

РОЛЬ ГРИБОВ И БАКТЕРИЙ В МИНЕРАЛИЗАЦИИ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА В ПОЧВЕ БЕРЕЗНЯКА-КИСЛИЧНИКА ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. С. М. Разгулин^{а, *}, Л. В. Воронин^б

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, 21,
с. Успенское, Московская область, 143030 Россия

^бЯрославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского,
ул. Республиканская, 108/1, Ярославль, 150000 Россия

*e-mail: root@ilan.ras.ru

Поступила в редакцию 13.03.2024 г.

После доработки 20.05.2024 г.

Принята к публикации 21.05.2024 г.

На протяжении двух лет определяли вклад грибов (микромикетов и дрожжей) и бактерий в процесс нетто-аммонификации в дерново-палеопodzolistой почве под березняком-кисличником (Ярославская область) с использованием ингибиторного анализа. В микобиоте сапротрофных грибов преобладали представители родов *Penicillium* Link (46–99%) и *Trichoderma* Pers. (3–40%). Установлено, что температура и влажность почвы способны регулировать сезонные изменения общей численности грибов и дрожжей в почве березняка. Зависимости между сезонными изменениями содержания в почве органических углерода и азота и общей численностью грибов и дрожжей носили знакопеременный характер. Ингибиторный анализ показал близкий вклад грибов и бактерий в минерализацию соединений азота в почве березняка, с незначительным преобладанием грибов в первый год исследования и небольшим доминированием бактерий во второй. Азот микробной биомассы составлял от 0.8 до 3.9% общего азота почвы.

Ключевые слова: нетто-аммонификация, микобиота, сапротрофные грибы, селективные ингибиторы

DOI: 10.31857/S0032180X24100088, **EDN:** JXHGF

ВВЕДЕНИЕ

Дефицит азота сдерживает продуктивность лесов бореальной зоны. Вместе с тем высокое поступление азота из атмосферы в 1980–1990 гг. привело значительные площади лесов Западной Европы и Северной Америки в негативное состояние азотного насыщения. С 2000-х гг. поступление азота из атмосферы стало снижаться, но во многих регионах остается высоким [32]. По данным глобального анализа в последнее десятилетие отмечается снижение содержания азота в листьях растений по сравнению с 1980 гг. Это связывают с ограничением доступного азота почвы при росте потребности растений в азоте, обусловленной потеплением климата и увеличением содержания диоксида углерода в атмосфере, что свидетельствует о наличии черт олиготрофии в наземных экосистемах планеты [31].

Главным процессом азотного цикла, снабжающим лесные фитоценозы доступным азотом,

служит минерализация соединений азота в почве микроорганизмами, но эти исследования выполнены в основном за рубежом [16]. В России, с ее бесконечным разнообразием лесных почв и колоссальной площадью насаждений, нетто-минерализация соединений азота, измеренная в условиях *in situ*, представлена единичными работами [16] и изучена недостаточно. В минерализации азота ведущую роль играет аммонификация, эквивалентная gross-минерализации [19]. В кислых почвах южной тайги нетто-аммонификация составляет от 80 до 99% нетто-минерализации азота [16].

Грибы и бактерии являются основными группами микроорганизмов деструкторов органического вещества почвы, обеспечивающих функционирование биогеохимических циклов, включающих и круговорот азота. В лесных почвах сапротрофные грибы выделяют широкий спектр внеклеточных ферментов, они являются основными

деструкторами лигнина, а также целлюлозы и гемицеллюлозы [26, 39, 46].

Почвенные бактерии также способствуют расщеплению фенольных соединений, включая лигнин, хотя и с меньшей эффективностью, чем у грибов. Недавно обнаружено, что гены, кодирующие ферменты целлюлазы, присутствуют в 24% всех секвенированных бактериальных геномов лесной подстилки. Кроме того, геномы некоторых бактерий, выделенных из лесных почв, кодируют белки, участвующие в разложении биомассы мертвых растений, что стимулирует эффективность ее гидролиза. Бактерии, продуцирующие хитинолитические ферменты, более эффективно перерабатывают полисахариды и меланин отмирающего мицелия грибов, чем сами грибы. Роль бактерий, ассоциированных с микоризами, изменяется от помощников микориз до микофагов. Вероятно, бактерии играют более важную роль в трансформации органической массы, чем предполагалось ранее [37].

Определение численности и биомассы грибов и бактерий в почве представляет собой сложную и окончательно не решенную методическую задачу [46]. Исследования, выполненные различными методами, показали устойчивое доминирование грибов в верхних горизонтах почв [2, 5, 12, 21]. В бореальных и умеренных лесах грибная биомасса (горизонт 0–30 см), измеренная по содержанию фосфолипидов жирных кислот, составляла 1234 и 226 мг С/кг, а бактериальная – 258 и 53 мг С/кг соответственно, с соотношением грибы : бактерии, равным 5 : 1 [33]. Использование метода каскадной фильтрации выявило близкое соотношение этих групп микроорганизмов в верхних горизонтах почвы, однако в нижних частях профиля со значительным превышением доминировали бактерии [14].

В бореальных лесах сапротрофная микобиота подстилки продуцирует широкий набор ферментов (фосфатазу, сульфатазу, аминопептидазу, ацетил-глюкозаминидазу, глюкозидазу, целлюбиогидралазу, ксилозидазу, пероксидазу и фенолоксидазу), разлагающих органическое вещество почвы с уровнем активности, сравнимым с активностью эктомикориз [44], локализованных в более глубоких горизонтах почвы [25, 36]. Высокая эффективность в разложении гемицеллюлозы, целлюлозы и хитина отмечена у дрожжей, которые также активно используют продукты разложения другими микроорганизмами [39].

Известны работы по определению отдельно-го вклада грибов и бактерий в процессы дыхания и образования газообразных оксидов азота в почве [2, 4, 18, 22, 24, 26, 29, 47]. Аналогичных исследований нетто-минерализации азота в лесных почвах значительно меньше [28, 35].

Целью работы является определения роли грибов и бактерий в процессе минерализации азота, а также исследования взаимосвязи численности сапротрофных грибов с сезонной динамикой нетто-минерализации соединений азота в почве березняка.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в высокопродуктивном березняке-кисличнике, с составом древостоя 8Б1Ос1Е, 65 лет, I класса бонитета (Рыбинский район Ярославской области) в 2022–2023 гг. Преобладает береза поникшая (*Betula pendula*) и осина обыкновенная (*Populus tremula*). В подросте ель европейская (*Picea abies*) в количестве 1500 экз./га. В подлеске преобладают клен остролистный (*Acer platanoides*), волчье лыко (*Daphne mezereum*), жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum*). В напочвенном покрове присутствуют щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*), кислица (*Oxalis acetosella*), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), сочевичник весенний (*Lathyrus vernus*), аконит (*Aconitum napellus*).

Почва дерново-палевоподзолистая, легкосуглинистая (Albic Luvisol, WRB). Подстилка маломощная 0.5–1 см, представленная рыхлыми, почти разложившимися остатками опада. Хорошо выражен гумусовый горизонт мощностью до 10 см, с темноокрашенной верхней частью и сероватой нижней. Верхняя часть насыщена корнями. Структура мелкозернистая рассыпчатая. Нижняя часть с пластинчато-мелкозернистой структурой из пылеватого легкого суглинка, пронизана корнями во всех направлениях. Ниже залегает элювиальная часть профиля палевого и буроватого цвета. Следов оглеения нет. На глубине 60–70 см подстилается кирпично-красным моренным суглинком с включениями карбоната кальция.

В почве березняка раз в месяц с мая по октябрь отбирали образцы горизонта (А0–А1, 0–6 см), гумусового (А1, 6–11 см) и элювиального (А2, 11–21 см) горизонтов, формируя среднюю пробу из пяти разрезов для каждого горизонта. Разрезы находились между деревьями, на расстоянии 3–5 м друг от друга, с фиксированным местоположением. Из проб удаляли крупные (более 1 мм в диаметре) корни. На ситах с диаметром отверстий 5 и 3 мм сепарировали пробы из горизонта А0–А1, а пробы из гумусового и элювиального горизонтов пропускали через ячею 2 мм. Все пробы помещали в открытые полиэтиленовые пакеты и хранили 1 сут при комнатной температуре.

