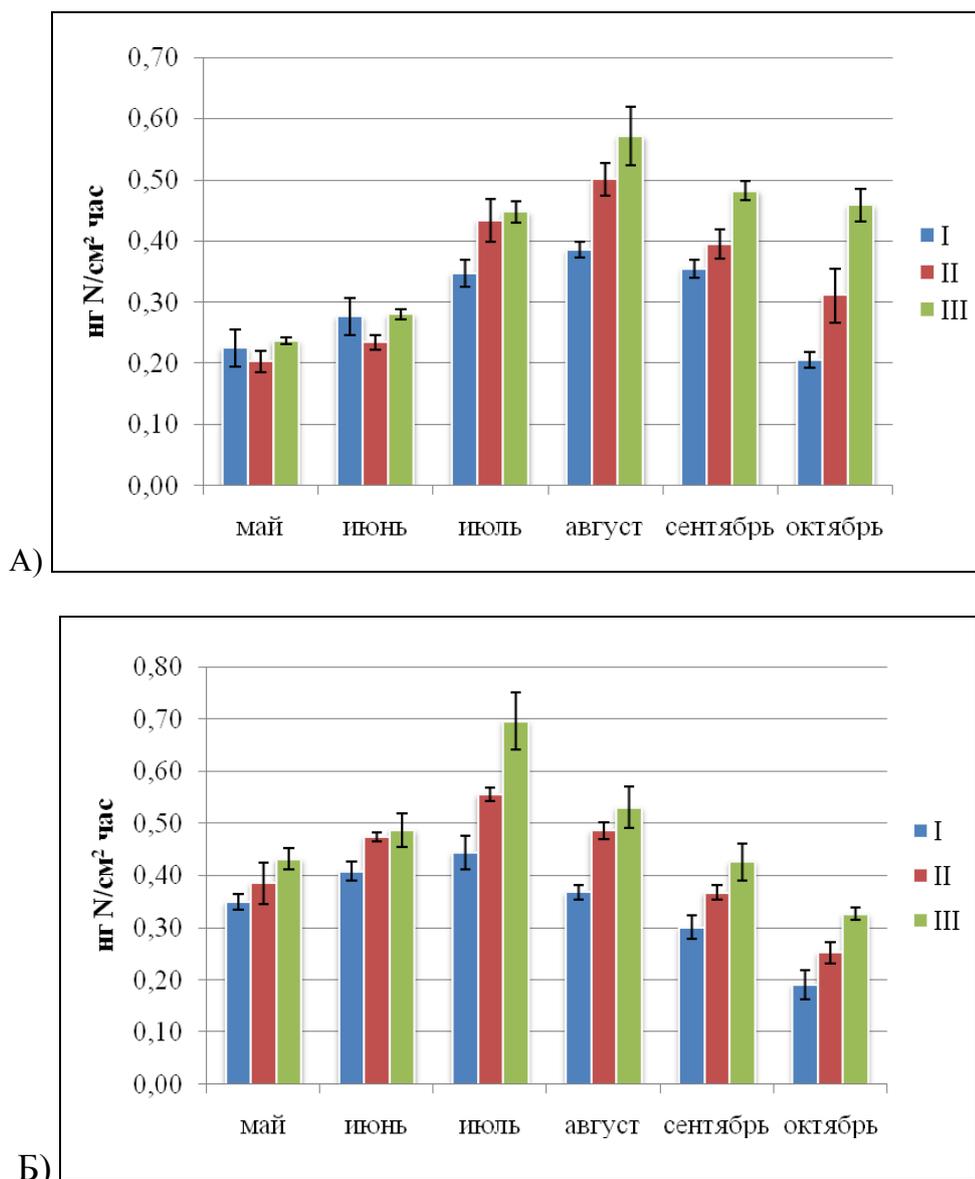


Рис. 3.3. Сезонная динамика азотфиксирующей активности почв в 2007 (А) и 2008 (Б) гг.

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

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. Известно, что в лиственных лесах имеются два максимума развития азотфиксаторов: один летом в почве во время максимального роста трав, другой осенью – приуроченный к опадению листьев и

началу образования подстилки (Егорова, Калининская, Лаврова, 1987). Возможно, это объясняет сохраняющуюся активность азотфиксации под березняком злаково-разнотравным в осенний период и связано с поступлением в почву энергетического субстрата в виде свежего опада листьев и трав, и разложением подстилки, содержащей легкодоступные соединения, которые могут быть использованы азотфиксирующими микроорганизмами.

Обеспеченность азотфиксирующих микроорганизмов энергетическим материалом, безусловно, имеет первостепенное значение для процесса азотфиксации. Однако в природных условиях это использование органических веществ может ограничиваться рядом других факторов, таких, как влажность почвы, ее температура, рН и др.

При сравнении метеоданных (рис. 3.1.) и динамики азотфиксирующей активности (рис. 3.3.) 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 (табл. 3.1., табл. 3.2.) и избыточном количестве осадков активность азотфиксации снижается.

Так, например, 2007 год отличался достаточно холодными и влажными весной и началом лета (май – июнь), поэтому в начале вегетационного сезона активность процесса азотфиксации была невелика. В наиболее теплом и менее влажном августе наблюдался самый высокий уровень азотфиксации. Интенсивность фиксации молекулярного азота в этом месяце в подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почве под березняком и подзоле иллювиально-гумусово-железистом под сосняком составила – $0.57 \text{ нг N/см}^2 \text{ час}$ и $0.39 \text{ нг N/см}^2 \text{ час}$ соответственно. В сентябре из-за низкой температуры азотфиксация заметно снизилась по сравнению с летом. В вегетационный период 2007 г. выявлена слабая обратная зависимость активности азотфиксации и влажности почв, но довольно тесная положительная корреляция между активностью

стью азотфиксации и температурой воздуха в сосняке и ельнике, и слабая – в березняке злаково-разнотравном (табл. 3.3.). Это, вероятно, обусловлено тем, что, несмотря на снижение температуры в осенний период, в подзолистой грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным азотфиксирующие микроорганизмы все еще сохраняли довольно высокую активность в период листопада.

Таблица 3.3.

Коэффициенты корреляции (r) активности азотфиксации (Аф) с характеристиками среды в течение вегетационных периодов

Тип леса, тип почвы	r ₁	r ₂	r ₃	r ₄
<i>2007 г.</i>				
С. черничный, подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный	0.78	0.04	0.52	-0.14
Е. черничный, подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный	0.58	-0.21	0.82	-0.23
Б. злаково-разнотравный, почва подзолистая супесчаная грунтово-глееватая	0.27	-0.50	0.82	-0.38
<i>2008 г.</i>				
С. черничный, подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный	0.85	-0.13	0.77	-0.78
Е. черничный, подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный	0.94	0.05	0.73	-0.54
Б. злаково-разнотравный, почва подзолистая супесчаная грунтово-глееватая	0.92	0.12	0.73	-0.81

r₁ – коэфф. корреляции между активностью Аф и температурой воздуха;

r₂ – коэфф. корреляции между активностью Аф и суммой осадков;

r₃ – коэфф. корреляции между активностью Аф и температурой почвы;

r₄ – коэфф. корреляции между активностью Аф и влажностью почвы;

Для 2008 года было характерно влажное лето, более теплая погода приходилась на июль месяц. Именно в этот период мы наблюдали максимум нитрогеназной активности. В подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почве под березняком скорость процесса составила 0.70 нг N/см² час, а в подзоле иллювиально-гумусово-железистом под ельником и сосняком – соответственно 0.56 и 0.44 нг N/см² час. Во второй половине лета активность азотфиксации в целом заметно снизилась. 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 ($r = -0.54-0.81$).

Во всех исследуемых типах леса азотфиксация в течение сезонов 2007-2008 гг. не коррелировала с суммой осадков.

Наши данные в определенной мере согласуются с результатами исследования С.М. Разгулина (1998), из которых следует, что в сезонной динамике азотфиксации максимумы процесса наиболее часто отмечаются весной и в первую половину лета и снижение активности в остальные периоды в березняках южной тайги. В чернично-сфагновом березняке в периоды вегетации наибольшие показатели азотфиксации обычно отмечались в мае и июне, а в некоторые годы – в сентябре и октябре.

По данным Ф.П. Кононкова и М.М. Умарова (Кононков, Умаров, 1982), а также А.А. Петрова-Спиридонова (1985), в березняках подзоны южной тайги значительное увеличение азотфиксации наблюдалось в период листопада. В работе С.М. Разгулина, в чернично-сфагновом березняке отмечалось незначительное увеличение нитрогеназной активности осенью, что также могло быть обусловлено листопадом, т.к. в сентябре и октябре температура почвы снизилась почти в два раза по сравнению с августом, а азотфиксация осталась на том же уровне (Разгулин, 1998).

По некоторым данным зарубежных исследователей в подстилках лиственных и хвойных лесов Швеции и Канады максимум нитрогеназной активности наблюдался в весенне-летний период (Cushon, Feller, 1989; Nohrstedt, 1988).

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.

3.2.3. Продуктивность азотфиксации за вегетационный период

Расчет годовой продукции азотфиксации можно проводить на основе значений активности за весенне-летне-осенний период, когда создаются наиболее благоприятные условия для почвенных микроорганизмов (Умаров, 1986). В зимнее время, при низкой температуре почвы, активность азотфиксации в природных условиях низкая.

Исходя из оценки динамики азотфиксирующей активности почв, была рассчитана продуктивность азотфиксации за вегетационный период под изучаемыми фитоценозами (табл.3.4.).

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 3.4.

Продуктивность азотфиксации за вегетационный период

Почва, тип леса	2007 год		2008 год	
	<i>мкг N/см² сезон</i>	<i>кг N/га сезон</i>	<i>мкг N/см² сезон</i>	<i>кг N/га сезон</i>
Подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный, С. черничный	0.92	0.09	0.99	0.10
Подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный, Е. черничный	1.03	0.10	1.22	0.12
Подзолистая грунтово-глееватая супесчаная, Б. 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 по-

ступление 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). По данным Л.М. Загуральской (1993) в результате микробиологической азотфиксации в почвы сосняков средней тайги Карелии попадало ежегодно от 3,2 до 3,9 кг/га азота. Продуктивность азотфиксации за 140 дней вегетационного периода в березняках южной тайги составила 0,24 кг N/ га по данным Лавровой В.А. (Лаврова, 1988), и 0.54 кг N/ га (Разгулин, 2002).

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.

3.3. Денитрифицирующая активность лесных почв Карелии

Денитрификация – последнее звено в «контролируемом» микроорганизмами биогеохимическом цикле азота, в котором связанный азот вновь превращается в атмосферный N₂. Как выяснилось в последние годы, при микробной денитрификации наряду с молекулярным азотом (N₂) в большом количестве образуется закись азота (N₂O), которая нередко является основным конечным продуктом процесса.

Поскольку почвенные микроорганизмы не только выполняют функцию главного генератора закиси азота в биосфере, но и участвуют в его восстановлении, масштабы эмиссии N₂O определяются соотношением этих процессов в почве. Соответственно, по разнице в их активности можно судить о

вкладе конкретных почв в атмосферный бюджет закиси азота. Поэтому оценку активности денитрификации обычно проводят одновременно двумя методами: 1) по образованию закиси азота в присутствии ацетилена (C_2H_2) - специфического ингибитора редуктазы закиси азота, блокирующего ее восстановление до молекулярного азота; 2) по скорости поглощения закиси азота (Умаров с соавт., 2007).

В ходе определения актуальной денитрифицирующей активности по эмиссии N_2O в почвах на протяжении вегетационных периодов 2007-2008 гг. под разными фитоценозами, не удалось обнаружить выделения N_2O денитрифицирующими бактериями, поскольку при использовании газового хроматографа с детектором по теплопроводности уровень образующейся закиси азота всегда оставался ниже порога чувствительности прибора. Такая низкая активность денитрификации характерна для северных лесных почв (Меняйло, Краснощеков, 2003). Вероятно, это обусловлено бедностью нитратами, вследствие очень низкой нитрифицирующей активности почв под естественными лесными насаждениями, и реакцией почвенного раствора. Оптимальными для образования нитратов при нитрификации и сменяющей ее денитрификации являются значения pH 7.0-8.0 (Кудеяров, 1999). Подкисление вызывает быстрое снижение активности автотрофных нитрифицирующих бактерий, и процесс прекращается при $pH < 4.5$. Такие результаты можно объяснить и тем, что исследуемые лесные почвы средней тайги являются автоморфными с промывным водным режимом, при котором почти исключается возможность переувлажнения верхних горизонтов, что обуславливает отсутствие или слабую выраженность процессов гидроморфизма, влияющих на активность процесса денитрификации.

Оценка интенсивности поглощения N_2O в процессе денитрификации почвами средней тайги показала, что микробное поглощение N_2O достаточно активно протекает во всех типах исследуемых почв (рис. 3.4). Однако, скорость поглощения N_2O в различных почвах неодинакова, так максимальная денитрифицирующая активность наблюдалась в подзолах под сосняком и

ельником (0.61 и 0.39 мкг N-N₂O/ см² час, соответственно), а минимальная - в подзолистой грунтово-глееватой почве березняка (0.15 мкг N-N₂O/ см² час).

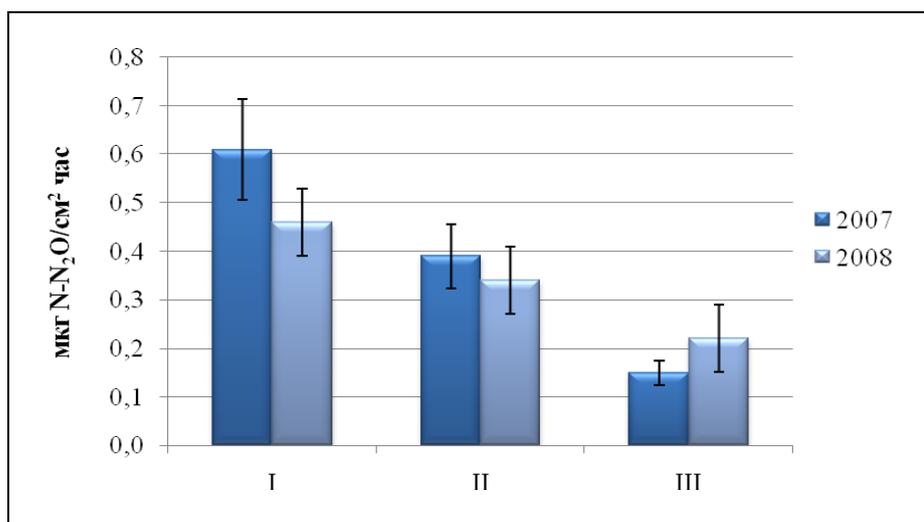


Рис. 3.4. Актуальная денитрифицирующая активность по поглощению N₂O в почвах в 2007 и 2008 гг.

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

Разная скорость поглощения N₂O 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 N₂O до N₂. Это позволяет рассматривать лесные экосистемы не только как сток углекислого газа, но, возможно, и как один из путей поглощения газообразных атмосферных окислов азота, в частности закиси азота.

В литературе описан эффект древесных пород на интенсивность образования и потребления N₂O. Меняйло О.В. показано, что почвы под лиственными породами имеют низкую активность потребления N₂O (в почве под березой ~ 4 мкг N-N₂O кг⁻¹ сут⁻¹) по сравнению с почвами под хвойными породами (в почве под елью и сосной, соответственно, ~ 6.5 и 7.5 мкг N-N₂O кг⁻¹ сут⁻¹), что приводит к более высоким скоростям общей эмиссии N₂O в лиственных лесах. По мнению автора различия в активностях между различными

лесными породами объясняются различиями в видовом составе денитрифицирующих бактерий в почве, на которой произрастают эти породы (Меняйло, 2006). Полученные нами данные в целом совпадают с оценками этих авторов по различию интенсивности денитрификации в почвах под разными фитоценозами.

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).

Таким образом, во всех исследованных почвах, скорость восстановления закиси азота превышала величину ее эмиссии. Из этого можно сделать вывод, лесные почвы среднетаежной подзоны Карелии следует считать не источником закиси азота, а стоком.

3.4. 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.

3.4.1. Потенциальная активность процесса азотфиксации в почвах

Оценка потенциальной активности азотфиксации показала (рис. 3.5.), 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 диатроффов в данных типах леса (рис. 3.17.).

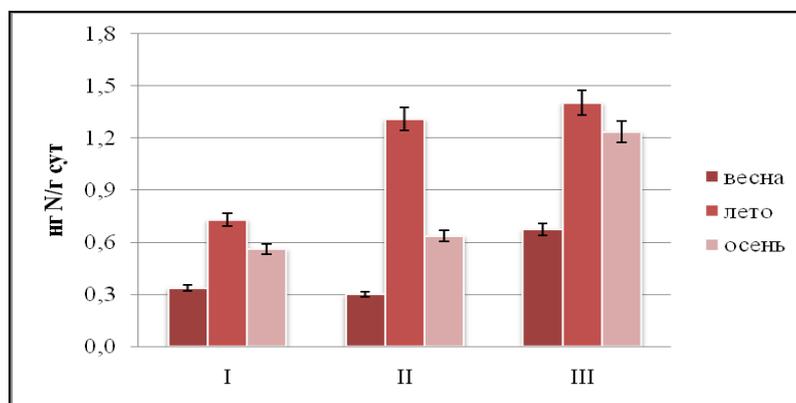


Рис. 3.5. Потенциальная азотфиксирующая активность почв

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. Возможно, это связано с поступлением в почву энергетического субстрата в виде свежего листового опада и

разлагающейся подстилки, содержащей легкодоступные соединения, которые могут быть использованы азотфиксирующими микроорганизмами.

