

УДК 630*114.68 (470.22)

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЧВ В РАСТИТЕЛЬНЫХ МИКРОГРУППИРОВКАХ СРЕДНЕТАЕЖНОГО СОСНЯКА БРУСНИЧНОГО В КАРЕЛИИ

**Е. В. Мошкина¹, О. Н. Бахмет², М. В. Медведева¹, А. В. Мамай¹,
А. В. Зачиняева³, Ю. Н. Ткаченко¹**

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

² Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

³ Военно-медицинская академия им. С. М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

Работа выполнена на территории заповедника «Кивач», в среднетаежной подзоне Карелии. Исследованы подзолы иллювиально-железистые на флювиогляциальных песчаных отложениях, сформировавшиеся в различных растительных микрогруппировках (лишайниковой, брусничной, черничной, зеленомошной) сосняка брусничного. В статье рассмотрена структурно-функциональная организация микробного сообщества органогенного и минерального горизонтов исследуемых почв. В микробном сообществе почв, сформировавшихся под различными растительными микрогруппировками, определены важнейшие группы микроорганизмов, осуществляющие круговорот азота и углерода, и флуктуации численности бактерий. Выявлен состав целлюлозоразрушающего комплекса микробного сообщества, показано изменение его в почвах под различными растительными микрогруппировками. Установлено, что основной вклад в почвенное дыхание биогеоценоза вносят микроорганизмы верхнего органогенного горизонта почв, активность микроорганизмов минеральной части почвы заторможена. Изменение ряда экофизиологических показателей микробиоты почв, таких как базальное дыхание, количество углерода ($C_{\text{мик}}$) и азота ($N_{\text{мик}}$) микробной биомассы и др., проявляется в зависимости от степени увлажнения почв и мощности лесной подстилки. Полученные данные комплексных исследований микробного сообщества почв могут быть использованы в мониторинге природной среды.

Ключевые слова: среднетаежная подзона Карелии; сосняк брусничный; растительные микрогруппировки; эколого-трофическая структура микроорганизмов; дыхание почв.

E. V. Moshkina, O. N. Bakhmet, M. V. Medvedeva, A. V. Mamai, A. V. Zachinyayeva, Yu. N. Tkachenko. MICROBIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SOILS UNDER VEGETATION MICROGROUPS IN A MIDDLE-TAIGA COWBERRY PINE FOREST IN KARELIA

The study was carried out in the Kivach Strict Nature Reserve situated in the middle taiga of Karelia. Albic Podzols formed over fluvioglacial sandy deposits in different vegetation microgroups (lichen-, cowberry-, bilberry-, true moss-dominated) within a cowberry-type pine stand were surveyed. The organic and mineral horizons of these soils were examined

for the structural and functional setup of the microbial community. The key groups of microorganisms effecting nitrogen and carbon cycling and fluctuations in bacterial numbers were determined in soils formed under the different vegetation microgroups. The composition of the cellulolytic component of the microbial community was identified, and its variation among microgroups was demonstrated. It was found that the main contributor to soil respiration of the biogeocoenosis is microorganisms in the top organic horizon, while the activity of microorganisms in the mineral part of the soil is inhibited. Variations in some ecophysiological parameters of the soil microbiota, such as basal respiration, microbial biomass carbon (C_{mic}) and nitrogen (N_{mic}) and others, depend on soil moisture content and forest floor thickness. The data obtained through these integrated studies of the soil microbial community can be used in environmental monitoring.

Key words: middle taiga subzone of Karelia; cowberry pine stand; vegetation microgroups; ecological-trophic structure of microorganisms; soil respiration.

Введение

Микроорганизмы, являясь главным деструктивным блоком биogeоценоза, осуществляют круговорот элементов-биофилов, определяют трофический статус почв и продукционную способность фитоценоза [Регуляторная..., 2003]. При этом состав и численность микроорганизмов обуславливаются типом почв, биоклиматическими факторами, в целом первичными факторами почвообразования [Звягинцев и др., 1994]. Определяющим условием функционирования и стабильности микробоценоза является уровень трофности почв, доступности для их развития элементов минерального питания. При изменении природной среды возможно нарушение эдафических условий, которое приводит к трансформации структуры микробного сообщества, его перестройке [Богатырев, 1989; Кожевин, 1989]. В этой области одним из важных направлений исследований является изучение микробиологических свойств естественных и антропогенно нарушенных почв в пространственно-временном аспекте.

Как известно, почва – это гетерогенная система, среда обитания микроорганизмов, обладающая исключительной динамичностью физических и химических свойств, особенно на фоне антропогенного воздействия. В этой связи наибольшее внимание должно быть обращено к показателям, которые характеризуют адаптационный потенциал не только отдельных биотипов, но и всего микробного сообщества, то есть нужен комплексный подход [Звягинцев и др., 1994]. Его использование позволяет не только определить эколого-трофическую структуру микробоценоза, но и выявить его функциональную активность, систематизировать и обобщить накопленный материал о состоянии микробного сообщества, установить динамику изменений. Так, исследование ферментативной активности почв позволяет оце-

нить направленность трансформации органического вещества в почвах естественных и преобразованных экосистем [Абрамян, 1992]. Комплекс целлюлозолитических микроорганизмов может диагностировать круговорот азота и углерода [Наплекова, 1974]. Важным полифункциональным компонентом почвенной биоты являются микроскопические грибы, имеющие большое значение в трансформации органических, неорганических веществ, накоплении биомассы [Зачиняева, Лебедева, 2003; Кураков, Семенова, 2016]. Метод исследования деструкционных процессов в полевых условиях широко используется в прогностическом мониторинге почв, так как предоставляет ценную информацию об изменении микробного сообщества в пространственно-временном аспекте [Мишустин, Востров, 1971]. Он позволяет дать количественную и качественную интегральную оценку микробоценоза, отражает пространственное варьирование микробиально-биохимических свойств почв [Евдокимова, 1995; Сорокин и др., 2006].

В Карелии почвенно-микробиологические исследования всегда были актуальными, что обусловлено возрастающим антропогенным воздействием на лесные экосистемы, поиском биоиндикаторов состояния природной среды, а также установлением важной роли микробиоты в формировании устойчивого развития фитокомплекса [Загуральская, 1993; Германова, Медведева, 2006; Загуральская, Медведева, 2006]. В настоящее время получены новые данные об экофизиологических показателях почв урбанизированных территорий [Мамай, Мошкина, 2016], составлена карта биогенности почв заповедника «Кивач» [Медведева, Ахметова, 2012], исследована пространственная организация микробного сообщества почв, сформировавшихся на флювиогляциальных отложениях, подстилаемых ленточными глинами [Загуральская, Медведева, 2006]. В целом,

рассматривая вопрос о пространственно-временном варьировании микробиологических свойств почв, можно отметить, что основу микробиологического мониторинга составляет периодическое наблюдение за состоянием микроорганизмов, при этом хорошо зарекомендовали себя определение дыхания почв, численности бактерий – сапрофитов, микромицетов, а также определение ферментативной активности почв. Работ в данном направлении много, однако не все они учитывают свойства почвообразующих пород, тип растительности, рельеф, природно-климатические особенности в комплексе. Исследование, проведенное на заповедной территории, позволяет получить новые данные об особенностях состояния микробиоты, раскрывает динамику ее формирования и количественных показателей, определяет условия для оптимизации микробиоты антропогенно трансформированных экосистем.

Таким образом, целью настоящего исследования было установить особенности микробного сообщества почв, сформировавшихся в различных растительных микрогруппировках сосняка брусничного, в условиях среднетаежной подзоны Карелии. Данная цель предусматривала решение следующих основных задач:

1) выявить особенности почвенных условий в зависимости от структуры напочвенного покрова в сосняке брусничном;

2) определить эколого-трофическую структуру микробного сообщества почв соснового насаждения;

3) установить функциональную активность микрофлоры почв условно ненарушенных сосновых лесов.

Полученные данные микробиологических исследований могут быть экстраполированы на почвы альфегумусового генезиса и стать основой при проведении мониторинга почв Восточной Фенноскандии.

