

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630* 114.261:630*114.441.2 (470.22)

**ПРОЦЕССЫ АЗОТФИКСАЦИИ И ДЕНИТРИФИКАЦИИ
В ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВАХ ХВОЙНЫХ И МЕЛКОЛИСТВЕННЫХ
ЛЕСОВ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ КАРЕЛИИ**

© 2013 г. А. В. Мамай¹, Н. Г. Федорец¹, А. Л. Степанов²

¹ Институт леса Карельского НЦ РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: krutova_n@mail.ru

² Факультет почвоведения МГУ им. М. В. Ломоносова
119991 Москва, Ленинские горы
E-mail: stepanov@soil.msu.ru

Поступила в редакцию 11.11.2011 г.

Методами газовой хроматографии определены величины актуальной и потенциальной интенсивности азотфиксации и денитрификации в лесных почвах разного генезиса под хвойными и лиственными древостоями средней тайги Карелии. Показано, что наиболее высокой нитрогеназной активностью отличалась подзолистая грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным, в которой содержание легкодоступных форм органических соединений более высокое благодаря листовому опадению и травянистой растительности. В связи с крайне низкой нитрифицирующей активностью почв под естественными лесными насаждениями здесь не обнаружено эмиссии N₂O. Интенсивное поглощение N₂O подзолами под сосняком и ельником позволяет рассматривать эти экосистемы как сток для азотсодержащих парниковых газов.

Азотфиксация, денитрификация, закись азота, газовая хроматография, лесные почвы.

Микроорганизмы являются ключевым компонентом почвы, определяющим интенсивность ее биохимических процессов, связанных с трансформацией органического вещества и циклом питательных элементов. В настоящее время в связи с исследованием биосферной роли лесов, их продуктивности и устойчивости на фоне глобального изменения климата возрос интерес к изучению круговорота азота в лесах, включая азотфиксацию и денитрификацию как приходную и расходную статьи баланса азота в экосистемах. Фиксация молекулярного азота является одним из главных источников вовлечения в круговорот связанного азота, а процессы нитрификации и денитрификации – важнейшие пути его удаления из экосистем [17, 20, 22]. В связи с этим большого внимания заслуживают лесные экосистемы, которые занимают более 64% территории Российской Федерации и обладают значительным потенциалом как фиксации, так и высвобождения азота.

Несмотря на важность, масштабы и интенсивность процессов азотного цикла в биосфере Земли до настоящего времени изучены слабо, а роль почв

в образовании и поглощении азотсодержащих газов остается невыясненной, хотя именно азот во многом определяет способность почв поддерживать продуктивность наземных экосистем [17].

Целью настоящей работы явилась оценка интенсивности протекания процессов азотфиксации и денитрификации в подзолистых почвах хвойных и мелколиственных лесов средней тайги Карелии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись лесные почвы разного генезиса под хвойными и лиственными древостоями средней тайги Карелии. Пробные площади располагаются на территории заповедника «Кивач» и в районе поселка Березовка Кондопожского района Республики Карелия.

Сосняк черничный, чистое сосновое насаждение (10С) со вторым ярусом ели (10Е) и небольшой примесью березы, возраст 170 лет, класс бонитета II, полнота 0.92. В напочвенном покрове доминирует черника (*Vaccinium myrtillus* L.)

(35%), покрытие брусники (*V. vitis-idaea* L.) не превышает 1%. Остальные виды растений встречаются единично: костяника (*Rubus saxatilis* L.), марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.), вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), иван-чай (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Holub), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), двурядник сплюснутый (*Diphysastrum complanatum* (L.) Holub), щитовник (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs), гудайера ползучая (*Goodyera repens* (L.) R. Br.), можжевельник (*Juniperus communis* L.), луговик извилистый (*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), ожика (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), плаун (*Lycopodium annotinum* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.), грушанка (*Pyrola chlorantha* Sw.), золотарник (*Solidago virgaurea* L.), седмичник (*Trientalis europaea* L.). Общее проективное покрытие 35%. Почва – подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный на двучленных озерно-ледниковых отложениях [15].

Березняк злаково-разнотравный, чистый березовый древостой, единично встречается сосна, осина, ольха серая. (10Б,едС), возраст 60 лет, класс бонитета I^a.8, полнота 0.81. В подлеске рябина, ольха серая (редко). Подрост представлен елью. В напочвенном покрове вейник лесной, щитовник иглистый (*Dryopteris carthusiana* Vill.), иван-чай, копытень (*Asarum europaeum* L.), иван-да-марья (*Melampyrum nemorosum* L.), земляника (*Fragaria vesca* L.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), вороний глаз (*Paris quadrifolia* L.), золотая розга (*Solidago virgaurea* L.), герань (*Geranium sylvaticum* L.), хвощ (*Equisetum sylvaticum* L.), богатое разнотравье. Почва подзолистая грунтово-глееватая супесчаная на суглинках, переходящих в ленточные глины [15].