Полученные результаты, в целом, не противоречат данным полевых оценок динамики нитрогеназной активности в исследованных почвах.

3.4.2. Потенциальная активность денитрификации в почвах

Потенциальная активность образования N_2O . Определение потенциальной активности денитрификации на протяжении сезонов “весна – лето – осень” 2007-2008 гг. (рис. 3.6.), выявило эмиссию N_2O только из подзолистой почвы березняка, что вероятно связано с концентрацией легкодоступного энергетического материала, минеральных соединений азота, а также различной биомассой и активностью денитрифицирующих микроорганизмов. Больше всего N_2O -выделяющих бактерий – 10^5 клеток на 1 г почвы – было обнаружено в почве под березняком, а в почвах под хвойными насаждениями – только 10^3 - 10^4 кл г⁻¹ (см. рис. 3.17).

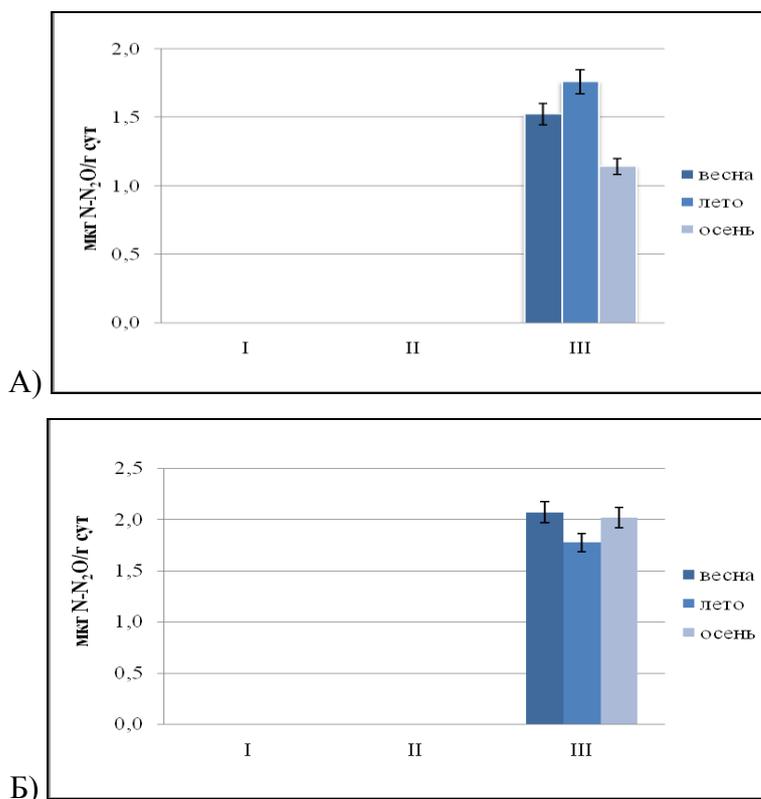
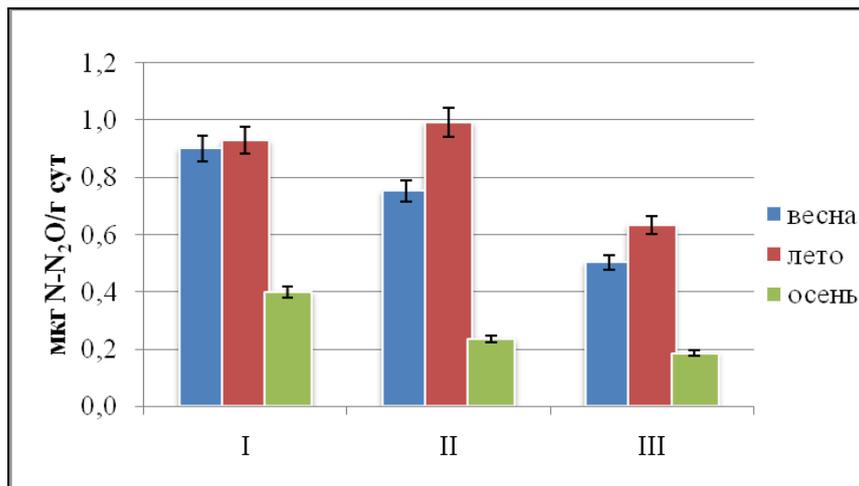


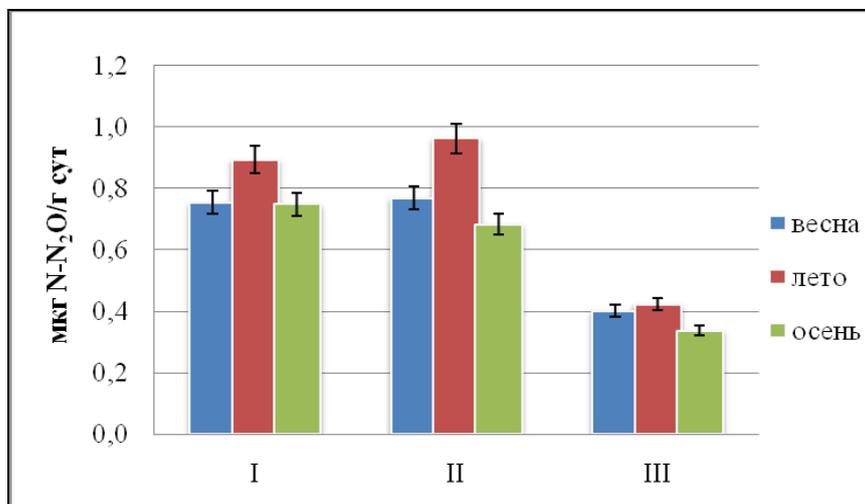
Рис. 3.6. Потенциальная активность выделения N_2O лесными почвами средней тайги Карелии: 2007 (А) и 2008 (Б) гг.

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

Потенциальная активность поглощения N_2O . В отличие от образования N_2O , низкая скорость потребления N_2O обнаружена в подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным во все сроки наблюдения. Эти данные подтверждают ранее приведенные результаты по актуальной активности поглощения N_2O (см. рис. 3.4.). Наибольшее поглощение N_2O также наблюдалось в почвах под хвойными породами (рис.3.7.).



А)



Б)

Рис. 3.7. 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

Соотношение активностей образования к поглощению N_2O . Эмиссия N_2O из почв зависит от соотношения скоростей выделения N_2O (в основном, денитрификацией) и потребления (N_2O -восстановления). Соотношение этих двух скоростей показывает соотношение N_2O/ N_2 в конечных продуктах денитрификации. Поскольку образования закиси азота из почв под сосняком и ельником нами не было обнаружено (ни в полевых, ни в лабораторных условиях), то соотношение активностей образования/поглощения N_2O для этих почв равно 0 (рис. 3.8). Для подзолистой почвы под березняком соотношение варьировало в пределах 2.8 - 6.1 в 2007г. и 4.2 - 6.0 в 2008 г. в зависимости от сезона отбора образцов.



Б)

Рис. 3.8. Соотношение потенциальных активностей потребления и образования N_2O в процессе денитрификации

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 целом, соотношение активностей образования и потребления N_2O показывает, под какими древесными породами при схожих экологических условиях следует ожидать большую эмиссию N_2O . В работе Меньяло О.В. показано большее соотношение этих активностей в почвах под лиственными породами леса по сравнению с хвойными. В данной работе соотношение варьировало от 0.3 до 3 в зависимости от породы, самые высокие значения соотношения были обнаружены под лиственными породами: осиной и березой. Этот показатель был значимо больше, чем под елью и сосной. Такие данные свидетельствуют о существенной роли древесных пород для соотношения конечных продуктов денитрификации (N_2O и N_2) даже в лабораторных условиях (Меньяло, 2006). Сделан вывод, что и в полевых условиях более высокую эмиссию N_2O можно ожидать в почвах под березой и осиной. Немецкие исследователи 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 лесообразующих пород.

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.

3.5. Интенсивность трансформации органического углерода в почвах

На следующем этапе работы была проведена оценка интенсивности трансформации органического вещества по эмиссии углекислого газа (CO_2) и метана (CH_4) и минерализации органического азота в лесных подстилках по накоплению нитратов и аммония.

Интенсивность потока CO_2 с поверхности почвы является одним из

важных показателей углеродного цикла наземных экосистем (Кайбияйнен и др., 1999; Мамаев, Молчанов, 2004; Пулы и потоки углерода..., 2007). По количеству CO_2 , выделяемой с поверхности почвы, можно судить о биологической активности почвы и интенсивности процессов разложения органического вещества (Смирнов, 1955; Ведрова, 1997), характеризовать биологическую активность почв (Смирнов, 1955; Мина, 1957) или продуктивность фитоценоза (Карпачевский, 1981). Чем мощнее развита корневая система растений и энергичнее деятельность микроорганизмов, т.е. чем биологически активнее почва, тем больше образуется в почве CO_2 . С другой стороны, чем выше продукция CO_2 , тем благоприятнее углеродное, азотное и зольное питание растений (Смирнов, 1955).

3.5.1. Дыхательная активность почв

Оценка величины эмиссии CO_2 , как показателя деструкционных процессов в аэробных условиях свидетельствует о том (рис. 3.9.), что наибольшая активность этого процесса отмечалась в подзолистой грунтово-глееватой супесчаной почве под березняком злаково-разнотравным (средняя величина эмиссии составила 61 и 80 $\text{мкг C-CO}_2/\text{см}^2$ час в 2007 и 2008г, соответственно), по сравнению с подзолами под хвойными древостоями. 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, обуславливающие медленное его разложение, слабое развитие травянистых растений под пологом хвойных (Егорова, Калининская, Лаврова, 1987).

В ряде работ (Смирнов, 1961; Шумаков, 1963; Орфанитский, 1963; Морозова и др, 1968) отмечается почвоулучшающая роль березы, которая не только создает своеобразный фитоклимат, но и воздействует на почву, интенсивно вовлекая в биологический круговорот органические элементы.

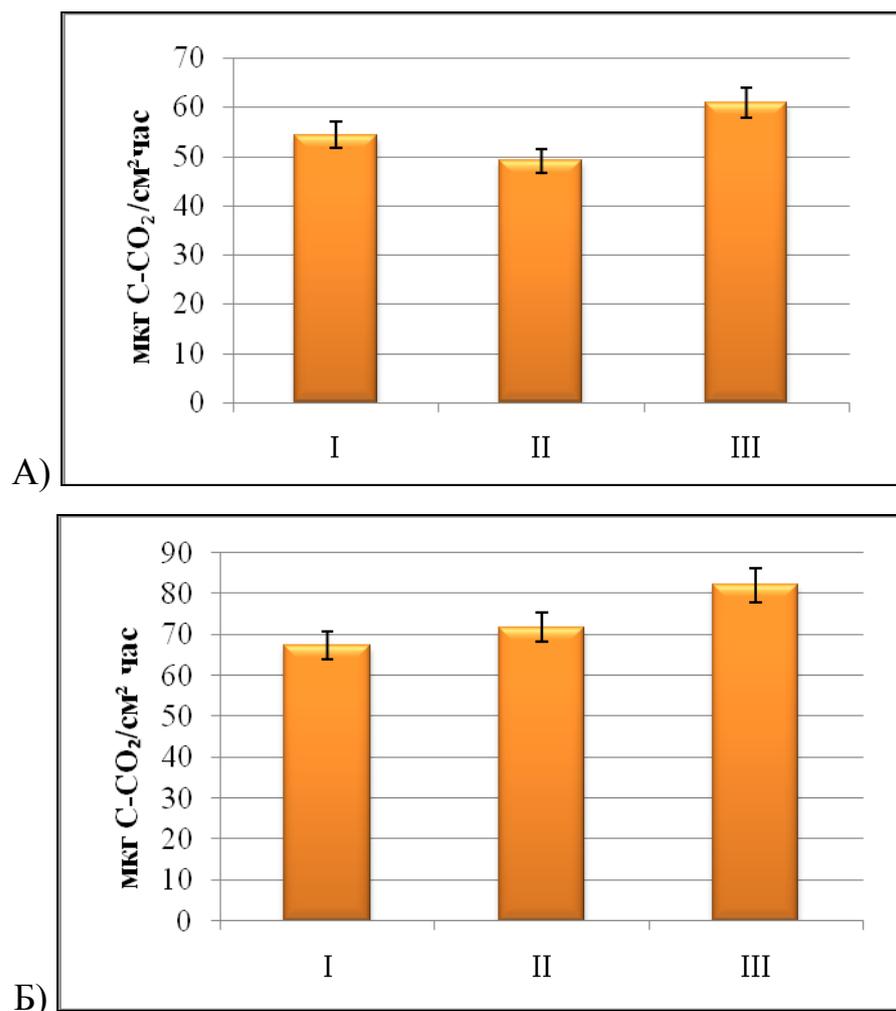


Рис. 3.9. Актуальная активность дыхания в исследуемых почвах (средняя величина эмиссии CO₂) в 2007 (А) и 2008 (Б) гг.

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

Своеобразие экологических условий для развития микроорганизмов в лесной зоне связано с недостатком тепла, в подзолистых почвах - с низкой насыщенностью почв основаниями и малой зольностью поступающего на почву субстрата (Германова, Медведева, 2006). Кислая реакция тормозит процессы разложения растительных остатков вследствие угнетения бактериальной микрофлоры и стимуляции развития грибов, тогда как насыщение почвы обменным кальцием усиливает эти процессы и полную минерализацию (Рассохина, 2012). Повышенное содержание веществ типа воскосмол, что характерно для органогенного горизонта почв региона исследования (Федорец, Бахмет, 2004), тормозит минерализацию растительных остатков и

приводит к накоплению больших количеств негидролизующих соединений в лесных подстилках – 40-70% (Морозова, 1978). Высокая кислотность почвы и широкое соотношение углерода и азота, явно недостаточное для быстрой минерализации поступающего опада, обеспечивают лишь его поверхностную деструкцию. В результате формируются грубогумусные лесные подстилки с низким уровнем минерализации и преобладанием процессов синтеза новообразованных органических веществ над их распадом (Загуральская, 1993). В сосняках (возраст 45 и 160 лет) опад представлен на 65-76% трудноразлагаемыми компонентами, доля которых в березняке составляет всего 10% (ветви березы) (Германова, 2000).

Существующая тесная взаимосвязь между типом леса и биологическим потенциалом почвы показана рядом исследователей (Загуральская, 1993; Федорец с соавт., 2000; Германова, Медведева, 2006; Загуральская, Медведева, 2006; Медведева, Германова, 2008), проводивших многолетние исследования структуры и функциональной активности в основных типах леса средней тайги Карелии. Установлено, что микробный пул лесных подстилок сосняков значительно беднее по сравнению с почвами еловых лесов (Федорец и др., 2000). Почвы сосновых насаждений характеризуются как бедные и очень бедные бактериями и актиномицетами и среднеобогатенные и богатые микроскопическими грибами. 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.

В лиственных лесах, по сравнению с хвойными, наблюдается расширение микробного разнообразия, фиксируемое показателями обилия микробного блока, его экологической и функциональной структурой. Функции микробного сообщества в лиственных экосистемах связаны не только с трансформацией растительного субстрата, но и гумусовых соединений.

Бактериальный блок представлен тремя трофическими группами, трансформирующими органические и минеральные соединения азота и обильно заселяющими подстилочный горизонт. Состав бациллярных форм, участвующих в разрушении крахмала, пектина, реутилизации микробной массы, по сравнению с хвойной формацией, пополняется за счет присутствия *Bacillus mycoides*. Почвы лиственных лесов обильно заселены целлюлозоразрушающими микроорганизмами, способными вызвать быструю деградацию целлюлозного субстрата (Загуральская, Медведева, 2006).

Таким образом, проведенные исследования и анализ литературных данных свидетельствует о меньшей биогенности почв и меньшей интенсивности процесса разложения органических остатков в хвойных лесах по сравнению с лиственными.

Определение потенциальной эмиссии CO₂ показало (рис. 3.10), что интенсивность дыхания микробной биомассы наибольшего значения достигала в подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным (191.3-228.5 мкг С-CO₂/г сут), что вероятно связано с общей численностью микроорганизмов, которая также достигала максимума в этой почве (см. рис. 3.10). В то время как в слое А" подстилки под сосняком черничным этот показатель варьировал в пределах 74.5-168.9 мкг С-CO₂/г сут.

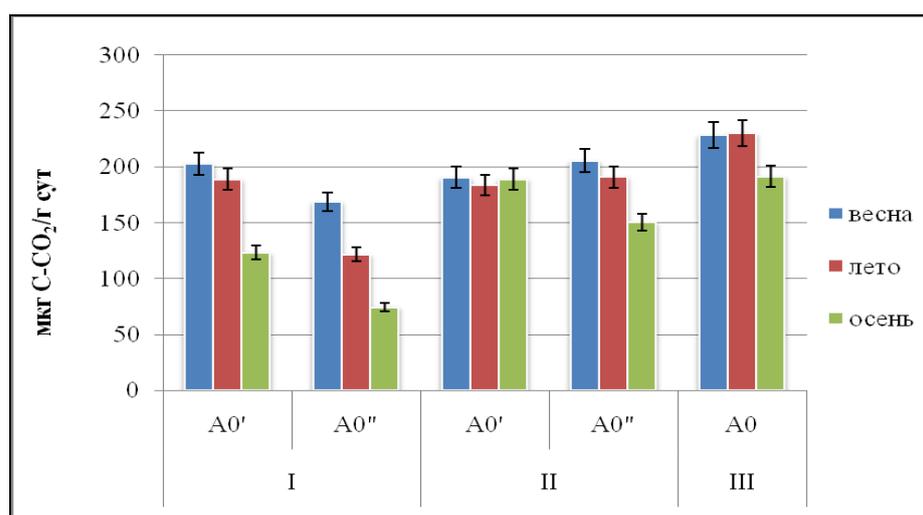


Рис. 3.10. Потенциальная эмиссия CO₂

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

3.5.2. Сезонная динамика интенсивности эмиссии CO₂ из почв

Оценку биологической активности почв по эмиссии CO₂ также проводили в течение вегетационного сезона с мая по октябрь в течение 2007 и 2008 гг. Согласно полученным данным, интенсивность «дыхания» лесных почв среднетаежной подзоны Карелии заметно менялась в течение периода исследований (рис. 3.11).

