

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»
Институт леса им. В.Н. Сукачева
Сибирского отделения Российской академии наук-
- обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН

На правах рукописи



Матвиенко Анастасия Игоревна

**ВЛИЯНИЕ АЗОТА НА МИНЕРАЛИЗАЦИЮ УГЛЕРОДА В ПОЧВАХ ПОД
ЛИСТВЕННОЙ СИБИРСКОЙ И СОСНОЙ ОБЫКНОВЕННОЙ**

Специальность 03.02.08 – «Экология (биология)»

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор РАН
Меняйло О. В.

Красноярск – 2017

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	9
1.1. Роль азота в регуляции цикла углерода в лесных экосистемах.....	9
1.1.1. Особенности азотного цикла в лесных почвах	9
1.1.2. Антропогенное поступление азота.....	13
1.1.3. Применение азотных удобрений в лесах	17
1.1.4. Отрицательное воздействие азота на напочвенный покров и микоризу	20
1.1.5. Подкисление почв азотом	21
1.1.6. Влияние азота на минерализацию почвенного углерода и эмиссию CO ₂	22
1.1.7. Механизмы ингибирования азотом гетеротрофной активности.....	24
1.2. Биологические источники углекислого газа в лесных почвах и методологические приемы изучения их активности.....	25
1.2.1. Особенности функционирования биологических источников углекислого газа в лесных почвах.....	25
1.2.2. Методологические приемы изучения активности компонентов дыхания почв	30
1.3. Влияние древесных пород на свойства почв и микробиологические процессы.....	40
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	51
2.1. Характеристика объектов и методов исследования в полевых экспериментах	51
2.2. Объекты и методы исследования в лабораторных инкубационных экспериментах	59
ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ВНЕСЕНИЯ АЗОТА НА ПОЛЕВУЮ ЭМИССИЮ CO ₂ ПОД ДВУМЯ ДРЕВЕСНЫМИ ПОРОДАМИ.....	63
3.1. Межгодовая климатическая вариабельность.....	63

3.2. Температура почвы	64
3.3. Влажность почвы	66
3.5. Влияние добавления азота на эмиссию CO ₂ под двумя древесными породами	71
3.6. Влияние добавления азота на общее количество углерода, выделившееся в течении вегетативных сезонов 2010–2012 гг.	74
3.7. Роль азотных удобрений в изменениях общего экосистемного баланса углерода.....	76
ГЛАВА 4. РОЛЬ БИОТИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В ПОЧВЕ В РЕГУЛЯЦИИ АЗОТНОГО ЭФФЕКТА	79
4.1. Биологические источники почвенного CO ₂ под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной.....	80
4.2. Влияние глубины колец на поток CO ₂ из почв	82
ГЛАВА 5. ЛАБОРАТОРНЫЕ ИНКУБАЦИОННЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ.....	88
5.1. Влияние добавления азота на минерализацию свежего и старого органического вещества. Годовой инкубационный эксперимент	89
5.2. Изучение влияния добавления разных концентраций азота на минерализацию углерода	97
5.3. Совместное влияние азота и углерода на минерализацию органического вещества	100
5.4. Динамика активности минерализации углерода при постепенном добавлении азота	104
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	110
ВЫВОДЫ	113
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	115

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Антропогенная деятельность (производство азотных удобрений, сжигание ископаемого топлива), привела к нарушениям масс-баланса глобального цикла азота (N) в большей степени, чем цикла углерода (C) (Fields, 2004; Vitousek et al., 1997). При этом, поступления соединений азота в экосистемы, как в виде удобрений, так и с атмосферными осадками, и за счет сухого осаждения приводят к существенным изменениям в процессах не только азотного, но и углеродного цикла (Меняйло и др., 2012, Vitousek et al., 1997).

В Сибири, где азотные выпадения из атмосферы являются одними из самых низких в мире (до 2 кг/га в год) (Dentener et al., 2006) и невысока доля биологической фиксации азота в лесных почвах, минерализация органического вещества почвы (пополняющегося древесным опадом и отпадом) является главным источником азота для минерального азотного питания, покрывающим потребности древостоев в азоте (Разгулин, 2012, 2014). В процессе лесозаготовок происходит вынос большого количества органического вещества с древесной биомассой и истощение лесных почв, в первую очередь, по азоту (Бузыкин, 1989; Щавровский и др., 1995; LeBauer, Treseder, 2008). Поэтому, устойчивое (неистощительное) лесопользование невозможно без внесения азотных удобрений. Но если внесение азота в экосистему, как правило, приводит к росту ее биологической продуктивности и накоплению углерода в растениях (Fleischer et al., 2013), то судьба основного резервуара углерода в биосфере, почвенного углерода, менее однозначна. Внесение азота может приводить, как к накоплению (Sillen, Dieleman, 2012), так и к потере почвенного C (Mack et al., 2004). Анализ литературы указывает на преобладающее накопление углерода в почве при повышенном поступлении N, вследствие подавления активности гетеротрофных микроорганизмов (Janssens et al., 2010). Однако большинство публикаций основано на экспериментах, проведенных в странах с высоким уровнем промышленных выбросов и азотсодержащих осадков (Reay et al., 2008; Liu et al., 2013). Предполагается, что при низких или средних показателях поступления

азота в экосистемы отклик процессов трансформации углерода может быть принципиально другим (Reay et al., 2008). Данные о влиянии поступлений азота на минерализацию почвенного углерода (С-минерализацию) в Сибири отсутствуют.

В работе использован многолетний эксперимент лесопосадок Н. В. Орловского (опыт Орловского) с шестью основными лесообразующими породами Сибири. Ранее на нем было показано, что процессы азотного цикла подвержены влиянию отдельных древесных пород в большей степени (Menyailo et al., 2002a; 2003). Наиболее сильно различались активности нетто нитрификации и нетто минерализации N в почвах под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной. Поэтому именно эти две древесные породы были выбраны для исследования неодинаковости влияния добавления азота на минерализацию углерода под разными древесными породами.

Цель работы – установить влияние внесения азота на минерализацию почвенного углерода в почвах под разными древесными породами в условиях искусственных лесопосадок.

Задачи исследования:

- 1) Установить влияние добавления азота на общую эмиссию CO_2 из почв в атмосферу и гетеротрофную активность под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной в 3-х летнем полевом эксперименте.
- 2) Выявить влияние последовательного внесения азота на активность минерализации органического вещества почв, разной степени гумификации в годовом инкубационном эксперименте.
- 3) Определить влияние внесения азота в различных концентрациях на активность минерализации углерода в органических (подстилках) и в верхних минеральных горизонтах почв под двумя древесными породами.

Научная новизна. Впервые для лесных почв Сибири в трехлетнем полевом эксперименте с внесением азота и последующим регулярным измерением эмиссии CO_2 показано, что внесение азота приводит к достоверному увеличению

эмиссии CO_2 , что связано с увеличением скорости минерализации органического вещества. Выявлено, что одноразовое внесение азотных удобрений стимулирует активность гетеротрофов и этот эффект проявляется 1-2 года в зависимости от древесной породы. Доказано, что влияние азота на С-минерализацию под разными древесными породами отличается не столько силой эффекта в отдельные времена, сколько его длительностью: влияние азота продолжалось 2 года под сосной и 1 год – под лиственницей. С помощью серии инкубационных экспериментов было продемонстрировано, что увеличенная эмиссия CO_2 при внесении азотных удобрений в полевых условиях происходит из-за повышения активности гетеротрофных микроорганизмов, минерализующих углеродсодержащие соединения. Причем, максимальный эффект азота проявляется в органических горизонтах лесных почв (подстилках). Впервые показано, что эффект добавления азота слабо зависит от концентрации вносимого азота. Предложено: иммобилизация азота микробной биомассой без ее роста ответственна за одинаковое влияние различных концентраций азота на скорость минерализации органического вещества почв.

Теоретическая и практическая значимость работы. Увеличение поступления азота в экосистемы – одно из основных последствий глобального увеличения антропогенного влияния на природу. Исследования изменений в биогеохимических циклах, возникающих при увеличении азотных поступлений, могут быть использованы для прогноза изменений экосистем, изменения содержания органического вещества в лесных почвах. Почти 20 лет назад Памэла Матсон из США писала, что все бореальные и умеренные леса уже загрязнены азотом, и поздно в них изучать начальные стадии азотного загрязнения или низкие дозы внесения азота, к которым эти экосистемы уже нечувствительны. Она предложила изучать начальные стадии в тропических лесах (Matson et al., 1999), похоже, совсем упустив из виду обширные лесные территории Сибири, где уровень азотных депозиций и по сей день очень низок (<2 кг/га). Настоящая работа является первой в Сибири, где влияние азота на эмиссию CO_2 изучено в полевых условиях, в течение трех лет, под двумя древесными породами. Получен

положительный эффект азота на С-минерализацию, что указывает на возможность использования лесных почв Сибири для изучения начальных стадий антропогенных азотных нагрузок. Полученные результаты могут быть использованы при чтении курсов по биогеохимии, экологии и почвоведению в учебных заведениях высшего образования.

Обоснованность и достоверность результатов. Основные научные результаты и выводы получены на основе применения современных методик и базируется на обширном экспериментальном материале. Все результаты подвергнуты тщательному статистическому анализу, различия считались достоверными при $P < 0,050$.

Защищаемые положения:

1. Положительный эффект азота на скорость С-минерализации, обнаруженный на серой лесной почве под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной на опыте Н. В. Орловского, связан с увеличением активности гетеротрофных почвенных микроорганизмов.
2. Древесные породы оказывают неодинаковое влияние на длительность влияния азотных удобрений на минерализацию органического вещества почв. Так, длительность влияния азота составила один год под лиственницей сибирской и два года под сосной обыкновенной.
3. Увеличение гетеротрофной активности в почве при внесении азотных удобрений ведет к потере почвенного углерода в количествах сопоставимых с дополнительным приростом биомассы деревьев за счет внесения азотных удобрений.

Личный вклад автора. Автор лично принимал участие на всех этапах подготовки и проведения работы, начиная с подбора пробных площадей, отбора почвенных образцов и измерения полевой эмиссии CO_2 . Автором лично проведены все инкубационные эксперименты, статистическая обработка и интерпретация экспериментальных результатов.

Апробация работы. Основные результаты работы регулярно докладывались на конференциях молодых ученых Института леса им. В. Н.

Сукачева СО РАН (Красноярск, 2014–2016 гг.), на Всероссийской научной конференции с международным участием «Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика» (Красноярск, 2014 г.), на Всероссийской научной конференции «Научные основы устойчивого управления лесами» (Москва, 2014 г.), на конгрессе Европейского Геофизического Союза (Австрия, 2015 г.) на Международной научно-технической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Молодёжь и наука: Перспективы Свободный» (Красноярск, 2015 г.), VI Всероссийской научной конференции по лесному почвоведению с международным участием «Фундаментальные и прикладные вопросы лесного почвоведения» (Сыктывкар, 2015 г.), на съезде Докучаевского общества почвоведов России (Белгород, 2016 г.).

Публикации. По материалам исследований опубликовано 14 работ, из которых 3 статьи в журналах из перечня ВАК РФ.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д.б.н., проф. РАН О. В. Меняйло за постоянное внимание к работе, а также коллективу лаборатории биогеохимических циклов в лесных экосистемах ИЛ СО РАН за доброжелательную рабочую атмосферу и студентам СФУ и СибГТУ за помощь в полевом эксперименте, особенно в установке колец.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. Роль азота в регуляции цикла углерода в лесных экосистемах

1.1.1. Особенности азотного цикла в лесных почвах

Главную роль в процессах превращения азотных соединений в почве играют почвенные микроорганизмы. Основные процессы азотного цикла хорошо известны: азотфиксация, аммонификация, нитрификация и денитрификация. Исследования последних двух десятилетий в азотном цикле были направлены на установление микроорганизмов, ответственных за те или иные процессы, и на интенсивность этих процессов в различных экосистемах (Кудеяров, 1999а, 1999б; Евдокимов и др., 2005; Меняйло, 2006; Базилевич, Титлянова, 2008; Степанов, 2011; Задорожний и др., 2010; Благодатская и др., 2016; Anand et al., 2012; Bottomley, Myrold, 2014).

Главным резервуаром азота в биосфере является атмосфера земли, где он находится в молекулярном виде (N_2) в количестве 3,89 Гт. Молекулярный азот атмосферы инертен и недоступен большинству живых организмов, поэтому в глобальном биогеохимическом цикле азота огромную роль играют процесс азотфиксации (Умаров и др., 2007, Anand et al., 2012). Абиотическая фиксация азота, происходящая в результате гроз, когда вспышка молнии приводит к образованию различных окисленных соединений азота, составляет всего 5–8 % от того количества азота, которое фиксируется биогенным путем из атмосферы (Bottomley, Myrold, 2014) и не играет заметной роли в природе (Умаров и др., 2007). Почвенные азотфиксирующие бактерии, свободно обитающие или состоящие в симбиозе с некоторыми видами растений (все представители семейства бобовых, некоторые виды папоротников), а также сине-зеленые водоросли, лишайники могут связывать большие количества молекулярного азота атмосферы – до 140 Мт/год (Исидоров, 2001). Однако в умеренных и бореальных лесах азотфиксация составляет менее 1 кг/га в год (Паавилайнен, 1983), по оценке

американских исследователей – 1,5–2 кг/га (Cleveland et al., 1999) и в некоторых случаях может достигать до 3,8 кг/га (Granhall, Lindberg, 1980). Поскольку потребность азотного питания зрелых древостоев составляет 100–150 кг/га в год, биологическая азотфиксация покрывает лишь малую долю потребностей (1–2 %) (Разгулин, 2008). Но это не значит, что азотфиксация не важна в лесных экосистемах бореальной зоны. Её функция может рассматриваться как важная для поддержания азотного статуса микробного сообщества и именно это, вероятно, должно быть в фокусе дальнейших исследований активности азотфиксации в бореальных лесах.

Минерализация органического вещества почвы – главный источник азота для минерального азотного питания деревьев в лесных экосистемах России (Разгулин, 2012, 2014), поскольку низок уровень азотных выпадений. Скорость минерализации органического вещества почв и высвобождение минеральных форм азота определяют формирование и продуктивность лесных экосистем (Федорец, Бахмет, 2003). При разложении каждых 100 г органического вещества (или в среднем, 50 г углерода) аммонификаторы на синтез белка своих клеток используют примерно 2 г почвенного азота ($C/N = 25/1$). Если в разлагающемся органическом веществе содержится менее 2% азота ($C/N > 25/1$), он может быть полностью иммобилизован микроорганизмами, а при более высоком его содержании ($C/N < 25/1$) в почву выделяется свободный аммиак, который затем преобразуется в аммоний и нитрат-ион, что увеличивает содержание подвижных форм азота в почве (Звягинцев и др., 2005).

Высвобождающийся из органического вещества аммоний нитрифицируется под влиянием нитрификаторов. В благоприятных условиях в процессе нитрификации, когда аммония в почве больше, чем нужно растениям (Aber et al., 1998) в черноземных и серых лесных почвах образуется до 300 кг нитратов на 1 га в год (Абашева и др., 2009). Ранее считалось, что основными нитрификаторами являются автотрофные бактерии, такие как *Nitrosomonas*, *Nitrospira*, *Nitrocistis* и *Nitrobacter* (Виноградский, 1952). Затем было показано, что гетеротрофные бактерии (pp. *Arthrobacter*, *Alcaligenes*, *Bacillus* и *Pseudomonas*) и грибы (такие как

Aspergillus flavus, *A. wentii*, *Verticillium lecani*, *Absidia cylindrospora*) тоже могут осуществлять нитрификацию (гетеротрофную), и, что в лесных почвах основную долю нитрифицированного азота производят гетеротрофные микроорганизмы (Кудеяров, 1999б). Последние данные указывают на доминирующую роль археобактерий в нитрификации (Leininger et al., 2006; Благодатская и др., 2016). Причем, нитрификация прямо влияет на интенсивность других процессов цикла азота. Повышенное количество нитратов может снижать азотфиксацию в почвах и усиливать денитрификацию (Кудеяров, 1999а).

Последним процессом, замыкающим почвенный цикл азота, при котором связанный азот вновь превращается в атмосферный N_2 является денитрификация. Он осуществляется, в основном, бактериями. Японскими исследователями велись работы по изучению денитрификации у грибов (Shoun et al., 1992, 1998), но экологическая значимость этого процесса остается малоизученной (Пахненко и др., 1999). Исследования процессов денитрификации получили новый импульс в связи с тем, что при отсутствии кислорода промежуточным продуктом в этом процессе является закись азота (N_2O) – важный парниковый газ. Закись азота может, как выделяться, так и потребляться в процессе денитрификации. Было показано, что активность денитрификации в почвах и размеры газообразных потерь ограничиваются не столько содержанием усвояемого для микроорганизмов углерода, сколько количеством нитратного азота (Котева и др., 1992). Поскольку в лесных почвах умеренных и бореальных лесов нитратов содержится мало, невысоки и газообразные потери азота, менее 2 кг N/га.

Потребление закиси азота почвами изучалось ранее (Кромка и др., 1991, Меньяло и др., 1997, 1998), и доказано, что в глобальном плане, почвы могут потреблять не более 1% закиси азота от выделяемого ими количества (Schlesinger, 2013). Поэтому, последняя стадия денитрификации – восстановление закиси азота до молекулярного азота, может, как и в случае с азотфиксацией, рассматриваться как источник азота для микроорганизмов, особенно в бедных минеральными формами азота болотных лесных почвах. Разумеется, это может быть только при справедливости гипотезы, что восстановление закиси азота не только

диссимиляторный, но и, частично, ассимиляторный процесс.

Есть еще два малоизученных процесса азотного цикла: 1) диссимиляторное восстановление нитрата в аммоний и 2) иммобилизация азота микроорганизмами.

Диссимиляторное восстановление нитрата в аммоний – анаэробный процесс, протекающий в переувлажненных почвах. Он протекает в схожих экологических условиях, что и денитрификация: при отсутствии кислорода, в присутствии нитрата и органического углерода кислорода. По-видимому, соотношение концентраций углерода и нитрата определяет, будет ли нитрат денитрифицирован или восстановлен до аммония. Причем, если это соотношение велико, преимущественно происходит восстановление до аммония (Tiedje, 1988). Положительная роль этого процесса заключается в закреплении азота в почве, поскольку нитраты более подвержены вымыванию и денитрификации, чем аммоний (Silver et al., 2001).

Почвы бореальных и умеренных лесов, не загрязненные выпадениями азота, обладают повышенной способностью к иммобилизации азота. В Норвегии при однократном внесении нитрата аммония в почву под сосняком в дозах 30 и 90 кг/га практически весь нитрат был иммобилизован, а аммоний накапливался в подстилке и убывал с глубиной в минеральных горизонтах (Vestgarden et al., 2003). При внесении в серую лесную почву изотопа ^{15}N в умеренных дозах (до 300 мг N/кг) на 10-е сутки иммобилизация достигает 72 % от внесенного азота, а при экстремальных дозах (до 2000 мг N/кг) – свыше 40 % (Евдокимов и др., 2005). Азот иммобилизуется микробной биомассой, а при ре-минерализации может быть источником питания для растений и микроорганизмов. Иммобилизация, вероятно, может определять устойчивость экосистем к высоким концентрациям минерального азота и быть главным фактором, обеспечивающим эффективность азотных удобрений (Евдокимов и др., 2005), удерживающим азот от вымывания из почв.

Особенностью лесных почв является большая доля участия грибов во всех ключевых процессах превращений соединений азота (Chalot, Brun, 1998; Sjöberg, 2003; Кураков, 2011; Heinonsalo et al., 2015). «В регуляции процессов азотного

цикла в экосистемах важное значение играют взаимодействия грибов (сапротрофных, микоризных, патогенных, хищных) с другими организмами, не только с бактериями, ..., но и с водорослями, растениями и животными» (Кураков, 2015). Эти непростые биотические взаимодействия являются причиной сложности количественного расчета и описания процессов N цикла (van Groenigen et al., 2015).

1.1.2. Антропогенное поступление азота.

Увеличивающееся в результате человеческой деятельности, поступление соединений азота в экосистемы разбалансировало глобальный цикл азота в большей степени, чем углерода (Добровольский, Никитин, 1986; Vitousek et al., 1997; Fields, 2004; Galloway et al., 2004; Reay et al., 2008, Меняйло и др., 2012, 2015). Большая доля азота антропогенного происхождения поступает с удобрениями в агроэкосистемы при выращивании продуктов питания и в лесные экосистемы при интенсивном лесопользовании и лесовосстановления (в основном в зарубежных странах). В. А. Ковда ввел даже термин «азотизация биосферы» (Ковда, 1985). Её главной причиной явилось научное открытие, удостоенное в 1918 году Нобелевской премии – реакция Габера-Боша, позволяющая получать минеральный азот из атмосферного (Семенов и др., 1985). Несмотря на то, что реакция идет при высоком давлении и температуре, т.е. является очень энергозатратной, эффективность производства азотных минеральных удобрений оказалась высокой. Это открытие произвело революцию в химической промышленности, стали появляться заводы азотных удобрений, на порядок увеличилась производительность в сельском хозяйстве.

Помимо увеличения применения азотных удобрений на планете, возрос и объем выбросов в атмосферу соединений азота, образующихся при сжигании ископаемого топлива. Основное количество соединений азота выделяется в виде оксида азота NO, достаточно быстро он окисляется до диоксида азота NO₂ и может переноситься воздушными массами на большие расстояния. Под действием

солнца, вследствие высокой растворимости в воде (облака, дождь) в течение 12-14 часов до 50 % диоксида азота может перейти в кислоту, которая быстро выпадает на поверхность (Заиков и др., 1991). Половину из общего количества азотных осадков, попадающих в леса составляют соединения азота в сухом виде (когда молекулы веществ сорбируется на поверхностях или аэрозольные частицы оседают под действием гравитационных сил) (Sparks et al., 2008). 25-35 % от общего количества азотных осадков из атмосферы приходится на органические соединения азота (Cornell, 2011).

Индустриализация, интенсификация сельского хозяйства и связанные с ними выбросы аммиака (NH_3), в течение последнего столетия привели к трех-пятикратному увеличению выпадений соединений азота в экосистемы и предполагается дальнейшее его увеличение (Reay et al., 2008).

Последствия этого процесса существенны: азот в большом количестве попадает в водные и наземные экосистемы, приводя к эвтрофикации водоемов, подкислению почв, изменению процессов глобального цикла углерода (Меняйло и др., 2012, Замолодчиков, 2013; Vitousek et al., 1997). Уже подтверждено влияние азотных выпадений на биологическое разнообразие экосистем в северных и умеренных регионах Европы, Северной Америки, Восточной и Южной Азии (Китай, Индия) (Nordin, 2007; Bobbink et al., 2010). В зоне риска находятся Калифорния, юг Европы и некоторые субтропические и тропические части Латинской Америки и Африки.

В Западной и Центральной Европе, начиная с середины прошлого столетия, с атмосферными выпадениями поступало, в среднем, от 10–15 до 25–50 кг N/га в год. В лесах североатлантического побережья США, практически не подверженных влиянию промышленных источников, в год поступает менее 2 кг N/га. В северной части Америки, где промышленные выбросы больше – до 40 кг N/га в год (Parker, 1983). В Канаде самый высокий уровень азотных выпадений достигает 13 кг N/га в год (Fenn et al., 1998), в Голландии – 60 кг N/га в год (Cornell, 2011). Более 20 кг N/га в год выпадает в лесах умеренного пояса на юго-

западе Китая (Bobbink et al., 2010), а в промышленных районах выпадения могут достигать 200 кг N/га в год и более (Liu et al., 2013).

Хотя большинство лесов умеренного пояса остаются лимитированными по азоту (LeBauer, Treseder, 2008), в Европе и в США недостаток азота сменяется избытком (Dentener et al., 2006), и появляется опасность, что доступность азота превысит способность экосистем удерживать его. В серии экспериментов по изучению воздействия осадений азота на хвойные лесные экосистемы в Европе показано, что при ежегодном поступлении менее 10 кг N/га, практически весь азот закрепляется в почве, а при поступлении свыше 25 кг N/га в год происходят его существенные потери. Это указывает на существующую границу перенасыщения почв лесных экосистем азотом, находящуюся между 10 и 25 кг N/га в год (Wright et al., 1995).

Есть сведения, что способность экосистемы к закреплению азота коррелирует с ее N статусом (Tietema, et al., 1998). Д. Абер с коллегами, обобщив итоги исследований реакции умеренных лесов с низкой обеспеченностью азотом на длительное внесение азотных удобрений, предположили, что отклик растений и микроорганизмов почв происходит по стадиям. Первая характеризуется высоким уровнем закрепления азота в почвах и увеличением роста растений. Вторая включает в себя усиление процесса нитрификации и небольшое вымывание нитратов, в то время как рост деревьев продолжается. На третьей стадии рост деревьев прекращается, в то время как продолжает повышаться активность нитрификации, происходит потеря нитратов (Aber et al., 1989).

Недавние исследования в Америке и Европе показали, что в лесах, постоянно получающих избыточный N, снижается продуктивность и увеличивается гибель хвойных деревьев (Aber et al., 1998). Кроме того, возможно замещение медленно растущих, с низкой активностью азотного цикла хвойных насаждений на быстрорастущие лиственные леса, характеризующиеся высокой скоростью оборачиваемости азота (Fenn et al., 1998; Komarov, Shanin, 2012).

Опубликованных данных по количеству азотных выпадений в России крайне мало. Существует мировая карта азотных выпадений, в том числе и для России,

полученная расчетными методами (Reay et al., 2008). Согласно этим данным, Центральная часть России получает в год 0,5–2 кг N/га. Урал, Сибирь и Дальний Восток получают 0,25–1 кг N/га. По другим данным поступление азота с атмосферными осадками и пылью в экологически чистых районах европейской части России составляет 1,6 до 2,6 кг N/га (Глухова, 1995). За исключением некоторых точек, близко расположенных к промышленным и большим городам, где фоновый уровень азотных выпадений составляет 11–14 кг N/га в год (Комаров и др., 2006), расчетные данные, представленные в карте Дейва Рея с коллегами (Reay et al., 2008), согласуются с экспериментальными измерениями. Уровень азотных выпадений на лесопосадках Орловского, расположенных в 50 км от Красноярска, составляет около 0,65 кг N/га в год (Ведрова, неопубл.), что также попадает в расчетный диапазон 0,25–1 кг N/га.

Таким образом, приведенные факты свидетельствуют о низком уровне поступления азота в лесные экосистемы на большей части территории России. Из атмосферы поступает примерно 0,25–2,6 кг/га и около 2 кг/га за счет биологической азотфиксации. Потери азота из лесных почв (газообразные и за счет вымывания) также малы. Как следствие, биогеохимический круговорот азота в лесах России характеризуется высокой замкнутостью. Потребности древостоев в азоте для жизненных процессов восполняются в результате минерализации почвенного углерода, поэтому и функционирование лесных экосистем связано с минерализацией почвенного органического вещества и последующим превращением соединений азота микроорганизмами (Bengtsson et al., 2003). Снижение пула органического вещества в почве компенсируется опадом и отпадом древесной растительности (при отсутствии рубок). В процессе лесозаготовок происходит вынос большого количества азота с растительной биомассой, по данным А. И. Бузыкина при рубке 40-летнего сосняка выносятся 500 кг N/га (Бузыкин, 1989). При рубках 70–80 летних сосняков в Московской области потери составляют 700–800 кг N/га (Комаров и др., 2006). В связи с постоянно повышающимся спросом на древесину и древесную продукцию, увеличивающимся объемом лесозаготовок, происходит истощение лесных почв,

прежде всего, по азоту (Щавровский и др., 1995; LeBauer, Treseder, 2008). Поскольку при рубках (особенно сплошных или несанкционированных) ухудшаются условия минерального питания для последующих поколений древостоев, можно резюмировать, что устойчивое (неистощительное) лесопользование в России невозможно без внесения азотных удобрений.

1.1.3. Применение азотных удобрений в лесах

Поступление азота в экосистему увеличивает ее биологическую продуктивность и накопление углерода в растениях (Magnani et al., 2007). Для лесов умеренного и бореального пояса подсчитано, что добавление 1 г N приводит в среднем к дополнительному накоплению 25 г C в растительной биомассе (Fleischer et al, 2013). В настоящее время в Швеции удобряют леса (в дозах, соответствующих поступлению 50 кг азота на гектар), для стимуляции роста деревьев и увеличения накопления углерода в биомассе. Практически все леса удобряли с 70-х годов 20-го столетия и удобряют сейчас в Нидерландах, Финляндии и Японии и около 80 % лесов – в Австрии, Германии и Франции (Бузыкин, 1989). В промышленных масштабах леса в России не удобрялись никогда.

Тем не менее, поскольку внесение азотного удобрения в почву является одним из способов повышения продуктивности лесов (Щавровский и др., 1995) влияние внесения азота в почву на продуктивность лесных экосистем изучалось в России. В Сибири (в естественных экосистемах Забайкалья, Бурятии, Приангарья, юга Красноярского края) была проделана большая работа по оценки реакции древостоев (прироста в высоту, радиального прироста, содержания азота в хвое) на внесение разных доз азота в форме карбамида (мочевины) в сосняках разных возрастов и типов леса (Прокушкин, 1972; Бузыкин и др., 1978, 1983, 1996; Бузыкин, 1987, 1989; Шапченкова и др., 2015). В приспевающих сосняках Среднего Урала изучали эффективность видов и доз азотных удобрений (мочевины и аммиачной селитры) (Щавровский и др., 1995). В южной тайге

Костромской области в сосновых лесах разных типов изучали изменение агрохимических свойств почв и прирост древесины после однократного и повторного (через 6 лет) внесения мочевины (Рожков и др., 2005). Там же и в Нижегородской, Московской областях в сосняках разных типов изучали влияния аммиачной селитры и мочевины на элементы строения древесины (Чумаченко, Степаненко, 2007; Степаненко, 2010).

В основном, авторы отмечают «комплексное, положительное и продолжительное влияние азотных удобрений на основные компоненты лесных фитоценозов и их продуктивность. Оно проявляется в улучшении почвенного плодородия за счет возрастания в почве валового азота, изменении в соотношении видов растений в надпочвенном покрове, благоприятно влияющем на возобновление леса, увеличении количества жизнеспособного подроста хвойных пород; повышении устойчивости сосновых насаждений к неблагоприятным климатическим условиям (засухе) и способствует формированию древесины высокого качества» (Шумаков, 1975; Степаненко, 2010). В. А. Рожков с соавторами наблюдали изменения в агрохимических свойствах почв сосняков в зависимости от типа леса, повторности внесения и продолжительности действия удобрений. Отмечено «повышение содержания подвижных соединений азота, фосфора и калия не только в слое толщиной 50 см, но и в более нижних слоях почвы, а также наблюдалось подкисление почв и некоторое увеличение содержания гумуса и валового азота в верхних горизонтах почвы» и увеличение продуктивности сосняков (Рожков и др., 2005).

По результатам исследований давались рекомендации по применению азотных минеральных удобрений. В сосняках брусничных в южной тайге Костромской области произрастающих на дерново-среднеподзолистых песчаных почвах, оптимальными являются азотные удобрения в дозе 150 кг/га (Рожков и др., 2005; Чумаченко, Степаненко, 2007). Показано, что наиболее эффективно утилизируется азот в 40-летних древостоях при дозе 100 кг/га, в древостоях от 70 лет и больше – при дозе 400–500 кг/га (Бузыкин, 1989). В сосняках Среднего Урала, произрастающих на бурых горнолесных типичных почвах, отличающихся

низким содержанием питательных элементов и кислой реакцией, рекомендуют вносить дозы 300-400 кг/га (Щавровский и др., 1995). Исследователи сообщают, что продолжительность действия разового внесения азотных удобрений на продуктивность лесов может составлять 6–12 лет и даже до 18 лет. Однако, реакция древостоев на азотную подкормку существенно зависит от их возраста и дозы удобрений, от срока внесения удобрения, типа почв (автоморфные или гидроморфные, песчаные или глинистые), от перехвата напочвенной древесно-кустарниковой, травянистой или моховой растительностью (в случае невысоких доз удобрения), а также от изменений, происходящих под влиянием удобрений, в биохимических режимах почв (Шумаков, 1975; Щавровский и др., 1995; Бузыкин, 1989; Степаненко, 2010).

Отметим, что вся найденная нами литература касается только сосняков. Несмотря на активные исследования применения минеральных удобрений в лесах в 60-80-гг. прошлого века, опубликованной литературы крайне мало. Важно, что большинство процитированных российских работ не учитывали изменения запасов почвенного углерода. Экспериментов по внесению азотных удобрений в лесах, где измерялись бы одновременно как прирост древесной растительности, так и изменения органического вещества почв крайне мало и в мире. В США показано, что ежегодное добавление азота в течение 20 лет увеличивает запасы почвенного углерода даже больше, чем накапливается в древесине (Frey et al., 2014), и это зависит от доминирующей древесной породы. Авторы обнаружили, что причиной накопления углерода в почве стало снижение грибной биомассы, накопление лигнина и уменьшение активности минерализации органического вещества почв сапротрофным комплексом. Напротив, увеличение скорости минерализации органического вещества при внесении азота под шестью древесными породами обнаружены в Сибири (Меняйло и др., 2014) и показано, что потери почвенного углерода могут быть также сопоставимыми или даже превышать накопление углерода в биомассе древесных растений (Matvienko, Menyailo, 2015).

1.1.4. Отрицательное воздействие азота на напочвенный покров и микоризу

При изучении отклика других компонентов фитоценозов на изменение условий азотного питания обращалось внимание на изменение состояния напочвенного покрова и оказалось, что азотные удобрения могут иметь не только положительный эффект. Например, в южно-таежных сосняках Приангарья лишайники изменяют окраску, происходит интенсивное отмирание зеленых мхов и кустарничков. Доля отмерших моховых синузий пропорциональна дозе подкормки и спустя 2–3 года достигает 50–70 %, толокнянковых – 90 % при внесении 500 кг N/га, но меньшая доза стимулирует рост брусники и толокнянки (Бузыкин и др., 1983). В сосняках Красноярской лесостепи азотное удобрение (мочевина) в дозе 100 кг/га оказало стимулирующее воздействие на процесс естественного возобновления сосны, но дозы 100-400 кг/га привели к снижению видового разнообразия травяно-кустарничкового яруса, флористической насыщенности сообщества, а также проективного покрытия живого напочвенного покрова. При высоких дозах азотного удобрения (400-500 кг/га) отмечалось ингибирующее воздействие на лишайниковый и моховой покров и уменьшение запасов лесной подстилки (Бузыкин и др., 1996; Шапченкова и др., 2015; Ковалева, Собачкин, 2016). Отмечено сильное ингибирование образования тонких корней, поглощающих питательные вещества и воду, особенно при высоких дозах азотной подкормки, вместе с тем, увеличивалось содержание азота в корнях (Бузыкин и др., 1996).

В Финляндии было обнаружено, что удобрение азотом сказывается отрицательно на развитии микоризы (Паавилайнен, 1983). К. Трезедер сообщает, что результаты мета-анализа большого количества экспериментов по влиянию внесения азота в бореальных и умеренных лесах показывают преимущественно негативное воздействие азота удобрений на микоризу, в среднем, с 15 % уменьшением видового разнообразия и микоризации корней (Treseder, 2004). Работами Питера Хёгберга в полевых условиях показано, что деревья уменьшают транспорт углерода в микоризу при внесении азотных удобрений (Högberg et al.,

2008, 2010). Возможный механизм заключается в сдвиге метаболизма дерева (Charin et al., 2011). Углерод движется по флоэме от мест фотосинтеза в корни и микоризу, в основном (на 90 %), в форме сахарозы и глюкозы (Лир и др., 1974). При избытке минерального азота, метаболизм дерева сдвигается, и во флоэмном соке становится больше углерода в форме аминокислот, которые менее «вкусные» для грибов, и они его перестают потреблять (Charin et al., 2011).

1.1.5. Подкисление почв азотом

Систематическое внесение азотных удобрений в больших дозах, а также высокие поступления соединений азота из атмосферы, загрязненной промышленными выбросами, может увеличивать кислотность лесных почв (Makarov, Kiseleva, 1995; Vitousek et al., 1997). Причиной является нитрификация – окисление ионов аммония до нитратов с высвобождением во внешнюю среду ионов водорода. Подкисление почвенной среды, отрицательно влияет на ферментативные свойства почвы, активность микроорганизмов, усвоение растениями азота и других питательных веществ (Стадницкий, Родионов, 1996; Овсянников, 2000). Подкисление приводит к потере обменных катионов почвенно-поглощающего комплекса, таких как кальций и калий (Vitousek et al., 1997). Многими авторами сообщалось, что вследствие подкисления почвы увеличивается подвижность соединений алюминия, марганца и железа, которые могут токсично действовать на корневую систему деревьев, особенно хвойных, произрастающих на кислых почвах и влиять на численность и видовой состав микроорганизмов (Заиков и др., 1991, Scheel et al., 2008; Janssens, et. al., 2010). Подкисление может приводить к повышенному вымыванию нитратов в подземные воды и увеличению активности денитрификации (Bobbink et al., 2010). Поэтому в некоторых странах, где проблема подкисления почв стоит особенно остро, например, в Германии и Швеции, в лесные почвы, наряду с азотными удобрениями, вносят известь (известкование почв).

1.1.6. Влияние азота на минерализацию почвенного углерода и эмиссию CO₂

Если внесение азота в экосистему, как правило, приводит к росту ее биологической продуктивности и накоплению углерода в растениях, то судьба основного резервуара углерода в биосфере, почвенного углерода, менее однозначна. Внесение азота может приводить как к накоплению (Sillen, Dieleman, 2012), так и к потере почвенного С (Mack et al., 2004). Анализ литературы указывает на преобладающее накопление углерода в почве при повышенном поступлении N, вследствие подавления активности гетеротрофных микроорганизмов (Janssens et al., 2010). Однако большинство публикаций основано на экспериментах, проведенных в Центральной Европе, США (Reay et al., 2008) и, в последнее время, в Китае (Liu et al., 2013), т.е. в индустриальных странах с высоким уровнем промышленных выбросов и азотсодержащих осадков. Предполагается, что при низких или средних показателях поступления азота в экосистемы отклик процессов трансформации углерода может быть принципиально другим (Reay et al., 2008, Меняйло и др., 2014).

В тех случаях, когда дополнительное поступление азота в экосистему увеличивает минерализацию подстилки и почвенного органического вещества, что приводит к увеличению эмиссии углекислого газа из почв, говорят о «положительном эффекте азота». В случае, когда поток CO₂ уменьшается – эффект азота «отрицательный», хотя углерод может и накапливаться (Janssens et al., 2010). Модели глобального цикла углерода учитывают только положительный эффект при поступлении азота в почву, который объясняется увеличением доступности азота для гетеротрофных микроорганизмов, разлагающих органическое вещество.

