

УДК 631.46.115:630*161.31

**ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВЫ
И АССИМИЛЯЦИЯ АЗОТА В ЭКОСИСТЕМАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ**

© 2004 г. С. М. Разгулин

Институт лесоведения РАН, 143030, с. Успенское, Одинцовского р-на, Московской обл.

Поступила в редакцию 21.04.2003 г.

Исследовали деструкцию органического вещества почвы, связанную с ней минерализацию азота и ассимиляцию элемента фитоценозом кислично-черничного березняка. При деструкционном потоке углерода в березняке, равном 241 г/м^2 за сезон и отношению C/N в подстилке, близкому к 30, минерализация азота составила 8 г/м^2 и была близка к ассимиляции элемента фитоценозом, равной 7.5 г/м^2 за вегетацию.

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

Ввиду функциональной значимости подстилки являются традиционным объектом исследования и обязательным компонентом многочисленных моделей лесных экосистем [2, 3, 13]. С позиций современных концепций, цикл углерода в лесах России изучен значительно лучше, чем более сложный цикл азота. В круговороте углерода достигнут уровень подробного баланса элемента в экосистеме [3], а в цикле азота получены лишь отдельные составляющие азотного баланса леса [2, 9].

Задачами настоящего исследования была оценка поступления минерального азота в почву при деструкции органического вещества в течение вегетации; сравнение процессов минерализации азота и ассимиляции элемента фитоценозом при формировании годичной продукции.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Шекснинском лесничестве Рыбинского лесхоза (Ярославская обл.). Пробные площади были заложены в кислично-черничном березняке 7БЗОс, 70 лет, II класса бонитета, полнота 0.7. Подрост ели (1500 экз./га) расположен куртинами и одиночно. В подлеске преобладает рябина и крушина. Напочвенный покров неравномерный, проективное покрытие составляет 40–60%, представлен костяником, черникой, ожикой, голокучником, кислицей, майником.

Почва дерново-среднеподзолистая легкосуглинистая. Характерна хорошо выраженная, корненощная подстилка мощностью 1–3 см, тонкий

(около 1 см) гумусовый горизонт, смыкающийся с нижним слоем подстилки, и прокрашенная в палевоый цвет оксидами железа элювиальная часть профиля. На глубине 80–100 см почва подстилается моренным суглинком.

В течение 1993–1996 гг. с мая по сентябрь (до листопада) два раза в месяц изолированными камерами в 4–6-кратной повторности измеряли эмиссию углекислоты почвенным покровом. Пробы воздуха отбирали в вакуумированные флаконы через 0.5; 1.0; 2.0; 6.0; 24 ч. Концентрацию углекислого газа определяли на катарометре газового хроматографа “Модель 3700” [11, 12]. В течение вегетации 1993–1994 гг. стальной трубкой диаметром 57 мм и 25–30-кратной повторности с мая по сентябрь отбирали пробы подстилки, с последующим выслушиванием их при температуре 85°C в течение 48 часов и взвешиванием. Результаты выражали в граммах сухой массы на квадратный метр.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В течение вегетации эмиссия углекислоты имела вид плавной, одновершинной кривой с минимумом в мае и максимумом в последней декаде июля, равными 53 и 130 мг С/м^2 в час соответственно (таблица). Среднесезонная скорость процесса составляла $95 \pm 8 \text{ мг С/м}^2$ в час. Полученные данные основаны на 134 сроках полевых измерений и 1072 определений углекислоты методом газовой хроматографии.

Разложение органического вещества носило преимущественно аэробный характер. За 4 года исследований не было отмечено эмиссии метана как индикатора анаэробного распада [11, 12].

