

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт лесоведения Российской академии наук**

УДК 574+631.4

На правах рукописи

РАЗГУЛИН СЕРГЕЙ МИХАЙЛОВИЧ

**Цикл азота в экосистемах березовых лесов южной тайги европейской
части России**

03. 02. 08. - экология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва 2017

Работа выполнена в лаборатории лесной геоботаники и лесного почвоведения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института лесоведения Российской академии наук

Официальные оппоненты:

Мосина Людмила Владимировна,

доктор биологических наук, профессор кафедры экологии, Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К.А. Тимирязева

Замолодчиков Дмитрий Геннадьевич,

доктор биологических наук, заведующий кафедрой общей экологии биологического ф-та Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Меняйло Олег Владимирович,

доктор биологических наук, профессор РАН, старший научный сотрудник лаборатории биогеохимических циклов в лесных экосистемах отдела дендроэкологии, Институт леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН

Ведущая организация:

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН

Защита диссертации состоится 30 ноября 2017 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 002.054.01 на фазе ФГБУН Институт лесоведения Российской академии наук по адресу: 143030 Россия, Московская область, Одинцовский район, село Успенское, ул. Советская, д. 21. Тел./факс 8 (495) 634-52-57. E-mail: root@ilan.ras.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института лесоведения РАН и на сайте ilan.ras.ru.

На сайте организации диссертация размещена 24 августа 2017 г.

Автореферат разослан

« »

2017 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета, к.б.н.



И.А. Уткина

ВВЕДЕНИЕ

Исследование обменных потоков вещества и энергии в экосистемах является главной целью биогеоценологии (Сукачев, 1947; Вомперский, 2010, 2014). В наземных экосистемах одну из ключевых позиций в биосферном круговороте занимает азот (Агроэкология ., 2000, 2004; Добровольский, 2003; Kudeyrov, Semenov, 2004, 2008). Очень сложный и разветвленный цикл элемента, пронизывающий все компоненты ландшафта, уже более 100 лет стимулирует устойчивый интерес к исследованию различных ветвей азотного баланса.

Дефицит азота лимитирует первичную продукцию наземных экосистем, включая большинство лесов умеренной зоны (Умаров, Кураков, Степанов, 2007; LeBauer, Treseder, 2008; Tateno, Takeda, 2010). Вместе с тем, это второй по количеству биогенный элемент, входящий в состав основных полимеров любой живой клетки – структурных белков, белков-ферментов, нуклеиновых и аденозинфосфорных кислот.

Из числа основных элементов питания азот – главнейший, непосредственно действующий фактор, от которого зависит продуктивность древостоев, так как недостаточное снабжение деревьев этим элементом, зависящее, в свою очередь, от разнообразных почвенных условий и прежде всего от периодически неблагоприятной аэрации почвы, проявляется во всех типах таежных лесов. В подзоне южной тайги недостаток азота в почвах служит одним из основных факторов, сдерживающих развитие подроста ели и восстановление хвойных лесов (Орлов, 1991; Рубцов и др., 2005).

На основании многолетних исследований, выполненных в нашей стране отмечается, что затраты азота на формирование годичного прироста выше возвращения элемента с опадом. (Родин, Базилевич, 1965). Однако, в этих исследованиях не учитываются процессы реутилизации азота в биогеоценозе и его затраты на продуцирование сети тонких корней (Титлянова, 2007, 2014). Необходимо углубление знаний биологического круговорота азота в лесу на основе стационарных исследований, с учетом реутилизации элемента, а также публикаций последнего времени по азотному циклу лесных экосистем и оценкам продукции тонких корней.

В подзоне южной тайги основное внимание уделялось исследованию коренных хвойных экосистем, в то время как России уже длительное время здесь доминируют вторичные мелколиственные леса, преимущественно представленные березняками. Многолетние мониторинговые исследования азотного цикла этих экосистем единичны. Высказывалось мнение, что в березняках за вегетацию количество фиксированного азота почвы в 10 раз превышает поступление элемента с атмосферными осадками (Азотфиксация в лесных биогеоценозах, 1987). В то же время другие данные показывали низкую продуктивности процесса, 2–5 кг N га⁻¹ за сезон (Лаврова, 1986 Гришакина, 2007). Вклад и масштабы симбиотической азотфиксации актиноризных растений в азотный баланс лесных почв были не исследованы.

Отсутствие количественных оценок минерализации органического азота в почвах затрудняло выявление основных процессов в цикле элемента, снабжающих доступным азотом лесные фитоценозы, а также служило препятствием для решения фундаментальной задачи – соотношения количества доступного азота, поступающего из почвы, и количества азота, необходимого для формирования первичной продукции фитоценоза.

Целью настоящей работы является изучение азотного цикла представителей экосистем березовых лесов подзоны южной тайги Европейской России с анализом доминирующих процессов поступления и расхода азота в разных биогеоценозах.

Основные задачи:

1. Изучение сезонной динамики и продуктивности несимбиотической азотфиксации в почвах экологически контрастных типов березовых лесов с оценкой регуляции процесса различными экологическими факторами.

2. Исследование сезонного хода и продуктивности несимбиотической азот-фиксации и деструкции органического вещества в почве вырубki кислочно-черничного березняка.

3. Изучение симбиотрофной азотфиксации ольхи серой, как основного представителя актиноризных деревьев южной тайги, с определением основных параметров, контролирующих сезонную динамику и продуктивность процесса в природных условиях.

4. Изучение сезонной динамики и продуктивности нетто-минерализации азота в различных горизонтах почвенного профиля экологического ряда березняков в условиях «in situ».

5. Оценка непродуктивных потерь азота в виде эмиссии аммиака с поверхности почвы южнотаежных березняков с характеристикой сезонной динамики процесса.

6. Сравнение поступления азота с атмосферными осадками и его выноса речным стоком с выявлением и определением основных факторов, контролирующих экспорт азота гидрографической сетью в подзоне южной тайги.

7. Разработка «деструкционной модели» внутрипочвенного цикла азота с разделением и количественной оценкой минерализационных и гумификационных потоков элемента в органогенном горизонте почвы кислочно-черничного березняка.

8. Системный анализ различных процессов азотного цикла в лесных экосистемах с выделением доминирующих.

Научная новизна. Проведенные многолетние полевые экологические исследования позволили получить количественные оценки различных ветвей азотного цикла в основных типах березняков подзоны южной тайги Европейской России, и оценить их межгодовую вариабельность. Доминирующим процессом азотного цикла, обеспечивающим азотом продукционный процесс, является минерализация соединений азота, варьирующая от 53 кг N га⁻¹ в чернично-сфагновом березняке до 153 кг N га⁻¹ за вегетацию в березняке-кисличнике. Межгодовая вариабельность

минерализации азота (отношение максимума к минимуму) менялась от 1.1 в чернично-сфагновом типе до 1.5 в кисличнике. Продуктивность несимбиотической азотфиксации в почве южнотаежных березняков не превышает 2 кг N га^{-1} за вегетацию, что в минимальной степени обеспечивает азотом лесные фитоценозы.

Трехлетние исследования симбиотрофной азотфиксации ольхи серой, как орографического субдоминанта березовых лесов, показали выраженную зависимость сезонной динамики азотфиксации от температуры воздуха ($r = 0.72$). Выявлены значительные межгодовые изменения продуктивности процесса, от 14 до 38 кг N га^{-1} за вегетацию.

Установлена важная роль часто недооцениваемого подзолистого горизонта в минерализации соединений азота. Его вклад в минерализованный азот составил от 15% в чернично-сфагновом типе леса до 58% в кислично-черничном березняке. В последнем типе леса эффективность минерализации азота в подзолистом горизонте была такой же, как и в подстилке, и составляла $0.015\text{--}0.016 \text{ мг N г C}^{-1} \text{ сут}^{-1}$.

Несмотря на экологическое различие, во всех березняках в почвенном профиле $0\text{--}20$ см на 1 г почвенной эмиссии C-CO_2 минерализуется близкое количество азота, равное 24 мг за сезон. Установлен незначительный размер потерь азота при эмиссии аммиака с поверхности почвы, составляющий в низко-, средне- и высокопродуктивных березняках 30 , 38 и 62 г N га^{-1} за сезон. Полученные оценки остаются крайне редкими в отечественной и зарубежной исследовательской практике.

По результатам апробации разработанной автором «деструкционной модели» установлено, что в результате деструкционного процесса запас общего азота в подстилке кислично-черничного березняка сокращается на 38% , или 16 г N м^2 за вегетацию, расходуясь в близких долях на синтез гумусовых кислот и минерализацию элемента. Указанные затраты азота полностью восстанавливаются весной следующего года. Наземный опад и продукция тонких корней компенсируют только 45% потерь элемента.

По результатам проведенных балансовых исследований, экосистемы южной тайги задерживают более 70% азота, поступившего с атмосферными осадками. Годовой вынос общего азота с речным стоком варьировал от 1.6 кг N га^{-1} у р. Нахты до 3.7 кг N га^{-1} у р. Волги и эффективно контролировался модулем водного стока и залесенностью бассейнов, с $R = 0.93$.

Защищаемые положения:

1. В березняках южной тайги Европейской России затраты азота на образование годичного прироста близки к количеству нетто-минерализованного азота почвы – главного процесса, снабжающего азотом лесные биогеоценозы.

2. Количество минерализованного азота в почвенном профиле экологического ряда березняков возрастает от низкопродуктивных насаждений к средне- и высокопродуктивным типам леса, но эффективность использования его при этом снижается, обеспечивая наиболее экономную ассимиляцию элемента в низкопродуктивных типах леса.

3. Активность минерализации соединений азота с глубиной почвенного профиля закономерно снижается, но эффективность процесса в разных горизонтах выражается значениями одного порядка для каждого типа березняков.

4. В экосистеме южнотаежного березняка деструкционные потери подстилки, выраженные в сухой массе, органических углероде и азоте, полностью восстанавливаются к маю следующего года. Наземный детрит и продукция тонких корней обеспечивают восстановление потерь по сухой массе и органическому углероду, однако затраты общего азота при этом компенсируются только на 45 %.

5. Экосистемы южнотаежных березняков удерживают более 70 % азота, поступившего с атмосферными осадками. Экспорт общего азота с речным стоком в районе исследований хорошо коррелирует с модулем водного стока и залесенностью бассейнов.

Практическая значимость. Полученные результаты по продуктивности минерализации соединений азота в почвах экологического ряда березовых лесов будут полезны при бонитировке и зонировании лесных экосистем, а также могут быть приняты в качестве базовых показателей азотного режима почв при проектировании лесовосстановительных работ. «Деструкционная модель» внутрипочвенного цикла азота может быть использована при построении функциональных моделей углерода и азота. Полученные оценки эмиссии аммиака из почв различных экосистем могут быть использованы для расчетов поступления азотсодержащих газов в атмосферу. Регрессионная модель зависимости экспорта общего азота с речным стоком от модуля водного стока и залесенности речных бассейнов может найти широкое применение в практике для оценок выноса общего азота из речных водосборов с близкими физико-географическими условиями. Разработанные и апробированные автором оригинальные методы исследования могут быть полезны в исследовательской практике.

Апробация работы. Результаты работы были представлены в докладах IV и V съездов Докучаевского общества почвоведов (Новосибирск, 2004; Ростов-на-Дону, 2008), материалах Международной научной конференции «Лесное почвоведение: итоги, проблемы, перспективы» (Сыктывкар, 2007), материалах Всероссийской научной конференции «Биосферные функции почвенного покрова» (Пушино, 2010).

Публикации. По теме диссертации были опубликованы 22 научных работы, в т.ч. 18 статей в журналах, рекомендованных ВАК, 4 – в прочих изданиях.

Объем работы. Диссертация изложена на 292 страницах, состоит из введения, шести глав, заключения, списка цитируемой литературы (387 источников, из них 293 на иностранных языках), содержит 13 рисунков и 65 таблиц.

Организация исследований. Исследования выполнялись в лаборатории лесной геоботаники и лесного почвоведения Института лесоведения РАН и соответствовали его плановой тематике. В основу

работы легли результаты многолетних исследований автора в период с 1992 по 2012 гг. в подзоне южной тайги ЕЧР (Рыбинский район Ярославской области).

Автор благодарен светлой памяти профессору, д.б.н. А.Я. Орлову за всестороннюю помощь в организации системных исследований азотного режима леса. За помощь и поддержку автор выражает благодарность к.б.н. А.Б. Лысикову, а также к.б.н. К.А. Смирнову и н.с. А.Д. Серякову. Автор также благодарен профессору, д.б.н. А.Л. Степанову за консультации по освоению методов измерения азотфиксации в лесных почвах. Автор признателен профессору, д.б.н. И.И. Васеневу, д.б.н. И.Н. Кургановой и д.б.н. Л.В. Воронину за редактирование рукописи настоящей работы и сделанные замечания.

Личный вклад автора. Постановка задачи, планирование экспериментов, сбор полевого материала, выполнение лабораторно-аналитических работ, обобщение и интерпретация полученных результатов, критический анализ литературного материала выполнены лично автором.

Глава 1. Цикл азота в бореальных лесах (обзор литературы)

В современной экологии важнейшее значение придается раскрытию мало изученных механизмов и особенно оценок функционирования экосистем. Циклу азота – основному элементу, ограничивающему продуктивность лесных биогеоценозов принадлежит центральное место. Сравнение различных ветвей азотного цикла в бореальных лесах показало, что наиболее значительными процессами являются минерализация соединений азота в лесных почвах (Mladenoff 1987; Pastor et al., 1984; Evans, et al., 1998; Devito et al., 1999; Groffman et al. 2001, 2009, 2011) и затраты элемента на формирование годичного прироста фитоценоза (Ремезов, и др., 1959; Паршевников, 1962; Казимиров и др., 1972; 1978; Орлов, Петров-Спиридонов, 1989; Титлянова, 2007, 2014; Pastor, Wockhem, 1984; Nadelhoffer et al., 1985). Количество азота, циркулирующее в этих процессах, выражается близкими величинами, достигающими около $100 \text{ кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$. Никакие другие потоки азотного цикла не достигают подобного уровня. Это обстоятельство, а также высокий уровень корреляции между надземной продукцией природных лесов и продуктивностью минерализации азота на региональном уровне (Pastor et al., 1984; Nadelhoffer et al., 1985; Reich et al., 1997; Joshi et al., 2003; Tateno, Takeda, 2010) позволяют утверждать, что минерализация элемента является главным процессом, снабжающим азотом лесные экосистемы.

Потоки элемента в других процессах азотного цикла: азотфиксация и денитрификация (Мамай и др., 2013; Corre et al., 1999; DeLuca et al., 2007; Zackrisson et al., 2004, 2009; Mattson et al., 2009; Peichl et al., 2010; Groffman et al., 2006, 2011), приход элемента с атмосферными осадками (Глухова, 1995; Gundersen et al., 2009; Sleutel et al., 2009) и вынос с речным стоком (Vuorenmaa et al., 2002; Mattson et al., 2003; Vanderbilt et al., 2003), эмиссия аммиака с поверхности почвы, зоогенные поступления незначительны.