Минимальная активность «дыхания» приходилась на май-июнь месяцы в 2007 году. В мае нулевое значение эмиссии CO₂ во всех типах леса могло быть связано с выпадением большого количества осадков (рис. 3.1.) и переувлажнением почв (табл. 3.1.). В это время на почвенной поверхности происходит сильное забивание пор и капилляров с образованием водной пленки, что препятствует нормальному процессу диффузии CO₂ из почвы (Мамаев, Молчанов, 2004). Кроме того, экстремальные условия по увлажнению – частые и обильные осадки - блокируют минерализацию (Ведрова, 1997). Максимум активности эмиссии CO₂ для всех исследуемых почв приходился на август (составлял 81.1, 103.5 и 121.0 мкг С-CO₂/см² час для подзолов илювиально-гумусово-железистых сосняка и ельника, и подзолистой грунтово-глеевой почвы березняка злаково-разнотравного, соответственно). Максимальные значения эмиссии в этот период, возможно, обусловлены прогреванием и увлажнением почв, что создало благоприятные условия для деятельности почвенной микрофлоры и привело к усилению процессов минерализации растительных остатков и почвенного органического вещества. Наибольшее выделение CO₂ было характерно для подзолистой почвы под березняком злаково-разнотравным в течение всего периода наблюдений.

В 2008 сохранялась тенденция предыдущего года: начало вегетационного сезона характеризовалось одинаково низкой скоростью эмиссии двуокиси углерода, резкое увеличение количества выделяющейся CO₂ в июле, так же достигая наибольшего значения в подзолистой супесчаной грунтово-глеевой почве под березняком злаково-разнотравным (137.4 мкг С-CO₂/см² час), и последующее постепенное снижение к осени (рис. 3.11).

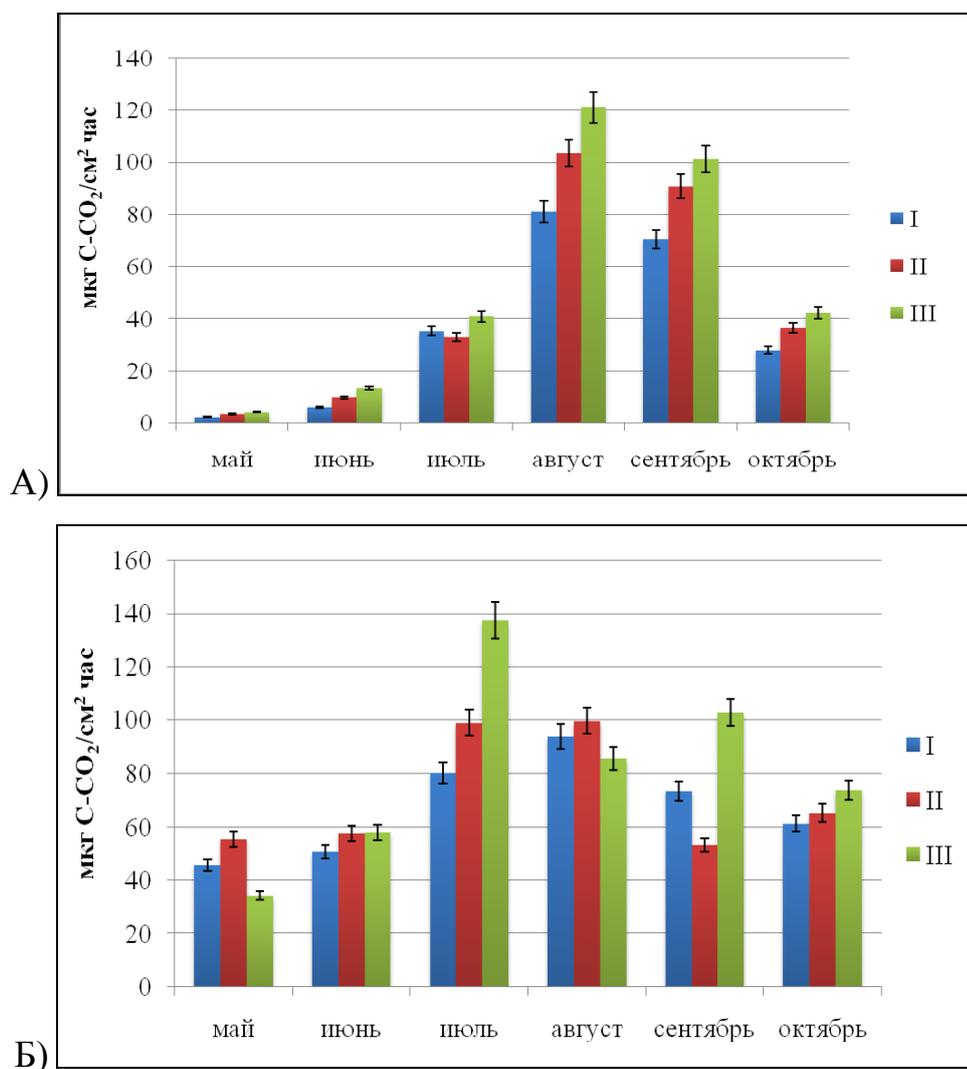


Рис. 3.11. Сезонная динамика интенсивности эмиссии CO₂ в почвах в 2007 (А) и 2008 (Б) гг.

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

Подобная тенденция сезонной динамики эмиссии CO₂ из почв лесных сообществ отмечалась Смирновым В. Н. (1955), Кобак К. И. (1988), для среднетаежных еловых сообществ Республики Коми – Машикой А. В. (2006) и Кузнецовым М. А. (2010), Осиповым А. Ф. (2013). В указанных работах отмечается, что изменения дыхания почвы связаны с особенностями гидротермического режима и интенсивностью биологических процессов в почве. Именно в период максимального развития биоты и накопления тепла в верхних слоях почвы (июль-начало августа), эмиссия CO₂ из почвы достигает своих наибольших значений.

Следует отметить, что в сентябре зафиксирован ещё один пик активности дыхания подзолистой почвы под березняком ($102.9 \text{ мкг С-СО}_2/\text{см}^2 \text{ час}$), что вероятно, обусловлено поступлением энергетического материала в почву в виде листовенного опада и его активная трансформация. Легкогидролизуемые органические соединения опада мобилизуют жизнедеятельность микрофлоры, результатом чего является всплеск интенсивности дыхания. Как правило, он наблюдается сразу же после поступления свежих порций растительного органического вещества и наиболее выражен, когда внесению опада предшествовал период с благоприятным для деятельности почвенной биоты соотношением тепла и влаги (Ведрова, 1997).

В течение вегетационного периода 2007-2008 гг. отмечается сходная с азотфиксацией динамика интенсивности эмиссии СО_2 во всех исследуемых почвах. Выявлена довольно тесная положительная корреляция между активностью азотфиксации и выделением СО_2 в исследуемых почвах, коэффициенты корреляции оказались равными 0.84 и 0.58 в 2007 и в 2008 годах, соответственно. Расчет корреляционных взаимосвязей показал, что интенсивность выделения СО_2 почвами и активность азотфиксации в течение вегетационного сезона зависит от активной деятельности почвенных микроорганизмов, участвующих в процессах трансформации органического вещества.

Количество СО_2 , выделяемое почвами, определяется различными факторами, как биологическими – стадией развития и темпом жизнедеятельности почвенной флоры и фауны, дыханием корней, так и климатическими – температурой, влажностью воздуха и почвы, количеством поступающих осадков, ветром и др. (Кобак, 1988; Макаров, 1988). Гидротермические условия являются наиболее значимыми экологическими факторами, определяющими скорость деструкции органического вещества и интенсивность выделения СО_2 из почв (Осипов, 2013).

Для оценки влияния температуры и влажности на величину дыхания лесных почв среднетаежной подзоны Карелии был проведен корреляционный анализ. Выявлена заметная положительная корреляция между интенсив-

ностью выделения CO_2 и температурой почвы ($r = 0.59-0.69$ в 2007г. и $r = 0.56-0.78$ в 2008г.), достоверной связи эмиссии CO_2 с влажностью почвы не обнаружено.

Курганова И.Н. и Кудеяров В.Н. отмечают, что связь эмиссии CO_2 с температурой почвы всегда положительная, особенно в северо и среднетаежной подзонах тайги ($r = 0.54-0.79$), тогда как с влажностью почвы эта связь менее тесная и может быть как положительной, так и отрицательной (Курганова, 2010; Курганова, Кудеяров, 1998). Машика А.В. приводит данные, подтверждающие тесную положительную связь между интенсивностью выделения углекислого газа с поверхности типичной подзолистой почвы средней тайги и ее температурой. Однако эта связь была менее тесная во влажный год. Им также отмечается тесная отрицательная связь эмиссии CO_2 с влажностью почвы, особенно подзолистого горизонта (Машика, 2006).

Сезонная изменчивость в продукции почвенной углекислоты может быть связана также с периодичностью роста корневой системы растений, и с неодинаковым ходом поглощения растениями в течение вегетации питательных веществ и оттока последних через корни в почву. Оба эти явления могут вызвать в соответствующие периоды оживление деятельности почвенных микроорганизмов, особенно в зоне ризосферы, и обусловить динамику биологической активности почвы (Смирнов, 1955).

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 CO_2 с поверхности почвы. В течение вегетационного сезона определяющую роль в изменениях скорости выделения CO_2 с поверхности подзолистых почв среднетаежной подзоны играет температура почвы.

Количество CO_2 , выделяющейся с поверхности изучавшихся почв, и динамика ее на протяжении вегетационного периода указывают на то, что подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-

разнотравным обладает большей биологической активностью на всем протяжении вегетационного периода.

Оценку биологической активности почв по количеству выделяющейся с поверхности почв CO_2 можно считать существенным дополнением к ряду исследований, проводимых при изучении биологии лесных почв, их продуктивности и оценке лесорастительных условий.

3.5.3. Эмиссия метана

Оценка деструкционной активности в анаэробных условиях по величине метанообразования показало, что исследуемые почвы находятся практически на одном уровне по активности выделения метана (рис. 3.12). 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.

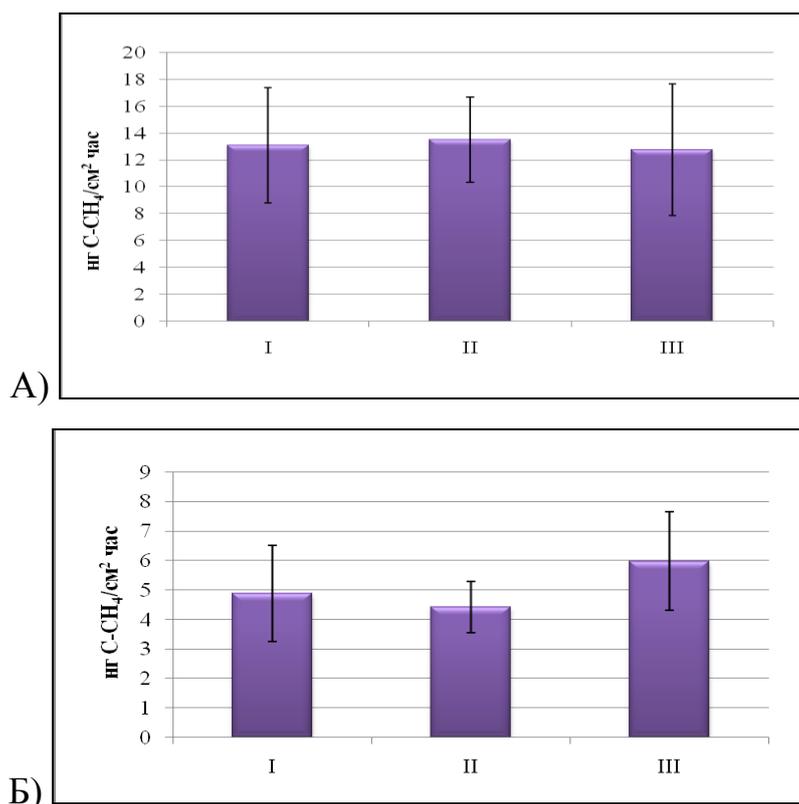


Рис 3.12. Актуальная активность метанообразования

- 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 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 С-СН₄/см² час.

Определение потенциальной активности образования метана в исследуемых почвах показало, что наибольшая величина процесса в весенних образцах наблюдалась в подзолистой грунтово-глееватой супесчаной почве под березняком злаково-разнотравным, где интенсивность выделения этого газа достигала 17.8 нг С-СН₄/г почвы в сутки (рис. 3.13.).

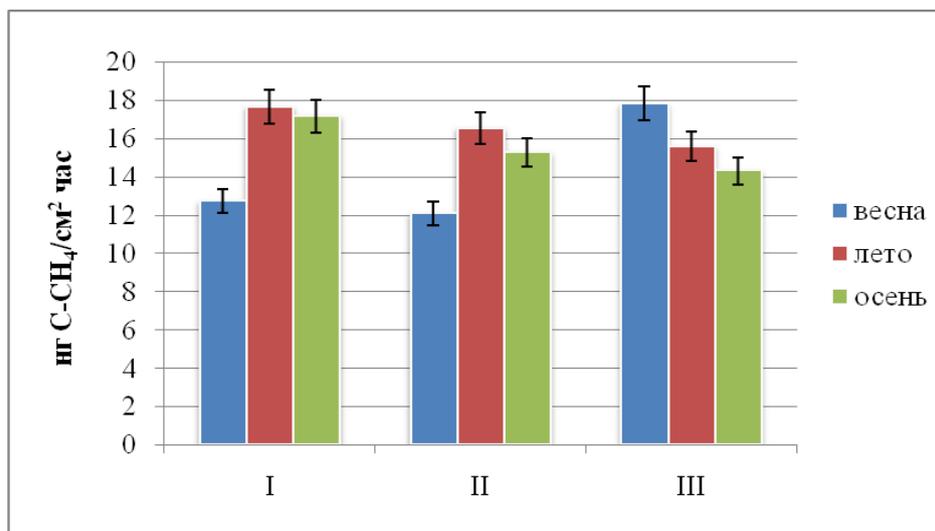


Рис. 3.13. Потенциальная активность метанообразования

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

Однако в летних и осенних образцах почв наибольшая потенциальная величина метанообразования была зафиксирована в лесной подстилке сосняка (17.6 и 17.2 нг С-СН₄/г в сутки, соответственно). В подзолистой грунтово-глееватой супесчаной почве под березняком происходит наименьшая эмиссия СН₄ в осенних образцах (1.30 и 1.19 нмоль/г в сутки, соответственно).

В целом, определение актуальной и потенциальной активности метанообразования показало, что этот процесс идет во всех исследуемых почвах, но с низкой активностью. Исследуемые лесные почвы средней тайги являются автоморфными с промывным водным режимом, не испытывающие застоя влаги в верхних горизонтах почвенного профиля, что выражается в преобладании аэробных процессов и создании неблагоприятного режима для развития метанообразующих бактерий.

3.6. Аммонифицирующая и нитрифицирующая активность в лесных подстилках исследуемых фитоценозов

Потенциальная способность почв к разложению азотсодержащих органических соединений хорошо отражает уровень трофности почв и является одним из объективных показателей ее биологической активности. Простым и весьма надежным методом изучения превращения органических соединений азота в почве в минеральные (аммонифицирующая и нитрифицирующая способность почв) является метод компостирования, в основе которого лежит определение накопления в почве нитратов и аммония при оптимальных гидротермических условиях. Оптимальной влажностью для развития интенсивной микробиологической деятельности принято считать влажность почвы, равную 60% от полной влагоемкости, а оптимальной температурой 25-28⁰С. Количество N-NO₃ и N-NH₄ измерялось в исходной почве и на 10-ые, 20-ые и 30-ые сутки, данные представлены на рисунке 3.14. За интенсивность аммонификации и нитрификации принималась разница в содержании нитратов и аммония в почве после компостирования и в исходных образцах (рис. 3.15.).

Феномен нитрификации в кислых почвах является предметом исследований и объясняется наличием среди автотрофных нитрификаторов популяций, адаптированных к экстремальным условиям (например, ацидоустойчивых штаммов) (De Boer, Kowalchuk, 2001), гетерогенностью почв (существованием микрозон, удовлетворительных по кислотности для функционирования автотрофов-нитрификаторов) и проведением нитрификации гетеротрофными микроорганизмами (Умаров и др., 2007).

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. 3.15.) Нитрификация протекала во всех почвах, но интенсивность её была значительно ниже интенсивности аммонификации. Как указывали

многие исследователи (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 (воскосмолы, лигнины).