Ельник черничный (10Е), возраст 120 лет, класс бонитета III.0, полнота 0.8. В напочвенном покрове ива козья (*Salix caprea* L.), черника (*Vaccinium myrtillus* L.), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Bird.) Mitt.), гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G.), брусника, майник двулистный, гудайера ползучая

Таблица 1. Общая характеристика почв

Почва	Горизонт	Глубина, см	pH (водн)	pH (KCl)	C, %	N, %
Подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный	A0	0–3(7)	4.3	3.3	47.4	1.29
	A2	3(7)–10	4.3	3.3	0.8	0.084
	Bhf	10–27	4.9	3.9	1.8	0.095
	Bf	27–43	5.8	4.8	0.5	0.075
	ПВЗ	43–64	5.9	4.9	0.4	0.058
	BC	64–110	5.7	4.7	0.4	0.032
	C	110–160	5.4	4.4	0.3	0.01
Подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный	A0	0–2(3)	4.05	3.3	46.11	1.61
	A2	2(3)–11	4.12	3.42	0.35	0.034
	Bhf	11–20(34)	4.38	3.46	0.83	0.057
	Bf	20(34)–31	4.75	4.27	–	–
	B3	31–58	4.7	4.15	–	–
	D	58–72	4.7	3.86	–	–
Подзолистая грунтово-глееватая супесчаная	A0	0–2	6.21	5.43	45.67	2.174
	A1A2	2–8	5.39	3.87	1.69	0.148
	A2	8–12	5.16	4.01	0.53	0.03
	B1	12–19	5.36	4.38	1.27	0.108
	B2	19–30	5.15	4.29	0.46	0.034
	B3g	30–70	5.19	4.03	0.27	–

(*Goodyera repens* (L.) R. Br.), ожика (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), любка двулистная, костяника, седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.). Почва – подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный на морене.

Характеристика некоторых физико-химических свойств исследованных почв представлена в таблице 1.

Определение актуальной активности азотфиксации и денитрификации (по выделению N_2O) проводили методом эмиссионных камер с использованием пластиковых изоляторов ($V = 1000$ мл), врезаемых в почву, и во внутренний объем которых сразу после установки вводили ацетилен (10% от объема камеры) [10].

Определение динамики активности азотфиксации проводили в течение двух вегетационных периодов (с мая по октябрь 2007 и 2008 гг.).

Определение актуальной активности денитрификации по поглощению закиси азота проводили методом эмиссионных камер, во внутренний объем которых сразу после установки вводили N_2O (1% от объема камеры). После этого через прокладку в изоляторе 2 раза отбирали пробы воздуха через равные промежутки времени (20 мин.). Затем вводили ацетилен (10% от объема камеры), и пробы воздуха отбирали еще два раза с интервалом в 20 мин. [16].

Потенциальную биологическую активность почв определяли в лаборатории в условиях гидротермического оптимума, после обогащения образцов почв соответствующими субстратами согласно «Методам почвенной микробиологии и биохимии» [10].

Потенциальную биологическую активность почвы определяли в воздушно-сухих образцах почв. Для этого навеску почвы (1–5 г) помещали во флаконы объемом 15 мл, увлажняли водой (60% от полной влагоемкости) и предынкубировали в течение 3–5 суток во влажной камере. Добавляли глюкозу в концентрации 2.5 мг г^{-1} почвы и нитраты в количестве 0.4 мг г^{-1} почвы (для измерения активности процесса денитрификации). Затем флаконы закрывали резиновыми пробками, фиксировали зажимами, продували аргоном (для измерения активности процесса денитрификации), вводили ацетилен (1 см^3 – для измерения азотфиксации и денитрификации), инкубировали в течение 24 часов при 28°C и следили за динамикой накопления исследуемых газов в газовой фазе.

Анализ C_2H_4 вели на газовом хроматографе с пламенно-ионизационным детектором, концент-

рацию N_2O – на газовом хроматографе с детектором по теплопроводности [16].

Потенциальную активность последней стадии денитрификации оценивали по скорости потребления закиси азота [9]. Для этого навеску воздушно-сухой почвы массой 5 г помещали в стеклянные флаконы объемом 15мл, увлажняли дистиллированной водой и инкубировали при 28°C . Затем добавляли раствор глюкозы, флаконы закрывали резиновыми пробками, фиксировали зажимами, продували аргоном, для создания анаэробных условий, необходимых для процесса денитрификации. В газовую фазу шприцем вводили 0.5 мл N_2O в качестве конечного акцептора электронов. Пробы воздуха из газовой фазы каждого флакона отбирали шприцем объемом 0.5 мл (сразу после введения N_2O и через 24 ч инкубации) для анализа концентрации N_2O на газовом хроматографе. Измерение концентрации C_2H_4 и N_2O осуществляли методом газовой хроматографии [16].

Содержание C_2H_4 в газовой фазе измеряли на газовом хроматографе с пламенно-ионизационным детектором. Концентрацию закиси азота во флаконах измеряли на газовом хроматографе с детектором по теплопроводности [16].