Материалы и методы

Работа выполнена на территории государственного заповедника «Кивач», в среднетаежной подзоне Карелии (N62°17'19.5", E34°01'05.9"). Были исследованы почвы сосняка брусничного IV класса бонитета. Одноярусное чистое по составу насаждение имеет возраст до 220 лет, запас стволовой древесины составляет 297 м³/га. Распределение деревьев обусловлено воздействием пожара и выборочных рубок. На пробной площади были выделены доминирующие микрогруппировки в напочвенном покрове (брусничная, черничная,

зеленомошная, лишайниковая), в каждой из которых закладывали опорный почвенный разрез и серию прикопок. Согласно «Классификации и диагностике почв России» [Шишов и др., 2004], почвы изучаемого участка – подзолы иллювиально-железистые песчаные, сформировавшиеся на флювиогляциальных песчаных отложениях.

Напочвенный покров выделенных растительных микрогруппировок представлен следующим видовым составом. Лишайниковая микрогруппировка: *Vaccinium myrtillus* L., *Pleurozium schreberi* (Bird.) Mitt., *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Dicranum* cf. *scoparium* Hedw. Брусничная микрогруппировка: *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* L., *Cladonia rangiferina*. Черничная микрогруппировка: *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, *Dicranum* cf. *scoparium*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B. S. G., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. Зеленомошная микрогруппировка: *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Dicranum* cf. *scoparium*, *Hylocomium splendens*.

Основные физико-химические показатели определены традиционными методами [Теория..., 2006] в почвенных образцах, отобранных из генетических горизонтов почвенных прикопок разных растительных микрогруппировок. Содержание органического углерода в образцах определяли методом Тюрина, общего азота – методом Кьельдаля. Определение кислотности водной и солевой вытяжек проводили с использованием рН-метра (Hanna рН 211; Hi 2211).

Определение биомассы почвенного микробного сообщества, являющегося наиболее активной и лабильной частью почвенного органического вещества, проводили методом субстрат-индуцированного дыхания, предложенным немецкими исследователями Anderson, Domsch [по: Евдокимов, 2018]. Перед определением базального (БД) и субстрат-индуцированного (СИД) дыхания проводили предынкубацию почвенных образцов, отобранных в середине-конце вегетационного периода и пропущенных через сито с диаметром отверстий 2 мм, при температуре 22 °С и 60 % от полной полевой влагоемкости в течение 7 суток в стеклянных флаконах объемом 500 мл. Количество почвы, помещенной во флаконы, различалось для лесной подстилки и минеральной части и составляло 3 и 30 г соответственно. Скорость БД определяли через 24 часа инкубации при температуре 22 °С и выражали в микрограммах C-CO₂/г абсолютно сухой почвы

в час. СИД оценивали по скорости начального максимального дыхания микроорганизмов после обогащения почвы глюкозой (из расчета 10 мг глюкозы на 1 г почвы). Инкубацию проводили в течение 1,5–2 ч при температуре 22 °С.

Концентрацию CO_2 во флаконах фиксировали при помощи портативного газоанализатора на базе инфракрасного сенсора AZ 7722 (AZ Instrument Corp.). Углерод микробной биомассы $C_{\text{мик}}$ (мкг С/г почвы) = (мкл CO_2 /г почвы ч) * $40,04 + 0,37$.

Для расчета содержания азота в микробной биомассе использовали соотношение $N_{\text{мик}}/C_{\text{мик}} = 0,15$ [Anderson, Domsch, 1980; Сусьян, 2005]. Содержание микробного углерода и азота рассчитывали как процент от общего содержания С и N соответственно. Расчет запасов микробной биомассы и микробной продукции CO_2 исследуемых почвенных горизонтов проводили с учетом объемного веса почвы и запаса лесной подстилки [Ананьева и др., 2009].

Отбор почвенных образцов для микробиологических анализов, а также для определения содержания минеральных форм азота проводили ежемесячно с июня по октябрь из верхних органогенных и минеральных генетических горизонтов серии прикопок. Анализы проводили в свежих почвенных пробах. Содержание аммонийного и нитратного азота определяли потенциометрически с использованием иономера «Экотест 2000» и электродов «Эком- NO_3 », «Эком- NH_4 » [ГОСТ 26951–86; Методика..., 2007а, б]. Для микробиологических анализов были составлены смешанные почвенные образцы из 9 индивидуальных проб. Биоразнообразие и структуру микробного комплекса генетических горизонтов исследовали по традиционной в почвенной микробиологии методике посева разведений почвенной суспензии на твердые питательные среды [Методы..., 1991]. При этом учитывали количество бактерий, использующих органические формы азота, на мясо-пептонном агаре (МПА), ассимилирующих минеральный азот – на крахмало-аммиачном агаре, бацилл – на среде МПА + сусло-агар, олигонитрофилов – на среде Эшби, олиготрофных микроорганизмов – на почвенном агаре. Микроскопические грибы подсчитывали на среде Чапека. Комплекс целлюлозоразрушающих микроорганизмов изучали на среде Гетчинсона. Численность микроорганизмов рассчитывали на абсолютно сухие навески почвы (с учетом коэффициента влажности почвы) и выражали числом колониеобразующих единиц (КОЕ) на грамм абсолютно сухой почвы.

Актуальную целлюлозолитическую активность почв устанавливали аппликационным методом в опытах *in situ*, об интенсивности процесса разрушения целлюлозы судили по убыли массы льняного полотна, срок экспозиции полотна в почве 4 месяца.

Полученные данные обрабатывали общепринятыми статистическими методами [Дмитриев, 1995] при помощи программы Microsoft Office Excel и программного пакета R (R Core Team, 2013).

Результаты и обсуждение

Исследуемые почвы имеют следующее морфологическое строение профиля: О-Е-BF-V2-V3-BC-C. Мощность почвенной толщи составляет до 75 см. Для данных почв характерно формирование лесной подстилки (О) мощностью до 7 см, подзолистого горизонта (Е) – до 4 см, сменяющегося иллювиально-железистым (BF) мощностью до 17 см.

Почва – среда обитания микроорганизмов, в этой связи необходимо рассмотреть важнейшие физико-химические свойства исследуемых почв соснового древостоя. Установлено, что пространственное варьирование микробиологических свойств почв зависит от физико-химических свойств почв, сформировавшихся в различных условиях фитоценотической среды – микрогруппировках. Результаты исследования показали, что свойства почв под различными растительными микрогруппировками характеризуются некоторыми особенностями. Установлено изменение средних значений мощности органогенного горизонта почв в диапазоне от 2,00 до 9,50 см. Микрогруппировки по возрастанию мощности лесной подстилки можно расположить в ряд: лишайниковая ($2,91 \pm 0,47$ см), брусничная ($4,12 \pm 0,47$ см), зеленомошная ($4,61 \pm 0,31$ см), черничная ($6,17 \pm 0,55$ см) (табл. 1). Как известно, лишайники способны переносить временное пересыхание верхних горизонтов почв, предпочитают пессимальную по увлажнению среду обитания. Их крупные, плотные талломы, формирующиеся на поверхности минеральных горизонтов почв, не проникают в минеральную толщу, поэтому не создают эффект «рыхления» верхнего слоя. Это, по нашему мнению, может способствовать уплотнению и привести к увеличению объемного веса почв.

Горизонты лесной подстилки в изученных нами подзолах характеризуются сильноокислой реакцией среды ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 4,03–4,34$; $\text{pH}_{\text{KCl}} = 3,14–3,47$), невысокой суммой обменных оснований, низкой степенью насыщен-

ности основаниями. Это может ингибировать развитие микробиоты, снижать проявление их функциональной активности. Некоторая тенденция снижения гидролитической кислотности и суммы обменных оснований прослеживается в лесной подстилке под лишайниковой микрогруппировкой, что, возможно, связано с особенностями ее фракционного состава.

Содержание углерода в исследуемых почвах невысокое (табл. 1), что определяет формирование древостоя низкой продуктивности. Содержание органического углерода в лесной подстилке составляет 40,29–49,17 %, в подзолистом горизонте – 0,71–0,95 %, в иллювиальном – 0,49–0,81 %. Наиболее высокое содержание углерода в иллювиальном горизонте ($0,81 \pm 0,05$ %) выявлено в почве, сформировавшейся под черничной микрогруппировкой.