Для определения вклада грибов и бактерий в процесс минерализации азота использовали селективные ингибиторы из группы аминогликозидных антибиотиков, подавляющих синтез белка. Циклогексимид подавляет синтез белков у эукариотных

организмов с 80S рибосомами, включая микроскопические грибы с 80S и 70S рибосомами. Стрептомицин блокирует синтез белка у прокариот с 70S рибосомами [35]. При определении концентрации антибиотиков учитывали результаты исследования [26], в которых наибольшее ингибирование субстрат-индуцированного дыхания лесной подстилки ($C_{орг}$ 43%) обеспечивалось 50 мг циклогексимида и стрептомицина на 1 г пробы. В почву березняка (горизонт А0–А1, $C_{орг}$ 8%) вносили циклогексимид (9 мг/г) и стрептомицин (18 мг/г). В горизонты А1 и А2, с меньшим содержанием органического углерода, добавляли 3.8 и 2 мг/г циклогексимида и 7.5 и 5 мг/г стрептомицина соответственно. Использовали 2 и 6%-ные водные растворы циклогексимида и стрептомицина. В других исследованиях дозы внесения антибиотиков варьировали от 0.06–5 до 30–60 мг/г [2, 4, 18, 26, 35]. Эксперимент проводили для каждого из трех горизонтов, он включал следующие варианты:

- 1) контроль с добавлением бидистиллированной воды;
- 2) вариант с добавлением циклогексимида;
- 3) вариант с добавлением стрептомицина.

Навески подстилки и пробы из горизонтов А0–А1, А1 (4 г сухого веса) и А2 (6 г сухого веса) помещали в алюминиевые боксы и инкубировали 25–29 сут в лаборатории при комнатной температуре. Все исследования выполняли в 4-кратной повторности для каждого горизонта. Влажность в процессе инкубации контролировали весовым методом, при необходимости добавляя воду каждые 3–4 сут.

Пробы почвы экстрагировали 100 мл 2%-ным раствором хлорида калия в течение 1 сут, центрифугировали и фильтровали. Аммоний в фильтрате определяли методом изотермической дистилляции аммиака в щелочной среде. Нетто-аммонификацию рассчитывали как разность содержания обменного аммония между окончанием и началом экспозиции. В контрольном варианте каждого горизонта определяли содержание нитратов в водной вытяжке методом восстановления нитратов до нитритов на омедненном кадмии и последующем их определении с реактивом Грисса [16].

В течение вегетации 2 раза за каждый срок измеряли эмиссию CO_2 в контрольном варианте каждого горизонта, помещая 4 бокса с почвой в баллон из пластика емкостью 1 л с герметичной резиновой пробкой. Пробы воздуха отбирали шприцем из баллона через 1 ч в вакуумированные флаконы в трехкратной повторности. Содержание CO_2 измеряли на газоанализаторе с поглотителем Реберга, титруя избыток гидрата окиси бария соляной кислотой. В качестве газа-носителя использовали аргон [1].

В пробах почвы определяли содержание $C_{орг}$ методом потери при прокаливании и $N_{орг}$ по

Кьельдалю, в 5- и 2-кратной повторности соответственно и рН водно-почвенной суспензии в соотношении почва : вода 1 : 2.5.

В верхних горизонтах измеряли содержания азота микробной биомассы методом фумигации [38]. Использовали почву, пропущенную через соответствующие сита, как указывалось выше. В крышку алюминиевого бокса, у которого дно было заменено проволочным ситом с ячейей 1 мм, помещали навеску почвы, равную 4 г сухого веса, и вносили 0.4 мл хлороформа [48]. Крышки помещали в эксикатор, на дне которого находился стакан с 50 мл хлороформа. Вакуумным насосом откачивали воздух до кипения хлороформа в течение 1–2 мин, закрывали кран и оставляли на 1 сут. Фумигированные пробы экстрагировали 50 мл 0.05 М раствора K_2SO_4 на ротаторе в течение 0.5 ч, с последующим центрифугированием и фильтрованием [9]. Также экстрагировали нефумигированные пробы. Во всех вытяжках определяли $N_{орг}$ методом Кьельдала [1]. Азот микробной биомассы рассчитывали как разность в содержании элемента между фумигированными и нефумигированными пробами, с использованием коэффициента 0.49 для гумусовых горизонтов почв лиственных лесов [38]. Все измерения выполняли в 3-кратной повторности. Результаты химических анализов рассчитаны на вес сухой почвы.

На глубине 2, 7 и 15 см ртутным термометром измеряли температуру почвы.

Определение численности почвенных грибов производили методом почвенных разведений Ваксмана и глубинного посева почвенной суспензии на агаризованную питательную среду Чапека [10], с добавлением антибиотиков, в трех повторностях. Засеянные водно-почвенной суспензией чашки Петри периодически просматривали, начиная с третьих суток. Окончательный учет проводили через 10 сут. При этом учитывали общее число колоний, условно допуская, что каждая колония образовалась из диаспоры (одной споры или небольшого фрагмента гифы). Рассчитывали численность диаспор, или колониеобразующих единиц (**КОЕ**), на 1 г воздушно-сухой почвы. Идентификацию грибов проводили до уровня рода [7].

Данные о химическом составе почвы представлены в виде средних, а содержание азота микробной биомассы, численность грибов и дрожжей представлены в виде среднего и его ошибки (табл. 1, 2). Сумму аммонифицированного азота за вегетацию рассчитывали по накоплению азота за отдельные сроки только с 5%-ном уровнем значимости. Статистические расчеты выполняли с использованием таблиц Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонная динамика общей численности грибов. Общая численность грибов в почве березняка выражается близкими величинами в двух верхних горизонтах и на порядок меньшими в элювиальной части профиля. В 2022 г. в верхнем горизонте наибольшие значения КОЕ совпадают с максимумом температуры почвы в августе, а наименьшие получены при минимальной температуре почвы в октябре (табл.1). Влажность почвы отрицательно коррелировала с сезонными изменениями общей численности грибов, $r = -0.84$ при $p = 0.1$. Уровень регуляции значений

КОЕ совместным влиянием температуры и увлажнения почвы был высоким, с $R = 0.97$ при $p = 0.1$. В горизонте А1 значения КОЕ были близки с мая по сентябрь и снижались в октябре. В элювиальной толще общая численность микромицетов была наибольшей в августе, при максимальной температуре почвы. Сезонная динамика общей численности грибов отрицательно коррелировала с влажностью почвы с $r = -0.66$ при $p = 0.22$. За вегетацию общая численность грибов коррелировала между горизонтами (А0–А1)–А1, А1–А2 и (А0–А1)–А2 с $r = 0.64$, 0.78 и 0.90 при $p = 0.27$ и 0.12 соответственно.

Таблица 1. Сезонная динамика физико-химических и биологических параметров, общей численности мицелиальных грибов и дрожжей в почве березняка в 2022 г.