Продуктивность азотфиксации в фитоценозах за вегетационный период рассчитывали, исходя из динамики азотфиксирующей активности почв по данным, полученным диффузионным методом. Для этого средние значения активности азотфиксации умножали на число часов светового периода (12) и число дней между определениями (30), суммировали и рассчитывали на 1 см^2 с дальнейшим перерасчетом на 1 га [10].

Общую численность микроорганизмов, численность азотфиксаторов и денитрифицирующих бактерий определяли методом предельных разведений с использованием жидких питательных сред [10].

Полевые исследования, отбор образцов почв и газовых проб проводились с мая по октябрь 2007–2008 гг. В полевом эксперименте каждое растительное сообщество было представлено 2 площадками с 6 пробоотборниками на каждой площадке. Из каждого изолятора отбирались пробы в 3-кратной повторности.

Потенциальную активность азотфиксации, денитрификации и численность микроорганизмов определяли в воздушно-сухих образцах почв (лесная подстилка и верхний подподстилочный горизонт). Почвенные образцы для определения потенциальной активности азотфиксации и денитрификации

отбирали в мае, июле, сентябре, общей численности микроорганизмов, численности азотфиксаторов и денитрификаторов – в июле.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наших исследований показали, что наиболее интенсивно фиксация молекулярного азота протекала в подзолистой грунтово-глеевой почве под березняком злаково-разнотравным (рис. 1). Скорость процесса колебалась в пределах от 0.66 до 1.49 нмоль N см⁻² ч⁻¹. Наименьшая нитрогеназная активность отмечена в подзоле иллювиально-гумусово-железистом под сосняком черничным (от 0.48 до 1.10 нмоль N см⁻² ч⁻¹).

Выявленная закономерность сохранялась на протяжении всех лет исследования. В подзолистой почве березняка обнаружена наибольшая численность азотфиксаторов (10⁵ клеток на грамм почвы), в отличие от подзолов под сосняком, где эта величина составляла 10³ клеток на грамм почвы (рис. 2). Азотфиксация является энергоемким процессом, зависящим от обеспеченности микроорганизмов органическим веществом, которое они получают либо с корневыми выделениями растений, либо при разложении опада и подстилки. В подзолистой почве под березняком, благодаря листовенному опаду и травянистой растительности, содержание легкодоступных форм органических соединений более высокое, в результате создаются благоприятные условия для процессов минерализации и трансформации органического вещества. Кроме того, подзолистая почва под березняком обладает менее кислой реакцией среды, в отличие от двух других исследуемых почв. Высокая кислотность почв ельников и сосняков является одним из факторов, приводящих к снижению в них численности бактериальной флоры и биологической активности почв. Эти факторы, безусловно, влияют на способность фиксировать молекулярный азот из атмосферы.

Изучение сезонной динамики активности процесса азотфиксации в почвах под разными фитоценозами показало, что нитрогеназная активность во всех почвах увеличивается к середине лета и постепенно снижается к осени. Максимум нитрогеназной активности во всех исследуемых почвах был зафиксирован в августе 2007 г. и июне – июле 2008 г., достигая своего наибольшего значения в подзолистой супесчаной грунтово-глеевой почве под березняком злаково-разнотравным, а наименьшего – в подзоле иллювиально-гумусово-

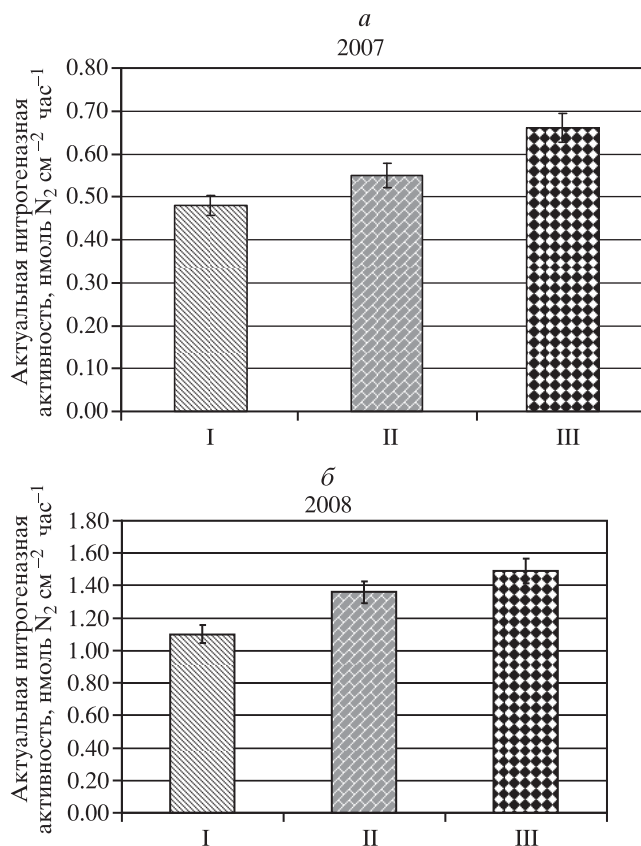


Рис. 1. Актуальная нитрогеназная активность в почвах в 2007 г. (а) и 2008 г. (б): I – подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный под сосняком черничным; II – подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный под ельником черничным; III – подзолистая супесчаная грунтово-глееватая почва под березняком злаково-разнотравным