Проведенные исследования показали, что содержание общего азота в минеральной части верхнего корнеобитаемого слоя почвы сосняка брусничного варьировало от 0,01 до 0,22 %. Внутрипрофильное распределение общего азота тесно связано с содержанием органического вещества в почве. Наибольшая концентрация азота приурочена к лесной подстилке и составляет в среднем $0,89 \pm 0,18$ %, в подзолистом горизонте его содержание резко снижается и составляет $0,035 \pm 0,01$ %, в иллювиальном горизонте незначительно увеличивается до $0,042 \pm 0,04$ % и затем постепенно снижается вниз по профилю. В результате дисперсионного анализа выявлено статистически значимое влияние качественных характеристик, таких как микрогруппировка живого напочвенного покрова ($p = 0,0537$) и подгоризонт лесной подстилки ($p = 0,0001$), на общее содержание азота в органогенных горизонтах почвы сосняка брусничного.

Информативным показателем напряженности микробиологических процессов в почвах является содержание аммонийного и нитратного азота, которое в исследованных почвах невелико (табл. 1). Содержание минерального азота в составе азотного фонда почв в среднем составляет $2,4 \pm 0,9$ %. Содержание минеральных форм азота в органогенных горизонтах почв крайне изменчиво и подвержено значительным колебаниям в течение вегетационного периода. Запасы минерального азота лесной подстилки составляют 2–3 кг/га. Соотношение C/N в подгоризонтах лесной подстилки в среднем равно 53 ± 2 .

Несмотря на то что физико-химические показатели свидетельствуют о низком плодородии изучаемых почв, запасы общего азота в слое почвы 0–50 см как в органоген-

ных ($0,31 \pm 0,13$ т/га), так и в минеральных ($2,00 \pm 0,05$ т/га) горизонтах невелики, однако достаточны для нормального функционирования изучаемого биоценоза [Федорец, Бахмет, 2003]. На данном этапе сосновый древостой находится в удовлетворительном состоянии, трофические связи между отдельными участниками преобразования органического вещества устойчивы.

Необходимо отметить, что фракционный состав подстилок различных растительных микрогруппировок почв отличается. Так, под лишайниковой микрогруппировкой сформировалась лесная подстилка, состоящая из таллома лишайников, опада брусники, черники, крупнодисперсная фракция мхов находится в минимуме. Лесные подстилки, приуроченные к чернично-брусничным микрогруппировкам, состоят из опада брусники и черники, лишайники и мхи присутствуют в небольшом объеме. Верхняя часть подстилки, сформировавшейся под зеленомошной группой, состоит в основном из опада зеленых мхов *Pleurozium* и родов *Dicranum* и *Hylocomium*, другие компоненты находятся в минимуме. Таким образом, изменение качественного состава подстилок становится одной из причин формирования различных эдафических условий, определяющих активность микробиоценозов.

В исследуемых почвах численность микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп наиболее высока в верхнем органогенном горизонте, в подзолистом горизонте резко снижается (табл. 2). В целом она соответствует природной вариабельности их численности в различных горизонтах почв альфегумусового генезиса [Загуральская, 1993; Германова, Медведева, 2006]. Наибольший диапазон численности отмечен для почв, сформировавшихся под черничной микрогруппировкой; наименьший – под лишайниками. В последнем случае это может быть обусловлено поступлением в почву лишайниковых кислот, ингибирующий эффект которых на микробиоту известен [Лузина, Салахутдинов, 2016]. Также это может быть связано с пересыханием лесных подстилок в летний период и переходом микробиоты в состояние анаэробнобиоза. На фоне высокой флуктуации численности бактерий, использующих органические и минеральные соединения азота, численность актиномицетов в органогенном горизонте изучаемых почв невысокая – менее 210 тыс. КОЕ/г почвы. Это свидетельствует о неглубокой минерализации органического вещества и накоплении в почве продуктов неполного разложения, что может стать причиной снижения численности ком-

Таблица 1. Некоторые физико-химические свойства почвы различных растительных микрогруппировок сосняка брусничного (средние значения ± стандартная ошибка, n = 9)

Table 1. Physicochemical properties of soils of various plant microgroups of lingonberry pine (mean values ± standard error, n = 9)

Горизонт почвы Horizon	Глубина, см Depth, cm	Плотность почвы, г/см ³ Soil density, g/cm ³	pH		ГК*	S**	V	C	N	C/N	N-NH ₄	N-NO ₃
			H ₂ O	KCl								
Лишайниковая микрогруппировка / Lichen microgroup												
O	0-2,5 (3)	0,11 ± 0,01	4,27 ± 0,08	3,21 ± 0,04	96,03 ± 7,31	4,9 ± 1,95	4,36 ± 1,60	40,29 ± 2,43	0,78 ± 0,080	51	2,33 ± 0,48	1,09 ± 0,41
E	2,5 (3) – 4 (5)	1,15 ± 0,04	4,28 ± 0,12	3,74 ± 0,19	5,67 ± 1,13	0,22 ± 0,14	2,36 ± 1,25	0,95 ± 0,07	0,04 ± 0,004	23	0,57 ± 0,24	0,23 ± 0,14
BF	4 (5) – 18 (22)	1,35 ± 0,07	4,67 ± 0,09	4,32 ± 0,10	4,58 ± 0,40	0,49 ± 0,27	10,05 ± 5,52	0,67 ± 0,07	0,09 ± 0,025	7	0,61 ± 0,26	0,21 ± 0,12
Брусничная микрогруппировка / Lingonberry microgroup												
O	0-4,2 (6)	0,10 ± 0,01	4,34 ± 0,05	3,14 ± 0,05	125,92 ± 7,6	8,6 ± 2,11	5,86 ± 1,39	44,74 ± 1,33	0,95 ± 0,054	46	2,43 ± 0,56	0,82 ± 0,16
E	4,2 (6) – 8 (13)	1,09 ± 0,04	4,23 ± 0,06	3,20 ± 0,08	6,18 ± 0,75	0,11 ± 0,02	2,39 ± 1,58	0,88 ± 0,10	0,02 ± 0,003	44	0,30 ± 0,07	0,09 ± 0,01
BF	8 (13) – 14 (30)	1,19 ± 0,07	4,81 ± 0,05	4,32 ± 0,06	4,41 ± 0,26	0,02 ± 0,01	0,57 ± 0,07	0,64 ± 0,03	0,02 ± 0,003	32	0,56 ± 0,26	0,07 ± 0,01
Черничная микрогруппировка / Blueberry microgroup												
O	0-6 (8)	0,06 ± 0,01	4,03 ± 0,19	3,47 ± 0,2	154,00 ± 6,38	6,3 ± 1,62	4,08 ± 0,94	46,92 ± 1,34	0,89 ± 0,034	53	1,81 ± 0,35	1,05 ± 0,24
E	6 (8) – 8 (10)	1,01 ± 0,04	4,01 ± 0,21	3,46 ± 0,20	6,82 ± 0,95	0,04 ± 0,01	0,54 ± 0,04	0,91 ± 0,05	0,03 ± 0,007	30	0,52 ± 0,22	0,23 ± 0,13
BF	8 (10) – 14 (16)	1,09 ± 0,07	4,88 ± 0,10	4,47 ± 0,12	4,49 ± 0,37	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,81 ± 0,05	0,02 ± 0,002	41	0,56 ± 0,26	0,23 ± 0,15
Зеленомошная микрогруппировка / Mossy microgroup												
O	0-4,3 (4,6)	0,07 ± 0,01	4,33 ± 0,06	3,14 ± 0,08	118,34 ± 13,9	6,78 ± 1,07	2,90 ± 1,07	49,17 ± 1,42	0,98 ± 0,046	50	2,46 ± 0,62	0,82 ± 0,16
E	4,3 (4,6) – 5,6 (6)	1,01 ± 0,04	4,30 ± 0,08	3,14 ± 0,03	7,81 ± 1,57	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,71 ± 0,08	0,05 ± 0,007	14	0,31 ± 0,08	0,09 ± 0,02
BF	5,6 (6) – 10 (15)	1,09 ± 0,07	4,86 ± 0,10	4,35 ± 0,16	5,99 ± 1,01	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,49 ± 0,05	0,04 ± 0,002	12	0,29 ± 0,07	0,07 ± 0,01

Примечание. *Гидролитическая кислотность. **Сумма обменных оснований. ***Степень насыщенности основаниями.
Note. *Hydrolytic acidity. **Total exchangeable bases. ***Degree of base saturation.