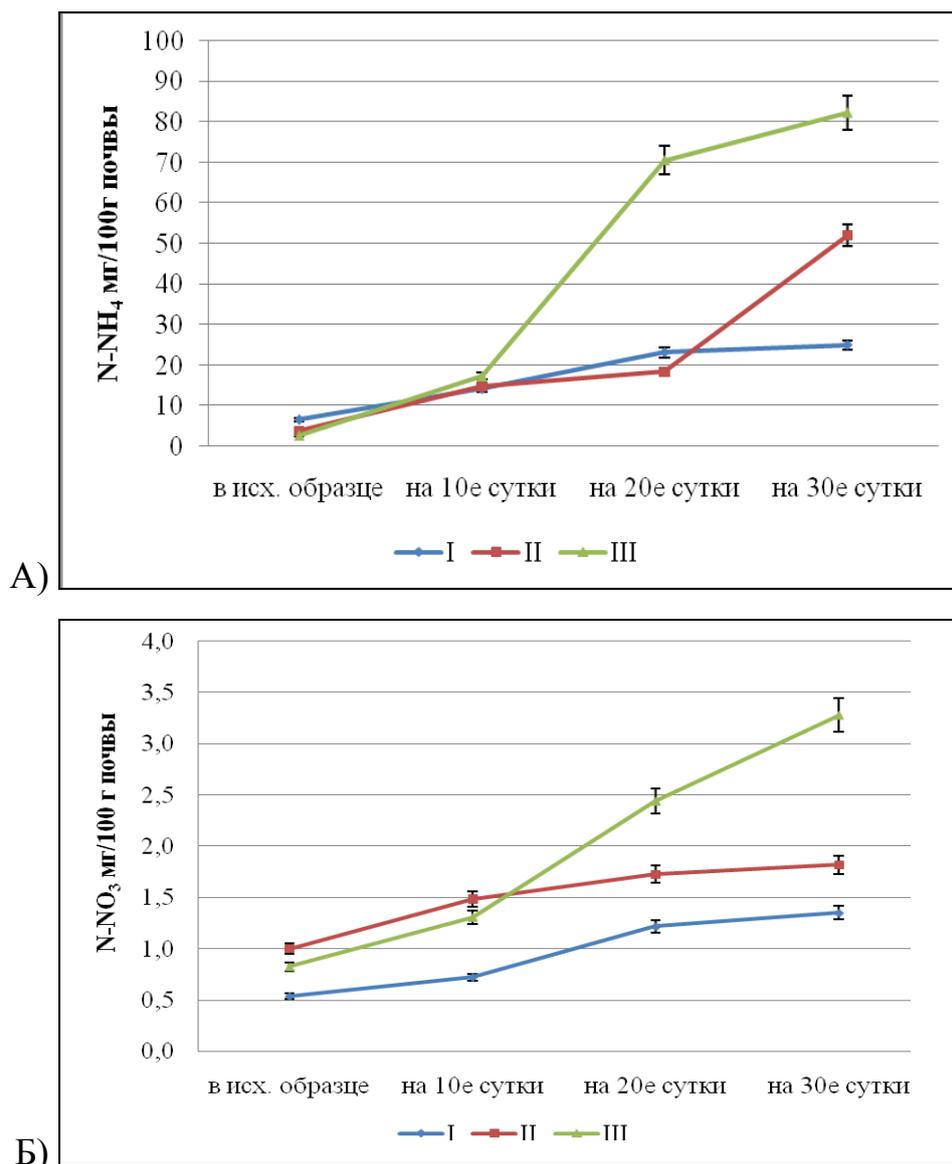


Рис. 3.15. Изменение содержания аммиачного (А) и нитратного (Б) азота в лесных подстилках в процессе компостирования

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. 3.16). 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.

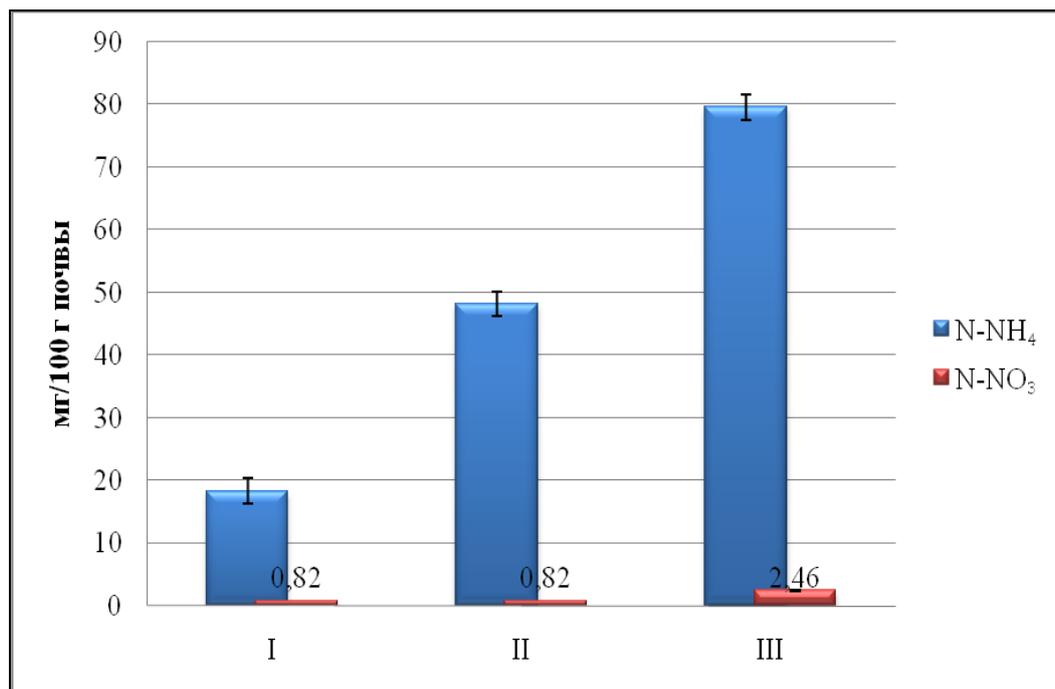


Рис. 3.16. Интенсивность процессов аммонификации и нитрификации в лесной подстилке (за 30 дней компостирования)

- 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

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.

В напочвенном покрове березняков количество и масса травянистых растений почти в 2 раза больше, чем в сосняках. Ускорению темпов разложения органического вещества в листовенных экосистемах способствует присутствие березы, а его замедление в хвойных частично обусловлено химическим

составом хвои сосны: наличием толстой восковой кутикулы, антибиотических веществ и обогащенностью фенолами (Аристовская, 1980), что приводит к снижению активности микроорганизмов.

Большое значение имеет содержание азота. Чем ниже соотношение C/N в растительных остатках, тем больше скорость их минерализации. Поступающие на поверхность почвы растительные остатки в хвойных лесах отличаются сравнительно низким содержанием азота и минеральных веществ и находятся в труднодоступной для микроорганизмов форме (Загуральская, 1993). В подзолистой почве под березняком злаково-разнотравным создаются наиболее благоприятные условия для процессов минерализации и трансформации органического вещества. Несмотря на то, что общее содержание углерода в лесной подстилке березняка злаково-разнотравного ниже, чем в лесных подстилках под исследуемыми хвойными древостоями, более высокое содержание общего азота приводит к сужению соотношения C:N – в лесной подстилке березняка C:N= 21, в подстилке сосняка и ельника 36 и 28.6, соответственно (см. табл. 2.3.), что обуславливает наибольшую скорость минерализации растительных остатков в березняке злаково-разнотравном.

3.7. Численность микроорганизмов в почвах

Результаты оценки интенсивности процессов микробной трансформации азота в исследуемых фитоценозах указывают, что выбранные параметры связаны с общей численностью и численностью отдельных групп микроорганизмов, участвующих в этих процессах. Методом предельных разведений определялась общая численность и численности азотфиксирующих бактерий, нитрификаторов и аммонификаторов, а также денитрификаторов (выделяющих и поглощающих N₂O) (рис. 3.17.).

Общая численность микроорганизмов в лесной подстилке под хвойными древостоями колебалась в пределах $10^5 - 10^6$ и $10^5 - 10^7$ клеток на грамм почвы в лесной подстилке под сосняком и ельником черничными, соответственно. В лесной подстилке березняка злаково-разнотравного - 10^7 кл/г почвы.

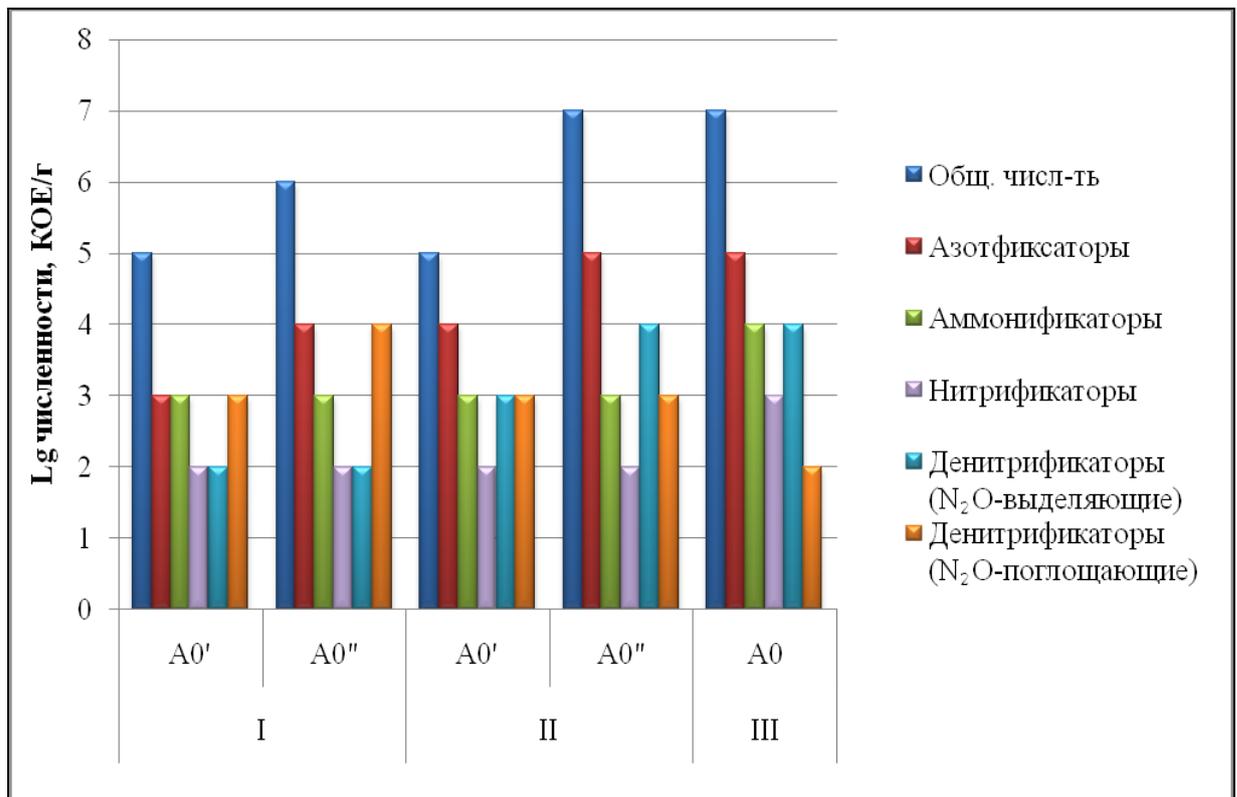


Рис. 3.17. Численность микроорганизмов

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

Среди микроорганизмов, вырастающих на безазотистой среде Эшби, наибольшая численность бактерий (10^5 кл/г почвы), способных фиксировать молекулярный азот, была обнаружена в слое A'' подстилки ельника черничного и лесной подстилке березняка злаково-разнотравного. В лесной подстилке сосняка черничного этот показатель составил 10^2 - 10^3 кл/г. Полученные данные численности азотфиксаторов соответствуют актуальной и потенциальной азотфиксирующей активности, которая в наших исследованиях возрастала в ряду сосняк черничный – ельник черничный – березняк злаково-разнотравный.

Наибольшее число аммонификаторов и нитрификаторов также зафиксировано в лесной подстилке березняка злаково-разнотравного, 10^4 и 10^3 кл/г почвы, соответственно. В лесных подстилках сосняка и ельника численность аммонифицирующих и нитрифицирующих микроорганизмов была низкой и находилась на одном уровне (10^3 и 10^2 кл/г, соответственно), тогда как чис-

ленность денитрификаторов, способных восстанавливать N_2O , оказалась выше, чем в лесной подстилке березняка и составило 10^3-10^4 кл/г.

Больше всего денитрификаторов, выделяющих N_2O , обнаружено в лесной подстилке под березняком злаково-разнотравным. В лесной подстилке сосняка черничного численность N_2O -выделяющих микроорганизмов значительно ниже (10^2 кл/г) по сравнению с их численностью в березняке, что соответствует нашим данным по активности процесса денитрификации (по выделению N_2O).

Таким образом, полученные данные, характеризующие численность бактериальных сообществ, были выше для лесной подстилки березняка злаково-разнотравного и ельника черничного. Исключение составляли денитрификаторы, способные поглощать N_2O , численность которых в лесной подстилке березняка было наименьшим среди исследованных фитоценозов.

3.8. Состав микробного сообщества лесной подстилки под хвойными и лиственными древостоями

Под понятием «микробное сообщество» понимают совокупность популяций микроорганизмов, населяющих определенный биотоп в конкретный момент времени. Микробное сообщество обладает особыми свойствами, не присущими отдельным слагающим его компонентам и является организационной, структурной и функциональной единицей экосистемы (Бабьева, Зенова, 1983; Добровольская, 2002).

Определение видового состава микробного ценоза в отобранных образцах проводили молекулярным методом газовой хроматографии - масс-спектрометрии (ГХ-МС), основанным на идентификации специфических химических маркеров поверхностных структур микроорганизмов (жирных кислот, альдегидов, гидроксикислот), который позволяет изучать состав микробного сообщества на уровне родов или даже видов отдельных микроорганизмов (бактерий, актиномицетов, грибов, вирусов). Метод масс-спектрометрии микробных маркеров разработан в России Г.А. Осиповым и с 1991 года используется для количественного анализа таксономического состава микробных сообществ в медицине, экологии и биотехнологии (Осипов, 1993). Методология данного метода и особенности проводимых расчетов величины численности разных групп микроорганизмов подробно представлены в работе (Верховцева, Осипов, 2008). Применение расчетного метода, позволяет определить состав микробного сообщества не только качественно, но и количественно (Осипов, 1993, 1995; Турова, Осипов, 1996). Исследования проводили на хромато-масс-спектрометре HP-5973 SMART фирмы Agilent Technologies в Институте микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН.

Результаты расчета состава микроорганизмов в исследованных пробах представлены в таблицах 3.5.- 3.8.

Таблица 3.5.

Состав сообщества микроорганизмов лесных подстилок
в исследуемых фитоценозах

Микроорганизмы, кл/г · 10 ⁶	Сосняк черничный		Ельник черничный		Березняк зл.-разн.
	A ₀ '	A ₀ ''	A ₀ '	A ₀ ''	A ₀
<i>Acetobacter-Rhodobacter group</i>	17.08	13.98	12.57	12.24	9.99
<i>Agrobacterium radiobacter</i>	11.54	1.67	5.27	15.77	10.73
<i>Methylococcus/Clostridium sp</i>	6.48	3.60	3.58	7.67	6.67
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	31.28	48.03	11.31	28.00	7.46
<i>P.putida</i>	5.07	8.05	3.61	2.36	3.43
<i>P. vesicularis</i>	1.15	0.29	2.89	0.41	0.92
<i>Riemirella sp.</i>	4.16	0.00	1.01	2.01	1.32
<i>Sphingobacterium spiritovororum</i>	5.38	4.74	3.77	6.55	0.83
<i>Sphingomonas adgesiva</i>	9.07	6.72	9.23	8.31	7.86
<i>Sphingomonas capsulata</i>	19.71	20.15	8.75	14.71	6.97
<i>Xanthomonas sp.</i>	5.04	8.10	1.67	3.45	2.54
FeRed	0.76	2.39	0.61	0.84	0.93
<i>Aeromonas hydrophila</i>	29.71	94.65	10.36	15.32	0.00
<i>Bacteroides fragilis</i>	1.14	2.34	0.00	0.00	0.00
<i>Bacteroides hypermegas</i>	0.16	0.00	0.30	0.25	0.20
<i>Bacteroides ruminicola</i>	3.82	2.99	1.35	1.91	1.67
WARB*	0.56	0.00	3.42	5.73	2.91
<i>Desulfovibrio sp.</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.51
<i>Nitrobacter sp.</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	4.96
<i>Cytophaga sp.</i>	2.19	2.80	1.11	0.60	2.49
<i>Micrococcus/Arthrobacter sp.</i>	11.08	6.61	7.21	8.65	10.57
<i>Caulobacter sp.</i>	152.97	43.36	56.48	105.11	5.72
<i>Bacillus subtilis</i>	3.43	2.74	2.14	2.23	2.44
<i>Bacillus sp.</i>	25.39	14.76	11.29	18.90	0.00
<i>Nocardiosis sp.</i>	21.66	3.07	11.95	29.14	1.46
<i>Clostridium pasteurianum</i>	6.48	3.60	3.58	7.67	6.67
<i>C.perfringens</i>	0.26	0.31	0.10	0.18	0.06
<i>C. propionicum</i>	1.33	0.00	0.03	7.22	1.38
<i>Acetobacterium sp.</i>	1.20	2.63	0.00	1.27	0.00
<i>Butyrivibrio 1-4-11</i>	0.94	0.14	0.81	0.63	0.10
<i>Butyrivibrio 7S-14-3</i>	1.45	5.91	2.89	1.34	10.94
<i>Butyrivibrio 1-2-13</i>	0.00	0.00	0.00	4.52	1.95
<i>Bifidobacterium sp.</i>	0.00	0.68	0.00	0.16	0.52
<i>Corynebacterium sp.</i>	17.23	3.98	10.91	16.45	1.65
<i>Eubacterium sp.</i>	2.13	0.23	2.47	1.65	0.08
<i>Eubacterium lentum</i>	1.61	0.80	1.81	1.31	0.71

Продолжение табл. 3.5.