Горизонт	Параметр	23.V	29.VII	8.VIII	12.IX	3.X
А0–А1	Температура, °С	5.0	14.5	17.1	10.5	10.0
	Влажность, %	31	37	29	23	42
	C _{орг} , %	5.9	7.7	9.6	8.9	10.3
	N _{орг} , %	0.25	0.38	0.42	0.43	0.23
	Грибы, 10 ³ КОЕ/г	29 ± 3	32 ± 1.7	64 ± 19	56 ± 4	12 ± 3
	Дрожжи, 10 ³ КОЕ/г	Не обн.		32 ± 1.4	26 ± 2	39 ± 1.5
А1	Температура, °С	4.5	12.8	15.8	9.4	9.4
	Влажность, %	25	33	16	15	27
	C _{орг} , %	3.1	5.7	4.3	3.7	4.6
	N _{орг} , %	0.14	0.23	0.20	0.16	0.12
	Грибы, 10 ³ КОЕ/г	46 ± 3.6	39 ± 4.5	44 ± 7	39 ± 0.7	22 ± 3.5
	Дрожжи, 10 ³ КОЕ/г	Не обн.		8 ± 2	5 ± 0.7	273 ± 92
А2	Температура, °С	4.8	12.5	15.4	9.6	9.4
	Влажность, %	21	22	9	12	18
	C _{орг} , %	1.6	2.3	2.0	1.6	2.5
	N _{орг} , %	0.03	0.1	0.11	0.04	0.05
	Грибы, 10 ³ КОЕ/г	3.9 ± 0.3	3.5 ± 0.5	6.8 ± 0.5	4.2 ± 0.6	1.5 ± 0.3
	Дрожжи, 10 ³ КОЕ/г	Не обн.		0.4 ± 0.17	0.7 ± 0.17	18 ± 5
А0–А1	NH ₄ ⁺ , мг N/100 г	3.0	4.7	4.5	3.0	2.2
	NO ₃ ⁻ , мг N/100 г	0.16	0.04	0.03	0.015	0.08
	C–CO ₂ , мг C/(100 г ч)	4.1	5.8	5.2	5.6	7.4
А1	NH ₄ ⁺ , мг N/100 г	1.7	3.7	2.8	1.7	1.5
	NO ₃ ⁻ , мг N/100 г	0.13	0.17	0.03	0.1	0.13
	C–CO ₂ , мг C/(100 г ч)	5.7	7.1	4.9	5.3	5.6
А2	NH ₄ ⁺ , мг N/100 г	0.6	1.2	0.9	0.9	0.7
	NO ₃ ⁻ , мг N/100 г	0.1	0.08	0.04	0.06	0.07
	C–CO ₂ , мг C/(100 г ч)	4.2	2.3	3.6	2.3	3.3

Начиная с августа, в почве появляются дрожжи. Возможно, их присутствие в октябре обуславливает уменьшение численности мицелиальных грибов, особенно в горизонтах A1 и A2, где численность дрожжей была на порядок больше количества грибов. Сезонные изменения численности дрожжей в этих горизонтах были синхронны с $r = 0.99$ при $p = 0.01$.

В 2023 г. в верхнем горизонте почвы значения КОЕ грибов были высоки в мае, минимальны в июне, достигали максимума в августе и снижались в остальные периоды, коррелируя с совокупным влиянием температуры и увлажнения с $R = 0.88$ при $p = 0.21$ (табл.2). В горизонте A1 и элювиальной толще общая численность грибов максимальна в августе и уменьшалась в сентябре и октябре, коррелируя с температурой почвы с $r = 0.79$ и 0.87 при $p = 0.08$ и 0.05 соответственно. Дрожжи присутствовали весь сезон. В горизонтах A1 и A2 их численность регулировалась влажностью почвы, с $r = 0.99$ при $p = 0.01$. В горизонте A2 сезонные изменения КОЕ дрожжей и микромицетов коррелировали с $r = -0.75$ при $p = 0.17$. Сезонная динамика количества дрожжей во всех горизонтах была синхронна, с $r = 0.93-0.98$ при $p = 0.01-0.05$. За оба года исследований сезонные изменения численности грибов и дрожжей в почве березняка коррелировали отрицательно, что может указывать на конкурентные отношения этих групп.

За оба года исследований сезонные изменения общей численности грибов в верхней части профиля и содержание $C_{орг}$ и $N_{орг}$ в почве коррелировали отрицательно с $r = -0.7...-0.91$ при $p = 0.05-0.07$. В 2023 г. отмечена отрицательная корреляция с величиной pH, $r = -0.85$ при $p = 0.07$. В 2022 г. сезонные изменения КОЕ грибов в горизонтах A1 и A2, эффективно регулировались совместным содержанием $C_{орг}$ и $N_{орг}$ в почве, $r = 0.94$ при $p = 0.1$. В сезонных изменениях КОЕ элювиальной толщи отмечена отрицательная корреляция с содержанием нитратов, $r = -0.93$ при $p = 0.05$. Во всех горизонтах численность дрожжей отрицательно коррелировала с содержанием нитратов, значения r уменьшались вниз по профилю, составляя в горизонтах A0–A1, A1 и A2 соответственно -0.80 , -0.62 и -0.20 . Отрицательная корреляция может указывать на интенсивную ассимиляцию органических соединений и нитратов грибами [3]. В 2023 г. сезонная динамика численности дрожжей в горизонте A1 эффективно регулировалась совместным действием $C_{орг}$ и $N_{орг}$ почвы, $r = 0.97$ при $p = 0.04$.

Сезонная динамика численности грибов в лесных почвах изучена крайне недостаточно и представлена единичными работами с малым числом измерений за период исследования [21]. В верхнем горизонте почвы залежи южно-таежной подзоны (Московская область) в течение года максимальная биомасса микромицетов была отмечена в июле и октябре, а бактерий в августе. Сезонные

изменения биомассы в более глубоких горизонтах были сглажены. Во все сроки в составе биомассы доминировали грибы (до 93%) [12]. В лесах умеренной зоны вариabельность численности микроорганизмов в почве в течение года оценивается в 1.5 раза. Факторами, определяющими сезонную динамику сообществ микроорганизмов, кроме изменения температуры и влажности почвы, являются содержание углерода и азота, а также экссудация легкодоступных органических соединений корнями растений [23].

Разнообразие почвенных сапротрофов довольно бедное. Доминировали анаморфные грибы родов *Penicillium* Link и *Trichoderma* Pers, составляющие соответственно до 90 и 40% всей микобиоты почвы (табл. 3, 4), что характерно для почв южной [19] и средней тайги [22] европейской части России и отмечалось ранее для района исследования [6]. В подстилках елового леса на камбисолях в Чехии преобладали представители родов *Mucor* и *Trichoderma* [34]. Грибы рода *Penicillium* являются основными сапротрофами-гидролитиками в подстилке и гумусовом горизонте, и взаимодействуют с минеральной частью почвы в более глубоких горизонтах [11]. Значительно меньше доля рода *Trichoderma*, быстрорастущих гидролитиков с богатым диапазоном ферментов, подстилочных сапротрофов [8, 34], населяющих и гумусовый горизонт [43]. Виды родов *Penicillium* и *Trichoderma* предпочитают аммонийную (восстановленную) форму азота при разложении ими гумусовых веществ [17], что объясняет их широкое распространение в кислых почвах бореальных лесов, с преобладанием аммонификации и подавлением нитрификации в цикле азота. В меньшем количестве встречались представители родов *Aureobasidium* (1–30%), *Aspergillus* (1–17%), *Cladosporium* (1–14%), *Mucor* (1.5–8%). Стерильный мицелий составлял 1–12% общей численности грибов. За оба года исследования гидротермические условия были близки, но в 2022 г. микобиота в почве березняка в мае и июне срока была более разнообразна, чем в 2023 г. Кроме того, в этот год в 2–4 раза чаще встречались представители рода *Mucor*.

Выявленные нами грибы — космополиты. Они составляли значительную долю и при исследовании минерализации азота в почвах Тибетского плато, где указывали их распределение по классам: Sordariomycetes (у нас *Trichoderma*, *Fusarium*), Eurotiomycetes (*Penicillium*, *Aspergillus*, *Phialophora*), Dothideomycetes (*Gladosporium*) [49].

В лесах Центральной Европы видовое разнообразие сапротрофных грибов в значительной степени определяется таксационными характеристиками насаждения (породным составом, числом стволов на единицу площади и др.). Также прослеживается положительная связь с pH почвы и содержанием фосфора [42].

Таблица 2. Сезонная динамика физико-химических и биологических параметров, общей численности мицелиальных грибов и дрожжей в почве березняка в 2023 г.