Разнонаправленные процессы нивелируются, дисбаланс обычно менее 3-5 % от количества азота, минерализуемого в почвенном профиле, не существенно меняет величину и направление основных потоков азота в лесу.

Положительные корреляции между gross-минерализацией азота и эмиссией диоксида углерода подчеркивают глубокую связь цикла азота с процессами деструкции органического вещества почвы (Hart et al., 1994; Kaiser et al., 2011). Соединения низкомолекулярного органического азота (аминокислоты и аминсахара) являются бесспорными участниками азотного питания растений (Nordin et al., 2001; Gallet-Budynek et al., 2009; McFarland et al., 2010; Le Duca, Rothstein, 2010).

В лесах умеренной зоны ассимиляция $N_{\text{мин}}$ и $N_{\text{орг}}$ с микоризными комплексами и без них меняется от близкого соотношения этих форм (Finzi, Berthrong, 2005; Metcalfe et al., 2011) до значительного превосходства $N_{\text{мин}}$ над $N_{\text{орг}}$ (Finzi, Berthrong, 2005; Bennet, Prescott, 2004) и в целом исследована недостаточно. Аммоний остается наиболее предпочтительной формой ассимилированного азота (Чернобровкина, 2001; Rothstein et al., 1996).

До настоящего времени отсутствуют оценки затрат азота на гумификационные потоки элемента в почвенном профиле за вегетацию или год.

В исследованиях Н.Г.Федорец, О.Н. Бахмет (Федорец, Бахмет, 2003) и К. Надельхоффера (Nadelhoffer et al., 1985) показано, что минерализация азота в почве обеспечивает затраты азота на формирование годичного прироста фитоценозов. Анализ результатов исследований по биологическому круговороту азота в лесу цитированных выше авторов позволил установить, что в средневозрастных лесах затраты азота почвы на формирование 1 т прироста древостоев с учетом реутилизации элемента составляют 2.5 у сосны, 4.8 у ели, 5.5 у березы и осины и приближаются к 8 кг в широколиственных лесах.

Неполный учет продукции тонких корней и их отпада в этих исследованиях привел к значительному превышению расхода азота на формирование общего годичного прироста фитоценоза над его возвратом, достигающим 40 %. Учет отпада корней увеличивает возврат азота с опадом до 90 % прироста (Nadelhoffer et al., 1985), но затратный характер процесса остается.

В продукционном процессе затраты азота на формирование годичной продукции тонких корней составляют до 40–60 % общих затрат азота на годичный прирост фитоценоза (Nadelhoffer et al., 1985; Helmisaari et al., 2002), что в значительной степени контролирует внутрпочвенный цикл азота в лесу при отсутствии бесспорных методов измерения этого параметра (Титлянова, 2007; Steele et al., 1997; Meinen et al., 2009).

Изучение азотного цикла в березовых лесах Центрального региона России представляет особый интерес, так как березняки занимают большие площади в европейской части страны.

Глава II. Объекты и методы исследования

Исследования проводились в условиях представительного для подзоны южной тайги Европейской России Рыбинском районе Ярославской области. Рельеф территории спокойный, иногда почти плоский, образованный отложениями основной морены. Средние высоты лежат в пределах 140–150 м по Балтийской системе. Температурный режим умеренно теплый. Средняя температура июля равна 17.9 °С, средняя температура января не опускается ниже -11 °С. Среднее годовое количество осадков 590-620 мм. 60 % этого количества выпадает с мая по сентябрь. Начиная с середины 90-х гг. XX века характерны климатические аномалии, теплые зимы. Засухи редки. Осадков выпадает больше, чем испаряется. Почвообразующими породами служат моренные и покровные суглинки. Лесные биогеоценозы сформированы на суглинистых почвах (раменах), где в коренные ельники замещаются производными березняками (Орлов, 1991). Территория дренируется рекой Нахтой и ее притоками, впадающей в Рыбинское водохранилище в юго-восточной части его побережья.

Объектами исследования служат экосистемы южнотаежных березняков (Б), образующих экологический ряд типов леса (табл. 1, 2): Б. кисличник, Б. кислично-черничный и Б. чернично-сфагновый, приуроченным к основным элементам рельефа и различным водно-минеральным питанием от автоморфных условий до гидроморфных. Основной древесной породой здесь в последние десятилетия является береза поникшая. В подросте всегда присутствует ель обыкновенная.

В работе применялся целый комплекс полевых и лабораторных методов исследования, часть которых была усовершенствована автором, применительно к решаемым в рамках диссертационной работы задачам.

В 5–6 камерах, врезанных в почву на металлической раме размером 40 × 40 см ацетиленовым методом измеряли несимбиотическую азотфиксацию (Разгулин, 1995, 1998) и эмиссию CO₂ 8-12 раз за вегетацию. Симбиотрофную азотфиксацию определяли на трех деревьях, с изоляцией трех не отрезанных клубеньков в атмосфере ацетилена на каждом дереве, обеспечивая 9-кратную повторность эксперимента и 8-9 сроков измерений за сезон. Процесс исследовали в светлое время суток между 12 и 15 ч и ночью в 0–2 ч на одних и тех же клубеньках. Одновременно экспонировался клубенек без ацетилена. После опыта клубеньки срезали и на следующий срок изолировали новые. Пробы воздуха из камер отбирали в вакуумированные флаконы. Освещенность определяли люксметром Ю-16 на открытом месте, а под пологом – температуру воздуха и почвы. В полдень и в предрассветные часы из кроны дерева срезали 4-5 листьев для определения водного и осмотического потенциала.

В кислично-черничном березняке использовали средние показатели сезонной динамики выделения CO₂ с 1993 по 1996 г, включающие 134 срока наблюдений. В березняках, кисличнике и чернично-сфагновом, эмиссию CO₂ измеряли с поверхности почвы, из гумусового и торфянистого горизонтов, а также подзолистой части профиля.

Нетто-минерализацию азота органического вещества почвы определяли в трех горизонтах ее профиля методом инкубации проб без растений в пакетах из полиэтиленовой сетки в 8-кратной повторности для каждого горизонта за каждый срок измерения. Пакеты укладывали на место вырезанной пробы и экспонировали в условиях «in situ» 25–28 суток с мая по

Таблица 1. Характеристика объектов исследования

Название объекта	Элемент рельефа	Почва. Горизонты профиля, см Почвообразующая порода.	Формула древостоя. Возраст. Класс бонитета. Подлесок. Напочвенный покров
Березняк-кисличник	Крутой склон	Дерново-палево-подзолистая, легкосуглинистая A ₀ (0–1), A ₁ (1–11), A ₂ (11–40), A ₂ B (40–60), на моренном суглинке с CaCO ₃	9Б1Ос, 90 лет, I. Подрост ели 2500 экз га ⁻¹ . Клен, волчье лыко. жимолость, Щитовник мужской, кислица, сныть, сочевичник, аконит
Березняк кислично-черничный	Пологий склон	Дерново-средне-подзолистая, легкосуглинистая. A ₀ (0–3), A ₁ (3–4), A ₂ (4–30), A ₂ B(30–60), на моренном суглинке	7Б3Ос, 80 лет, II. Подрост ели 1500 экз га ⁻¹ . Рябина, крушина. Костяника, черника, майник, ожика, голокучник
7-летняя вырубка березняка кислично-черничного	- « -	- « - Подстилка местами приобрела характер дернины	Крупный еловый подрост с средним возрастом 35 лет. Возобновление порослевой осины. Марьянник луговой, вейник наземный, луговик дернистый
Березняк чернично-сфагновый	Депрессии рельефа, замкнутые понижения пологих склонов	Торфянисто-подзолисто-глеевая. Моховой очес A _{T1} (0–6), торф A _{T2} (6–10), A ₂ (10–30), B (30–60), на моренном суглинке.	9Б1Ос, 90 лет, IV. Подрост ели 1000 экз га ⁻¹ . Ива, крушина. Сплошной покров мхов, с преобладанием на ровных площадях сфагнума, а на кочках кукушкина льна

Плантация ольхи серой и ели	Верхняя часть пологого склона на месте бывшей пашни	Дерново-среднеподзолистая, до глубины 50–60 см легко-суглинистая. $A_{\text{пах}}$ (0–25), A_2 (25–55), B (55–80), на тяже-лом моренном суглинке	Участок 40×42 м. 19 рядов ольхи через 2 м в ряду и между рядами. Ель посажена между рядами ольхи через 1 м. Возраст деревьев 12-13 лет.
-----------------------------	---	--	---

Таблица 2. Таксационная характеристика березняков

Тип леса	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Сумма площадей сечений, $\text{м}^2 \text{га}^{-1}$	Запас древесины, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$	Число стволов на 1 га
Кисличник	29	37	33.5	430	527
Кислично-черничник	23.5	25	28.8	290	772
Чернично-сфагновый	16.5	15	22.6	174	1752

ноябрь, что обеспечивало 5–6 сроков за сезон. Разность в содержании аммонийного и нитратного азота в пробе между окончанием и началом экспозиции рассматривали как аммонификацию и нитрификацию (Разгулин, 2009). Количество образованного азота на единицу площади почвы за часы или сутки называем активностью процесса (A_m , $\text{мг N м}^{-2} \text{сут}^{-1}$), а накопление азота за вегетацию или год – его продуктивностью (N_m , $\text{г N м}^{-2} \text{год}^{-1}$, $\text{кг N га}^{-1} \text{год}^{-1}$).

Эмиссию аммиака из лесных почв измеряли в 10-кратной повторности за каждый срок измерения методом изолированных камер площадью 60 см^2 врезанных в почву, с использованием принципа поглощения микроколичеств аммиака серной кислотой. Продолжительность экспозиции составляла 10–15 суток (Разгулин, Степанов, 2009).

Для определения запаса подстилки образцы отбирали стальной трубкой, диаметром 57 мм, в 30-кратной повторности за каждый срок измерения. В каждом горизонте лесных почв измеряли температуру почвы и ее влажность. Листовой опад определяли в 6 опадоуловителях, установленных на поверхности почвы в начале августа.

Содержание этилена, метана и углекислого газа во флаконах измеряли на газовом хроматографе (Разгулин, 2000, 2004). В кисличнике и чернично-сфагновом березняках концентрации CO_2 в флаконах измеряли на анализаторе с поглотителями Реберга, с титрованием избытка гидрата окиси бария соляной кислотой. В качестве газа-носителя использовали аргон (Разгулин, 2014). Водный и осмотический потенциал листьев ольхи

определяли камерой давления и термопарным криоскопом (Разгулин, Богатырев, 2004). Обменный аммоний в почвенной вытяжке определяли методом изотермической дистилляции аммиака в щелочной среде. Пробы анализировались в двух повторностях (Разгулин, 2009). Нитраты почвенного раствора определяли восстановлением до нитритов на омедненном кадмии, с колориметрическим измерением последних с реактивом Грисса. В 2009 г. в почве березняка-кисличника нитраты определяли в каждой пробе. В 2010–2012 гг. за каждый срок измерения анализировалась смешанная проба из 8 составляющих (Разгулин, 2009). Все результаты по содержанию минерального азота отнесены к сухому весу почвы. В таблицах и графиках приведены средние значения и ошибки среднего, с вероятностью 65 % для симбиотрофной азотфиксации и эмиссии аммиака, 81 % для несимбиотической азотфиксации и 95 % для минерализации азота и эмиссии CO₂.

Поступление азота с атмосферными осадками и вынос его стоком р. Нахты определялись в 2012 г. Концентрации общего азота в воде анализировали методом персульфатного окисления (Гапеева, Разгулин, Скопинцев, 1982). Речной сток рассчитывали для среднего по водности года, с использованием коэффициента стока для района исследований.

Глава III. Азотфиксация в экосистемах южной тайги

В кислично-черничном березняке максимальные значения активности несимбиотической азотфиксации были отмечены с мая до середины июля, когда подстилки березняка еще насыщены водорастворимыми углеводами – главным энергетическим субстратом для азотфиксирующей микрофлоры (Максимова, 1975; Van Cleve et al., 1993). В дальнейшем при утилизации углеводов микрофлорой почвы их содержание снижается, вызывая снижение активности процесса. Засушливый 1999 г. обеспечил крайне низкие скорости азотфиксации в подстилке березняка (табл. 3).

Таблица 3. Показатели несимбиотической азотфиксации в почвах южнотаежных березняков

Год. Период исследований	Активность, мкг N м ⁻² ч ⁻¹				Продуктивность, кг N га ⁻¹	
	Средняя за период		Максимум процесса. Дата.		К-ч	Ч-с
	К-ч *	Ч-с*	К-ч	Ч-с		
1993. 18.05-9.09	54±19	54±27	150.15.06	236.02.06	1.4±0.49.	1.44±0.7
1994. 17.05-12.10	21±3	27±5	48.17.05	178.19.05	0.73±0.1.	0.92±0.2
1995 24.05- 9.10	22±3	27±5	43.22.06	42.18.09	0.72±0.1.	0.90±0.2

*Березняки: кислично-черничный (К-ч) и чернично-сфагновый (Ч-с).

1996 22.05-12.08	27±4	38±10	48. 2.07	67.29.07	0.53±0.1	0.76±0.2.
1999 7.06- 6.09.	4±1.5		5. 7.06		0.08±0.03	

В избыточно-увлажненном чернично-сфагновом березняке максимумы активности азотфиксации были отмечены как в начале, так и в окончании периода исследований (табл. 3). Однако наибольшая активность была получена в 1993–1994 гг, в мае и июне, когда азотфиксация и метаногенез коррелировали между собой ($r = 0.97$ при $p = 0.00003$), указывая на возможность микрофлоры использовать метан в качестве энергетического субстрата для азотфиксации (Разгулин, 1995). Продуктивность процесса в обоих типах леса оказалась близка и не выходила за пределы $1.44 \text{ кг N га}^{-1}$ за сезон, что соизмеримо с приходом азота с атмосферными осадками в этот период.

На вырубке активность азотфиксации в 1997 г. менялась от $2 \text{ мкг N м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ в мае до $17\text{--}19 \text{ мкг N м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ в июне, при среднем значении $11 \pm 2 \text{ мкг N м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$. В более влажном 1998 г. активность процесса выражалась близкими величинами в начале вегетации, минимумом ($3 \pm 1 \text{ мкг N м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$) в сентябре и максимумом ($21 \pm 7 \text{ мкг N м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$) в октябре. Среднесезонная активность азотфиксации составляла $7.6 \pm 1.5 \text{ мкг N м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$. Смещение максимума процесса на октябрь могло быть связано с развитием в этот период автотрофных азотфиксаторов сине-зеленых водорослей.

