

УДК 574.4.579

## РОЛЬ ГРИБОВ И БАКТЕРИЙ В МИНЕРАЛИЗАЦИИ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА В ПОЧВАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2024 г. С. М. Разгулин\*<sup>@</sup>, Л. В. Воронин\*\*

\*Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Одинцовский район Московской обл., 143030 Россия

\*\*Ярославский государственный педагогический университет им. К. Д. Ушинского ул. Республиканская, д. 108/1, Ярославль, 150000 Россия

@E-mail: Kriador@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.02.2023 г.

После доработки 13.10.2023 г.

Принята к публикации 13.10.2023 г.

На протяжении двух лет определяли вклад грибов и бактерий в процесс нетто-аммонификации в дерново-подзолистой почве под кислично-черничным березняком (Ярославская обл., Россия) с использованием селективных ингибиторов белкового синтеза. Установлено, что для подстилки характерен примерно равный вклад грибов и бактерий в этот процесс. В гумусовом горизонте в год нормального увлажнения вклад грибов был немного выше вклада бактерий, а в засушливый год наблюдалось однозначное доминирование грибов. В элювиальной части профиля отмечен сопоставимый вклад этих групп с незначительным превалированием одной из них по годам исследования. Максимальная температура воздуха способна регулировать сезонную динамику численности сапротрофных грибов в почве и влиять на родовую структуру микобиоты в горизонтах почвенного профиля березняка.

**Ключевые слова:** нетто-аммонификация, микобиота, сапротрофные грибы, селективные ингибиторы  
**DOI:** 10.31857/S1026347024020073, **EDN:** WCAXRB

Дефицит азота сдерживает продуктивность лесов бореальной зоны. Одним из важнейших процессов азотного цикла служит минерализация соединений азота в почве микроорганизмами, сложным образом связанная с ростом фитоценоза, функционированием микоризных комплексов растений, азотфиксацией, атмосферной эмиссией азота, почвенной фауной, позвоночными животными, а также с газообразными и инфильтрационными потерями (Sponseller *et al.*, 2016). Этот процесс хорошо изучен в лесах Северной Америки и в некоторых лесных экосистемах Западной Европы (Разгулин, 2022).

В России, с ее бесконечным разнообразием лесных почв и колоссальной площадью насаждений, нетто-минерализация соединений азота, измеренная в условиях “in situ”, представлена единичными работами (Разгулин, 2022) и, в целом, изучена недостаточно.

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 и являются основными деструкторами лигнина, а также целлюлозы и гемицеллюлозы

(de Boer *et al.*, 2005; Strickland, Rousk, 2010; Morrison *et al.*, 2016).

Почвенные бактерии также способствуют расщеплению фенольных соединений, включая лигнин, хотя их эффективность намного ниже, 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, и вносят значительный вклад в процессы разложения органического вещества в подстилке и почве (Llado *et al.*, 2017).

Определение численности и биомассы грибов и бактерий в почве представляет собой сложную, но окончательно не решенную методическую задачу (Strickland, Rousk, 2010). Исследования,

выполненные различными методами, показали устойчивое доминирование грибов в верхних горизонтах почв (Compton *et al.*, 2004; Ананьева *и др.*, 2010; Добровольская *и др.*, 2015; Никитин *и др.*, 2019). 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 грибов: бактерии равным 4–5 (He *et al.*, 2020). Использование метода каскадной фильтрации выявило близкое соотношение этих групп микроорганизмов в верхних горизонтах почвы, однако в нижних частях профиля со значительным превышением доминировали бактерии (Полянская *и др.*, 2020).

В бореальных лесах сапротрофная микобиота подстилки продуцирует широкий набор ферментов (фосфатазу, сульфатазу, аминоксипептидазу, ацетил-глюкозаминидазу, глюкозидазу, целлюлогидралазу, ксилозидазу, пероксидазу и фенолоксидазу), разлагающих органическое вещество почвы с уровнем активности, сравнимым с активностью эктомикориз (Phillips *et al.*, 2014), локализованных в более глубоких горизонтах почвы (Lindahl, Tunlid, 2015; Baskaran *et al.*, 2017). Высокая эффективность в разложении гемицеллюлозы, целлюлозы и хитина отмечена у дрожжей, которые также активно используют продукты разложения другими микроорганизмами (Mašinová *et al.*, 2018).