Соотношение углерода и азота – ключевой показатель качества растительного опада, который используется для предсказания динамики его минерализации и гумификации (Alexander, 1977). Традиционная концепция о роли азота в микробном разложении ставит акцент на соотношении C/N разлагаемого органического вещества, полагая, что добавление азота к

субстратам, лимитированным по этому элементу приводит к увеличению их минерализации. Большое количество исследований подтверждает положительную связь между исходным количеством азота, содержащемся в подстилке, и скоростью ее разложения, в первую очередь, из-за того, что низкое содержание азота в субстрате лимитирует скорость использования углерода микроорганизмами (Cornwell, et al., 2008). Ларионова с коллегами определили, что добавление азота к субстратам с высоким C/N увеличивает минерализацию углерода, а разложение опада с низкими значениями C/N, наоборот, ингибируется (Ларионова и др., 2017). Скорость разложения органического вещества связана не только с содержанием азота в субстрате, но и с соотношением лабильных и устойчивых компонентов (например, лигнина) в составе органического вещества почвы (Fog, 1988).

Другие исследователи считают, что влияние азота на минерализацию органического вещества почв различается в зависимости от стадии разложения субстрата (ранняя, поздняя, и финальная) (Berg, Matzner, 1997). Добавление азота в свежую подстилку стимулировало процесс минерализации, а на более поздних стадиях, при которых темпы разложения лигнина регулируют активность минерализации органического вещества, внесенный N тормозил активность минерализации.

Кнорр с соавторами проанализировали влияния азота в разных экосистемах в девяти странах и обнаружили, что разложение подстилки подавляется при добавлении азота в 2–20 раз превышающем уровень его антропогенного выпадения, при азотных выпадениях от 5 до 10 кг N/га в год, и при низком качестве подстилки (с большим содержанием лигнина). При низком уровне азотных выпадений (менее 5 кг N/га в год) и при невысоком содержании лигнина добавление азота стимулировало разложение подстилок (Knorr et al., 2005). Следует отметить, что в экспериментах с добавлением азота в низкой концентрации в лесных экосистемах с высоким уровнем азотных антропогенных загрязнений, невозможно получить представления по чувствительности экосистем к невысокому азотному загрязнению (Hedwall et al., 2013).

Уменьшение общего потока CO_2 из почв при внесении азота оказалось более широко распространенным результатом: 75 % из 57 экспериментов показывали отрицательный эффект N на почвенное дыхание (Janssens et al., 2010). При внимательном рассмотрении оказалось, что эксперименты с положительным эффектом проводились на бедных азотом почвах, где за добавлением азота следовало увеличение микробной биомассы, приводящее к увеличению ферментативной активности почв и показателей почвенного дыхания (Janssens et al., 2010).

1.1.7. Механизмы ингибирования азотом гетеротрофной активности

В литературе известно два механизма отрицательного воздействия азота на минерализацию почвенного углерода: 1) подавление активности грибов – лигнолитиков и 2) полимеризация сильно-гумифицированного органического вещества.

Отрицательный эффект азота, проявляющийся в снижении активности гетеротрофного и общего дыхания почв может быть результатом ингибирования азотом активности почвенных немикоризных грибов, например, вызывающих белую гниль - эффективных деструкторов лигнина, играющих важную роль в лесных экосистемах, других почвенных сапротрофов и микоризообразователей (Бурова, 1986; Nobbie, 2008). В долгосрочных экспериментах с внесением азота обнаружено, что подавляется их ферментная активность в подстилках и корневом опаде хвойных пород деревьев (Carreiro et al., 2000; Sjöberg, 2003). При этом не исключена возможность замещения грибного сообщества микроорганизмов бактериальным, использующим, в основном, легкодоступные органические соединения (целлюлозу и гемицеллюлозу) для своей жизнедеятельности (Tietema et al., 1998). Таким сдвиг в микробном сообществе может дать положительный эффект при внесении азота (увеличение эмиссии CO_2 из почв), наблюдаемый в краткосрочных экспериментах, но он может сменяться на отрицательный в

долгосрочных экспериментах, возникающий по мере того, как заканчивается количество легкодоступного углерода, а активность грибов подавлена (Janssens et al., 2010).

Реакции абиотического закрепления азота может быть еще одной из причин отрицательного влияния добавления азота на минерализацию углерода. Внесенный азот включается в состав трудно поддающихся разложению полимерных соединений с большим высокомолекулярным весом, т.е. связывает короткие углеродистые цепочки в длинные. Это ограничивает микроорганизмы в легкодоступном углероде (короткие цепочки легче разлагаются) и замедляет минерализацию почвенного органического вещества (Fog, 1988; Berg, Matzner, 1997; Sjöberg, 2003; Malik et al., 2013; Treseder, 2008). Полимеризация углеродистых цепочек азотом объясняет и различный эффект добавления азота на минерализацию органического вещества при разных стадиях разложения. На начальных этапах много свежего органического вещества и добавление азота ускоряет его разложение, на последних стадиях присутствует только старое органическое вещество, которое в большей степени подвергается полимеризации азотом, что и подавляет активность минерализации (Berg, Matzner, 1997).

1.2. Биологические источники углекислого газа в лесных почвах и методологические приемы изучения их активности

1.2.1. Особенности функционирования биологических источников углекислого газа в лесных почвах

Основными биологическими источниками CO_2 в почве являются почвенные микроорганизмы (гетеротрофы) и корни с микоризой, вместе относящиеся к автотрофному компоненту. Небиологический (абиотический) источник углерода в виде карбоната кальция, который тоже вносит свой вклад в эмиссию CO_2 (связанный с подкислением почв в результате биологических процессов) имеет значение только в геологических временных масштабах, и незначителен по

сравнению с вкладом биологических источников CO_2 (Kuzyakov, 2006).

Растения играют важную роль в трансформации атмосферного CO_2 , ежегодно потребляя в фотосинтезе каждую восьмую молекулу CO_2 , находящуюся в атмосфере (Beer et al., 2010). В растении свежefиксированный углерод из CO_2 превращается в сахара (глюкоза и сахароза) в цикле Кальвина и далее часть его движется по флоэме из листовой в корни. В корнях часть углерода окисляется до CO_2 (цикл Кребса), а другая попадает в ризосферу или микоризу как “углеродная плата” за минеральные питательные вещества и воду. Там углерод расходуется на построение биомассы, часть его выделяется в виде CO_2 в почвенный воздух и далее поступает обратно в атмосферу, замыкая цикл углерода на экосистемном уровне. Многочисленные исследования показали, что величина автотрофного (ризикорневого) почвенного дыхания связана с количеством чистой первичной продукции и распределением продуктов фотосинтеза растением между подземной и надземной биомассой (Kuzyakov, Gavrichkova, 2010; Kuzyakov, Larionova, 2006). Количество усвоенного и используемого углерода в растении определяется его видом, физиологическими и экологическими факторами (Högberg et al., 2001; Moyano et al., 2009).

Гетеротрофный компонент почвенного дыхания является результатом разложения микроорганизмами и их ферментами листового и корневого опада, корневых экссудатов и почвенного органического вещества (Трефилова, 2007; Moyano et al., 2009). В процесс вовлекаются почвенные органические соединения с разным временем пребывания (резиденции) углерода в почве: от месяцев до нескольких лет (из свежей подстилки) и от десятилетий до веков (углерод старого наиболее гумифицированного органического вещества) (Epron, 2009; Schimel et al., 1994). Основные факторы, которые по отдельности или во взаимодействии влияют на разложение подстилки и почвенного органического вещества – это физико-химические свойства окружающей среды, качество (минерализуемость) субстрата, а также состав и биомасса гетеротрофных микроорганизмов (Swift et al., 1979; Lützow et al., 2006, Ленгелер и др., 2005). Поскольку продукция CO_2 в почвах – в основном результат дыхания корней, ризосферы и разложения

органического вещества микроорганизмами, как все химические и биохимические реакции, эти процессы в первую очередь зависят от температуры окружающей среды. В моделях глобального цикла углерода принимается, что скорость разложения почвенного органического вещества, как и любой другой биологической реакции, как правило, удваивается на каждые 10 градусов повышения температуры (то есть, Q_{10} – температурный коэффициент, характеризующий кратность увеличения интенсивности выделения CO_2 при повышении температуры на 10 °C равен двум) (Davidson, Janssens, 2006). Но это не всегда так, например, для биомов в районах, где температура почвы низкая, интенсивность дыхания почвы более чувствительна к колебаниям температуры (Lloyd, Taylor, 1994). Дыхание корней и микробное разложение также зависят от доступности воды и могут подвергаться кислородной лимитации в слишком влажных условиях (Moуano et al., 2009). Таким образом множество эмпирических моделей связывают эмиссию CO_2 из почв (объединяющие микробное и корневое дыхание в «дыхание почв») с температурой и уровнем влажности и осадками (Davidson, Janssens, 2006). Огромное количество работ посвящено изучению влияния температуры на компоненты почвенного дыхания. Одни авторы свидетельствуют о том, что нет никакой разницы в температурной чувствительности между автотрофными и гетеротрофными компонентами почвенного дыхания (Bhupinderpal-Singh et al., 2003; Irvine et al., 2005; Sulzman et al., 2005). Другими показано, что температурная чувствительность дыхания корней отличается от чувствительности гетеротрофного разложения почвенного органического вещества (Boone et al., 1998; Hanson et al., 2000; Pregitzer et al., 2000; Epron et al., 2001; Lee et al., 2003; Epron, 2009; Kutsch et al., 2009).

Не всегда изменения температуры и влажности полностью объясняют меняющиеся показатели потока почвенного дыхания (Kutsch et al., 2009). Повышение эмиссии CO_2 из почвы в результате увеличившейся фотосинтетической активности растительности можно, принять за отклик на повышение температуры почвы (Subke et al., 2006). Ряд авторов считают, что фотосинтез является ключевым фактором, определяющим эмиссию углекислого

газа из почв, особенно в экосистемах с большим вкладом корневого дыхания (Raich, Schlesinger, 1992; Heinemeyer et al., 2007; 2012). А. Хейнмеер с соавторами показали, что активность дыхания микоризы снижается при уменьшении влажности, зависит от потока продуктов фотосинтеза и не связана напрямую с изменениями температуры почвы (Heinemeyer et al., 2007). И если отклик дыхания корней и связанной с ними микоризосферой на повышение температуры в лиственных лесах больше, чем отклик микробного разложения почвенного органического вещества (Boone et al., 1998), то в таких экосистемах рост температуры будет сильно увеличивать автотрофный поток CO_2 из почв. Однако, при температуре почвы ниже $+8\text{ }^\circ\text{C}$ и в зимнее время вклад корней в общее дыхание минимален (Ларионова и др., 2003), и эмиссия CO_2 определяется в основном дыханием микроорганизмов, способных функционировать при низких температурах (Сморкалов, 2012).

Ранее, в обзоре, Киршбаум сообщает, что при низких температурах, температурная чувствительность разложения почвенного органического вещества намного выше температурной чувствительности чистой первичной продукции, а при высоких, они примерно одинаковы (Kirschbaum, 1995). Значит, гипотеза, полагающая, что почвенное дыхание в большей степени зависит от температуры (влияющей на гетеротрофную активность), чем от продуктов фотосинтеза, имеет решающее значение для С баланса экосистем особенно в регионах с среднегодовыми температурами около $+5\text{ }^\circ\text{C}$ (Kirschbaum, 2000).

Относительно хвойных лесов, в недавней публикации сообщается, что подстилка вносит существенный вклад в почвенное дыхание (30–60 %), и поскольку в подстилке корней небольшое количество (7–10 %), то поток CO_2 из нее имеет преимущественно гетеротрофное происхождение (Сморкалов, Воробейчик, 2016).

Некоторые исследователи считают, что вопрос определения разницы в минерализации свежего, недавно фиксированного углерода и разложении старого почвенного органического вещества приоритетнее, чем различия между гетеротрофным и автотрофным потоками почвенного дыхания (Hartley, Ineson,

2008). Краткосрочные лабораторные эксперименты показали, что микробное дыхание почв экспоненциально возрастает с увеличением температуры (Davidson, Janssens, 2006). Экспериментально и с помощью моделирования было подтверждено, что температурная чувствительность разложения увеличивается с устойчивостью почвенного органического вещества (Knorr et al., 2005; Larionova et al., 2007; Hartley, Ineson, 2008). Поскольку в почвах запасы устойчивых соединений почвенного органического вещества больше, чем лабильных, даже небольшое изменение скорости их разложения может стать значимым, но только в десятилетних или более длительных временных рамках (Davidson, Janssens, 2006). В полевых условиях изменение скорости разложения устойчивого органического вещества часто перекрывается активностью корней (Hanson et al., 2000) и ответной реакцией лабильного пула C, скорость разложения которого в миллионы раз больше (Davidson, Janssens, 2006).

Ларионова с соавторами показали, что температурная чувствительность почвенного дыхания меняется в зависимости от размера лабильного пула: чем больше легкоразлагаемых углеродистых соединений присутствует, тем она ниже (Larionova et al., 2007). Кроме того, на отклик процесса разложения на температурные колебания может влиять длительность периода изменения температуры, пространственная и временная доступность легкоразлагаемого углерода, размеры и состав микробного сообщества и свойства его ферментов, а также уровень влажности почвы (Davidson, Janssens, 2006; Craine et al., 2010, 2011, 2013; Karhu et al., 2014).

При уровне влажности почвы ниже оптимального, уменьшается активность жизнедеятельности корней (и частично микоризосферы), почвенных микроорганизмов, уменьшается распределение лабильных органических веществ, поступающих из подстилки (Reichstein et al., 2002; Heinemeyer et al., 2007). В очень влажной почве, ограничение газового обмена почвы с атмосферой может привести к низкой концентрации кислорода в почве, что отрицательно сказывается на дыхании почвенной биоты. Поэтому, как засушливые, так и очень влажные условия почвы могут повлиять на температурную чувствительность

почвенного дыхания (Wen et al., 2006). Было обнаружено, что температурная чувствительность почв уменьшается с уменьшением влажности при ее уровне ниже оптимального (Ху, Qi, 2001; Reichstein et al., 2002). Противоположная тенденция была показана при переувлажнении почвы (Wen et al., 2006; Craine, Gelderman, 2011).

Таким образом, существуют определенные сложности вычленения влияния какого-то одного фактора на определенный компонент почвенного дыхания. Образование CO_2 происходит одновременно в результате жизнедеятельности корней деревьев и микоризы, микроорганизмов ризосферы и почвенных микроорганизмов, участвующих в разложении подстилки и почвенного органического вещества, и все эти источники часто взаимодействуют. Кроме того, в почвах редко поддерживается оптимальный режим по влажности и температуре и отклик корней растений с микоризосферой и почвенных микроорганизмов на возникающие стрессовые условия не одинаков. Поэтому, для интерпретации почвенных процессов и анализа динамики цикла углерода в экосистеме имеет большое значение раздельная оценка компонентов почвенного дыхания (Задорожный и др., 2010; Clemmensen et al., 2013; Трефилова, 2007; Kutsch et al., 2009).

1.2.2. Методологические приемы изучения активности компонентов дыхания почв

Исходя из обзора Хансона с соавторами (Hanson et al., 2000), в котором рассматривались методы разделения вклада корней и почвенных микроорганизмов в дыхание почв, чаще всего используют: метод исключения корней (root exclusion method), метод раздельной инкубации источников почвенного CO_2 (component integration method), метод импульсного мечения растений ^{14}C (^{14}C pulse labeling).

«Методом исключения корней» или разностным методом называется процедура, косвенно оценивающая дыхание корней путем измерения дыхания почвы с корнями и без (т.е. без прямых измерений дыхания корневой ткани).

Первым, кто начал таким методом проводить исследования почвенного дыхания, был шведский ученый Генрих Лундегардт. Еще в начале прошлого века он обнаружил, что общее дыхание почв под посевами на 30 % превышает дыхание из почвы под паром (Lundegardh, 1927). Он сделал вывод, что две трети всей углекислоты, находящейся в почвенном воздухе, образуется в результате деятельности бактерий, а одна треть – корней растений (Карпачевский и др., 2009). Позже, в 1988 аналогичные исследования были сделаны Макаровым, который сравнивал данные выделения CO_2 для почвы засеянной, с данными почвы под паром на дерново-подзолистых и торфяных почвах (Макаров, 1988). Разница хорошо определяется на почве занятой под сельскохозяйственные культуры. Но преимущество этого метода теряется в лесных экосистемах, где измерение дыхания почвы свободной от корней связана с значительными нарушениями природных водных, воздушных и температурных режимов почвы. Однако, метод исключения корней и в настоящее время используется в полевых исследованиях для оценки гетеротрофного дыхания лесных экосистем и называется методом «интеграции компонентов» (Цельникер, 2005; Ларионова и др., 2003, Благодатский и др., 1993; Трефилова, 2007). Еще один минус метода состоит том, что им не учитывается дыхание микроорганизмов ризосферы или микоризы, которые в лесных экосистемах вносят существенный вклад в почвенное дыхание (Благодатский и др., 1993; Сапронов, Кузяков, 2007; Hanson et al., 2000; Pumpanen et al., 2009). Однако, существуют различные вариации метода исключения корней.

Удаление корней (root removal) – корни удаляют, почву возвращают на прежнее место и устанавливают барьеры для препятствия дальнейшего роста корней (в качестве альтернативы, корни могут быть удалены после серии измерений общего почвенного потока). Положительным свойством этого метода является возможность разделить общее дыхание почвы на гетеротрофные и автотрофные потоки CO_2 . Плюс этого метода в том, что удаление корней обеспечивает измерение корневой биомассы, которая является важной

переменной для сравнения с неповрежденным участком в течение всего эксперимента (Hanson et al., 2000).

Метод траншей (trenching) – существующие корни разрывают траншей на границе участка, но не удаляют, и также устанавливают барьер для роста корней (например, с помощью полиэтиленовой пленки) (Hanson et al., 2000; Lee et al., 2003; Subke et al., 2006). Одна из самых больших проблем с методом траншей в том, что разложение отсеченных корней, оставленных на участках, тоже вносит вклад в общее дыхание. Избежать ее, можно не делая измерения несколько месяцев и периодически отбирая пробы корневой биомассы на участках (Ewel et al., 1987). Чаще всего, принимается, что скорость разложения толстых корней медленная и их вклад в поток CO_2 в течении сезона незначителен.

Анализ расхождений/отличий (gap analysis) – надземная растительность полностью удаляется из относительно большой области (например, вырубка в лесу) измеряется общая почвенная эмиссия и сравнивается с данными в лесной зоне. Сравнительно недавно предложенный метод окольцовывания (girdling method), основан на срезании флоэмы ствола дерева, так, что поток продуктов фотосинтеза, поступающий из листьев в корни и почву, прекращается (Högberg, et al., 2001, 2008). Окольцовывание проводят на большом участке леса. Расчет дыхания ризосферы основан на определении разности между выделением CO_2 из почвы на контрольном участке (без кольцевания) того же размера и на испытательном участке. Плюс этого метода в том, что его можно использовать на больших площадях и без нарушений поверхности почвы. Этот метод, как и другие, позволяет определить автотрофное (без его разделения на дыхание корней и ризосферы) и гетеротрофное почвенное дыхание. Однако, прекращение поступления продуктов фотосинтеза в корни ведет к их интенсивному разложению, что приводит к переоценке гетеротрофного дыхания на окольцованных участках (Kuzyakov, Larionova, 2006). Kelting с соавторами с помощью модели разложения различных пулов С корней (легко разлагающегося, медленно разлагающегося и устойчивого) показали, что легко и медленно разлагающиеся пулы С исчезали приблизительно через 3 месяца после начала

измерения дыхания почвы. Это значит, что почвенное дыхание, измеряемое через 3 месяца должно происходить из почвы со свободной, несвязанной с корнями, почвенной микробиотой (Kelting et al., 1998). Еще один минус метода окольцовывания и подобных методов, вносящих большие повреждения в корневую систему деревьев – это невозможность проведения повторных или длительных экспериментов после их применения, так как экспериментальные участки леса начинают погибать, в почве под ними происходит смена микробных сообществ, изменяется влажность почвы в результате нарушения транспирационных потоков (Pumpanen et al., 2015). В некоторых экспериментах используют глубокие трубы или кольца, которые устанавливают так, чтобы они в глубину выходили за пределы основной зоны корней, и эмиссия CO_2 из них рассматривается как поток CO_2 гетеротрофного почвенного компонента (Subke et al. 2006; Heinemeyer et al., 2011). Во время измерения на пластмассовые кольца, установленные в почве, герметично ставится камера, измеряется прирост концентрации CO_2 и по изменению концентрации CO_2 в объеме камеры и рассчитывается скорость потока CO_2 (Subke et al., 2006). Для измерения гетеротрофного и автотрофного компонента почвенного дыхания с возможностью выделением дыхания микоризы в Великобритании был разработан метод сетчатых колец (Johnson et al., 2001). Кроме кольца, характеризующего дыхание гетеротрофов устанавливается еще два: мелкое, на границе минерального горизонта и подстилки (общее почвенное дыхание) и кольцо с окнами покрытыми сетчатой пленкой, с диаметром отверстий, обеспечивающих прорастание сквозь нее гифов грибов, формирующих микоризу, но исключая проникновение корней. У метода сетчатых колец или колец разной глубины имеются и недостатки. Углубление пластмассового кольца в почву на 1–15 см приводит к разрыву существенной части тонких корней и микоризы, что изменяет поток CO_2 (Heinemeyer et al., 2011) и, следовательно, общую эмиссию CO_2 . При этом разрыв корней может приводить как к уменьшению, так и увеличению потока CO_2 (Gadgil, Gadgil, 1975; Heinemeyer et al., 2011). Причиной уменьшения является исключение CO_2 , выделяемого корнями и микоризой. Увеличение же потока

может происходить в двух случаях: а) за счет увеличения активности гетеротрофов из-за повышения влажности вследствие отсутствия влагопоглощения корнями (Menyailo, Huwe, 1999) и б) за счет уменьшения конкуренции между микоризными корнями и гетеротрофами (Гадгил-эффекта) (Gadgil, Gadgil, 1971, 1975). Чем глубже устанавливаются кольца, тем большее количество корней исключается и тем больше все вышеназванные эффекты. Большинство исследователей не уделяли глубине установки колец должного внимания, что, возможно, и приводит к сильно различающимся оценкам эмиссии CO_2 из почв одного типа (Кудеяров, Курганова, 2005; Heinemeyer et al., 2011). Поэтому, данный метод должен применяться с осторожностью для балансовых расчетов экосистем, т.е. для изучения доли свежefиксированного углерода, поступающего в микоризу, или доли микоризного CO_2 в общем потоке почвенного CO_2 (данные будут несколько завышены). Однако, метод сетчатых колец идеально подходит для сравнительного анализа микоризного потока из различных экосистем (как под различными древесными породами в данной работе), изучения сезонных закономерностей (фенологии) транспорта углерода в микоризу, оценки влияния различных экологических факторов (удобрений, засухи, и т.д.), позволяет наблюдать временную динамику всех основных компонентов почвенного дыхания (Матвиенко и др., 2014).

Используют также методы физического разделения компонентов. Поскольку разложение опада, подстилки, внутрипочвенного опада (детрита) и органического вещества происходит с разной скоростью, дыхание почвенных гетеротрофов можно исследовать, разделяя почвенный покров на составляющие методом «изоляции». Образцы (лесной подстилки, корневого детрита, грубых древесных остатков, свежefормированных гумусовых веществ и подвижных продуктов гумуса почвы) разлагаются в сетчатых мешочках на поверхности и в толще почвы (Ведрова и др., 2002; Ведрова, 2005; Vedrova et al., 2006). И по потере массы образцов определяется интенсивность и удельная скорость разложения фиксированной массы растительных остатков. Минусы метода: необходимость проведения длительных полевых экспериментов для получения

адекватных результатов (Трефилова, 2007); нарушаются условия трансформации образцов: изменяются воздушный и водный режим; возможно искажение данных из – за проникновения живых тонких корней в образец (Hanson et al, 2000). Интересно, что сейчас популярностью среди экологов пользуются чайные пакетики Lipton, определенный сорт которого предложено использовать в качестве единого мирового стандарта активности разложения и минерализации почвенного углерода в полевых условиях (Keuskamp et al., 2013). Поскольку, масса (20 г) и качество чая (определенного сорта) стандартно и доступно во всех супермаркетах мира, возможно унифицирование качества и количества не только разлагаемого субстрата, но и его количества, а также материала мешочка.

Таким образом, большинство полевых методов по разделению автотрофных и гетеротрофных почвенных источников углекислого газа в той или иной степени нарушают условия естественной среды в системе корни-почва, и результаты часто сложно интерпретировать из-за большого количества действующих факторов. Методы основываются на предположении, что изменения связанные с прекращением поступления корневых экссудатов или с активностью использования легкодоступного углерода разлагающихся тонких корней, не будут приводить к смене микробных сообществ и не скажутся на гетеротрофном дыхании. Хотя есть сообщения, что удаление корней влияет на динамику азота и микробную биомассу в почве (Högberg, Högberg, 2002; Lee et al., 2003). Преимущество использования полевых методов разделения источников почвенного дыхания состоит в максимальном приближении к естественным условиям и реальным откликам потоков почвенного дыхания на изменения окружающей среды (Moуano et al., 2009; Евдокимов и др., 2010).

Лабораторные методы используются в условиях, которые в значительной степени отличаются от естественных условий полевого эксперимента. Поэтому сложно делать выводы об естественных потоках, опираясь только на результаты лабораторных исследований. Однако, в лаборатории можно легко разделить компоненты почвенного дыхания и точно регулировать влияние факторов, воздействующих на его скорость. Поэтому, несмотря на некоторые недостатки,

лабораторные методы считаются хорошим дополнительным инструментом для изучения компонентов почвенного дыхания (Moyano et al., 2009).

Метод отдельной инкубации источников почвенного CO_2 (или метод интеграции компонентов) в лабораторных условиях стал популярен в 1970-х в качестве альтернативного методу исключения корней. Метод включает в себя разделение составляющих компонентов почвы (т.е. корней, просеянной почвы, и подстилки), с последующей инкубацией образцов в герметичных сосудах в течение 2–24 часов и измерением потока CO_2 от каждой из составной части. Данные всех составных частей затем умножаются на соответствующую массу и суммируются для получения комплексного общего потока. В идеале метод отдельной инкубации также включает в себя *in situ* измерения общего потока для сравнения. Если интегрированная сумма составных частей соответствует измеренному общему потоку, то оценка компонентов потока считаются действительными (Кузяков, Ларионова, 2006). Реже встречается следующий подход: измеряют поток CO_2 подстилки и корней, а дыхание почвенных гетеротрофов находится путем вычитания (Edwards, Harris, 1977). Однако измерять дыхание изолированных корней в лабораторных условиях нужно в правильных концентрациях O_2 и CO_2 , соответствующих их уровню в почве. Недостатком метода является физическое отделение источников почвенного CO_2 от почвы (подстилки, корней, минеральной части почвы). Приходится измерять отдельные потоки, которые могут и не отражать реальных значений *in situ*. Удаление подстилки может изменить состояние почвенной влаги в поверхностном слое почвы и повлиять на вклад почвенных гетеротрофов, а при нарушении взаимодействия корней и почвы угнетается активность микроорганизмов ризосферы (Hanson et al., 2000; Кузяков, Ларионова, 2006).

Метод субстрат индуцированного дыхания (СИД) используют для оценки вклада дыхания корней и микроорганизмов в дыхание почв, как в лабораторных инкубационных, так и в полевых экспериментах (Евдокимов и др., 2010). Метод основан на внесении в почву, либо в почвенный образец с корнями раствора глюкозы с концентрацией от 2 до 3 мг С/г почвы, что вызывает всплеск

микробного дыхания, но не влияет на корневое дыхание. После внесения глюкозы в образец почвы без корней определяют коэффициент увеличения микробного дыхания, а дыхание корней определяют, как разность между дыхательными откликами образцов с корнями и без корней (Паников с соавт, 1991). Однако, внесение глюкозы влияет на минерализацию старого органического вещества (прайминг) (Kuzyakov et al., 2000), поэтому с сегодняшних позиций данный метод применять можно только, будучи уверенным, что прайминг в данных почвах не играет заметной роли.

Изотопные методы заключаются в мечении растений в атмосфере с CO_2 , обогащенным изотопами: стабильным ^{13}C или радиоактивным ^{14}C , либо внесением меченых органических веществ в почву (Кузяков, 2001; Евдокимов и др., 2010) с последующим наблюдением за изотопными метками в потоке CO_2 из почвы или в микробной биомассе. Эти методы имеют преимущество над методами интеграции компонентов и исключения корней, поскольку они позволяют разделить общее дыхание почвы на дыхание автотрофного и гетеротрофного компонентов без механических нарушений условий среды (Кузяков, Ларионова, 2006). Так же есть возможность рассчитать прайминг-эффект добавления субстрата на разложение корневых выделений, почвенного детрита и почвенного органического вещества (Евдокимов и др., 2010). Основными недостатками изотопных методов является сложность проведения эксперимента и стоимость аналитических измерений, а также опасность загрязнения окружающей среды при использовании радиоактивных изотопов. Хотя методы импульсного мечения являются идеальными для изучения динамики распределения C растениями и позволяет оценить среднее время пребывания, недавно усвоенного C в надземном и подземном пулах C (Edwards, Harris, 1977; Kuzyakov, Gavrichkova, 2010), хорошо разделяют корневое и ризомикробное дыхание травянистых растений, но они не очень хорошо подходят для определения дыхания неризосферных микроорганизмов и количественного подсчета вклада дыхания корней в общее дыхание в полевых условиях (Hanson et

al., 2000), поэтому изотопные методы применяли ранее основном в лабораторных экспериментах (Сапронов, Кузяков, 2007).

В разных исследованиях методами удаления корней, вклад дыхания корней вместе с ризосферой составлял 45–66 % (Wiant, 1967), 39 % (Сапронов, Кузяков, 2007), 16–31 % (Трефилова, 2007), 33 % составил усредненный вклад в эмиссию CO_2 из серой лесной и дерново-подзолистой почвы под пашней и под естественной растительностью, однако между экосистемами он варьировал в широком диапазоне – от 10 до 58 % (Ларионова и др., 2003). В Финляндии в почве под сосняком обнаружено, что корни и ризосфера вкладывают 42 % в общую почвенную эмиссию CO_2 (Pumpanen et al., 2015). Евдокимов с коллегами методом субстрат-индуцированного дыхания в полевых определили вклад дыхания корней в почвах смешанного лесного 80–100-летнего ценоза как 33 %, а в лабораторных экспериментах методом субстрат-индуцированного дыхания – 21–31 %, и 29–32 % при раздельном инкубировании корней и почвы (Евдокимов и др., 2010). Исследователи на сосновых посадках во Флориде методом траншей определили корневое дыхание как 51 % и 62 % от общего (Ewel et al., 1987). Subke с коллегами методом окольцовывания установили, что вклад только микоризы и ризосферных микроорганизмов в общее почвенное дыхание составляет 35 % (Subke et al., 2003). В лесу смешанных лиственных пород в Массачусетсе вклад корневого дыхания составил от 33 % до 49 % (Bowden et al., 1993). В зрелом буковом лесу в Германии, дыхание корней, измеренное с помощью gap analysis составило около 40 % (Brumme, 1995), а в зрелом лиственном лесу на западе Японии около 51 % от общего количества (Nakane, 1980), позднее методом траншей было показано, что дыхание корней варьировало от 27 до 71 % от общего в течение вегетативного сезона (Lee et al., 2003).

Согласно суммарной оценке в почвах России общая эмиссия CO_2 составляла 5,67 Гт С/год, микробное и корневое дыхание 2,78 и 2,89 Гт С/год (Курганова, Кудеяров, 2012). Исходя из обзоров исследований, посвященных изучению компонентов почвенного дыхания разными методами, сегодня доминирует представление, что в лесных экосистемах в процентном соотношении вклад

автотрофного и гетеротрофного компонента в общее почвенное дыхание за год или полевой сезон примерно одинаков (van Hees et al., 2005) (Рис.1).

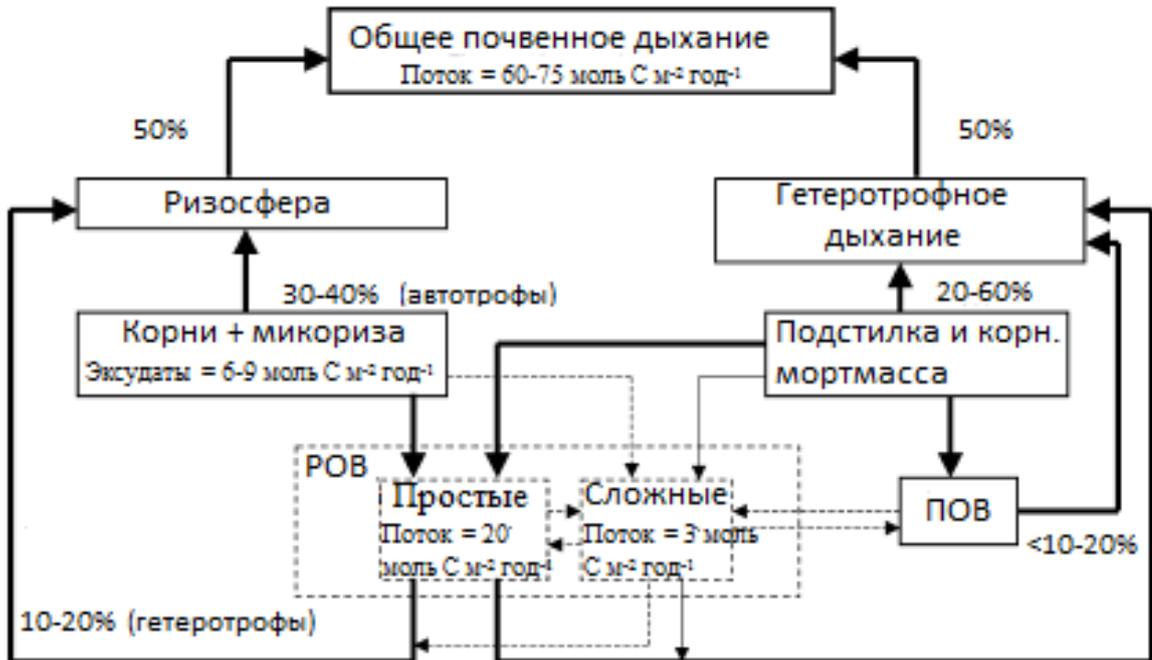


Рисунок 1 - Упрощённая схема потоков почвенного CO₂ и относительных вкладов из различных источников (van Hees P. A. W. et al. // Soil Biology and Biochemistry. – 2005). Все процентные значения взяты относительно общего дыхания почвы. Жирные стрелки отображают основные потоки углерода, тонкие стрелки малые потоки углерода и пунктирными стрелками незначительные потоки углерода. Блоки, обведенные жирной линией, представляют собой основные резервуары углерода и пунктирной – второстепенные. ПОВ – почвенное органическое вещество, РОВО – растворенное органическое вещество.

Однако, соотношение гетеротрофной и автотрофной части потока CO₂ может сильно варьировать в течение сезона. Также показатели могут меняться в зависимости от типа леса и типа почвы и методов исследования (Курганова, Кудеяров, 1998; Hanson et. al., 2000; Лопес де Гереню и др., 2005).

1.3. Влияние древесных пород на свойства почв и микробиологические процессы

Особенности почвообразовательных процессов под различными фитоценозами издавна привлекало внимание ученых (Морозов, 1949; Зонн, 1954; Сукачев, 1964; Карпачевский и др., 2008; Кауричев, Яшин, 1996; Stone, 1975). В последнее время вопрос влияния различных древесных пород на почву приобрел новую актуальность в связи с изменением видового состава деревьев в лесах всего мира в результате глобального изменения климата (Харук и др., 2005) и искусственных лесопосадок (Меняйло, 2008; Binkley, Menyailo, 2005). Понимание влияния разных древесных пород на почву, на ее физические и химические характеристики, накопление органического вещества и микробиологические свойства почв является важным и для восстановления деградированных участков и лесоразведения (Prescott, Vesterdal, 2013).

В естественных лесных экосистемах разница в климате, рельефе, механическом составе почвы, возрасте древостоев и множества других абиотических факторов, мешает сделать правильные выводы о реальном «эффекте древесных пород» (Ларионова и др., 2003; Vesterdal et al., 2013). Искусственные лесопосадки, имеющие одинаковый возраст, дают хорошую возможность вычлнить влияние отдельных видов на различные свойства почв и биогеохимические процессы, поскольку изначально почва обладает схожими химическими, физическими и микробиологическими свойствами (Шугалей и др., 1984; Binkley, 1995; Binkley, Menyailo, 2005; Reich et al., 2005; Vesterdal et al., 2008; 2012; Hansson et al., 2011). К сожалению, из-за большой длительности развития древостоев, по сравнению с сельскохозяйственными и травянистыми культурами, экспериментов с искусственными лесопосадками в России немного. В мире подобных экспериментов много, но почвенные исследования проводились не везде. Известны почвенные работы для нескольких экспериментов искусственных лесопосадок в бореальном и умеренном поясах. Это 70-летний эксперимент на севере Финляндии с насаждениями березы повислой, норвежской ели и сосны обыкновенной (Priha, Smolander, 1997, 1999). С четырьмя древесными

породами в Германии и четырнадцатью в Польше (Reich et al., 2005), эксперимент с шестью наиболее распространёнными в Европе древесными породами: ясень, клен, липа, бук, дуб, и ель (Hagen-Thorn et al., 2004). В Сибири одним из таких экспериментов является опыт Н. В. Орловского с шестью основными лесообразующими породами Сибири (Шугалей и др., 1984). Следует отметить, что большинство вышеуказанных экспериментов заложены в 50–80-х годах прошлого века, когда не было развито представление о псевдоповторностях (Hurlbert, 1984), поэтому, они страдают отсутствием реальных повторностей, снижая ценность полученной информации.

Взаимодействия древесных растений с почвенным покровом не только сложны и многообразны, но и проявляются на разных пространственно-временных шкалах. Ответная реакция почв, отражающаяся в изменении ее основных свойств, может быть очень длительная (до 100 лет). Но в начальный период почвообразования, или в результате смены растительности (при сукцессиях) такие свойства почв как реакция почвенной среды, окислительно-восстановительные условия, круговорот биофильных элементов, насыщенность почв основаниями, содержание органического вещества в минеральном слое почвы могут измениться за достаточно короткий период (десятки лет) (Волокитин, 2007; Шугалей, 2002).