Продуктивность процесса в лесу была больше, чем на вырубке, и составляла соответственно 0.54 ± 0.06 и $0.25 \pm 0.04\text{--}0.37 \pm 0.07 \text{ кг N га}^{-1}$. На вырубке 10-кратное сокращение листового опада не компенсируется увеличением фитомассы трав (Орлов, Петров-Спиридонов, 1986). В подстилках лесосек на длительную перспективу складывается отрицательный баланс органического вещества, уменьшающий концентрации $C_{\text{орг}}$ в два раза, по сравнению с лесом. Доля углерода, перешедшая в CO_2 при минерализации подстилки с 26.05 по 9.09 составляла 37 % в лесу и 43–61 % на вырубке, что свидетельствует о затратном характере режима $C_{\text{орг}}$ на вырубке. Поступление органического вещества в почву 7-летней вырубке в 1.5 раза меньше, чем в березняке, и оценивается в 227 и 351 г м^{-2} за сезон, соответственно (Орлов, Петров-Спиридонов, 1986). Это обстоятельство и низкоуглеродный характер подстилки сдерживает образование водорастворимых углеводов и ограничивает активность азотфиксации на вырубке по сравнению с лесом.

На плантации ольхи серой сезонные изменения нитрогеназной активности клубеньков варьировали в 5 раз и в целом регулировались температурой воздуха ($r = 0.72$ и $p = 0.07$) и осмотическим потенциалом листьев ($r = 0.61$ и $p = 0.01$) (рис. 1). В 1998 г. регуляция сезонной динамика процесса совокупным действием температуры воздуха, водного и осмотического потенциалов листа и освещенности достигала 97 %. Ночью нитрогеназная активность составляла в июне 4 %, в июле 12 %, и в августе 37 % дневных значений. Сезонный рост данного показателя происходил на фоне

уменьшения в течение лета дневных скоростей азотфиксации. Вероятно, ольха таким образом реагирует на сокращение светового дня.

Межгодовые изменения продуктивности процесса достигали 2.7 раза, при этом она оказалась наибольшей при максимальной температуре воздуха (табл. 4). Активность симбиотрофной азотфиксации превышает активность несимбиотического процесса в подстилке березняков ($0.12 \text{ мкг N } \Gamma^{-1} \text{ сут}^{-1}$) на 3-4 порядка. С листовым опадом поступает $75 \text{ кг N } \Gamma \text{ a}^{-1}$ за вегетацию, что значительно обогащает почву плантации азотом. В качестве компенсации за высокоэффективную азотфиксацию и автономный азотный режим актино-ризные растения отдают часть фотоассимилятов корневому симбионту. Вероятно, это сдерживает их распространение, и ольха не образует больших массивов.

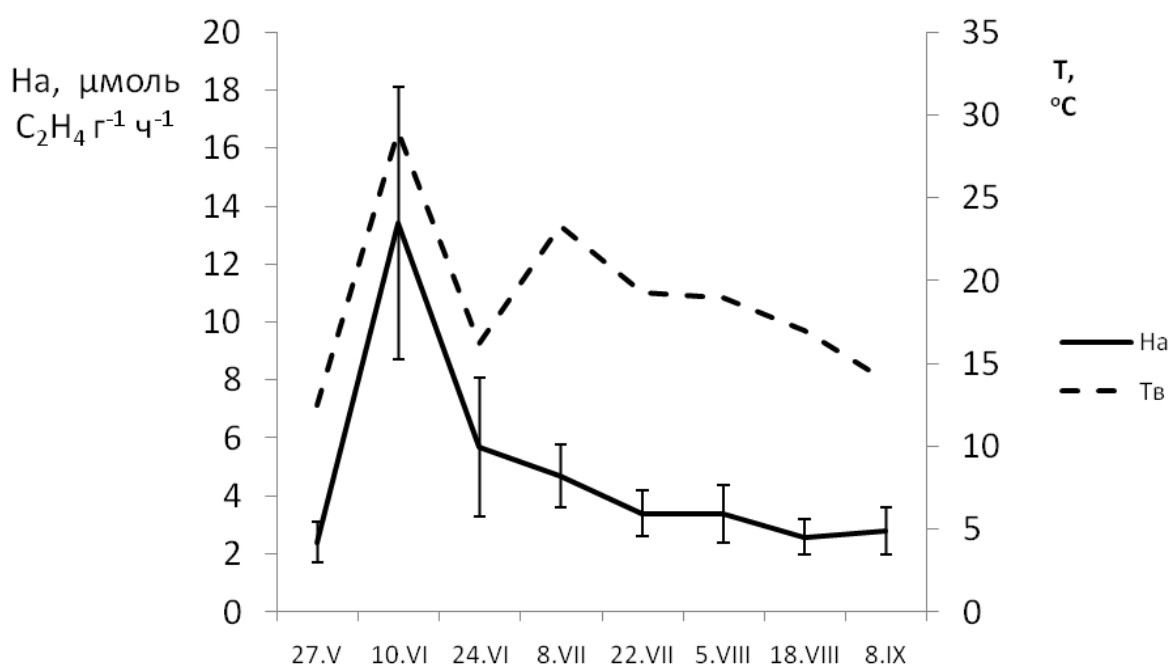


Рис. 1. Сезонная динамика нитрогеназной активности (Na) ольхи серой и температуры воздуха (Tв) в 1998 г.

Таблица 4. Показатели симбиотрофной азотфиксации ольхи серой

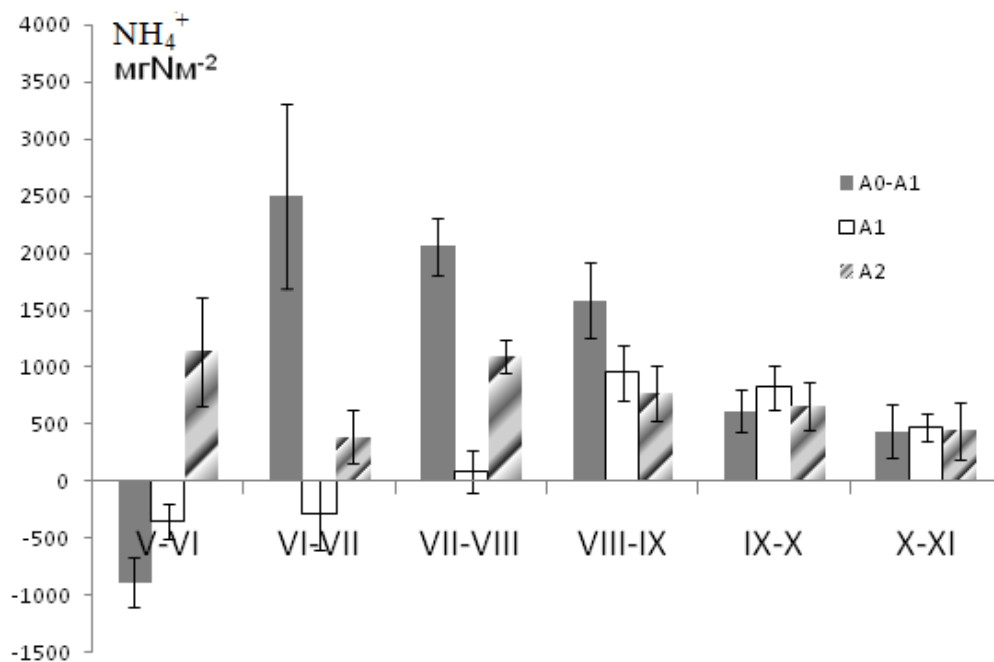
Год. Период исследований	Средняя за период температура воздуха, °C	Средняя за период азотфиксирующая активность, $\text{мкг N } \Gamma^{-1} \text{ч}^{-1}$	Продуктивность, $\text{кг N } \Gamma \text{ a}^{-1}$ за период исследований
1997 20.05-25.09	17.3	66 ± 13	30 ± 6
1998 27.05- 8.09	18.8	31 ± 5	14 ± 4
1999 27.05- 8.09	24.0	88 ± 14	39 ± 11

Глава IV. Минерализация соединений азота в почве экологического ряда южнотаежных березняков

4. 1. Минерализация соединений азота в почве березняка-кисличника

В 2009 г. аммонификация в горизонте А₀–А₁ имела отрицательный знак в мае-июне, была максимальной в июне-июле и уменьшалась в остальные пе-

А



Б

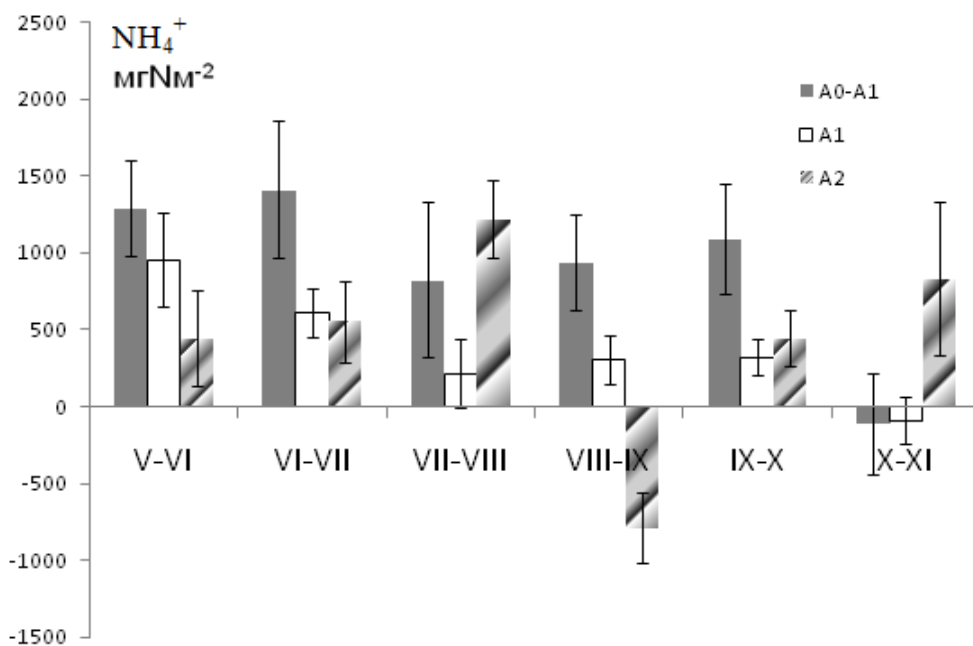


Рис. 2. Сезонная динамика почвенной аммонификации в экосистеме березняка-кисличника в 2009 г. (А) и 2010 г. (Б)

риоды (рис. 2). В горизонте A_1 был также отмечен отрицательный знак процесса в первые два срока, минимум в июле-августе, десятикратный рост в августе-сентябре, близкие значения в сентябре-октябре и снижение в октябре. Изменения влажности почвы объясняли 56–67 % сезонных вариаций аммонификации в верхних горизонтах почвы березняка.

В подзолистой части профиля максимум процесса был отмечен в мае-июне, затем снижение в июне-июле, рост в июле-августе и последующее снижение со второй половины августа по ноябрь. Температура и влажность почвы не регулировали сезонные изменения аммонификации.

В 2010 г. максимальные значения аммонификации в горизонте A_0-A_1 отмечены в июне-июле, затем наблюдалось снижение в июле-августе, незначительный рост в августе-сентябре и сентябре-октябре и прекращение процесса в октябре. Аммонификация в горизонте A_1 характеризовалась максимумами в мае-июне и снижением в остальные периоды. В элювиальной толще отмечен рост процесса от весны к максимуму в середине лета, отрицательные значения в августе-сентябре и увеличение осенью (рис. 2). В засушливый 2010 г. 70–84 % сезонной динамики аммонификации в верхних горизонтах регулировались совокупным влиянием температуры и увлажнения. В горизонте A_2 регуляции процесса гидротермическими параметрами почвы отмечено не было (табл. 4).

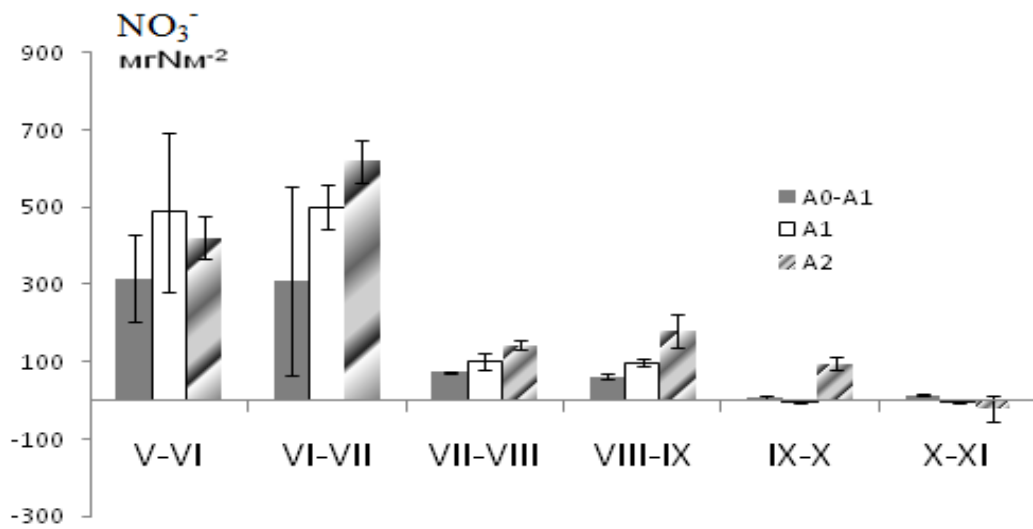
Нитрификация во всех горизонтах характеризовалась близкими величинами (рис. 3). В 2009 г. потери аммония (аммонификация с отрицательным знаком) в верхних горизонтах в мае-июне (-882 и -348 мг N м⁻²) и A_1 (-291 мг N м⁻²) в июне-июле отчасти могли быть связаны с высокими значениями нитрификации в эти сроки – 315, 487 и 500 мг N м⁻² соответственно. Это подтверждается корреляцией аммонификации и нитрификации в горизонте A_1 с $r = 0.84$ и $p = 0.03$. В 2009 г. 76 % сезонных изменений нитрификации во всех горизонтах регулировались гидротермическими параметрами почвы. В 2010 г. совокупное действие температуры и увлажнения почвы объясняло 76 % вариаций нитрификации только в горизонте A_2 . (табл. 5).

Сезонные изменения нитрификации были синхронны во всех горизонтах за оба года исследований (с $r = 0.82-0.99$ при $p = 0.04-0.0006$).

В 2010 г. связь сезонной динамика аммонификации с выделением CO_2 была обозначена только в горизонте A_0-A_1 с $r = 0.64$. Нитрификация, отражая аэробный характер процесса, коррелировала с сезонной эмиссией CO_2 из горизонта A_2 с $r = 0.83$ в 2009 г. и из трех горизонтов в 2010 г., с $r = 0.68, 0.55$ и 0.70 соответственно.