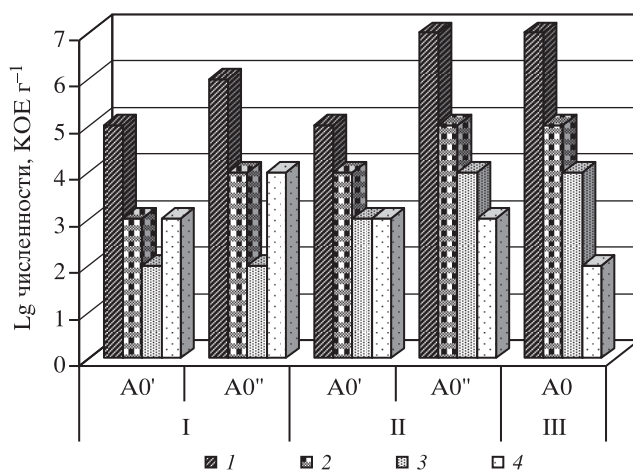


Рис. 2. Численность микроорганизмов в лесной подстилке исследуемых почв в 2008 г.: 1 – общая численность, 2 – азотфиксаторы, 3 – денитрификаторы (выделяющие закись азота), 4 – денитрификаторы (поглощающие закись азота). I, II, III – см. рис. 1

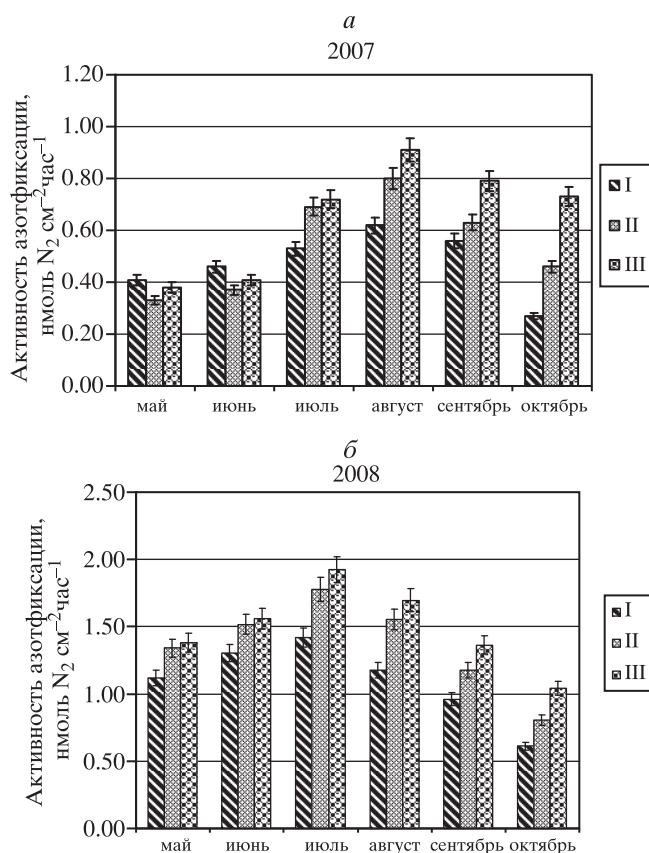


Рис. 3. Сезонная динамика активности азотфиксации в почвах в 2007 г. (а) и 2008 г. (б). I, II, III – см. рис. 1

железистом песчаном под сосняком черничным (рис. 3). Минимум активности азотфиксации приходился на весну и середину осени. Такая тенденция характерна для всех сроков наблюдения и определяется сезонными колебаниями температуры и влажности.

Следует отметить, что в подзолистой грунтово-глеевой почве под березняком злаково-разнотравным в осенний период азотфиксирующие микроорганизмы все еще сохраняли довольно высокую активность. Возможно, это связано с поступлением в почву энергетического субстрата в виде свежего листового опада и разлагающейся подстилки, содержащей легкодоступные соединения, которые могут быть использованы азотфиксирующими микроорганизмами.

Следует отметить, что абсолютные максимумы азотфиксации, наблюдаемые в первую половину лета во всех изучаемых фитоценозах, могут быть связаны с наличием в почве легкоусвояемых углеводов. Эти соединения накапливаются в подстилках осенью прошедшего года в результате разложения гемицеллюлоз и появляются в весенне-летний период в связи с вторичным гидроли-

зом целлюлозы и лигнина. В остальные периоды концентрация углеводов снижается [8]. Вероятно, скорость их образования меньше скорости потребления углеводов микрофлорой почвы. Возможно, это обстоятельство и ограничивает проявление процесса азотфиксации в остальные сезоны [17].

Таким образом, установлено, что азотфиксирующая активность в исследованных почвах сильно варьирует в течение весенне-летне-осеннего сезона, что связано с динамикой погодных условий и, возможно, со скоростью поступления и разложения опада и подстилки.