Различные древесные породы влияют на температуру и влажность почвы и ее кислотность (Иванов, 1973; Ведрова, 1980; Angers, Caron, 1998; Hooper et al., 2000; Mueller, 2012). Под ними могут формироваться почвы, отличающиеся запасами подстилки, наличием или отсутствием тех или иных подгоризонтов (Карпачевский и др., 2008). Исследования подтверждают влияние пород деревьев на содержание и динамику биогенных (углерода, азота, фосфора и калия), и литогенных (алюминия и кальция) элементов в почве, соотношение C/N (Шугалей и др., 1984; Binkley, 1995; Binkley, Giardina, 1998; Finzi et al., 1998a, b; Priha, Smolander, 1997; Augusto et al., 2002; Menyailo et al., 2002a, b, 2003; Шугалей, 2002; Hagen-Thorn et al., 2004; Vesterdal et al., 2008, 2013; Решетникова, 2011), на структуру микробного сообщества в лесных подстилках (Евграфова, 2001),

количественное соотношение доминирующих видов микроорганизмов в почве (Афанасова, Сорокин, 2012), показатели микробной биомассы (Priha, Smolander, 1997; Grayston, Prescott, 2005; Lejon et al., 2005; Меняйло, 2007), видовой состав микробного сообщества (Lejon et al., 2005; Carney, Matson, 2006; Bremer et al., 2007; Nugroho et al., 2006), его разнообразие (Zak et al., 2003; Hackl et al., 2004; Bremer et al., 2007) и на состав комплексов беспозвоночных (Егунова, Безкоровайная, 2015). В общем плане, виды растений влияют на свойства почв и микробиологические процессы, воздействуя на циклы биогенных элементов путем непосредственного направления потоков энергии и веществ в почвенные микробные сообщества и/или путем изменения абиотических условий, которые регулируют микробную активность (van Groenigen et al., 2015).

Различная у разных древесных пород потребность в питательных веществах, интенсивность поступления опада определяют величину поглощения необходимых веществ деревьями, возврата биогенных веществ в почву и скорость разложения растительного материала в почвах. Так, величина эмиссии углекислого газа из почв, характеризующая активность процессов минерализации, отличается в различных типах леса (сосновый, еловый, дубовый, смешанный и др.) на дерново-подзолистых и торфяных почвах (Кудеяров, Курганова, 1998). В пяти разных экспериментах было определено, что почвенное дыхание на одном и том же типе почв под хвойными породами ниже на 10 %, чем под широколиственными (Raich, Tufekciogul, 2000). Неодинаковая интенсивность продуцирования CO₂ обнаружена при разложении подстилок лиственных и хвойных 25-летних лесных культурах (Ведрова, 1997), причем по интенсивности минерализации подстилок древесные породы располагаются в ряду: береза > ель > осина > лиственница > кедр > сосна (Ведрова, Миндеева, 1998).

Концентрация веществ в подстилке под деревьями разных древесных пород определяет состав веществ, попадающих в процессе минерализации в нижележащие почвенные горизонты (Prescott, 2002, 2005; Cornwell et al., 2008; Шугалей, Ведрова, 2014). Но вынос деревьями биогенных веществ зависит не столько от содержания их в почве, как от физиологических особенностей каждой

культуры включающих различную интенсивность и ритм их потребления (Шугалей и др., 1984). При оценке влияния шести различных лесных культур на темно-серую почву исследователи определили, что максимальное количество азота, фосфора и калия в биомассе накапливают осина и береза, промежуточное положение – сосна и кедр, а минимальное – лиственница и ель. В Финляндии было подсчитано, на одну тонну биомассы сосна затрачивает 4,4 кг N, 0,5 кг P, 2,4 кг K, 1,8 кг Ca, не на много больше потребность в питательных веществах у ели, а у березы – 9,4 кг N, 0,8 кг P, 4 кг K, 4,8 кг Ca (Паавилайнен, 1983). То есть при одних и тех же почвенных условиях, потребление питательных веществ у лиственной породы больше, чем у хвойной.

Запасы надземной биомассы могут быть, наоборот, больше под хвойными породами, так, например, в многолетнем опыте Орловского запас надземной биомассы 35 летних культур березы составлял 30 т/га, а сосны – 66 т/га (Третьякова, 2006). И несмотря на то, что лиственные породы и лиственница сбрасывают листву каждый год, а срок полного обновления хвои у сосны составляет 3 года, а у ели 5–7 лет, запасы подстилки в хвойных превышают в 2–3 раза запасы подстилки лиственных пород (Ведрова, Решетникова, 2014). Это связано, во-первых, с разным количеством поступающего опада за год. Например, под кедром поступает 6,35 т/га, под елью 2,29 т/га, под сосной и лиственницей примерно 4,8 и 4,6 т/га, а в березняке и осиннике 2,02 и 2,98 т/га. Во-вторых, с различной активностью микробиологических процессов разложения под разными породами определяемой количеством углерода, азота и зольных веществ в органическом веществе. По концентрации углерода опад разных пород практически не различается, но различается по содержанию азота – в листьях осины, березы, хвое лиственницы его концентрация в 1,5–2 раза выше, чем в хвое кедра, сосны и ели. Выше и концентрация минеральных элементов в опаде лиственных пород (Шугалей, Ведрова, 2014). В Финляндии, сравнивая возврат основных биогенов в почву обнаружили, что возвращение от полученного из почвы N, P, K и Ca с опадом под сосняком за год составляло 28, 24, 14, и 40 %, а

под березняком 25, 33, 27 и 45 %, то есть больше под лиственными породами (Паавилайнен, 1983).

Известно, что интенсивность разложения растительных остатков регулируется соотношением C/N и содержанием устойчивых к разложению веществ. Чем меньше соотношение C/N, тем больше азота в тканях опада, тем быстрее идут процессы нитрификации и минерализации, поскольку микроорганизмы не испытывают недостатка азота для клеточного синтеза (Базилевич, Титлянова, 2008). В опаде хвойных пород меньшее количество азота и много устойчивого к разложению лигнина, поэтому наблюдаются низкие скорости разложения опада и активности минерализации азота. Азот из подстилок хвойных пород освобождается медленно, часто перехватывается растениями и иммобилизуется микроорганизмами, в результате почвы обеднены минеральным азотом (Аристовская, 1980; Priha, Smolander, 1997).

Как правило, различия в накоплении C в почвах под разными породами наблюдается в большей степени в подстилках, нежели в минеральных горизонтах почв. Однако, есть сильная тенденция для почв под древесными породами, создающими тонкую подстилку (береза, осина, лиственница), накапливать большее количество углерода в минеральном слое (Vesterdal et al., 2013; Шугалей, Ведрова, 2014).

Деревья разных пород по-разному влияют на кислотность почв под ними. Кислотность почвенного раствора имеет большое значение для жизненного процесса микроорганизмов. В лесных почвах, с уменьшением pH снижается количество бактерий и актиномицетов и увеличивается количество грибной микрофлоры (Цветков, 2000; Högberg et al., 2007), что с другой стороны, положительно влияет на растворение минералов и труднорастворимых соединений почвы, накопление в почве гумуса и питательных веществ (Heinonsalo, et al., 2015). Иванов, изучая влияние проростков, семян и растений 20–30-летнего возраста 43-х различных видов обнаружил, что древесные растения активно изменяют искусственную или природную среду в нужном для себя направлении и приспосабливаются сами к новым условиям, по-разному влияя на

реакцию почвы: одни подкисляют, другие подщелачивают, третьи мало изменяют (Иванов, 1973). Исследования на многолетнем опыте Н. В. Орловского с шестью основными лесообразующими породами Сибири выявили, что самая высокая кислотность почв проявляется под кедром и лиственницей (6,02–6,06), а самая низкая под елью (5,55), а сосна, береза и осина имели среднее значение рН и не отличались между собой (Меняйло, 2008). Древесные растения в первую очередь, влияют на кислотность почвы поступлением в почву органических и минеральных кислот, образующихся при разложении опада. Опад хвойных пород деревьев (ель, пихта и в меньшей степени сосны) подкисляет почву. Большинство лиственных пород деревьев, береза и др., кроме осины, а среди хвойных – лиственница) благоприятно влияют на свойства почвы. Под ними наблюдается наибольшее содержание гумуса в почвенных горизонтах и опад, в разложении которого активно участвуют микроорганизмы и различные представители мезофауны, быстро преобразуется и приводит к обогащению верхнего слоя минеральной почвы основаниями и другими элементами.

Еще один процесс, влияющий на кислотность почвы – вымывание из крон и коры деревьев органических веществ и минеральных элементов осадками (Ведрова, 1980; Шильцова, 2006). В результате образуются сложные растворы содержащие карбоновые кислоты, полифенолы и карбогидраты, имеющие разную концентрацию в зависимости от породы деревьев, высокоактивны в реакциях восстановления и комплексообразования. Они могут понижать рН, повышать содержания азота и углерода, обменных оснований и одновалентных катионов в почве у ствола в большей степени, чем под кроной и активизировать процесс подзолообразования.

Корни древесных пород, подкисляют прикорневую зону почвы в процессе дыхания и корневыми выделениями (до 3 мм от поверхности сосущих корней) когда происходит обмен в почве катионов Са, К и др. на ион водорода, выделяемый корнями (Карпачевский и др., 2009). Также корни могут подкислять почву и в результате отмирания и разложения.

Как отмечено выше, большинство исследований связывало скорость минерализации органического вещества почв и другие микробиологические процессы с качеством подстилки и, соответственно, с качеством надземного опада. Лишь недавно стали обращать внимание на качество подземного опада – соотношение C/N и содержание лигнина в корнях, тонких корнях и микоризе (Philips, Fahey, 2006, Deckmyn et al., 2014). Виды деревьев могут отличаться не только размерами кроны, но и площадью и глубиной распространения корневой системы (что отражается на световом и гидрологическом режиме) (Богашова, 1959). Даже на одном участке, корни под разными породами деревьев отличаются массой (связано со скоростью роста дерева), вертикальным распределением корней по глубине, степени микоризной колонизации, составу микоризных видов, распределением корневых экссудатов, и такими характеристиками, как плотность, диаметр и длина корней (Hansson et al., 2013; Churchland, Grayston, 2014). Каждый из этих факторов влияет на время жизни и скорость разложения корней после их отмирания (Prescott, Vesterdal, 2013).

У каждой древесной породы свой состав корневых выделений, влияющий на состав бактериальной корневой микрофлоры и микоризы (Nugroho et al., 2006). Корни растений выделяют в почву различные органические соединения. Это могут быть витамины, ауксины, аминокислоты, которые являются катализаторами биологических и биохимических процессов в почве. Это могут быть токсины, подавляющие собственный подрост (у дуба, клёна, ясеня) и однолетние травы под их пологом (у ореха, эвкалипта) (Лесная энцикл., 1985), кофейная кислота, хлорогеновая кислота, кверцетин, конденсированные танины, сильно ингибирующие нитрификацию (Lodhi, Killingbeck, 1980), а также смолистые и трудноразлагаемые вещества у хвойных пород, замедляющие процесс минерализации (Иванов, 1973; Цветков, 2000). Однако, есть мнение, что фенольные соединения многих растений, оказывающие ингибирующее воздействие на процесс нитрификации в бедных почвах, снижают риск потери азота экосистемой, поскольку подвижность нитратов гораздо выше, чем аммония (Трофимов, 1997). Было обнаружено, что корни сосны обыкновенной выделяют

такие летучие органические вещества, как этанол, изобутанол, изоамиловый спирт, ацетоин и изомасляная кислота, обладающие фунгистатическим эффектом (замедление роста фитопатогенных грибов), причем наличие микоризы увеличивало концентрацию этих веществ от 2 до 8 раз (Krupa, Fries, 1971). Стало известно, что эктомикоризные грибы сосны имеют свойство изменять состав бактериального сообщества и гетеротрофных микроорганизмов часто угнетая их активность (Olsson et al., 1996; Hawkes et al., 2007). Влияние происходит при помощи синтезируемых микоризой метаболитов, состав которых определяется как генетическими характеристиками, так и условиями внешней среды (прежде всего количество и тип источника углерода и азота), pH, аэрация, температура (Сэги, 1983). В результате, исключение корней и микоризы в некоторых случаях, приводит к повышению активности гетеротрофов – эффект Гадгила (Gadgil, Gadgil, 1971, 1975). Было обнаружено, что эффект Гадгила, зависит от древесной породы. На эксперименте Орловского с шестью древесными породами он проявился только под сосной (Матвиенко и др., 2014). Наличие такой конкуренции и разный состав микробных сообществ может приводить к изменениям в процессах разложения и накопления органического почвенного вещества и в других почвенных процессах.

Лиственница и относится к хвойным, но ее корневая система способствует хорошей структуре почвы, а кроны, теряющие хвою на зиму обеспечивают накопление снега и обогащение почвы фосфором, который содержится в хвое. Считается, что количество оснований недостаточно для нейтрализации перегнойных кислот, образующихся при разложении подстилки, в результате чего почвообразовательный процесс смещается в сторону большей оподзоленности (Богашова, 1959). В почвенном профиле, по граням структурных отдельностей появляется кремнеземистая присыпка, реакция почвенной среды становится более кислой, увеличивается гидролитическая кислотность. Вместе с тем, под лиственницей, отмечено увеличение гумуса по профилю серой лесной почвы, а при повышении содержания гумуса, как следствие, увеличивается и содержание азота (Хакимов и др., 2005; Волокитин, 2007; Ведрова, Решетникова, 2014).

Влияние деревьев на почвенные процессы посредством корней может меняться в течение вегетативного сезона и различаться между годами. Известно, что корневые системы иссушают почвенные горизонты и обедняют питательными веществами в большей степени в весенне-летний период, а в летне-осенний, наоборот, обогащают корневыми выделениями (Богашова, 1959). По-видимому, это объясняется преимущественным использованием деревьями фотосинтезируемого углерода на рост надземной биомассы, хвои и листьев в первую половину вегетационного сезона и “закачиванием” углерода в подземную биомассу во второй половине сезона. Предполагается, что количество и время поступления углерода в корни и микоризу определяется активностью фотосинтеза и фенологическими особенностями различных древесных пород (Högberg et al., 2001). Наблюдения на Сибирском эксперименте лесопосадок в 2011 году подтвердили наличие активного транспорта углерода в микоризу во второй половине вегетативного сезона. Максимальные значения этого потока под разными породами отличались в разное время: под сосной – в середине июля, а под лиственницей – в конце августа (Матвиенко и др., 2014).

Кроме того, последние исследования показали, что соотношение распределения углерода в надземной и подземной части растения могут меняться в зависимости от того засушливый год или нет (Doughty et al., 2015, Hasibeder et al., 2015). Предположительно, у лиственных древесных пород, микориза которых служит, главным образом, для увеличения всасывания воды, устойчивость к засухе может определяться способностью перераспределять углерод в пользу подземной биомассы в условиях засухи. Что приводит к увеличению вклада автотрофного компонента почвенного дыхания в общий поток CO_2 из почв под этими породами. Микориза хвойных пород, напротив, играет меньшую роль в водном питании и большую – в азотном (Меняйло, Матвиенко, 2015; Heinonsalo et al., 2015).

Изменения химических качеств лесной подстилки являются первоначальным показателем того, как различные виды влияют на почву. Но химия лесной подстилки динамична в течение всего года, в то время как ситуация

в минеральной почве более стабильна. Если за изменениями в подстилках следуют изменения в свойствах минеральной почвы, можно говорить о более серьезном влиянии древесных пород на почву (Hagen-Thorn et al., 2004). Предполагается, в молодых насаждениях до 30 лет, разницу можно обнаружить только в подстилках, а изменения в химии минеральной почвы обнаруживаются после 30–50 лет роста, в зависимости от изначальных свойств почв и древесной породы (Vesterdal, Raulund-Rasmussen, 1998; Binkley, Valentine, 1991).

По влиянию древесных пород на почву было проведено рабочее совещание в 2004 году под эгидой НАТО в Красноярске, по результатам которого в 2006 году была издана монография в издательстве Springer (Tree..., 2005). В целом, участники совещания констатировали, что древесные породы оказывают сильнейшее влияние на почвенный покров, что отражается не только в изменении физико-химических свойств почв, но и в активности микробиологических и биогеохимических процессов. Однако, неясными остаются механизмы данного влияния. На их изучение должно быть направлено основное внимание исследователей в будущем. Один из организаторов совещания – Дан Бинкли (США) – выразил мнение, что имеющиеся в мире эксперименты лесопосадок должны использоваться для создания на их площадях экспериментов второго поколения с другими древесными породами. Это позволит ответить на вопрос, подготавливает ли, например, ель почву лучше для произрастания ели или какой-либо другой породы.

В 2012 году Синди Прескот (Канада) и Ларс Вестердаль (Дания) провели такой же симпозиум о влиянии пород на почву в рамках конгресса EUROSOIL в Италии. Результатам симпозиума был посвящен отдельный выпуск журнала *Forest Ecology and Management* (2013). Проанализировав статьи, организаторы пришли к выводу, что до вскрытия механизмов влияния древесных пород еще далеко (Prescot, Vesterdal, 2013). Вопросы о влиянии древесных пород должны сейчас ставиться так: на каких почвах (какого механического состава, начального содержания углерода и т.д.) под елью накапливается больше углерода, чем под сосной, а на каких наоборот? В какой год (влажный или сухой) микориза

обуславливает различия в выделении почвенного CO_2 между хвойными и лиственными породами? То есть влияние древесных пород очень многопланово и зависит от условий произрастания и межгодовой климатической variability. Но важность изучения этого вопроса гарантирует, что исследовать неодинаковое влияние древесных пород на те, или иные аспекты функционирования почв будут всегда.

Опыт Н. В. Орловского использован в данной диссертационной работе для выявления неодинаковости влияния азотных удобрений на процессы минерализации органического вещества под двумя древесными породами – лиственницей и сосной. Выбор этих пород обусловлен сильными отличиями в активностях процесса азотного цикла. Так, ранее на опыте Н. В. Орловского обнаружено, что в минеральной почве самому сильному влиянию древесных пород подвержены процессы азотного цикла – нитрификация, минерализация и иммобилизация азота (Menyailo et al., 2002a). Наибольшие скорости минерализации и нитрификации наблюдались под лиственницей, а наименьшие под сосной и елью, разница была в 100 раз (Меняйло, 2009). Было также обнаружено, что активность потребления метана различается в три раза в почвах под различными древесными породами, и активность потребления метана положительно коррелировала со скоростями минерализации азота и нитрификации. Это указывает на тесную связь процессов азотного и углеродного цикла и позволяет предполагать, что и отклик активности минерализации углерода при добавлении азота может быть связан с процессами азотного цикла в почве.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Характеристика объектов и методов исследования в полевых экспериментах

Изучение влияния внесения азота на полевую эмиссию CO₂ проводилось на многолетнем опыте с лесными культурами Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, заложенного по инициативе проф. Н. В. Орловского. Территория площадью 1,7 га находится вблизи поселка Памяти 13 борцов Емельяновского района Красноярского края, и расположена на террасе реки Кача (левобережного притока Енисея) на Кемчугском поднятии. По агроклиматическому районированию территория Кемчугского поднятия относится к умеренному поясу и холодно-умеренному подпоясу, к области достаточного увлажнения с гидротермическим коэффициентом 1,2–1,6. Климатические условия отличаются значительной степенью континентальности (58–59 %), хорошей влагообеспеченностью и недостаточным количеством тепла, способствующему глубокому промерзанию почв от 1,1 до 1,6 м. Водный режим относится к периодически промывному (Шугалей и др., 1984).

После раскорчевки вторичного березняка участок в течение 40 лет периодически использовался под сельскохозяйственные угодья: посадку картофеля, залежь, сенокос, непосредственно перед закладкой опыта два года паровался. В 1968 г. на участке с целью выравнивания мощности гумусового слоя гумусовый горизонт снимался и складировался в бурты на территории участка, минеральная толща рыхлилась до 70 см, затем на нее равномерно раскладывался гумусовый слой. Шесть основных лесобразующих пород (*Ель сибирская* (*Picea abies obovata Ledeb.*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris L.*), сосна кедровая сибирская (*Pinus cembra sibirica Du Tour*), лиственница сибирская (*Larix sibirica Ledeb.*), береза повислая (*Betula pendula Roth*), осина (*Populus tremula L.*)) были высажены в 1971–1972 гг. 2–3-х летними саженцами. Площадь каждого участка с одной лесной породой – 2400 м². Содержание и распределение по профилю почв гумуса, химических элементов и реакция среды на почве опытного участка

характерно для серых слабоподзоленных почв на коричнево-бурых глинах (Шугалей и др., 1984). Химические (Табл. 2.1.), физические и микробиологические свойства почв и таксационные показатели культур опубликованы ранее (Меняйло, 2008; Menyailo et al., 2002 а, б.; Решетникова, Ведрова, 2014; Решетникова, 2011, 2015).

Таблица 2.1. Химические свойства почв под двумя лесобразующими породами: параметры рН, NH_4^+ , NO_3^- , N, C, DON, DOC в минеральном горизонте 0 – 10 см (Меняйло, 2009), C/N в минеральном горизонте, C/N хвои свежей (Меняйло, не опубл.), N, C, C/N подстилки и C/N опада (Решетникова, Ведрова, 2014; Решетникова, 2015), N, C опада (Решетникова, 2011).

Параметр	Сосна	Лиственница
рН	5,88 (0,02)	6,06 (0,02)
NH_4^+ , мг/кг	4,96 (0,34)	7,98 (1,23)
NO_3^- , мг/кг	0,63(1,09)	6,81(2,90)
N в опаде, %	0,61	0,74
N в подстилке, %	0,84	0,75
N в минеральном горизонте, %	0,18 (0,01)	0,31 (0,15)
C в опаде, %	51,47	54,43
C в подстилке, %	48,6	41,5
C в минеральном горизонте, %	2,86 (0,04)	4,89 (2,46)
C/N в хвое свежей	35, 02	22,66
C/N в опаде	84	74
C/N в подстилке	57 – 59	55
C/N в минеральном горизонте	19,38	16,72
DON, мг/кг	15,53 (1,36)	17,85 (0,09)
DOC, мг/кг	244,50 (45,67)	281,00 (15,40)

Объектом исследования были выбраны участки с сосняком и лиственничником (Рис. 2.1).



Рисунок 2.1. Участки с лиственницей сибирской и сосной обыкновенной.

Для изучения влияния внесения азота на полевую эмиссию CO_2 использовался метод колец, разработанный в Великобритании (Johnson et al., 2001). На каждом из участков было произвольно выбрано по восемь деревьев, служащих повторностями для статистических анализов. Вокруг каждого дерева установлены по два пластмассовых кольца диаметром 20 см, которые использовались для измерения потока CO_2 .

Расстояние от ствола до колец было выбрано равным радиусу крон, исходя из предположения, что максимальное количество корней расположено в области проекции кроны. Два кольца у каждого дерева имели различную конструкцию (Рис. 2.2). Мелкое кольцо, высотой 10 см, врезали в подстилку до уровня минеральной почвы, поток CO_2 из него характеризовал сразу три биологических источника – корни, микориза и микроорганизмы. Второе кольцо (высота 32 см), установленное на глубину, исключало прорастание внутрь корней и микоризы, и поток CO_2 из него имел только гетеротрофное происхождение.

Кольца установлены 1 мая 2010 года. Всего было установлено 32 кольца: 2 породы, по 4 повторности (деревя) с азотом и без, 2 типа колец. Азот был внесен месяц спустя – в июне 2010 года в форме нитрата аммония (в сухом виде) на маленьких участках площадью 8 квадратных метра в четырех повторностях из расчета 50 кг N /га (Рис. 2.2).

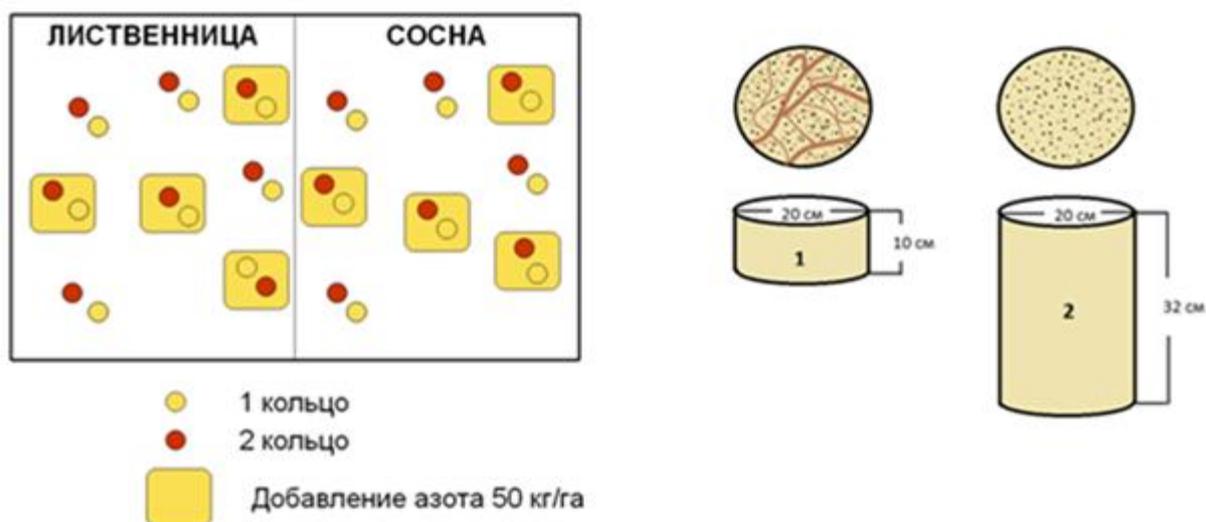


Рисунок 2.2. Схема полевого эксперимента и конструкция колец, установленных под деревьями: 1 – мелкое, 2 – глубокое.

Измерение эмиссии CO₂, температуры и влажности почвы. Эмиссию CO₂ измеряли инфракрасным газовым анализатором LI-8100A два раза в месяц в период с мая по октябрь 2010–2012 года. Анализатор LI-8100A был соединен с автоматической камерой диаметром 20 см и объемом 4,82 л, которая устанавливалась на ПВХ кольца. Прибор рассчитывал скорость потока CO₂ ($\mu\text{M CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) по изменению его концентрации в камере при ее закрытии на 1 мин. Объемную влажность почвы (%) измеряли в каждом установленном кольце один раз в месяц с помощью сенсора ThetaProbe ML2x (Delta T Devices Ltd.), соединенного с ручным даталоггером (NH2). Устройство рассчитывает объемную влажность на основе контрастного сопротивления почвы и воды постоянному электрическому току. Температуру почвы измеряли датчиками DT400 (Comark Instruments, Великобритания) два раза в месяц одновременно с измерением эмиссии CO₂.

Статистический анализ данных. Данные по эмиссии CO₂, влажности и температуре почвы были проверены на нормальность распределения и однородность вариации по тестам Колмогорова-Смирнова и Левина, соответственно. Влияние древесной породы и типа кольца тестировали двухфакторным дисперсионным анализом с повторяющимися измерениями, фактор “породы” представлен двумя уровнями (сосна и лиственница), фактор “тип кольца” – двумя (мелкое, и глубокое), повторяющиеся измерения имели 11 точек для эмиссии CO₂ и температуры и шесть точек для влажности почвы. Влияние фактора считалось достоверным при $P < 0,05$. Там, где главные эффекты были значимы, попарное сравнение сделано тестом Фишера для выяснения, какие кольца в какое время отличались друг от друга.

Роль глубины колец в измерениях полевой эмиссии CO₂ изучалась в 40-летнем искусственном лиственничнике стационара «Погорельский бор» ИЛ СО РАН, расположенного в зоне лесостепи на темно-серой типичной почве супесчаного гранулометрического состава (Рис. 2.3).



Рисунок 2.3. Кольца разной глубины, установленные в почве под лиственничником.

Между деревьями были установлены пластмассовые кольца диаметром 20 см, высота над границей минерального слоя составляла 10 см, а глубина проникновения в минеральный слой – 2, 5, 10 и 15 см. Кольца с разными глубинами были установлены в ряд; расстояние между кольцами – 0,5 м. Параллельно первому ряду были установлены два других, служащих повторностями. Расстояние между рядами 5–6 метров. Всего было установлено 12 колец: 4 глубины и 3 повторности.

Измерение эмиссии CO_2 , температуры и влажности почвы. Эмиссия CO_2 измерялась инфракрасным газовым анализатором, описанным выше, 2 раза в месяц в период с мая по октябрь 2011 г. Объемную влажность почвы (%) измеряли в каждом установленном кольце один раз в месяц. Температура почвы измерялась два раза в месяц одновременно с измерением эмиссии CO_2 .

Инкубационный эксперимент. Для вычленения роли неодинаковой влажности, которая наблюдалась в полевом эксперименте в кольцах, установленных на разную глубину, был поставлен инкубационный эксперимент с варьированием влажности почвы в контролируемых лабораторных условиях. Для этого с опытного участка было отобрано 3 почвенных образца (0–10 см), которые были просеяны через сито 2 мм и инкубировались при 4-х уровнях влажности (от 11 до 58 %) в стеклянных бутылках (200 мл). Скорость образования CO_2 измерялась инфракрасным анализатором LI-8100A.

Статистический анализ данных. Данные по эмиссии CO_2 , влажности и температуре почвы были проверены на нормальность распределения и однородность вариации по тестам Колмогорова-Смирнова и Левина, соответственно. Влияние типа кольца тестировались дисперсионным анализом с повторяющимися измерениями, фактор «тип кольца» представлен четырьмя уровнями, соответствующими четырем глубинам колец (2, 5, 10 и 15 см), повторяющиеся измерения имели 11 точек для эмиссии CO_2 и температуры и шесть точек для влажности почвы. Влияние фактора считалось достоверным при $P < 0,05$. Там, где главные эффекты были значимы, попарное сравнение сделано тестом Фишера для выяснения, какие кольца и в какое время отличались друг от

друга. Общий поток за сезон рассчитан умножением средней скорости эмиссии CO_2 на время. Статистическая обработка данных проведена с использованием программы STATISTICA 10.

Динамику выделения почвенного CO_2 их биологических источников под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной в 2011 году изучали в лиственничнике и сосняке на многолетнем эксперименте с лесными культурами Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, заложенного по инициативе проф. Н. В. Орловского, находящегося вблизи поселка Памяти 13 борцов Емельяновского района Красноярского края.

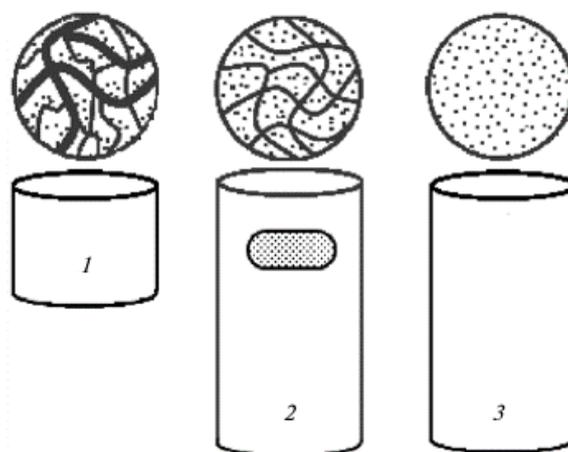


Рисунок 2.4. Типы колец, установленных на участках. 1 – мелкое кольцо (все источники CO_2); 2 – глубокое кольцо с окнами (гетеротрофы и микориза); 3 – глубокое кольцо без окон (только гетеротрофные микроорганизмы).

В исследовании использован метод колец, описанный ранее, с дополнительно установленными сетчатыми кольцами (Рис. 2.4) (метод сетчатых колец). Возле каждого дерева, выбранного для исследования, было установлено по три кольца: мелкое кольцо, высотой 10 см, врезанное в подстилку до уровня минеральной почвы, поток CO_2 из него характеризовал сразу три биологических источника – корни, микориза и микроорганизмы. Глубокое кольцо с окнами (высота 32 см, четыре окна (4×6 см) на расстоянии 7 см от верхнего края, с наклеенной на них сетчатой пленкой с диаметром отверстий 45 мкм) устанавливалось таким образом, чтобы верхняя граница окон находилась на

границе между минеральной почвой и подстилкой. Размер отверстий на пленке обеспечивал прорастание сквозь нее гифов грибов, формирующих микоризу (толщина большинства мицелиальных гиф варьирует от 0,5 до 25 мкм) (Heinemeyer et al., 2007), но исключал проникновение корней.

Глубина расположения окон обеспечивала максимальное прорастание гиф микоризных грибов, сосредоточенных преимущественно в верхнем минеральном слое почвы (Johnson et al., 2001). Поток CO_2 из этого кольца происходил из микоризы и микроорганизмов. Наконец, третье кольцо (высота 32 см, без окон), установленное на ту же глубину, что и второе, исключало прорастание внутрь корней и микоризы, и поток CO_2 из него имел только гетеротрофное происхождение. Всего было установлено 24 кольца: 2 породы, 4 повторности (дерева), 3 типа колец (Рис. 2.5).

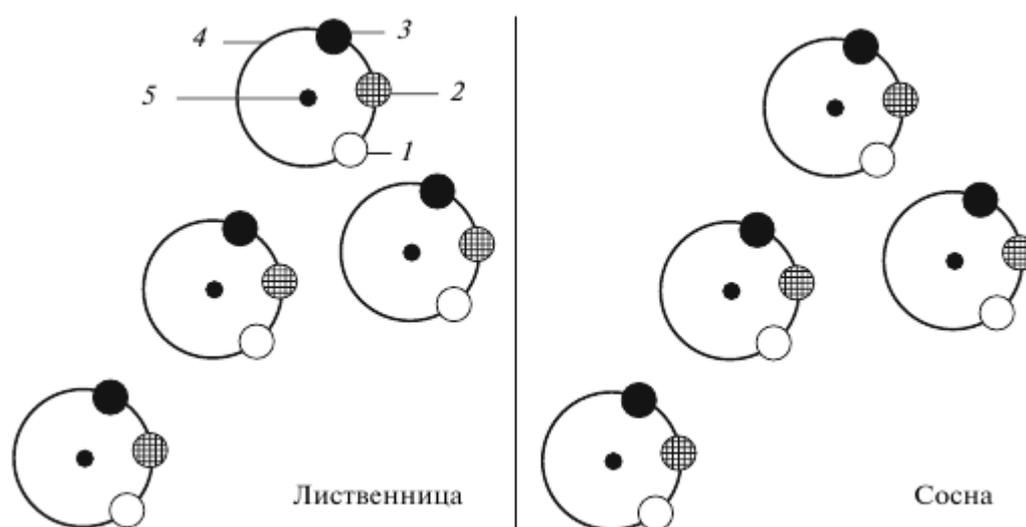


Рисунок 2.5. Схема полевого эксперимента. Расположение колец на участках с сосной и лиственницей: 1 – мелкое кольцо; 2 – глубокое кольцо с окнами; 3 – глубокое кольцо без окон; 4 – крона дерева; 5 – ствол дерева.

Измерение эмиссии CO_2 , температуры и влажности почвы. Эмиссию CO_2 измеряли инфракрасным газовым анализатором LI-8100А в период с мая по октябрь 2011 г. два раза в месяц. Объемную влажность почвы (%) измеряли в каждом установленном кольце один раз в месяц. Температуру почвы измеряли два раза в месяц одновременно с измерением эмиссии CO_2 .

Общий поток углерода за сезон рассчитан умножением средней скорости

эмиссии CO₂ на время. Статистическая обработка данных проведена с использованием программы STATISTICA 10.

2.2. Объекты и методы исследования в лабораторных инкубационных экспериментах

Годовой лабораторный инкубационный эксперимент. Почвенные образцы верхнего минерального горизонта А1 (0–10 см) и подстилки отобраны в трех повторностях с описанных выше участков на опыте Н. В. Орловского под древесными породами: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris L.*) и лиственница сибирская (*Larix sibirica Ledeb.*). Сразу после отбора почва минерального горизонта была освобождена от корней и просеяна через сито с диаметром отверстий 3 мм. Подстилка равномерно измельчена, удалены крупные древесные остатки. Образцы размещены по 52 стеклянным сосудам объемом 500 мл (по 100 г почвы минерального горизонта или по 20 г подстилки в каждую).

Азот в форме NH₄NO₃, в концентрации вносимой соли, соответствующей поступлению в почву 50 кг N/га вносили в начале и 500 кг N/га – через 63 дня от начала эксперимента. Первое измерение скорости образования CO₂ было сделано 5 октября 2013 года, до первого внесения азотного удобрения, затем сразу и через сутки после внесения. Время измерения каждого образца 1,5 минуты, общая длительность измерений во время инкубации 3 часа. Следующие пять измерений проводились с интервалом в трое суток. Измерение в ноябре показало значительное уменьшение эффекта азота, и через месяц было добавлено NH₄NO₃ в количестве, соответствующем поступлению 500 кг N/га. Далее скорость минерализации измерялась через сутки, через трое после внесения и еще пять раз в течение полугода (до 8 октября 2014 года) с интервалами от месяца до трех. Всего было проведено 16 измерений

Активность минерализации углерода определяли в процессе инкубации почвенных образцов с постоянной температурой (25 °С) и влажностью (60 % предельной полевой влагоемкости, ППВ). В этом и в последующих

инкубационных экспериментах скорость образования CO_2 измеряли в инкубационном шкафу (Memmert IPP500) с помощью инфракрасного анализатора (Li-Cor 8100) и 16-ти канального мультиплексера (Li-Cor 8150) работающих в автоматическом режиме (Рис 2.6).



Рисунок 2.6. Инкубационный шкаф (Memmert IPP500) и 16-канальный мультиплексер (Li-Cor 8150), соединенный с инфракрасным анализатором (Li-Cor 8100).

Во время эксперимента влажность почвы поддерживали на одном и том же уровне для чего добавляли необходимое количество дистиллированной воды по мере высыхания.

Статистическая обработка данных проведена с использованием программы STATISTICA 10.0.

Лабораторный инкубационный эксперимент с семью разными концентрациями азота. Почвенные образцы верхнего минерального горизонта А1 (0–10 см) и подстилки отобраны в трех повторностях с описанных выше участков на опыте Н. В. Орловского под древесными породами: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris L.*) и лиственница сибирская (*Larix sibirica Ledeb.*). Образцы минеральной почвы освобождены от корней и просеяны через сито с диаметром отверстий 3 мм. Подстилка равномерно измельчена, удалены грубые древесные остатки. Активность минерализации углерода определяли в инкубационном эксперименте (70 г почвы или 30 г подстилки в 500 мл сосуде) с постоянной температурой (20 °С) и влажностью (60 % ППВ), одинаковой во всех

образцах. Азот вносили в форме NH_4NO_3 , концентрация вносимой соли соответствовала поступлению: 0,5, 1, 10, 50, 250, 500 и 1000 кг N/га.

Образцы, отдельно с почвой минерального горизонта, отдельно – подстилки, инкубировались трое суток, в течение которых активность выделения CO_2 измерялась 12 раз (каждые 6 часов).

Динамика активности минерализации углерода при постепенном добавлении азота. Почвенные образцы верхнего минерального горизонта А1 (0–10 см) и подстилки отобраны в трех повторностях с описанных выше участков на опыте Н. В. Орловского под древесными породами: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris L.*) и лиственница сибирская (*Larix sibirica Ledeb.*). Почва минерального горизонта освобождена от корней и просеяна через сито с диаметром отверстий 3 мм. Подстилка равномерно измельчена, удалены грубые древесные остатки. Образцы подстилки и минеральной почвы разложены в стеклянные сосуды: в 8 шт. по 100 г почвы, из них 4 занимала почва, собранная на участке под сосной и 4 с участка под лиственницей (по 2 образца для контроля, 2 – с добавлением азота) и аналогично в 8 сосудов разложено по 30 г подстилки.