Аммонификация составляла около 80 % минерализованного азота (табл. 6). В среднем за оба года исследования вклад горизонтов A_0-A_1 , A_1 и A_2 в сумму азота, минерализованного в почвенном профиле был равен 50, 22 и 28 % соответственно. Межгодовые изменения продуктивности процесса в почвенном профиле составляли 1.5 раза.

А



Б

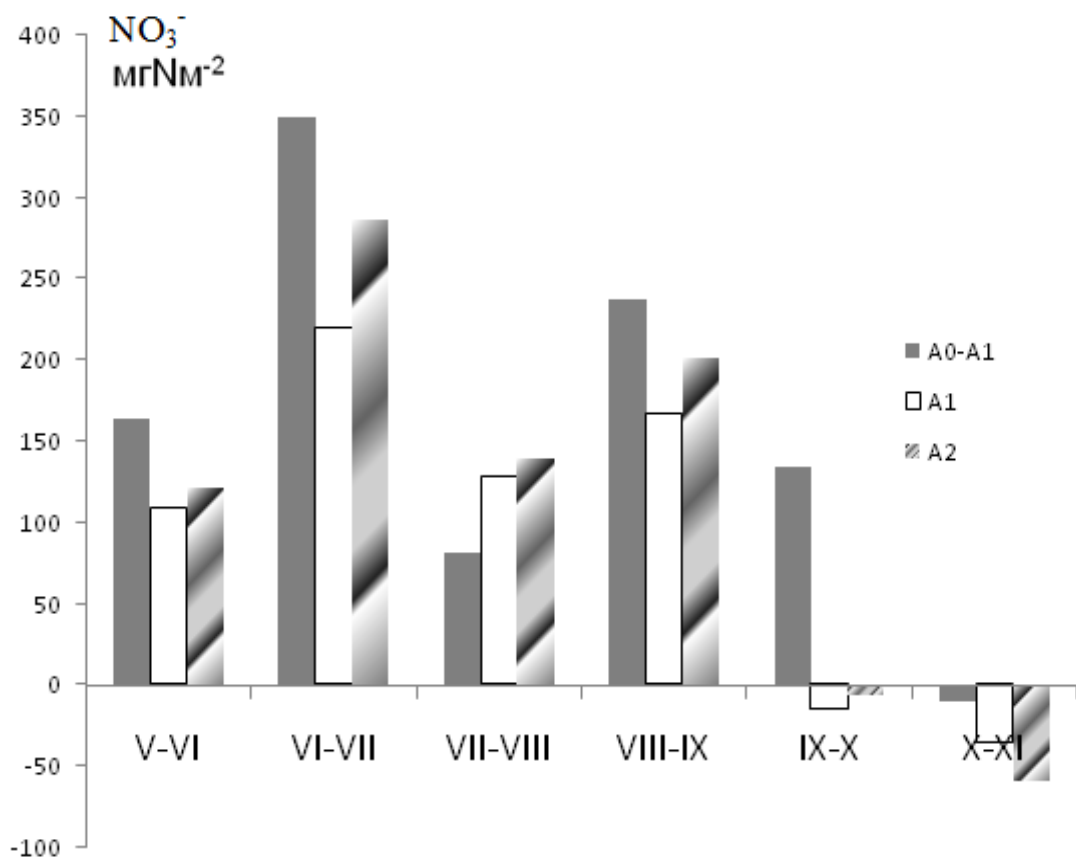


Рис. 3. Сезонная динамика почвенной нитрификации в экосистеме березняка-кисличника в 2009 г. (А) и 2010 г. (Б)

Таблица 5. Регрессионные зависимости сезонной динамики аммонификации (Ам) и нитрификации (Н) почвы от ее температуры (Т) и влажности (W) в березняке-кисличнике

Год	Горизонт почвы	Ам, Н, мг N м ⁻² за 28 суток экспозиции	r ²	p
2009	А ₀ -А ₁	Ам = W(-272) + 11746	0.59	0.1
	А ₁	Ам = W(-106) + 2864	0.67	0.08
	А ₀ -А ₁	Н = Т(31) + W(40) - 1853	0.72	0.15
	А ₁	Н = Т(23) + W(42) - 1140	0.76	0.12
	А ₂	Н = Т(63) + W(60) - 1752	0.73	0.12
2010	А ₀ -А ₁	Ам = Т(70) + W(43) - 1339	0.70	0.17
	А ₁	Ам = Т(31) + W(35) - 822	0.84	0.06
	А ₂	Н = Т(21) + W(13)-383	0.76	0.12

Здесь и в табл. 7, 9, 12-14 температура в °С, а влажность в %%

Таблица 6. Продуктивность минерализации соединений азота в почве березняка-кисличника с мая по ноябрь

Год	Горизонт почвы, см	Аммонификация	Нитрификация	Эмиссия СО ₂ с поверхности почвы	Листовой опад
		г N м ⁻²		г С м ⁻²	
2009	А ₀ -А ₁ (0-6)	6.3±0.9	0.4±0.1	570 ±85	164±46
	А ₁ (6-11)	1.9±0.3	1.2±0.2		
	А ₂ (11-21)	4.1±0.6	1.4±0.1		
	Всего	15.3±1.1	3.0±0.2		
2010	А ₀ -А ₁ (0-6)	4.7±0.5	1	418±63	115±8
	А ₁ (6-11)	1.9±0.2	0.6		
	А ₂ (11-21)	1.4±0.5	0.7		
	Всего	10.3±0.7	2.3		

4. 2. Минерализация соединений азота в почве березняка кислично-черничного

В подстилках березняка на протяжении большей части периода исследования накапливается аммоний. Сезонные изменения процесса были хорошо выражены в 2005 г. с высокими значениями в июне-июле и сентябре,

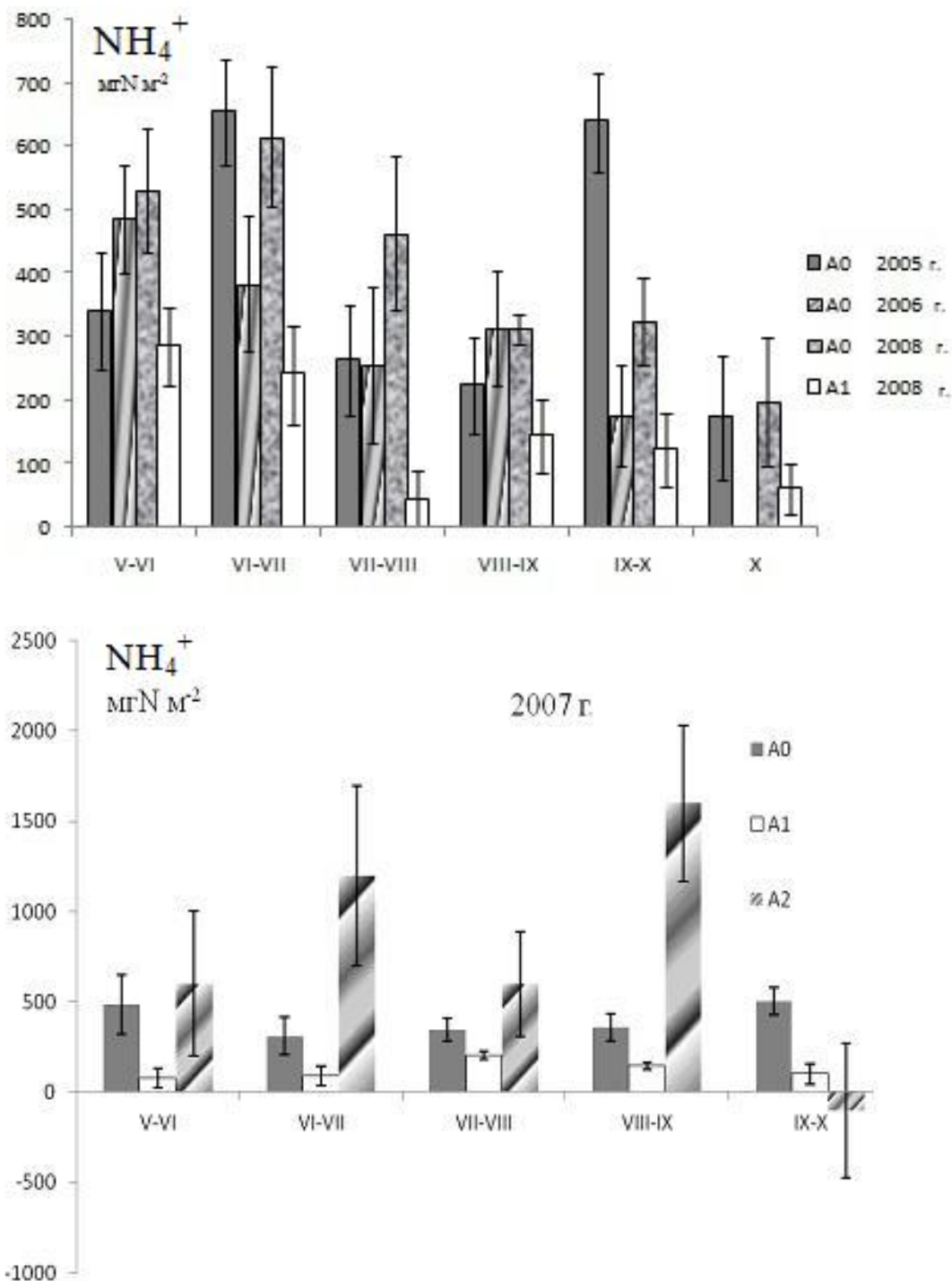


Рис. 4. Сезонная динамика почвенной аммонификации в экосистеме кислично-черничного березняка

с минимумом в октябре. Увеличение аммонификации в сентябре могло быть вызвано листопадом как дополнительным энергетическим субстратом для почвенной микрофлоры. В 2006 и 2008 гг. сезонная динамика процесса характеризовалась максимумами в первую половину лета и снижением в остальные периоды. В 2008 г. накопление аммония выражалось близкими величинами за период исследования (рис. 4). Только в 2007 и 2008 гг. сезонная динамика аммонификации регулировалась температурой и влажностью почвы, изменения которых обеспечивали 51 и 81 % всех вариаций процесса (табл. 7).

В 2007 г. аммонификация коррелировала с запасом подстилки с $r = 0.77$ при $p = 0.12$. В отдельные годы из-за изменения запаса подстилки сезонная динамика активности процесса, выраженная на единицу площади и на единицу массы почвы, была различна.

В сезонной динамике аммонификации в гумусовом горизонте максимумы процесса были отмечены в разные периоды – во второй половине сезона в 2007 г. и в начале вегетации в 2008 г. Сезонные изменения аммонификации в подстилке и горизонте A_1 не были синхронными в 2007 г. и коррелировали в 2008 г. с $r = 0.68$ при $p = 0.14$. Регуляции процесса гидротермическими параметрами почвы отмечено не было.

В элювиальной части профиля отмечены минимумы аммонификации в мае-июне и июле-августе, а максимумы в июне-июле и августе-сентябре. Сезонные изменения процесса в этом горизонте и подстилке коррелировали между собой с $r = 0.74$ и $p = 0.15$. Совокупное действие температуры и увлажнения объясняло 81 % изменений процесса (табл. 7).

Таблица 7. Регрессионные зависимости сезонной динамики аммонификации (A_m) от температуры (T) и влажности (W) почвы в березняке кислочно-черничном

Год	Горизонт почвы	A_m , мг N м ⁻² за 28 суток экспозиции	r^2	p
2007	A_0	$A_m = T(-18) + 665$	0.56	0.14
	A_2	$A_m = T(167) - 1397$	0.54	0.15
		$A_m = W(174) - 3204$	0.48	0.19
		$A_m = T(139) + W(141) - 4246$	0.84	0.16
2008	A_0	$A_m = W(-30) + 2139$	0.81	0.01

Сезонные изменения аммонификации в подстилке березняка не коррелировали с сезонной динамикой эмиссии углекислого газа, выделяемого с поверхности почвы.

Преобладала аммонификация (табл. 8). Вклад нитрификации в общий минерализованный азот почвенного профиля не превышал 1.6%. Наиболь-

большая продуктивность нитрификации отмечена в элювиальной части. Вклад подстилки, гумусового и подзолистого горизонтов в минерализованный азот почвы был равен 33, 10 и 57 % соответственно. Вклад подзолистого горизонта превышал вклад подстилки в 1.7 раза. Межгодовые

Таблица 8. Продуктивность минерализации соединений азота в почве березняка кислично-черничного с мая по октябрь

Год	Горизонт почвы, см	Аммонификация	Нитрификация	Эмиссия CO ₂ с поверхности почвы	Листовой опад
		г N м ⁻²		г C м ⁻²	
2005	A ₀ (0–2)	2.3±0.2	0.004	347±52	120±12
2006		1.6±0.1	0.006		
2007		2.0±0.2	0.002		
2008		2.2±0.2	0.0034		
2007	A ₁ (2–3)	0.35±0.03	0		
2008		0.80±0.14	0.0055		
2007	A ₂ (3–13)	3.4±0.7	0.093		
Всего		6.0±0.75	0.1		

изменения продуктивности минерализации азота составляли 1.4 раза в подстилке и 2.8 раза в гумусовом горизонте.

4. 3. Минерализация соединений азота в почве березняка чернично-сфагнового

В засушливый 2011 г. в органогенных горизонтах почвы березняка аммонификация характеризовалась максимумом в первый срок измерений и снижением в остальные периоды (рис. 5). Сезонные изменения аммонификации в этих горизонтах были синхронны и коррелировали между собой с $r = 0.89$ при $p = 0.017$. Влажность почвы контролировала до 67 % сезонной вариации процесса в этих горизонтах (табл. 9). В элювиальном горизонте отмечено отсутствие лимитирующего влияния температуры и увлажнения почвы на процесс.

В более влажный 2012 г. сезонные изменения аммонификации в горизонтах A_{T1} и A_{T2} на 54 и 82 % регулировались температурой почвы. В элювиальной толще процесс был хорошо выражен в первые три срока измерения и имел минимальные значения в остальные периоды. В этом горизонте влажность почвы контролировала 64 % сезонной динамики накопления аммония.

Сезонные изменения процесса коррелировали между собой в горизонтах A_{T_2} и A_2 с $r = 0.65$ при $p = 0.16$.

Сезонная динамика эмиссии углекислого газа и аммонификации коррелировали между собой в горизонте A_{T_1} с $r = 0.83$ и $p = 0.04$ в 2011 и 2012 гг. и горизонте A_{T_2} с $r = 0.65$ и $p = 0.16$ в 2011 г.