Таблица 2. Численность (тыс. КОЕ/г почвы) микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп почв различных растительных микрогруппировок сосняка брусничного

Table 2. Microorganisms of the most important ecotrophic soil groups of various plant microgroups of lingonberry pine, the CFU/g of soil

Горизонт почв Horizon	Бактерии, использующие N-NH ₂ Bacteria using N-NH ₂		Бактерии, использующие N-NH ₄ Bacteria using N-NH ₄	Олигонитрофилы Oligonitrophils	Олиготрофы Oligotrophs	Микромицеты Micromycetes	КЦМ Complex of cellulose-destroying microorganisms
	Общая численность Total	Споровые, % Spore, %					
Лишайниковая микрогруппировка Lichen microgroup							
O	91–2328	8–73	301–3420	503–1820	1–920	46–328	1–5
E	18–68	11–47	61–180	1–402	1–92	61–91	< 2
Брусничная микрогруппировка Lingonberry microgroup							
O	108–3410	7–59	402–4180	420–2920	125–1510	220–460	1–2
E	25–108	23–58	66–148	145–410	1–101	58–76	< 1
Черничная микрогруппировка Blueberry microgroup							
O	113–3610	7–60	284–4821	720–6100	162–4820	49–325	2–6
E	16–410	16–68	72–360	108–620	1–810	32–81	< 4
Зеленомошная микрогруппировка Mossy microgroup							
O	48–420	12–77	381–1480	1–792	1–387	14–340	2–3
E	12–86	10–44	72–240	82–340	1–82	42–92	< 1

плекса целлюлозоразрушающих микроорганизмов. Последние представлены в основном грибами родов *Trichoderma*, *Mucor*, *Penicillium*, а также *Dematium*. По нашим данным, отсутствие бактериальной компоненты в блоке целлюлолитиков подтверждает низкую минерализацию органического вещества, заторможенность биосинтетических процессов (рис. 1).

В исследуемых почвах в структуре микробного сообщества большая роль принадлежит олигонитрофилам, которые способны использовать рассеянные соединения азота, осуществлять несимбиотическую фиксацию элемента-органотрофа [Кожевин, 1989; Загуральская, 1993]. Высокая численность представителей данной группы подтверждает вышесказанное об устойчивом развитии соснового древостоя, возможности микробиотой «закреплять» азот в экосистеме. В почвах, сформировавшихся в черничной микрогруппировке, численность изучаемых эколого-трофических групп микроорганизмов наивысшая по сравнению с лишайниковой и зеленомошной микрогруппировками (табл. 2). Выявлены более высокие показатели численности бактерий, участвующих в круговороте азота, углерода и других биофильных элементов. Причиной такой микробиологической активности в черничной микрогруппировке, на наш

взгляд, может быть более низкая кислотность опада черники, повышенное содержание в нем марганца, кальция, магния [Морозова, 1991], а также наибольшая мощность лесной подстилки. Последнее может нивелировать резкие колебания температуры и влажности в течение вегетационного периода, поэтому условия для развития микроорганизмов более благоприятные.

К индикаторам, способным охарактеризовать экофизиологический статус почвенных микроорганизмов, относятся микробная биомасса и фоновое (базальное) дыхание. Также хорошо индицирует микробное сообщество почв отношение $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$, выраженное в процентах [Мякшина и др., 2008]. Эти показатели в последнее время используют исследователи для характеристики локального и биосферного состояния почв, так как могут отражать изменения микробного сообщества в результате климатических и антропогенных воздействий на почву [Мякшина и др., 2008; Ананьева и др., 2009; Сусьян и др., 2009].

Углерод микробной биомассы является важной функциональной частью почвенного органического углерода и показателем его качества и сохранности в почве [Jenkinson, Ladd, 1981; Anderson, Domsch, 1986, 1989; Ананьева и др., 2009]. Это одна из наиболее подвижных фракций органического вещества почв, способная

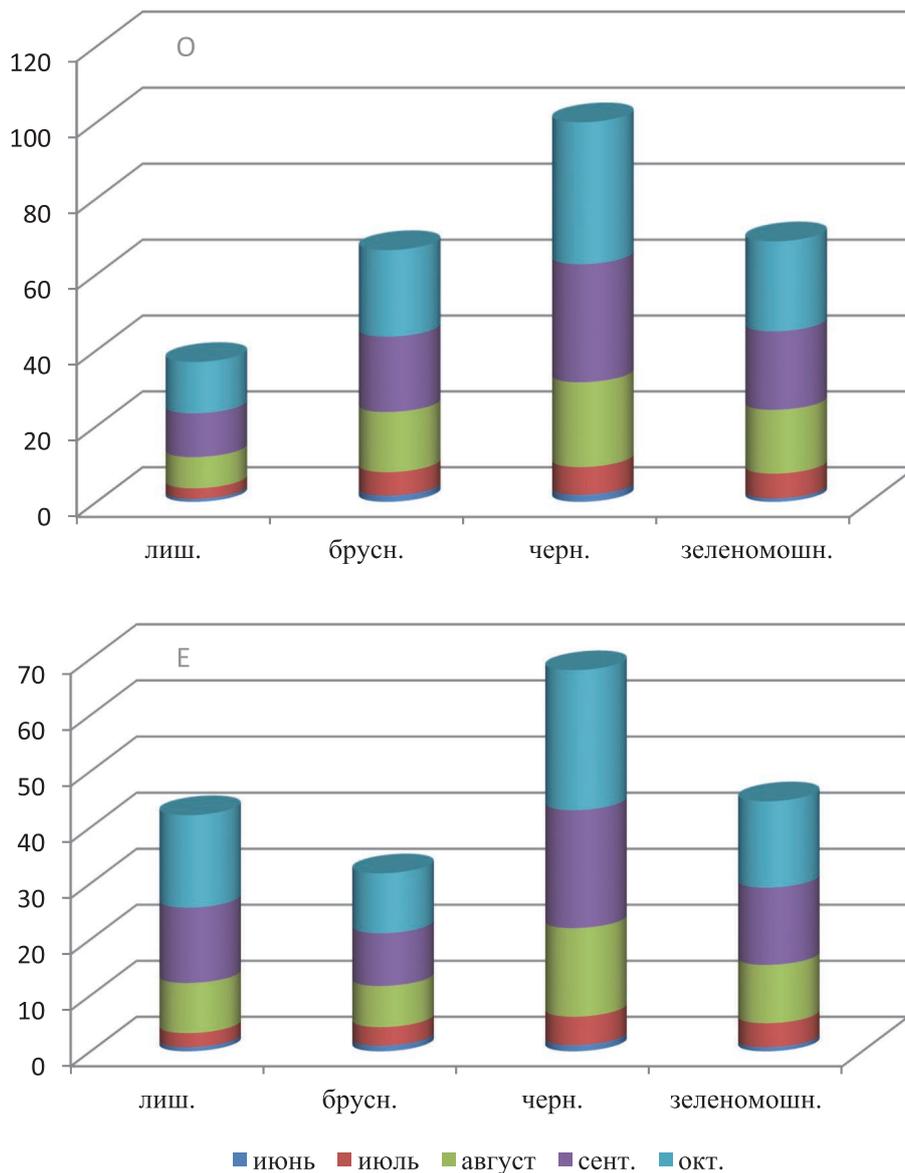


Рис. 1. Динамика изменения целлюлозолитической способности почв (% разложения) в различных растительных микрогруппировках

Fig. 1. Dynamics of changes in the cellulolytic ability of soils (% destruction of cellulose) in various plant microgroups

быстро реагировать на изменения ее состояния и коррелирующая с актуальной микробиологической активностью [Brookes, 1995; Chander et al., 2001; Ананьева и др., 2002]. Расчет запасов микробной биомассы в лесной подстилке и подзолистом горизонте показал различия в зависимости от растительных микрогруппировок напочвенного покрова. Запасы $C_{\text{мик}}$ сильно варьируют как в лесной подстилке, так и в нижележащем минеральном горизонте и составляют 12–28 и 2,70–6,35 г С/м² соответственно (рис. 2). Наиболее высокие значения этих показателей отмечены в почвах, сформировавшихся под длиннокорневищными кустар-

ничками, что согласуется с данными о более высокой численности микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп (табл. 2, 3).