Азот вносили в форме раствора NH_4NO_3 10 раз в течение эксперимента, с периодичностью раз в трое суток, концентрация вносимой соли соответствовала поступлению 50 кг N/га. В образцы без добавления азота вносили дистиллированную воду в необходимом количестве. Скорость образования CO_2 измеряли до внесения и сразу после внесения N, всего 11 раз. Каждая инкубация после внесения азота длилась трое суток (с постоянной температурой (20 °C) и влажностью (60 % ППВ), в течение которых активность выделения CO_2 измерялась 12 раз (каждые 6 часов).

Влияние факторов оценивали в 2-х и 3-х-факторном дисперсионном анализе. Эффект считался статистически значимым при $P < 0,05$. Статистическая обработка данных проведена с использованием программы STATISTICA 10.0.

Совместное влияние азота и углерода на минерализацию органического вещества. Образцы подстилки были отобраны в августе 2015 года на опыте Н. В. Орловского на участке с сосной обыкновенной (*Pinus*

sylvestris) в пяти повторностях. Подстилка равномерно измельчена, удалены крупные древесные остатки. Образцы размещены по 12 стеклянным сосудам объемом 500 мл (по 30 г подстилки в каждую). Азот (в высокой и низкой концентрации) и углерод вносили в форме нитрата аммония и глюкозы в растворенном в дистиллированной воде виде (Табл. 2.2). Для поддержания изначально одинаковой влажности в некоторые образцы вносили нужное количество дистиллированной воды (Табл. 2.1)

Таблица 2.2. Дозы азота и углерода, внесенные в образцы перед инкубацией

Образец, №	N, кг/га	C, мкг/г	H ₂ O, мл
1, 2	–	–	2
3, 4	50	–	1
5, 6	1000	–	1
7, 8	50	2	–
9, 10	1000	2	–
11, 12	–	2	1

После внесения азота и углерода образцы инкубировались трое суток, с постоянной температурой (20 °С) и влажностью (60 % ППВ). Во время инкубации активность выделения CO₂ измерялась 12 раз (каждые 6 часов). Статистическая обработка данных проведена с использованием программы STATISTICA 10.

ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ВНЕСЕНИЯ АЗОТА НА ПОЛЕВУЮ ЭМИССИЮ CO₂ ПОД ДВУМЯ ДРЕВЕСНЫМИ ПОРОДАМИ

Полевой эксперимент проводился три года с 2010 по 2012 в течение вегетационных периодов (с начала мая по октябрь). Метод колец, используемый нами полевом эксперименте, позволил изучить 1) динамику общей эмиссии CO₂ с поверхности почв (мелкое кольцо, характеризующее активность дыхания всех источников почвенного CO₂ (корней деревьев, микоризы и почвенных гетеротрофных микроорганизмов), и 2) динамику гетеротрофной активности (глубокие кольца) из почвы под лиственничником и сосняком за три года измерений. А также оценить влияние добавления азота на эти потоки и длительность эффекта. Были подсчитаны суммарные потери углерода из почвы в результате действия азотного удобрения.

3.1. Межгодовая климатическая вариабельность

Вегетационный период 2010 года характеризовался поздним снеготаянием, поздним распусканием почек деревьев, был полужасушливым (засуха отмечена в июне), в 2011 году вегетационный период был очень влажным и умеренно теплым, в 2012 году была сильная засуха с жарой, низкий уровень осадков в июне и июле побил рекорды за 70-летние метеорологические наблюдения в Красноярском крае. Среднемесячная температура воздуха и ежемесячная сумма осадков за вегетационные сезоны трех лет измерений представлены на рисунке 3.1.

Известно, что лес создает свой собственный микроклимат, повышая минимумы и понижая максимумы почвенных температур (Морозов, 1946). В зависимости от типа экосистемы и сомкнутости крон в различной степени прогревается почва, и разные количества осадков задерживаются в кроне, лесной подстилке и достигают минерального слоя почвы. Однако, в течение года, как температура, так и влажность почвы могут быть лимитирующими факторами образования CO₂ на протяжении определенных отрезков времени (зима, летняя

засуха). Сильные климатические экстремумы в течение вегетативного сезона, как экстремальная засуха в 2012 году, могут привести к изменению гетеротрофного дыхания, влияя на активность ферментов, водообеспеченность и передвижение питательных веществ (Moyano et al., 2009).

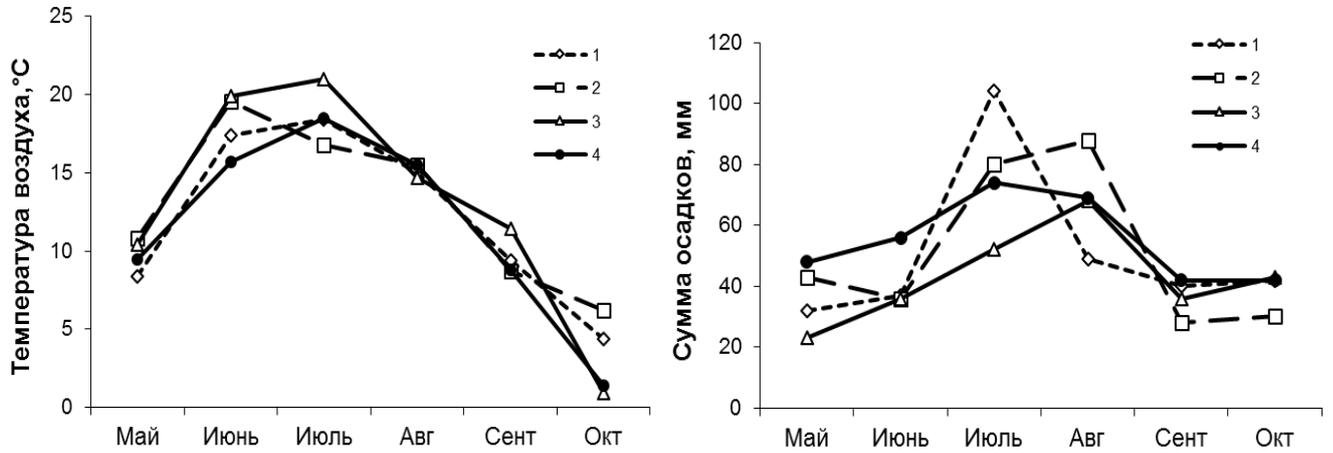


Рисунок 3.1. Динамика показателей средней температуры воздуха и сумм осадков в течение вегетационных периодов: 1 – 2010 год, 2 – 2011 год, 3 – 2012 год, 4 – норма. Данные получены с сайта pogodaiklimat.ru

3.2. Температура почвы

По данным о температуре почвы в течение вегетативных сезонов 2010-2012 гг. был проведен дисперсионный анализ ANOVA с двумя главными факторами: фактор «Древесная порода» включал 2 уровня: сосна и лиственница; фактор «Время» включал 31 точку – по количеству измерений.

Главным фактором, влияющим на температуру почвы в верхнем слое минеральной почвы (на глубине 10 см) было время ($P < 0,001$) (Табл.3.1), поскольку в изменениях температуры почвы каждый год наблюдалась четко выраженная сезонная динамика (Рис. 3.2). Значительная разница температур наблюдалась в зависимости от сезона: ранней весной, в начале мая температура почвы составляла 3–5,5 °С, прогревалась до 14,1–15 °С к середине и концу лета и остывала до 4,2–6,7 °С поздней осенью.

Таблица 3.1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа данных температуры почвы за вегетационные сезоны 2010–2012 гг. Здесь и далее во всех таблицах жирным шрифтом указан уровень значимости при котором влияние фактора или взаимодействия факторов достоверно.

Факторы и их взаимодействия	P
Древесные породы	0,001
Время	0,000
Время × Древесные породы	0,000

Отмечено, что в почве под лиственницей температура была на 0,4–1 °С больше чем под сосной почти во все времена, однако статистически значимым (P=0,001) эффект «древесная порода» оказался только в результате различия температуры почвы под лиственничником и сосняком с 20 мая по 2 июля 2011 года в первой половине вегетационного сезона во время прогревания почвы. Это связано с сомкнутостью крон, большая сомкнутость в сосняке обеспечивало меньшее прохождение солнечных лучей и меньшую прогреваемость почвы.

Между тремя годами исследований не было различий по температурам почвы в середине июля (13–14 °С), в периоды максимальной эмиссии CO₂. Жара и засуха 2012 года не сказались на температуре минерального слоя почвы на глубине 10 см, что согласуется с данными Zechmeister-Boltenstern и др. (2011), которые определили, что во время экстремальной засухи и жары в Европе увеличение температуры наблюдается только в подстилке.

В 2011 году в первой половине сезона температура почвы была выше, чем в 2010 и 2012 в почве под обеими породами на три–пять градуса. Во второй половине сезона 2011 года, наоборот, она была ниже, чем в двух соседних годах. Возможно, эти небольшие отличия объясняются неодинаковыми датами измерений в разные годы.

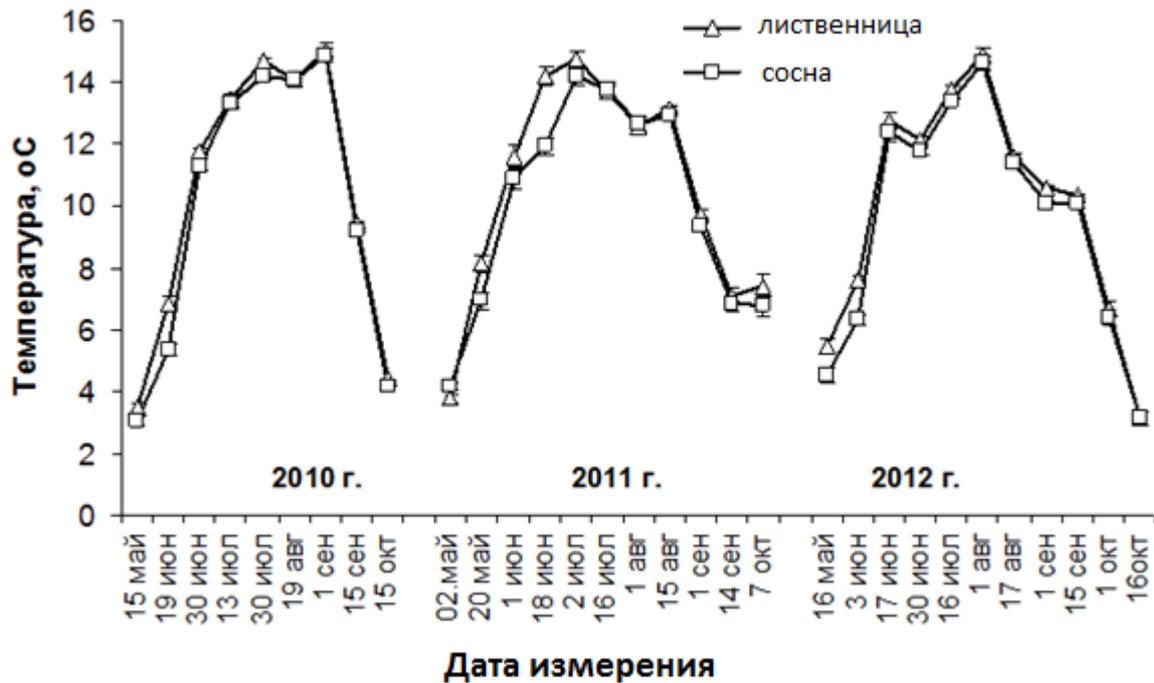


Рисунок 3.2. Сезонная динамика среднемесячной температуры почвы под двумя породами за три года под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной.

3.3. Влажность почвы

По данным о влажности почвы (Рис. 3.3. и 3.4.) в течение вегетационных сезонов 2010–2012 гг. был проведен дисперсионный анализ ANOVA с тремя главными факторами: фактор «Древесная порода» включал 2 уровня: сосна и лиственница; фактор «Тип кольца» – 2 уровня: мелкое кольцо и глубокое, фактор «Время» – включал повторяющиеся измерения – 16 точек. Анализ показал, что влияние главного фактора “породы деревьев” на влажность почвы было незначимым ($P=0,250$) (Табл. 3.2). Достоверным было взаимодействие факторов времени и древесной породы ($P<0,001$), то есть влажность различалась под изучаемыми древесными породами лишь в некоторые периоды времени и только в первом и втором годах измерений. Например, в 2010 году, в самом начале измерений (20 мая) влажность под сосной была больше, чем под лиственницей, а в 2011 в это

время, наоборот, влажность была больше под лиственницей. Это позволяет исключить фактор влажности при интерпретации различий в эмиссии CO₂ между породами.

Таблица 3.2. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа данных влажности почвы за вегетационные сезоны 2010–2012гг.

Факторы и их взаимодействия	P
Древесные породы	0,250
Тип кольца	0,000
Древесные породы × Тип кольца	0,937
Время	0,000
Время × Древесные породы	0,000
Время × Тип кольца	0,000
Время × Древесные породы × Тип кольца	0,240

Главный фактор «Тип кольца» был значим ($P < 0,001$), как и взаимодействие «Время» × «Тип кольца». То есть влажность в глубоких кольцах была достоверно выше, чем в мелких из-за отсутствия корней, причем это наблюдалось практически в течении всего эксперимента, и только в некоторые периоды времени (начале вегетативных сезонов 2010 и 2011 года) влажность была одинакова в разных типах колец (Рис. 3.3 и 3.4).

В мелких кольцах все три года, с начала вегетационного сезона влажность падала с 25–36 % до 17–18 % в 2010 и 2011 годах во время июньской засухи, и до 10–12 % в 2012 году (пост-хок анализ показал, что важность почвы в середине июня 2012 года достоверно меньше, чем в этот же период в 2010 году: под лиственницей $P < 0,01$, под сосной $P < 0,001$, и меньше, чем в 2011 под обеими породами $P < 0,000$). В середине июля 2011 года почва была более влажная, чем в это время в соседних годах и достигала 30 % под обеими породами. Во второй половине сезона влажность возрастала до 33 % к середине августа в 2010 и 27 % в 2011 году, и до 24 % в 2012 году.

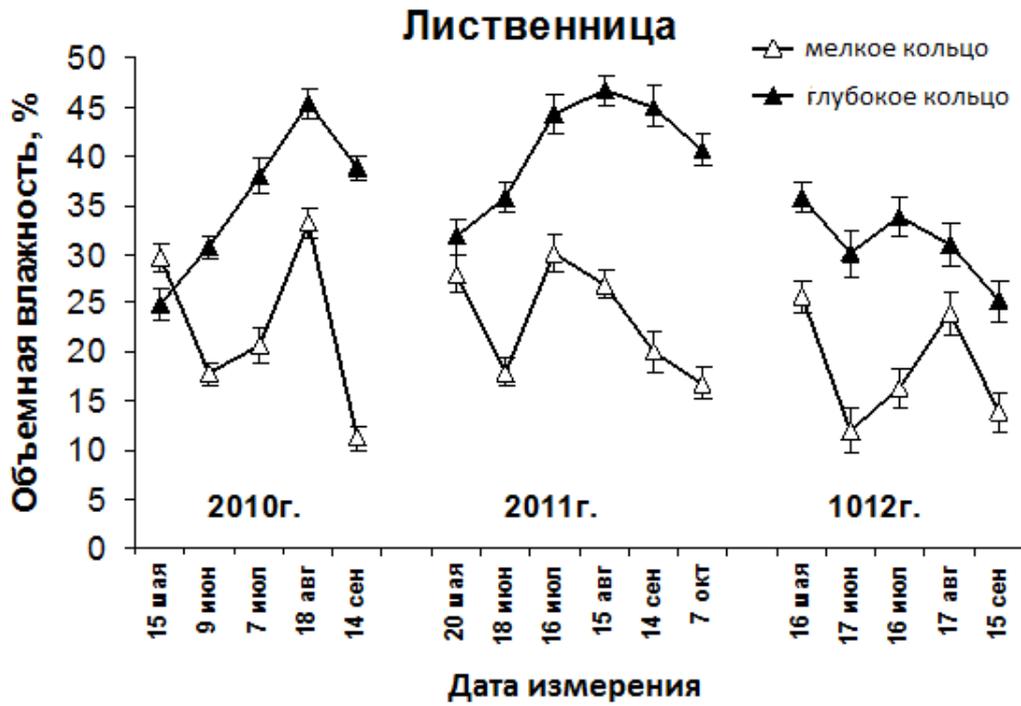


Рисунок 3.3. Сезонная динамика влажности почвы под лиственницей сибирской за три года в мелких и глубоких кольцах.

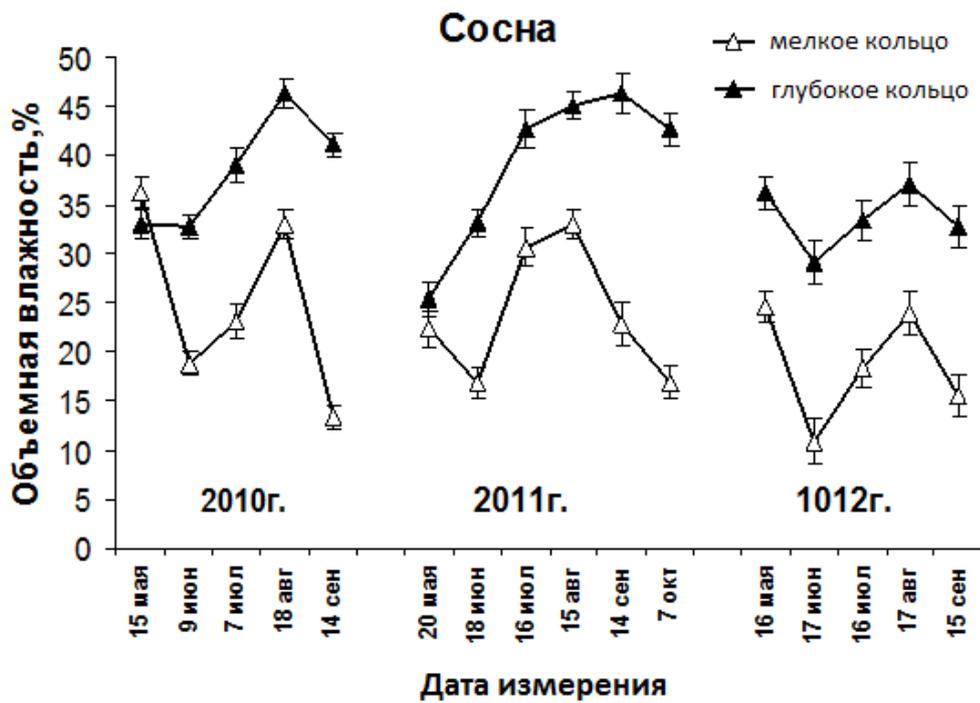


Рисунок 3.4. Сезонная динамика влажности почвы сосной обыкновенной за три года в мелких и глубоких кольцах.

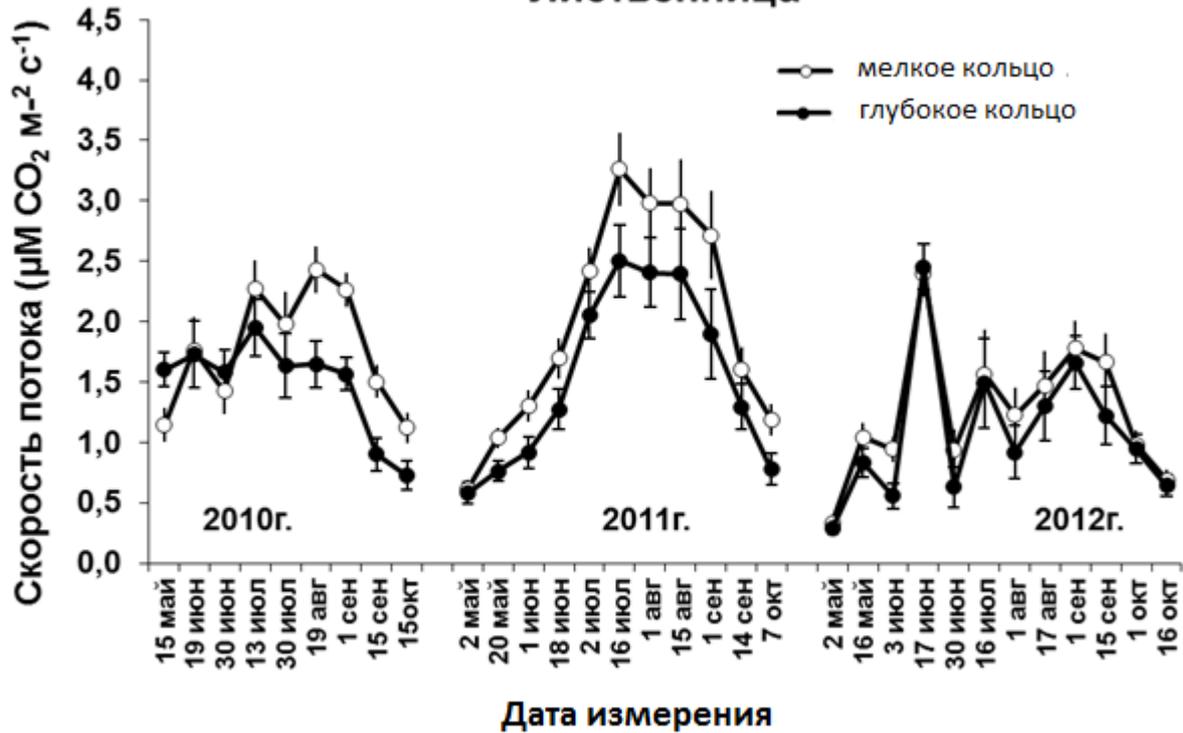
В глубоких кольцах влажность росла с мая от 25–35 %, в зависимости от года до 45–46 % к середине августа 2010 и 2011 года и до 33–37 % в 2012 году. В 2012 года в июне из-за засухи даже в глубоком кольце наблюдалось снижение влажности, но значения не опускались ниже 29 %.

3.4. Динамика полевой эмиссии CO₂ из почв в течение трехлетнего эксперимента

Выделение углекислого газа из почвы под обеими породами носило четкую сезонную динамику и изменялось от 0,3 до 4 $\mu\text{M CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$, максимальные значения эмиссии CO₂ наблюдались в середине лета, минимальные – в начале и в конце вегетативных сезонов (Рис. 3.5). Влияние фактора «Древесная порода» не было существенно в первый год эксперимента, но оказалось достоверно в 2011 году, где факторы «Порода», и «Тип кольца» взаимодействовали со «Временем» ($P < 0,001$), то есть поток CO₂ различался под разными породами и в разных типах колец в зависимости от времени (Табл. 3.3). Из мелкого кольца, где присутствуют все источники CO₂, его эмиссия была больше, чем из глубоких «гетеротрофных» колец, под лиственницей первые два года измерений, но меньше под сосной. Это свидетельствует как о неодинаковом влиянии влажности на активность гетеротрофных микроорганизмов, поскольку влажность в глубоких кольцах была выше, так и о большем лимитировании корнями сосны активности гетеротрофных микроорганизмов.

2012 год оказался рекордно засушливым – засуха побила рекорды измерений в Красноярском крае за последние 70 лет. Сумма осадков в июне и июле была ниже нормы, что сказалось на влажности почвы (см. раздел 3.3) и потоке CO₂.

Лиственница



Сосна

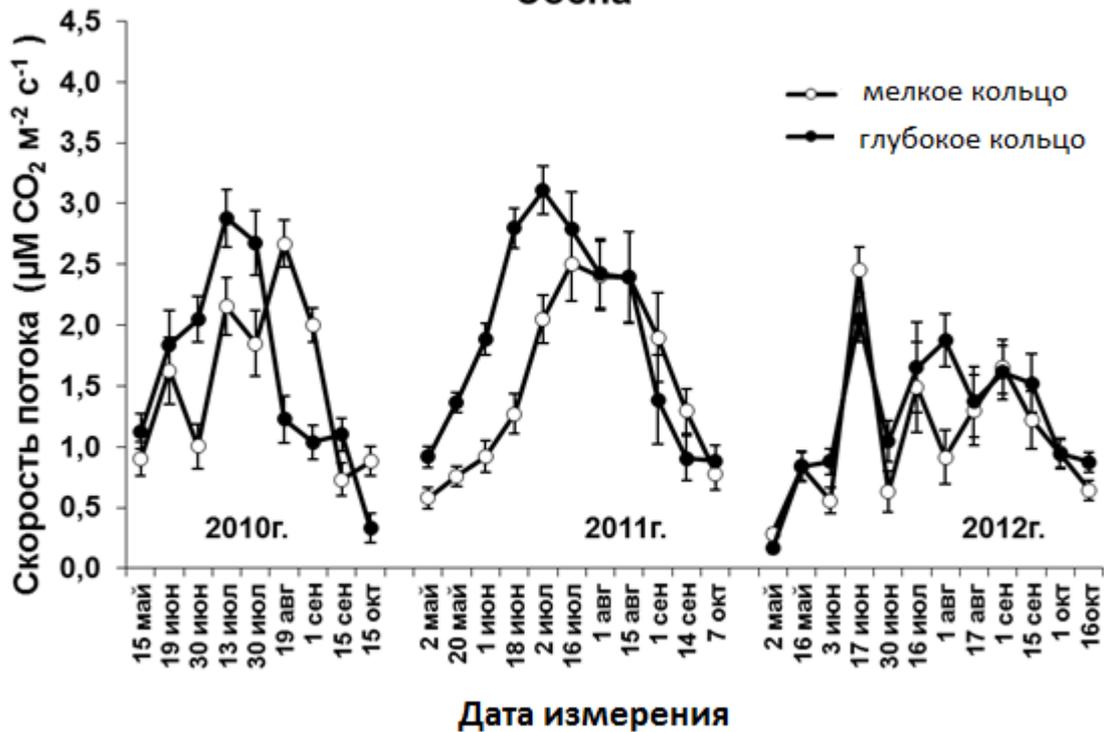


Рисунок 3.5. Динамика эмиссии CO_2 , в течение трех вегетативных сезонов с 2010 по 2012 гг. из почвы под сосной и лиственницей в мелких кольцах (все источники CO_2) и в глубоких кольцах (только гетеротрофные микроорганизмы). Приведены средние значения и стандартные ошибки ($n = 4$).

3.5. Влияние добавления азота на эмиссию CO₂ под двумя древесными породами

Влияние азота за три года измерений показано на рисунке 3.7. Для каждого года измерений отдельно был проведен четырехфакторный дисперсионный анализ ANOVA с четырьмя главными факторами: фактор «Древесная порода» включал 2 уровня: сосна и лиственница; фактор «Тип кольца» – 2 уровня: мелкое кольцо и глубокое кольцо; фактор «Внесение азота» – 2 уровня: с азотом и без; фактор «Время» – включал 9 точек для 2010 года и по 11 точек для 2011 и 2012 года (табл.3.3).

Добавление азота значимо ($P < 0,001$) влияло на поток CO₂ в 2010 и 2011, а в 2012 году, влияние добавления азота было не значимо ($P = 0,057$). Положительный эффект от добавления азота обнаружился в первый год измерений под обеими древесными породами, а значимое взаимодействие факторов «Древесная порода» и «Внесение N» ($P < 0,05$) в 2011 году объясняет проявление эффекта азота в 2011 году только в почве под сосной, но не под лиственницей. То есть, внесение азота длилось разное время под двумя породами: два года под сосной и один год под лиственницей. Отсутствие взаимодействия факторов «Тип кольца» и «Внесение N» говорит об одинаковом увеличении как общего потока CO₂, так и потока CO₂ гетеротрофного происхождения при добавлении азота. Скорее всего, наблюдающееся увеличение эмиссии CO₂ при внесении азота связано преимущественно с увеличением активности гетеротрофов, разлагающих органическое вещество почв. Это косвенно подтверждает и то, что максимальный эффект азота был обнаружен в период максимальной активности гетеротрофов. Таким образом, обнаружен положительный эффект добавления азота на полевую активность эмиссии CO₂. Внесение азота увеличивало скорость выделения CO₂ из обоих типов колец (глубоких и мелких), что дает основания предполагать, что именно увеличение активности гетеротрофных микроорганизмов при добавлении азота, отвечает за увеличившуюся скорость эмиссии CO₂. Интересным является неодинаковость длительности эффекта азота под двумя древесными породами: один год эффект наблюдался под лиственницей и два года – под сосной.

Таблица 3.3. Результаты четырехфакторного дисперсионного анализа влияния внесения азота, древесных пород, типа кольца и времени на относительную скорость минерализации углерода в почвах в 2010–2012 г.

Факторы и их взаимодействия	Р	Р	Р
	2010 г.	2011 г.	2012 г.
Древесные породы	0,865	0,002	0,001
Тип кольца	0,627	0,017	0,008
Внесение N	0,000	0,002	0,057
Древесные породы × Тип кольца	0,130	0,000	0,078
Древесные породы × Внесение N	0,597	0,046	0,796
Тип кольца × Внесение N	0,224	0,835	0,453
Древесные породы × Тип кольца × Внесение N	0,992	0,199	0,099
Время	0,000	0,000	0,000
Время × Древесные породы	0,000	0,000	0,001
Время × Тип кольца	0,000	0,000	0,000
Время × Внесение N	0,000	0,000	0,527
Время × Древесные породы × Тип кольца	0,130	0,000	0,391
Время × Древесные породы × Внесение N	0,776	0,108	0,741
Время × Тип кольца × Внесение N	0,855	0,111	0,857
Время × Древесные породы × Внесение N × Тип кольца	0,751	0,092	0,495

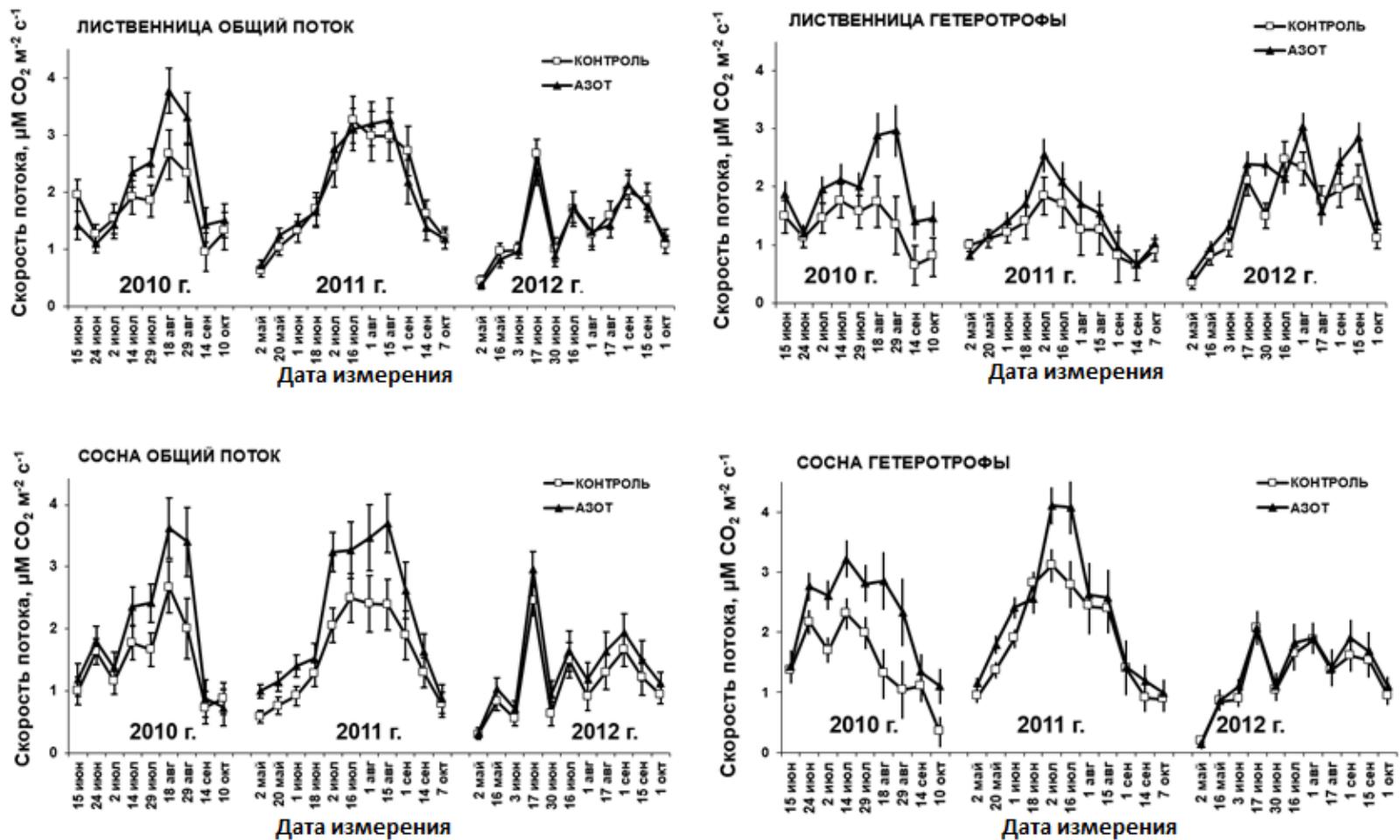


Рисунок 3.7. Скорость потока углекислого газа, измеренная в течение трех вегетативных сезонов с 2010 по 2012 гг. под лиственницей и сосной в мелких кольцах (общий поток) – из всех источников почвенного CO_2 ; и в глубоких кольцах (гетеротрофы) – только от гетеротрофных микроорганизмов; Приведены средние значения и стандартные ошибки ($n = 4$).

3.6. Влияние добавления азота на общее количество углерода, выделившееся в течении вегетативных сезонов 2010–2012 гг.

По данным полевой эмиссии CO_2 , было рассчитано количество CO_2 , выделившееся за вегетационный сезон (Рис. 3.8). Влияние добавления азота на общее количество углерода, выделившегося в течение вегетативных сезонов 2010–2012 гг., оценивали с помощью 3-х факторного дисперсионного анализа для каждого года отдельно, с тремя главными факторами: фактор «Древесная порода» включал 2 уровня: сосна и лиственница; фактор «Тип кольца» – 2 уровня: мелкое кольцо и глубокое кольцо; фактор «Внесение азота» – 2 уровня: с азотом и без (Табл. 3.4).

Таблица 3.4. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа для общего количества выделившегося углерода за 2010–2012 год

Факторы и их взаимодействия	Р	Р	Р
	2010 г.	2011 г.	2012 г.
Древесные породы	0,865	0,002	0,001
Тип кольца	0,627	0,027	0,008
Внесение N	0,000	0,002	0,057
Древесные породы × Тип кольца	0,130	0,000	0,078
Древесные породы × Внесение N	0,597	0,046	0,796
Тип кольца × Внесение N	0,224	0,835	0,453
Древесные породы × Тип кольца × Внесение N	0,992	0,199	0,099

В первый год эффект азота был значимым ($P < 0,001$) даже для суммарного количества, выделившегося за сезон CO_2 из почв под обеими древесными породами, не зависимо от источника. На второй год эффект азота уменьшился и был статистически значимым ($P < 0,01$), только для общего потока под сосной, что еще раз подтверждает влияние древесной породы на длительность действия азотных удобрений.

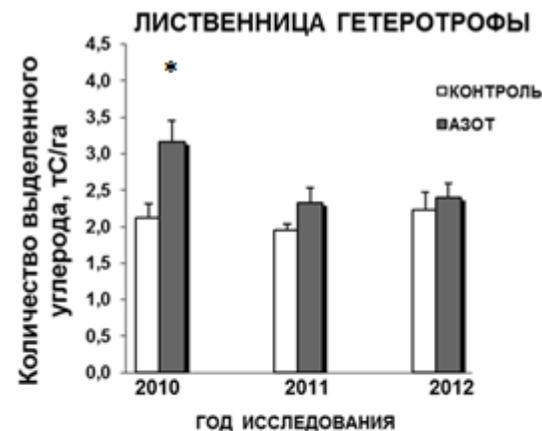
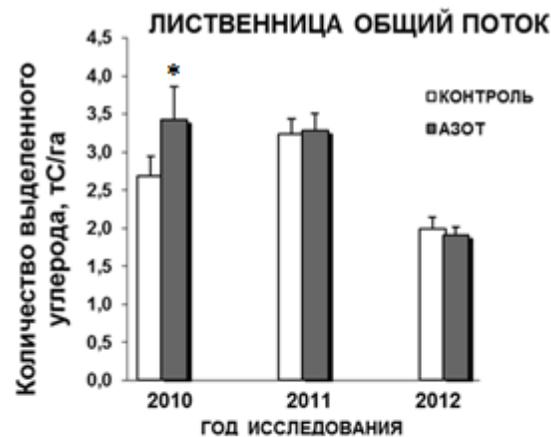


Рисунок 3.8. Общее количество углерода, выделившееся за вегетативные сезоны с 2010 по 2012 гг. под лиственницей и сосной в мелких кольцах (общий поток) – из всех источников почвенного CO_2 ; и под лиственницей и сосной в глубоких кольцах (гетеротрофы) – только гетеротрофными микроорганизмами; Приведены средние значения и стандартные ошибки ($n = 4$).

В 2012 году эффект азота не наблюдался, а в результате снижения скорости эмиссии CO_2 из почвы под обеими породами. Суммарное количество углерода, выделившееся за вегетационный сезон 2012 года, было на 26-34 % меньше по сравнению с 2010-м годом, и на 36-38 % меньше по сравнению с, наиболее влажным, 2011-м годом. Все это свидетельствует о том, что засуха 2012 года сильно уменьшила поток CO_2 из почв в атмосферу. Таким образом, в полевом эксперименте в результате однократного добавления 50 кг N/га произошло увеличение потока CO_2 , которое длилось год под лиственницей и два года под сосной. В целом, результаты влияния азота на суммарную эмиссию CO_2 за вегетационные сезоны (Рис. 3.8) совпадают с таковыми для динамики CO_2 в отдельные времена (Рис. 3.7).

3.7. Роль азотных удобрений в изменениях общего экосистемного баланса углерода

Как известно, почвы умеренных и бореальных хвойных лесов лимитированы по содержанию доступного для растений и микроорганизмов азота. В них содержатся высокие концентрации органических соединений азота, но поскольку минерализация органического азота почв в этих экосистемах происходит медленно, концентрации неорганического азота, т.е. нитрата и аммония, относительно низкие (Näsholm et al., 1998).

Европейские исследователи считают, что небольшие добавки азота могут быть полезны для северных лесных экосистем, поскольку увеличенный рост растений сопровождается дополнительным поглощением CO_2 из атмосферы в процессе фотосинтеза и больше углерода накапливается (секвестрируется) в растениях (Nadelhoffer et al, 1999). Рассчитано, что внесение 1 г азота приводит к дополнительному накоплению 25 г углерода в надземной биомассе бореальных лесов (Fleischer et al., 2013). Если взять эти расчеты, то внесение 50 кг азота, как в этой работе, должно сопровождаться дополнительным накоплением 1,25 т

углерода в деревьях. В нашем полевом эксперименте общие потери из почвы составили 600–650 кг под лиственницей и около 2 т – под сосной (Рис. 3.9).