<i>Propionibacterium freudenreichii</i>	33.69	14.04	10.76	16.56	4.25
<i>Propionibacterium</i> sp.	9.19	2.21	7.67	16.90	12.71
<i>Mycobacterium</i> sp.	14.90	5.68	16.84	29.96	37.02
<i>Rhodococcus equi</i>	2.84	1.87	0.96	1.87	1.83
<i>Rhodococcus terrae</i>	10.84	10.43	17.96	8.57	9.52
<i>Ruminococcus</i> sp. /Glomus/Scutellospora-AMF**	10.62	0.87	5.93	5.28	18.00
<i>Pseudonocardia</i> sp.	1.62	1.65	0.99	3.76	1.93
<i>Streptomyces</i> sp.	5.22	10.73	7.10	5.46	15.95
<i>Nocardia carnea</i>	7.88	1.63	3.48	9.86	2.98
<i>Actinomadura roseola</i>	4.24	0.87	1.74	2.72	2.57
Сумма	514	349	270	426	224
* <i>Wolinella-Acholeplasma- Roseomonas-Burkholderia</i> AMF** - арбускулярные микоризные грибы					
Грибы по 18:2, мкг/г	335	4	228	177	103
Дрожжи по 10h16, кл/г x10*6	0.27	0.18	0.17	0.33	0.16
<i>Protozoa</i>	0.00	0.00	7.31	9.21	2.66
<i>Eucariotes</i>	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00

Выделение из описанных бактерий анаэробных и факультативно анаэробных видов (табл. 3.6.) и сравнение их количества с общей численностью микроорганизмов показал, что их доля во всех исследуемых фитоценозах составляла 27-29% (табл. 3.8.). Исключением являлся горизонт А₀" лесной подстилки в сосняке черничном, анаэробные и факультативно анаэробные микроорганизмы составляли в нем 44.5% от общей численности. Это может свидетельствовать о существенном вкладе анаэробных процессов в функционировании данного фитоценоза. В целом в составе микробного ценоза исследуемых лесных подстилок преобладали аэробы – содержание этих видов составило 55-70% от общего количества.

Таблица 3.6.

Анаэробы и факультативные анаэробы в лесных подстилках
исследуемых фитоценозов

Микроорганизмы, кл/г · 10 ⁶	Сосняк черничный		Ельник черничный		Березняк зл.-разн.
	A ₀ '	A ₀ "	A ₀ '	A ₀ "	A ₀
FeRed	0.76	2.39	0.61	0.84	0.93
<i>Aeromonas hydrophila</i>	29.71	94.65	10.36	15.32	0.00
<i>Bacteroides fragilis</i>	1.14	2.34	0.00	0.00	0.00
<i>Bacteroides hypermegas</i>	0.16	0.00	0.30	0.25	0.20
<i>Bacteroides ruminicola</i>	3.82	2.99	1.35	1.91	1.67
<i>Desulfovibrio</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.51
<i>Bacillus subtilis</i>	3.43	2.74	2.14	2.23	2.44
<i>Bacillus</i> sp.	25.39	14.76	11.29	18.90	0.00
<i>Clostridium pasteurianum</i>	6.48	3.60	3.58	7.67	6.67
<i>C.perfringens</i>	0.26	0.31	0.10	0.18	0.06
<i>C. propionicum</i>	1.33	0.00	0.03	7.22	1.38
<i>Acetobacterium</i> sp.	1.20	2.63	0.00	1.27	0.00
<i>Butyrivibrio 1-4-11</i>	0.94	0.14	0.81	0.63	0.10
<i>Butyrivibrio 7S-14-3</i>	1.45	5.91	2.89	1.34	10.94
<i>Butyrivibrio 1-2-13</i>	0.00	0.00	0.00	4.52	1.95
<i>Bifidobacterium</i> sp.	0.00	0.68	0.00	0.16	0.52
<i>Corynebacterium</i> sp.	17.23	3.98	10.91	16.45	1.65
<i>Eubacterium</i> sp.	2.13	0.23	2.47	1.65	0.08
<i>Eubacterium lentum</i>	1.61	0.80	1.81	1.31	0.71
<i>Propionibacterium freudenreichii</i>	33.69	14.04	10.76	16.56	4.25
<i>Propionibacterium</i> sp.	9.19	2.21	7.67	16.90	12.71
<i>Ruminococcus</i> sp. /Glomus/Scutellospora-AMF**	10.62	0.87	5.93	5.28	18.00
Сумма	150.55	155.26	73.00	120.59	64.76

Актиномицеты (табл. 3.7.) в количестве 10⁶ – 10⁷ представлены во всех исследованных образцах. Их доля в бактериальном сообществе составляет 8.7-16.4%, с наибольшим их присутствием в подгоризонте A₀' лесной подстилки в ельнике и в лесной подстилке березняка злаково-разнотравного (табл. 3.8.).

Таблица 3.7.

Содержание актиномицетов в лесных подстилках
исследуемых фитоценозов

Микроорганизмы, кл/г · 10 ⁶	Сосняк черничный		Ельник черничный		Березняк зл.-разн.
	A ₀ '	A ₀ "	A ₀ '	A ₀ "	A ₀
<i>Nocardiosis sp.</i>	21.66	3.07	11.95	29.14	1.46
<i>Rhodococcus equi</i>	2.84	1.87	0.96	1.87	1.83
<i>Rhodococcus terrae</i>	10.84	10.43	17.96	8.57	9.52
<i>Pseudonocardia sp.</i>	1.62	1.65	0.99	3.76	1.93
<i>Streptomyces sp.</i>	5.22	10.73	7.10	5.46	15.95
<i>Nocardia carnea</i>	7.88	1.63	3.48	9.86	2.98
<i>Actinomadura roseola</i>	4.24	0.87	1.74	2.72	2.57
Сумма	54.29	30.25	44.16	61.38	36.24

Таблица 3.8.

Биологические характеристики лесных подстилок исследуемых фитоценозов
(по данным метода ГХ-МС)

Показатели	Сосняк чер- ничный		Ельник чер- ничный		Березняк зл.-разн.
	A ₀ '	A ₀ "	A ₀ '	A ₀ "	A ₀
Общая численность микроорганизмов, *10 ⁶ кл/г	514	349	270	426	224
Численность анаэробных и фа- культативно анаэробных микро- организмов, *10 ⁶ кл/г; их доля от общей численности, %	<u>150.5</u> 29.3	<u>155.3</u> 44.5	<u>73.0</u> 27.1	<u>120.6</u> 28.3	<u>64.8</u> 28.9
Численность актиномицетов, *10 ⁶ кл/г; их доля от общей численности, %	<u>54.3</u> 10.6	<u>30.3</u> 8.7	<u>44.2</u> 16.4	<u>61.4</u> 14.4	<u>36.2</u> 16.2

Помимо бактериального и актиномицетного комплекса присутствуют
Fungi, Protozoa, Eucariotes.

Анализ структуры микробного комплекса выявил различия по типам леса, а также в подгоризонтах лесной подстилки в сосняке и ельнике черничных. Так в горизонте А₀' лесной подстилки в сосняке черничном доминировали (рис. 3.18) представители *Caulobacter* sp., *Propionibacterium* (*Propionibacterium freudenreichii*-анаэроб, способный использовать автохтонное органическое вещество с извлечением из него азота (Селиверстова, 2009), *Aeromonas* (*Aeromonas hydrophila*), *Pseudomonas* (*Pseudomonas fluorescens*) и *Bacillus* sp. им принадлежит активная роль в минерализации органических веществ, способны к денитрификации. Следует отметить значительный рост биомассы грибов.

В горизонте А₀" общая численность микроорганизмов уменьшилась в 1.5 раза (табл. 3.8.), главным образом за счет уменьшения числа аэробных видов *Caulobacter* sp., *Mycobacterium* sp., *Agrobacterium radiobacter*, *Micrococcus/Arthrobacter* sp. и анаэробов *Propionibacterium freudenreichii*, *Bacillus* sp., *Corynebacterium* sp. Снизилось содержание актиномицетов (на 45%), наибольший вклад в данное снижение внесли *Nocardiopsis* sp. и *Nocardia carnea*. В то же время в 1.5 раза возросла доля анаэробных и факультативно анаэробных микроорганизмов (табл. 3.8.). Среди видов, обеспечивающих такое повышение, следует выделить гетеротрофную грамотрицательную бактерию *Aeromonas hydrophila* и *Butyrivibrio* sp. В метаболическом отношении представители рода *Butyrivibrio* – строгие анаэробы с метаболизмом бродильного типа. В отсутствии углеводов растут плохо, но могут сбраживать, кроме глюкозы, также полисахариды (целлюлозу и крахмал) с образованием масляной кислоты. Также возросла доля *Pseudomonas* (*Pseudomonas fluorescens*), *Streptomyces* sp., *Xanthomonas* sp. Отмечено снижение численности грибов. В верхнем и нижнем горизонтах подстилки наблюдается рост *Sphingomonas* (*Sphingomonas capsulata*)- грамотрицательного аэроба, являющегося деструктором неспецифических углеводов.

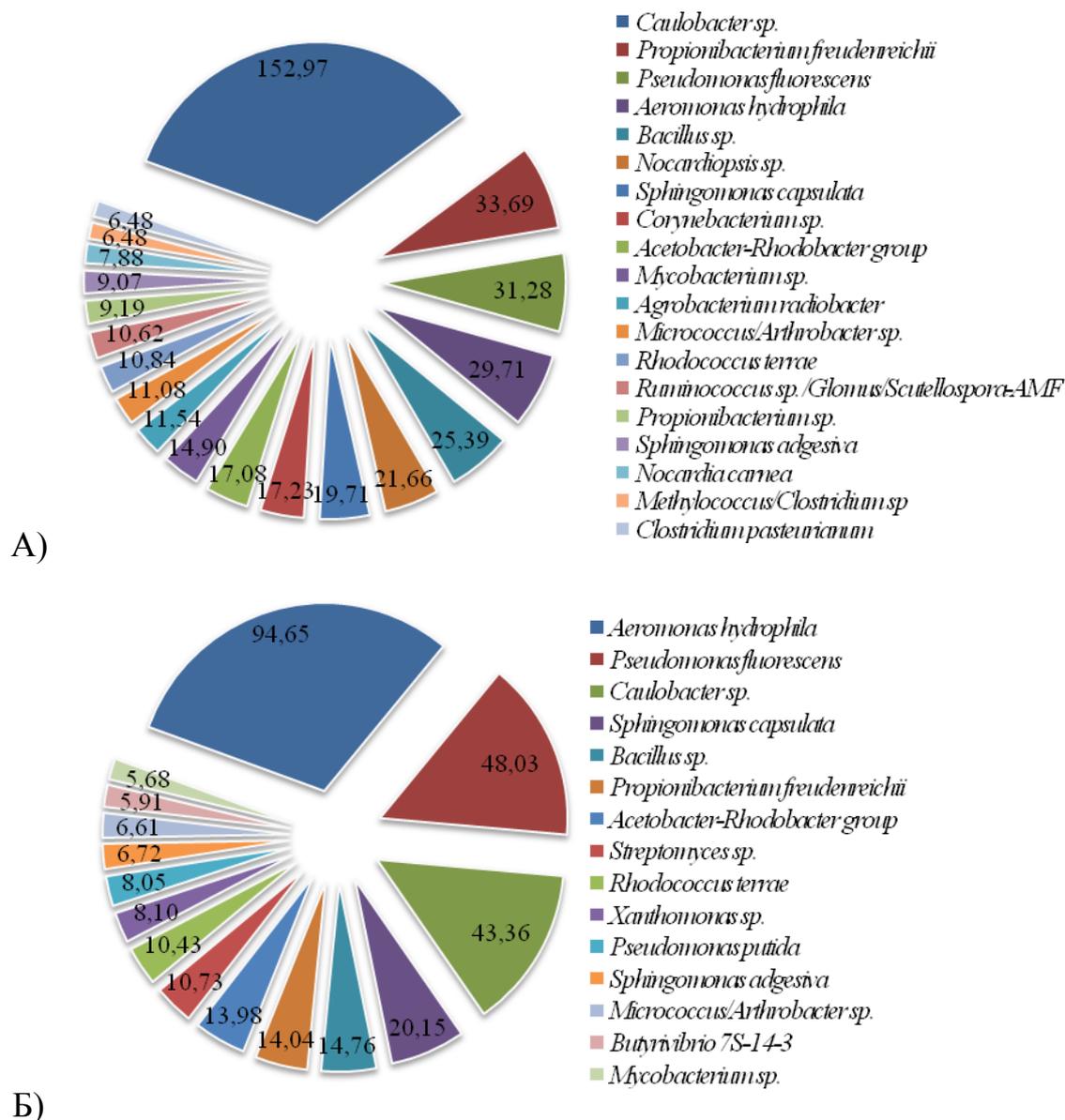


Рис. 3.18. Доминанты микробного сообщества лесной подстилки (А- горизонт А'; Б –горизонт А'') сосняка черничного, кл/г*10⁶

В составе микробного сообщества лесной подстилки ельника черничного в горизонте А₀' кроме гетеротрофных грамотрицательных аэробных бактерии рода *Caulobacter sp.*, являющихся хемоорганотрофами и принимающих активное участие в деструкции органического вещества, доминировали активный гидролитик *Rhodococcus (Rhodococcus terrae)*, *Mycobacterium sp.*, *Acetobacter-Rhodobacter group* (рис. 3.19.). *Acetobacter group* – представители данного рода играют существенную роль в трофических взаимоотношениях в микробоценозе, они способны к азотфиксации и продуцированию ряда веществ, стимулирующих рост растений, в частности, такого фитогормона, как

индолилуксусная кислота. Содержание актиномицетов было достаточно высоко – 16.4% от общего количества (табл. 3.8.). В значимом количестве были представлены грибы (*Fungi*), являющиеся важным средообразующим фактором, проводя свою деятельность по разложению полимерных соединений, поддерживая и определяя практически всю биохимическую активность почвенных микроорганизмов (Полянская, 1996). Многие грибы в природных условиях находятся в ассоциациях с азотфиксирующими бактериями. В ассоциациях с грибами азотфиксирующая активность бактерий значительно возрастает по сравнению с чистыми культурами diaзотрофных бактерий (Кононков и др., 1982). Грибы выделяют в качестве метаболитов такие вещества, как моносахариды, органические кислоты, витамины, необходимые бактериям. Особенно часто наблюдали симбиозы diaзотрофных бактерий с целлюлозоразрушающими грибами. Предполагается, что это связано с высокой целлюлолитической активностью грибов, снабжающих бактерии доступным энергетическим материалом, необходимым для осуществления процесса азотфиксации. В свою очередь бактерии снабжают грибы необходимым для них азотом (Добровольская, 2002). Так азотфиксирующие ассоциации грибов с бактериями были выделены из почвы и подстилки хвойного леса. Грибы принадлежали к различным видам родов *Penicillium* и *Trichoderma*, а бактерии были представлены бациллами и артробактером (*Bacillus megaterium*, *B. polymyxa*, *Arthrobacter globiformis*) (Кононков, 1982).

В нижнем горизонте лесной подстилки - А₀" общая численность микроорганизмов увеличилась в 1.5 раза (табл. 3.8.). Наибольший вклад в данное увеличение внесли *Caulobacter sp.*, *Mycobacterium sp.*, *Pseudomonas (Pseudomonas fluorescens)*, *Agrobacterium (Agrobacterium radiobacter)*, *Sphingomonas (Sphingomonas capsulata)*. Также возросла численность актиномицетов (в 1.4 раза), наибольший вклад внесли *Nocardiosis sp.* и *Nocardia carnea*, их доля в составе актиномицетного комплекса увеличилась в 1.7 и 2 раза, соответственно (табл. 3.7., 3.8.). При этом снизилась доля *Rhodococcus terrae* (в 2.9 раза). Изменение численности микроорганизмов были связаны также с уве-

личением количества анаэробов: *Bacillus* sp., *Propionibacterium* (*Propionibacterium freudenreichii*, *Propionibacterium* sp.), *Aeromonas* (*Aeromonas hydrophila*), *Corynebacterium* sp., активных азотфиксирующих бактерий-*Clostridium* (*Clostridium pasteurianum*, *C. propionicum*) (рис. 3.19).