Горизонт	Параметр	23.V	27.VI	2.VIII	5.IX	4.X
A0–A1	Температура, °C	14.7	16.7	19.1	15.8	12.0
	Влажность, %	31	27	29	29	29
	C _{орг} , %	6.9	7.6	6.1	8.8	8.1
	N _{орг} , %	0.39	0.50	0.30	0.45	0.37
	Грибы, 10 ³ КОЕ/г	49 ± 8.5	13 ± 0.9	75 ± 5	23 ± 3.5	30 ± 3
	Дрожжи, 10 ³ КОЕ/г	23 ± 8	61 ± 2	13 ± 2	1.3 ± 1.3	0.6 ± 1
A1	Температура, °C	10.4	13.5	15.5	13.8	11.5
	Влажность, %	30	44	23	24	23
	C _{орг} , %	3.7	5.9	3.6	5.3	4.0
	N _{орг} , %	0.20	0.33	0.19	0.26	0.20
	Грибы, 10 ³ КОЕ/г	15 ± 3.0	22 ± 3.0	37 ± 6	18 ± 2.0	21 ± 4.0
	Дрожжи, 10 ³ КОЕ/г	68 ± 2	169 ± 25	3 ± 1.7	6 ± 3	0.3 ± 0.6
A2	Температура, °C	9.0	12.1	15.3	14.2	11.6
	Влажность, %	18	16	19	18	14
	C _{орг} , %	1.8	2.2	1.6	2.8	1.6
	N _{орг} , %	0.057	0.066	0.06	0.10	0.058
	Грибы, 10 ³ КОЕ/г	0.9 ± 0.2	0.8 ± 0.2	5.3 ± 0.2	36 ± 0.9	2.0 ± 0.2
	Дрожжи, 10 ³ КОЕ/г	8 ± 4	12 ± 2	0.6 ± 1	0.2 ± 0.3	0.03 ± 0.03
A0–A1	NH ₄ ⁺ , мг N/100 г	6.9	7.6	6.1	8.8	8.1
	NO ₃ ⁻ , мг N/100 г	0.029	0.03	0.015	0.017	0.004
	C–CO ₂ , мг C/(100 г ч)	3.2	4.1	9.7	10.2	11.3
	Азот микробной биомассы, мг N/100 г	3.5 ± 0.4	14.7 ± 1.3	5.5 ± 0.7	3.2 ± 0.5	4.3 ± 0.6
	pH	4.8	5.8	4.2	4.8	5.5
A1	NH ₄ ⁺ , мг N/100 г	3.9	3.2	2.3	2.2	1.6
	NO ₃ ⁻ , мг N/100 г	0.048	0.031	0.045	0.15	0.056
	C–CO ₂ , мг C/(100 г ч)	2.4	2.7	4.3	5.1	1.3
	Азот микробной биомассы, мг N/100 г	1.9 ± 0.3	12.8 ± 0.2	1.8 ± 0.3	2.2 ± 0.3	1.3 ± 0.2
A2	pH	5.2	4.6	5.0	5.2	4.9
	NH ₄ ⁺ , мг N/100 г	1.8	0.8	1.0	1.0	0.7
	NO ₃ ⁻ , мг N/100 г	0.11	0.035	0.04	0.048	0.0017
	C–CO ₂ , мг C/(100 г ч)	1.7	2.4	4.0	4.1	3.0
	pH	5.4	4.3	4.9	4.8	5.5

Таблица 3. Сезонная динамика родового состава грибов в почве березняка в 2022 г., % от общей численности грибов

Горизонт	23.V	29.VI	8.VIII	12.IX	3.X
A0–A1	<i>Penicillium</i> 71, Стерильный, мицелий 12, <i>Phialophora</i> 7, <i>Aspergillus</i> 4, <i>Trichoderma</i> 3, <i>Cladosporium</i> 3	<i>Penicillium</i> 83, <i>Aspergillus</i> 7, <i>Fusarium</i> 5, <i>Trichoderma</i> 2, Стерильный, мицелий 2, <i>Mucor</i> 1	<i>Penicillium</i> 88, <i>Mucor</i> 7, <i>Aureobasidium</i> 5	<i>Penicillium</i> 86, <i>Mucor</i> 8, <i>Aspergillus</i> 4, Стерильный, мицелий 1, <i>Geotrichia</i> 0.5, <i>Trichoderma</i> 0.5	<i>Penicillium</i> 46, <i>Trichoderma</i> 40, <i>Cladosporium</i> 14
A1	<i>Penicillium</i> 94, <i>Trichoderma</i> 2, Стерильный мицелий 1, <i>Rhizopus</i> 1.5, <i>Mucor</i> 1.5	<i>Penicillium</i> 89, <i>Aspergillus</i> 4, Стерильный мицелий 4, <i>Cladosporium</i> 3	<i>Penicillium</i> 87, <i>Trichoderma</i> 10, <i>Phialophora</i> 2, <i>Aspergillus</i> 1	<i>Penicillium</i> 87, <i>Mucor</i> 9, <i>Aspergillus</i> 2, <i>Trichoderma</i> 2	<i>Penicillium</i> 61, <i>Aureobasidium</i> 30, <i>Aspergillus</i> 6, Стерильный, мицелий 3
A2	<i>Penicillium</i> 70, <i>Cladosporium</i> 11, <i>Trichoderma</i> 10, Стерильный мицелий 9	<i>Penicillium</i> 72, <i>Aspergillus</i> 17, Стерильный мицелий 5, <i>Trichoderma</i> 3, <i>Fusarium</i> 3	<i>Penicillium</i> 89, <i>Trichoderma</i> 6, <i>Aspergillus</i> 2.5, <i>Phialophora</i> 2.5	<i>Penicillium</i> 92, <i>Aureobasidium</i> 4, <i>Mucor</i> 3, <i>Trichoderma</i> 1	<i>Penicillium</i> 74, <i>Aspergillus</i> 13, Стерильный мицелий 8, <i>Cladosporium</i> 3, <i>Aureobasidium</i> 2

Таблица 4. Сезонная динамика родового состава грибов в почве березняка в 2023 г., % от общей численности грибов

Горизонт	23.V	27.VI	2. VIII	5.IX	4.X
A0–A1	<i>Penicillium</i> 91, <i>Trichoderma</i> 5, <i>Mucor</i> 3.4, <i>Alternaria</i> 0.6	<i>Penicillium</i> 86, <i>Mucor</i> 12, <i>Cladosporium</i> 2	<i>Penicillium</i> 96, <i>Mucor</i> 3, <i>Trichoderma</i> 4	<i>Penicillium</i> 87, <i>Mucor</i> 11, Стерильный, мицелий 2	<i>Penicillium</i> 88, <i>Mucor</i> 4.4, <i>Trichoderma</i> 4.4, Стерильный ми- целий 2, <i>Aureobasidium</i> 1.2
A1	<i>Penicillium</i> 81, <i>Mucor</i> 10, <i>Trichoderma</i> 9,	<i>Penicillium</i> 91, <i>Trichoderma</i> 4.5, Стерильный, мицелий 3, <i>Cladosporium</i> 1.5	<i>Penicillium</i> 87, <i>Trichoderma</i> 8, <i>Mucor</i> 3, <i>Aspergillus</i> 2	<i>Penicillium</i> 82, <i>Mucor</i> 13, <i>Aspergillus</i> 5	<i>Penicillium</i> 86, <i>Trichoderma</i> 6, <i>Mucor</i> 3, <i>Emericellopsis</i> 3, Стерильный мицелий 2
A2	<i>Penicillium</i> 65, <i>Trichoderma</i> 28, <i>Aureobasidium</i> 7	<i>Penicillium</i> 92, <i>Mucor</i> 8	<i>Penicillium</i> 96, <i>Mucor</i> 3, <i>Trichoderma</i> 1	<i>Penicillium</i> 95, <i>Mucor</i> 4, Стерильный мицелий 1	<i>Penicillium</i> 78, <i>Mucor</i> 12, <i>Aureobasidium</i> 5, <i>Aspergillus</i> 3, Стерильный мицелий 2