Известны работы по определению отдельно вклада грибов и бактерий в процессы дыхания и образования оксидов азота в почве (West, 1986; Castaldi *et al.*, 1998; Bailey *et al.*, 2003; Blagodatskaya *et al.*, 2010; Ананьева *и др.*, 2010, 2015; Богородская, Шишикин, 2020). Аналогичных исследований нетто-минерализации азота в лесных почвах значительно меньше. Отмечается как незначительное превалирование бактерий над грибами в процессе аммонификации (Land *et al.*, 1993), так и отсутствие однозначного результата. Указывается на возрастание аммонификации при использовании ингибиторов (Boyle *et al.*, 2008).

В настоящей работе поставлена задача определения роли грибов и бактерий в процессе минерализации азота, и также исследования взаимосвязи численности сапротрофных грибов с сезонной динамикой нетто-минерализации соединений азота в почве березняка.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в среднепродуктивном кислично-черничном березняке, с составом древостоя 7Б3Ос, 65 лет, II класса бонитета (Рыбинский район Ярославской области) в 2020 и 2021 гг. Преобладает береза поникшая (*Betula pendula*) и осина обыкновенная (*Populus tremula*). В подросте ель европейская (*Picea abies*)

в количестве 500 экз/га. В подлеске преобладают рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*) и крушина ломкая (*Frangula alnus*). В напочвенном покрове присутствуют костяника каменистая (*Rubus saxatilis*), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*), майник двулистный (*Majanthemum bifolium*) ожика волосистая (*Lusula pilosa*), голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris*).

Почва дерново-среднеподзолистая, легкосуглинистая. Хорошо выражена корнено насыщенная подстилка мощностью 2–3 см. Гумусовый горизонт тонкий, мощностью 1 см, черный, мелкозернистый. Элювиальная часть профиля светло-серого цвета с палевым оттенком, корней мало. С глубины 30–50 см начинается иллювиальная часть профиля, неоднородная по окраске, механическому составу, структуре. На глубине 50–80 см подстилается тяжелой валунной мореной, из красно-бурого среднего и тяжелого суглинка.

**Отбор и подготовка проб.** Для измерения нетто-минерализации соединений азота в почве березняка раз в месяц с мая по октябрь отбирали образцы подстилки ( $A_0$ , 0–2 см), гумусового ( $A_1$ , 2–3 см) и элювиального ( $A_2$ , 3–13 см) горизонтов. Из проб удаляли крупные (более 1 мм в диаметре) корни. На ситах с диаметром отверстий 5 и 3 мм сепарировали подстилку, а пробы из гумусового и элювиального горизонтов просеивали через сито 2 мм. Все пробы помещались в открытые полиэтиленовые пакеты и хранили 1 сут при комнатной температуре.

Влажность определяли термовесовым методом, высушивая 1 сут в термостате пробы подстилки при 85°C, и почву из минеральных горизонтов при 105°C.

**Схема эксперимента с ингибиторами.** 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 (Land *et al.*, 1993). При определении концентрации антибиотиков учитывали результаты исследования (Blagodatskaya *et al.*, 2010), в которых наибольшее ингибирование субстрат-индуцированного дыхания лесной подстилки ( $C_{орг}$  43%) обеспечивалось 50 мг циклогексимид и стрептомицин на 1г пробы. В настоящей работе в подстилку ( $C_{орг}$  27%) вносили циклогексимид (30 мг/г) и стрептомицин (50 мг/г). В гумусовый и элювиальный горизонты, с меньшим содержанием органического углерода, вносили 15 и 10 мг/г циклогексимид и 25 и 20 мг/г стрептомицина соответственно. Использовали 2% и 5% водные растворы циклогексимид и стрептомицина. Близкие дозы внесения антибиотиков (20–60 мг/г) использовались и другими авторами

(Ананьева и др., 2015; Богородская, Шишкин, 2020). В верхних горизонтах почвы применяют и более низкие концентрации указанных веществ, равные 2–3 мг/г (Land *et al.*, 1993; Voyle *et al.*, 2008).

Эксперимент проводился для каждого из трех горизонтов и включал следующие варианты: контроль с добавлением бидистиллированной воды, вариант с добавлением циклогексимида, вариант с добавлением стрептомицина.

Навески подстилки и пробы из горизонтов  $A_1$  (4 г сухого веса) и  $A_2$  (6 г сухого веса) помещали в алюминиевые боксы и инкубировали 25–29 суток в лаборатории при комнатной температуре.