Эмиссия углекислоты состоит из деструкционного потока углерода (выделения CO_2 микроорганизмами и беспозвоночными при разложении органических остатков) и дыхания корней деревьев, трав и кустарничков. В настоящем исследовании корни деревьев перерезались металлической ра-

Сезонный ход эмиссии углекислоты (Э) в 1993–96 гг., дыхания корней трав ($D_{КТ}$), деструкции органического вещества (Д) в $мг\ C/м^2$ в час, минерализации азота в почве (MN) и ассимиляции азота (AN), $мг\ N/м^2$ в час, фитоценозом кислично-черничного березняка

Параметр	Месяц									
	V	VI			VII			VIII		IX
Число дней	17	10	10	10	10	10	11	21	10	15
Э	53 ± 4	55 ± 5	98 ± 9	85 ± 11	111 ± 7	111 ± 9	130 ± 18	122 ± 7	109 ± 10	77 ± 5
Число измерений	19	13	19	3	14	13	14	13	13	13
$D_{КТ}$	2	6	9	14	16	18	20	23	17	12
Д	51	49	89	71	95	93	110	99	92	55
MN	1.7	1.6	3.0	2.4	3.2	3.1	3.7	3.3	3.1	1.8
AN	1.1	2.0	3.0	4.1	3.6	3.1	2.7	2.65	2.5	1.6

мой до глубины 15 см и агентами дыхания на этой глубине служить не могли [11, 12]. Среднее за сезон дыхание корней трав и кустарничков массой $36\ г/м^2$ [8] рассчитано по среднесезонной скорости дыхания тонких корней березы, равной $0.38\ мг\ C$ на $г$ сухого веса корня в час [4], и составляет $14\ мг\ C/м^2$ в час.

Таким образом, деструкционный поток углерода будет равен $95 \pm 8 - 124 = 81 - 8\ мг\ C/м^2$ в час или $241 \pm 24\ г\ C/м^2$ за 124 дня вегетации, с 15 мая по 15 сентября.

Содержание органического углерода и азота в подстилке березняка мало меняется в течении вегетации и составляет соответственно 38% и 1.28% [5, 6]. При отношении C/N, равном 30, получаем, что за сезон минерализуется около $8 \pm 0.8\ г\ N/м^2$ ($241/30$), преимущественно в аммонийной форме. Минерализация азота в почве лесов умеренного пояса варьирует от 5 до $30\ г/м^2$ в год, составляя в среднем около $10\ г/м^2$ в год [15]. В 25-летних березняках Западной Сибири с запасом подстилки $364\ г/м^2$ за год минерализуется $2.7\ г\ N/м^2$ [2].

Для формирования годичной продукции всего фитоценоза кислично-черничного березняка, содержащего $9 \pm 0.5\ г\ N/м^2$, необходимо (с учетом реутилизации, равной $5.3 \pm 0.5\ г\ N/м^2$) получить из почвы $3.7 \pm 0.7\ г\ N/м^2$ [9]. Однако, в исследовании [8, 9] не учитывалась продукция тонких корней деревьев диаметром 0.6–2–3 мм.

Деструкционные потери углерода, выраженные в сухом веществе, составляют $634\ г/м^2$ за сезон. За вычетом опада, равного $324 \pm 17\ г/м^2$ [8], получаем, что в почву, в периоды, не учитываемые измерениями эмиссии углекислоты (сентябрь–октябрь текущего и апрель–май будущего года), должно поступить $310 \pm 6.5\ г/м^2$ 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 [15] ($310 \pm 65/2 = 155 \pm 31\ г/м^2$), то получаем грубую оценку годовой продукции тонких корней деревь-

ев березняка $-574 \pm 115\ г/м^2$. При этом продукция корней принималась равной их опад [8, 3, 15].

В климаксной экосистеме дубового леса годичная продукция, отпад, масса живых и мертвых тонких корней были близки и составляли соответственно 540, 410, 610 и $440\ г/м^2$ [15]. Получаем, что на формирование сети тонких корней деревьев при содержании в них 0.67% азота [9] требуется $3.8 \pm 0.7\ г\ N/м^2$ в год. Общие затраты азота почвы на формирование первичной продукции фитоценоза составят $7.5 \pm 0.9\ г/м^2$. Таким образом, минерализационный ($8 \pm 0.8\ г/м^2$) и ассимиляционный ($7.5 \pm 0.9\ г/м^2$) потоки азота в почве березняка за вегетацию оказались близки. Это подтверждает известный тезис о дефиците азота в экосистемах бореальных лесов [9, 14]. Сезонный ход процессов минерализации и ассимиляции азота в экосистеме березняка представлен в таблице.