Базальное дыхание микробиоценоза почв соответствует потенциальной биологической активности, потенциальной скорости минерализации органического вещества почв и позволяет проводить сравнительную оценку активности микробных сообществ разных почв [Сусьян и др., 2009; Курганова и др., 2012]. Производство CO_2 лесной подстилкой и верхним минеральным горизонтом подзола иллювиально-железистого под сосняком брусничным представлено на рис. 3. Для лесной подстилки отмечена

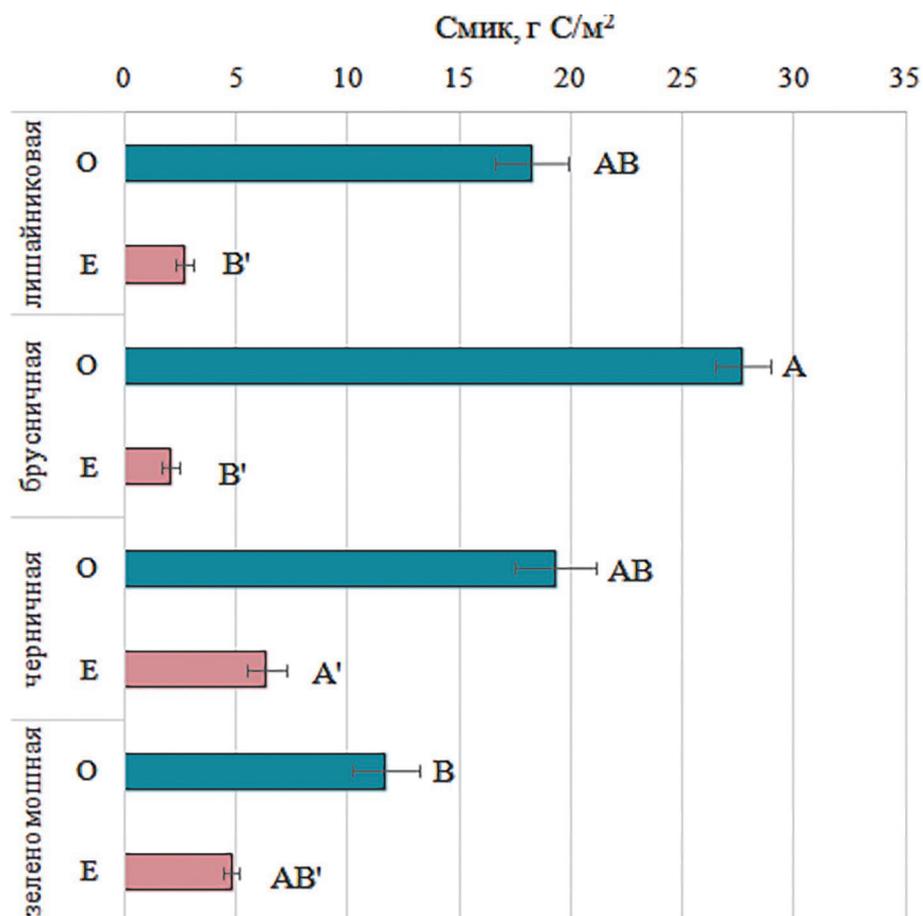


Рис. 2. Запасы углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) в лесной подстилке и верхнем минеральном горизонте почв в зависимости от растительных микрогруппировок напочвенного покрова (показаны средние значения и стандартная ошибка). Здесь и на рис. 3: A, B, C – статистически значимые различия ($p < 0,05$) для лесной подстилки; A', B', C' – для подзолистого горизонта

Fig. 2. Carbon stocks of microbial biomass (C_{mic}) in forest litter and the upper mineral soil horizon, depending on plant microgroups of the soil cover (mean values with standard error). Here and in Fig. 3: A, B, C show statistically significant differences ($p < 0.05$) for the forest litter; A', B', C' – for the podzolic horizon

наибольшая величина продукции CO_2 , которая в среднем варьирует от 89 до 133 мг С- $\text{CO}_2/\text{м}^2$ час. В минеральном горизонте продукция CO_2 снижается в 3–10 раз и в среднем составляет от 11 до 30 мг С- $\text{CO}_2/\text{м}^2$ час. Выявлены значимые различия продукции CO_2 в зависимости от растительных микрогруппировок для лесной подстилки и минеральных горизонтов исследуемых почв. Наибольшая CO_2 эмиссионная активность отмечена для органогенных горизонтов брусничной микрогруппировки и составляет 144 ± 12 мг С- $\text{CO}_2/\text{м}^2$ час. Потенциальное продуцирование CO_2 минеральной частью профиля изучаемых почв изменяется от 13,5 до 91 мг С- $\text{CO}_2/\text{м}^2$, при этом наибольшее значение этого показателя приурочено к черничной микрогруппировке.

Продуцирование CO_2 почвой за счет микробного дыхания, измеренное в лабораторных условиях, не соответствует актуальному потоку CO_2 с поверхности почвы в условиях *in situ*. Однако учитывая, что наибольший вклад в естественную эмиссию CO_2 почвами вносит микробное дыхание, а не дыхание корней, можно полагать, что величины микробного продуцирования CO_2 почвой в лабораторных условиях могут дать сравнительную экспрессную оценку этого показателя [Сусьян и др., 2009].

Наибольшее значение потенциального продуцирования CO_2 выявлено для органогенного горизонта почв, сформировавшихся в брусничной микрогруппировке, наименьшее – в черничной (рис. 3). Для минеральных горизонтов имеет место противоположная тенденция:

Таблица 3. Изменение показателей биологической активности подзола иллювиально-железистого в различных микрогруппировках сосняка брусничного (средние значения ± стандартная ошибка)

Table 3. Changes in the biological activity indicators of the podzol in various microgroups of lingonberry pine (mean values ± standard error)

Горизонт почв Horizon	БД, мкг С/г час Basal respiration, mkg g ⁻¹	C _{мик} ¹ мкг С/г C _{mic} ¹ , mkg g ⁻¹	N _{мик} ¹ мкг N/г N _{mic} ¹ , mkg g ⁻¹	C _{мик} /C _{орг} C _{mic} /C	N _{мик} /N _{общ} N _{mic} /N
Лишайниковая микрогруппировка Lichen microgroup					
О	37,78 ± 2,54	5650 ± 426	847 ± 64	1,42 ± 0,12	11,28 ± 1,04
Е	0,80 ± 0,06	182 ± 16	27 ± 2	1,91 ± 0,16	7,54 ± 0,62
Брусничная микрогруппировка Lingonberry microgroup					
О	34,40 ± 2,32	6865 ± 224	1030 ± 34	1,53 ± 0,05	10,93 ± 0,41
Е	0,66 ± 0,06	132 ± 11	20 ± 2	1,59 ± 0,21	8,28 ± 0,59
Черничная микрогруппировка Blueberry microgroup					
О	27,09 ± 2,50	2597 ± 516	389 ± 77	0,55 ± 0,01	4,37 ± 0,86
Е	1,15 ± 0,08	158 ± 37	24 ± 6	1,77 ± 0,42	8,36 ± 2,03
Зеленомошная микрогруппировка Mossy microgroup					
О	30,57 ± 2,31	4609 ± 391	680 ± 62	0,93 ± 0,09	6,93 ± 0,62
Е	0,56 ± 0,08	128 ± 18	19 ± 3	1,83 ± 0,25	4,46 ± 0,64

наибольшее значение выявлено в черничной микрогруппировке, наименьшее – в бруснично-зеленомошной. Такое распределение микробиологических свойств почв не противоречит общему представлению о функционировании биоты: продукты распада органического вещества из верхних горизонтов почв поступают в нижние, где утилизируются микробиотой [Кожевин, 1989; Загуральская, 1993; Звягинцев и др., 1994].

Заключение

Данные комплексных исследований позволили выявить особенности почвенных условий, связанные со структурой напочвенного покрова в сосняке брусничном. Выявлены тенденции изменения мощности генетических горизонтов, их кислотности и трофности в верхней части почвенного профиля, связанные с функционированием кустарничкового и мохово-лишайникового яруса, особенностями состава опада.