Все варианты выполнялись в 4-кратной повторности для каждого горизонта. Влажность в процессе инкубации контролировали весовым методом, при необходимости добавляя воду каждые 3–4 суток.

**Аналитические методы.** Содержание обменного аммония в пробах подстилки и минеральной почве определяли в начале и окончании экспозиции. Пробы почвы экстрагировались 100 мл 2% раствором хлорида калия в течение суток, центрифугировались и фильтровались. Аммоний в фильтрате определяли методом изотермической дистилляции аммиака в щелочной среде (Разгулин, 2009). Нетто-аммонификация рассчитывалась как разность содержания аммония между окончанием и началом экспозиции. Так как вклад нитрификации в нетто-минерализованный азот в этом типе леса не превышал 1.6%, содержание нитратов не определяли (Разгулин, 2022).

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 поглотителями Реберга, оттитровывая избыток гидрата окиси бария соляной кислотой. В качестве газа-носителя использовали аргон (Алекин и др., 1973).

В пробах почвы определяли содержание  $C_{орг}$  методом потери при прокаливании и  $N_{орг}$  по Кьельдалю, в 4-х и 2-хкратной повторности соответственно. Результаты химических анализов рассчитаны на вес сухой почвы.

Определение численности почвенных грибов производили методом почвенных разведений Ваксмана и глубинного посева почвенной суспензии на агаризованную питательную среду Чапека (Методы..., 1982) с добавлением антибиотиков, в трех повторностях. Засеянные водно-почвенной суспензией чашки Петри периодически просматривали, начиная с третьих суток. Окончательный учёт 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 (Литвинов, 1967).

Температура воздуха приведена по данным Гидрометобсерватории им. М. А. Рыкачева г. Рыбинска.

**Статистическая обработка результатов.** Данные о химическом составе почвы представлены в виде средних, а эмиссия  $CO_2$  из почвы и численность грибов представлены в виде среднего и его ошибки (табл. 1, 2). Сумма аммонифицированного азота за вегетацию рассчитывалась по накоплению азота за отдельные сроки только с 5% уровнем значимости (табл. 5, 6). Статистические расчеты выполнены с использованием программы “Статистика 6”.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонная динамика численности почвенных грибов (КОЕ) различалась по годам исследования. В средний по условиям температуры и увлажнения 2020 г. значения КОЕ в почве березняка были близки в подстилке и гумусовом горизонте, а в элювиальной части профиля были на порядок меньше.

В подстилке этот показатель минимален в июле и августе, так как снижается количество прошлогодней мортмассы, используемой грибами и максимален в октябре, при поступлении опада и возрастания численности гидролитиков – подстилочных сапротрофов. В июле численность КОЕ незначительно возрастает в гумусовом горизонте, так как в него перемещаются сапротрофы из подстилки, способные использовать гумус. В сентябре значения КОЕ снова увеличиваются при довольно высокой температуре почвы, позволяющей активно развиваться микромицетам и снижаются в октябре, вероятно из-за недостаточного поступления органической массы из подстилки. В горизонте  $A_2$  в течение вегетации численность КОЕ изменяется незначительно, с минимумом в июле (табл. 1).

За оба года исследований в горизонтах  $A_0$  и  $A_2$  численность грибов была отрицательно связана с содержанием аммония, с  $r = (-0.72)$  и  $(-0.62)$  при  $p = 0.19$  и  $0.27$  соответственно.

Отрицательная корреляция может указывать на интенсивную ассимиляцию органических соединений и аммония грибами (Беккер, 1988). В 2020 г. в подстилке, вероятно, температура воздуха в значительной степени определяет температуру почвы. Сезонная динамика общей численности грибов в почве хорошо коррелировала с максимальной температурой воздуха. Коэффициент корреляции между этими параметрами снижался с глубиной почвенного профиля, составляя в горизонтах  $A_0$ ,  $A_1$  и  $A_2$   $(-0.88)$ ,  $0.83$  и  $(-0.60)$ , при  $p = 0.05$ ,  $0.08$  и  $0.28$  соответственно. Отрицательная корреляция

**Таблица 1.** Сезонная динамика максимальной температуры воздуха, химического состава почвы, эмиссии углекислого газа и численности углекислого газа и газа, численности мицелиальных грибов (КОЕ) в почве березняка в 2020 г.