По данным С.М. Разгулина [14], в сезонной динамике азотфиксации в березняках южной тайги наиболее часто отмечались максимумы процесса весной и в первую половину лета и снижение активности в остальные периоды. В кислично-черничном березняке в течение вегетационного сезона максимальные значения азотфиксации отмечены в мае и июне. Среднесезонные скорости процесса в данном типе леса составляли в разные годы исследования 54 ± 19 и 21 ± 3 мкг $N\ m^{-2}\ ч^{-1}$, соответственно. В чернично-сфагновом березняке в периоды вегетации наибольшие показатели азотфиксации обычно отмечались в мае и июне, но в некоторые годы – в сентябре и октябре. Средняя активность процесса за сезон составляла 54 ± 27 и 27 ± 5 мкг $N\ m^{-2}\ ч^{-1}$ в 1993 и 1995 гг., соответственно [14].

Весенне-летний максимум нитрогеназной активности отмечался в подстилках лиственных и хвойных лесов Швеции и Канады [21, 24]. По данным Ф.П. Кононова и М.М. Умарова [5], а также А.А. Петрова-Спиридонова [8], в березняках южной тайги значительное увеличение азотфиксации было отмечено в период листопада. В чернично-сфагновом березняке незначительное увеличение нитрогеназной активности осенью также могло быть обусловлено листопадом, так как в сентябре и октябре температура почвы снизилась почти в два раза по сравнению с августом, а азотфиксация осталась на том же уровне [14].

Исходя из оценки динамики азотфиксирующей активности почв, была рассчитана продуктивность азотфиксации за вегетационный период (140 дней) под разными фитоценозами (табл. 2).

Наибольшее поступление азота за счет процесса азотфиксации было отмечено в подзолистой грунтово-глеевой супесчаной почве под березняком ($2.96\ кг\ N\ га^{-1}$ за сезон) и в подзоле иллювиально-гумусово-железистом под ельником ($2.81\ кг\ N\ га^{-1}$ за сезон).

Таблица 2. Продуктивность азотфиксации за вегетационный период 2008 г.

Почва	кг N га ⁻¹ сезон
Подзол иллювиально-гумусово-железистый под сосняком черничным	2.28
Подзол иллювиально-гумусово-железистый под ельником черничным	2.81
Подзолистая грунтово-глееватая супесчаная под березняком злаково-разнотравным	2.96

Исследования, проведенные в Швеции [23], показали, что в почвах сосняков и ельников интенсивность биологической азотфиксации составляет 0.35 и 3.2 кг га⁻¹ в год, соответственно. Азотфиксация в лесных подзолистых почвах северной тайги (Кольский полуостров), по данным ряда авторов [1, 2], обычно не превышает 0.5–1 кг N га⁻¹ в год. В хвойных лесах Северной Америки по данным [25] поступление азота за счет азотфиксирующей активности почв колеблется от 3.2 до 12 кг га⁻¹ при среднем значении 3.8 кг га⁻¹ за сезон [13]. Продуктивность азотфиксации в кислично-черничном и чернично-сфагновом березняках южной тайги [11] варьировала от 0.8–1 до 2 кг N га⁻¹ за сезон, что соизмеримо с поступлением азота с атмосферными осадками (2 кг N га⁻¹ за сезон) [3].

На Кольском полуострове с атмосферными осадками обычно поступает небольшое количество азота, иногда 1–2 кг га⁻¹, не более 5–10 кг га⁻¹ [12], что также сопоставимо с интенсивностью процесса азотфиксации и свидетельствует о малой обеспеченности изученных лесных фитоце-

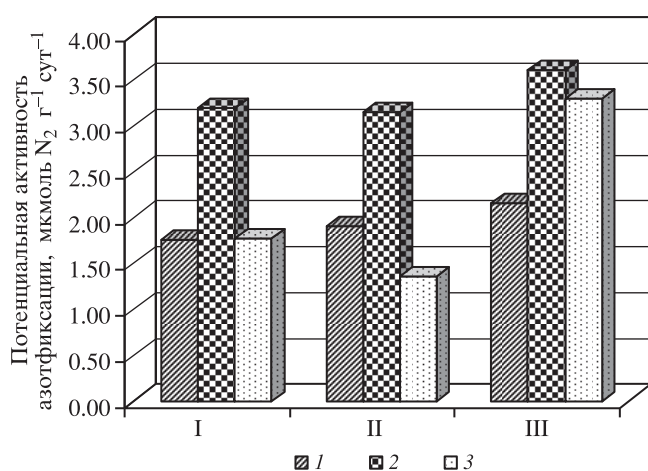
нозов биологическим азотом. Такой вывод позволяет заключить о крайней эффективности любых мероприятий по повышению азотфиксации в лесных фитоценозах.

Оценка потенциальной активности азотфиксации показала (рис. 4), что наибольшие значения отмечены в подзолистой грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным. Максимум нитрогеназной активности для всех почв приходился на летний период наблюдений, что подтверждает наши данные, полученные по результатам полевых исследований.