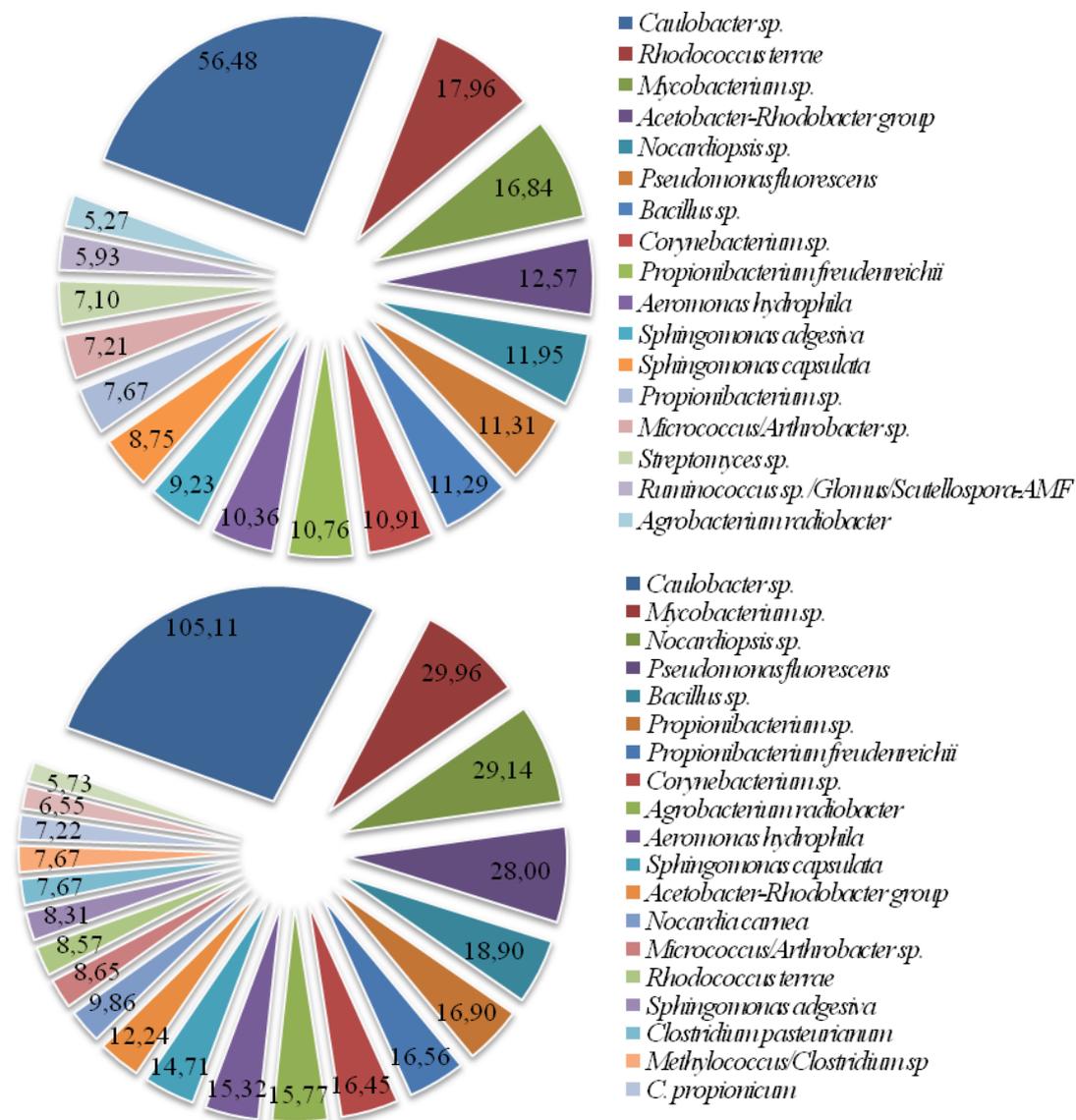


Рис. 3.19. Доминанты микробного сообщества лесной подстилки (А- горизонт А'; Б –горизонт А'') ельника черничного, кл/г*10⁶

Анализ структуры микробного комплекса лесной подстилки *березняка злаково-разнотравного* показал, что преобладали представители *Mycobacterium* sp., *Ruminococcus* sp./*Glomus/Scutellospora*-AMF**, *Streptomyces* sp., *Propionibacterium* (*Propionibacterium freudenreichii*) (рис. 3.20.). *Ruminococcus* sp. – род, обладающий мощными гидролитическими свойствами, способный

осуществлять ферментацию легкодоступных углеводородных субстратов, которые поставляют актиномицеты. Преимущество представителей рода *Streptomyces*, которые встречались только в лесной подстилке березняка, заключается в том, что они способны минерализовать весьма устойчивые и труднодоступные для других микроорганизмов органические вещества, такие как хитин, целлюлоза, гемицеллюлоза, лигнин, фенольные соединения. Сообщается, что в кислых подстилках и почвах, где продуктивность грибов особенно велика, стрептомицеты играют главную роль в разложении грибного мицелия. В процессе разложения хитина в этих почвах повышается значение pH за счет выделения актиномицетами более нейтральных метаболитов, при этом отмечается сукцессионная смена ацидофильных актиномицетов нейтрофилами (Williams, Robinson, 1981; Зенова, 1984).

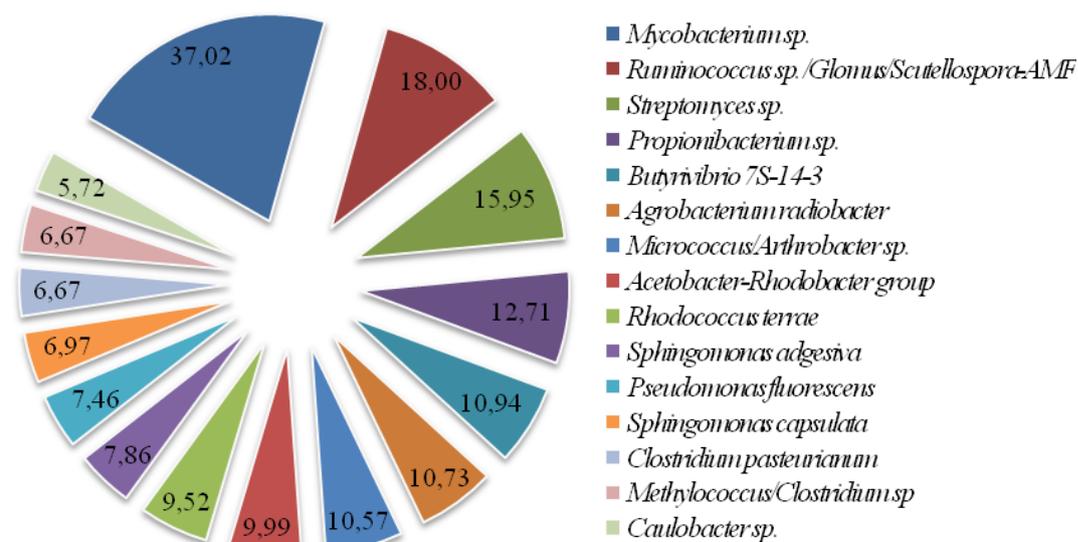


Рис. 3.20. Доминанты микробного сообщества лесной подстилки березняка злаково-разнотравного, кл/г*10⁶

Только в подстилке березняка были обнаружены факультативные литоавтотрофы - нитрификаторы *Nitrobacter* sp., а также *Desulfovibrio* sp., но не было обнаружено представителей рода *Aeromonas*, присутствующих и доминирующих в подстилке хвойных (табл. 3.6.). *Caulobacter* sp., преобладающий в лесных подстилках в сосняке и ельнике, занимает в подстилке березняка минорную позицию (рис. 3.20.).

Содержание актиномицетов составило 16.2% от общего количества. Доля анаэробных и факультативно анаэробных микроорганизмов в общей численности – 28.9%.

В нижнем слое лесной подстилки под сосняком и ельником и в подстилке под березняком зафиксировано в небольшом количестве *Bifidobacterium* sp., который способен разлагать углеводы с образованием в основном уксусной и молочной кислот и CO₂. Во всех исследуемых образцах лесных подстилок в составе микробного сообщества присутствовал *Arthrobacter* sp. – убикивитный почвенный обитатель, участвующий в ряде этапов круговорота углерода и азота в почве, способный стимулировать рост растений, в том числе благодаря продуцированию ростовых веществ, и обладающего антифунгиональной активностью (Селиверстова и др., 2008).

В составе бактериального комплекса низка численность автотрофных нитрификаторов, что свидетельствует о низкой скорости протекания процессов нитрификации во всех исследуемых почвах (оказалась ниже предела обнаружения клеток методом ГХ-МС). Представители нитрифицирующих бактерий были обнаружены только в подзолистой грунтово-глеевой почве березняка, что свидетельствует о протекании процессов нитрификации в этой почве. Полученные данные коррелируют с результатами определения активности денитрификации. Так, выделение N₂O не обнаружено в подзолах под сосняком и ельником вследствие заторможенности процесса нитрификации. Потенциальное выделение N₂O в процессе денитрификации обнаружено только в почве березняка, где интенсивность процесса денитрификации подтверждает присутствие в микробном комплексе нитрифицирующих бактерий р. *Nitrobacter*.

Таким образом, анализ состава и структуры микробного сообщества лесных подстилок под хвойными и лиственными древостоями средней тайги показал отличия, как в видовом разнообразии, так и в численности отдельных видов микроорганизмов.

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 раз-

вития 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматические ресурсы Карельской АССР. Л., 1974. 116 с.
2. Агрохимические методы исследования почв. М.: Наука, 1975. 656 с.
3. Алехина Л.К., Головченко А.В., Початкова Т.Н., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. Влияние гидрофизических свойств почв на структуру микробных комплексов // Почвоведение, 2002. № 8. С. 1002-1009.
4. Аристовская Т.В. Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. 187 с.
5. Бабьева И. П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1983.
6. Базилевич Н.И., Родин Л.Е. Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах: (По материалам СССР) // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. М.: Наука, 1971, С. 5-32.
7. Башкин В.Н. Биогеохимия. – М.: Научный мир, 2004. – 584с.
8. Бискэ Г. С. Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1959. С. 106-110.
9. Битюцкий Н. П., Соловьева А. П., Лукина Е. И., Лапшина И. Н., Власов Д. Ю., Кудряшова Н. В. Влияние дождевых червей на модификацию популяции микроорганизмов и активность ферментов в почве // Почвоведение, 2005. № 1. С. 82-91.
10. Благодатский С.А., Ларионова А.А., Евдокимов И.В. Вклад дыхания корней в эмиссию CO₂ из почвы // Дыхание почвы. – Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1993. С. 26-32.
11. Болотина Н.И., Абрамова Е.А. О методике определения нитрификационной способности почв // Агрохимия, 1964. 3. С. 110-117.
12. Ведрова Э.Ф. Разложение органического вещества лесных подстилок // Почвоведение, 1997. № 2. С. 216-223.
13. Ведрова Э.Ф., Спиридонова Л.В., Стаканов В. Д. Круговорот углерода в молодняках основных лесообразующих пород Сибири // Лесоведение, 2000.

№3. С. 40-48.

14. Верховцева Н.В., Осипов Г.А. Метод газовой хроматографии–масс-спектрометрии в изучении микробных сообществ почв агроценоза // Проблемы агрохимии и экологии, 2008. № 1. С. 51-54.

15. Геология Карелии: Сб. Науч. тр. /Институт геологии КарНЦ РАН. / Отв. Ред. В.А. Соколов. Л.: Наука, 1987. 231 с.

16. Германова Н.И. Разложение опада как показатель интенсивности круговорота элементов в лесных насаждениях южной Карелии // Лесоведение, 2000. №3. С. 30-35.

17. Германова Н.И. Скорость разложения растительного опада в лесных насаждениях заповедника «Кивач»// Эколого-геохимические и биологические закономерности почвообразования в таежных лесных экосистемах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 68-87.

18. Германова Н.И., Медведева М.В. Микрофлора почв заповедника "Кивач" // Природа государственного заповедника "Кивач". Труды КарНЦ РАН. Выпуск 10. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 10-13.

19. 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.

20. Головченко А.В., Добровольская Т.Г., Полянская Л.М. Численность и структура микробных комплексов в контрастных почвах мезоморфного ряда ельников южной тайги. //Вестн. МГУ, сер.17 Почвоведение, 1995. №3.с. 57-63.

21. Гришакина И. Е. Особенности микробной трансформации азота в почвах южной тайги (на примере ЦЛГПБЗ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М, 2007. 25 с.

22. Гришакина И.Е., Трофимов С.Я., Степанов А.Л., Дорофеева Е.И. Микробная трансформация соединений азота в почвах южной тайги // Почвоведение, 2006. №11. С. 1369-1373.

23. Гришина Л.А. Биологический круговорот и его роль в почвообразова-

нии. М.: Изд-во МГУ, 1974. 128с.

24. Дмитриев Е.А. Математическая статистика в почвоведении: Учебник / Науч. Ред. Ю.Н. Благовещенский. Изд. 3-е, испр. и доп. М: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 328 с.

25. Добровольская Т. Г., Горленко М. В., Костина Н. В., Степанов А. Л., Нестеров С. А., Тиунов А. В. Реакция бактериальных сообществ лесной подстилки и почвы на внесение легкодоступных источников углерода и азота // Проблемы агрохимии и экологии, 2012. № 2. С. 36-41.

26. Добровольская Т.Г. Структура бактериальных сообществ почв. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2002. 282 с.

27. Добровольский Г. В., Никитин Е. Д. Функции почв в биосфере и экосистемах. М.: Наука, 1990. 259 с.

28. Добровольский Г.В., Трофимов С.Я., Дорофеева Е.И., Лузиков А.В., Гей К.А. Скорость разложения лесных подстилок южнотаежных ельников // Лесоведение, 1999. №1. с. 3-9.

29. Добровольский Г.В., Умаров М.М. Почва, микробы и азот в биосфере // Природа, 2004. № 6. С. 15-22.

30. Евдокимов И.В., Благодатский С.А., Кудеяров В.Н. Микробиологическая иммобилизация, реминерализация и поступление в растения азота удобрений // Почвоведение, 1993. № 4. С. 57-64

31. Егоров В.И. Несимбиотическое усвоение молекулярного азота в северных почвах // Микробиологические и фитопатологические исследования на Кольском севере. Апатиты, 1984. С. 35-49.

32. Егорова Р.А. Разложение опада хвои в сосновых биогеоценозах // Болотные биогеоценозы и их изменение в результате антропогенного воздействия. Л., 1983. С. 56-81.

33. Егорова С.В., Калининская Т.А. Азотфиксирующая активность почв сосняков // Азотфиксация в лесных биогеоценозах. АН СССР. М.: Наука, 1987, С.86-91.

34. Егорова С.В., Лаврова В.А., Петров-Спиридонов А.А., Калининская

- Т.А. Биологическая фиксация азота в лесных биогеоценозах /Азотфиксация в лесных биогеоценозах. АН СССР. М.: Наука, 1987, С.5-43.
35. Ефимов В.Н., Царенко В.П. Органическое вещество и азот торфяных почв //Почвоведение, 1992. №10. С.40-48.
36. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии/ Г.А. Заварзин; Отв. ред. Н.Н. Колотилова; Ин-т микробиологии. М.: Наука, 2004. 348с.
37. Загуральская Л.М. Микробная трансформация органического вещества в лесных почвах Карелии. Л.: Наука, 1993. 135 с.
38. Загуральская Л.М., Медведева М.В. Микробное разнообразие почв хвойных и лиственных лесов // Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги. М.: Наука, 2006. С. 228-234.
39. Замолодчиков Д.Г. Баланс углерода в тундровых и лесных экосистемах. Дис. в форме науч. доклада ...д. б. н. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 2003. 56 с.
40. Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Иващенко А.И. Углеродный баланс типичных тундр Таймыра: моделирование на геоинформационной основе // Журн. Общ. Биол., 1997.Т. 58. №2. С. 15-34.
41. Звягинцев Д.Г. Бабьева И.П., Добровольская Т.Г., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Мирчинк Т.Г., Вертикально-ярусная организация микробных сообществ лесных биогеоценозов // Микробиология, 1993. Т. 62, вып. 1. С. 5-36.
42. Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1987. 256с.
43. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 2005. 445 с.
44. Зябченко С.С., Дьяконов В.В., Федорец Н.Г., Синькевич С. М. Лесные экосистемы заповедника «Кивач» / Структурно-функциональная организация лесных почв среднетаежной подзоны Карелии. Петрозаводск. 1994. С.5-37.
45. Иванникова Л.А., Семенова Н.А. Суточная и сезонная динамика выделения CO₂ серой лесной почвой // Почвоведение, 1988. №1. С.134-140.
46. Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 175 с.

47. Казимиров Н.И., Морозова Р.М., Куликова В.К. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л.: Наука. 1978. 216с.
48. Кайбияйнен Л.К., Ялынская Е.Е., Софронова Г.И. Баланс углекислого газа в средневозрастном сосняке черничном // Экология, 1999. № 4. С. 271–275.
49. Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность, 1981. 264 с.
50. Кацнельсон Р.С., Ершов В.В. Исследование микрофлоры целинных и окультуренных почв Карельской АССР // Микробиология, 1957. Т.26, № 4. с. 468-476
51. Кацнельсон Р.С., Ершов В.В. Исследование микрофлоры целинных и окультуренных почв Карельской АССР // Биологическая активность почв КАССР // Микробиология. 1958. Т. 27, вып. 1. С. 82-88.
52. Кизилова А.К. Микробная трансформация азота и углерода в горно-луговой альпийской почве Тебердинского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М, 2006. 22 с.
53. Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 248 с.
54. Колесников В.А. Строение и периоды роста корневой системы // Изв. ТСХА. Т.1., 1952.
55. Кононков Ф.П. Азотфиксация в некоторых типах лесных биогеоценозов подзоны южной тайги: Дис. канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1982. 152 с.
56. Кононков Ф.П., Умаров М.М., Азотфиксация в лесах южной тайги // Лесоведение, 1982. №6. С. 35-40
57. Кононова М.М. Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 314с.
58. Костина Н.В., Степанов А.Л., Умаров М.М. Влияние экологических факторов на восстановление закиси азота в почвах разных типов // Почвоведение, 1995. №6. С. 725-731.