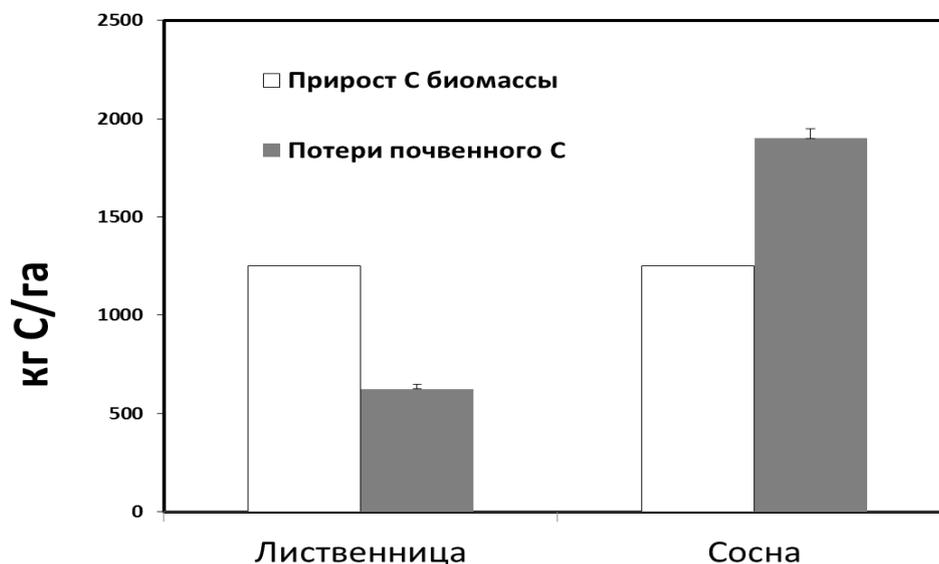


Рисунок 3.9. Прирост углерода надземной растительной биомассы и потеря почвенного углерода за два года при однократном внесении 50 кг N/га в почву под сосну и лиственницу.

Это говорит о том, что потери С из почвы могут составлять половину как под лиственницей или даже превышать накопление углерода в растительной биомассе, как под сосной, уменьшая или вообще сводя на нет положительный эффект от внесения минеральных азотных удобрений.

Заключение к главе

- 1) В трехлетнем (с 2010 по 2012 год) полевом эксперименте был обнаружен положительный эффект азота на эмиссию CO_2 из почв под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной. Показано, что не столько сам эффект, сколько его длительность, зависит от древесной породы. Так под лиственницей он был значимым один год, а под сосной – два года.

- 2) Суммарные потери почвенного углерода за 2 года за счет внесения 50 кг N/га составили 600–650 кг под лиственницей и 1,8–2 т – под сосной. Потери почвенного углерода сопоставимы с дополнительным приростом от внесения азота, сводя на нет положительный эффект от его внесения.
- 3) Увеличение потока CO_2 связано в основном с повышением активности гетеротрофов, использующих дополнительный азот для повышения активности минерализации органического вещества.

ГЛАВА 4. РОЛЬ БИОТИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В ПОЧВЕ В РЕГУЛЯЦИИ АЗОТНОГО ЭФФЕКТА

В нашем исследовании используется методика измерения полевой эмиссии CO_2 из почв, включающая врезание пластмассовых колец в почву, на которые потом герметично устанавливается камера инфракрасного газового анализатора, измеряющего прирост концентрации CO_2 (Subke et al., 2006). Установка колец приводит к разрыву существенной части тонких корней и микоризы, что изменяет поток CO_2 (Heinemeyer et al., 2011) и, следовательно, общую эмиссию CO_2 . При этом разрыв корней может приводить как к уменьшению, так и увеличению потока CO_2 (Gadgil, Gadgil, 1975; Heinemeyer et al., 2011). Причиной уменьшения является исключение CO_2 , выделяемого корнями и микоризой. Увеличение же потока может происходить в двух случаях: а) за счет увеличения активности гетеротрофов из-за повышения влажности вследствие отсутствия влагопоглощения корнями (Menyailo, Huwe, 1999) и б) за счет уменьшения конкуренции между микоризными корнями и гетеротрофами (Гадгил-эффекта) (Gadgil, Gadgil, 1975; Gadgil, Gadgil, 1971). Чем глубже устанавливаются кольца, тем большее количество корней исключается и тем больше все вышеназванные эффекты. Гадгилы показали, что разложение подстилки в почвах, содержащих корни деревьев тормозится наличием эктомикоризных грибов, вероятно, из-за конкуренции за питательные вещества между микоризными грибами и сапротрофными микроорганизмами. Предполагается, что наличие Гадгил-эффекта под сосной может быть объяснено более длительным откликом на внесение азота под этой породой. Дополнительный азот ослабляет конкуренцию между микоризой и гетеротрофными почвенными микроорганизмами, что дает увеличение активности последних и эмиссии CO_2 .

4.1. Биологические источники почвенного CO₂ под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной

В 2011 году помощью метода сетчатых колец было изучено влияние древесных пород на сезонную динамику эмиссии CO₂ из трех основных источников почвенного дыхания: 1) корней растений, 2) микроорганизмов и 3) микоризы.

Влияние влажности и температуры почвы на эмиссию CO₂ в исследуемый период было обсуждено нами в разделе 3.2. и 3.3. Несмотря на то, что влажность в глубоких кольцах была примерно одинаковая под обеими древесными породами, эмиссия углекислого газа в исследуемый период была больше из глубоких колец, чем из мелких, где присутствуют все источники CO₂ под сосной, но меньше под лиственницей. Известно, что в случае исследований почвенного дыхания методами с использованием исключения корней, кроме влажности почвы, еще один фактор может повлиять на увеличение потока CO₂. Корни и микориза конкурируют с гетеротрофными микроорганизмами за воду и питательные элементы и в некоторых случаях, исключение корней приводит к повышению активности гетеротрофов – эффект Гадгила (Gadgil, Gadgil, 1971, 1975). В нашем исследовании дополнительно устанавливались кольца с окнами с сетчатыми пленками, позволяющими прорасти микоризе вглубь кольца, таким образом мы имеем возможность определить динамику потока CO₂ происходящего только из микоризы и микроорганизмов и рассчитать количество CO₂, имеющее только микоризное происхождение. Неожиданным было превышение скорости эмиссии CO₂ из глубокого кольца без микоризы таковой из глубокого кольца с микоризой, что говорит об ингибировании микоризой активности гетеротрофных микроорганизмов. Данный эффект наблюдался только под сосной и только в первую половину лета (с 20 мая по 18 июня). Во вторую половину лета поток CO₂ из микоризных колец, как и ожидалось, превышал поток CO₂ из немикоризных колец под обеими породами, что свидетельствует о преимущественном

транспорте углерода в микоризу во второй половине лета и начале осени.

Максимальные значения потока из микоризных колец под разными породами наблюдались в разное время сезона: под сосной – в середине июля, под лиственницей – в начале августа.

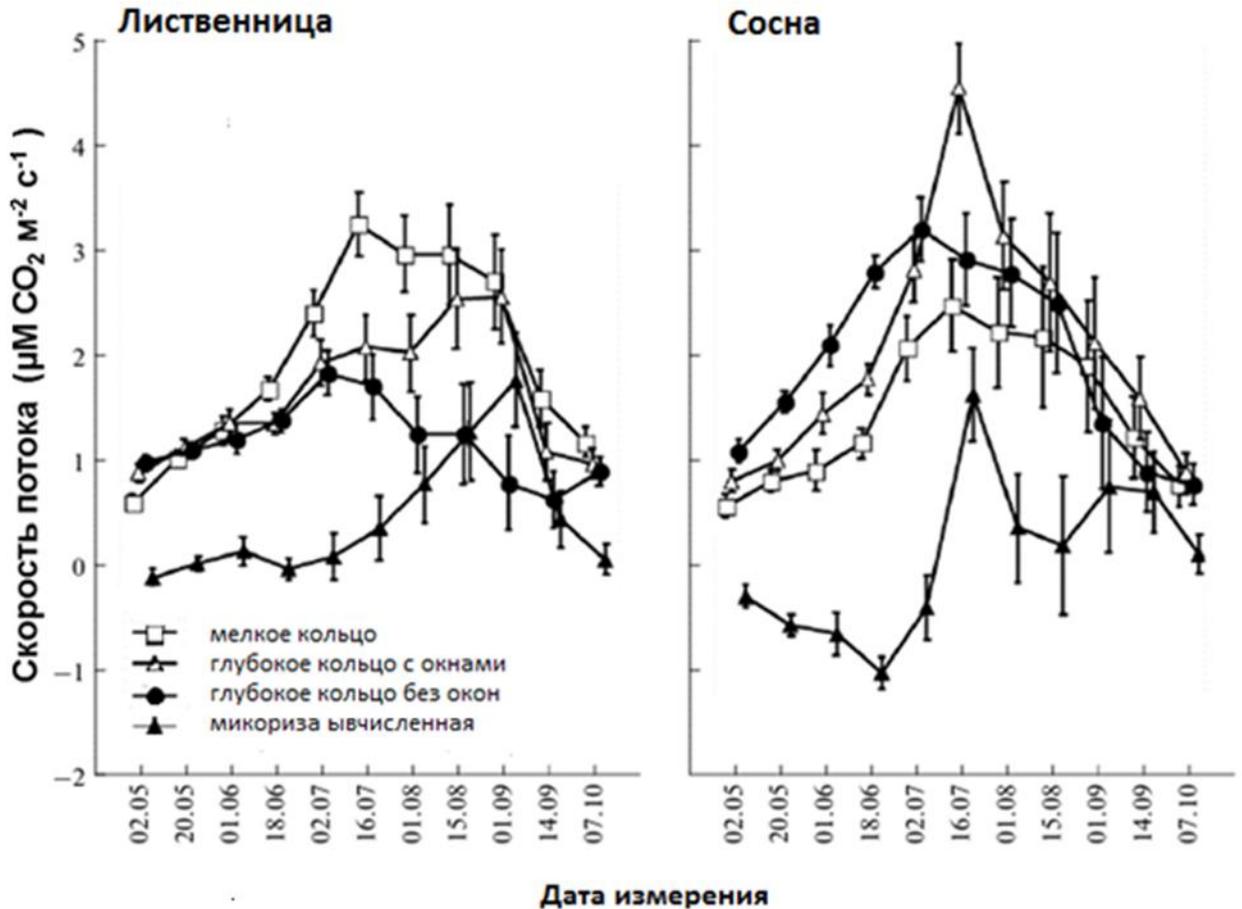


Рисунок 4.1. Скорость потока углекислого газа, измеренная в течение вегетативного сезона 2011 г. под лиственницей и сосной в – мелком кольце (все источники CO_2), глубоком кольце с окнами (гетеротрофы и микориза), глубоком кольце без окон (только гетеротрофные микроорганизмы) и поток CO_2 из микоризы вычисленный. Приведены средние значения и стандартные ошибки ($n = 4$).

За весь вегетационный период эмиссия CO_2 с поверхности почвы была больше под лиственницей (3,3 т С/га), чем под сосной (2,5 т С/га) (Рис. 4.2). Первый показатель практически равен годовому приросту наземной фитомассы

(NPP) лиственницы сибирской (3,14 т С/га (Vedrova, 2006)), а второй составил 62% прироста сосны обыкновенной (4,07 т С/га, Vedrova, 2006)).

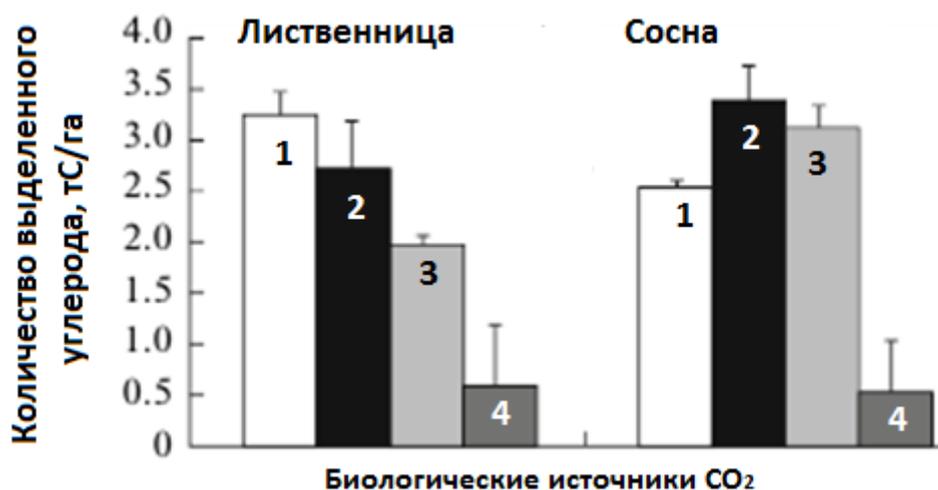


Рисунок 4.2. Количество углерода, выделенного разными биологическими источниками под лиственницей и сосной в течение вегетационного периода 2011 г. 1 – все источники; 2 – гетеротрофы и микориза; 3 – только гетеротрофы; 4 – рассчитанная по разнице между (3) и (4) эмиссия CO₂ из микоризы. Приведены средние значения и стандартные ошибки (n = 4).

Таким образом, было обнаружено неодинаковое влияние древесных пород на автотрофный и гетеротрофный компоненты почвенного дыхания и четкая сезонность в транспорте углерода в микоризу, максимальные значения которой наблюдались во второй половине вегетационного сезона. Древесные породы не различались по активности транспорта углерода в микоризу, вклад которой в эмиссию CO₂ составил около 20 %.

4.2. Влияние глубины колец на поток CO₂ из почв

Для того, чтобы проверить влияет ли глубина установки колец на общую эмиссию CO₂, был проведен полевой эксперимент с кольцами, врезанными в почву на разную глубину (от 2 до 15 см) в серой лесной почве под лиственничником стационара “Погорельский бор”. То есть это другой объект,

расположенный в 70 км от опыта Н. В. Орловского, где вносились азотные удобрения.

Влияние типа кольца тестировали дисперсионным анализом с повторяющимися измерениями, фактор “тип кольца” представлен четырьмя уровнями, соответствующими четырем глубинам колец (2, 5, 10 и 15 см), повторяющиеся измерения имели 11 временных точек для скорости потока CO_2 и температуры и 6 точек – для влажности почвы.

Скорость эмиссии CO_2 (Рис. 4.3.) имела четко выраженную сезонную динамику: минимальной она была 5 мая – $0,6 \mu\text{M CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$, максимальной – 3 августа ($3 \mu\text{M CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$), т.е. различие в течение сезона составляло шесть раз. Температура почвы также сильно варьировала (от 2 до 14°C).

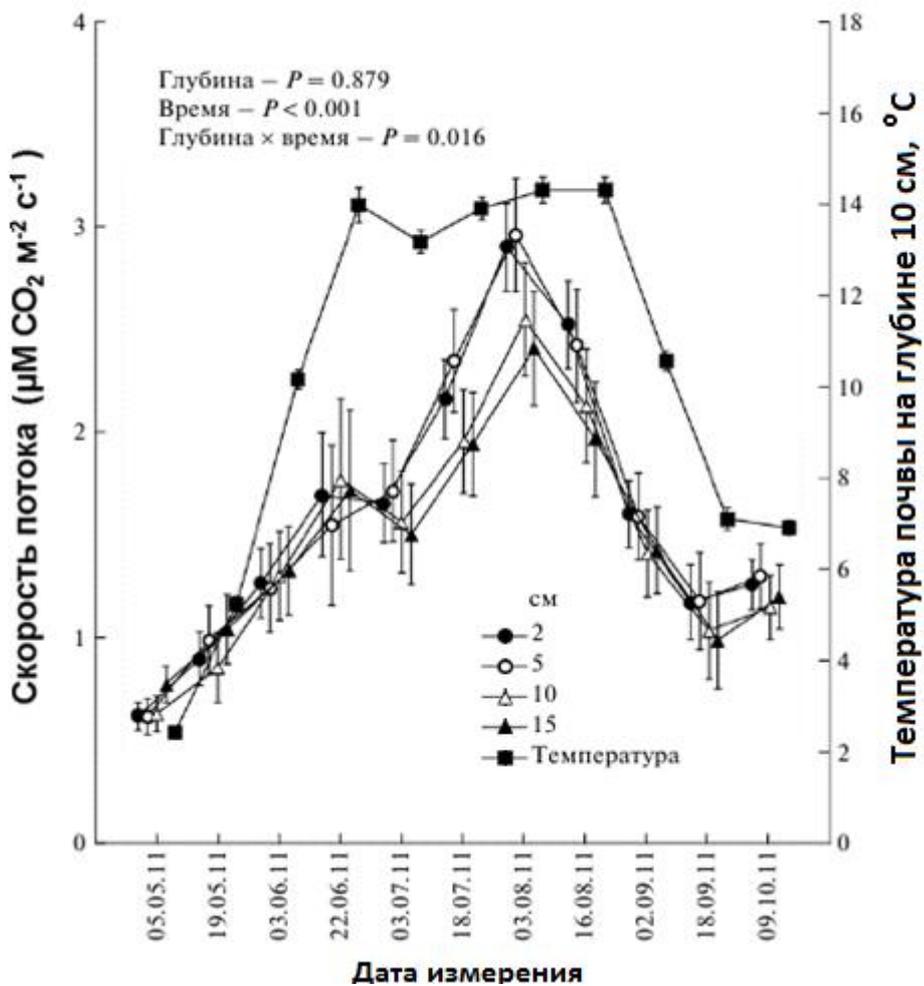


Рисунок 4.3. Сезонная динамика температуры почвы и эмиссии CO_2 из колец, установленных на разной глубине (указаны средние значения и среднестатистические ошибки, $N = 3$).

Однако с 22 июня по 16 августа температура была довольно постоянной и держалась около 14 °С, в то время как скорость эмиссии CO₂ сильно варьировала. Это указывает на наличие других факторов, помимо температуры, определяющих эмиссию CO₂. Одним из таких факторов может быть влажность почвы (Рис. 4.4), которая варьировала в течение сезона: минимальные значения отмечены 22 июня (засуха в начале лета), а максимальные – 16 августа (начало дождей).

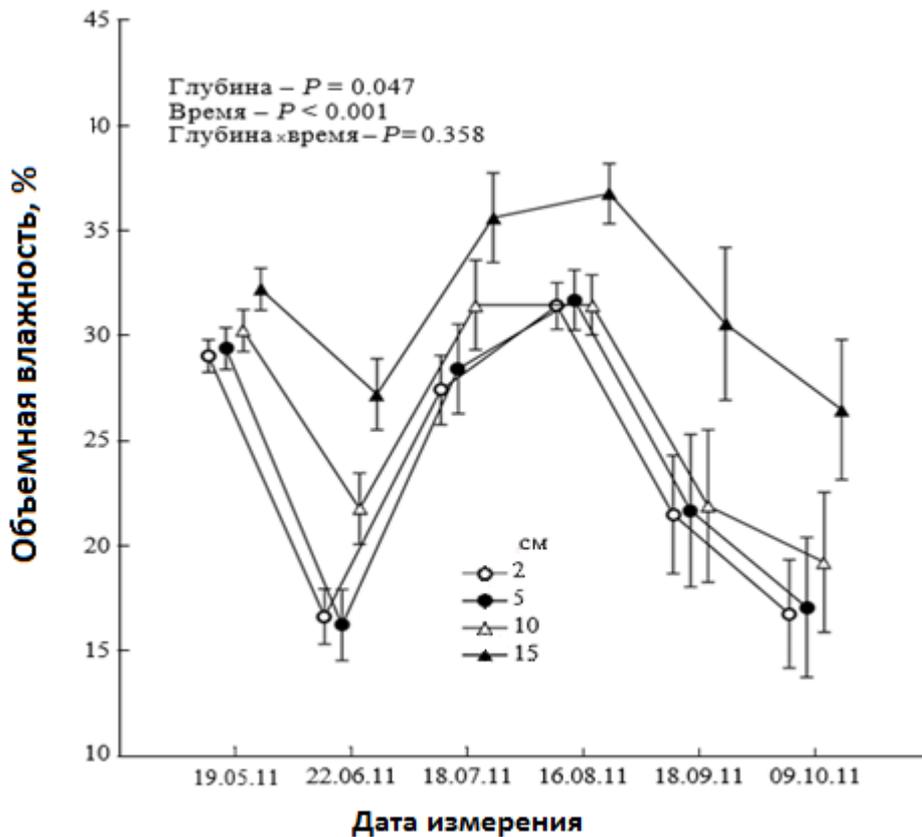


Рисунок 4.4. Сезонная динамика объемной влажности почв в кольцах, установленных на разной глубине (указаны средние значения и среднестатистические ошибки, $N = 3$).

Глубина колец влияла на скорость эмиссии CO₂ только в середине лета, когда наблюдались максимальные значения потока CO₂. Так, 18 июля, 3 и 16 августа поток CO₂ из колец глубиной 2 и 5 см был значимо больше, чем из колец, заглубленных на 10 и 15 см. Возможной причиной понижения эмиссии CO₂ в глубоких кольцах могли стать как уменьшение корневого дыхания, так и

повышенная влажность почвы, которая увеличивалась в более глубоких кольцах, так как в них уменьшалось корневое влагопоглощение (см. Рис. 4.4).

Инкубационный эксперимент с варьированием влажности показал, что оптимум объемной влажности для гетеротрофного дыхания в серой лесной почве лежит в области 35–37 % (Рис. 4.5). Выше этих значений происходит лимитирование микроорганизмов кислородом, поэтому их активность снижается. В полевых условиях объемная влажность в кольцах не превышала указанные оптимальные значения, достигая 37 % лишь в самых глубоких кольцах (15 см) (см. Рис. 4.4).

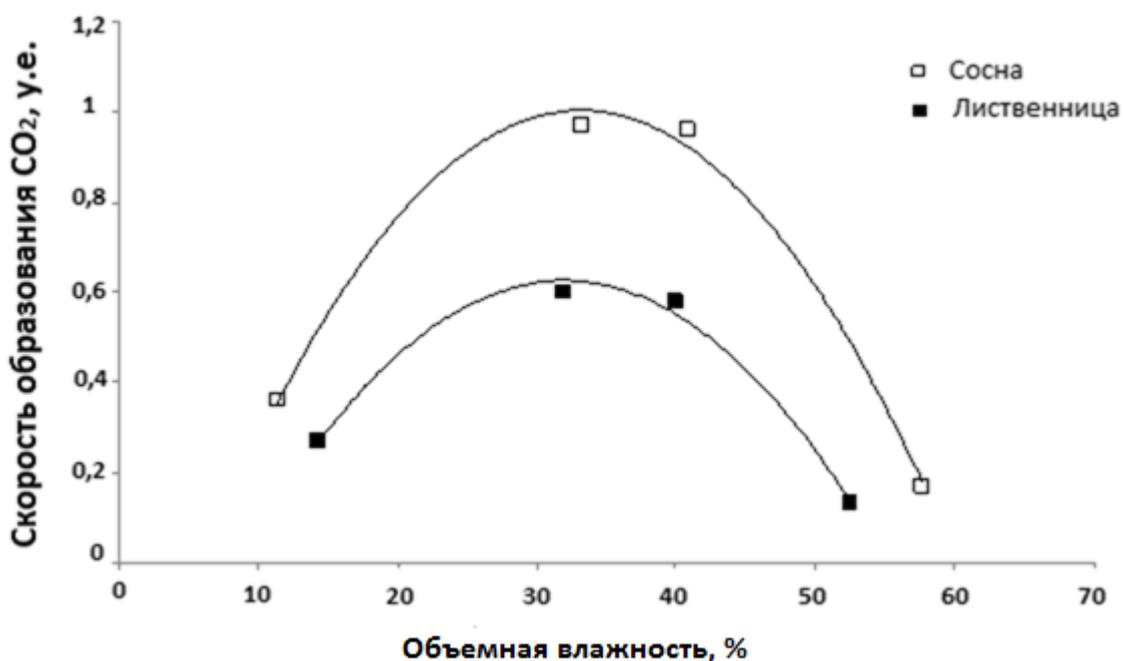


Рисунок 4.5. Влияние влажности на активность образования CO₂ почвенными образцами из-под сосны обыкновенной и лиственницы сибирской.

Поэтому можно предположить, что в полевых условиях активность гетеротрофов не была лимитирована высокой влажностью и связь между этими параметрами в течение всего сезона была положительной: чем больше влажность, тем выше активность гетеротрофов. Следовательно, причиной меньшей эмиссии CO₂ в глубоких кольцах в середине лета (см. Рис. 4.3) является не снижение

активности гетеротрофов из-за большей влажности, а уменьшение активности автотрофного дыхания из-за нарушения кольцами корней и микоризных гиф. Таким образом, поток CO_2 уменьшался постепенно с увеличением глубины колец, поскольку с ростом глубины снижается количество корней и выделяемого ими CO_2 , но происходило это только в периоды максимальной биологической активности.

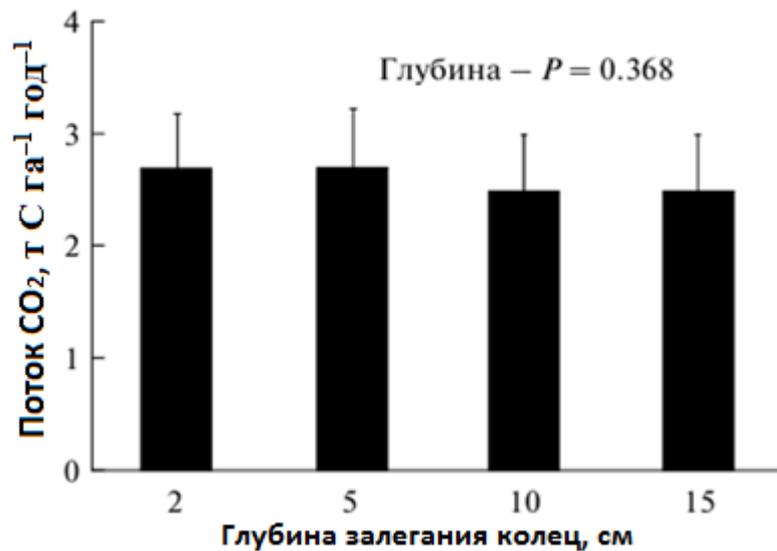


Рис. 4.6. Рассчитанный общий поток CO_2 за вегетационный сезон из колец, установленных на разной глубине (указаны средние значения и среднестатистические ошибки, $N=3$).

Рассчитанный общий поток CO_2 за вегетационный сезон составил $2,7 \pm 0,3$ т С/га в год и не зависел от глубины колец (Рис. 4.6), значит, несмотря на временно наблюдающийся тренд падения потока с увеличением глубины в отдельные сроки измерений, глубина врезания колец не влияет на поток CO_2 из почв.

В подглаве 4.1., где описано влияние лиственницы сибирской и сосны обыкновенной на источники почвенного CO_2 на серой лесной среднесуглинистой почве, говорится, что эффект Гадгила был обнаружен только под сосной (Матвиенко и др., 2014). В данном эксперименте, определялось влияние глубины колец на поток CO_2 из почв в лиственничнике, тоже произрастающем на серой

лесной почве, но супесчаного механического состава. Здесь какой-либо конкуренции между корнями и микроорганизмами не обнаружено, так как исключение корней понижало скорость эмиссии CO_2 . Данные двух этих работ свидетельствуют о том, что степень конкуренции между автотрофами и гетеротрофами определяется больше древесными породами, чем типом почв. Это еще раз подтверждает важную роль древесных пород в определении активности и направленности разных микробиологических почвенных процессов (Menyailo et al., 2002 а, б).

Заключение к главе

- 1) С помощью метода сетчатых колец подтвержден эффект Гадгила (конкуренция между автотрофами и гетеротрофами) и показано его сильное влияние на эмиссию CO_2 из почв. Доказано, что эффект Гадгила зависит от древесной породы: гетеротрофный поток превышал общую эмиссию CO_2 только под сосной, но не под лиственницей.
- 2) Наличие Гадгил-эффекта под сосной может быть объяснением более длительного эффекта внесения азота под этой породой. Внесение азота ослабляет конкуренцию между микоризой и гетеротрофными почвенными микроорганизмами, что дает увеличение активности последних и эмиссии CO_2 .
- 3) Впервые показано, что уровень конкуренции между автотрофами (корнями и микоризой) и гетеротрофными микроорганизмами определяется в большей степени древесными породами, а не типом или механическим составом почв.

ГЛАВА 5. ЛАБОРАТОРНЫЕ ИНКУБАЦИОННЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

В полевом эксперименте (глава 3) нами было обнаружено увеличение гетеротрофной активности при добавлении азота в почву под двумя древесными породами – лиственницей и сосной. Для дальнейшего изучения механизмов воздействия азота на минерализацию углерода были проведены четыре инкубационных эксперимента отдельно с образцами органических и минеральных горизонтов, отобранными под этими двумя породами, чтобы определить, в том числе, где конкретно этот положительный эффект локализован (в подстилке или в минеральных слоях почвы). Первый годовой эксперимент показал, что положительный эффект внесения азота (50 кг/га) локализован в минеральных горизонтах. Однако, в отличие от полевого эксперимента, в инкубационных условиях эффект длился не более 3 суток. Повторное добавление азота в этой же концентрации не привело к изменению активности гетеротрофов. Было принято решение увеличить дозу вносимого азота в 10 раз (до 500 кг/га). Внесение, напротив, уменьшило минерализацию углерода в подстилке под сосной и не имело какого-либо эффекта под лиственницей. Казалось, что различные эффекты определяются концентрацией вносимого азота. Во втором эксперименте была проверена эта гипотеза и одновременно вносились различные концентрации – от 0,50 до 1000 кг/га. Эффект был положительным и при всех концентрациях примерно одинаковым. Образование CO_2 увеличивалось только в подстилке при всех концентрациях под обеими породами. Очевидно, дело не в концентрации (в первом эксперименте), а в том, что доза 500 кг/га внесена после 2-х месяцев инкубации. Т.е. мы имеем дело уже не со свежим, а с более старым углеродом, подвергающимся полимеризации азотом. В третьем эксперименте проверялась гипотеза, что влияние азота может зависеть от наличия органического легкодоступного субстрата – азот вносился вместе с глюкозой и без. Эта гипотеза подтверждена. Нам все-таки, хотелось узнать, при каких условиях эффект внесения азота перестает быть положительным, как у нас в полевых условиях,

переходит в отрицательный, как в Европе и в США. Большинство публикаций, где эффект внесения азота привел к ингибированию активности минерализации углерода и к накоплению подстилок указывает на хронический (регулярный) характер азотных поступлений. Поэтому, был проведен четвертый инкубационный эксперимент с регулярным (каждые 3 сут.), десятикратным добавлением азота (по 50 кг/га). Эксперимент дал схожие результаты со вторым экспериментом. Уже после первого добавления азота скорость минерализации увеличилась только в подстилках, причем больше под сосной, чем под лиственницей, последующие добавления не изменили принципиально эффект. В целом, серия инкубационных экспериментов показала, что эффект добавления азота в большинстве случаев положительный и проявляется, чаще всего, в подстилках. Эффект не зависел от концентрации и кратности внесения азота.

5.1. Влияние добавления азота на минерализацию свежего и старого органического вещества. Годовой инкубационный эксперимент

Годовой инкубационный эксперимент проведен с образцами почв органического (подстилка) и минерального горизонта, отобранных под обеими древесными породами в октябре 2013 года. Эксперимент длился 12 месяцев, изучалась динамика активности минерализации углерода в контрольных образцах и в образцах с добавлением азота. Азот вносился несколько раз: в первый день и через неделю от начала эксперимента – в низкой концентрации (50 кг N/га), через два месяца – в высокой (500 кг N/га) в форме NH_4NO_3 . Для точного вычленения влияния азота (уменьшения влияния неоднородности почвенных образцов) была рассчитана относительная активность минерализации углерода для каждого образца как процент от первоначальной активности (до внесения азота).

По полученным данным был проведен дисперсионный анализ ANOVA с повторностями включающий 4 главных фактора: фактор «Древесная порода» с 2 уровнями: сосна и лиственница; фактор «Почвенный горизонт» с 2 уровнями:

органический почвенный горизонт (подстилка) и минеральный; фактор «Внесение азота» – с 2 уровнями: с внесением азота и без; фактор «Время» включал 15 уровней по количеству измерений. Эффект считался статистически значимым при $P < 0,05$.

Результаты показали, что главные факторы «Древесная порода», «Почвенный горизонт» и «Время» значимо влияли на активность минерализации углерода (Табл. 5.1).

Таблица 5.1. Результаты четырехфакторного дисперсионного анализа влияния древесных пород, почвенного горизонта, времени и внесения азота на скорость минерализации углерода в почвах.

Факторы и их взаимодействия	P
(1) Древесные породы	,014
(2) Почвенный горизонт	,000
(3) Внесение N	,906
Древесные породы × Почвенный горизонт	,304
Древесные породы × Внесение N	,901
Почвенный горизонт × Внесение N	,725
Древесные породы × Почвенный горизонт × Внесение N	,754
(4) Время	,000
Время × Древесные породы	,000
Время × Почвенный горизонт	,000
Время × Внесение N	,000
Время × Древесные породы × Почвенный горизонт	,017
Время × Древесные породы × Внесение N	,000
Время × Почвенный горизонт × Внесение N	,006
4 × 1 × 2 × 3	,551

Главный фактор «Древесная порода» был статистически значим ($P < 0,050$), но значимо было и взаимодействие факторов «Время», «Древесные породы» и «Почвенный горизонт» ($P < 0,050$). Активность минерализации углерода была больше под сосной, чем под лиственницей, но только в определенный период эксперимента. Со временем, активность С минерализации падала во всех образцах, но в образцах подстилки скорость минерализации падала более активно (Рис. 5.1). Это указывает на большее ограничение скорости минерализации углерода органическим веществом именно в подстилках.

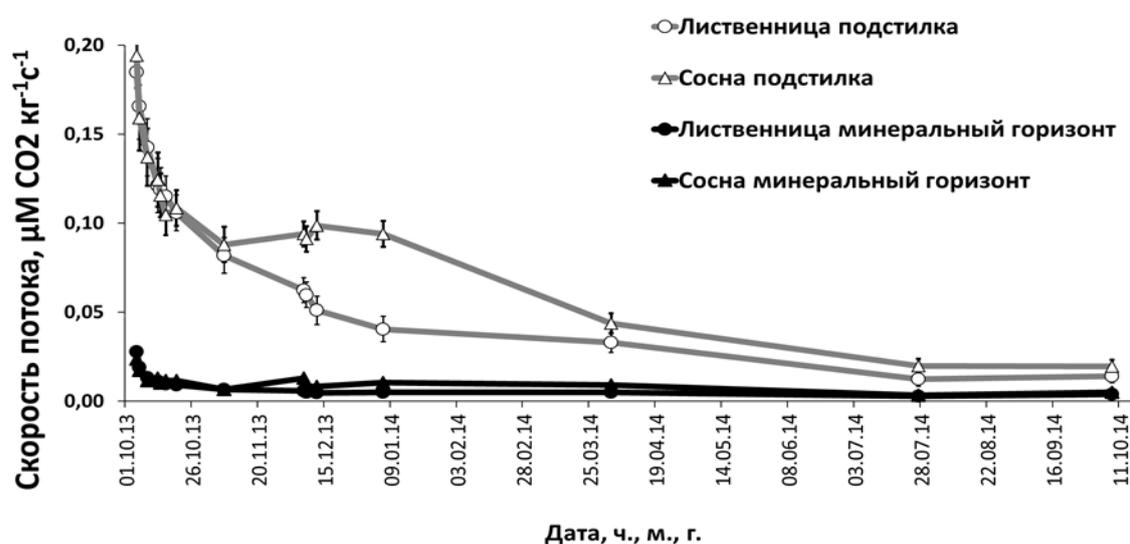


Рисунок 5.1. Динамика активности минерализации углерода в подстилках и минеральном горизонте почв под двумя древесными породами. Указаны средние значения и стандартные отклонения ($n=3$)

Активность выделения CO_2 в подстилках была выше, чем в минеральных горизонтах почв, благодаря более высокому содержанию углерода и высокой активности микробиологических процессов (Меняйло, Краснощеков, 2001). За полмесяца инкубации скорость выделения CO_2 в подстилках стала меньше в 10 раз, а в минеральных горизонтах в 2 раза. Поскольку влажность почвы поддерживалась на одном уровне на протяжении всего эксперимента, главной причиной снижения скорости выделения CO_2 было уменьшение концентрации

легкодоступного С.

Разница между активностью минерализации углерода в подстилке и в минеральном горизонте почвы была больше под сосной, чем под лиственницей (Рис. 5.2). В течение лабораторного инкубационного эксперимента за 12 месяцев из образцов подстилки лиственницы выделилось 13 г С/кг, из образцов подстилки сосны 17,7 г С/кг, что составило 3 % и 4 % от общего количества углерода в образцах. Из образцов минерального горизонта – по 2 г С/кг почвы, что составило 3,3 % для образцов почвы из-под лиственницы и 8,4 % для образцов из-под сосны от общего количества углерода.

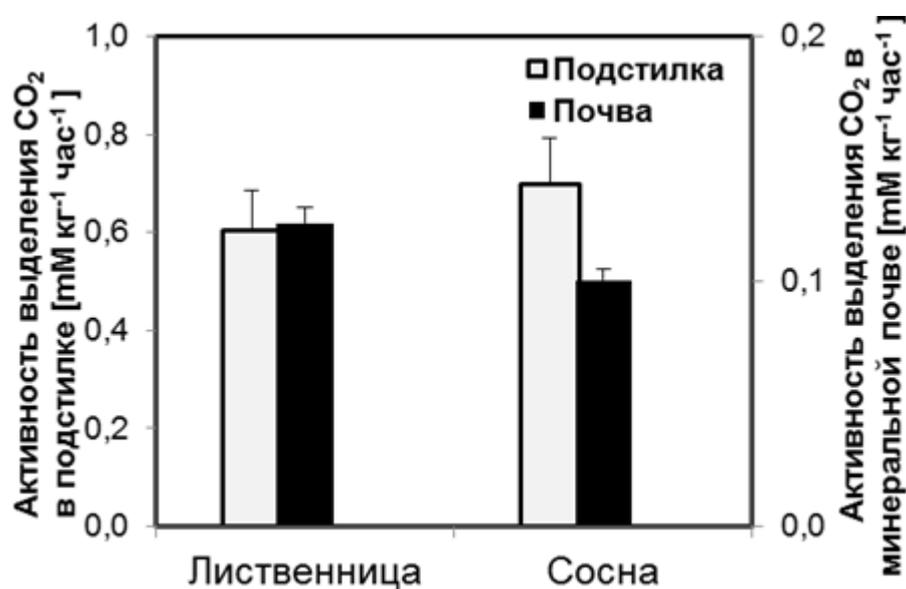


Рисунок 5.2. Соотношение активности минерализации углерода в подстилке и активности минерализации углерода в минеральном горизонте почвы под двумя древесными породами. Указаны средние значения и стандартные отклонения (n=3).