Преобладала аммонификация, составляющая 99,8 % азота, минерализованного в почвенном профиле (табл. 10). Межгодовые различия в продуктивности минерализованного азота в сухой (60 ± 7 кг N га⁻¹) и влажный (53 ± 3 кг N га⁻¹) годы оказались недостоверны, что может свидетельствовать о

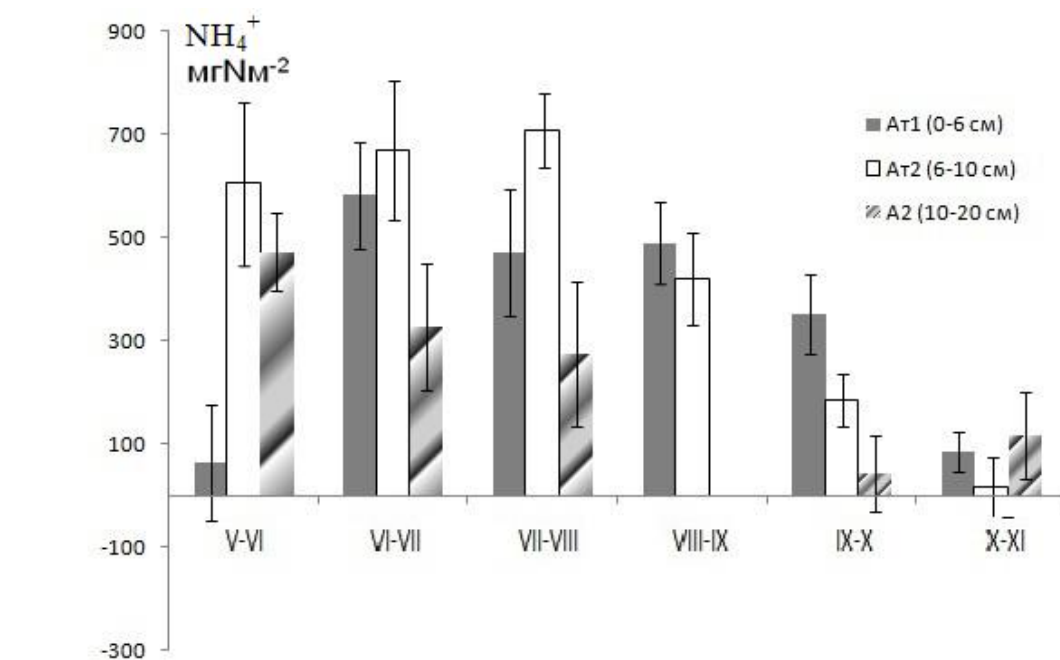
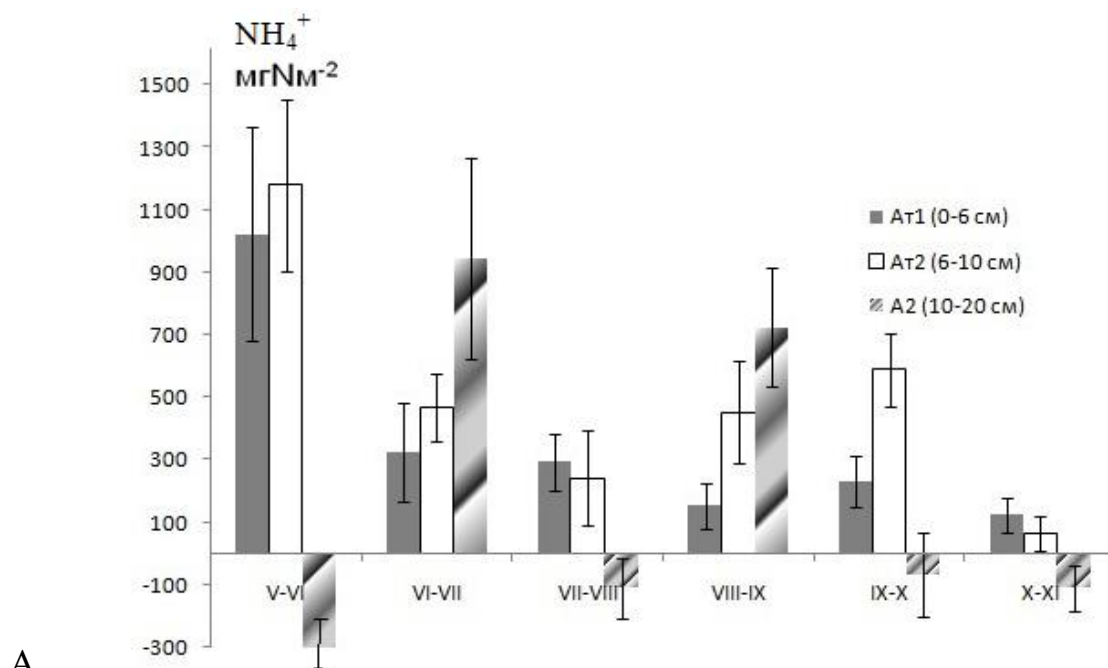


Рис. 5. Сезонная динамика почвенной аммонификации в экосистеме чернично-сфагнового березняка в 2011 г. (А) и 2012 г. (Б)

доминирующей роли бактерий над грибами в этом процессе. Переувлажнение и связанный с ним анаэробноз почвы ингибирует деятельность грибов, в основном аэробов, и в случае преобладания грибов, количество минерализованного азота в сырой год было бы значительно меньше.

Таким образом, гидротермические параметры почвы лишь в отдельные годы регулируют процессы минерализации азота в березовых лесах. Несмотря на разнообразие сезонной динамики аммонификации в почвах различных типов березняков, в большинстве случаев максимумы процесса в верхних горизонтах отмечены в первую половину лета, когда подстилки и органические горизонты насыщены водорастворимыми углеводами, являющимися энергетическим субстратом для аммонифицирующей микрофлоры (Van Cleve et al., 1993; Kielland et al., 2006). В остальные периоды их содержание снижается, вызывая снижение активности процесса.

За годы исследований в минеральных горизонтах почвы березняков периодически фиксировались потери аммония, что связано с превышением скорости иммобилизации азота микрофлорой над скоростью нетто-минерализации в определенные периоды (рис. 2, 4–5).

Аммонификация является главным процессом минерализации азота. Крайне низкие концентрации азота нитратов и скорости нитрификации в кислых лесных почвах, ранее рассматривавшиеся как результат действия неблагоприятных условий на реализацию процесса нитрификации, теперь склонны объяснять соотношением близких и высоких (до $300 \text{ мг N м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$) скоростей нитрификации и утилизации нитратов микрофлорой, отчего в почвенный раствор поступает малое количество нитратного азота, а период оборота нитратов в системе «почва-микроорганизмы» составляет, как правило, несколько часов (Stark, Hart, 1997).

Таблица 9. Регрессионные зависимости сезонной динамики аммонификации (A_m) от температуры (T) и влажности (W) почвы в березняке чернично-сфагновом

Год	Горизонт почвы	мг N м^{-2} за 28 суток экспозиции	r^2	p
2011	A_{T1}	$A_m = W(73) - 5761$	0.67	0.05
	A_{T2}	$A_m = W(43) - 2638$	0.67	0.08
2012	A_{T1}	$A_m = T(32) - 96$	0.54	0.09
	A_{T2}	$A_m = T(73) - 482$	0.82	0.01
		$A_m = T(99) + W(9) - 1249$	0.92	0.02
	A_2	$A_m = W(25) - 409$	0.64	0.05

Таблица 10. Продуктивность минерализации соединений азота в почве березняка чернично-сфагнового с мая по ноябрь

Год	Горизонт почвы, см	Аммонификация	Нитрификация	Эмиссия CO ₂ с поверхности почвы г С м ⁻²	Листовой опад
		г N м ⁻²			
2011	АТ ₁ (0–6)	2.1±0.4	- 0.013	260±40	121±60
	АТ ₂ (6–10)	2.7±0.4	-0.015		
	А ₂ (10–20)	1.2±0.4	0.035		
	Всего	6.0±0.7	0.007		
2012	АТ ₁ (0–6)	1.9±0.2	-0.004	221±33	109±9
	АТ ₂ (6–10)	2.6±0.2	0.002		
	А ₂ (10–20)	0.8±0.15	0.041		
	Всего	5.3±0.3	0.039		

Наличие энергетических субстратов в верхних органических горизонтах почвы в первую половину вегетации обеспечивает максимумы минерализации и совпадает с временем активного роста растений. С окончанием ростовых процессов фитоценоза микрофлора почвы начинает перестраиваться с нетто-процесса на усиление иммобилизации азота, осуществляя рециклинг элемента и сохраняя азот для старта вегетации следующего года (Kaiser et al., 2011). В октябре значения нетто-аммонификации, как правило, низки и недостоверны.

Таким образом, количество минерализуемого органического азота почв березняков растет в экологическом ряду от низко- до высокопродуктивных биогеоценозов (табл. 6, 8, 10). Увеличение объемной массы почвы в элювиальных горизонтах сближает оценки минерализованного азота в нижних частях профиля с верхними горизонтами.

Влияние гидротермических условий на количество минерализованного азота почвы в различных лесах проявляется по-разному. В засушливый год в кисличнике снижается эмиссия CO₂ из почвы и, соответственно, минерализация азота (табл. 6), а в чернично-сфагновом березняке дефицит влаги увеличивает эмиссионные потери CO₂ и минерализацию соединений азота (табл. 10). В целом, увеличение эмиссионных потерь углерода соответствует такому же увеличению минерализованного азота почвы как в кисличнике так и в чернично-сфагновом типе.

Возможно, в реализации процессов gross-минерализации азота (ГN_м) в лесных почвах ведущая роль принадлежит бактериям, на что указывает ранее

отмеченный отрицательный характер связи «ГН_м-грибы::бактерии» (Hogberg et al., 2007).

Таким образом, минерализация азота в почве чернично-сфагнового березняка с угнетенными древостоями оказалась близка к значению этого параметра в кислично-черничном березняке (60 кг N га⁻¹ за сезон) и уступала только березняку-кисличнику с количеством минерализованного азота, равным 103-153 кг N га⁻¹ за сезон. Однако исследованная часть почвенного профиля кислично-черничного березняка составляла 0–13 см, а не 0–20–21 см, как в двух других насаждениях. Продуктивность процесса в кислично-черничном типе леса, приведенная к мощности почвенного профиля равного 0–20 см составляет 83 кг N га⁻¹.

Исследователи минерализации органического азота в почвах бореальных лесов, как правило, не затрагивают элювиальный горизонт профиля (Fisk, 2002 ; Burns, Murdoch, 2005; Zak et al., 2006; Groffman et al., 2001, 2009, 2011). вклад которого в продуктивность этого процесса оказался существенным, составляя в березняках чернично-сфагновом и кислично-черничном 18 и 56 %, и 28 % в березняке-кисличнике. Минерализация азота, рассчитанная на единицу площади, зависит от мощности почвенного горизонта, его объемной массы и сильно варьирует в различных экосистемах. Выражение среднесезонной активности процесса на единицу массы почвы в сутки (A_m) дает возможность объективно сравнивать активность горизонтов почвы в различных лесах. Если соотнести минерализованный азот с содержанием $C_{орг}$ и $N_{орг}$, то получим показатели эффективности минерализации азота N_c и N_n (табл. 11).

В хорошо дренированной почве березняка кисличника значения A_m и N_c снижаются от верхних горизонтов к нижним. Показатели эффективности минерализации по азоту (N_n) минимальны в среднем горизонте и близки в верхней и нижней части профиля. Самым активным горизонтом почвы исследованных березняков является подстилка кислично-черничного березняка, а наибольшее значение N_c отмечено в гумусовом горизонте. Показатель N_n в подстилке и гумусовом горизонте самый высокий из всех березняков.

В чернично-сфагновом березняке значения A_m в органогенных горизонтах превышали этот показатель в гумусовом горизонте почвы березняка-кисличника. Активность процесса была близка в верхних горизонтах и резко снижалась в подзолистой части профиля. N_c и N_n в различных горизонтах изменялись незначительно, выражались величинами одного порядка и были самыми низкими из всех типов березняков.

Таким образом, элювиальный горизонт почвенного профиля в исследованных березовых лесах не является инертным в отношении минерализации соединений азота. Если величина A_m в элювиальном горизонте меньше значений A_m верхних горизонтов от 6 до 33 раз, то значения N_c и N_n выражались величинами одного порядка во всех горизонтах.

Таблица 11. Показатели среднесезонной активности (A_m) и эффективности (N_c, N_n) минерализации соединений азота в почвах южно-таежных березняков

Тип леса, горизонт почвы	$C_{орг}$, $N_{орг}$, %	A_m , мг N 100 г ⁻¹ сут ⁻¹		N_c , мг N г C ⁻¹ сут ⁻¹		N_n , мг N г N ⁻¹ сут ⁻¹	
		М	$\pm \delta$	М	$\pm \delta$	М	$\pm \delta$
Кисличник							
A ₀ -A ₁	8.4, 0.51	0.125	0.026	0.015	0.003	0.245	0.05
A ₁	3.4, 0.22	0.037	0.006	0.011	0.002	0.168	0.026
A ₂	2.1, 0.07	0.02	0.004	0.009	0.002	0.285	0.056
Кислично-черничный							
A ₀	38, 1.28	0.63	0.06	0.016	0.0016	0.492	0.046
A ₁	3.2, 0.30	0.07	0.016	0.022	0.005	0.233	0.052
A ₂	1.3, 0.10	0.019	0.008	0.015	0.006	0.190	0.08
Чернично-сфагновый							
АТ ₁	47, 1.44	0.23	0.08	0.005	0.002	0.160	0.056
АТ ₂	31, 1.49	0.20	0.04	0.006	0.0012	0.134	0.026
A ₂	1.8, 0.034	0.005	0.003	0.003	0.0015	0.140	0.07

В кислично-черничном березняке значение N_c в подстилке было равно эффективности процесса в элювиальном горизонте. В этих горизонтах с низким содержанием $C_{орг}$ и $N_{орг}$ увеличивается эффективность микроорганизмов, минерализующих органический азот. Ранее было показано, что эффективность использования субстратов по углероду увеличивалась вниз по профилю почвы (Стольникова, 2010). Наши результаты свидетельствуют, что в элювиальной части профиля возможно увеличение активности микроорганизмов азотного цикла.

Известны положительные корреляции между gross-минерализацией азота и эмиссией диоксида углерода, подчеркивающие глубокую связь цикла азота с процессами деструкции органического вещества почвы (Hart et al., 1994; Kaiser et al., 2011).

Количество минерализованного азота в почвенном профиле (N_m), приходящееся на единицу углерода CO_2 , выделившегося с поверхности почвы в разных типах леса, выражалось близкими величинами.

Сравнительный анализ минерализации азота в верхних 20 см почвенного профиля березняков показал, что значения N_m в смежные годы исследований составляли 14.7 ± 1 и 10.1 ± 0.7 г N м⁻² в кисличнике и 6.0 ± 0.7 и 5.3 ± 0.3 г N м⁻² в чернично-сфагновом типе. Эмиссия углекислого газа была равна 570, 418, 260, 221 г С м⁻² за сезон соответственно (табл. 6, 10). Расчеты показывают, что в почвенном профиле экологически контрастных типов леса на 1 г углерода CO₂ минерализуется близкое количество азота – 26 ± 2 , 24 ± 2 , 23 ± 3 и 24 ± 2 мг азота, в среднем 24 мг N г⁻¹С-CO₂ за сезон.