59. Костина Н.В., Степанов А.Л., Умаров М.М. Изучение комплекса микроорганизмов, восстанавливающих закись азота в почвах // Почвоведение, 1993. №12. С.72-75.
60. Кратц К. О., Геология карелид Карелии. М.- Л: Изд. АН СССР. 1963. 230 с.
61. Кретович В.Л. Биохимия усвоения азота воздуха растениями. М.: Наука, 1995. 137с.
62. Кромка М., Степанов А.Л., Умаров М.М. Восстановление закиси азота микробной биомассой в почвах // Почвоведение, 1991. №8. С.121-126.
63. Кудеяров В.Н. Цикл азота в почве и эффективность удобрений. М.: Наука, 1989.216 с.
64. Кудеяров В.Н. Азотно-углеродный баланс в почве// Почвоведение, 1999а. №1, С.73-82.
65. Кудеяров В.Н. Азотный цикл и продуцирование закиси азота // Почвоведение, 1999б. №8, С. 988-998.
66. Кудеяров В.Н., Курганова И.Н. Дыхание почв России. Анализ базы данных многолетнего мониторинга. Общая оценка // Почвоведение, 2005. № 9. С. 1112–1121.
67. Кузнецов М.А. Динамика содержания органического углерода в заболоченных ельниках средней тайги. Автореф. дис. ... к. б. н. Сыктывкар, 2010. 20 с.
68. Кураков А.В., Попов А.И. Нитрифицирующая активность и фитотоксичность почвенных микроскопических грибов // Почвоведение, 1995. №3. С. 314-321.
69. Кураков А.В., Евдокимов И.В., Попов А.И. Гетеротрофная нитрификация в почвах // Почвоведение, 2001. №10. С. 1250-1260.
70. Кураков А.В., Прохоров И.С., Костина Н.В., Махова Е.Г., Садыкова В.С. Стимуляция грибами азотфиксации в дерново-подзолистых почвах // Почвоведение, 2006. №9. С. 1075-1081.
71. Курганова И.Н., Кудеяров В.Н. Оценка потоков диоксида из почв та-

- ежной зоны России // Почвоведение, 1998. № 9. С. 1058–1070.
72. Курганова И.Н. Эмиссия и баланс диоксида углерода в наземных экосистемах России. Автореф. дис. ... д. б. н. М., 2010. 50 с.
73. Кутузова Р.С. Автотрофная нитрификация и гетеротрофные процессы в почве // Почвоведение, 1993. № 6. С. 62-70
74. Ларионова А.А., Котева Ж.В., Розанова Л.Н., Кудеяров В.Н. Влияние азотных удобрений на разложение целлюлозы в зависимости от отношения C/N в почве // Почвоведение, 1994. № 9. С. 55-60.
75. Ларионова А.А., Розанова Л.Н. Суточная, сезонная и годовая динамика выделения CO₂ из почвы/ В кн.: Дыхание почвы, под ред. Г.А. Заварзина и В.Н. Кудеярова. ОНТИ. Пушкино. 1993. С. 59-68.
76. Ларионова А.А., Розанова Л.Н. Влияние температуры и влажности почвы на эмиссию CO₂/ В кн.: Дыхание почвы, под ред. Г.А. Заварзина и В.Н. Кудеярова. ОНТИ. Пушкино. 1993. С. 68-75.
77. Лаврова В.А. Почвенная микрофлора на сплошной вырубке березняка // Лесоведение, 1983. №3. С. 64-70
78. Лаврова В.А. Влияние сплошных рубок в березняках кислично-черничных на азотфиксирующую микрофлору // Лесоведение, 1988. № 6. С. 30-35.
79. Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. Изд. 2-е, дополн. и переработ. Изд.: «Лесная промышленность», 1971. 216 с.
80. Львов Н.П. Молибден в ассимиляции азота у растений и микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 368 с.
81. Макаров Б.Н. Газовый режим почвы. М.: Агропромиздат, 1988. 105 с.
82. Макаров Б.Н. Дыхание почвы и роль этого процесса в углеродном питании растений / Б.Н. Макаров // Агрехимия, 1993. №8. С.94 - 104.
83. Мамаев В.В., Молчанов А.Г. Зависимость выделения CO₂ с поверхности почвы от факторов окружающей среды в дубравах южной лесостепи // Лесоведение, 2004. № 1. С. 56–67.
84. Марченко А.И. Почвы Карелии. М.-Л.: АН СССР, 1930. 440 с.

85. Машика А.В. Эмиссия диоксида углерода с поверхности подзолистой почвы // Почвоведение. 2006. №12. С. 1457–1463.
86. Медведева М.В., Германова Н.И. Биологическая активность подзолистых почв сосняков черничных в среднетаежной подзоне Карелии // Лесное хозяйство, № 6. 2008. С. 16-18.
87. Медведева М.В. Эколого-географические закономерности микробиально-биохимических свойств почв Восточной Фенноскандии // Экологические функции лесных почв в естественных и нарушенных ландшафтах (памяти проф. В.В.Никонова). Материалы IV-ой Всероссийской конференции с международным участием. Часть 1- Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2011. С. 38-39.
88. Меняйло О. В., Краснощеков Ю. Н. Потенциальная активность денитрификации и эмиссии CO₂ в северных лесных почвах Енисейского меридиана (Сибирский IGBP трансект) // Известия РАН. Серия Биологическая. 2003. №3. С. 365-370.
89. Меняйло О.В. Влияние древесных пород Сибири на образование и потребление N₂O // Известия РАН. Серия Биологическая. 2006. №5. С. 606-612.
90. Меняйло О.В. Лесообразующие виды и микробная трансформация парниковых газов в почве: автореф. дис. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук: специальность 03.00.16 «Экология»: специальность 03.00.07 «Микробиология» / Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН - Красноярск: 2007. - 47 с.
91. Методы почвенной микробиологии и биохимии. Под ред. Д. Г. Звягинцева. М., МГУ. 1991, 304 с.
92. Мина В.Н. Биологическая активность лесных почв и ее зависимость от физико-географических условий и состава насаждений // Почвоведение, 1957. № 10. С. 73-79.
93. Мишустин Е.Н., Шильникова В.К. Биологическая фиксация атмосферного азота. М.: Наука, 1968. 530 с.
94. Молекулярные механизмы усвоения азота растениями. / Отв. ред. Е. Н. Мишустин. М.: Наука, 1983. 261 с.

95. Морозова Р.М. Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991. 184 с.
96. Морозова Р.М., Данилевич В. М. Биологическая активность песчаных подзолов // Плодородие почв сосновых лесов Карелии. Петрозаводск. 1979. С. 172-192.
97. Морозова Р.М., Федорец Н.Г. Современные процессы почвообразования в хвойных лесах Карелии. Петрозаводск, 1992. 284 с.
98. Мошкина Е. В. Азотные соединения в почвах Северо-Запада России и динамика их под влиянием антропогенного воздействия (на примере Карелии): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. С-Пб.; Пушкин, 2009. 21 с.
99. Наумов А.В. Сезонная динамика и интенсивность выделения CO₂ в почвах Сибири // Почвоведение, 1994. №12. С. 77 - 83.
100. Наумов А.В. Баланс углерода и эмиссия парниковых газов в болотных экосистемах Западной Сибири // Эмиссия и сток парниковых газов на территории северной Евразии / Под ред. Н.П. Лаверова. Пущино, 2004. С. 51–58.
101. Наумов А.В. Дыхание почвы. Составляющие, экологические функции, географические закономерности. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 207 с.
102. Новиков В.В., Степанов А.Л. Сопряжение процессов микробного окисления метана и аммония в почвах // Микробиология, 2002. Т.71, №2. С. 272-276.
103. Новиков В.В., Степанов А.Л. Микробное образование и поглощение окислов азота в почвах // «Материалы по изучению русских почв», Изд-во С-Петербургского университета. С-Пб., 2002. Т. 3, С. 53-57.
104. Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М.: Наука , 1971. 323 с.
105. Орлов Д.С. Химия почв. М.: Изд-во МГУ, 1992. 400 с.
106. Орлов Д.С., Безуглова О.С. Биогеохимия. Изд-во: Феникс, 2000. 319 с.
107. Осипов А. Ф. Эмиссия диоксида углерода с поверхности почвы сосняка чернично-сфагнового средней тайги // Почвоведение, 2013. № 5. С. 619–626.
108. Петров-Спиридонов А.А. Поступление азота в лесные экосистемы южной тайги // Лесоведение, 1985. № 4. С. 41-46.

109. Попова Э.П. Азот в лесных почвах. Новосибирск, 1983. 137 с.
110. Почекутов А.А., Барцев С.И. Математическое моделирование динамики углерода в компонентах почвы в зависимости от температуры и влажности // Биосферные функции почвенного покрова, Материалы Всероссийской научной конференции. Пущино: SYNCHROBOOK, 2010. С. 248-249.
111. Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и земледелии СССР. М., 1945. 197с.
112. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России: Монография/ В.Н. Кудеяров и др.; ред.: Г.А. Заварзин. М.: Наука, 2007. 315с.
113. Пуртова Л.Н., Костенков Н.М., Семаль В.А., Комачкова И.В. Эмиссия углекислого газа из почв природных и антропогенных ландшафтов юга Приморья // Фундаментальные исследования, №1. 2013. С. 585-589.
114. Работнов Т.А. Азот в наземных биогеоценозах. // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980. с. 69-90.
115. Разгулин С.М. Фиксация атмосферного азота в различных типах леса южной тайги. // Лесоведение, 1995. №4. С. 44-51.
116. Разгулин С.М. Азотфиксация и эмиссия углекислоты в экосистемах южной тайги// Почвоведение, 1998. №1. С.88-95.
117. Разгулин С.М. Деструкция органического вещества почвы и ассимиляция азота в экосистемах южной тайги // Почвоведение, 2004. №8. С.927-930.
118. Разгулин С. М. Минерализация соединений азота в почве березняка кисличника // Почвоведение, 2013. №2. С. 144-151.
119. Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / [отв. Ред.Н.Г. Федорец]; Кар. НЦ РАН; Ин-т леса РАН. – М.: Наука, 2006. – 287 с.
120. Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем. / Отв. ред. Г.В. Добровольский. – М.: Наука, 2002. 364 с.
121. Ремезов Н.П. Условия азотного питания в сосняках // Сов. ботаника. 1938. №6. С. 34-50.
122. Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. Потребление и круговорот

азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. – М.: Изд-во МГУ, 1959. 283 с.

123. Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. – Л.: Наука, 1965. 253 с.

124. Романов А.А. О климате Карелии. Петрозаводск. 1961. 140с.

125. Рунов Е.В., Соколов Д.Ф. Исследование влияния опада на биохимические и микробиологические процессы под лесными насаждениями. // Тр. Ин-та леса АН СССР, 1956. Т. 30. С 136-170.

126. Селиверстова О.М., Верховцева Н.В., Степанов А.Л., Корчагин А.А. Изменение микробного сообщества серой лесной почвы под посевом злаковых культур при применении органических и минеральных удобрений. // Агрехимия, 2008. № 8. С. 46-54.

127. Семенов С.М. Парниковые газы и современный климат Земли. Издательский центр «Метеорология и гидрология». Москва, 2004. 175 с.

128. Смагин А.В. Газовая фаза почв. М. МГУ. 1999. 200 с.

129. Смагин А.В. Газовая фаза почв. М.: Изд-во МГУ, 2005. 301 с.

130. Смирнов В.Н. К вопросу о взаимосвязи между продукцией почвенной углекислоты и производительностью лесных почв // Почвоведение. 1955. № 6. С. 21–31.

131. Смирнова К.М. Круговорот азота и зольных элементов в ельниках сложных // Вестн. МГУ, 1951. №10. С. 34-42.

132. Сорокин Н.Д. Микробиологическая диагностика лесорастительного состояния почв Средней Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 221 с.

133. Степанов А. Л., Лысак Л. В. Методы газовой хроматографии в почвенной микробиологии. М.: МАКС-Пресс, 2002. 88 с.

134. Степанов А.Л. Микробная трансформация парниковых газов в почвах. М.: ГЕОС, 2011. 192 с.

135. Степанов А.Л., Манучарова Н.А., Полянская Л.М.. Продуцирование закиси азота бактериями в почвенных агрегатах // Почвоведение, 1997. № 8. С.

973-976.

136. Степанов А.Л., Судницин И.И., Умаров М.М., Галиманге Б. Влияние плотности почв и давления почвенной влаги на эмиссию закиси азота и диоксида углерода. //Почвоведение, 1996. №11. С.1337-1341.

137. Степанов А.Л. Образование и поглощение парниковых газов в почвах // Почвы в биосфере и жизни человека: монография. – М.: ФГБОУ ВПО МГУЛ, 2012. С. 118-134.

138. Степанов А.Л., Лебедева Е.В. Образование и поглощение азотсодержащих парниковых газов нитрифицирующими и денитрифицирующими бактериями в почвах. Учебн. пособие. М: «Университет и школа», 2008. 73 с.

139. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М, 1980. 244 с.

140. Структурно-функциональная организация лесных почв среднетаежной подзоны Карелии (на примере заповедника «Кивач»). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1994. 162с.

141. Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере / Г.Д. Добровольский, И.П. Бабьева, Л.Г. Богатырев и др./ Отв. ред. Г.Д. Добровольский. М.: Наука, 2003. 364 с.

142. Тихонович И.А., Проворов Н.А. Rhizobiaceae – молекулярная биология бактерий, взаимодействующих с растениями. Спб., 2002. 567с.

143. Трофимов С.Я. О динамике органического вещества в почвах // Почвоведение, 1997, №9, С. 1081-1086.

144. Трофимов С.Я., Дорофеева Е.И. Об изучении органического вещества почв таежно-лесных экосистем // Почвоведение, 1994. №2. С. 78-83.

145. Тюрин И. В. Плодородие почв и проблема азота в почвоведении и земледелии // Органическое вещество почвы и его роль в плодородии. М., 1965. 320с.

146. Тягны-Рядно М.Г., Визир А.П., Ершов В.В., Синьковская Н.А. Микробоценозы почв основных типов леса заповедника «Кивач» // Тр. Карел. Фил. АН СССР, 1962. Вып. 34. С.93-112.

147. Умаров М. М. Ацетиленовый метод изучения азотфиксации в почвен-

- но-микробиологических исследованиях // Почвоведение, 1976. № 11. С. 119–123.
148. Умаров М.М. Ассоциативная азотфиксация. М.: Изд-во МГУ, 1986. 136 с.
149. Умаров М.М. Перспективы развития почвенной биологии. М: МАКС Пресс, 2001. С. 47-52.
150. Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А. Л. Микробиологическая трансформация азота в почве. М.: ГЕОС, 2007. 138 с.
151. Федорец Н. Г. Циклы азота в таежных экосистемах Карелии// Совецание «Леса Русской равнины»: Тез. докл., 16-18 ноябр. 1993 г. – М., 1993. С. 219-221.
152. Федорец Н. Г. Трансформация азота в почвах лесных биогеоценозов Северо-Запада России: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Спб.; Пушкин, 1997. 41 с.
153. Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Бахмет О.Н. Почвенный покров лесных ландшафтов Карелии и его антропогенная динамика. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000.- 83с.
154. Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Синькевич С. М., Загуральская Л. М. Оценка продуктивности лесных почв Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000. 195 с.
155. Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2003. 240 с.
156. Федорец Н.Г., Бахмет О.Н., Солодовников А.Н., Морозов А.К. Почвы Карелии: геохимический атлас. М.: Наука, 2008. 47 с.
157. Федорова Р. И., Милехина Е.И., Илюхина Н.И. Оценка методов "газового метаболизма" для обнаружения внеземной жизни. Идентификация азотфиксирующих микроорганизмов // Изв. АН СССР, Сер. биол, 1973. № 6. С.797-806.
158. Цельникер Ю.Л. Газообмен CO₂ в лесных биогеоценозах/ Идеи биогео-

ценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева/ (отв. ред. С.Э. Вомперский); Ин-т лесоведения РАН. М.: Наука, 2006. 260с.

159. Шлегель Г.Г. Общая микробиология. М.: Мир, 1987. 566 с.

160. Шубин В.И., Данилевич В.М. Изменение микрофлоры почвы лесных питомников под влиянием удобрений // Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск, 1971. С. 235-250.

161. Эколого-геохимические и биологические закономерности почвообразования в таежных лесных экосистемах. / Под ред. Н.Г. Федорец, О.Н. Бахмет. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. 176с.

162. Ялынская Е.Е. CO₂-газообмен почвы и напочвенного покрова в сосняке черничном // Экология, 1999. № 6. С. 411-415.

163. Allen J.C., Barnes D.F. The causes of deforestation in developing countries // Annals of the Association of American Geographers. Vol. 75. 1995. P. 163-184.

164. Alexander V. Nitrogen fixation by blue-green algae in polar and subpolar regions. In Nitrogen Fixation by Free-Living Microorganisms (W.D.P. Stewart, (Ed.)). IBP Series, Cambridge University Press, Cambridge. 1975. vol. 6. P.175-188.

165. Arah J.R.M., Smith K.A., Crichton I.J., and Li H. S. Nitrous oxide production and denitrification in Scottish arable soils // J. Soil Sci., 1998. V. 42, P. 351-367.