Главный фактор «Внесение азота» был не значим ($P=0,906$) (Табл. 5.1). Но было значимо взаимодействие факторов «Время × Древесные породы × Внесение N» ($P<0,001$) и «Время × Почвенный горизонт × Внесение N» ($P<0,001$). То есть эффект азота появлялся только в некоторые временные периоды эксперимента в зависимости от типа почвенного горизонта и древесной породы под которой отобран почвенный образец (Рис. 5.3). Так, положительный эффект азота

проявился после первого внесения азота в концентрации из расчета 50 кг N/га, только в образцах минеральной почвы из-под сосны (Рис. 5.4а). Значимое увеличение скорости минерализации углерода наблюдалось в течение первых суток после внесения азота, затем эффект пропал. В лесных подстилках хотя и наблюдалось небольшое увеличение потока CO_2 из образцов после первого добавления азота, достоверного положительного эффекта не было. Также не наблюдалось эффекта азота в и образцах минерального горизонта почвы из-под лиственницы.

Повторное внесение азота через неделю в концентрации из расчета 50 кг N/га, не оказало влияния на скорость минерализации углерода в образцах из-под обеих пород, как в минеральных горизонтах почв, так и в подстилках. Через два месяца от начала эксперимента, после внесения дозы азота высокой концентрации из расчета 500 кг N/га в образцах минерального горизонта почвы из-под сосны обнаружился отрицательный эффект азота (Рис. 5.4б), который длился практически до конца эксперимента. Эффекта азота при внесении удобрения в высокой концентрации не наблюдалось ни в образцах подстилки под обеими породами, ни в минеральном горизонте под лиственницей.

Отсутствие эффекта азота в подстилках после первоначального внесения можно объяснить более высокими значениями C/N по сравнению с минеральными горизонтами и относительно небольшой дозой минерального азота (50 кг/га). Возможно, произошедшие изменения в подстилках были недостаточными для изменения (увеличения) скорости минерализации углерода. С другой стороны, вероятно, что недостаточное количество доступного углерода для проявления положительного эффекта азота такого, как мы наблюдали в полевом эксперименте, может быть связано со временем отбора проб. Почвенные образцы собирались осенью, а «основная масса (до 90 %) органических продуктов вымывается из разлагающихся остатков в течение вегетационного сезона» (Ведрова, Решетникова, 2014).

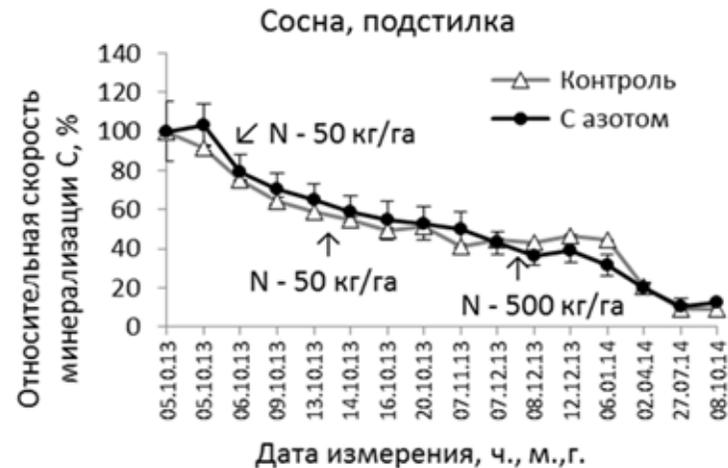
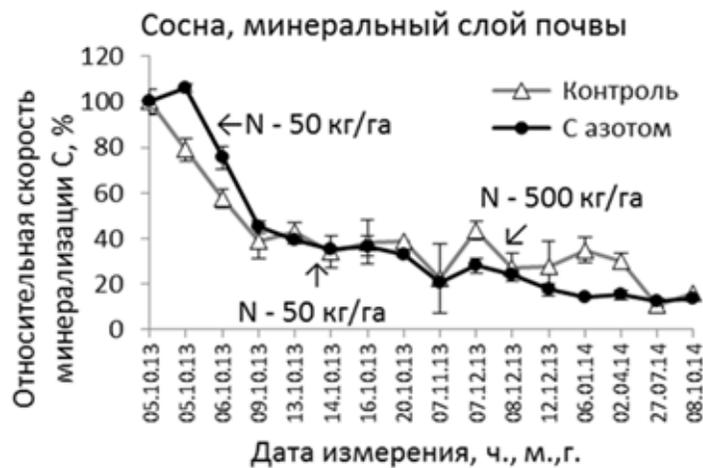
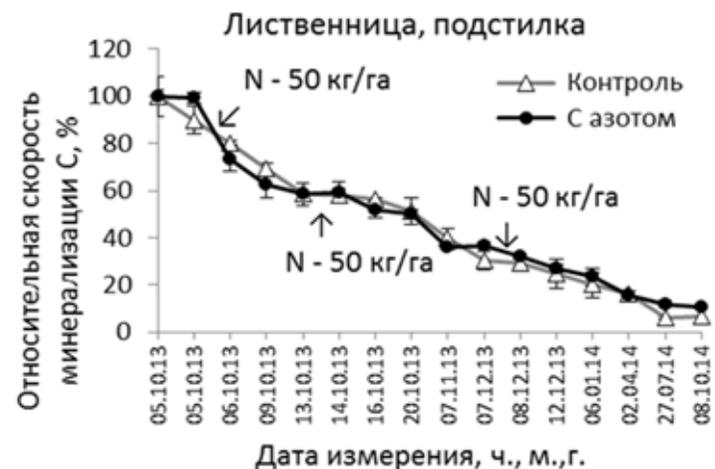
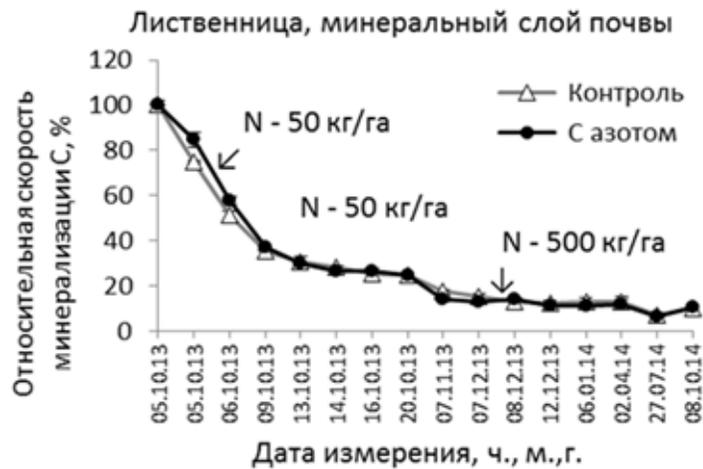


Рисунок 5.3. Динамика относительной активности (%) минерализации углерода в подстилках и минеральном горизонте почв под двумя древесными породами. Указаны средние значения и стандартные отклонения (n=3)

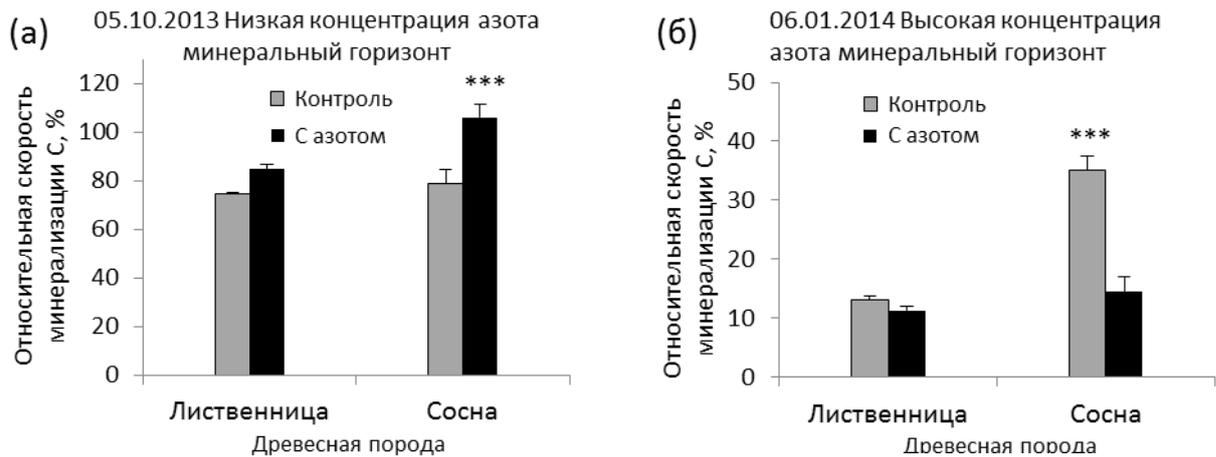


Рисунок 5.4. Относительная активность (%) минерализации углерода в минеральном горизонте почв под двумя древесными породами: а) при добавлении удобрения из расчета 50 кг N/га, в) при добавлении удобрения из расчета 500 кг N/га. Указаны средние значения и стандартные отклонения (n=3). Звездочками указан уровень значимости $P < 0,001$.

Причиной появления отрицательного эффекта добавления азота в образцах минеральной почвы из-под сосны, вероятно, является один из механизмов стабилизации органического вещества почв при участии азота. Так в травянистых и лесных экосистемах, было показано, что под видами растений, обеспечивающими высокий уровень содержания лигнина в почве, повышенное внесение азота увеличивает закрепление углерода в почве, замедляя разложение (Dijkstra et al., 2004; Hobbie, 2008; Hobbie et al., 2012). Предположительно, происходит абиотическая реакция, в ходе которой, остаточные продукты разложения лигнина (фенольные соединения) связываются азотом, создавая высокомолекулярные соединения, защищенные от микробиологического разложения (или более медленно разлагающиеся) (Malik et al., 2013). Известно, что полимеризация органических молекул азотом свойственна более старому органическому веществу, уже подверженному гумификации (Fog, 1988), нужно только наличие подходящих органических субстратов и условий окружающей среды, реакция не требует каких-либо дополнительных добавлений углерода и не создает дополнительного потока

CO₂ (Aber et al., 1998).

На более поздних стадиях инкубации в почве уменьшается доля свежего и увеличивается доля старого органического вещества «недоступного микроорганизмам по биохимическим характеристикам и (или) связанное минеральной частью почвы», а также органического вещества, относящегося к медленному (промежуточному) пулу состоящему из аминсахаров, гликопротеинов, части обугленных остатков, фракций лигнина, меланина и липидов, органического вещества макро- и микроагрегатов, мобильных гуминовых веществ и т. п. (Семенов, Когут, 2015). Лигнин считается вторым после целлюлозы по степени распространенности среди растительных тканей (Звягинцев и др., 2005), его содержание в подстилках лиственницы составляет 9,71 мг/г C_{орг}, а сосны 13,70 мг/г C_{орг}. Однако в серых лесных почвах лесопосадок Сибири наблюдается повышенная минерализация лигнина, с высокой степенью трансформации биополимера (Ковалев, 2016), что вероятно и способствовало более активной полимеризации.

В нашем эксперименте положительный отклик C минерализации на добавление азота наблюдался недолго, что говорит о быстром использовании легкодоступного углерода микробным сообществом. Значит, отрицательный эффект азота, проявившийся в уменьшении потока CO₂ из образцов, обнаруженный нами при более поздней стадии инкубации образцов минерального горизонта почвы из-под сосняка явился следствием абиотического закрепления почвенного углерода – полимеризации остатков органических молекул азотом.

Отрицательный эффект азота проявился в образцах только минерального горизонта именно под сосной, потому что, как показал годовой инкубационный эксперимент, минерализация органического вещества происходит там более активно. К тому же, в образцах минеральной почвы под лиственницей, были ранее обнаружены максимальные скорости N-минерализации и нитрификации (нетто) (Меняйло, 2009). Вероятно, высокое накопление минеральных форм

азота и его меньшая, по сравнению с почвами под сосной иммобилизация микробной биомассой, являются причинами невосприимчивости микробного сообщества в почве под лиственницей к добавлению азота. Таким образом, мы предполагаем, что основная причина появления ингибирования C минерализации в образцах минеральной почвы из-под сосны при добавлении азота – полимеризация органических молекул почвенного вещества азотом на поздней стадии инкубации. Вторым предполагаемым объяснением отрицательного эффекта, может быть высокая доза удобрения (500 кг N/га) которая негативно сказалась на микробиологической активности, что уменьшило эмиссию CO_2 из образцов. Так и в публикациях иностранных авторов в основном указывается на преобладающее накопление углерода в почве при повышенном поступлении N, вследствие подавления активности гетеротрофных микроорганизмов (Carreiro et al., 2000; Janssens et al., 2010).

Для того чтобы проверить влияет ли доза добавленного азота на C минерализацию, был проведен эксперимент с добавлением N в широком диапазоне концентраций.

5.2. Изучение влияния добавления разных концентраций азота на минерализацию углерода

Влияние разных концентраций азота на минерализацию углерода изучали в трехдневном инкубационном эксперименте с образцами органического (подстилка) и минерального горизонта почв, отобранных под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной и единовременным внесением азота в широком диапазоне концентраций. Активность минерализации углерода в образцах (70 г почвы или 30 г подстилки в 500 мл сосуде) измерялась с постоянной температурой (20 °C) и влажностью (60 % ППВ). Азот вносили в форме NH_4NO_3 , концентрация вносимой соли соответствовала поступлению: 0,5, 1, 10, 50, 250, 500 и 1000 кг N/га. Образцы инкубировались трое суток, в

течение которых активность выделения CO_2 измерялась 12 раз (каждые 6 часов) Скорость выделения CO_2 была непостоянной, а постепенно уменьшалась. (Рис. 5.5) что связано с уменьшением содержания легкодоступного углерода и, главным образом, с высыханием почвенных образцов.

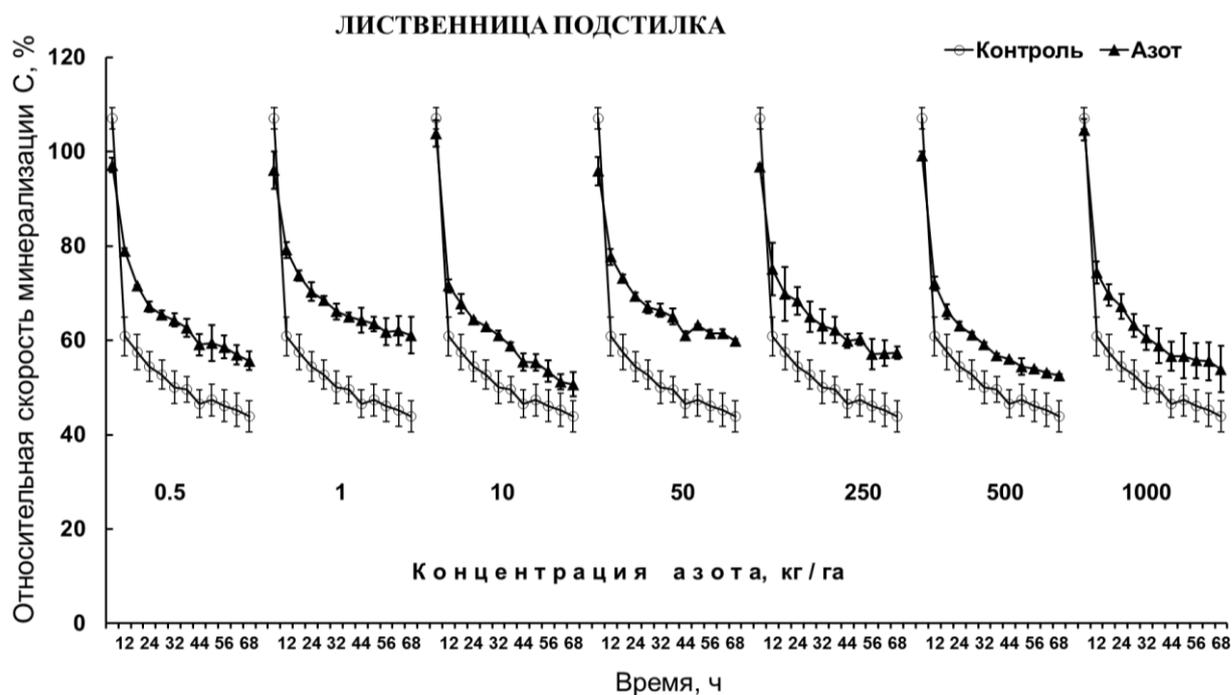


Рисунок 5.5. Ход эксперимента на примере подстилки лиственницы

По полученным данным был проведен дисперсионный анализ ANOVA с четырьмя главными факторами: фактор «Древесная порода» включал 2 уровня: сосна и лиственница; фактор «Почвенный горизонт» – 2 уровня: органический почвенный горизонт (подстилка) и минеральный; фактор «Внесение азота» – 2 уровня: с внесением азота и без; фактор «Концентрации азота» – 7 уровней: 0,5, 1, 10, 50, 250, 500 и 1000 кг N/га. Результаты показали, что древесные породы, почвенный горизонт и внесение азота значимо влияли на активность минерализации углерода (Табл. 5.2). Фактор «Древесная порода» был статистически значим ($P < 0,001$), однако, значимо было и взаимодействие факторов «Древесная порода» и «Почвенный горизонт» ($P < 0,001$), то есть активность минерализации углерода была в почве под сосной больше, чем в почве под лиственницей в минеральном горизонте, в подстилках различий не оказалось.

Фактор «Внесение азота» был статистически значим ($P < 0,001$), как и взаимодействие факторов «Почвенный горизонт» и «Внесение азота» ($P < 0,001$), это объясняет, что эффект внесения азота проявился только в подстилках, как под сосной, так и под лиственницей. В минеральных горизонтах почв эффект азота отсутствовал.

Таблица 5.2. Результаты четырехфакторного дисперсионного анализа влияния древесных пород, почвенного горизонта и внесения азота в разных концентрациях на скорость минерализации углерода в почвах.

Факторы и их взаимодействия	P
(1) Древесные породы	,000
(2) Почвенный горизонт	,000
(3) Внесение N	,000
(4) концентрации N	0,084
Древесные породы × Почвенный горизонт	,000
Древесные породы × Внесение N	0,137
Почвенный горизонт × Внесение N	,000
Древесные породы × концентрации N	,358
Почвенный горизонт × концентрации N	,077
Внесение N × концентрации N	,084
Древесные породы × Почвенный горизонт × Внесение N	,867
Древесные породы × Почвенный горизонт × концентрации N	,329
Древесные породы × Внесение N × концентрации N	,358
Почвенный горизонт × Внесение N × концентрации N	,077
1 × 2 × 3 × 4	,329

Фактор «Концентрации азота» был не значим ($P = 0,084$) – при всех концентрациях внесенного азота, активность минерализации в подстилках под обеими породами была больше, чем в контроле, т.е. эффект азота был положительным независимо от концентрации вносимого азота.

Добавление азота в образцы подстилки сосны, как и в образцы подстилки лиственницы, при всех концентрациях добавленного азота увеличило активность минерализации углерода на 20–40 %, несмотря на то, что концентрации внесенного азота различались в 2000 раз (Рис. 5.6).

Вероятным объяснением отсутствия эффекта концентрации может быть то, что большая часть внесенного азота немедленно иммобилизуется (поглощается) микробным комплексом, и лишь малая его часть расходуется на стимуляцию микроорганизмов к дополнительной минерализации углерода. Аналогичное явление было обнаружено Евдокимовым и коллегами, которые изучали возможности почвенного микробного сообщества по иммобилизации различных доз (от низких до экстремально высоких) минерального ^{15}N удобрения (Евдокимов и др., 2005). Ими была обнаружена значительная иммобилизация меченого азота до 72 % в течение 10 суток инкубационного эксперимента с серой лесной почвой. При этом авторы предполагают, что иммобилизация азота не связана с вовлечением азота в процессы внутриклеточного синтеза и может частично проходить абиотическим путем. Таким образом, в трехдневном инкубационном эксперименте был обнаружен положительный эффект при добавлении азота в семи разных концентрациях, который наблюдался только в подстилках, в минеральных горизонтах почв под обеими породами он отсутствовал. Концентрация внесенного азота не влияла на величину отклика активности минерализации органического вещества.

5.3. Совместное влияние азота и углерода на минерализацию органического вещества

В лесах умеренного и бореального пояса, в условиях низкого фонового уровня азотных поступлений, рост растений часто ограничен недостаточным количеством азота, в то время как метаболизм почвенных микроорганизмов в большей части лимитирован углеродом (Aber et al., 1998).

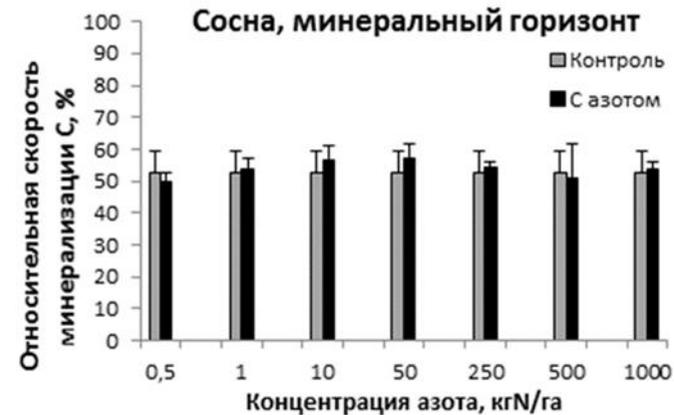
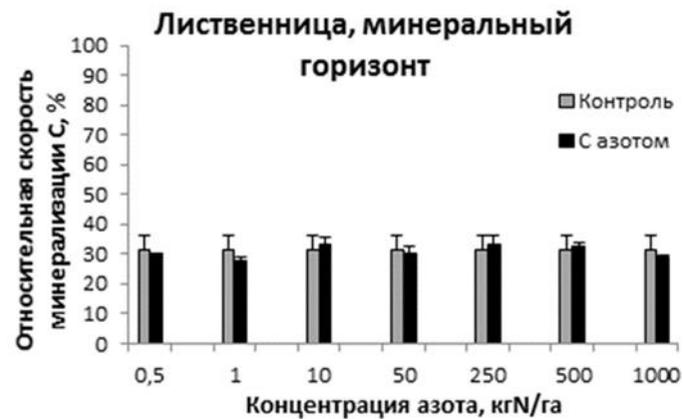
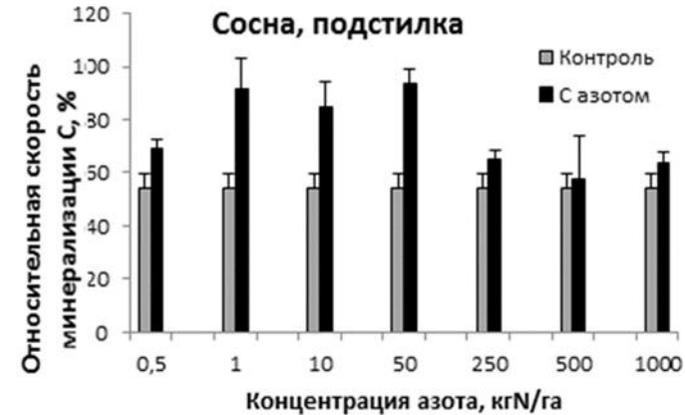
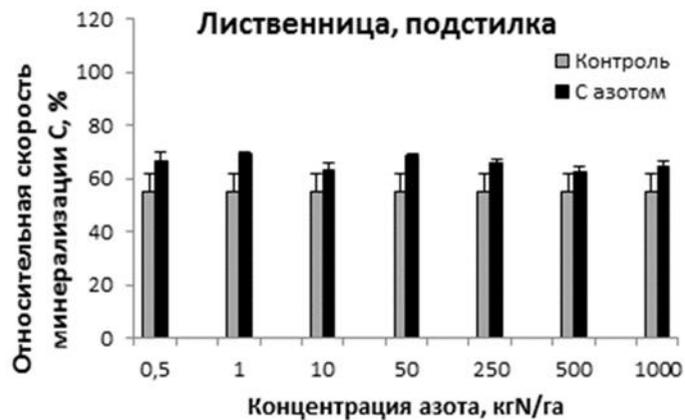


Рисунок 5.6. Активность минерализации углерода в подстилках и минеральном горизонте почв под двумя древесными породами при внесении азота в разных концентрациях. Указаны средние значения и стандартные отклонения (n=3).

В почве, подвергшейся обработке минеральными или органическими удобрениями, как правило, возникает прайминг-эффект – сильные кратковременные изменения в скорости минерализации почвенного органического вещества, проявляющиеся в изменении эмиссии CO_2 из почвы (Kuzyakov et al., 2000). Как показано выше, в инкубационном эксперименте с единовременным добавлением азота в разных концентрациях добавление азота в подстилки дало практически одинаковый положительный эффект на C минерализацию, несмотря на то что концентрации азота различались в 2000 раз. То есть, при внесении азота в более высокой концентрации, доступного легкоразлагаемого углерода становится недостаточно для использования микроорганизмами всего количества азота, соответственно активность минерализации органического вещества не увеличивается. Для изучения влияния дополнительного источника углерода на гетеротрофную активность при добавлении низких и высоких концентраций азотного удобрения был проведен лабораторный инкубационный эксперимент с образцами подстилки, отобранных на участке под сосняком. Для того, чтобы проверить как влияют добавки на C минерализацию инкубировали образцы подстилки сосны с добавлением азота в низкой ($50 \text{ кг N/га} \approx 17 \text{ мкг/г}$), образцы с высокой концентрацией ($1000 \text{ кг N/га} \approx 340 \text{ мкг/г}$), отдельно с глюкозой (2 мкг C/г), образцы в которых присутствовал азот в низкой концентрации и добавлялась глюкоза и с высокой концентрацией азота и глюкозой. Средняя активность минерализации углерода в образцах подстилки сосны, в контроле и при внесении добавок представлена на Рис. 5.7.

Отклик активности минерализации органического вещества на добавки рассчитывали, как соотношение активности минерализации в двух образцах с добавлением азота либо глюкозы с контролем, и активность в образцах, где были азот и глюкоза вместе, с активностью минерализации в образцах с глюкозой только.

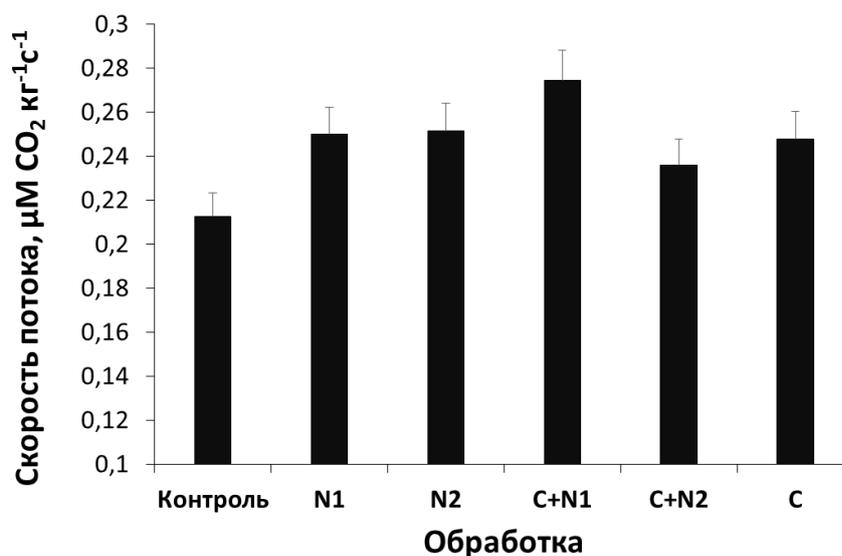


Рисунок 5.7. Средняя активность минерализации углерода в образцах подстилки сосны, в контроле и при внесении добавок. Указаны средние значения и стандартные отклонения ($n=3$), N1, N2 – низкая и высокая концентрация азота, соответственно. С – глюкоза.

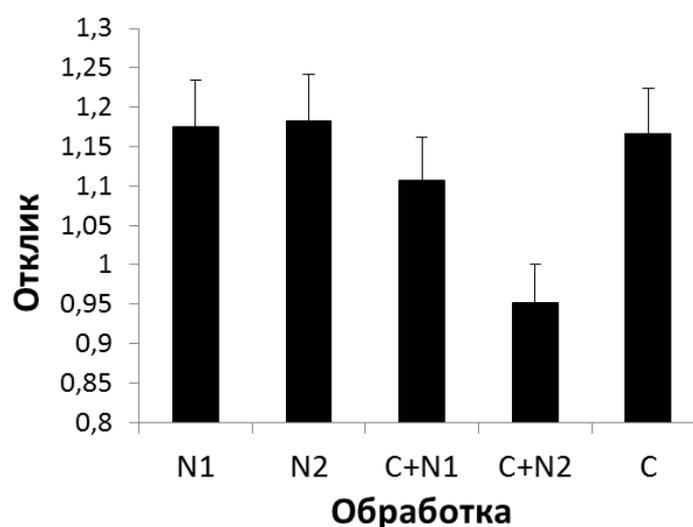


Рисунок 5.8. Отклик активности минерализации углерода в подстилке сосны при внесении добавок. Указаны средние значения и стандартные отклонения ($n=3$), N1, N2 – низкая и высокая концентрация азота, соответственно. С – глюкоза.

Оказалось, что добавление глюкозы совместно с азотом не приводит к увеличению отклика С-минерализации, и даже снижает его, особенно при высоких концентрациях азота (Рис. 5.8). Значит, одинаковая активность минерализации углерода при добавлении азота в широком диапазоне концентраций, обнаруженная в предыдущем инкубационном эксперименте не связана с лимитированием доступным углеродом.

5.4. Динамика активности минерализации углерода при постепенном добавлении азота

В публикациях, где эффект внесения азота привел к ингибированию активности минерализации углерода и к накоплению подстилок, ключевым словом является регулярный характер азотных поступлений. Это либо ежегодное внесение азотных удобрений в течение нескольких лет, либо ежегодное поступление азота с атмосферными осадками. Возможно, именно постепенное, а не едино-разовое, добавление азота обуславливает такие изменения в микробном сообществе (адаптацию), которые обеспечивают отрицательный эффект добавления азота на активность гетеротрофных микроорганизмов. Для изучения адаптации почвенных микроорганизмов, минерализующих органическое вещество, к периодическим азотным поступлениям был проведен четвертый инкубационный эксперимент. Он длился чуть более месяца (36 дней), в течение этого времени азот вносили в форме NH_4NO_3 10 раз в образцы органического (подстилка) и минерального горизонтов почв, отобранных под сосной обыкновенной и лиственницей сибирской с периодичностью раз в трое суток, концентрация вносимой соли каждый раз соответствовала поступлению 50 кг N/га. Влажность в образцах поддерживалась на одном уровне добавлением дистиллированной воды в необходимом количестве между внесениями азота. Активность выделения CO_2 во время инкубации после каждого внесения азота измерялась 12 раз (каждые 6

часов). На рисунке 5.9. представлены средние данные по 12 измерениям для каждого цикла добавления азота.

Был проведен дисперсионный анализ данных ANOVA с четырьмя главными факторами: фактор «Древесная порода» включал 2 уровня: сосна и лиственница; фактор «Почвенный горизонт» – 2 уровня: органический почвенный горизонт (подстилка) и минеральный; фактор «Внесение азота» – 2 уровня: с внесением азота и без; фактор «Время» – 10 уровней: для каждого цикла внесения азота (Табл. 5.3).

Анализ главных факторов показал, что статистически значимыми оказались факторы «Древесная порода» ($P < 0,05$), «Почвенный горизонт» ($P < 0,001$) и «Время» ($P < 0,001$). Как и в предыдущих экспериментах, активность минерализации углерода постепенно снижалась в течение эксперимента.

Также значимым было взаимодействие факторов «Древесная порода × Почвенный горизонт». То есть активность минерализации органического вещества отличалась в почве под разными породами зависимости от почвенного горизонта. Фишер тест показал, что активность минерализации C в образцах подстилки сосны была больше, чем лиственницы ($P < 0,001$), но в минеральном горизонте почвы из-под сосны, наоборот, меньше ($P < 0,05$).

Главный фактор внесения азота оказался не значим ($P = 0,7$). Однако, значимым было взаимодействие факторов «Почвенный горизонт» и «Внесение азота» ($P < 0,01$), то есть эффект азота проявился только в подстилках под обеими породами (Рис. 5.9), но не в минеральных горизонтах, причем он стал положительным после первого внесения удобрения и оставался таковым на протяжении всего эксперимента. Т.е. эффект привыкания (адаптации) микробного сообщества к периодическому добавлению азота отсутствует. Похоже, либо одномесячный инкубационный эксперимент не является имитацией хронических (регулярных) поступлений азота в течение нескольких лет в полевых условиях из-за относительной краткосрочности, либо, изменение направленности эффекта, переход от положительного к отрицательному,

регулируется не столько свободноживущими микроорганизмами, как в наших инкубационных экспериментах, сколько их взаимодействием с ризосферой, которая в инкубационных экспериментах отсутствовала.

Таблица 5.3. Результаты четырехфакторного дисперсионного анализа влияния древесных пород, почвенного горизонта и внесения азота на скорость минерализации углерода в почвах при постепенном добавлении азота.

Факторы и их взаимодействия	P
(1) Древесные породы	,001
(2) Почвенный горизонт	,000
(3) Внесение N	0,7
Древесные породы × П. горизонт	,000
Древесные породы × Внесение N	,165
П. горизонт × Внесение N	,004
Древесные породы × П. горизонт × Внесение N	0,2
(4) Время	,000
Время × Древесные породы	,306
Время × П. горизонт	,000
Время × Внесение N	,426
Время × Древесные породы × П. горизонт	,012
Время × Древесные породы × Внесение N	,890
Время П. горизонт × Внесение N	,092
4 × 1 × 2 × 3	,519

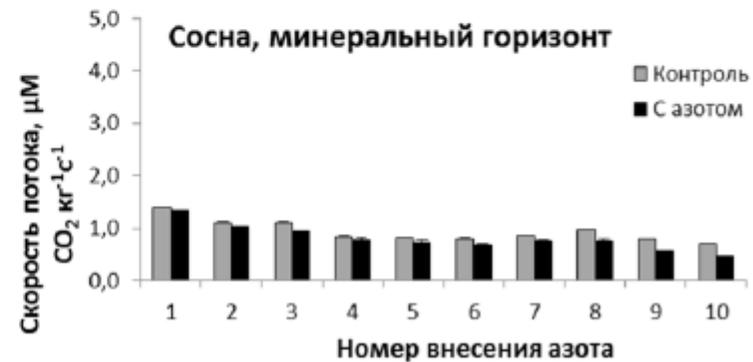
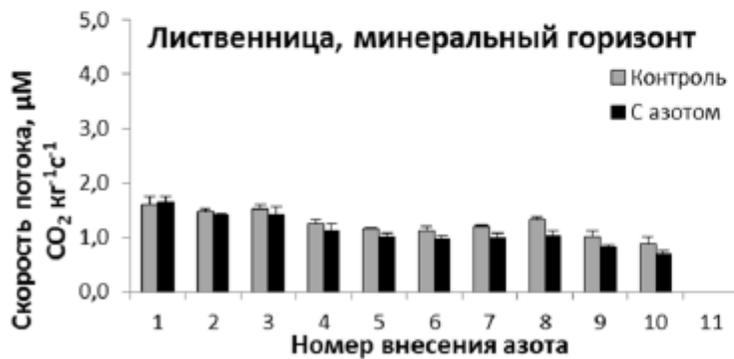
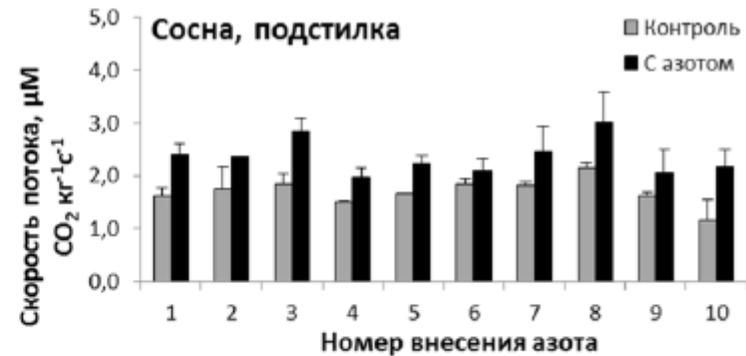
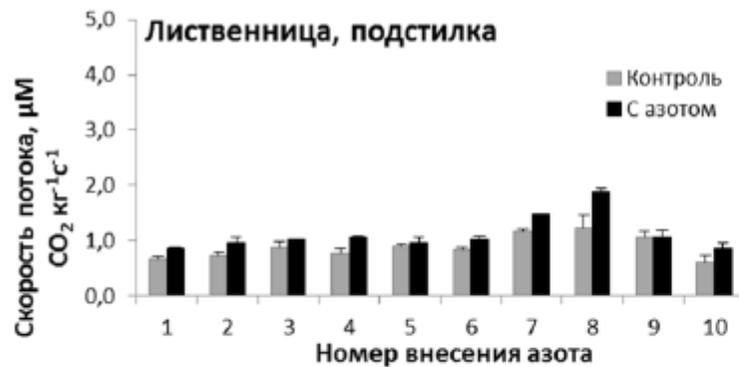


Рисунок 5.9. Динамика активности минерализации углерода в подстилках и минеральном горизонте почв под двумя древесными породами при последовательном добавлении азота. Указаны средние значения и стандартные отклонения (n=3).