Дыхание трав и кустарников рассчитывали по скорости дыхания тонких корней, меняющейся в сезоне от 0.06 до $0.65\ мг\ C$ сухого веса корня в час в мае и сентябре [4]. Деструкционный поток углекислоты и минерализации азота – аналогично среднесезонным показателям этих параметров. Сезонную динамику ассимиляции азота фитоценозом полагаем близкой сезонному ходу фотосинтеза в березняках южной тайги [7]. Принимали, что в мае и сентябре ассимилируется 6 и 8% азота почвы, необходимого для формирования первичной продукции фитоценоза, равного $7.5\ г/м^2$, а в июне, июле и августе соответственно 29, 31 и 26% этой величины. Скорости ассимиляции азота по декадам рассчитывали по среднемесячным значениям и интерполяции.

Максимумы ассимиляции азота фитоценозом и минерализации элемента в почве не совпадают во времени. Наибольший дефицит азота ($-1.7\ мг/м^2$ в час) отмечен в конце июня, в период активного роста растений, а устойчивый профицит элемента складывается лишь в конце июля, во вторую половину вегетации (таблица). Это подтверждают и более объективные среднемесячные оценки минерализации и ассимиляции азота в почве, рав-

ные в июне, июле и августе соответственно 2.3 и 3.0; 3.3 и 3.1; 3.2 и 2.6 мг/м² в час.

В результате деструкционных процессов, запас подстилки в мае, равный 2821 ± 250 г/м² в сентябре, уменьшился до 1700 ± 102 . Изменение запаса составило 1121 ± 270 г/м². Значение этого параметра, выраженное в органических углероде и азоте, равнялось 426 ± 103 г С/м² и 14.3 ± 3.5 г N/м². При деструкции, равной 241 ± 24 г С/м², гумификация составила 185 ± 105 г С/м².

Групповой состав гумуса подстилок южнотаежных березняков на 40% состоит из гуминовых и фульвокислот, присутствующих в равных долях, с отношением С/N близким к 12 и 10.8 соответственно [10], и на 60% из негидролизующего остатка [6]. Получаем, что за сезон в состав гумусовых кислот переходит 6.5 ± 2.6 г/м² азота подстилки. С учетом минерализованного и ассимилированного азота (8 ± 0.8 г/м²) получаем сумму 14.5 ± 2.7 г/м² – величину, равную изменению запаса азота подстилки – 14.3 ± 3.5 г/м².

Вероятно, азот, участвующий в гумификации, в основном расходуется на новообразование гумусовых кислот. При этом азот негидролизующего остатка, связанного с минеральной частью почвы и содержащего гетероциклические соединения [10], как наиболее консервативная фракция гумуса обновляется в минимальной степени. Также вероятно, что близкая интенсивность процессов минерализации и гумификации органического вещества сдерживает накопление углерода и развитие гор. А1 в почве березняка, мощность которого не превышает 1 см. Соответствие фактической убыли азота подстилки суммарным затратам элемента на ассимиляцию и гумификацию, вероятно, может свидетельствовать о реальности измерений и вычислений настоящего исследования.

Продуктивность азотфиксации в березняках южной тайги оценивается в 0.1–0.2 г N/м² за вегетацию [11, 12]. В кислых почвах бореальных лесов с низким содержанием нитратов, продуктивность денитрификации редко превышает 0.01–0.1 г N/м² за сезон [16, 18]. В лесных экосистемах приход азота с атмосферными осадками близок к выносу элемента инфильтрационными водами [1]. В южной тайге с осадками поступает до 0.23 г N/м² за сезон [1]. Потери азота при вымывании в различных лесных массивах составляют 0.33–0.48 г/м² в год, а органического углерода – 16 г/м² в год [1, 2].