Если принять количество минерализованного азота в профиле почвы 0–20 см кислично-черничного березняка равным 8.3 г N м⁻², как указывалось ранее, то при среднегодовой продукции углекислоты с поверхности почвы, равной 347 г С м⁻² за сезон, получаем, что и в этом типе леса на 1 г углерода углекислого газа минерализуется 24 мг азота. Данный показатель несколько занижен, так как рассчитан по эмиссии CO₂, содержащей корневое дыхание растений напочвенного покрова. Также неопределенной является нижняя граница эмиссии CO₂ из почвенного профиля.

От запаса общего азота в горизонте почвы минерализованный азот составляет менее 5 %. В экологическом ряду исследованных березняков для почвенного профиля 0–20 см этот показатель возрастает с ростом продуктивности насаждений, составляя в низко- и среднепродуктивных насаждениях 2.4 % и 3.8 %, и достигает 4.5 % в кисличнике. Учитывая потери массы листьев перед листопадом в 25 % от массы зеленого листа (Орлов, Петров-Спиридонов, 1989) продукция зеленых листьев будет равна 295, 320 и 358 г м⁻² в низко-, средне- и высокопродуктивных лесах. Расход минерализованного азота в г на 1 кг зеленой листовой продукции возрастает от низко- к высокопродуктивным березнякам, составляя 19, 26 и 35 г N кг⁻¹ соответственно.

Во всех насаждениях экологического ряда эмиссия диоксида углерода с поверхности почвы за вегетацию превышает углерод листового опада. Дефицит углерода, выраженный в виде разности этих процессов, возрастает с ростом продуктивности, составляя в низко-, средне- и высокопродуктивных березняках соответственно 125, 227 и 355 г С м⁻².

Проведенные исследования показали, что количество минерализованного азота в почвенном профиле березняков составляет 53–150 кг N га⁻¹, что соизмеримо с затратами элемента на формирование годичного прироста средневозрастных березовых и осиновых лесов, равными 45–95 кг N га⁻¹ год⁻¹.

Глава V. Эмиссия аммиака из почв различных типов березовых лесов

Естественным источником аммиака в почвах служат процессы разложения азотсодержащего органического вещества, идущие с образованием аммония. В кислых и слабопрогретых почвах южной тайги Европейской России значительные потери азота с эмиссией аммиака теоретически маловероятны, так как в водных и поровых растворах ионизированный

аммоний переходит в газообразный, непротонированный аммиак в условиях щелочной среды и повышенной температуры (Турстон, 1981). Однако в почве на уровне микроагрегатов и микролокусов могут складываться необходимые условия и аммиак в микроколичествах выделяется в атмосферу.

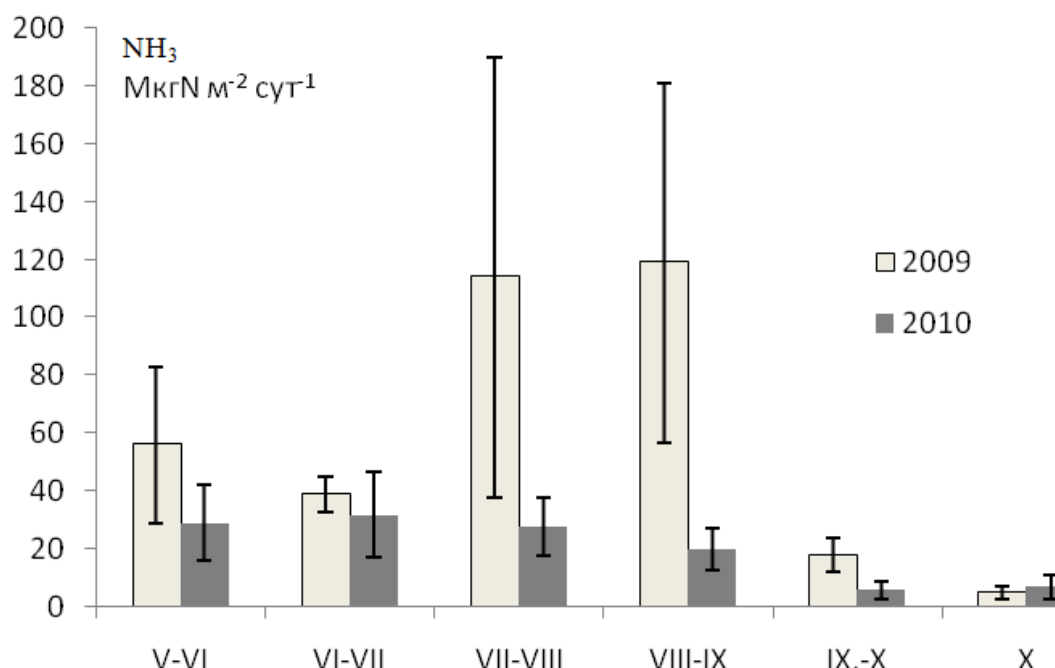


Рис. 6. Сезонная динамика эмиссии аммиака из почвы березняка-кисличника

Таблица 12. Анализ влияния экологических факторов на эмиссию аммиака (Э) из почвы березняка-кисличника

Год	Э, мкг N м ⁻² сут ⁻¹	r ²	p
2009	Э = W(-12) + 547	0.73	0.03
	Э = T(1.2) + W(-11) + 477	0.74	0.13
	Э = NH ₄ ⁺ * (31) - 81	0.44	0.15
	Э = CO ₂ ** (0.72) - 9	0.55	0.09
2010	Э = T(1.6)+W(0.97) - 31	0.85	0.06
	Э = NH ₄ ⁺ (9) - 22	0.40	0.17
	Э = Ам*** (0.23) - 3.9	0.69	0.04

Примечание: здесь и табл. 13, 14 - * NH₄⁺, содержание аммония, мг N 100 г⁻¹, ** эмиссия CO₂, г C м⁻²сут⁻¹, *** Ам, аммонификация, мг N м⁻² сут⁻¹

Сезонные изменения эмиссии аммиака из почвы березняка имели

хорошо выраженный одновершинный максимум в июле-августе (рис. 6) и в оба года исследований эффективно регулировались комплексным действием температуры и влажности почвы. Лимитирующими факторами являются также содержание аммония, аммонификация и продукция CO₂, регулирующая от 40 до 69 % вариаций эмиссии этого газа (табл. 12).

Среднесезонная активность, равная в смежные годы 58±19 и 20±20 мкг N м⁻² сут⁻¹, обеспечила потери аммиака, составляющие 95±31 г N га⁻¹ в 2009 г. и 33±30 г N га⁻¹ в 2010 г. Межгодовые изменения продукции в 2.9 раза, возможно, связаны с более засушливым летом 2010 г, снизившим продукцию диоксида углерода и накопление аммония в верхнем горизонте в 1.4 раза, по сравнению с 2009 г.

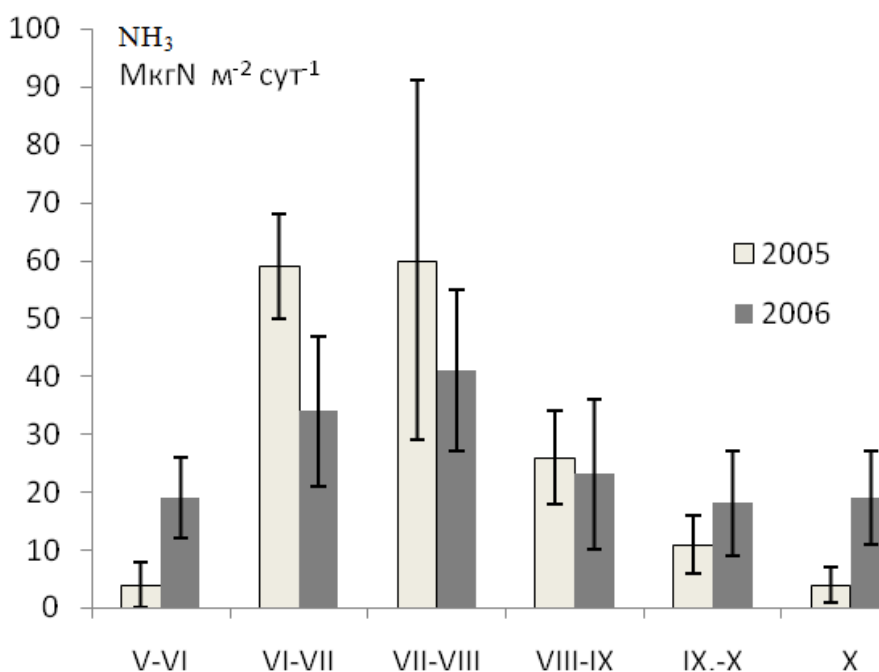


Рис. 7. Сезонная динамика эмиссии аммиака из почвы березняка кислично-черничного

Таблица 13. Анализ влияния экологических факторов на эмиссию аммиака из почвы березняка кислично-черничного

Год	Э, мкг N м ⁻² сут ⁻¹	r ²	p
2006	Э = T(2.3) – 10	0.72	0.03
	Э = W(- 0.64) + 64	0.62	0.06
	Э = T(1.61) + W(- 0.33) + 21	0.81	0.07
	Э = NH ₄ ⁺ (1) – 2.2	0.85	0.008

Сезонная динамика выделения аммиака из почвы кислично-черничного

березняка за оба года исследования имела близкий характер (рис. 7) и не коррелировала с гидротермическими параметрами почвы в 2005 г. В 2006 г. процесс эффективно контролировался комплексным действием температуры и увлажнения почвы. Изменения в содержании аммония в подстилке березняка на 85 % регулировали сезонную динамику эмиссии аммиака (табл. 13). Среднесезонная эмиссия составляла 27 ± 14 и 25 ± 11 $\text{мкг N м}^{-2} \text{сут}^{-1}$, обеспечивая величину непродуктивных потерь азота аммиака, равную 44 ± 23 и 32 ± 15 г N га^{-1} за сезон. Межгодовые изменения этой величины оказались близки, а различия между ними статистически недостоверны.

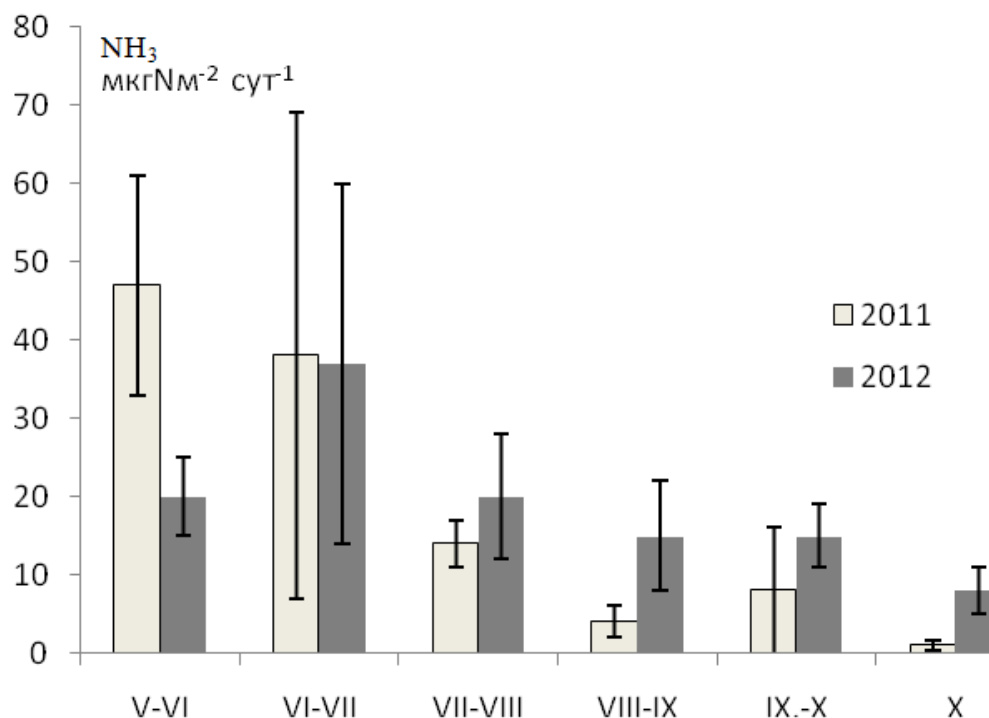


Рис. 8. Сезонная динамика эмиссии аммиака из почвы березняка чернично-сфагнового

Таблица 14. Анализ влияния экологических факторов на эмиссию аммиака из почвы березняка чернично-сфагнового

Год	Э, $\text{мкг N м}^{-2} \text{сут}^{-1}$	r^2	p
2011	$\text{Э} = W(4,7) - 370$	0.82	0.01
	$\text{Э} = T(1) + W(4.7) - 359$	0.89	0.03
	$\text{Э} = \text{CO}_2(0.84) - 18$	0.97	0.003
2012	$\text{Э} = T(1.5) - 1.4$	0.60	0.07
	$\text{Э} = T(1.6) + W(0.31) - 28$	0.79	0.09

В почве чернично-сфагнового березняка в 2011 г. выделение аммиака было максимально в начале вегетации и снижалось в остальные периоды (рис. 8). В 2012 г. в сезонных изменениях этого параметра был отмечен максимум процесса в июне-июле и близкие значения в остальные сроки. За оба года исследования сезонные изменения процесса на 79-82 % были связаны с комплексным действием температуры и увлажнения. В более засушливый 2011 г. сезонная динамика выделения аммиака регулировалась увлажнением почвы и коррелировала с динамикой выделения CO_2 , а в условиях постоянного увлажнения (2012 г.) – с ее температурой (табл. 14). Несмотря на различия в условиях увлажнения, среднесезонная эмиссия в смежные годы исследования была близка – 18 ± 9 и 19 ± 8 $\text{мкг N м}^2 \text{сут}^{-1}$. Продукция аммиака за оба года составляла 30 ± 13 г N га^{-1} .

В отдельные годы режимы температуры и увлажнения способны регулировать эмиссию аммиака в исследованных типах леса. Основным регулятором процесса является температура почвы, коррелирующая с сезонной динамикой содержания аммония, накоплением аммония и деструкционным режимом в верхнем горизонте почвы. Вероятно, поэтому сезонные изменения эмиссии аммиака оказываются связанными с этими процессами.

Таким образом, средние значения данного показателя увеличивались с ростом продуктивности насаждения, составляя 30, 38 и 62 г N га^{-1} в низко-, средне- и высокопродуктивных березняках, образующих экологический ряд.