Сезонная динамика аммонификации и ее связи с экологическими параметрами. Количество минерализованного азота в почвенном профиле в контрольных вариантах закономерно уменьшается сверху вниз (табл. 5, 6). В 2022 г. сезонные изменения процесса отрицательно коррелировали с содержанием $C_{орг}$ и $N_{орг}$ в верхнем горизонте, $r = -0.62$

при $p = 0.13$. В элювиальной толще процесс эффективно регулировался совместным действием этих элементов, $r = 0.94$ при $p = 0.11$. В горизонтах A1 и A2 изменения аммонификации в сезоне коррелировали с содержанием нитратов, $r = 0.79$ при $p = 0.13$ и аммония, $r = -0.71$ при $p = 0.17$ соответственно. В двух верхних горизонтах обозначена

связь аммонификации и эмиссии CO_2 с $r = 0.60$ при $p = 0.15$. Сезонная динамика аммонификации коррелировала между горизонтами (A0–A1)–A1, A1–A2 и (A0–A1)–A2, $r = 0.93$, -0.82 и -0.63 при $p = 0.05$, 0.1 и 0.25 соответственно. В 2023 г. сезонные изменения аммонификации в горизонте A1 положительно коррелировали с содержанием $\text{C}_{\text{орг}}$ и $\text{N}_{\text{орг}}$ почвы, $r = 0.73$ и 0.86 при $p = 0.08$ и отрицательно с величиной pH, $r = -0.84$ при $p = 0.13$. В горизонте A2 была обозначена отрицательная корреляция процесса с pH почвы, с $r = -0.62$ при $p = 0.25$ и отмечена связь аммонификации и дыхания, с $r = 0.74$ и $p = 0.15$.

В сезонной динамике азота микробной биомассы ($\text{N}_{\text{микро}}$) в верхних горизонтах почвы отмечены хорошо выраженные максимумы в июне, совпадающие с максимумами аммонификации и снижение в остальные сроки. В горизонте A0–A1 значения этого параметра коррелировали с влажностью почвы с $r = -0.82$ и $p = 0.1$, а также с аммонификацией $r = 0.59$, $p = 0.22$ и численностью дрожжей

$r = 0.92$, $p = 0.05$. В горизонте A1 сезонные изменения $\text{N}_{\text{микро}}$ коррелировали с влажностью почвы ($r = 0.95$, $p = 0.04$), содержанием $\text{C}_{\text{орг}}$ и $\text{N}_{\text{орг}}$, $r = 0.78$ и 0.90 при $p = 0.1$, 0.06 , аммонификацией $r = 0.87$, $p = 0.1$, величиной pH, $r = -0.80$, $p = 0.12$, и численностью дрожжей с $r = 0.93$ при $p = 0.05$. Азот микробной биомассы составлял от 0.8 до 3.9% общего азота почвы.

В большинстве случаев не обнаружено зависимости между сезонными изменениями общей численности грибов и аммонификацией, лишь в 2023 г. в горизонте A2 была обозначена взаимосвязь между ними, с $r = 0.65$ и $p = 0.20$. Сезонная динамика аммонификации между горизонтами (A0–A1)–A1, A1–A2 и (A0–A1)–A2 была синхронна, $r = 0.88$, 0.81 и 0.62 при $p = 0.1$, 0.12 и 0.25 соответственно.

Отсутствие зависимости между сезонными изменениями нетто-минерализации азота и численностью микромицетов могло быть связано с неполным выявлением экологических групп грибов и отсутствием данных по бактериальной микрофлоре.

Таблица 5. Сезонная динамика накопления аммония в горизонтах почвы березняка в 2022 г., мг N/100 г

Горизонт	26.V–21.VI	5.VII–1.VIII	9.VIII–5.IX	13.IX–10.X	5.X–24.X	Всего
A0–A1, контроль	5.0 ± 0.3	7.1 ± 0.3	3.7 ± 0.6	1.9 ± 0.1	5.3 ± 0.2	23.0 ± 0.8
A0–A1, циклогексимид	7.4 ± 0.7	11.4 ± 0.4	4.7 ± 0.8	7.0 ± 0.4	14.8 ± 0.7	45.0 ± 2
A0–A1, стрептомицин	10.4 ± 0.5	13.3 ± 0.7	10.7 ± 0.5	5.6 ± 0.4	10.4 ± 0.5	50 ± 1
A1, контроль	4.5 ± 0.2	5.6 ± 0.4	1.5 ± 0.3	1.0 ± 0.2	3.1 ± 0.2	16.0 ± 0.6
A1, циклогексимид	2.9 ± 0.1	8.2 ± 0.5	2.2 ± 0.4	2.0 ± 0.2	6.2 ± 0.4	21 ± 0.8
A1, стрептомицин	4.1 ± 0.3	7.9 ± 0.5	4.8 ± 0.3	3.6 ± 0.3	5.3 ± 0.2	26.0 ± 0.7
A2, контроль	1.1 ± 0.1	1.2 ± 0.1	2.5 ± 0.1	2.9 ± 0.1	3.0 ± 0.1	11.0 ± 0.4
A2, циклогексимид	0.4 ± 0.1	1.2 ± 0.06	1.2 ± 0.1	4.2 ± 0.3	3.7 ± 0.2	11.0 ± 0.4
A2, стрептомицин	1.5 ± 0.2	2.8 ± 0.2	1.8 ± 0.1	4.1 ± 0.2	3.1 ± 0.1	13.0 ± 0.4

Таблица 6. Сезонная динамика накопления аммония в горизонтах почвы березняка в 2023 г., мг N/100 г

Горизонт	23.V–15.VI	27.VI–21.VII	2.VIII–26.VIII	5.IX–9.IX	4.X–22.X	Всего
A0–A1, контроль	1.7 ± 0.3	7.6 ± 0.4	5.6 ± 0.5	5.9 ± 0.3	-0.3 ± 0.2	20 ± 0.8
A0–A1, циклогексимид	11.4 ± 0.3	15.8 ± 0.8	22.6 ± 1.0	21.2 ± 0.8	10.1 ± 0.4	81 ± 3.6
A0–A1, стрептомицин	2.6 ± 0.8	18.1 ± 0.5	20.2 ± 1.0	16.7 ± 0.3	6.9 ± 0.5	64 ± 1.0
A1, контроль	0.7 ± 0.2	7.6 ± 0.3	3.6 ± 0.2	3.8 ± 0.2	1 ± 0.14	16 ± 0.5
A1, циклогексимид	4.7 ± 0.1	11.7 ± 0.2	9.4 ± 0.2	8.3 ± 0.2	4.9 ± 0.1	39 ± 0.4
A1, стрептомицин	4.4 ± 0.1	14.4 ± 0.3	8.1 ± 0.3	6.7 ± 0.2	3.1 ± 0.1	37 ± 0.5
A2, контроль	0.4 ± 0.1	1.4 ± 0.1	2.2 ± 0.1	1.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	5 ± 0.2
A2, циклогексимид	2.9 ± 0.2	2.3 ± 0.1	5.9 ± 0.2	4.4 ± 0.2	2.4 ± 0.1	18 ± 0.4
A2, стрептомицин	1.5 ± 0.1	6.0 ± 0.2	4.3 ± 0.1	2.4 ± 0.1	1.1 ± 0.1	15 ± 0.3

В лесу из пихты (*Abies fargesii* var. *faxoniana*, КНР, Тибет) учет относительного присутствия 8 экологических групп грибов, температуры почвы и пероксидазной активности объяснял 85% ($p = 0.18$) сезонных изменений нетто-аммонификации в горизонте почвы 0–10 см, измеренной в условиях “*in situ*”. Количество эктомикоризных грибов изменялось от 18% в мае до 48–55% в июле и ноябре [49].

В исследовании широколиственного леса на острове Хоккайдо (Япония), нетто-минерализация азота измеренная в горизонте почвы 0–10 см в лабораторных условиях с мая по сентябрь не коррелировала с изменением общего числа бактериальных, архейных и грибковых генов. Однако численность *Proteobacteria* и *Bacteroidetes*, занимающих общую нишу, положительно и значимо ($r = 0.396$ при $p = 0.05$) коррелировали с нетто-минерализацией азота [41].