Определена эколого-трофическая структура микробного сообщества почв соснового насаждения. Выявлен диапазон численности микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп в почвах исследуемых растительных микрогруппировок. Установлена функциональная активность микрофлоры почв условно ненарушенных сосновых лесов.

Наиболее выраженные изменения структурно-функциональной организации микробсообщества происходят в лишайниковой и зеленомошной микрогруппировках, контрастных по условиям влажности (по данным сезонной динамики на глубине 10 см). Свойства почв, сформировавшихся в черничной, брусничной и зеленомошной микрогруппировках, не имеют резкого отличия. Возможно, опад лесообразующей породы (хвоя, ветки, кора, шишки сосны) сглаживает различия эдафо-фитоценологических свойств почв в различных растительных микрогруппировках, определяет однонаправленность проявления активности микробиоты в различных микролокусах почв бореального комплекса.

Авторы выражают большую признательность сотрудникам Института леса КарНЦ РАН С. А. Мошникову за таксационное описание древостоя; В. В. Тимофеевой за идентификацию и описание растительных микрогруппировок; Н. Н. Ивашовой и Ю. С. Кудиновой, аналитикам лаб. лесного почвоведения, за выполнение химического анализа почв, а также благодарят администрацию заповедника «Кивач» за предоставленную возможность организовать исследования на территории заповедника.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального

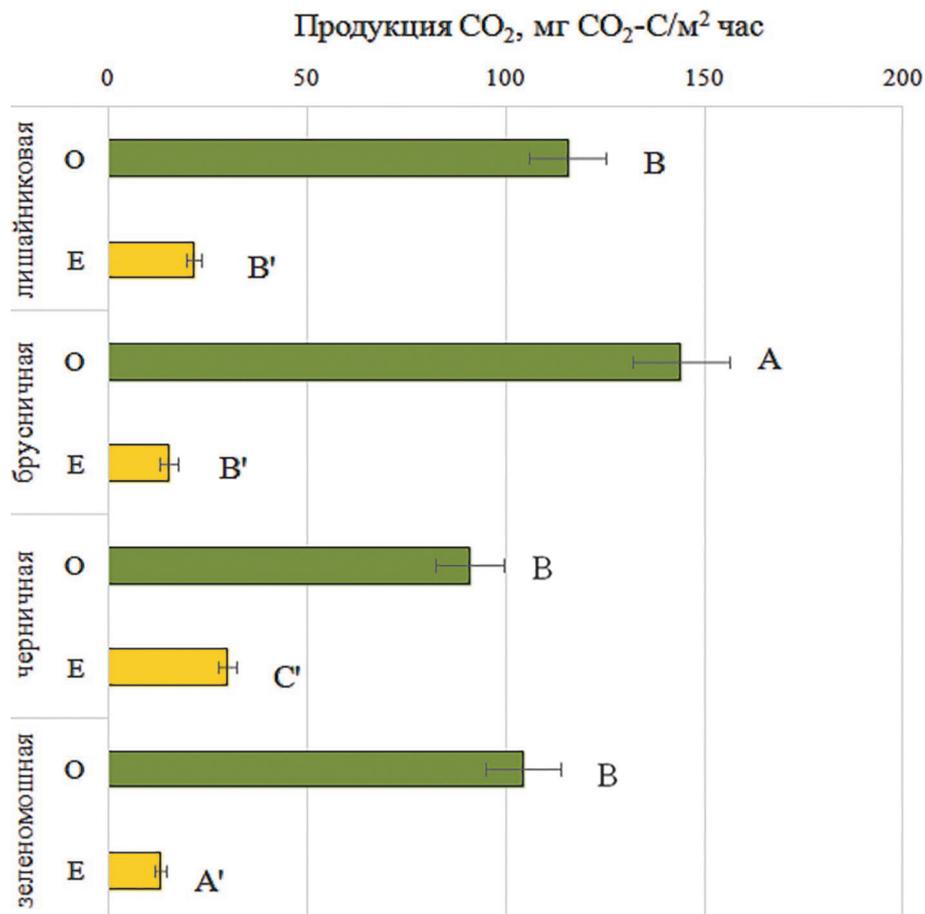


Рис. 3. Микробное продуцирование CO₂ (потенциальное) лесной подстилки и верхнего минерального горизонта в зависимости от растительных микрогруппировок напочвенного покрова (показаны средние значения и стандартная ошибка)

Fig. 3. Microbial production of CO₂ (potential) forest litter and the upper mineral horizon depending on plant microgroups of the soil cover (mean values with standard error)

бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Литература

Абрамян С. А. Изменение ферментативной активности почв под влиянием естественных и антропогенных факторов // Почвоведение. 1992. № 7. С. 70–82.

Ананьева Н. Д., Благодатская Е. В., Демкина Т. С. Оценка устойчивости микробных комплексов почв к природным и антропогенным воздействиям // Почвоведение. 2002. № 5. С. 580–587.

Ананьева Н. Д., Сусьян Е. А., Рыжова И. М., Бочарникова Е. О., Стольникова Е. В. Углерод микробной биомассы и микробное продуцирование двуокси углерода дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов и коренных ельников южной тайги (Костромская область) // Почвоведение. 2009. № 9. С. 1109–1116.

Богатырев Л. Г., Щенина Т. Г., Комарова М. С. Характеристика лесных подстилок при зарастании вырубок южнотаежной подзоны // Почвоведение. 1989. № 7. С. 106–113.

Германова Н. И., Медведева М. В. Микрофлора почв заповедника «Кивач» // Труды КарНЦ РАН. 2006. № 10. С. 10–13.

ГОСТ 26951–86. Почвы. Определение нитратов ионометрическим методом. 10 с.

Дмитриев Е. А. Математическая статистика в почвоведении. М.: Изд-во МГУ, 1995. 320 с.

Евдокимов И. В. Методы определения биомассы почвенных микроорганизмов // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Vol. 3(3). doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-5

Евдокимова Г. А. Эколого-микробиологические основы охраны почв Крайнего Севера. Апатиты: КНЦ РАН, 1995. 268 с.

Загуральская Л. М. Микробная трансформация органического вещества в лесных почвах Карелии. СПб.: Наука, 1993. 136 с.

Загуральская Л. М., Медведева М. В. Микробное разнообразие почв хвойных и лиственных лесов // Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги. М.: Наука, 2006. С. 228–234.

Зачиняева В. В., Лебедева Е. В. Микромицеты загрязненных почв Северо-Западного региона России и их роль в патогенезе аллергических форм микозов // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 5. С. 69–74.

Звягинцев Д. Г., Добровольская Т. Г., Полянская Л. М., Чернов И. Ю. Теоретические основы экологической оценки микробных ресурсов почв // Почвоведение. 1994. № 4. С. 65–73.

Кожевин П. А. Микробные популяции в природе. М.: Изд-во МГУ, 1989. 175 с.

Кураков А. В., Семенова Т. А. Видовое разнообразие микроскопических грибов в лесных экосистемах южной тайги европейской части России // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50, № 6. С. 367–378.

Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О., Галлардо Ланчо Х. Ф., Ем К. Т. Оценка скорости минерализации органического вещества почв в лесных экосистемах внутриматерикового умеренного, средиземноморского и тропического муссонного климата // Почвоведение. 2012. № 1. С. 82–94.

Лузина О. А., Салахутдинов Н. Ф. Биологическая активность усниновой кислоты и ее производных. Часть 1. Активность в отношении одноклеточных организмов // Биоорганическая химия. 2016. Т. 42, № 2. С. 129–149. doi: 10.7868/S0132342316020081

Мамай А. В., Мошкина Е. В. Влияние урбанизации на показатели биологической активности микробного сообщества автоморфных лесных почв Карелии // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2016. № 11(6). С. 1094–1099.

Медведева М. В., Ахметова Г. В. Биологическая активность почв заповедника «Кивач» // Природные процессы и явления в уникальных условиях среднетаежного заповедника: Материалы науч.-практ. конф., посв. 80-летию ФГБУ «Государственный природный заповедник Кивач». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 132–135.