Глава VI. Деструкция органического вещества и минерализация азота в почве кислично-черничного березняка

Проведенные исследования дали возможность анализа различных потоков азота в экосистеме березняка (рис. 9). Для формирования годичной продукции всего фитоценоза кислично-черничного березняка, содержащего 9 ± 0.5 г N м^2 , необходимо (с учетом реутилизации, равной 5 ± 0.5 г N м^2) получить из почвы 4 ± 0.7 г N м^2 . Однако в исследовании (Орлов, Петров-Спиридонов, 1986, 1989) недоучитывалась продукция тонких корней деревьев, диаметром 0.6-2-3 мм.

Определенная подекадно за 124 дня вегетации, с 15 мая по 15 сентября на основании 4-летних измерений, эмиссия углекислого газа из почвы березняка составила 277 ± 28 г C м^2 . При измерении эмиссии CO_2 корни деревьев до глубины 20 см перерезались металлической рамой и агентами дыхания служить не могли. Оставались корни трав и кустарничков с массой 36 г м^2 (Орлов, Петров-Спиридонов, 1986) дыхание которых было рассчитано по дыханию тонких корней березы, равным в среднем за сезон 0.39 $\text{мг C г}^{-1} \text{час}^{-1}$ (Мамаев, 1982) и составило 42 г C м^2 . Деструкция (СД) была равна $(277 \pm 28) - 42 = 235 \pm 28$ г C м^2 , или 618 г м^2 сухого вещества.

Расчеты показывают, что за вычетом опада, равного 324 ± 17 г м^2 , в почву, в периоды, не учитываемые измерениями эмиссии CO_2 , (сентябрь-октябрь текущего года и апрель-май будущего) должно поступить 294 ± 65 г

м² сухой массы для компенсации деструкционных потерь. Если принять, что эти потери компенсирует продукция тонких корней деревьев, диаметром < 0.6–2–3 мм, составляющая в эти периоды в горизонте почвы 0–15 см около 27 % годичной продукции (McClaugherty et al., 1982) ($294 \pm 65 : 2 = 147 \pm 31$ г м⁻²), то получаем грубую оценку годовой продукции тонких корней деревьев березняка - 544 ± 115 г м⁻². При этом на основе ранее проведенных исследований (Орлов, Петров-Спиридонов, 1986; Ведрова и др., 2000; Mc Claugherty et al., 1982) продукция корней принималась равной их отпаду.

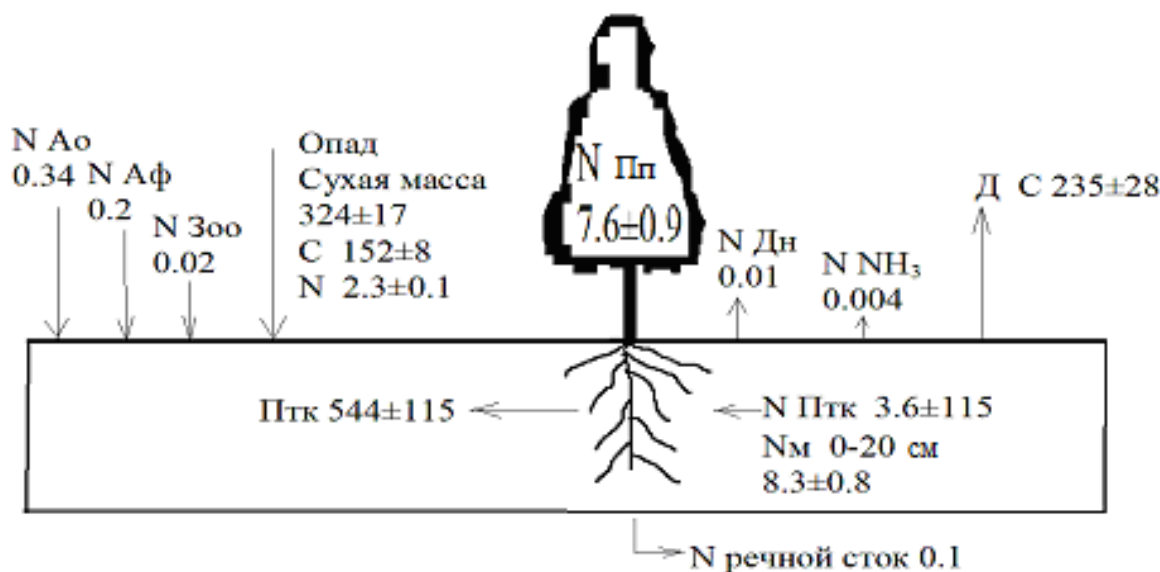
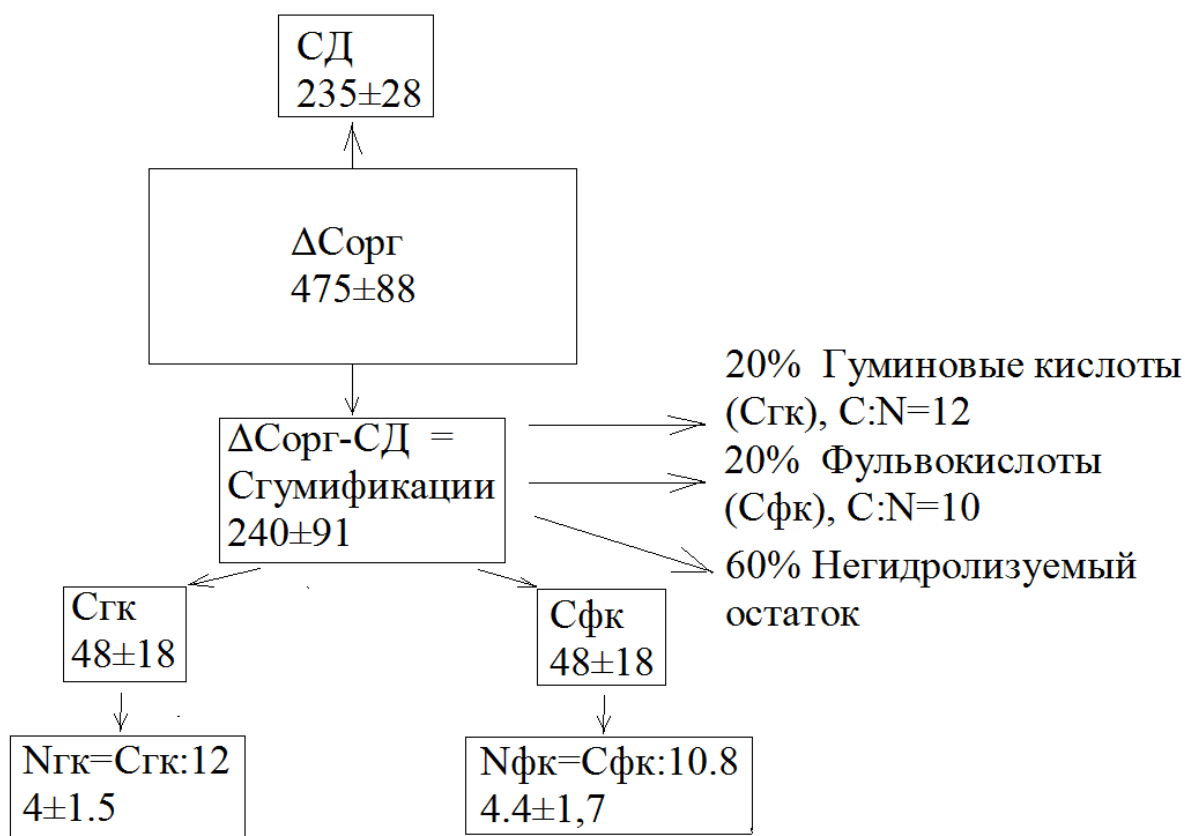


Рис. 9. Блок-схема потоков N, C и сухого вещества (г м⁻²) в экосистеме кислично-черничного березняка с 15. 05 по 15. 09. Поступление азота: с атмосферными осадками (Ао), азотфиксацией (Аф), выделениями лося (Зоо). Расход азота: на продукцию тонких корней фитоценоза (Птк), на продукцию всего фитоценоза (Пп), процессы денитрификации (Дн), эмиссию аммиака (NH₃). Д – деструкция. С привлечением работ (Мамаев, 1984; Глухова, 1995; Смирнов, 2007; McClaugherty et al., 1982; Pastor et al., 1993; Matson et al., 2009; Jensen et al., 2011)

Таким образом, на формирование сети тонких корней деревьев при содержании в них азота 0.67 % (Орлов, Петров-Спиридонов, 1989) требуется 3.6 ± 0.7 г N м⁻² год⁻¹. При этом принимается, что вся продукция тонких корней образуется за счет азота почвы. Общие затраты азота почвы на формирование первичной продукции фитоценоза составят 7.6 ± 0.9 г N м⁻² год⁻¹. Таким образом, доминирующими потоками азота в экосистеме березняка являются затраты элемента на формирование годичного прироста и минерализация азота в почве (рис. 9).

Также по результатам проведенного исследования разработана деструкционная модель, дающая возможность оценить внутрпочвенные потоки углерода и азота в органогенном горизонте почвы березняка.

При этом принимается, что весь поток CO_2 с поверхности почвы гетеротрофный и относится к подстилке. Разложение органического вещества носит аэробный характер. При деструкции, равной $235 \pm 28 \text{ г С м}^{-2}$, и отношении C:N , равном 30, расчетный поток минерализованного азота (N_p) равен 7.8 г N м^{-2} за сезон ($235:30$), преимущественно в аммонийной форме. В результате деструкционных процессов, измеренный запас подстилки в мае, равный $3361 \pm 200 \text{ г м}^{-2}$, в сентябре уменьшился до $2113 \pm 20 \text{ г м}^{-2}$. Изменение запаса (Δ) составило $1248 \pm 233 \text{ г м}^{-2}$ в сухом веществе, $475 \pm 88 \text{ г С м}^{-2}$ в $\text{C}_{\text{орг}}$ и $16 \pm 2.5 \text{ г N м}^{-2}$ в $\text{N}_{\text{орг}}$. Расчеты показывают, что убыль азота подстилки объясняется затратами на минерализацию и гумификацию элемента (рис. 10). Вероятно азот, участвующий в гумификации, в основном расходуется на новообразование гумусовых кислот. При этом азот негидролизуемого остатка, связанный с минеральной частью почвы и содержащий гетероциклические соединения, как наиболее консервативная фракция гумуса обновляется в минимальной степени.



$$\text{N}_p(7.8) + \text{N}_{\text{гк}}(4 \pm 1.5) + \text{N}_{\text{фк}}(4.4 \pm 1.7) = \Delta \text{N}_{\text{орг}}(16 \pm 2.5)$$

Рис. 10. Блок-схема внутрипочвенных потоков С и N (г м^{-2}) в подстилке березняка с 15.05 по 15.09. С привлечением данных Максимовой А. Е. (Максимова, 1987)

Среднегодовые изменения запаса показывают, что от общего изменения запаса подстилки с мая по сентябрь равного $1248 \pm 233 \text{ г м}^{-2}$, за первые 28 суток гумифицируется 920 г м^{-2} или 74 %. В рамках предложенного подхода можно утверждать, что запас общего азота подстилки за вегетацию сокращается на 38 %, или 16 г N м^{-2} . 52 % этого количества идет на синтез гумусовых кислот, а 48 % на минерализацию элемента.

Таким образом, минерализационный ($7.8 \pm 0.8 \text{ г м}^{-2}$) и ассимиляционный ($7.6 \pm 0.9 \text{ г м}^{-2}$) потоки азота в почве березняка за вегетацию оказались близки. Это подтверждает известный тезис о дефиците азота в экосистемах бореальных лесов (Орлов, Петров-Спиридонов, 1989; Hodg et al., 2000; Tate-no, Takeda, 2010).

Продуктивность нетто-минерализации азота, измеренная в подстилке березняка, составляет $2.0 \pm 0.2 \text{ г N м}^{-2}$ за вегетацию, что значительно меньше рассчитанного выше потока минерализованного азота. По своему биологическому смыслу расчет минерализованного азота (N_p) путем деления углерода деструкции на отношение C:N близок к gross-минерализации, где 70-80 % минерализованного азота иммобилизуется микроорганизмами (Благодатский, 2011; Hart et al., 1994; Westbrook, Devito, 2004; Zak et al., 2006). По данным (Zogg et al., 2000), на коротких отрезках времени микроорганизмы служат основными ассимиляторами минерализованного азота.

При среднесезонном запасе подстилки, составляющем $2460 \pm 236 \text{ г м}^{-2}$ N_p , равное 7.8 г N м^{-2} , соответствует $3.2 \pm 0.3 \text{ г N кг}^{-1}$ подстилки. Следовательно, среднесезонная скорость будет равна $(3200 \pm 300):124 = 26 \pm 2 \text{ мг N кг}^{-1} \text{ сут}^{-1}$, что соизмеримо с ранее установленными значениями gross-минерализации в подстилке широколиственных лесов (Rosenkranz et al., 2010).

Полученные величины минерализации и ассимиляции азота в рамках данного подхода носят расчетный характер. Требуется экспериментальная оценка продукции тонких корней деревьев и дыхания корней трав и кустарничков. Приведенные расчеты по трансформации углерода и азота относятся к подстилке, а эмиссия углекислого газа может осуществляться и из более глубоких горизонтов почвы. Неполный выход образовавшегося диоксида углерода из почвенного профиля березняка в атмосферу, что возможно для суглинистых почв (Смагин, 2005), также способен уменьшить полученные результаты.

Согласно фундаментальным исследованиям (McClagherty et al., 1982), в апреле и первой половине мая, когда начинается активный рост тонких корней, а дереву еще не выстроит в полной мере сосущую силу корней из-за отсутствия листового аппарата, часть азотного резерва будет израсходована на рост тонких корней в этот период. Учитывая, что за апрель-май образуется 38 % годичной продукции тонких корней (McClagherty et al., 1982), то есть $206 \pm 137 \text{ г м}^{-2}$, получаем, что на их образование тратится $1.4 \pm 1 \text{ г N м}^{-2}$ азотного резерва, а количество азота почвы, затраченное на образование годичной продукции фитоценоза будет составлять не 7.6, а 6.2 г N м^{-2} . Однако высокая ошибка определения корневой продукции в этот период снижает достоверность этого результата.

Кроме подстилки азот минерализуется и в нижележащих горизонтах. В подзоне южной тайги европейской части России основная масса мелких корней (82 %) как в хвойных, так и в лиственных лесах сосредоточена в горизонте почвы 0–30 см (Мамаев, 1977). Продуктивность процесса в почвенном профиле за вегетацию (8.4 г N м^{-2}), оказывается достаточной для формирования годичного прироста фитоценоза.