Всего в почвенном профиле за период исследования было аммонифицировано 50 и 42 мг N/100 г в 2022 и 2023 гг. Нитрификация составляла 0.38 и 1.8 мг N/100 г или 0.76 и 4% азота аммонификации.

Среднесезонная активность аммонификации снижалась с глубиной почвенного профиля, составляя в горизонтах A0–A1, A1 и A2 0.19 ± 0.006 , 0.12 ± 0.005 и 0.08 ± 0.003 мг N/(100 г сут) в 2022 г. и 0.17 ± 0.007 , 0.14 ± 0.004 и 0.04 ± 0.001 мг N/(100 г сут) в 2023 г. соответственно. В 2022 г. среднесезонное содержание $C_{\text{орг}}$ и $N_{\text{орг}}$ равнялось 8.5 и 0.34%, 4.3 и 0.17%, 2 и 0.066% в горизонтах A0–A1, A1, A2 соответственно. И в этих же горизонтах в 2023 г. составляло 7.5 и 0.4%, 4.5 и 0.23% и 2 и 0.068% также соответственно.

При выражении активности аммонификации на 1 г $C_{\text{орг}}$ и $N_{\text{орг}}$ получаем эффективность процесса, которая возрастает от верхних горизонтов к нижним, составляя в верхней, средней и нижней части профиля в 2022 г. 0.022 ± 0.001 , 0.028 ± 0.001 , 0.04 ± 0.0015 мг N/(г C сут) и 0.56 ± 0.02 , 0.70 ± 0.03 и 1.21 ± 0.04 мг N/(г N сут). В 2023 г. значения этих параметров были равны 0.022 ± 0.001 , 0.031 ± 0.001 , 0.02 ± 0.002 мг N/(г C сут) и 0.42 ± 0.02 , 0.61 ± 0.02 , 0.59 ± 0.02 мг N/(г N сут). Также увеличивалась доля минерализованного азота от органического азота почвы, составляя в тех же горизонтах 6.7, 9.4 и 16.6% в 2022 г. и 4.9, 7.2 и 7.3% в 2023 г. Эти результаты свидетельствуют об увеличении эффективности микроорганизмов, участвующих в цикле азота в нижних горизонтах почвенного профиля.

Результаты ингибиторного анализа. В 2022 г. в контроле горизонта A0–A1 максимум накопления аммония был отмечен в июле, в варианте с циклогексимидом – в июле и октябре, а со стрептомицином – в июле. Сезонная динамика процесса коррелировала в вариантах контроля и стрептомицина, $r = 0.87$ при $p = 0.01$. Грибы преобладали

над бактериями по вкладу в минерализованный азот (отношение вариантов стрептомицин/циклогексимид > 1) в первые три срока измерений. В горизонте A1 максимум процесса наблюдался во всех вариантах эксперимента в июле. Сезонная динамика накопления аммония коррелировала между вариантами контроля и циклогексимидом, $r = 0.75$ при $p = 0.14$. Вклад грибов был выше вклада бактерий в мае–июне, августе–сентябре и сентябре–октябре. В контроле элювиальной толщи наибольшее накопление аммония было в октябре, а в вариантах с циклогексимидом и стрептомицином в последние два срока измерений. Процесс коррелировал между вариантами с антибиотиками, $r = 0.94$ при $p = 0.02$. Грибы доминировали над бактериями первые три срока измерений.

В 2023 г. в контроле верхнего горизонта максимум накопления аммония наблюдался в июне, а в вариантах с циклогексимидом и стрептомицином в августе и сентябре. Сезонные изменения процесса коррелировали между вариантами контроля и вариантами с антибиотиками $r = 0.75$ при $p = 0.14$. В горизонте A1 максимумы накопления азота во всех вариантах опыта приходились на июнь, что обеспечило высокую синхронность сезонной динамики аммонификации во всех вариантах эксперимента, $r = 0.94–0.96$ при $p = 0.04$. В элювиальной толще максимум аммонификации был отмечен в августе, а в вариантах с циклогексимидом и стрептомицином в августе и июне. Сезонная динамика процесса коррелировала между вариантом контроля и вариантами с антибиотиками $r = 0.74–0.77$ при $p = 0.12$. Во всех горизонтах грибы преобладали над бактериями только в июне.

В почвенном профиле березняка среднее отношение суммы минерализованного азота в варианте со стрептомицином к варианту с циклогексимидом во всех горизонтах составляло 1.15 в 2022 г., что указывает на незначительное преобладание грибов и 0.85 в 2023 г., что может свидетельствовать о небольшом преобладании бактерий.

За оба года исследования количество минерализованного азота в контроле верхних горизонтах почвы было близким, но в 2023 г. продуктивность процесса в вариантах с антибиотиками была значительно выше, чем в 2022 г. Это может свидетельствовать о различной реакции микрофлоры на антибиотики за вегетацию разных лет.

Выделяя внеклеточные ферменты, микроорганизмы обеспечивают распад сложных полифенол-белковых комплексов органического вещества почвы на N-содержащие мономеры, такие как нуклеиновые кислоты, аминокислоты или аминокислоты. Эти относительно небольшие органические молекулы N могут быть поглощены и непосредственно включены в биомассу микроорганизмов, или дезаминированы под действием

внутриклеточных ферментов с образованием NH_4^+ . Полученный NH_4^+ затем может быть включен в биосинтез микроорганизмов или высвобождается из клетки, что приводит к аммонификации. Обладая экстракцеллюлярными ферментами, с высокой протеиназной и протеолитической активностью, в этом процессе участвуют и грибы [11], включая доминирующих в лесных почвах представителей родов *Penicillium* и *Trichoderma* [13].

Во всех вариантах эксперимента внесение ингибиторов до 4 раз увеличивало аммонификацию по сравнению с контролем, что отмечалось и ранее [28, 45]. Возможно, это связано с устранением конкурентной группы микроорганизмов и возникшим преимуществом в ресурсах. Наиболее реалистичным объяснением считается утилизация оставшимися в живых микроорганизмами низкомолекулярных органических соединений, высвобождаемых из клеток, убитых антибиотиками [35].

Полагают, что после добавления антибиотиков ранее существовавшие внеклеточные и внутриклеточные ферменты оставались активными даже при остановке биосинтеза микробного белка. Аммоний поступал в почву, и измерения показывали усиление аммонификации [28].

В условиях 10 сут инкубации лесной почвы (Италия) получено незначительное превышение вклада бактерий над грибами в процесс аммонификации [35]. Исследования двух лесов псевдотсуги Мензиса (*Pseudotsuga menziesii*) (штат Орегон, США) с различным плодородием почв показало, что относительная биомасса грибов снижается с увеличением плодородия почвы и доступности азота, а вклад бактерий возрастает. Однако селективное ингибирование нетто-аммонификации подстилки на участке с плодородной почвой в один год исследования показало преобладание бактерий, а на второй год грибов. На участке с низким плодородием минерализация азота в первый год исследования была близка к 0, а на второй год был получен близкий вклад групп микроорганизмов в этот процесс. Исследования были выполнены в мае, 1 раз в год [28].

На основе данных протеомного анализа углеводно-активных ферментов, было сделано предположение, что в цикле C и N в почве хвойного леса (Германия) участвуют преимущественно бактерии, и в меньшей степени грибы [44].

Таким образом, полученные данные отчасти показали соответствие результатов более ранних работ выводам авторов о близком вкладе грибов и бактерий в процесс аммонификации в органических горизонтах и усилению аммонификации при внесении ингибиторов.

К ограничениям ингибиторного анализа относят недостаточную селективность (не исключают действие циклогексимида на бактерии). Ингиби-

торы способны образовывать прочные комплексы с органическим веществом почвы, что снижает их эффективность. Длительные периоды пребывания биоцидного соединения в почве приводят к изменению микробного сообщества и позволяют развиваться побочным эффектам [35]. Остается неизвестным и уровень ингибирования микроорганизмов в почве. В настоящей работе 27 июня 2023 г. в пробы почвы березняка был введен циклогексимид в указанных дозах, и через 25 сут определено число КОЕ грибов и дрожжей в вариантах с антибиотиком и контролем. Оказалось, что в горизонте A0–A1 КОЕ грибов уменьшилось в 1.45 раза, при неизменной численности дрожжей. В горизонте A1 численность грибов и дрожжей уменьшилась в 3.3 и 3.8 раза. В элювиальной толще КОЕ грибов и дрожжей возросло в 2.4 и 2 раза.