В подзолистой грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным в осенний период азотфиксирующие микроорганизмы все еще сохраняли довольно высокую активность. Это подтверждает данные по сезонной динамике активности азотфиксации.

В ходе определения актуальной денитрифицирующей активности по эмиссии закиси азота в почвах на протяжении вегетационных периодов 2007–2008 гг. под разными фитоценозами не обнаружено выделения закиси азота денитрифицирующими бактериями. Вероятно, это связано с очень низкой нитрифицирующей активностью почв под естественными лесными насаждениями, и, следовательно, с бедностью нитратами. Участие микроорганизмов в биологическом круговороте азота в хвойных лесах средней тайги Карелии ограничивается процессом аммонификации. Аммонийные соединения частично потребляются микрофлорой, накапливаются в почве, а нитрификация выражена слабо. Это обусловлено особенностями гидротермического режима почв, реакцией почвенного раствора и интенсивностью биохимических процессов [4, 18], а также наличием специфических продуктов разложения подстилок (воскосмолы, лигнины). Оптимальными для образования нитратов при нитрификации и сменяющей ее денитрификации являются значения pH 7.0–8.0 [7]. Подкисление вызывает быстрое снижение активности автотрофных нитрифицирующих бактерий, и процесс прекращается при pH < 4.5.

Определение потенциальной активности денитрификации на протяжении сезонов “весна – лето – осень” выявило эмиссию закиси азота только из подзолистой почвы березняка (рис. 5), что хорошо коррелирует с численностью денитрифицирующих бактерий. Больше всего денитрификаторов – 10⁵ клеток на грамм почвы – было обнаружено в почве под березняком, а в почвах под хвойными насаждениями – только 10³–10⁴ кл г⁻¹ (рис. 2). Следует отметить, что

**Рис. 4.** Потенциальная активность азотфиксации: 1 – весна, 2 – лето, 3 – осень. I, II, III – см. рис. 1

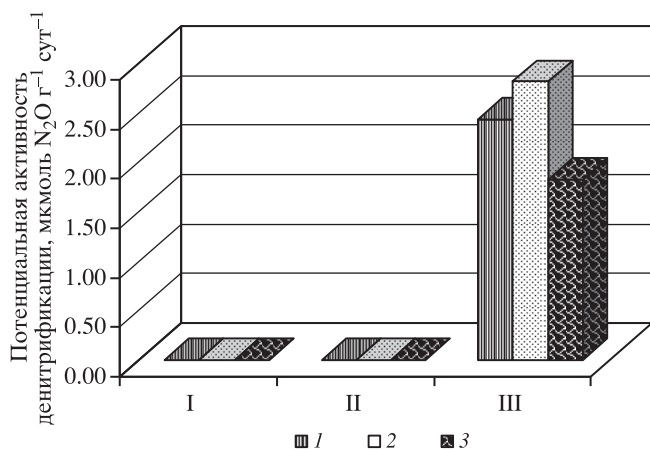


Рис. 5. Потенциальная активность денитрификации (по выделению N_2O): 1 – весна, 2 – лето, 3 – осень. I, II, III – см. рис. 1

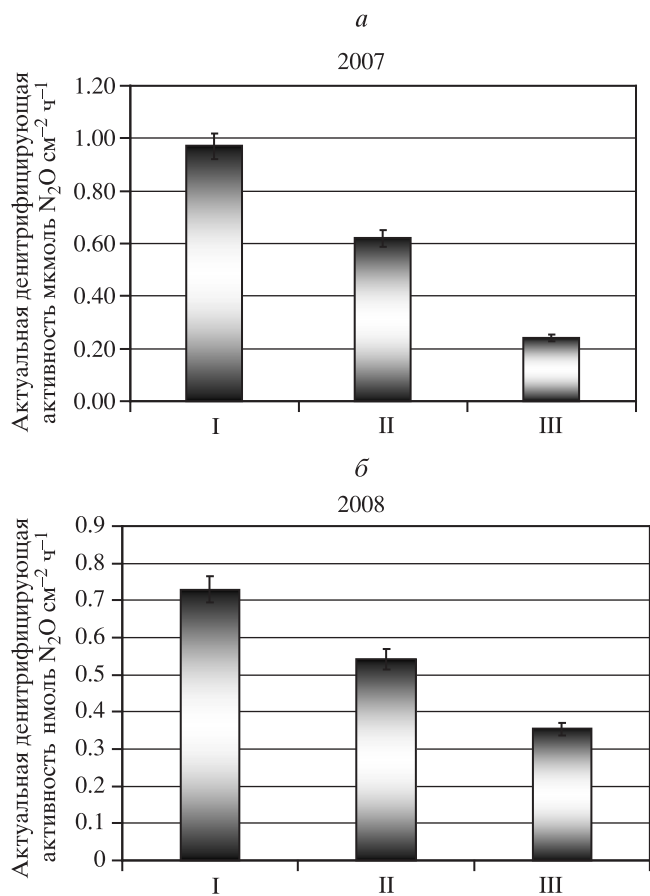


Рис. 6. Актуальная денитрифицирующая активность в почвах (по поглощению закиси азота) в почвах в 2007 г. (а) и 2008 г. (б). I, II, III – см. рис. 1

наибольшая потенциальная активность денитрификации была обнаружена в летний период ($2.82 \text{ мкмоль } N_2O \text{ г}^{-1} \text{ сут}^{-1}$).