Заключение к главе

- 1) Серия инкубационных экспериментов показали, что добавление N увеличило активность C-минерализации в подстилках обеих древесных пород, т.е. потери углерода при внесении азота происходят за счет увеличения активности C-минерализации именно в подстилках.
- 2) Добавление N может вызывать ингибирование активности C-минерализации только в поздних стадиях инкубации, что объясняется полимеризацией старого сильно-гумифицированного органического вещества.
- 3) Отклик C-минерализации на внесение разных концентраций N нелинейный. Это объясняется сочетанием разнонаправленных процессов, стимулирующих или ингибирующих C-минерализацию. В целом, концентрация вносимого азота, не влияла на активность минерализации углерода.
- 4) В большинстве (в трех из четырех) инкубационных экспериментов добавление азота вызывало увеличение C-минерализации в подстилках, только в одном – в минеральной почве. Это объясняется разными сроками отбора образцов. Сочетание доступности углерода и азота в разное время вегетационного сезона могут изменить локализацию положительного эффекта азота. Но, в большинстве случаев, эффект в подстилках.
- 5) Самым интересным сейчас представляется вопрос о смене направленности отклика экосистем на добавление азота. Лесные почвы Сибири (и России) имеют самые низкие поступления азота из атмосферы. Поэтому и эффект положительный. Почвы в США и Европе загрязнены азотом, поэтому и эффект отрицательный. Тут потери углерода, там накопление. Инкубационные эксперименты не выявили связь направленности отклика с концентрацией и регулярностью внесения азота. Похоже, что изменение направленности отклика почвенного углерода на внесение азота регулируется не столько свободноживущими микроорганизмами, как в наших инкубационных экспериментах, сколько их взаимодействием с ризосферой, которая в

инкубационных экспериментах отсутствовала. Т.е. механизмы изменения отклика лежат не в плоскости почвенной микробиологии, но и в экологии ризосферы растения в целом. Поэтому нужно, в будущем, проводить полевые долгосрочные эксперименты с хроническим (ежегодным) внесением азота и с наблюдением за изменением распределения корней и микоризы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Увеличение поступления азота в экосистемы – одно из основных последствий глобального увеличения антропогенного влияния на природу. Поступление азота в лесные экосистемы, как с атмосферными осадками, так и с удобрениями приводят к сильным изменениям в цикле углерода экосистем, и в содержании почвенного углерода. Почти 20 лет назад Памэла Матсон из США писала, что все бореальные и умеренные леса уже загрязнены азотом, и поздно в них изучать начальные стадии азотного загрязнения или низкие дозы внесения азота, к которым эти экосистемы уже нечувствительны. Нужно изучать начальные стадии в тропических лесах (Matson et al., 1999). Она, похоже, совсем упустила из вида обширные лесные территории Сибири, где уровень азотных депозиций и по сей день очень мал (<2 кг/га). Настоящая работа является первой в Сибири, где влияние азота на эмиссию CO_2 изучено в полевых условиях, в течение трех лет, под двумя древесными породами.

В работе показан положительный эффект добавления азота на активность минерализации углерода, ведущей к его потерям из почвы. Показано, что этот эффект имеет разную длительность под разными древесными породами – один год под лиственницей и два года под сосной. Потери почвенного углерода за счет внесения азота сопоставимы с дополнительным приростом древесной биомассы, поэтому эти потери следует учитывать при планировании мероприятий по внесению азотных удобрений, и в расчетах экосистемного баланса углерода при любом дополнительном поступлении азота в лесные экосистемы.

Серия инкубационных экспериментов подтвердила, что увеличенная эмиссия CO_2 при внесении азотных удобрений в полевых условиях происходит из-за повышения активности гетеротрофных микроорганизмов, минерализующих углеродсодержащие соединения. Причем, максимальный эффект азота проявляется в органических горизонтах лесных почв (подстилках). Удивительно, эффект азота слабо зависел от концентрации вносимого азота.

Предположительно, иммобилизация азота микробной биомассой без ее роста ответственна за отсутствие влияния концентрации. Кроме того, постепенное 10-ти кратное добавление азота, имитирующее его хроническое (ежегодное) поступление с атмосферными осадками в Европе, также не привело к увеличению эффекта со временем. При первом же внесении скорость C-минерализации увеличивалась на 10–15 % и оставалась таковой при дальнейшем внесении азота.

Интересным представляется вопрос о смене направленности отклика экосистем на добавление азота. Лесные почвы Сибири (и России) имеют самые низкие поступления азота из атмосферы, поэтому и эффект внесения азота – положительный. Почвы в США и Европе загрязнены азотом, поэтому и эффект отрицательный. В настоящей работе обнаружены потери углерода, в Европе и США внесение азота приводят к его накоплению. Инкубационные эксперименты не выявили связь направленности отклика с концентрацией и регулярностью внесения азота. Похоже, что изменение направленности отклика почвенного углерода на внесение азота регулируется не столько свободноживущими микроорганизмами, как в наших инкубационных экспериментах, сколько их взаимодействием с ризосферой, которая в инкубационных экспериментах отсутствовала. Т.е. механизмы изменения отклика лежат не в плоскости почвенной микробиологии, но и в экологии ризосферы растения в целом. Поэтому нужно, в будущем, проводить полевые долгосрочные эксперименты с хроническим (ежегодным) внесением азота и с наблюдением за изменением распределения корней и микоризы.

По причине низких азотных депозиций и низкой активности азотфиксации интенсификация лесного хозяйства в России и неистощительное лесопользование возможны только при внесении минеральных азотных удобрений. Именно отсутствием практики удобрения лесных почв в России, в большой степени, объясняется тот факт, что вторичные леса, образовавшиеся на месте сплошных рубок 1950–1980 гг. прошлого века, являются низко-продуктивными (Лукина и др., 2015). Высокая эффективность применения азота требует анализа не только

прироста древесной биомассы, но и потерь почвенного органического вещества. Поскольку ранее исследования эффективности применения азотных удобрений в России не учитывали изменения углеродного статуса почв, нужны новые комплексные эксперименты по внесению азота в лесах. При их планировании необходимо учитывать дозы, формы азота, сроки и периодичность внесения. Современные статистические требования к полевым экспериментам высоки: требуется повторности и избежание псевдо-повторностей. Проводить такие эксперименты на больших площадях, на участках с разным породно-возрастным составом, в различных климатических поясах, в течение нескольких лет (или десятилетий) не по силам одной лаборатории или группе. Требуются усилия разных институтов, и наличие федеральной или министерской программы может решить эту проблему.

Поскольку внесенный азот сразу же потребляется микроорганизмами, а потом высвобождается по мере оборачиваемости (реминерализации) микробной биомассы, эффективность применения минеральных азотных удобрений сильно зависит от знаний почвенных микробных процессов, кинетики роста микроорганизмов. Участие лесных почвенных микробиологов в проектах по внесению азота обязательно.

ВЫВОДЫ

- 1) В трехлетнем (с 2010 по 2012 год) полевом эксперименте обнаружен положительный эффект внесения азота на эмиссию CO_2 из почв под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной. Показано, что не столько масштаб эффекта, сколько его длительность, зависит от древесной породы. Так под лиственницей он был значимым один год, а под сосной – два года.
- 2) Суммарные потери почвенного углерода за 2 года за счет внесения 50 кг N/га составили 600–650 кг под лиственницей и 1,8–2 т – под сосной. Потери почвенного углерода сопоставимы с дополнительным приростом древесной биомассы от внесения азота, сводя на нет положительный эффект от его внесения.
- 3) Увеличение потока CO_2 связано, в основном, с повышением активности гетеротрофных микроорганизмов, использующих дополнительный азот для повышения активности минерализации органического вещества.
- 4) С помощью метода сетчатых колец подтвержден эффект Гадгила (конкуренция между автотрофами и гетеротрофами) и показано его сильное влияние на эмиссию CO_2 из почв. Доказано, что эффект Гадгила зависит от древесной породы: гетеротрофный поток CO_2 превышал общую эмиссию CO_2 только под сосной, но не под лиственницей. Впервые показано, что уровень конкуренции между автотрофами (корнями и микоризой) и гетеротрофными микроорганизмами определяется в большей степени влиянием древесной породы, а не типом или механическим составом почв.
- 5) Серия инкубационных экспериментов показала, что добавление N, в большинстве случаев, увеличивает активность C-минерализации в подстилках под деревьями обеих древесных пород, т.е. потери углерода при внесении азота происходят за счет увеличения активности C-минерализации именно в подстилках.

- 6) Добавление N может вызвать ингибирование активности C-минерализации только в поздних стадиях инкубации, когда заканчивается свежее органическое вещество, что объясняется полимеризацией более старого сильно-гумифицированного органического вещества.
- 7) Отклик C-минерализации на внесение разных концентраций N нелинейный. Это объясняется сочетанием разнонаправленных процессов, стимулирующих или ингибирующих C-минерализацию. В целом, концентрация вносимого азота не влияла на активность минерализации C.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абашева, Н. Е. Биологические основы плодородия почв Бурятии / Н. Е. Абашева, М. Г. Меркушева, Л. Л. Убугунов, А. П. Батудаев, А. П., Убугунова, М. Р. Маладаева // Улан-Удэ: Изд. – во БГСХА им. В. Р. Филиппова. – 2009. – 242 с.
2. Аристовская, Т. В. Микробиология процессов почвообразования / Т. В. Аристовская. – Л.: Наука. – 1980. – С. 12 – 55.
3. Афанасова, Е. Н. Влияние различных древесных видов на микробные комплексы ризосферы и их биологическую активность / Е. Н. Афанасова, Н. Д. Сорокин // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2012. – №. 6. – С. 63 – 67.
4. Базилевич, Н. И. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных экосистемах / Н. И. Базилевич, А. А. Титлянова. – Новосибирск: СО РАН. – 2008. – 66 с.
5. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров; Редкол.: А. А. Баев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. – 2-е изд., исправл. – М.: Сов. Энциклопедия, 1986. – 864 с.
6. Благодатская, Е. В. Активность и биомасса почвенных микроорганизмов в изменяющихся условиях окружающей среды / Е. В. Благодатская, М. В. Семенов, А. В. Якушев. – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2016. – 243 с.
7. Благодатский, С. А. Вклад дыхания корней в эмиссию CO₂ из почвы / С. А. Благодатский, А. А. Ларионова, И. В. Евдокимов // Дыхание почвы. – Пущино: ОНТИ НЦБИ. – 1993. – С. 26 – 32.
8. Богашова, Л. Г. О воздействии чистых и смешанных насаждений на лесорастительные свойства почв / Л. Г. Богашова // Тр. Воронеж, гос. заповедника, вып. 8. – 1959. – С. 232 – 244.
9. Бузыкин, А. И. Возможности повышения продуктивности лесов / А. И. Бузыкин

- // Факторы продуктивности леса. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. – 1989. – С. 119 – 129.
10. Бузыкин А. И. Регулирование продуктивности лесов / А. И. Бузыкин // Лесоведение. – 1987. – № 2. – С. 3 – 10.
 11. Бузыкин, А. И. Реакция сосняков на изменение условий азотного питания / А. И. Бузыкин, С. Г. Прокушкин, Л. С. Пшеничникова // Лесоведение. – 1996. – №. 3. – С. 3 – 15.
 12. Бузыкин, А. И., Реакция сосновых древостоев разного возраста на внесение мочевины / А. И. Бузыкин, С. Г. Прокушкин, В. И. Щек, Н. Н. Дегерменджи // Продуктивность сосновых лесов. М.: Наука. – 1978. – С. 191 – 215.
 13. Бузыкин, А. И. Методические рекомендации по применению минеральных удобрений в лесах Сибири (на примере сосняков Приангарья) / А. И. Бузыкин, Л. С. Пшеничникова, С. Г. Прокушкин. – Красноярск: НТО лесн. Пром-сти и лесн. хоз-ва; ИЛИД им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. – 1983. – 29 с.
 14. Бурова, Л. Г. Экология грибов-макромицетов / Л. Г. Бурова. – М.: Наука. – 1986. – 222с.
 15. Ведрова, Э. Ф. Интенсивность продуцирования углекислого газа при разложении лесных подстилок / Э. Ф. Ведрова, Т. Н. Миндеева // Лесоведение. – 1998. – №. 1. – С. 30 – 41.
 16. Ведрова, Э. Ф. Биотрансформация лесной подстилки в экосистемах разных лесообразователей / Э. Ф. Ведрова, Т. В. Решетникова // Евразийский Союз Ученых (ЕСУ, 2014). – С. 143.
 17. Ведрова, Э. Ф. Баланс углерода в естественных и нарушенных южнотаёжных лесах Северной Сибири / Э. Ф. Ведрова, Л. С. Шугалей, В. Д. Стаканов // География и природные ресурсы. – 2002. – №4. – С. 92.
 18. Ведрова, Э. Ф. Влияние сосновых насаждений на свойства почвы / Э. Ф. Ведрова. – Новосибирск: Наука. – 1980. – 104 с.
 19. Ведрова, Э. Ф. Разложение органического вещества лесных подстилок / Э. Ф. Ведрова // Почвоведение. – 1997. – №. 2. – С. 216-223.

20. Ведрова, Э. Ф. Деструкционные процессы в углеродном цикле лесных экосистем Енисейского меридиана: автореф. дис... д-ра биол. наук: 03.00.16. / Ведрова Эстелла Федоровна. Красноярск, – 2005. – 60 с.
21. Виноградский, С. Н. Микробиология почвы: проблемы и методы / С. Н. Виноградский. – М.: Изд-во АН СССР. – 1952. – 897 с.
22. Волокитин, М. П. О взаимосвязях почв и растительности на территории национального природного парка «Чаваш Вармане» / М. П. Волокитин // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2007. – Т. 9. – №. 1. – С 38 – 46.
23. Глухова, Т. В. Влияние атмосферных осадков и пыли на питание болот / Т. В. Глухова // Экологическая химия. – 1995. – №. 4. – С. 282-287.
24. Добровольский, Г. В. Экологические функции почвы / Г. В. Добровольский, Е. Д. Никитин. – М.: Изд – во МГУ, 1986. – 136 с.
25. Евграфова, С. Ю. Гетеротрофные микроорганизмы в почвах искусственных лесных биогеоценозов южнотаежной подзоны Красноярского края : Автореф. дис...канд. биол. наук : 03.00.16 / Евграфова Светлана Юрьевна. - Красноярск. - 2001. - 18 с.
26. Евдокимов, И. В. Определение вклада дыхания корней растений в эмиссию CO₂ из почвы методом субстрат – индуцированного дыхания / И. В. Евдокимов, А. А. Ларионова, М. Шмитт, В. О. Лопес де Гереню, М. Бан // Почвоведение. – 2010. – №. 3. – С. 349 – 355.
27. Евдокимов, И. В. Имобилизация азота почвенными микроорганизмами в зависимости от доз его внесения / И. В. Евдокимов, С. Саха, С. А. Благодатский, В. Н. Кудеяров // Почвоведение. – 2005. – №. 5. – С. 581 – 589.
28. Егунова, М. Н., Особенности формирования мезофауны в 40 – летних лесных культурах на старопахотной серой почве / М. Н. Егунова, И. Н. Безкоровайная // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2015. – №. 6. – С. 3 – 8.
29. Задорожний, А. Н. Почвенные процессы продукции, потребления и эмиссии

- парниковых газов / А. Н. Задорожний, М. В. Семенов, А. К. Ходжаева, В. М. Семенов // *Агрохимия*. – 2010. – № 10. – С. 75 – 92.
30. Заиков, Г. Е. Кислотные дожди и окружающая среда / Г. Е. Заиков, С. А. Маслов, В. Л. Рубайло. – М.: Химия. – 1991. – 140 с.
31. Замолодчиков, Д. Г. Современные антропогенные модификации глобальных биогеохимических циклов / Д. Г. Замолодчиков // *Известия Самарского научного центра РАН*. – 2013. – №3. – С.23 – 32.
32. Звягинцев, Д. Г. Биология почв: Учебник / Д. Г. Звягинцев, И. П. Бабьева Г. М. Зенова. – 3-е изд., испр. и доп. – М.: Изд-во МГУ, 2005. – 445 е., илл.
33. Зонн С. В. Влияние леса на почвы / С. В. Зонн. – М.: Изд-во АН СССР. – 1954. – 160 с.
34. Иванов, В. П. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов / В. П. Иванов. – М.: Наука. – 1973. – 295 с.
35. Исидоров В. А. Экологическая химия / В. А. Исидоров. – СПб.: Химиздат. – 2001. – 303 с.
36. Карпачевский, Л. О. Почва в современном мире / Л. О. Карпачевский, Т. А. Зубкова, Н. О. Ковалева, И. В. Ковалев, Ю. Н. Ашинов. – Майкоп: ОАО «Полиграф-ЮГ». – 2008. – 164 с.
37. Кауричев, И. С. Влияние идей А.А. Роде на формирование гипотез о генезисе подзолистых почв таежной зоны / И. С. Кауричев, И. М. Яшин // *Почвоведение*. – 1996. – № 5. – с. 552 – 56.
38. Ковалев, И. В. Биохимия лигнина в почвах: диссертация ... д-ра с.-х. наук: 03.02.13 / Ковалев Иван Васильевич. – Москва, 2016. – 447 с.
39. Ковалева, Н. М. Влияние азотного удобрения на формирование нижних ярусов в сосняках красноярской лесостепи / Н. М. Ковалева, Р. С. Собачкин // *Лесоведение*. – 2016. – № 1. – С. 25 – 33.
40. Ковда, В. А. Биогеохимия почвенного покрова / В. А. Ковда. – М.: Наука. – 1985. – С. 263.
41. Комаров, А. С. Биогеохимический цикл углерода в лесных экосистемах центра

- Европейской России и его техногенные изменения / А. С. Комаров, И. В. Припутина, А. В. Михайлов, О. Г. Чертов // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. М.: Наука. – 2006. – С. 362 – 377.
42. Котева, Ж. В. Изучение влияния азотных удобрений и других факторов на потенциальную активность азотфиксации и денитрификации в серой лесной почве / Ж. В. Котева, В. Н. Кудеяров, Т. Н. Мякшина // Агрохимия. – 1992. – № 6. – С. 3 – 12.
43. Кромка М. Восстановление закиси азота микробной биомассой в почвах / М. Кромка, А. Л. Степанов, М. М. Умаров // Почвоведение. – 1991. – № 8. – С. 121 – 126.
44. Кудеяров, В. Н. Азотно-углеродный баланс в почве / В. Н. Кудеяров // Почвоведение. – 1999а. – №1. – с. 73 – 82.
45. Кудеяров, В. Н. Азотный цикл и продуцирование закиси азота / В. Н. Кудеяров // Почвоведение. – 1999б. – Т. 8. – С. 988 – 998.
46. Кудеяров, В. Н. Дыхание почв России: анализ базы данных, многолетний мониторинг, общие оценки / И. Н. Курганова, В. Н. Кудеяров // Почвоведение. – 2005. – №. 9. – С. 1112 – 1121.
47. Кузяков, Я. В. Изотопно-индикаторные исследования транслокации углерода растениями из атмосферы в почву (обзор литературы) / Я. В. Кузяков // Почвоведение. – 2001. – №. 1. – С. 36 – 51.
48. Кузяков, Я. В. Вклад ризомикробного и корневого дыхания в эмиссию CO₂ из почвы (обзор) / Я. В. Кузяков, А. А. Ларионова // Почвоведение. – 2006. – №. 7. – С. 842 – 854.
49. Кураков, А. В. Роль грибов в глобальном круговороте азота / А. В. Кураков // Микология сегодня: в 2-х т. / ред. Ю. Т. Дьяков, А. Ю. Сергеев. М.: Национальная академия микологии. – 2011. – Т. 2. – С. 58–88.
50. Кураков, А. В. Роль грибов в цикле азота в экосистемах вторичной сукцессии / А. В. Кураков // Биоразнообразиие и экология грибов и грибоподобных

- организмов северной Евразии. – Екатеринбург, – 2015. – С. 129-133.
51. Курганова, И. Н. Оценка потоков диоксида углерода из почв таежной зоны России / И. Н. Курганова, В. Н. Кудеяров // Почвоведение. – 1998. – №. 9. – С. 1058-1070.
52. Курганова, И. Н. Экосистемы России и глобальный бюджет углерода / И. Н. Курганова, В. Н. Кудеяров // Наука в России. – 2012. – №. 5. – С. 25 – 32.
53. Ларионова, А. А. Дыхание корней и его вклад в эмиссию CO₂ из почвы / А. А. Ларионова, И. В. Евдокимов, И. Н. Курганова, Д. В. Сапронов, Л. Г. Кузнецова, В. О. Лопес де Гереню // Почвоведение. – 2003. – №. 2. – С. 183 – 194.
54. Ларионова, А. А. Влияние азота на минерализацию и гумификацию лесных опавов в модельном эксперименте / А. А. Ларионова, А. К. Квиткина С. С. Быховец, В. О. Лопес де Гереню, Ю. Г. Колягин В. В. Колганов // Лесоведении. – 2017. – № 2.
55. Ленгелер, Й. Современная микробиология: Прокариоты: В 2-х т. // Пер. с англ./под. ред. Й. Ленгелера, Г. Древса, Г. Шлегеля. М.: Мир. – 2005.
56. Лесная энциклопедия: В 2-х т./ Гл.ред. Воробьев Г. И.; Ред.кол.: Анучин Н. А., Атрохин В. Г., Виноградов В. Н. и др. – М.: Сов. энциклопедия, 1985. – 563 с.
57. Лир, Х. Физиология древесных растений / Х. Лир, Г. Польетер, Г. И. Фидлер. – М., – 1974. – 424 с.
58. Лопес де Гереню, В. О. Методы количественной оценки потоков диоксида углерода из почв / В. О. Лопес де Гереню, И. Н. Курганова, Д. Г. Замолодчиков, В. Н. Кудеяров. – М.: Россельхозакадемия – ГНУ ВНИПТИОУ. – 2005 г. – 521 с.
59. Лукина, Н. В. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами / Н. В. Лукина, А. С. Исаев, А. М. Крышень, А. А. Онучин, А. А. Сирин, Ю. Н. Гагарин, С. А. Барталев // Лесоведение. – 2015. – № 4. – С. 243 – 254.
60. Макаров, Б. Н. Газовый режим почв / Б.Н. Макаров. – М.: Агропромиздат,

1988. – 104 с.

61. Матвиенко, А. И. Биологические источники почвенного CO₂ под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной / А. И. Матвиенко, М. И. Макаров, О. В. Меняйло // Экология. – 2014. – № 3. – С. 182 – 188.
62. Меняйло, О. В., Влияние азота на окисление метана почвами под разными древесными породами / О. В. Меняйло, А. Л. Степанов, М. И. Макаров, Р. Конрад // Доклады Академии наук. – 2012. – Т. 447. – № 1. С. 103 – 105. [Doklady Biological Sciences. 2012. V. 447. P.335 – 337].
63. Меняйло, О. В. Влияние древесных пород на биомассу денитрифицирующих бактерий в серой лесной почве / О. В. Меняйло // Почвоведение. – 2007. – № 3. – С. 331 – 337.
64. Меняйло, О. В. Влияние древесных пород Сибири на образование и потребление N₂O / О. В. Меняйло // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2006. – №. 5. – С. 606 – 612.
65. Меняйло, О. В. Влияние древесных пород Сибири на скорость минерализации почвенного органического вещества / О. В. Меняйло // Почвоведение. – 2009. – №. 10. – С. 1241 – 1247.
66. Меняйло, О. В. Влияние лесовосстановления на минерализацию органического вещества в почве / О. В. Меняйло // Экология. – 2008. – №1. – с. 23 – 27.
67. Меняйло, О. В. Потенциальная активность денитрификации и скорость минерализации органических соединений в почвах северной тайги Приенисейской Сибири / О. В. Меняйло, Ю. Н. Краснощеков // Почвоведение. – 2001. – № 4. С. 469 – 477.
68. Меняйло О. В. Матвиенко А. И. Влияние экстремальной засухи на подземный транспорт углерода под разными древесными породами Математическое моделирование в экологии / Материалы Четвертой Национальной научной конференции с международным участием, – Пушкино, ИФХиБПП РАН. – 2015. – 208 с.

69. Меняйло, О. В. Положительный отклик минерализации углерода на внесение азота в лесных почвах Сибири / О. В. Меняйло, А. И. Матвиенко, М. И. Макаров, Ш.-К. Ченг // Доклады Академии Наук. – 2014. – Т. 456. – № 1. – С. 117–120.
70. Меняйло, О. В. Определение потока CO₂ из почв: роль глубины колец / О. В. Меняйло, А. И. Матвиенко, М. И. Макаров, А. Л. Степанов // Экология. – 2015. – № 2. – С. 120–124.
71. Меняйло, О. В. Влияние солей на соотношение конечных продуктов денитрификации в почвах / О. В. Меняйло, А. Л. Степанов, М. М. Умаров // Почвоведение. – 1998. – № 3. – С. 316.
72. Меняйло, О. В. Превращение закиси азота денитрифицирующими микроорганизмами в солончаках / О. В. Меняйло, А. Л. Степанов, М. М. Умаров // Почвоведение. 1997. – № 2. – С. 213.
73. Морозов, Г. Ф. Учение о лесе. Под ред. В. Г. Нестерова. 7-е изд. / Г. Ф. Морозов. – М. – Л.: Гослесбумиздат. – 1949. – 455 с.
74. Овсянников, Ю. А. Теоретические основы эколого-биосферного земледелия / Ю. А. Овсянников. – Екатеринбург: Изд-во Урал ун-та, 2000. – 264 с.
75. Паавилайнен, Э. Применение минеральных удобрений в лесу / Э. Паавилайнен; пер. с финского Л. В. Блюдника. – М.: Лесная пром-сть, 1983. – 96 с.
76. Паников, Н. С. Кинетические методы определения биомассы и активности различных групп почвенных микроорганизмов / Н. С. Паников, М. В. Палеева, С. Н. Дедыш, А. Г. Дорофеев // Почвоведение. – 1991. – № 8. – С. 109–120.
77. Пахненко, О. А. Образование и восстановление закиси азота почвенными микроскопическими грибами / О. А. Пахненко, А. В. Кураков, Н. В. Костина, М. М. Умаров // Почвоведение. – 1999. – № 2. – С. 235–240.
78. Попова, Э. П. Формирование и биологическая активность подстилок под одновозрастными культурами основных лесобразующих пород Сибири / Э. П. Попова, Л. С. Шугалей // Лесоведение. – 2000. – № 6. С. 26–32.

79. Прокушкин С. Г. Микориза сеянцев сосны и влияние азотных удобрений на ее развитие // Изучение природы лесов Сибири: Материалы III конф. молодых ученых. Март, 1971 г. – Красноярск : ИЛиД СО АН СССР, 1972. – С. 126 – 133.
80. Разгулин, С. М. минерализация азота в почвах бореальных лесов / С. М. Разгулин // Лесоведение. – 2008. – № 4. – С. 57 – 62.
81. Разгулин, С. М. Минерализация азота в почве высокопродуктивного березняка южной тайги / С. М. Разгулин // Лесоведение. – 2012. – № 1. – С. 65 – 71.
82. Разгулин, С. М. Минерализация соединений азота в почве низкопродуктивного березняка южной тайги / С. М. Разгулин // Лесоведение. – 2014. – №. 2. – С. 46 – 51.
83. Решетникова, Т. В. Лесные подстилки как депо биогенных элементов / Т. В. Решетникова // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2011. – №. 12. – С. 74 – 81.
84. Решетникова Т. В. Формирование органического вещества почвы в культурах основных лесобразующих пород Сибири : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Татьяна Валерьевна Решетникова. – Красноярск, 2015. – 197 с.
85. Решетникова, Т. В. Биотрансформация лесной подстилки в экосистемах разных лесобразователей Т. В. Решетникова, Э. Ф. Ведрова // ж. Евразийский совет ученых (Ежемесячный научный журнал), № 4 (Часть 3). – 2014. – С. 143 – 149.
86. Рожков, В. А. Повышение плодородия почв в опытах с минеральными удобрениями в сосняках Унженской низменности / В. А. Рожков, И. И. Степаненко, О. В. Кормилицина // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2005. – №. 5. 38 – 48.
87. Сапронов, Д. В. Разделение корневого и микробного дыхания: сравнение трёх методов / Д. В. Сапронов, Я. В. Кузяков // Почвоведение. – 2007. – № 7. – С. 862 – 872.
88. Семенов, В. М. Почвенное органическое вещество В. М. Семенов, Б. М.

- Когут. – М.: ГЕОС, – 2015. – 233 с.
89. Семенов, В. П. Производство аммиака / Под ред. В. П. Семенова / В. М. Семенов, Г. Ф. Киселев, А. А. Орлов: Химия. – 1985. – 365 с.
90. Сморкалов И. А. Методические проблемы разделения потоков углекислого газа из почвы в полевых условиях: определение вклада дыхания корней // Экология: традиции и инновации: Матер. конф. молодых ученых, Екатеринбург 9 – 13 апреля 2012 г. Екатеринбург. – 2012. – С. 129 – 133.
91. Сморкалов, И. А. Механизм стабильности эмиссии CO₂ из лесной подстилки в условиях промышленного загрязнения / И. А. Сморкалов, Е. Л. Воробейчик // Лесоведение. – 2016. – №. 1. – С. 34 – 43.
92. Стадницкий, Г. В. Экология: Учебное пособие для вузов – 2-е изд. / Г. В. Стадницкий, А. И. Родионов. – СПб.: Химия. 1996. – 240 с.
93. Степаненко И. И. Интенсификация целевого выращивания сосновых насаждений в южно-таежном лесном районе таежной зоны Европейской части России : авторефер. дис. ... д-ра с.-х. наук : 06.03.02. / Степаненко Ирина Ивановна. – Архангельск, 2010. – 42 с.
94. Степанов, А. Л. Микробная трансформация парниковых газов в почвах / А. Л. Степанов. – М.: ГЕОС, 2011. – 192 с.
95. Сукачев, В. Н. Основные понятия биоценологии / В. Н. Сукачев // Основы лесной биогеоценологии. – Москва: Наука, 1964. – С. 5 – 49.
96. Сэги И. Методы почвенной микробиологии / Пер. с венг. И. Ф. Куренного; Под ред. и с предисл. Г. С. Муромцева / И. Сэги. – М.: Колос. – 1983. – 296 стр.
97. Третьякова В. А. Дифференциация деревьев и рост культур основных лесообразующих пород Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 06.03.03. / Третьякова Виктория Андреевна. – Красноярск, 2006. – 20 с.
98. Трефилова О. В. Интенсивность гетеротрофного дыхания в сосняках средней тайги: сравнительный анализ методов оценки // Хвойные бореальной зоны, XXIV. – 2007. – № 4 – 5.

99. Трофимов, С. Я. О динамике органического вещества в почвах / С. Я. Трофимов // Почвоведение. – 1997. – №. 9. – С. 1081 – 1086.
100. Умаров, М. М. Микробиологическая трансформация азота в почве / М. М. Умаров, А.В. Кураков, А.Л. Степанов. – М.: ГЕОС. – 2007. – 138 с.
101. Федорец, Н. Г. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах / Н. Г. Федорец, О. Н. Бахмет. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. – 2003. – 240 с.
102. Хакимов, Ф. И. Изменение свойств серых лесных почв под насаждениями лиственницы / Ф. И. Хакимов, М. П. Волокитин, Н. П. Сыроижко // Почвоведение. – 2005. – №. 6. – С. 653 – 663.
103. Харук, В. И. Проникновение вечнозеленых хвойных в зону доминирования лиственницы и климатические тренды / В. И. Харук, М. Л. Двинская, К. Дж. Рэнсон, С. Т. Им // Экология. – 2005. – № 3. – С.186 – 192.
104. Цветков, П. А. Основы лесной экологии / П. А. Цветков. – Красноярск: СибГТУ, 2000. – 156 с.
105. Цельникер, Ю. Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоя / Ю. Л. Цельникер // Лесоведение. – 2005. – № 6. – С. 11 – 18.
106. Чумаченко, С. И. Влияние классов роста и размеров крон деревьев на строение древесины сосны с внесением минеральных удобрений / С. И. Чумаченко, И. И. Степаненко // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2007. – №. 6. – С. 7 – 12.
107. Шапченкова, О. А. Влияние азотных удобрений на свойства подстилки и живой напочвенный покров в сосновых насаждениях красноярской лесостепи / О. А. Шапченкова, Н. М. Ковалева, В. В. Иванов, Р. С. Собачкин, Д. С. Собачкин, А. Е. Петренко // Лесоведение. – 2015. – №. 1. – С. 44 – 51.
108. Шильцова, Г. В. Роль сосновых биогеоценозов заповедника «Кивач» в формировании кислотности и состава природных вод / Г. В. Шильцова // Природа государственного заповедника «Кивач». Тр. гос. заповедника «Кивач». – 2006. – №. 10. – С. 173 – 184.

109. Шугалей, Л. С. Влияние лесных культур на свойства плантажированной почвы / Л. С. Шугалей // Почвоведение. – 2002. – №. 3. – С. 345 – 354.
110. Шугалей Л. С., Ведрова Э.Ф. Многолетний эксперимент по взаимодействию основных лесобразующих пород с агросерой почвой: история создания и первые результаты // Творческое наследие профессора Н. В. Орловского, его использование и развитие: материалы науч. чтений, посвящ. 115-летию со дня рождения Н. В. Орловского (Абакан, 19-20 февр. 2014 г.). - Абакан, 2014. - С. 95-101.
111. Шугалей, Л. С. Моделирование развития искусственных лесных биогеоценозов / Л. С. Шугалей, М. Г. Семечкина, Г. И. Яшихин, В. К. Дмитриенко. – Новосибирск: Наука. – 1984. – 152 с.
112. Шумаков, В. С. Применение минеральных удобрений в лесах СССР / В. С. Шумаков // Лесное хозяйство. – 1975. – № 10. – С. 37 – 40.
113. Щавровский, В. А. Динамика радиальных приростов у деревьев сосны под влиянием различных видов и доз удобрений / В. А. Щавровский, В. Н. Луганский, С. В. Залесов // Леса Урала и хозяйство в них. – 1995. – №. 18. – С. 89 – 98.
114. Aber, J. Nitrogen Saturation in Temperate Forest Ecosystems / J. Aber, W. McDowell, K. Nadelhoffer, A. Magill, G. Berntson, M. Kamakea, S. McNulty, W. Currie, L. Rustad, I. Fernandez // BioScience. – 1998. – V. 48. – №. 11. – P. 921-934.
115. Alexander, M. Mineralization and immobilization of nitrogen // Introduction to soil microbiology, 2nd edn. Wiley / M. Alexander, New York. – 1977. – P. 136 – 247.
116. Anand, R. Biological Nitrogen Fixation. Handbook of Soil Sciences: Properties and Processes, Second Edition // Chapter: 27.2 Nitrogen Transformations: Nitrogen Mineralization-Immobilization Turnover / R. Anand, J. C. Germon, P. M. Groffman, J. M. Norton, L. Philippot, J. I. Prosser, J. P. Schimel. – CRC Press, – 2012. – P.8 – 18.

117. Angers D. A., Caron J. Plant-induced soil changes: processes and feedbacks / D. A. Angers, J. Caron // Springer Netherlands. – 1998. – P. 55 – 72.
118. Augusto. L. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility / L. Augusto, J. Ranger, D. Binkley, A. Rothe // Annals of Forest Science. – 2002. – V. 59. – №. 3. – P. 233 – 253.
119. Beer, C. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate / C. Beer, M. Reichstein, E. Tomelleri, P. Ciais, M. Jung, N. Carvalhais, C. Rödenbeck, M. A. Arain, D. Baldocchi, G. B. Bonan, A. Bondeau, A. Cescatti, G. Lasslop, A. Lindroth, M. Lomas, S. Luysaert, H. Margolis, K. W. Oleson, O. Roupsard, E. Veenendaal, N. Viovy, C. Williams, F. I. Woodward, D. Papale // Science. – 2010. – V. 329. – №. 5993. – P. 834 – 838.
120. Bengtsson, G. Gross nitrogen mineralization-, immobilization-, and nitrification rates as a function of soil C/N ratio and microbial activity / G. Bengtsson, P. Bengtson, K. F. Månsson // Soil Biology and Biochemistry. – 2003. – V. 35. – №. 1. – P. 143 – 154.
121. Berg, B. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems / B. Berg, E. Matzner // Environmental Reviews. – 1997. – V. 5. – №. 1. – P. 1 – 25.
122. Bhupinderpal-Singh, N. A. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year / N. A. Bhupinderpal-Singh, M. Ottosson-Löfvenius, M. N. Högberg, P.-E. Mellander, P. Högberg // Plant, Cell and Environment. – 2003. – V. 26. – P. 1287-1296.
123. Binkley, D. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions / D. Binkley, C. Giardina // Biogeochemistry. – 1998. – V. 42. – №. 1 – 2. – P. 89 – 106.
124. Binkley D. The Influence of Tree Species on Forest Soils: Processes and Patterns / D. Binkley // Proceedings of the trees and soil workshop. – 1995. – V. 7. – P. 994.

125. Binkley, D. Gaining insights on the effects of tree species on soils // Tree species effects on soils: Implications for global change / D. Binkley., O. Menyalo // Springer Netherlands. – 2005. – P. 1 – 16.
126. Binkley, D. Fifty-year biogeochemical effects of green ash, white pine, and Norway spruce in a replicated experiment / D. Binkley., D. Valentine // Forest Ecology and Management. – 1991. – V. 40. – №. 1. – P. 13 – 25.
127. Bobbink, R. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis / R. Bobbink, K. Hicks, J. Galloway, T. Spranger, R. Alkemade, M. Ashmore, M. Bustamante, S. Cinderby, E. Davidson, F. Dentener, B. Emmett, J-W. Erisman, M. Fenn, F. Gilliam, A. Nordin, L. Pardo, W. De Vries // Ecological application. – 2010. – V. 20. – №. 1. – P. 30 – 59.
128. Boone, R. D. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration / R. D. Boone, K. J. Nadelhoffer, J. D. Canary, J. P. Kaye // Nature. – 1998. – V. 396. – №. 6711. – P. 570 – 572.
129. Bottomley, P. J. Biological N inputs / P. J. Bottomley, D. D. Myrold // Soil microbiology, ecology and biochemistry. – 2014. – V. 3. – P. 365 – 388.
130. Bowden, R. D. Contributions of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest / R. D. Bowden, K. J. Nadelhoffer, R. D. Boone, J. M. Melillo, J. B. Garrison // Canadian Journal of Forest Research. – 1993. – V. 23. – №. 7. – P. 1402 – 1407.
131. Bremer, C. Impact of plant functional group, plant species, and sampling time on the composition of *nirK*-Type denitrifier communities in soil / C. Bremer, G. Braker, D. Matthies, A. Reuter, C. Engels, R. Conrad // Applied and Environmental Microbiology. – 2007. – V. 73. – №. 21. – P. 6876 – 6884.
132. Brumme R. Mechanisms of carbon and nutrient release and retention in beech forest gaps / R. Brumme // Plant and Soil. – 1995. – V. 168. – №. 1. – P. 593 – 600.
133. Butterbach-Bahl, K. Fluxes of NO and N₂O from temperate forest soils: impact of forest type, N deposition and of liming on the NO and N₂O emissions / K.