В то же время процессы разложения органического вещества почвы определяются не только взаимодействием грибов и бактерий, но и всей почвенной биотой, включая и беспозвоночных животных. Полагают, что малочисленная почвенная фауна может усиливать роль грибов, а многочисленная — бактерий [46], что в настоящем исследовании не учитывалось.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В составе микобиоты почвы березняка преобладают представители родов *Penicillium*, *Trichoderma*, *Mucor*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*. Сезонные изменения общей численности грибов, достигающие 2–6 раз отмечены во всех горизонтах почвенного профиля

Гидротермические параметры почвы способны регулировать сезонные изменения общей численности грибов и дрожжей в горизонтах почвы под березняком.

В верхней части профиля зависимости между сезонными изменениями содержания в почве $\text{C}_{\text{орг}}$, $\text{N}_{\text{орг}}$ и общей численностью грибов имели отрицательный знак. В отдельные годы численность дрожжей отрицательно коррелировала с содержанием нитратов, причем уровень корреляции снижался с глубиной почвенного профиля.

Взаимосвязи между сезонной динамикой аммонификации и содержанием в почвенных горизонтах органических форм углерода и азота и минеральными формами азота были как положительными, так и отрицательными. В почвенном профиле не обнаружено устойчивой зависимости между численностью грибов и активностью аммонификации.

Сезонные изменения азота микробной биомассы положительно коррелировали с влажностью почвы, содержанием $\text{C}_{\text{орг}}$, $\text{N}_{\text{орг}}$, аммонификацией и численностью дрожжей.

Эффективность минерализации соединений азота и количество минерализованного азота как часть общего азота почвы возрастала от верхних горизонтов профиля к нижним.

Ингибиторный анализ показал близкий вклад грибов и бактерий в минерализацию соединений азота в почве березняка, с незначительным преобладанием грибов в первый год исследования и небольшим доминированием бактерий во второй.

Ингибиторы увеличивают активность аммонификации во всех горизонтах почвы под березняком по сравнению с контролем.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания в области фундаментальных научных исследований.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А.* Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 270 с.
2. *Ананьева Н.Д., Иващенко К.В., Стольников Е.В., Степанов А.Л., Кудеяров В.Н.* Особенности определения нетто-продуцирования N_2O почвами. // Почвоведение. 2015. № 6. С. 702–714. <https://doi.org/10.7868/S0032180X15060027>
3. *Беккер З.Э.* Физиология и биохимия грибов. М.: Изд-во МГУ, 1988. 230 с.
4. *Богородская А.В., Шишкин А.С.* Динамика микробной биомассы, ее структура и функциональная активность в почвах при лесовозобновлении на вырубках пихтарников Енисейского края // Почвоведение. 2020. № 1. С. 119–130. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20010050>
5. *Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г., Чернов И.Ю., Головченко А.В., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Манучарова Н.А., Марфенина О.Е., Полянская Л.М., Степанов А.Л., Умаров М.М.* Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1087–1096. <https://doi.org/10.7868/S0032180X15090038>
6. *Еникеева М.Г.* Влияние мелкой мелиорации на микрофлору почв в подзоне южной тайги // Лесоводственные исследования в подзоне южной тайги. М.: Наука, 1977. 146 с.
7. *Литвинов М.А.* Определитель микроскопических почвенных грибов. Л.: Наука, 1967. 303 с.
8. *Лугаускас А.Ю., Микельскене А.И., Шляужене Д.Ю.* Каталог микромицетов –биодеструкторов полимерных материалов. М.: Наука, 1987. 341 с.
9. *Макаров М.И., Малышева Т.И., Маслов М.Н., Кузнецова Е.Ю., Меняйло О.В.* Углерод и азот микробной биомассы в почвах южной тайги при определении разными методами // Почвоведение. 2016. № 6. С. 733–744. <https://doi.org/10.7868/S0032180X16060058>
10. Методы экспериментальной микологии. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
11. *Мирчинк Т.Г.* Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 219 с.
12. *Никитин Д.А., Чернова Т.И., Железова А.Д., Тхакахова А.К., Никитина С.А., Семенов М.В., Ксенофونتова Н.А., Кутковая О.В.* Сезонная динамика биомассы микроорганизмов в дерново-подзолистой почве // Почвоведение. 2019. № 11. С. 1356–1364. <https://doi.org/10.1134/S0032180X19110078>
13. *Павлюкова Е.Б., Белозерский М.А., Дунаевский Я.Е.* Внеклеточные протеолитические ферменты микелиальных грибов. Обзор // Биохимия. 1998. Т. 63. С. 1059–1089.
14. *Полянская Л.М., Юмаков Д.Д., Тюгай З.Н., Степанов А.Л.* Соотношение грибов и бактерий в темногоhumусовой лесной почве // Почвоведение. 2020. № 9. С. 1094–1099. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20090129>
15. *Разгулин С.М.* Полевой метод измерения минерализации азота в лесных почвах // Почвоведение. 2009. № 11. С. 1341–1344.
16. *Разгулин С.М.* Цикл азота в экосистемах южной тайги Европейской России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 161 с.
17. *Свиридова О.В., Воробьев Н.И., Кочетков В.В.* Разложение микромицетами гумусовых веществ дерново-подзолистой почвы // Тез. докл. III съезда Докучаевского общества почвоведов (11–15 июля 2000 г., Суздаль). М.: Почв. ин-т им. В.В. Докучаев, 2000. Кн. 2. С. 50–51.
18. *Семенов М.В., Стольников Е.В., Ананьева Н.Д., Иващенко К.В.* Структура микробного сообщества почвы катены правобережья р. Оки // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2013. № 3. С. 299–308. <https://doi.org/10.7868/S0002332913030089>
19. *Семенов В.М.* Функции углерода в минерализационно-иммобилизационном обороте азота в почве // Агрохимия. 2020. № 6. С. 94–112. <https://doi.org/10.31857/S0002188120060101>
20. *Семенова Т.Л., Кураков А.В.* Микроскопические грибы: разнообразие и распространение в экосистемах южной тайги Центрального лесного