Помимо образования закиси азота, в почвах постоянно протекает ее восстановление до N_2 .

Оценка интенсивности поглощения закиси азота в процессе денитрификации почвами средней тайги показала, что микробное поглощение закиси азота достаточно активно протекает во всех типах исследуемых почв (рис. 6). Однако скорость поглощения N_2O в различных почвах неодинакова. Так, максимальная денитрифицирующая активность наблюдалась в подзолах под сосняком и ельником, а минимальная – в подзолистой грунтово-глеватой почве березняка. Разная скорость поглощения закиси азота может определяться неодинаковой численностью и степенью активности денитрифицирующих микроорганизмов [6], а также более низким содержанием минерального азота в почвах хвойных лесов, чем лиственных. Возможно, из-за недостатка нитратов бактерии-денитрификаторы осуществляют лишь последнюю стадию денитрификации – восстановление N_2O до N_2 . Это позволяет рассматривать лесные экосистемы не только как сток углекислого газа, но и как один из путей поглощения газообразных атмосферных окислов азота, в частности закиси азота.

В литературе описан эффект древесных пород на интенсивность образования и потребления N_2O [9]. Так, почвы под лиственными породами имеют низкую активность потребления N_2O (в почве под березой $\sim 4 \text{ мг } N-N_2O \text{ кг}^{-1} \text{ сут}^{-1}$) по сравнению с почвами под хвойными породами (в почве под елью и сосной, соответственно, ~ 6.5 и $7.5 \text{ мг } N-N_2O \text{ кг}^{-1} \text{ сут}^{-1}$), что приводит к более высоким скоростям общей эмиссии N_2O в лиственных лесах. Сделан вывод, что и в полевых условиях более высокую эмиссию N_2O можно ожидать в почвах под березой и осинкой. Немецкие исследователи [19] для территории Германии также обнаружили более высокую эмиссию N_2O из почв под лиственными лесами по сравнению с хвойными. Полученные нами данные в целом совпадают с оценками этих авторов.

Результаты оценки интенсивности процессов микробной трансформации азота в исследуемых фитоценозах указывают, что выбранные параметры коррелируют с общей численностью азотфиксирующих и денитрифицирующих бактерий, определенной методом предельных разведений (рис. 2). Общая численность микроорганизмов во всех изученных экосистемах колебалась в пределах от 10^5 кл г^{-1} в верхнем слое подстилки под сосняком и ельником до 10^7 кл г^{-1} в нижнем слое подстилки ельника черничного и лесной подстилке березняка злаково-разнотравного. Среди микроорганизмов, вырастающих на безазотистой среде Эшби, наибольшая численность бактерий (10^5 кл г^{-1}), способных фиксировать моле-

кулярный азот, также зафиксирована в нижнем слое подстилки ельника черничного и лесной подстилке березняка злаково-разнотравного, что определяется общим запасом органического вещества. Больше всего денитрификаторов (10^6 – 10^7 кл $г^{-1}$) обнаружено в подзоле иллювиально-гумусово-железистом под ельником черничным и подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным, соответственно.

В целом показатели, характеризующие численность бактериальных сообществ, были выше для нижнего слоя лесной подстилки подзола иллювиально-гумусово-железистого пылевато-песчаного (под ельником черничным) и подзолистой супесчаной грунтово-глееватой почвы (под березняком злаково-разнотравным), чем для подзола иллювиально-гумусово-железистого песчаного (под сосняком черничным).

Выводы. Исследуемые почвы характеризуются невысокой активностью азотфиксации. Наибольший уровень азотфиксирующей активности обнаружен в подзолистой грунтово-глееватой почве под березняком злаково-разнотравным (0.66 – 1.49 нмоль N $см^{-2}$ $час^{-1}$), что обусловлено наличием легкодоступного органического материала и менее кислой реакцией среды по сравнению с подзолами сосняка и ельника.

В сезонной динамике азотфиксации во всех типах леса отмечалось увеличение активности процесса к середине лета и постепенное снижение осенью. Это связано с динамикой погодных условий и, возможно, со скоростью поступления и разложения опада и подстилки.

Продуктивность азотфиксации в исследуемых фитоценозах была близка между собой и составляла ~ 2 – 3 кг N $га^{-1}$. Таким образом азотфиксация способна лишь в малой степени обеспечивать потребность этих фитоценозов в азоте.

Потери газообразного азота в процессе денитрификации не могут иметь существенного значения, поскольку эмиссии закиси азота денитрифицирующими бактериями в исследуемых почвах практически не обнаружено, вследствие низкой нитрифицирующей активности этих почв.