166. Bedard C, Knowles R (1989) Physiology, biochemistry, and specific inhibitors of CH₄, NH₄⁺, and CO oxidation by methanotrophs and nitrifiers. Microbiol Rev. 1989. Mar. №53 (1). P. 68-84. Review.

167. Bernhardt E. S. Lessons from kinetic releases of ammonium in streams of the Hubbard Brook Experimental Forest. Verh. Int. Ver. Limnol., 2002. Vol. 28. P. 429-433.

168. Bremner J.M. Organic nitrogen in soils // Soil nitrogen. Agronomy, 1965. №10. P. 92-149.

169. Blew R.D., Parkinson D. Nitrification and denitrification in a white spruce

- forest in southwest Alberta, Canada // *Can. J. For. Res.* 1993. № 23. P. 1715-1719.
170. Bonan G.B., Shugart H.H. Environmental factors and ecological processes in boreal forests // *Ann. rev. Ecol. Syst.* 1989. № 20. P. 1-28.
171. Bosc A., De Grandcourt A. Loustau D. Variability of stem and branch maintenance respiration in a *Pinus pinaster* tree // *Tree Physiol.* 2003. V. 23. P. 227-236.
172. Bowman A.F. Exchange of greenhouse gases between terrestrial Ecosystems and the Atmosphere // *Soils and the greenhouse effect / In Bowman AF (ed) Soils and the greenhouse effect.* 1990. Wiley, New York, P.61-127.
173. Butterbach-Bahl K., Gasche R., Breuer L., Papen H. Fluxes of NO and N₂O from temperate forest soil: impact of forest type. N deposition and of liming on the NO and N₂O emissions// *Nutr. Cycl. Agroecosys.* 1997. V. 48. P. 79-90.
174. Chapin F.S., Van Cleeve K., Tieszen TT. Seasonal nutrient dynamics of tundra vegetation at Barrow, Alaska // *Arctic and Alpine Research.*, 1975. V. 73. P. 209-226.
175. Cheng W. Rhizosphere priming effect: Its functional relationships with microbial turnover, evapotranspiration, C-N budgets. *Soil Biology & Biochemistry.* 2009. V.41. P. 1795-1801.
176. Christensen S., Tiedje J. M. Oxygen control prevents denitrifiers and barley plant roots from directly competing for nitrate // *FEMS Microbiol. Ecol.* 1988. V. 53. IS. 3-4. P. 217-221.
177. Conrad R. Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O and NO) // *Microbiol. Rew.*, 1996. V.60. N 4. P.609-640.
178. Davidson E.A. Sources of nitric oxide and nitrous oxide following wetting of dry soil. // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1992. Vol.56. p.95-102.
179. Davidson E.A. Climate change and soil microbial processes: secondary effects are hypothesized from better known interacting primary effects // *Soil responses to climate change // Ed. M.D.A. Rounsevell and P.J.Loveland. NATO ASI Series. V.1. № 23. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.* 1994. P.155-168.
180. Davidson E. A., Schimel J. P. Microbial processes of production and

consumption of nitric oxide, nitrous oxide and methane // Biogenic trace gases: Measuring emission from Soil and Water / Eds. Matson P. A., Harris R.C. Cambridge: Univ. Press. 1995. P. 327-357.

181. Davidson E.A., Matson P.A., Vitousek P.M, Riley R., Dunkin K., Garsia-Mendes G., Maass J.M. Processes regulating soil emission of NO and N₂O in seasonally dry tropical forest // Ecology, 1993. V. 34. P. 130-139.

182. Degrange V., Couteaux M.M., Anderson J.M., Berg M.P., Lensi R. Nitrification and occurrence of Nitrobacter in low and high coniferous forest soils. // Plant and Soil, 1998. V. 198. P. 201-208.

183. Dobereiner J. Nitrogen fixation in grass-bacteria association in tropics // Isotop. biol. dinitrogen fixation proc. Viena, 1978. P. 51-69.

184. Douglas G. Sprugel. Components of woody-tissue respiration in young *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes trees // Trees, 1990. 4(2). P.88-98.

185. Dunfield P. F., Knowles R. Nitrogen monoxide production and consumption in an organic soil // Biology and Fertility of Soils, 1999. V. 30. № 1-2. p. 153-159.

186. Enwezor W.O. The mineralization of nitrogen and phosphorus in organic materials of varying C/N and C/P ratios. // Plant and Soil., 1976. V. 44. №1. P. 7-10.

187. Epron D., Le Dantec V., Dufrene E., Granier A. Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest // Ibid. 2001. Vol. 21. P. 145-152.

188. Flanagan P. W., Van Cleve K. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic-matter quality in taiga ecosystems // Canadian Journal of Forest Research, 1983. V. 13(5). P. 795-817.

189. Fernandez I.J., Rustad L.E. Soil response to S and N treatments in a northern New England low elevation coniferous forest // Water, Air and Soil Pollut. 1990. V. 52, № 1-2. P. 23-39.

190. Fontaine S. Barot S., Barre P., Bdioui N., Mary B., Rumpel C. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply // Nature, 2007. V. 450, P. 277-281.

191. Glendining M.J., Powlson D.S., Poulton P.R., Palazzo D., Li X. The effects of long-term applications of inorganic nitrogen fertilizer on soil nitrogen in the Broadbalk Wheat experiment // *J. of Agricultural Science*. 1996. V. 127. P. 347-363.
192. Handley W. R. Mull and mor formation in relation to forest soil. *Forestry Commis. Bull.*, 1954. №23. P.
193. Hardy R.W.F., Burns R.C., Holsten R.D. Applications of the acetylene-ethylene assay for measurement of nitrogen fixation // *Soil Biol and Biochem*. 1973. V 5, №1. P. 47-81.
194. Harmsen G.W., Schreven D.A. Van. Mineralization organic nitrogen in soil. // *Advances Agron.*, 1955. V. 7. P. 299-398.
195. Henrich, M., Haselwandter, K. Denitrification and gaseous nitrogen losses from and acid spruce forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 1997. V. 29. P. 1529-1537.
196. Horner J.D., Gosz J.R., Cates R.G. The role of carbon-based plant secondary metabolites in decomposition in terrestrial ecosystems // *American Naturalist*, 1988. V. 132 (6). P. 869-883.
197. Irvine J., Law E.L. Contrasting soil respiration in young and growth ponderosa pine forests// *Global Change Biol*. 2002. Vol. 8. P. 1183-1194.
198. Jansson S.L. Tracer studies on nitrogen transformations in soil with special attention to mineralization – immobilization relationships. // *Soil Science*. 1963. Vol.95, №1. P. 31-37.
199. Jurgensen M.F., Larsen M.J., Graham R.T., Harvey A.E. Nitrogen fixation in woody residue of northern Rocky Mountain conifer forests. // *Can. J. For. Res*. 1987. V.17. P. 1283-1288.
200. Jurgensen M.F., Larsen M.J., Wolosiewicz M., Harvey A.E.. A comparison of dinitrogen fixation rates in wood litter decayed by white-rot and brown-rot fungi. *Plant Soil*. 1989. V.115. P. 117-122.
201. Kätterer T., Reichstein M., Andren O., Lomander A. Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data ana-

- lyzed with different model. *Biology and Fertility of Soils*, 1998. V. 27. P.258–262.
202. Kelliner F.M., Lloyd J., Arneeth A. et al. Carbon dioxide efflux density from the floor of a central Siberian pine forest // *Ibid.* 1999. Vol. 84. P. 217-231.
203. Khalil M.A.K., Rasmussen R.A. The global sources of nitrous oxide // *J. Geophys. Res.* 1992. N. 97. P. 14651-14660.
204. Kirschbaum M. U. F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* 1995, V.27. P. 753-760.
205. Kirschbaum M.U.F. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? // *Biogeochemistry*, 2000. Vol. 48. P.21-51.
206. Knoepp, J. D., Swank, W. T. Forest management effects on surface soil carbon and nitrogen. *Soil Science Society of America Journal*, 1997. V.61. P. 928-935.
207. Knowles R. Denitrification. *Terrestrial nitrogen cycles.* // *Plant and soil.* 1981. Vol. 37. №1. P. 27-31.
208. Kovalenko C. G., Ivarson K.S., Cameron D. R. Effect of moisture content, temperature and nitrogen fertilization on carbon dioxide evolution from field soils. // *Soil Biology and Biochemistry*, 1978. V. 10. P. 417-423.
209. Laughlin R.J., Stevens R.J. Evidence for fungal dominance of denitrification and codenitrification in a grassland soil. *Soil. Sci. Soc. Am. J.* 2002. V. 66. P. 1540-1548.
210. Lee J., Six J., Van Kessel C., King A.P., Rolston D.E. Tillage and Field Scale Controls on Greenhouse Gas Emissions // *J. Environ. Qual.*, 2006. V. 35. P. 714–725.
211. Maier C.A., Kress L.W. Soil CO₂ evolution and root respiration in 11 year-old loblolly pine (*Pinus taeda*) plantations as affected by moisture and nutrient availability // *Can. J. For. Res.* 2000. Vol. 30. P. 347-359.
212. Martikainen P.J. Nitrous oxide emission associated with autotrophic ammonium oxidation in acid coniferous forest soil / Martikainen P.J. // *App. Env. Microbiol.* 1985. V.60. P. 1519-1525.

213. Matson P.A. Sources of variation in nitrous oxide fluxes in Amazonian ecosystems / Matson P.A., Vitousek P.M., Livingstone G.P., Swanberg N.A. // *J. Geophys. Res.* 1990. V.95. P. 16789-16798
214. McNulty S.G., Aber J.D., Newman S.D. Nitrogen saturation in a high elevation New England spruce-fir stand // *Forest Ecol. and Management.* 1996. V. 84. P. 109-121
215. Menyailo O.V., Hungate B.A., Zech W. Tree species mediated soil chemical changes in a Siberian artificial afforestation experiment // *Plant Soil.* 2002a. V. 242. P.171-182.
216. Menyailo O.V., Hungate B. A., Zech W. The effect of single tree species on soil microbial activities related to C and N cycling in the Siberian artificial afforestation experiment // *Plant Soil.*, 2002b. V. 242. P.183-196.
217. Miller J.H., Newton M. Nutrient loss disturbed forest watersheds in Oregon's coast range // *Agro-Ecosystems.* 1983. V. 8. p. 153-167.
218. Nadelhoffer K. J., Raich J. W. Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology* 1992. V. 74. P.1139-1147.
219. Nohrstedt H.O. Nitrogen fixation (C_2H_2 -reduction) in birch litter. // *Scand. J. Forest Res.* 1988. V.3. № 1. P.17-23.
220. Papen H., Rennenberg H. Microbial processes involved in emission of radiatively important trace gases / *Transactions 14th International Congress of Soil Science.* Kyoto. 1990. p.232-237.
221. Parsons J.W., Tinsley J. Nitrogenous substances // *Soil Components.* N.Y., 1975.
222. Priha O., Smolander A. Microbial biomass and activity in soil and litter under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at originally similar field afforestation sites // *Biol. Fertil. Soils.* 1997. V. 24. P. 45-51.
223. Priha O., Lehto T., Smolander A. Mycorrhizas and C and N transformation in the rhizospheres of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* seedlings // *Plant Soil.* 1999. V. 206. P. 191-204.

224. Prinn R., Cunnold D., Rasmussen R., Simmonds P., Aleya F., Crawford A., Fraser P., Rosen R. Atmospheric emissions and trends of nitrous oxide deduced from ALEGAGE data // *J. Geophys. Res.* 1990. № 95. P. 18369-18385.
225. Qi Y., Xu M. Separating the effects of moisture and temperature on soil CO₂ efflux in a coniferous forest in Sierra Nevada mountains // *Plant and Soil*. 2001. Vol. 237. P. 15-23.
226. Raich, J. W., Schlesinger, W. H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*. 44B.1992. P.81-99.
227. Raich J. W., Potter C. S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles* 9. 1995. P.23-36.
228. Regina K., Nykänen H., Silvova J., Martikainen P.J. Fluxes of nitrous oxide from boreal peatlands as affected by peatland type, water table level and nitrification capacity // *Biogeochemistry*. 1996. №35. P. 401-418.
229. Regina K., Silvova J., Martikainen P.J. Mechanisms of N₂O and NO production in the soil profile of a drained and forested peatland, as studied with acetylene, nitrapyrine and dimethyl ether // *Biol. Fertil. Soils*. 1998. №27. P.205-210.
230. Reich P.B., Oleksyn J., Modrzyński J. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species // *Ecol. Lett.* 2005. V. 8. №8. P.811-818.
231. Reichstein M., Tenhunen JD., Roupsard O. Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm oak forests: drought effects and decomposition dynamic // *Funct. Ecol.* 2002. Vol. 10. P. 27-39.
232. Ruess R.W., Van Cleve K., Yarie J., Viereck LA. Contributions of fine root production and turnover to the carbon and nitrogen cycling in taiga forests of the Alaskan interior // *Canad. J. Forest. Res.* 1996. Vol. 26. P. 1326-1336.
233. Saetre, P., Stark. J.M. Microbial dynamics and carbon and nitrogen cycling following rewetting of soils beneath two semi-arid plant species. *Oecologia*, 2005. V.142. P. 247-260.
234. Shibistova O., Lloyd J., Zrazhevskaya G. et al. Annual ecosystem respiration budget for a *Pinus sylvestris* stand in Central Siberia // *Tellus*. 2002. Vol. 54B. P.

508-589.

235. Singh J.S., Gupta S.R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems (Botanical Review) // New York Botanical Garden Press, 1977.V.43. P.449-528.

236. Stroo H.S., Klein T.M., Alexander M. Heterotrophic nitrification in an acid forest soil and by an acid-tolerant fungus // Appl. Environ. Microbiol. 1986. V. 52. №5. p. 1107-1111.

237. Tarrant R.F., Trappe J.M. The role of *Alnus* in improving the forest environment // Plant and Soil. Spec. 1971. V. 19. P. 335-348.

238. Tiedje J.M. Ecology of denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium. In: Zehnder A.J.B., (Ed), *Biology of Anaerobic Microorganisms*, Wiley, New York, 1988. P.179-244.

239. Tjepkema J.D., Schwintzer C.R., Benson D.R. Physiology of actinorhizal nodules // Ann. Rev. Plant Physiol. 1986. V. 37. P. 209-232.

240. Topp, E., Pattey, E. Soils as sources and sinks for atmospheric methane. *Canadian Journal of Soil Science*, 1997. V. 77. P. 167-178.

241. Torn M.S., Chapin F.S. Environmental and biotic controls over methane flux from Arctic tundra.// *Chemosphere*, 1993. V. 26. P. 357-368.

242. Van Breemen N., Jenkins A., Wright R.F., Beerling D.J., Berendse F., Beier C. Impacts of elevated carbon dioxide and temperature on a boreal forest ecosystem (CLIMEX project) // *Ecosystems*. 1998. V. 1. p. 345-351.

243. Vervaet H., Massart B., Boeckx P., Van Cleemput O., Hofman G. Use of principal component analysis to assess factors controlling net N mineralization in deciduous and coniferous forest soils // *Biol. and Fert. Soils*. 2002. V. 36. №2. P. 93-101.

244. Verstraete W. Nitrification // *Terrestrial Nitrogen Cycles. Processes, ecosystem strategies and management impacts*. Ecol. Bull. №33 / Eds. F.E. Clark, T. Rosswall. Swedish Natural Science Research Council, Stockholm. 1981. P. 303-314.

245. Vitousek, P. M., Matson, P. A. Disturbance, nitrogen availability and nitro-

- gen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology*, 1985. V. 66. P. 1360-1376.
246. Waksman S. A., Tenney F. G. The composition of natural organic materials and their decomposition in the soil. // *Soil Science*, 1927. V. 24. P.317-333.
247. Wang F.L., Bettany J.R. Methane emission from a usually well-drained prairie soil after snowmelt and precipitation. // *Can. J. Soil Sci.* 1995.V.75. P.239-241.
248. Wang B., Neue H.U., Samonte H.P. Factors controlling diel patterns of methane emission pattern via rice plants // *Nutr. Cycling in Agroecosyst.* 1999. V.53. P. 229-235.
249. Wassman R. Papen H. Forests as sources and sinks of greenhouse gases. // *Forests and atmosphere – water – soil.* 1998. Vol.15. №7. P. 36-49.
250. Widen B., Maydy H. Soil CO₂ efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: seasonal and diurnal variation // *Canad. J. Forest Res.* 2001. Vol. 91. P. 786-796.
251. Wilhelmi V., Rothe G.M. The effect of acid rain, soil temperature and humidity on C-mineralization rates in organic soil layers under spruce // *Plant and Soil.* 1990. №121. P. 197-202.
252. Yavitt J. B., Lang G. E., Sexstone A. J. Methane fluxes in wetland and forest soils, beaver ponds, and low-order streams of a temperate forest ecosystem // *Journal of Geophysical Research* 95: 1990. Vol. 22. P. 463-474.
253. Yoshinari T., Hynes R., Knowles R. Acetylene inhibition of nitrous oxide reduction and measurement of denitrification and nitrogen fixation in soil // *Soil Biol. Biochem.* 1977. V.9. P. 177-183.
254. Zaman M., Chang S.X. Substrate type, temperature, and moisture content affect gross and net N mineralization rates in agroforestry systems // *Biol. Fertil. Soils.* 2004. V. 39. P. 269-279.
255. Zumft W.G., Castillo F. Regulatory properties of the nitrogenase from *Rhodospseudomonas palustris* // *Microbiology.* 1978. V. 117. №1. p. 53-60.