При коэффициенте стока в районе исследования равном 0.25, и среднегодовом количестве осадков 600 мм получаем годовой объем стока р. Нахты, равным $1500 \text{ м}^{-3} \text{ га}^{-1}$, из которых 80.4 % приходится на апрель-май и 19.6 % на остальные месяцы (Осипов, 1969). Содержание $N_{\text{общ}}$ в речной воде составляло 1.1 мг л^{-1} в меженные периоды, а в весеннее половодье менялось от 0.60 до 2.00 мг л^{-1} . Вынос общего азота с речным стоком при 100 %-ной залесенности водосбора составил $1.61 \text{ кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$, или $0.16 \text{ г N м}^{-2} \text{ год}^{-1}$, что меньше значения данного показателя в наименее освоенных бассейнах рек Суды и Шексны в северной части бассейна Рыбинского водохранилища. У наиболее близкой к району исследования реки Ухры с залесенностью бассейна 56 % вынос общего азота был выше и составлял $3.5 \text{ кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ (табл. 15).

Дополнив данные 8 исследованных рек модулем стока ($4.75 \text{ л с}^{-1} \text{ км}^{-2}$) и залесенностью бассейна р. Нахты, получим, что годовой экспорт общего азота притоками водохранилища (N , $\text{кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$) выражался регрессионным уравнением (6.1) с учетом модуля водного стока (M) и залесенностью бассейна (Z):

$$N = 302 + 20.2 (M) - 2.6 (Z); R = 0.93 \text{ при } p = 0.002 . \quad (6.1)$$

Таблица 15. Влияние залесенности бассейнов на сток общего азота в притоках Рыбинского водохранилища

Река	Сток общего азота, кг N га^{-1}	Модуль водного стока, $\text{л с}^{-1} \text{ км}^{-2}$	Залесенность бассейна, %
Сить	3.43 ± 0.45	7.9	35
Волга	3.68 ± 0.23	6.9	40
Ухра	3.48 ± 0.53	9.2	56
Молога*	3.29 ± 0.40	8.7	65
Согожа	3.60 ± 0.61	11.4	68
Чагодоща	3.34 ± 0.42	10.5	75
Суда **	2.35 ± 0.41	8.4	75
Шексна	1.89 ± 0.35	7.0	80

* С рекой Шалочь. ** С реками Андога, Колпь, Ворон.

Различие между экспериментальными и расчетными данными варьировало от 1.6 до 23 %, составляя в среднем 10 %. Расчетная величина стока общего азота р. Нахты была равна $1.38 \text{ кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$, что на 14 % меньше экспериментального значения.

Годовое поступление азота из атмосферы составляет $6 \text{ кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$, при среднем содержании $N_{\text{общ}}$ в дожде и снеге 0.76 мг л^{-1} и учетом сухих выпадений. С речным стоком теряется только $1.61 \text{ кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$, лес удерживает 73 % поступившего азота. При этом поступление элемента происходит преимущественно в минеральной форме (90 %), а потери в органической, составляющей более 95 % общего азота речной воды.

Таким образом, поступление и потери азота в других процессах азотного цикла (приход с атмосферными осадками, выделениями лося, азотфиксация и денитрификация, эмиссия аммиака и потери с речным стоком) на один-два порядка меньше основных потоков азота в экосистеме березняка – минерализации элемента при деструкции органических остатков, гумификации и ассимиляции азота фитоценозом, находятся в пределах ошибок данных потоков и не в состоянии существенно изменить их величину и направление (рис. 9).

Количество азота, минерализованное в почвенном профиле березняка, обеспечивает затраты элемента, необходимые для формирования годичной продукции фитоценоза. Запасы подстилки в почве березняка уменьшаются за вегетацию на 37 %, в близких долях расходуясь на эмиссию углекислого газа, на гумификацию и консервацию органической массы. Запас органического азота подстилки сокращается за вегетацию на 16 г N м^{-2} , что составляет 37 % начального запаса. Близкие скорости деструкции и гумификации органической массы сдерживают развитие гумусового горизонта в почве березняка, мощность которого не превышает 1 см.

Период оборота массы подстилки березняка равен 2.4 года.

Деструкционные потери подстилки за вегетацию, выраженные в сухом веществе, органических углероде и азоте, фитоценоз восстанавливает в мае следующего года. Для сухой массы и органического углерода потери восполняются за счет травяного и листового опада и роста тонких корней в апреле-мае будущего года (McClagherty et al., 1982). При величине листового и травяного опада в $324 \pm 17 \text{ г м}^{-2}$ корневая масса будет составлять $(1248 \pm 233) - (324 \pm 17) = 924 \pm 233 \text{ г м}^{-2}$ в виде продукции и отпада тонких корней.

Значение этих процессов в органическом углероде составляет $(152 \pm 8) + (443 \pm 112) = 595 \pm 112 \text{ г C м}^{-2}$ и также компенсирует уменьшение запасов подстилки, равное $475 \pm 88 \text{ г C м}^{-2}$.

При содержании $N_{\text{общ}}$ в тонких корнях и опавших листьях, равном 0.67 и 0.71 % (Орлов, Петров-Спиридонов, 1989), и не выраженной реутилизации азота из тонких корней (Gordon, Jackson, 2000) в почву поступает $8.7 \pm 1.6 \text{ г N м}^{-2}$. Это обеспечивает только половину затрат $N_{\text{общ}}$ подстилки за вегетацию, составляющих $16 \pm 2.5 \text{ г N м}^{-2}$. Для компенсации недостающих 7.3 г N м^{-2} требуется дополнительное поступление 1106 г м^{-2} сухой массы, что увеличило бы запасы подстилки весной до 4467 г м^{-2} при фактическом

значении 3361 г м⁻². Таким образом, поступления наземного детрита и продукции тонких корней недостаточно для восстановления запаса азота в подстилке березняка.

На основании измерений с ¹³C было получено, что в бореальных лесах в ноябре из стволового резерва через корневые системы деревьев в почву поступает обильный поток корневых экссудатов. Кольцевая обрезка деревьев сокращает скорости иммобилизации азота зимой в 1.8 раза, по сравнению с контролем. Авторы полагают, что в бореальных лесах древостои в большей степени контролируют цикл азота в почве, чем микроорганизмы (Kaiser et al., 2011). Возможно, указанное поступление корневых экссудатов способно компенсировать дефицит азота в почве.

Основным источником поступления азота может быть его содержание в древостоях березняка, составляющее 400 кг N га⁻¹. Роль стволового валежа в восстановлении запаса азота в подстилке менее значительна (Hart, 1999).

Выводы

1. В подзоне южной тайги минерализация соединений азота в почве является основным процессом, снабжающим азотом лесные экосистемы. Продуктивность нетто-минерализации азота в почвенном профиле (0–20 см) экологического ряда березняков возрастает от низкопродуктивных насаждений к средне- и высокопродуктивным типам леса, составляя 56±7, 83±8 и 127±13 кг N га⁻¹ за сезон, соответственно, с преобладанием аммонификации. Из всех ветвей азотного цикла минерализация является единственным процессом с нетто- продукцией, близкой к затратам элемента на годичный прирост фитоценозов.

2. В почвенном профиле трех исследованных типов леса среднесезонная активность минерализации соединений азота снижается от верхних горизонтов к нижним, однако эффективность процесса у каждого типа леса оказывается близкой во всех горизонтах. Малоисследованная в мировой практике элювиальная часть профиля обеспечивала от 15 до 58 % общей минерализации азота.

3. В южнотаежных березняках минерализованный азот, как процентная часть запаса общего азота почвы, возрастает с увеличением продуктивности насаждений, но количество минерализованного азота в г на 1 кг листовой продукции при этом снижается, обеспечивая более экономный расход элемента в низкопродуктивных экотопах.

4. Для всех насаждений экологического ряда эмиссия диоксида углерода с поверхности почвы за вегетацию превышает поступление углерода с листовым опадом. Дефицит углерода, выраженный в виде разности этих процессов, возрастает от низкопродуктивных типов леса к средне- и высоко-продуктивным. Во всех березняках на 1 г C-CO₂ эмиссии с поверхности почв минерализуется близкое количество органического азота.

5. В экосистеме южнотаежного березняка деструкционные потери подстилки, выраженные в сухой массе, органических углероде и азоте,

полностью восстанавливаются к маю следующего года. Наземный детрит и продукция тонких корней обеспечивают восстановление потерь по сухой массе и органическому углероду, однако затраты общего азота при этом компенсируются только на 45 %.

6. Экосистемы южнотаежных березняков удерживают более 70 % азота, поступившего с атмосферными осадками. Приход элемента осуществляется преимущественно в минеральной форме, а в выносе с речным стоком преобладает органический азот. В бассейне Рыбинского водохранилища экспорт общего азота с речным стоком тесно связан с его модулем и залесенностью бассейнов, с $R^2 = 0.86$.

7. В почве двух экологически контрастных березняков фиксация атмосферного азота не превышала 1.5 кг N га^{-1} за вегетацию и лишь в малой степени обеспечивала лесные фитоценозы азотом. В чернично-сфагновом березняке взаимосвязь сезонных изменений азотфиксации и метаногенеза указывает на способность микрофлоры использовать метан как дополнительный энергетический субстрат для азотфиксации. Дефицит влаги в период вегетации способен снизить среднесезонную активность процесса до 7 раз.

8. В почве 7-летней вырубке кислично-черничного березняка баланс органического вещества складывается с дефицитом по сравнению с лесом. Это обстоятельство и низкоуглеродный характер подстилки сдерживают образование водорастворимых углеводов и ограничивают количество фиксируемого азота на вырубке по сравнению с лесом.

9. Межгодовые изменения продуктивности симбиотрофной азотфиксации в насаждении ольхи серой варьируют от 14 до 39 кг N га^{-1} за сезон, положительно реагируя на увеличение средней температуры воздуха. Сезонные изменения активности процесса определяются преимущественно температурой воздуха и осмотическим потенциалом листа. В течение вегетации ольха компенсирует уменьшение дневных скоростей азотфиксации и сокращение светового дня увеличением вклада ночных составляющих процесса.

10. Сравнительно небольшие потери азота за вегетацию с улетучиванием аммиака в южнотаежных березняках увеличивались с ростом продуктивности насаждения и составляли 30, 38 и 62 г N га^{-1} соответственно в чернично-сфагновом, кислично-черничном и кисличном типах.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

В изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Разгулин С.М. Азот и фосфор в воде притоков Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 1991. № 2. С. 98-104.

2. Разгулин С.М. Фиксация атмосферного азота в различных типах леса южной тайги // Лесоведение. 1995. № 4. С. 44-51.

3. Разгулин С.М. Полевой метод измерения азотфиксации в лесных экосистемах // Лесоведение. 2000. № 5. С. 78-80.
4. Разгулин С.М. Сезонная и суточная динамика азотфиксирующей активности ольхи серой // Лесоведение. 2003. № 5. С. 25-29.
5. Разгулин С.М. Полевой метод измерения азотфиксирующей активности клубеньков ольхи серой // Лесоведение. 2004. № 4. С. 81-82.
6. Разгулин С.М. Минерализация азота в почвах бореальных лесов // Лесоведение. 2008. № 4. С. 57-62.
7. Разгулин С.М. Минерализация азота в подстилке южнотаежного березняка // Лесоведение. 2009. № 3. С. 73-76.
8. Разгулин С.М. Минерализация азота в почве высокопродуктивного березняка южной тайги // Лесоведение. 2012. № 1. С. 65-71.
9. Разгулин С.М. Минерализация соединений азота в почве низкопродуктивного березняка южной тайги // Лесоведение. 2014. № 2. С. 35-40.
10. Разгулин С.М. Азотфиксация и эмиссия углекислоты в экосистемах южной тайги // Почвоведение. 1998. № 1. С. 88-96.
11. Разгулин С.М. Азотфиксация и деструкция органического вещества в дерново-подзолистой почве под березняком и на их вырубке // Почвоведение. 2002. № 3. С. 340-344.
12. Разгулин С.М., Богатырев Ю.Г. Азотфиксирующая активность серой ольхи // Почвоведение. 2004. № 7. С. 882-888.
13. Разгулин С.М. Деструкция органического вещества почвы и ассимиляция азота в экосистемах южной тайги // Почвоведение. 2004. № 8. С. 927-930.
14. Разгулин С.М. Полевой метод измерения минерализации азота в лесных почвах // Почвоведение. 2009. № 11. С. 1341-1344.
15. Разгулин С.М., Степанов А.Л. Эмиссия аммиака из дерново-подзолистой почвы под разными фитоценозами // Почвоведение. 2009. № 7. С. 853-856.
16. Разгулин С.М. Минерализация соединений азота в почвах южнотаежных экосистем // Почвоведение. 2010. № 6. С. 706-711.
17. Разгулин С.М. Минерализация соединений азота в почве березняка-кисличника // Почвоведение. 2013. № 2. С. 144-151.
18. Разгулин С.М. Минерализация соединений азота в почве под чернично-сфагновым березняком (Ярославская область) // Почвоведение. 2014. № 2. С. 169-176.

В прочих изданиях:

19. Разгулин С.М. Минерализация и ассимиляция азота в экосистемах южной тайги // Материалы IV съезда Докучаевского общества почвоведов. Новосибирск: Наука-Центр. 2004. Кн.1. С. 668.
20. Разгулин С.М. Минерализация азота в почве южнотаежного березняка // Международная научная конференция «Лесное почвоведение: итоги, проблемы, перспективы». Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УРО РАН, 2007. С. 54.

21. Разгулин С.М. Минерализация азота в экосистемах южной тайги // Материалы V Всероссийского съезда общества почвоведов имени В.В. Докучаева. Ростов-на-Дону, 2008. С. 125.

22. Разгулин С.М. Минерализация азота в почве южнотаежных березняков // Материалы Всероссийской научной конференции «Биосферные функции почвенного покрова». Пущино, 2010. С. 257-259.

Словарь терминов

Несимбиотическая азотфиксация – процесс усвоения молекулярного азота атмосферы свободноживущими почвенными бактериями и сине-зелеными водорослями.

Симбиотрофная азотфиксация актиноризных растений – осуществляется корневым симбионтом, актиномицетом из рода *Frankia*, образующим клубеньки на корнях некоторых древесных растений (ольхи, мирики, лоха, облепихи). Такие растения называются актиноризными.

Денитрификация – газообразные потери оксидов азота и молекулярной формы элемента из почв. Реализуется бактериями и некоторыми грибами в анаэробных условиях.

Минерализация азотсодержащего органического вещества почвы – превращение азота труднодоступных субстратов в минеральные формы, доступные растениям. Состоит из двух процессов- образования аммония (**аммонификации**) с последующим окислением аммония до нитратов (**нитрификации**). Сумма этих двух процессов называется общей минерализацией азота. GN_m , или **гросс-минерализация**, в первом приближении подчиняется уравнению $GN_m = N_{имм} + N_m$, где $N_{имм}$ – **иммобилизация минерализованного азота микроорганизмами**, N_m – **нетто, или чистая минерализация**, представляющая азот, доступный для растений. Выражение справедливо и для отдельных процессов аммоний-нитрификации. В почве осуществляется комплексом микроорганизмов и беспозвоночными животными.

Реутилизация азота в фитоценозе - процесс оттока азота и пластических веществ перед листопадом из листьев и молодых побегов в стволую древесину. Распространен у многих деревьев умеренной зоны.