Медведева М. В., Мамай А. В., Бахмет О. Н., Мошкина Е. В. Микробиологические основы трансформации азот- и углеродсодержащих соединений в почвах урбанизированных территорий // Ученые записки ПетрГУ. 2018, № 3(172). С. 20–27. doi: 10.15393/uchz.art.2018.122

Методика выполнения измерений массовой концентрации ионов аммония в воде и водных растворах. Св-во об аттестации МВИ № 34–07 от 11.05.2007а. 5 с.

Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрат-ионов в воде и водных растворах. Св-во об аттестации МВИ № 32–07 от 11.05.2007б. 7 с.

Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: МГУ, 1991. 304 с.

Мишустин Е. Н., Востров И. С. Аппликационные методы в почвенной микробиологии // Микробиоло-

гические и биохимические исследования почв. Киев: Урожай, 1971. С. 3–12.

Морозова Р. М. Минеральный состав растений лесов Карелии. Петрозаводск: Госкомиздат КАССР, 1991. 99 с.

Мякшина Т. Н., Реветнев А. А., Благодатская Е. В. Экофизиологические профили черноземов под различными системами землепользования на основе индекса сопротивляемости экосистем // Агрехимия. 2008. № 7. С. 38–44.

Наплекова Н. Н. Аэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. 250 с.

Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Ред. Г. В. Добровольский. М.: Наука, 2003. 364 с.

Сорокин Н. Д., Макушкин Э. О., Корсунов В. М., Афанасова Е. И., Шахматова Е. Ю. Микробные комплексы гидроморфных почв дельты Селенги (Байкальский регион) // Почвоведение. 2006. № 7. С. 855–860.

Сусьян Е. А. Активная микробная биомасса разных типов почв: дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 146 с.

Сусьян Е. А., Ананьева Н. Д., Гавриленко Е. Г., Чернова О. В., Бобровский М. В. Углерод микробной биомассы в профиле лесных почв южной тайги // Почвоведение. 2009. № 10. С. 1233–1240.

Теория и практика химического анализа почв / Ред. Л. А. Воробьева. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. Экологические особенности трансформации соединений азота и углерода в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 240 с.

Шишов Л. Л., Тонконогов В. Д., Лебедева И. И., Герасимова М. И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 341 с.

Anderson J. P. E., Domsch K. H. Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils // Soil Sci. 1980. Vol. 130, no. 4. P. 211–216.

Anderson T. H., Domsch K. H. Carbon links between microbial biomass and soil organic matter // Perspectives in Microbial Ecology / Eds: F. Megusar, M. Gantar. Slovene Society for Microbiology. Ljubljana, 1986. P. 467–471.

Anderson T. H., Domsch K. H. Ratios of microbial biomass to total organic carbon in arable soils // Soil Biol. Biochem. 1989. Vol. 21, no. 4. P. 471–479.

Brookes P. C. The use of microbial parameters in monitoring soil pollution by heavy metals // Biol. Fertil. Soils. 1995. Vol. 19. P. 269–279. doi: 10.1007/BF00336094

Chander K., Dyckmans J., Joergensen R. Different sources of heavy metals and their long-term effects on microbial properties // Biol. Fertil. Soils. 2001. Vol. 34. P. 241–247. doi: 10.1007/s003740100406

Jenkinson D. S., Ladd J. N. Microbial biomass in soil: measurement and turnover // Soil Biochem. 1981. Vol. 5. P. 415–471.

Поступила в редакцию 01.10.2019

References

- Abramyan S. A. Izmenenie fermentativnoi aktivnosti pochv pod vliyaniem estestvennykh i antropogennykh faktorov [Changes in the enzymatic activity of soils under the influence of natural and anthropogenic factors]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 1992. No. 7. P. 70–82.
- Anan'eva N. D., Blagodatskaya E. V., Demkina T. S. Estimating the resistance of soil microbial complexes to natural and anthropogenic impacts. *Eur. Soil Sci.* 2002. Vol. 35, no. 5. P. 514–521.
- Anan'eva N. D., Susyan E. A., Stol'nikova E. V., Ryzhova I. M., Bocharnikova E. O. Microbial biomass carbon and the microbial carbon dioxide production by soddy-podzolic soils in postagrogenic biogeocenoses and in native spruce forests of the southern taiga (Kostroma oblast). *Eur. Soil Sci.* 2009. Vol. 42, no. 9. P. 1029–1037. doi: 10.1134/S1064229309090105
- Bogatyrev L. G., Shcherina T. G., Komarova M. S. Kharakteristika lesnykh podstilok pri zarastanii vyrubok yuzhnotaezhnoi podzony [Characteristics of forest litter during overgrowing felling of the southern taiga subzone]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 1989. No. 7. P. 106–113.
- Dmitriev E. A. Matematicheskaya statistika v pochvovedenii [Mathematical statistics in soil science]. Moscow: Izd-vo MGU, 1995. 320 p.
- Evdokimov I. V. Metody opredeleniya biomassy pochvennykh mikroorganizmov [Methods for measuring soil microbial biomass]. *Russ. J. Ecosystem Ecol.* 2018. Vol. 3(3). doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-5
- Evdokimova G. A. Ekologo-mikrobiologicheskie osnovy okhrany pochv Krainego Severa [Ecological and microbiological basis for the protection of soils of the Far North]. Apatity: KNTs RAN, 1995. 268 p.
- Fedorets N. G., Bakhmet O. N. Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedinenii azota i ugleroda v lesnykh pochvakh [Ecological features of the transformation of nitrogen and carbon compounds in forest soils]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2003. 240 p.
- Germanova N. I., Medvedeva M. V. Mikroflora pochv zapovednika "Kivach" [Microflora of soils of the Kivach Nature Reserve]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2006. No. 10. P. 10–13.
- GOST 26951-86 Pochvy. Opredelenie nitratov ionometricheskim metodom [The soil. Determination of nitrates by the ionometric method]. 10 p.
- Kozhev P. A. Mikrobyne populyatsii v prirode [Microbial populations in nature]. Moscow: Izd-vo MGU, 1989. 175 p.
- Kurakov A. V., Semenova T. A. Vidovoe raznoobraziye mikroskopicheskikh gribov v lesnykh ekosistemakh yuzhnoi taigi evropeiskoi chasti Rossii [Species diversity of microscopic fungi in forest ecosystems of the southern taiga of the European part of Russia]. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 2016. Vol. 50, no. 6. P. 367–378.
- Kurganova I. N., Lopes de Gerenyu V. O., Gallardo Lancho H. F., Em K. T. Evaluation of the rates of soil organic matter mineralization in forest ecosystems of temperate continental, mediterranean, and tropical monsoon climates. *Eur. Soil Sci.* 2012. Vol. 45, no. 1. P. 68–79. doi: 10.1134/S1064229312010085
- Luzina O. A., Salakhutdinov N. F. Biological activity of usnic acid and its derivatives: Part 1. Activity against unicellular organisms. *Russ. J. of Bioorganic Chemistry*. 2016. Vol. 42, no. 2. P. 115–132. doi: 10.1134/S1068162016020084
- Mamai A. V., Moshkina E. V. Vliyanie urbanizatsii na pokazateli biologicheskoi aktivnosti mikrobnogo soobshchestva avtomorfnykh lesnykh pochv Karelii [Urbanization effects on the biological activity of the microbial community in automorphic forest soils of Karelia]. *Mezhd. zhurn. priklad. i fundamental'nykh issled.* [Int. J. Appl. Fund. Studies]. 2016. No. 11(6). C. 1094–1099.
- Medvedeva M. V., Akhmetova G. V. Biologicheskaya aktivnost' pochv zapovednika "Kivach" [Biological activity of soils of the Kivach Nature Reserve]. *Prirod. protsessy i yavleniya v unikal'nykh usloviyakh srednetaezhnogo zapoved.: Mat. nauch.-prakt. konf., posv. 80-letiyu FGBU "Gos. prirod. zapovednik Kivach"* [Natural processes and phenomena in the unique conditions of the middle taiga nature reserve: Proceed. sci. pract. conf. dedicated to the 80th anniv. of the Kivach St. Nature Reserve]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2012. P. 132–135.
- Medvedeva M. V., Mamai A. V., Bakhmet O. N., Moshkina E. V. Mikrobiologicheskie osnovy transformatsii azot- i uglerodsoderzhashchikh soedinenii v pochvakh urbanizirovannykh territorii [The microbiological background of nitrogen- and carbon-bearing compounds' transformations in urban soils]. *Uchenye zapiski PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk State Univ.]. 2018. No. 3(172). P. 20–27. doi: 10.15393/uchz.art.2018.122
- Metodika vypolneniya izmerenii massovoi kontsentratsii ionov ammoniya v vode i vodnykh rastvorakh [Methodology for measuring the mass concentration of ammonium ions in water and aqueous solutions]. Sv-vo ob attestatsii MVI N 34–07 ot 11.05.2007 [Certificate of MP attestation No. 34–07 dated 11.05.2007]. 7 p.
- Metodika vypolneniya izmerenii massovoi kontsentratsii nitrat-ionov v vode i vodnykh rastvorakh [Methodology for measuring the mass concentration of nitrate ions in water and aqueous solutions]. Sv-vo ob attestatsii MVI N 32–07 ot 11.05.2007 [Certificate of MP attestation No. 32–07 dated 11.05.2007]. 9 p.
- Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii [Methods of soil microbiology and biochemistry]. Ed. D. G. Zvyagintsev. Moscow: MGU, 1991. 304 p.
- Mishustin E. N., Vostrov I. S. Aplikatsionnye metody v pochvennoi mikrobiologii [Application methods in soil microbiology]. *Mikrobiol. i biokhim. issled. pochv* [Microbiol. and biochem. study of soils]. Kiev: Urozhai, 1971. P. 3–12.
- Morozova R. M. Mineral'nyi sostav rastenii lesov Karelii [Mineral composition of plants in the forests of Karelia]. Petrozavodsk, 1991. 99 p.
- Myakshina T. N., Revetnev A. A., Blagodatskaya E. V. Ekofiziologicheskie profili chernozemov v zavisimosti ot indeksa zemlepol'zovaniya na osnove indeksa soprotivlyaemosti ekosistem [Ecophysiological profiles of chernozems depending on the land use index based on the ecosystem resistance index]. *Agrokhim.* [Agrochem.]. 2008. No. 7. P. 38–44.
- Naplekova N. N. Aerobnoe razlozhenie tsellyulozy mikroorganizmami v pochvakh Zapadnoi Sibiri [Aerobic