- государственного заповедника. Грибные сообщества лесных экосистем. М.: Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. Т. 4. 143 с.
21. Хабибуллина Ф.М., Кузнецова Е.Т. Характеристика почвенной микобиоты во вторичных лиственных лесах подзоны средней тайги (Республика Коми) // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 891–895.
 22. Хабибуллина Ф.М., Кузнецова Е.Г., Васенева И.З. Микромицеты подзолистых и подзолистых и болотно-подзолистых почв в подзоне средней тайги на северо-востоке Европейской части России // Почвоведение. 2014. № 10. С. 1228–1234. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14100049>
 23. Чернов Т.И., Железова А.Д. Динамика микробных сообществ почвы в различных диапазонах времени (обзор) // Почвоведение. 2020. № 5. С. 590–600. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20050044>
 24. Bailey V.L., Smith J.L., Bolton H. Novel antibiotics as inhibitors for the selective respiratory inhibition method of measuring fungal:bacterial ratios in soil // Biol. Fertil. Soils. 2003. V. 38. P. 154–160. <https://doi.org/10.1007/s00374-003-0620-7>
 25. Baskaran P., Hyvönen R., Berglund S., Clemmensen K., Ågren G., Björn D., Lindahl B., Manzoni S. Modelling the influence of ectomycorrhizal decomposition on plant nutrition and soil carbon sequestration in boreal forest ecosystems // New Phytologist. 2017. V. 213. P. 1452–1465. <https://doi.org/10.1111/nph.14213>
 26. Blagodatskaya E., Dannenmann M., Gashe R., Butterbach-Bahl K. Microclimate and forest management alter fungal-to-bacterial ratio and N₂O-emission during rewetting in the forest floor and mineral soil of mountainous beech forests // Biogeochemistry. 2010. V. 97. P. 55–70. <https://doi.org/10.1007/s10533-009-9310-3>
 27. de Boer W., Folman L.B., Summerbell R.C., Boddy L. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development // FEMS Microbiol. Rev. 2005. 29. P. 795–781. <https://doi.org/10.1016/j.femsre.2004.11.005>
 28. Boyle S.A., Yarwood R.R., Bottomley soil nitrogen cycling under Douglas fir and red alder at two sites in Oregon // Soil Biol. Biochem. 2008. V. 40. P. 443–451. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.007>
 29. Castaldi S., Smith K. Effects of cycloheximide on N₂O and NO₃⁻ production in a Bacterial and fungal contributions to forest and an agricultural soil // Biol. Fertility Soils. 1998. V. 27. P. 27–34. <https://doi.org/10.1007/s003740050395>
 30. Chigineva N.I., Aleksandrova A.V., Marhan S., Kandel' er E., Tiunov A.V. The importance of mycelial connection at the soil–litter interface for nutrient translocation, enzyme activity and litter decomposition // Appl. Soil Ecol. 2011. V. 51. P. 35–41. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.08.009>
 31. Craine M.J., Andrew J., Elmore A.E., Wang L., Arambar J., Bauters M., Boeckx P., Crowley B.E., Dawes M.A., Delzon S., Fajardo A. et al. Isotopic evidence for oligotrophication of terrestrial ecosystems // Nature Ecology Evolution. 2018. V. 2. P. 1735–1744. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0633-3>
 32. Gilliam F.S., Douglas A., Burns D.A., Charles T., Driscoll C.T., Frey S.D., Lovett G.M., Watmough S.A. Decreased atmospheric nitrogen deposition in eastern North America: Predicted responses of forest ecosystems // Environ. Poll. 2019. V. 244. P. 560–574. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.09.135>
 33. He L., Rodrigues J. L., Soudzilovskaia N., Barcelo M., Olsson P.A., Song C., Tedersoo L., Yuan F., Yuan F., Lipson D.A., Xu X. Global biogeography of fungal and bacterial biomass carbon in topsoil // Soil. 2020. V. 151. P. 108024. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108024>
 34. Hysek J., Brožová J. The role of some saprophytic micromycetes and the fungus *Micromucor ramannianus* var. *ramannianus* in forest soils // Czech Mycology. 2001. V. 53(2). P. 161–171.
 35. Landi L., Badalucco L., Pomare F. and Nanniperi P. Effectiveness of antibiotics to distinguish the contributions of fungi and bacteria to net nitrogen mineralization, nitrification and respiration // Soil Biol. Biochem. 1993. V. 25. P. 1771–1778.
 36. Lindahl B., Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs // New Phytologist. 2015. V. 205. P. 1443–1447. <https://doi.org/10.1111/nph.13201>
 37. Llado S., Lopež-Mondejar R., Baldrian P. Forest Soil Bacteria: Diversity, Involvement in Ecosystem Processes, and Response to Global Change // Microbiol. Molecular Biol. Rev. 2017. V. 81(2). e00063–16. <https://doi.org/10.1128/mmb.00063-16>
 38. Martikainen P.J., Palojärvi A. Evaluation of the fumigation-extraction method for the determination of microbial C and N in a range of forest soils // Soil Biol. Biochem. 1990. V. 22. P. 797–802.
 39. Mašínová T., Yurkov A., Baldrian P. Forest soil yeasts: Decomposition potential and the utilization of carbon sources // Fungal Ecology. 2018. V. 34. P. 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.03.005>
 40. Morrison E.W., Frey S.D., Sadowsky J.J., van Diepen L.N.A., Thomas W.K., Pringle A. Chronic nitrogen additions fundamentally restructure the soil fungal community in a temperate forest // Fungal Ecology. 2016. V. 23. P. 48–57. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.05.011>
 41. Nakayama M., Imamura S., Tatsumi C., Taniguchi T., Tateno R. Microbial functions and soil nitrogen mineralisation processes in the soil of a cool temperate forest in northern Japan // Biogeochemistry. 2021. V. 155. P. 359–379. <https://doi.org/10.1007/s10533-021-00830-7>

42. Odriozola I., Navrátilová D., Tláskalová P., Klinerová T., Červenková Z., P. Kohout P., Větrovský T., Čížková P., Starý M., Baldrian P. Predictors of soil Fungal biomass and community composition in temperate mountainous forests in Central Europe // Soil Biol. Biochem. 2021. V. 161. P. 108366.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108366>
43. Petrovič M., Briški F., Kaštelan-Macan M. Biosorption and biodegradation of humic substances by *Trichoderma viride* // Prehrambeno-Tehnology Biotechnology Rev. 1993. V. 31. P. 145–149.
44. Phillips L., Ward V., Jones M. Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in sub-boreal forests // The ISME J. 2014. V. 8. P. 699–713.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2013.195>
45. Starke R., Mondéjar R., Human Z., Navrátilová D., Štursová M., Větrovský T., Olson H., Orton D., Callister S., Lipton M. et al., Niche differentiation of bacteria and fungi in carbon and nitrogen cycling of different habitats in a temperate coniferous forest: A metaproteomic approach // Soil Biol. Biochem. 2021. V. 155. 108170.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108170>
46. Strickland M.S., Rousk J. Review Considering fungal:bacterial dominance in soils Methods, controls, and ecosystem implications // Soil Biol. Biochem. 2010. V. 42. P. 1385–1395.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.007>
47. West A., Sparling G. Improvements to the selective respiratory inhibition technique to measure eukaryote:prokaryom ratios in soils // J. Microbiol. Methods. 1986. V. 5. P. 125–138.
48. Witt C., John L., Gaunt J., Galicia C.C., Ottow J., Neue H-U. A rapid chloroform-fumigation extraction method for measuring soil microbial biomass carbon and nitrogen in flooded rice soils // Biol. Fertil. Soils. 2000. V. 30. P. 510–519.
<https://doi.org/10.1007/s003740050030>
49. Zhang M., Liu S., Xiangwen Cao X., Chen M., Chen J., Xu G. and Shi Z. The effects of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi on soil nitrogen mineralization differ from those of arbuscular and ericoid mycorrhizal fungi on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau // Frontiers in Plant Science. 2023. P. 1–13.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1069730>

Role of Fungi and Bacteria in Mineralization of Compounds Nitrogen in the Soil of the Bereznyaka-Kislichnika Subzone Southern Taiga of European Russia

C. M. Razgulin^{1, *}, and L. V. Voronin²

¹Institute of Forestry, Russian Academy of Sciences, Uspenskoye, Moscow oblast, 143030 Russia

²Ushinsky Yaroslavl State Pedagogical University, Yaroslavl, 150000 Russia

*e-mail: root@ilan.ras.ru

Over the course of two years, the contribution of fungi and bacteria to the process of net ammonification in soddy-pale podzolic soil under a birch sorrel forest (Yaroslavl region, Russia) was determined using inhibitors. The mycobiota of saprotrophic fungi was dominated by representatives of the genera *Penicillium* Link (46–99%) and *Trichoderma* Pers. (3–40%). It was established that temperature and soil moisture are able to regulate seasonal changes in the total number of fungi and yeasts in the soil of a birch forest, and the relationships between seasonal changes in the content of C_{org}, N_{org} in the soil and the total number of fungi and yeasts were of an alternating nature. Inhibitory analysis showed a close contribution of fungi and bacteria to the mineralization of nitrogen compounds in the soil of the birch forest, with a slight predominance of fungi in the first year of the study and a slight dominance of bacteria in the second. Inhibitors increase ammonification activity in all soil horizons under a birch forest compared to the control. Microbial biomass nitrogen accounted for 0.8 to 3.9% of total soil nitrogen.

Keywords: net ammonification, mycobiota, saprotrophic fungi, selective inhibitors