Таким образом, поступление и потери азота при перечисленных выше процессах на порядок меньше основных потоков азота в экосистеме березняка – минерализации элемента при деструкции органических остатков и ассимиляции азота фитоценозом, находясь в пределах ошибок данных потоков и не в состоянии существенно изменить их величину и направление. С другой стороны, полученные величины минерализации и ассимиляции азота носят

приближенный характер. Требуется экспериментальная оценка продукции тонких корней деревьев и дыхания корней трав и кустарничков.

Дыхание тонких корней деревьев, расположенных в почве глубже 15 см, увеличивает деструкцию, но, вероятно, незначительно. Масса корней с глубиной сокращается, а сами корни локализованы в плотном оподзоленном суглинке, экранирующем диффузию газов. Наконец, принимая эмиссию углекислоты (экспериментальную величину) за деструкцию, получаем максимальную возможную величину минерализованного азота экосистемы за вегетацию – 282.7 г С/м²: $30 = 9.4$ г N/м². Различие с деструкционным потоком (8 г N/м²) составляет 17% и укладывается в ошибки измерений и вычислений настоящего исследования. Соответствие фактической убыли органического азота подстилки затратам на минерализацию и гумификацию может свидетельствовать как минимум о равенстве минерализации и ассимиляции элемента в экосистеме. Если бы ассимиляция была значимо меньше минерализации, азот накапливался бы в почве, что и происходит при инкубации подстилки, лишенной растений [1].

Если принять равенство ассимиляции и минерализации азота и затраты элемента на формирование годичной продукции фитоценоза, приведенные в работе [9], то получим, что азот годичной продукции тонких корней деревьев составляет $8 - 3.7 = 4.3$ г/м², а продукция, выраженная в сухой массе – 642 г/м². Это соизмеримо с полученной ранее оценкой этого параметра, равной 574 г/м². В приведенных расчетах остается неизвестным участие реутилизированного азота, снижающего затраты азота почвы в продуцировании древостоями сети тонких корней.

Многочисленное превышение биомассы почвенных грибов над биомассой бактерий в подстилке бореальных лесов формирует субстраты с отношением С/N, близким к 30 [14], что и получено в настоящем исследовании. При отношении С/N в биомассе грибов и бактерий, равном соответственно 15 и 5, главный поток минерализованного азота будет утилизирован микроорганизмами [14]. Средние скорости нитрификации и утилизации азота нитратов микрофлорой почвы, измеренные в 5 насаждениях изотопным методом, оказались близки по величине – 145 и 150 г N/м² в сутки соответственно. Это и обеспечивает низкое содержание нитратов в лесных почвах [17]. Авторы полагают, что цикл азота в сообществе микроорганизмов происходит намного быстрее, чем утилизация азота растениями [17]. Действительно, за вегетационный период микроорганизмы многократно обернут свою биомассу и получат конкурентное преимущество. Часть минерализованного азота способна к обменной фиксации поглощающим комплексом почв. Однако гетерогенность и гетерохронность лесных почв обеспе-

чивает наличие микрозон, где C/N снижается до 20, когда азот поглощают только бактерии, а грибы его выделяют, или до 12.5 и ниже, когда обе группы экскретируют азот в почву [14]. Растения способны формировать корневую сеть, окружающую такой агрегат. В природе рост бактерий ограничен скорее лабильным углеродом, чем азотом. Когда доступного углерода не хватает для начального роста клеток, азот выделяется в почву. Не исключают и рециклирование азота в мицелии грибов и актиномицетов, что сокращает затраты элемента в годовом цикле. Таким образом, на длительных отрезках времени растения способны успешно конкурировать с микроорганизмами [14].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среднесезонный деструкционный поток углерода в почве кислично-черничного березняка составляет 85% среднесезонной эмиссии углекислого газа, или 81 мг C/m² в ч.