- Butterbach-Bahl, R. Gasche, L. Breuer, H. Papen // *Nutrient Cycling in Agroecosystems*. – 1997. – V. 48. – №. 1 – 2. – P. 79 – 90.
134. Carney, K. M. The influence of tropical plant diversity and composition on soil microbial communities / K. M. Carney, P. A. Matson // *Microbial Ecology*. – 2006. – V. 52. – №. 2. – P. 226 – 238.
135. Carreiro, M. M. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition / M. M. Carreiro, R. L. Sinsabaugh, D. A. Repert, D. F. Parkhurst // *Ecology*. – 2000. – V. 81. – №. 9. – P. 2359 – 2365.
136. Chapin III, F.S. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2nd edition. / F.S. Chapin III, P.A. Matson, P.M. Vitousek // Springer, New York. – 2011.
137. Chalot, M. Physiology of organic nitrogen acquisition by ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas / M. Chalot, A. Brun // *FEMS Microbiology Reviews*. – 1998. – V. 22. – №. 1. – P. 21– 44.
138. Churchland, C. Specificity of plant-microbe interactions in the tree mycorrhizosphere biome and consequences for soil C cycling / C. Churchland, S. J. Grayston // *Frontiers in microbiology*. – 2014. – V. 5. – P. 222-241.
139. Clemmensen, K. E. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest / K. E. Clemmensen, A. Bahr, O. Ovaskainen, A. Dahlberg, A. Ekblad, H. Wallander, J. Stenlid, R. D. Finlay, D. A. Wardle, B. D. Lindahl // *Science*. – 2013. – V. 339. – №. 6127. – P. 1615 – 1618.
140. Cleveland, C. C. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems / C. C. Cleveland, A. R. Townsend, D. S. Schimel, H. Fisher, R. W. Howarth, L. O. Hedin, S. S. Perakis, E. F. Latty, J. C. Von Fischer, A. Elseroad, M. F. Wasson // *Global biogeochemical cycles*. – 1999. – V. 13. – №. 2. – P. 623 – 645.
141. Cornell, S. Atmospheric nitrogen deposition: revisiting the question of the invisible organic fraction / S. Cornell // *Procedia Environmental Sciences*. – 2011. – V. 6. – P. 96-103.

142. Cornwell, W. K. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide / W. K. Cornwell, J. H. C. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Dorrepaal, V. T. Eviner, O. Godoy, S. E. Hobbie, B. Hoorens, H. Kurokawa, N. Pe´rez-Harguindeguy, H. M. Quested, L. S. Santiago, D. A. Wardle, Ian J. Wright, R. Aerts, S. D. Allison, P. van Bodegom, V. Brovkin, A. Chatain, T. V. Callaghan, S. Di´az, E. Garnier, D. E. Gurvich, E. Kazakou, J. A. Klein, J. Read, P. B. Reich, N. A. Soudzilovskaia, M. V. Vaieretti, M. Westoby // *Ecology letters*. – 2008. – V. 11. – №. 10. – P. 1065 – 1071.
143. Craine, J. M. Widespread coupling between the rate and temperature sensitivity of organic matter decay / J. M. Craine, N. Fierer, K. K. McLauchlan // *Nature Geoscience*. – 2010. – V. 3. – №. 12. – P. 854 – 857.
144. Craine, J. M. Reduction of the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition with sustained temperature increase / J. M. Craine, N. Fierer, K. K. McLauchlan, A. J. Elmore // *Biogeochemistry*. – 2013. – V. 113. – №. 1 – 3. – P. 359 – 368.
145. Craine, J. M., Soil moisture controls on temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition for a mesic grassland / J. M. Craine, T. M. Gelderman // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2011. – V. 43. – №. 2. – P. 455 – 457.
146. Davidson, E. A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change / E. A. Davidson, I. A. Janssens // *Nature*. – 2006. – V. 440. – №. 7081. – P. 165 – 173.
147. Deckmyn, G. Simulating ectomycorrhizal fungi and their role in carbon and nitrogen cycling in forest ecosystems / G. Deckmyn, A. Meyer, M. M. Smits, A. Ekblad, A. Grebenc, A. Komarov, H. Kraigher // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2014. – V. 44. – №. 6. – P. 535 – 553.
148. Dentener, F. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: A multimodel evaluation / F. Dentener, J. Drevet, J. F. Lamarque, I. Bey, B. Eickhout, A. M. Fiore, D. Hauglustaine, L. W. Horowitz, M. Krol, U. C. Kulshrestha, M. Lawrence, C. Galy-Lacaux, S. Rast, D. Shindell, D. Stevenson, T.

- Van Noije, C. Atherton, N. Bell, D. Bergman, T. Butler, J. Cofala, B. Collins, R. Doherty, K. Ellingsen, J. Galloway, M. Gauss, V. Montanaro, J. F. Muller, G. Pitari, J. Rodriguez, M. Sanderson, F. Solmon, S. Strahan, M. Schultz, K. Sudo, S. Szopa, and O. Wild // *Global biogeochemical cycles*. – 2006. – V. 20. – №. 4.
149. Dijkstra, F. A. Nitrogen deposition and plant species interact to influence soil carbon stabilization / F. A. Dijkstra, S. E. Hobbie, J. M. Knops, P. B. Reich // *Ecology Letters*. – 2004. – V.7. – №. 12. – P. 1192 – 1198.
150. Dixon, R. Carbon pools and flux of global forest ecosystems / R. Dixon, S. Brown, R. E. A. Houghton, A. M. Solomon, M. C. Trexler, J. Wisniewski // *Science*. – 1994. – V. 263. – №. 5144. – P. 185 – 190.
151. Doughty, C. E. Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia / C. E. Doughty, D. B. Metcalfe, C. A. J. Girardin, F. F. 'n Ame'zquita, D. Galiano Cabrera, W. H. Huasco, J. E. Silva-Espejo, A. Araujo-Murakami, M. C. da Costa, W. Rocha, T. R. Feldpausch, A. L. M. Mendoza, A. C. L. da Costa, P. Meir, O. L. Phillips, Y. Malhi // *Nature*. – 2015. – V. 519. – №. 7541. – P. 78 – 82.
152. Edwards, N. T. Carbon cycling in a mixed deciduous forest floor / N. T. Edwards., W. F. Harris // *Ecology*. – 1977. – P. 431 – 437.
153. Epron, D. Separating autotrophic and heterotrophic components of soil respiration: lessons learned from trenching and related root exclusion experiments / D. Epron // *Soil carbon dynamics – an integrated methodology*. Cambridge University Press, Cambridge. – 2009. – P. 157 – 168.
154. Epron, D. Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest / D. Epron, V. Le Dantec, E. Dufrene, A. Granier // *Tree Physiology*. – 2001. – V. 21. – №. 2-3. – P. 145-152.
155. Ewel, K. C. Soil CO₂ evolution in Florida slash pine plantations. II. Importance of root respiration / K. C. Ewel, Jr W. P. Cropper., H. L. Gholz // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1987. – V. 17. – №. 4. – P. 330 – 333.
156. Fenn, M. E. Nitrogen excess in North American ecosystems: predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies / M. E. Fenn, M. A. Poth, J. D.

- Aber, J. S. Baron, B. T. Bormann, D. W. Johnson, A. D. Lemly, S. G. McNulty, D. F. Ryan, R. Stottlemyer // *Ecological Applications*. – 1998. – V. 8. – №. 3. – P. 706 – 733.
157. Fields, S. Global nitrogen: cycling out of control / S. Fields // *Environmental Health Perspectives*. – 2004. – T. 10. – C. 556 – 563.
158. Finzi, A. C. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen / A. C. Finzi, N. van Breemen, C. D. Canham // *Ecological Applications*. – 1998b. – V.8. – №.2. – P.440 – 446.
159. Finzi, A. C. Canopy tree soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations / A. C. Finzi, N. van Breemen, C. D. Canham // *Ecological Applications*. – 1998a. – V.8. – №.2. – P.447 – 454.
160. Fleischer, K. The contribution of nitrogen deposition to the photosynthetic capacity of forests / K. Fleischer, K. T. Rebel, M. K. van der Molen, J. W. Erisman, M. J. Wassen, E. E. van Loon, L. Montagnani, C. M. Gough, M. Herbst, I. A. Janssens, D. Gianelle, A. J. Dolman // *Global Biogeochemical Cycles*. – 2013. – V. 27. – №. 1. – P. 187 – 199.
161. Fog, K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter / K. Fog // *Biological Reviews*. – 1988. – V. 63. – №. 3. – P. 433 – 462.
162. Frey, S. D. Chronic nitrogen additions suppress decomposition and sequester soil carbon in temperate forests / S. D. Frey, S. Ollinger, K. Nadelhoffer, R. Bowden, E. Brzostek, A. Burton, B. A. Caldwell, S. Crow, C. L. Goodale, A. S. Grandy, A. Finzi, M. G. Kramer, K. Lajtha, J. LeMoine, M. Martin, W. H. McDowell, R. Minocha, J. J. Sadowsky, P. H. Templer, K. Wickings // *Biogeochemistry*. – 2014. – V. 121. – №. 2. – P. 305 – 316.
163. Gadgil, R. L. Mycorrhiza and litter decomposition / R. L. Gadgil, P. D. Gadgil // *Nature*. – 1971. – V. 233. – P. 133.
164. Gadgil, R. L. Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus radiata* / R. L. Gadgil, P. D. Gadgil // *New Zealand J. For. Sci.* – 1975. – V. 5. – P. 33 – 41.

165. Galloway, J. N. Nitrogen cycles: past, present, and future / J. N. Galloway, F. J. Dentener, D. G. Capone, E. W. Boyer, R. W. Howarth, S. P. Seitzinger, G. P. Asner, C. C. Cleveland, P. A. Green, E. A. Holland, D. M. Karl, A. F. Michaels, J. H. Porter, A. R. Townsend, C. J. Vöosmarty // *Biogeochemistry*. – 2004. – V. 70. – №. 2. – P. 153-226.
166. Granhall U., Lindberg T. Nitrogen input through biological nitrogen fixation / U. Granhall, Lindberg T. // *Ecological Bulletins*. – 1980. – P. 333 – 340.
167. Grayston S. J., Prescott C. E. Microbial communities in forest floors under four tree species in coastal British Columbia / S. J. Grayston, C. E. Prescott // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2005. – V. 37. – №. 6. – P. 1157 – 1167.
168. Hackl, E. Comparison of diversities and compositions of bacterial populations inhabiting natural forest soils / E. Hackl, S. Zechmeister-Boltenstern, L. Bodrossy, A. Sessitsch // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2004. – V. 70. – №. 9. – P. 5057 – 5065.
169. Hagen-Thorn, A. The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land / A. Hagen-Thorn, I. Callesen, K. Armolaitis, B. Nihlgård // *Forest Ecology and Management*. – 2004. – V. 195. – №. 3. – P. 373 – 384.
170. Hanson, P. J. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations / P. J. Hanson, N.T. Edwards, C. T. Garten, J. A. Andrews // *Biogeochemistry*. – 2000. – V. 48. – №. 1. – P. 115 – 146.
171. Hansson, K. Fine root production and turnover of tree and understory vegetation in Scots pine, silver birch and Norway spruce stands in SW Sweden / K. Hansson, H. S. Helmisaari, S. P. Sah, H. Lange // *Forest Ecology and Management*. – 2013. – V. 309. – P. 58 – 65.
172. Hansson, K. Differences in soil properties in adjacent stands of Scots pine, Norway spruce and silver birch in SW Sweden / K. Hansson, B. A. Olsson, M. Olsson, U. Johansson, D.B. Kleja // *Forest Ecology and Management*. – 2011. – V. 262. – №. 3. – P. 522 – 530.

173. Hartley, I. P. Substrate quality and the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition / I. P. Hartley, P. Ineson // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2008. – V. 40. – №. 7. – P. 1567 – 1574.
174. Hasibeder, R. Summer drought alters carbon allocation to roots and root respiration in mountain grassland / R. Hasibeder, L. Fuchslueger, A. Richter, M. Bahn // *New Phytologist*. – 2015. – V. 205. – №. 3. – P. 1117 – 1127.
175. Hawkes, C. V. Root interactions with soil microbial communities and processes / C. V. Hawkes, K. M. DeAngelis, M. K. Firestone // *The Rhizosphere, an Ecological Perspective*. – 2007. – P. 1 – 29.
176. Hedwall, P. O. Does background nitrogen deposition affect the response of boreal vegetation to fertilization? / P. O. Hedwall, A. Nordin, J. Strengbom, J. Brunet, B. Olsson // *Oecologia*. – 2013. – V. 173. – №. 2. – P. 615 – 624.
177. Heinemeyer, A. Soil respiration: implications of the plant-soil continuum and respiration chamber collar-insertion depth on measurement and modelling of soil CO₂ efflux rates in three ecosystems / A. Heinemeyer, C. Di Bene, A. R. Lloyd, D. Tortorella, R. Baxter, B. Huntley, A. Gelsomino, P. Ineson // *European journal of soil science*. – 2011. – V. 62. – №. 1. – P. 82-94.
178. Heinemeyer, A. Forest soil CO₂ flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas / A. Heinemeyer, I. P. Hartley, S. P. Evans, J. A. Carreira de la Fuente, P. Ineson // *Global Change Biology*. – 2007. – V. 13. – №. 8. – P. 1786 – 1797.
179. Heinemeyer, A. Exploring the “overflow tap” theory: linking forest soil CO₂ fluxes and individual mycorrhizosphere components to photosynthesis / A. Heinemeyer, M. Wilkinson, R. Vargas, J.-A. Subke, E. Casella, J. I. L. Morison, P. Ineson // *Biogeosciences*. – 2012. – V. 9. – №. 1. – P. 79 – 95.
180. Heinonsalo, J. Evidences on the ability of mycorrhizal genus piloderma to use organic nitrogen and deliver it to scots pine / J. Heinonsalo¹, H. Sun, M. Santalahti, K. Bäcklund, P. Hari, J. Pumpanen // *PloS one*. – 2015. – V. 10. – №. 7.

Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0131561> (Дата обращения: 14.07.2016)

181. Hobbie, S. E. Nitrogen effects on decomposition: a five-year experiment in eight temperate sites / S. E. Hobbie // *Ecology*. – 2008. – V. 89. – №. 9. – P. 2633 – 2644.
182. Hobbie, S. E. Response of decomposing litter and its microbial community to multiple forms of nitrogen enrichment / S. E. Hobbie, W. C. Eddy, C. R. Buyarski, E. C. Adair, M. L. Ogdahl, P. Weisenhorn // *Ecological Monographs*. – 2012. – V. 82. – №. 3. – P. 389 – 405.
183. Högborg, M. N. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one- third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil / M. N. Högborg, P. Högborg // *New Phytologist*. – 2002. – V. 154. – №. 3. – P. 791 – 795.
184. Högborg, M. N. Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below- ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest / M. N. Högborg, M. J. I. Briones, S. G. Keel, D. B. Metcalfe, C. Campbell, A. J. Midwood, B. Thornton, V. Hurry, S. Linder, T. Näsholm // *New Phytologist*. – 2010. – V. 187. – №. 2. – P. 485 – 493.
185. Högborg, M. N. Gross nitrogen mineralization and fungi-to-bacteria ratios are negatively correlated in boreal forests / M. N. Högborg, Y. Chen P. Högborg // *Biology and Fertility of Soils*. – 2007. – V. 44. – №. 2. – P. 363-366.
186. Högborg, P. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration / P. Högborg, A. Nordgren, N. Buchmann, A. F. S. Taylor, A. Ekblad, M. N. Högborg, G. Nyberg, M. Ottosson-Lofvenius, D. J. Read // *Nature*. – 2001. – V. 411. – №. 6839. – P. 789 – 792.
187. Högborg, P. High temporal resolution tracing of photosynthate carbon from the tree canopy to forest soil microorganisms / P. Högborg, M. N. Högborg, S. G. Göttlicher, N. R. Betson, S. G. Keel, D. B. Metcalfe, C. Campbell, A.

- Schindlbacher, V. Hurry, T. Lundmark, S. Linder, T. Näsholm // *New Phytologist*. – 2008. – V. 177. – №. 1. – P. 220 – 228.
188. Hooper, D. U. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks / D. U. Hooper, D. E. Bignell, V. K. Brown, L. Brussaard, J. M. Dangerfield, D. H. Wall, D. A. Wardle, D. C. Coleman, K. E. Giller, P. Lavelle, W.H. van der Putten, P.C. de Ruiter, J. Rusek, W. Silver, J. M. Tiedje, V. Wolters // *Bioscience*. – 2000. – V. 50. – №. 12. – P. 1049 – 1061.
189. Hurlbert, S. H. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments / S. H. Hurlbert // *Ecological monographs*. – 1984. – V. 54. – №. 2. – P. 187-211.
190. Irvine, J. Coupling of canopy gas exchange with root and rhizosphere respiration in a semi-arid forest / J. Irvine, B. E. Law, M. R. Kurpius // *Biogeochemistry*. – 2005. – V. 73. – №. 1. – P. 271-282.
191. Janssens, I. A. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition / I. A. Janssens, W. Dieleman, S. Luysaert, J.-A. Subke, M. Reichstein, R. Ceulemans, P. Ciais, A. J. Dolman, J. Grace, G. Matteucci, D. Papale, S. L. Piao, E.-D. Schulze, J. Tang, B. E. Law // *Nature Geoscience*. – 2010. – V. 3. – P. 315 – 322.
192. Johnson, D. Novel in- growth core system enables functional studies of grassland mycorrhizal mycelial networks / D. Johnson, J. R. Leake, D. J. Read // *New Phytologist*. – 2001. – V. 152. – №. 3. – P. 555 – 562.
193. Karhu, K. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response / K. Karhu, M. D. Auffret, J. A. Dungait, D. W. Hopkins, J. I. Prosser, B. K. Singh, J.-A. Subke, P. A. Wookey, G. I. Ågren, M.-T. Sebastià, F. Gouriveau, G. Bergkvist, P. Meir, A. T. Nottingham, N. Salinas, I. P. Hartley // *Nature*. – 2014. – V. 513. – №. 7516. – P. 81 – 84.
194. Kelting, D. L. Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root-free soil respiration in forest soils / D. L. Kelting, J. A. Burger, G. S.

- Edwards // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1998. – V. 30. – №. 7. – P. 961 – 968.
195. Keuskamp, J. A. Tea Bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems / J. A. Keuskamp, B. J. Dingemans, T. Lehtinen, J. M. Sarneel, M. M. Hefting // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2013. – V. 4 – №. 11. – P. 1070 – 1075.
196. Kirschbaum, M. U. F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage / M. U. F. Kirschbaum // *Soil Biology and biochemistry*. – 1995. – V. 27. – №. 6. – P. 753-760.
197. Kirschbaum, M. U. F. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? / M. U. F. Kirschbaum // *Biogeochemistry*. – 2000. – V. 48. – №. 1. – P. 21-51.
198. Knorr, M. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis / M. Knorr, S. D. Frey, P. S. Curtis // *Ecology*. – 2005. – V. 86. – №. 12. – P. 3252 – 3257.
199. Komarov, A. S. Comparative analysis of the influence of climate change and nitrogen deposition on carbon sequestration in forest ecosystems in European Russia: simulation modelling approach / A. S. Komarov, V. N. Shanin // *Biogeosciences*. – 2012. – V. 9. – №. 11. – P. 4757 – 4770.
200. Krupa, S. Studies on ectomycorrhizae of pine. I. Production of volatile organic compounds / S. Krupa, N. Fries // *Canadian Journal of Botany*. – 1971. – V. 49. – №. 8. – P. 1425 – 1431.
201. Kutsch, W. L. Soil carbon relations: an overview / W. L. Kutsch, M. Bahn, A. Heinemeyer // *Soil carbon dynamics – an integrated methodology*. Cambridge University Press, Cambridge. – 2009. – P. 1 – 15.
202. Kuzyakov, Y. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods / Y. Kuzyakov // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2006. – V. 38. – №. 3. – P. 425 – 448.

203. Kuzyakov, Y. V. Contribution of rhizomicrobial and root respiration to the CO₂ emission from soil (a review) / Y. V. Kuzyakov, A. A. Larionova // *Eurasian Soil Science*. – 2006. – V. 39. – №. 7. – P. 753-764.
204. Kuzyakov, Y. Review of mechanisms and quantification of priming effects / Y. Kuzyakov, J. K. Friedel, K. Stahr // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2000. – V. 32. – №. 11. – P. 1485-1498.
205. Kuzyakov, Y. Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls / Y. Kuzyakov, O. Gavrichkova // *Global Change Biology*. – 2010. – V. 16. – №. 12. – P. 3386 – 340.
206. Larionova, A. A. Temperature response of soil respiration is dependent on concentration of readily decomposable C / A. A. Larionova, I. V. Yevdokimov, S. S. Bykhovets // *Biogeosciences*. – 2007. – V. 4. – №. 6. – P. 1073 – 1081.
207. LeBauer, D. S. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed / D. S. LeBauer, K. K. Treseder // *Ecology*. – 2008. – V. 89. – №. 2. – P. 371 – 379.
208. Lee, M.C. Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool – temperate deciduous forest / M.C. Lee, K. Nakane, T. Nakatsubo, H. Koizumi // *Roots: The Dynamic Interface between Plants and the Earth*. – Springer Netherlands. – 2003. – P. 311 – 318.
209. Leininger, S. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils / S. Leininger, T. Urich, M. Schloter, L. Schwark, J. Qi, G.W. Nicol, J. I. Prosser, S.C. Schuster, C. Schleper // *Nature*. – 2006. – V. 442. – № 7104. – P. 806 – 809.
210. Lejon, D.P.H. Microbial community structure and density under different tree species in an acid forest soil (Morvan, France) / D.P.H. Lejon, R. Chaussod, J. Ranger, L. Ranjard // *Microbial Ecology*. – 2005. – V. 50. – №. 4. – P. 614 – 625.
211. Liu, X. J., Enhanced nitrogen deposition over China / X. J. Liu, Y. Zhang, W. Han, A. Tang, J. Shen, Z. Cui, P. Vitousek, J. W. Erisman, K. Goulding, P. Christie, A. Fangmeier // *Nature*. – 2013. – V. 494. – № 7438. – P. 459 – 462.

212. Lloyd J., Taylor J. A. On the temperature dependence of soil respiration / J. Lloyd, J. A. Taylor // *Functional ecology*. – 1994. – P. 315 – 323.
213. Lodhi, M. A. K. Allelopathic inhibition of nitrification and nitrifying bacteria in a ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Dougl.) community / M. A. K. Lodhi, K. T. Killingbeck // *American Journal of Botany*. – 1980. – P. 1423 – 1429.
214. Lundegardh H. Carbon dioxide evolution of soil and crop growth / H. Lundegardh // *Soil Sci*. – 1927. – V. 23. – P. 417 – 453.
215. Lützwow, M. V. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions – a review / M. V. Lützwow, I. Kögel- Knabner, K. Ekschmitt, E. Matzner, G. Guggenberger, B. Marschner, H. Flessa // *European Journal of Soil Science*. – 2006. – V. 57. – №. 4. – P. 426 – 445.
216. Mack, M. C. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization / M. C. Mack, E. A. Schuur, M. S. Bret-Harte, G. R. Shaver, F. S. Chapin // *Nature*. – 2004. – V. 431. – №. 7007. – P. 440 – 443.
217. Magnani, F. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests / F. Magnani, M. Mencuccini, M. Borghetti, P. Berbigier, F. Berninger, S. Delzon, A. Grelle, P. Hari, P. G. Jarvis, P. Kolari, A. S. Kowalski // *Nature*. – 2007. – V. 447. – №. 7146. – P. 849-851.
218. Makarov, M. I. Acidification and nutrient imbalance in forest soils subjected to nitrogen deposition / M. I. Makarov, V. V. Kiseleva // *Water, Air, and Soil Pollution*. – 1995. – V. 85. – №. 3. – P. 1137-1142.
219. Malik, A. Soil microbial carbon turnover decreases with increasing molecular size / A. Malik, E. Blagodatskaya, G. Gleixner // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2013. – V. 62. – P.115 – 118.
220. Matson, P. A. The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments / P. A. Matson, W. H. McDowell, A. R. Townsend, P.M. Vitousek // *Biogeochemistry*. – 1999. – V. 46. – №. 1 – 3. – P. 67 – 83.

221. Matvienko, A. I. The effect of nitrogen fertilization on soil surface CO₂ fluxes in Siberian forest soils / A. I. Matvienko, O. V. Menyailo // EGU General Assembly 2015, Geophysical Research Abstracts, 2015, V. 17, EGU2015 – 2907.
222. Menyailo, O. V. Tree species of the central Amazon and soil moisture alter stable isotope composition of nitrogen and oxygen in nitrous oxide evolved from soil / O. V. Menyailo, B. A. Hungate, J. Lehmann, G. Gebauer, W. Zech // *Isotopes in environmental and health studies*. – 2003. – V. 39. – №. 1. – P. 41-52.
223. Menyailo, O. V. The effect of single tree species on soil microbial activities related to C and N cycling in the Siberian artificial afforestation experiment / O. V. Menyailo, B. A. Hungate, W. Zech // *Plant and Soil*. – 2002 a. – V. 242. – №. 2. – P. 183 – 196.
224. Menyailo, O. V. Tree species mediated soil chemical changes in a Siberian artificial afforestation experiment / O. V. Menyailo, B. A. Hungate, W. Zech // *Plant and Soil*. – 2002 b. – V. 242. – №. 2. – P. 171 – 182.
225. Menyailo, O. V. Activity of denitrification and dynamics of N₂O release in soils under six tree species and grassland in central Siberia / O. V. Menyailo, Huwe B. // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. – 1999. – V. 162. – №. 5. – P. 533 – 538.
226. Moyano, F. E. Respiration from roots and the mycorrhizosphere / F. E. Moyano, O. K. Atkin, D. Bruhn, A. J. Burton, W. L. Kutsch, G. Wieser // *Soil carbon dynamics – an integrated methodology*. Cambridge University Press, Cambridge. – 2009. – P. 125 – 156.
227. Mueller, K. E. Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen, and acidity in mineral soils at a common garden experiment / K. E. Mueller, D. M. Eissenstat, S. E. Hobbie, J. Oleksyn, A. M. Jagodzinski, P. B. Reich, O. A. Chadwick, J. Chorover // *Biogeochemistry*. – 2012. – V. 111. – №. 1 – 3. – P. 601 – 614.
228. Nadelhoffer, K. J. Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests / K. J. Nadelhoffer, B. A. Emmett, P. Gundersen,

- O. J. Kjønaas, C. J. Koopmans, P. Schleppi, A. Tietema, R. F. Wright // *Nature*. – 1999. – V. 398. – №. 6723. – P. 145-148.
229. Nakane K. Comparative studies of cycling of soil organic carbon in three primeval moist forests // *Japanese Journal of Ecology*. – 1980. – V. 30, – P. 155 – 172.
230. Näsholm, T. Boreal forest plants take up organic nitrogen / T. Näsholm, A. Ekblad, A. Nordin, R. Giesler, M. Högberg, P. Högberg // *Nature*. – 1998. – V. 392. – №. 6679. – P. 914-916.
231. Nordin A. Nitrogen critical loads for terrestrial ecosystems in low deposition areas / A. Nordin // *An expert workshop of the Convention on Long-range Transboundary Air Pollution*. Stockholm, Sweden. – 2007. Режим доступа: <http://www.scarp.se/download/18.360a0d56117c51a2d30800016889/1350483364136/Background+document+Stockholm+N+workshop.pdf> (Дата обращения: 12.12.2016)
232. Nugroho, R. A. Net nitrification rate and presence of *Nitrosospira* cluster 2 in acid coniferous forest soils appear to be tree species specific / R. A. Nugroho, W. F. M. Röling, A. M. Laverman, H. A. Verhoef // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2006. – V. 38. – №. 5. – P. 1166-1171.
233. Olsson, P. A. Ectomycorrhizal mycelia reduce bacterial activity in a sandy soil / P. A. Olsson, M. Chalot, E. Bååth, R. D. Finlay, B. Söderström // *FEMS Microbiology Ecology*. – 1996. – V. 21. – №. 2. – P. 77 – 86.
234. Parker, G. G. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle / G. G. Parker // *Advances in ecological research*. – 1983. – V. 13. – P.57 – 133.
235. Phillips, R. P. Tree species and mycorrhizal associations influence the magnitude of rhizosphere effects / R. P. Phillips, T. J. Fahey // *Ecology*. – 2006. – V. 87. – №. 5. – P. 1302-1313.
236. Pregitzer, K. S. Responses of tree fine roots to temperature / K. S. Pregitzer, J. S. King, A. J. Burton, S. E. Brown // *New Phytologist*. – 2000. – V. 147. – №. 1. – P. 105-115.
237. Prescott, C. E. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to

- know? / C. E. Prescott // *Forest Ecology and Management*. – 2005. – V. 220. – №. 1. – P. 66 – 74.
238. Prescott, C. E. The influence of the forest canopy on nutrient cycling / C. E. Prescott // *Tree physiology*. – 2002. – V. 22. – №. 15 – 16. – P. 1193 – 1200.
239. Prescott, C. E. Tree species effects on soils in temperate and boreal forests / C. E. Prescott, L. Vesterdal // *Forest Ecology and Management*. – 2013. – V.309. – P. 1-3.
240. Priha, O. Microbial biomass and activity in soil and litter under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at originally similar field afforestation sites / O. Priha, A. Smolander // *Biology and Fertility of Soils*. – 1997. – V. 24. – №. 1. – P. 45 – 51.
241. Priha, O., Nitrogen transformations in soil under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at two forest sites / O. Priha, A. Smolander // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – V. 31. – №. 7. – P. 965 – 977.
242. Pumpanen, J. Seasonal dynamics of autotrophic respiration in boreal forest soil estimated by continuous chamber measurements / J. Pumpanen, L. Kulmala, A. Lindén, P. Kolari, E. Nikinmaa, P. Hari // *Boreal environment research*. – 2015. – V. 20. – №. 5. P. 637–650.
243. Pumpanen, J. Field measurements of soil respiration: principles and constraints, potentials and limitations of different methods / J. Pumpanen, B. Longdoz, W. L. Kutsch // *Soil Carbon Dynamics – An Integrated Methodology*. – Cambridge Univ. Press, 2009. – P. 16 – 33.
244. Raich, J. W. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate / J. W. Raich, W. H. Schlesinger // *Tellus B*. – 1992. – V. 44. – №. 2. – P. 81 – 99.
245. Raich, J. W. Vegetation and soil respiration: correlations and controls / J. W. Raich, A. Tufekciogul // *Biogeochemistry*. – 2000. – V. 48. – №. 1. – P. 71-90.

246. Reay, D. S. Global nitrogen deposition and carbon sinks / D. S. Reay, F. Dentener, P. Smith, J. Grace, R. A. Feely // *Nature Geoscience*. – 2008. – V. 1. – №. 7. – P. 430 – 437.
247. Reich, P. B. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species / P. B. Reich, J. Oleksyn, J. Modrzyński, P. Mrozinski, S. E. Hobbie, D. M. Eissenstat, J. Chorover, O. A. Chadwick, C. M. Hale, M. G. Tjoelker // *Ecology letters*. – 2005. – V. 8. – №. 8. – P. 811 – 818.
248. Reichstein, M. Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forests: drought effects and decomposition dynamics / M. Reichstein, J. D. Tenhunen, O. Roupsard, J. M. Ourcival, S. Rambal, S. Dore, R. Valentini // *Functional Ecology*. – 2002. – V. 16. – №. 1. – P. 27 – 39.
249. Scheel, T. Stabilization of dissolved organic matter by aluminium: a toxic effect or stabilization through precipitation? / T. Scheel, B. Jansen, A.J. van Wijk, J.M. Verstraten, K. Kalbitz // *European Journal of Soil Science*. – 2008. – V. 59. – №. 6. – P. 1122 – 1132.
250. Schimel, D. S. Climatic, edaphic, and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils / D. S. Schimel, B. H. Braswell, E. A. Holland, R. McKeown, D. S. Ojima, T. H. Painter, W. J. Parton, A. R. Townsend // *Global biogeochemical cycles*. – 1994. – V. 8. – №. 3. – P. 279 – 293.
251. Schlesinger, W. H. An estimate of the global sink for nitrous oxide in soils / W. H. Schlesinger. // *Global change biology*. – 2013. – V. 19. – №. 10. – P. 2929 – 2931.
252. Shoun, H. Denitrification by fungi / H. Shoun, D.-H. Kim, H. Uchiyama, J. Sugiyama // *FEMS Microbiology Letters*. – 1992. – V. 94. – №. 3. – P. 277 – 281.
253. Shoun, H. Denitrification by Actinomycetes and Purification of Dissimilatory Nitrite Reductase and Azurin from *Streptomyces thioluteus* / H. Shoun, M. Kano, I. Baba, N. Takaya, and M. Matsuo // *Journal of bacteriology*. – 1998. – V. 180. – №. 17. – P. 4413 – 4415.

254. Sillen, W. M. A. Effects of elevated CO₂ and N fertilization on plant and soil carbon pools of managed grasslands: a meta-analysis / W. M. A. Sillen, W. I. J. Dieleman // *Biogeosciences*. – 2012. – V. 9. – P. 2247 – 225.
255. Silver, W. L. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium in upland tropical forest soils / W. L. Silver, D. J. Herman, M. K. Firestone // *Ecology*. – 2001. – V. 82. – №. 9. – P. 2410 – 2416.
256. Sjöberg G. Lignin degradation: doctoral thesis. – Uppsala. Sweden. – 2003. – 46 pp.
257. Sparks, J. P. Dry nitrogen deposition estimates over a forest experiencing free air CO₂ enrichment / J. P. Sparks, J. Walker, A. Turnipseed, A. Guenther // *Global Change Biology*. – 2008. – T. 14. – №. 4. – C. 768-781.
258. Stone, E. L. Effects of Species on Nutrient Cycles and Soil Change [and Discussion] / E. L. Stone, E. J. Gibson // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 1975. – V. 271. – №. 911. – P. 149 – 162.
259. Subke, J. A. Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: a metaanalytical review / J. A. Subke, I. Inglima, M. F. Cotrufo // *Global Change Biology*. – 2006. – V. 12. – №. 6. – P. 921 – 943.
260. Sulzman, E. W. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest / E. W. Sulzman, J. B. Brant, R. D. Bowden, K. Lajtha. // *Biogeochemistry*. – 2005. – V. 73. – №. 1. – P. 231-256.
261. Swift, M. J. Decomposition in terrestrial ecosystems / M. J. Swift, O. W. Heal, J. M. Anderson // University of California Press, 1979. – V. 5. – 372 pp.
262. Tiedje, J. M. Ecology of denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium / J. M. Tiedje // *Biology of anaerobic microorganisms*. – 1988. – V. 717. – P. 179 – 244.
263. Tietema, A. Nitrogen saturation experiments (NITREX) in coniferous forest ecosystems in Europe: a summary of results / A. Tietema, A. W. Boxman, M.

- Bredemeier, B. A. Emmett, F. Moldan, P. Gundersen, P. Schleppei, R. F. Wright // *Environmental Pollution*. – 1998. – V. 102. – №. 1. – P. 433 – 437.
264. Tree Species Effects on Soils: Implications for Global Change: Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop on Trees and Soil Interactions, Implications to Global Climate Change, August 2004, Krasnoyarsk, Russia. Binkley D., Menyailo O. (ed.). – Springer Science & Business Media. – 2005. – V. 55.
265. Treseder, K. K. A meta- analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies / K. K. Treseder // *New Phytologist*. – 2004. – V. 164. – №. 2. – P. 347 – 355.
266. Treseder, K. K. Nitrogen additions and microbial biomass: A meta- analysis of ecosystem studies / K. K. Treseder // *Ecology letters*. – 2008. – T. 11. – №. 10. – C. 1111 – 1120.
267. Van Groenigen, J. W. The soil N cycle: new insights and key challenges / J. W. van Groenigen, D. Huygens, P. Boeckx, T. W. Kuyper, I. M. Lubbers, T. Rütting, P. M. Groffman // *Soil*. – 2015. – V. 1. – №. 1. – P. 235.
268. Van Hees, P. A. The carbon we do not see – the impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils: a review / P. A. van Hees, D. L. Jones, R. Finlay, D. L. Godbold, U. S. Lundström // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2005 – V. 37 – №. 1. – P. 1 – 13.
269. Vedrova, E. F. Net ecosystem production of boreal larch ecosystems on the Yenisei transect / E. F. Vedrova, F. I. Pleshikov, V. Y. Kaplunov // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. – 2006. – V.11. – P. 173 – 190.
270. Vesterdal, L. Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species / L. Vesterdal, B. Elberling, J. R. Christiansen, I. Callesen, I. K. Schmidt // *Forest Ecology and Management*. – 2012. – V. 264. – P. 185-196.
271. Vesterdal, L. Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? / L. Vesterdal, N. Clarke, B. D. Sigurdsson, P. Gundersen // *Forest Ecology and Management*. – 2013. – V. 309. – P. 4 – 18.

272. Vesterdal, L. Forest floor chemistry under seven tree species along a soil fertility gradient // L. Vesterdal, K. Raulund-Rasmussen // Canadian journal of forest research. – 1998. – V. 28. – №. 11. – P. 1636 – 1647.
273. Vesterdal, L. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species / L. Vesterdal, I. K. Schmidt, I. Callesen, L. O. Nilsson, P. Gundersen // Forest Ecology and Management. – 2008. – V. 255. – №. 1. – P. 35 – 48.
274. Vestgarden, L. S. In situ soil nitrogen mineralisation in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand: effects of increased nitrogen input / L. S. Vestgarden, L. T. Selle, A. O. Stuanes // Forest Ecology and Management. – 2003. – V. 176. – №. 1. – P. 205 – 216.
275. Vitousek, P. M. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences / P. M. Vitousek, J. D. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger, D. G. Tilman // Ecological applications. – 1997. – V. 7. – №. 3. – P. 737 – 750.
276. Wen, X.-F. Soil moisture effect on the temperature dependence of ecosystem respiration in a subtropical *Pinus* plantation of southeastern China / X.-F. Wen, G.-R. Yu, X.-M. Sun, Q.-K. Li, Y.-F. Liu, L.-M. Zhang, C.-Y. Ren, Y.-L. Fu, Z.-Q. Li // Agricultural and Forest Meteorology. – 2006. – V. 137. – №. 3. – P. 166 – 175.
277. Wiant, H. V. Has the Contribution of Litter Decay to Forest / H. V. Wiant // Journal of Forestry. – 1967. – V. 65. – №. 6. – P. 408-409.
278. Wright, R. F. NITREX: responses of coniferous forest ecosystems to experimentally changed deposition of nitrogen / R. F. Wright, J. G. M. Roelofs, M. Bredemeier, K. Blanck, A. W. Boxman, B. A. Emmett, P. Gundersen, H. Hultberg, O. J. Kjønaas, F. Moldan, A. Tietema, N. van Breemen, H. F. G. van Dijk // Forest Ecology and Management. – 1995. – V. 71. – №. 1. – P. 163 – 169.
279. Xu, M. Spatial and seasonal variations of Q_{10} determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest / M. Xu, Y. Qi // Global Biogeochemical Cycles. – 2001. – V. 15. – №. 3. – P. 687 – 696.

280. Zak, D. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? / D. R. Zak, W.E. Holmes, D. C. White, A. D. Peacock, D. Tilman // *Ecology*. – 2003. – V. 84. – №. 8. – P. 2042 – 2050.
281. Zechmeister-Boltenstern, S. Soil microbial community structure in European forests in relation to forest type and atmospheric nitrogen deposition / S. Zechmeister-Boltenstern, K. Michel, M. Pfeffer // *Plant and Soil*. – 2011. – V. 343. – №. 1-2. – P. 37–50.