decomposition of cellulose by microorganisms in soils of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1974. 250 p.

Regulyatornaya rol' pochvy v funktsionirovanii taezhnykh ekosistem [Regulatory role of soil in taiga ecosystems functioning]. Ed. G. V. Dobrovolskii. Moscow: Nauka, 2003. 364 p.

Shishov L. L., Tonkonogov V. D., Lebedeva I. I., Gerasimova M. I. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Smolensk: Oykumena, 2004. 341 p.

Sorokin N. D., Afanasova E. N., Makushkin E. O., Korsunov V. M., Shakhmatova E. Yu. Microbial complexes of hydromorphic soils in the Selenga River delta (Baikal region). *Eur. Soil Sci.* 2006. Vol. 39, no. 7. P. 765–770.

Sus'yan E. A. Aktivnaya mikrobnaya biomassa raznykh tipov pochv [Active microbial biomass of different soil types]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2005. 146 p.

Sus'yan E. A., Anan'eva N. D., Gavrilenko E. G., Chernova O. V., Bobrovskii M. V. Uglerod mikrobnoi biomassy v profile lesnykh pochv yuzhnoi tajgi [Microbial biomass carbon in the profiles of forest soils of the southern taiga zone]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 2009. No. 10. P. 1233–1240.

Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv [Theory and practice of chemical analysis of soils]. Ed. L. A. Vorobyova. Moscow: GEOS, 2006. 400 p.

Zagural'skaya L. M. Mikrobnaya transformatsiya organicheskogo veshchestva v lesnykh pochvakh Karelii [Microbial transformation of organic matter in forest soils of Karelia]. St. Petersburg: Nauka, 1993. 136 p.

Zagural'skaya L. M., Medvedeva M. V. Mikrobnoe raznoobrazie pochv i bioraznoobraziya srednei tajgi [Microbial diversity of soils and biodiversity of the middle taiga]. Moscow: Nauka, 2006. P. 228–234.

Zachinyaeva V. V., Lebedeva E. V. Mikromitsety zaryaznennykh pochv Severo-Zapadnogo regiona Rossii i ikh rol' v patogeneze allergicheskikh form mikozy [Micromycetes of contaminated soils in the North-Western region of Russia and their role in the pathogenesis of allergic forms of mycoses]. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 2003. Vol. 37, iss. 5. P. 69–74.

Zvyagintsev D. G., Dobrovolskaya T. G., Polyanskaya L. M., Chernov I. Yu. Teoreticheskie osnovy ekologicheskoi otsenki mikrobnyykh resursov pochv [Theoretical foundations of environmental assessment of soil microbial resources]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 1994. No. 4. P. 65–73.

Anderson J. P. E., Domsch K. H. Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils. *Soil Science*. 1980. Vol. 130, no. 4. P. 211–216.

Anderson T. H., Domsch K. H. Carbon links between microbial biomass and soil organic matter. *Perspectives in Microbial Ecology*. Eds: F. Megusar, M. Gantar. Slovene Society for Microbiology. Ljubljana, 1986. P. 467–471.

Anderson T. H., Domsch K. H. Ratios of microbial biomass to total organic carbon in arable soils. *Soil Biol. Biochem.* 1989. Vol. 21, no. 4. P. 471–479.

Brookes P. C. The use of microbial parameters in monitoring soil pollution by heavy metals. *Biol. Fertil. Soils*. 1995. Vol. 19. P. 269–279. doi: 10.1007/BF00336094

Chander K., Dyckmans J., Joergensen R. Different sources of heavy metals and their long-term effects on microbial properties. *Biol. Fertil. Soils*. 2001. Vol. 34. P. 241–247. doi: 10.1007/s003740100406

Jenkinson D. S., Ladd J. N. Microbial biomass in soil: measurement and turnover. *Soil Biochem.* 1981. Vol. 5. P. 415–471.

Received October 01, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Мошкина Елена Викторовна

научный сотрудник лаборатории лесного почвоведения, к. б. н.

Институт леса КарНЦ РАН,

Федеральный исследовательский центр

«Карельский научный центр РАН»

ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,

Россия, 185910

эл. почта: lena_moshkina@mail.ru

тел.: +79535268845

Бахмет Ольга Николаевна

руководитель Отдела комплексных научных исследований

КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н.

Федеральный исследовательский центр

«Карельский научный центр РАН»

ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,

Россия, 185910

эл. почта: obakhmet@mail.ru

тел.: (8142) 769500

CONTRIBUTORS:

Moshkina, Elena

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,

Russian Academy of Sciences

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

e-mail: lena_moshkina@mail.ru

tel.: +79535268845

Bakhmet, Olga

Department of Multidisciplinary Scientific Research,

Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

e-mail: obakhmet@mail.ru

tel.: (8142) 769500

Медведева Мария Владимировна

старший научный сотрудник лаб. лесного почвоведения,
к. б. н., доцент
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: mariamed@mail.ru
тел.: (8142) 769500

Мамай Анастасия Витальевна

младший научный сотрудник лаб. лесного почвоведения,
к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: krutova_n@mail.ru
тел.: +79114050018

Зачиняева Анна Владимировна

профессор кафедры микробиологии, д. б. н., проф.
Военно-медицинская академия им. С. М. Кирова
ул. Академика Лебедева, 6, Санкт-Петербург, Россия,
194044
эл. почта: anvz@rambler.ru
тел.: +79052656883

Ткаченко Юлия Николаевна

ведущий почвовед лаборатории лесного почвоведения
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: tkachenko@krc.karelia.ru
тел.: +79114033592

Medvedeva, Mariya

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: mariamed@mail.ru
tel.: (8142) 769500

Mamai, Anastasiya

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: krutova_n@mail.ru
tel.: +79114050018

Zachinyaeva, Anna

Military Medical Academy named after S. M. Kirov
6 Akademika Lebedeva St., 194044 St. Petersburg, Russia
e-mail: anvz@rambler.ru
tel.: +79052656883

Tkachenko, Yuliya

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: tkachenko@krc.karelia.ru
tel.: +79114033592