Ассимиляционный и минерализационный потоки азота в экосистеме березняка выражаются близкими величинами, равными соответственно 7.5 и 8.0 г/м² за сезон. Несовпадение максимумов ассимиляции и минерализации азота, отмеченных соответственно в июне и конце июля, обеспечивает дефицит азота почвы в период активного роста растений.

Запас подстилки за вегетацию уменьшается на 40%, что составляет 426 г C/m², 57% этого количества углерода переходит в углекислоту, а 43% расходуется на гумификацию и консервацию органической массы. Вероятно, близкая интенсивность минерализации и гумификации сдерживает развитие гор. А1 в почве березняка.

Запас органического азота подстилки за вегетацию уменьшается на 40%, что составляет 14.3 г/м², 45% этого количества азота идет на синтез гумусовых кислот, а 55% – на минерализацию и ассимиляцию элемента фитocenозом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азотфиксация в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1987. 148 с.
2. Ведрова Э.Ф. Трансформация растительных остатков в 25-летних культурах основных лесобразующих пород Сибири // Лесоведение. 1995. № 4. С. 13–21.
3. Ведрова Э.Ф., Спиридонова Л.В., Стаканов В.Д. Круговорот углерода в молодняках основных лесобразующих пород Сибири // Лесоведение. 2000. № 3. С. 40–48.
4. Мамаев В.В. Дыхание корней в сосняке и березняке кислично-черничных // Лесоведение. 1984. № 6. С. 53–60.
5. Максимова А.Е. Состав и динамика содержания свободных аминокислот в почвах березняков и сплошных вырубок в южной тайге // Почвоведение. 1985. № 7. С. 112–120.
6. Максимова А.Е. Изменения содержания и состава гумуса при смене березы елью на старопашотных почвах в Ярославской области // Почвоведение. 1987. № 9. С. 110–118.
7. Молчанов А.Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 127 с.
8. Орлов А.Я., Петров-Спиридонов А.А. Накопление и отпад фитомассы в кислично-черничном березняке и на сплошной вырубке // Лесоведение. 1986. № 5. С. 30–38.
9. Орлов А.Я., Петров-Спиридонов А.А. Содержание азота в годичной продукции растений и отпаде в березняке и на вырубке // Лесоведение. 1989. № 5. С. 48–57.
10. Орлов Д.С. Химия почв. М.: Изд-во МГУ, 1985. 376 с.
11. Разгулин С.М. Азотфиксация и эмиссия углекислоты в экосистемах южной тайги // Почвоведение. 1998. № 1. С. 88–95.
12. Разгулин С.М. Фиксация атмосферного азота в двух типах леса южной тайги // Лесоведение. 1995. № 4. С. 44–51.
13. Ремезов Н.П., Погребняк П.С. Лесное почвоведение. М.: Лесная промышленность. 1965. 324 с.
14. Hodge A., Robinson D., Fitter A. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? // Trends in Plant Science. 2000. V. 5. № 7. P. 304–308.
15. Me Clagherty C., Aber I., Melillo J. The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems // Ecology. 1982. V. 63. № 5. P. 1481–1490.
16. Peterjohn W., Me Gervy R., Sextone A. et al. Nitrous oxide production in two forested watersheds exhibiting symptoms of nitrogen saturation // Can. J. For. Res. 1998. V. 28. № 11. P. 1723–1732.
17. Stark J.M., Hart S. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests // Nature. 1997. V. 385. № 664. P. 61–64.
18. Vermes J.F., Myrolet D. Denitrification in forest soils of Oregon // Can. J. For. Res. 1992. V. 22. P. 504–512.

Destruction of Soil Organic Matter and Nitrogen Assimilation in Southern Taiga Ecosystems

S. M. Razgulin

The destruction of soil organic matter, the related mineralization of nitrogen, and its assimilation by the phytocenosis of an oxalis–bilberry birch forest were studied. When the destruction flux of carbon in the birch forest was 241 g/m² per season and the litter C : N ratio was about 30, the nitrogen mineralization was 8 g/m², the value of which was similar to its assimilation by the phytocenosis (7.5 g/m² per vegetation period).