Микробное поглощение закиси азота обнаружено во всех исследуемых почвах. Преобладание этого процесса в почвах хвойных лесов может определяться неодинаковой численностью и степенью активности денитрифицирующих микроорганизмов, а также более низким содержанием минерального азота в почвах хвойных лесов, чем лиственных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Егоров В.И.* Свободноживущие азотфиксаторы подзолистых почв Кольского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.07. Кировск, 1979. 15с
2. *Егорова С.В., Каминская Т.А.* Активность фиксации азота в песчаных почвах сосновых культур // Лесоведение. 1980. № 4. С. 71–73.
3. *Гришакина И.Е.* Особенности микробной трансформации азота в почвах южной тайги (на примере ЦЛГПБЗ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.07, 03.00.27. М., 2007. 25 с.
4. *Загуральская Л.М.* Микробная трансформация органического вещества в лесных почвах Карелии. СПб.: Наука, 1993. 135 с.
5. *Кононков Ф.П., Умаров М.М.* Азотфиксация в лесах южной тайги // Лесоведение. 1982. № 6. С. 35–40.
6. *Кромка М., Степанов А.Л., Умаров М.М.* Восстановление закиси азота микробной биомассой в почвах // Почвоведение. 1991. № 8. С. 121–126.
7. *Кудеяров В.Н.* Азотный цикл и продуцирование закиси азота // Почвоведение. 1999. № 8. С. 988–998.
8. *Максимова А.Е.* Динамика воднорастворимых органических кислот в почвах разных типов леса Подмосковья // Лесоведение, 1975, № 4. С. 30–36
9. *Меняйло О.В.* Влияние древесных пород Сибири на образование и потребление N_2O // Изв. РАН. Сер. Биол. 2006. № 5. С. 606–612.
10. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Звягинцева Д.Г. М.: Изд-во Московского университета, 1991. 304 с.
11. *Петров-Спиридонов А.А.* Поступление азота в лесные экосистемы южной тайги // Лесоведение. 1985. № 4, С. 41–46.
12. *Работнов Т.А.* Азот в наземных биогеоценозах // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980. С. 69–90
13. *Разгулин С.М.* Фиксация атмосферного азота в различных типах леса южной тайги. // Лесоведение, 1995. № 4. С. 44–51.
14. *Разгулин С.М.* Азотфиксация и эмиссия углекислоты в экосистемах южной тайги. // Почвоведение, 1998. № 1. С. 88–95.
15. Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / Под ред. Н.Г. Федорца. М.: Наука, 2006. 287 с.
16. *Степанов А.Л., Лысак Л.В.* Методы газовой хроматографии в почвенной микробиологии / М.: МАКС-Пресс, 2002. 88 с.
17. *Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А.Л.* Микробиологическая трансформация азота в почве. М.: ГЕОС, 2007. 138 с.

18. Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 2003. 240 с.
19. Butterbach-Bahl K., Gasche R., Breuer L., Papen H. Fluxes of NO and N₂O from temperate forest soil: impact of forest type. N deposition and of liming on the NO and N₂O emissions // Nutr. Cycl. Agroecosyst. 1997. V. 48. P. 79–90.
20. Conrad R. Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O and NO) // Microbiol. Rev. 1996. V. 60, N 4. P. 609–640.
21. Cushon G.H., Feller M.C. Asymbiotic nitrogen fixation and denitrification in a mature forest in coastal British Columbia // Can. J. Forest Res. Res. 1989. V. 19. N 9. P. 1194–1200.
22. Davidson E.A., Kinglerlee W. A global inventory of nitric oxide emissions from soils // Nutr. Cycl. Agroecosyst. 1997. V. 48. P. 37–50.
23. Granhall U., Lindberg T. Nitrogen fixation in some coniferous forest ecosystems // Ecol. Bull. 1978. V. 26. P. 178–192.
24. Nohrstedt H.O. Nitrogen fixation (C₂H₂-reduction) in birchlitter // Scand. J. Forest Res. 1988. V. 3. N 1. P. 17–23.
25. Waide J.B., Caskey W.H., Todd R.L., Boring L.R. Changes in soil nitrogen pools and transformations following forest clearcutting // Forest Hydrol. And Ecol. Coweeta. N.Y.: Springer-Verlag, 1988. 232 p.

Nitrogen Fixation and Denitrification processes in Podzolic Soils under Coniferous and Small-Leaved Forests in the Middle Taiga in Karelia

A. V. Mamai, N. G. Fedorets, A. L. Stepanov

The actual and potential rates of nitrogen fixation and denitrification in soils of different genesis under coniferous and deciduous forests in the middle taiga of Karelia were determined by gas chromatography. The highest nitrogenase activity was recorded in the groundwater-gleyic podzolic soil under the grass-forbs birch stand. The content of easily available organic compounds in the soil is high due to the leaf fall-off and herbaceous vegetation. As the nitrifying activity of the soils under natural forest stands is very low, no N₂O emission was detected there. The intense N₂O assimilation by podzols under pine and spruce forests suggests that these ecosystems act as a sink for nitrogen-bearing greenhouse gases.

Forest soils, nitrogen fixation, denitrification, nitrous oxide, gas chromatography.