Горизонт, параметр	Дата				
	26. V	1.VII	3.VIII	4.IX	5.X
Температура воздуха, Т °С	20.6	24.1	21.4	21.6	16.8
A <sub>0</sub> . C <sub>орг</sub> %, N <sub>орг</sub> %, NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг N/100 г	27.0, 0.88, 11,0	27.0, 1.25, 10.5	24.0, 1.24, 9.8	34.0, 0.92, 3.4	25.0, 1.1, 5.1
C–CO <sub>2</sub> , мг C/100г/ч	5.7 ± 0.9	6.1 ± 1	10.6 ± 1.5	6.7 ± 0.7	6.0 ± 0.8
КОЕ/г	45666 ± 4333	38666 ± 1763	37000 ± 600	48000 ± 570	62000 ± 3055
A <sub>1</sub> . C <sub>орг</sub> %, N <sub>орг</sub> %, NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг N/100 г	7.0, 0.08, 3.6	7.0, 0.10, 5.0	15.0, 0.34, 4.0	8.3, 0.33, 4.7	8.0, 0.23, 4.6
C–CO <sub>2</sub> , мг C/100г/ч	3.2 ± 0.2	3.5 ± 0.3	7.7 ± 0.8	6.1 ± 0.7	6.7 ± 0.8
КОЕ/г	44333 ± 1452	47666 ± 20000	33333 ± 4666	43000 ± 2516	26333 ± 666
A <sub>2</sub> . C <sub>орг</sub> %, N <sub>орг</sub> %, NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг N/100 г	2.6, 0.05, 0.5	3.0, 0.06, 2.0	2.1, 0.05, 0.7	2.1, 0.03, 1.1	2.7, 0.016, 0.7
C–CO <sub>2</sub> , мг C/100г/ч	1.3 ± 0.5	3.5 ± 0.5	3.4 ± 0.5	6.1 ± 1	3.2 ± 0.1
КОЕ/г	4200 ± 100	3366 ± 484	4500 ± 1228	4833 ± 1300	4566 ± 800

в подстилке была обусловлена увеличением значений КОЕ в октябре, при минимальной температуре. В элювиальном горизонте минимальные значения КОЕ наблюдались при максимальной температуре. Вероятно, из-за высокой численности грибов рода *Trichoderma* и снижения численности грибов рода *Penicillium* в первые два срока наблюдений (табл. 3), в эти периоды, отмечена отрицательная корреляция КОЕ пенициллов с температурой воздуха в подстилке ( $r = -0.80$  при  $p = 0.1$ ). В горизонтах A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub>, данные параметры коррелировали положительно, с  $r = 0.83$  и  $0.93$  при  $p = 0.1$  и  $0.02$  соответственно.

В засушливый 2021 г. в первые два срока во всех горизонтах почвы была отмечена очень высокая численность дрожжей (табл. 2), их присутствие подавляло развитие остальных грибов во всех горизонтах в мае и июне. После прекращения доминирования дрожжей, численность остальных грибов в июле увеличивается во всем профиле в 4–6 раз. Численность дрожжей хорошо коррелировала с температурой воздуха, со значениями  $r$  в горизонтах A<sub>0</sub>, A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub> – 0.85, 0.64 и 0.81 при  $p = 0.07$ , 0.24 и 0.09 соответственно. Реагируя на преобладание дрожжей, совпадающее с высокими температурами в первые два срока, численность грибов пеницилловой группы отрицательно коррелировала с температурой воздуха в горизонтах A<sub>0</sub> и A<sub>2</sub> с  $r$  (–0.96) и (–0.75) при  $p = 0.07$  и 0.14 соответственно. Общая численность грибов хорошо коррелировала

между горизонтами A<sub>0</sub>–A<sub>1</sub> и A<sub>0</sub>–A<sub>2</sub>, с  $r = 0.86$  и  $0.92$  при  $p = 0.07$ – $0.03$ .

В 2020 г. сезонные изменения общей численности грибов и содержание C<sub>орг</sub> и N<sub>орг</sub> в почве отрицательно коррелировали в горизонте A<sub>2</sub>, с  $r = (-0.8)$  и (–0.7) при  $p = 0.09$  и 0.17 соответственно. В 2021 г. значения КОЕ коррелировали в зависимости “КОЕ пенициллов – содержание аммония” значения  $r$  возрастают до (–0.83) при  $p = 0.08$ , что указывает на ведущую роль этой группы в иммобилизации аммония. За оба года исследований взаимосвязи между значениями КОЕ и содержанием С и N органических в почве были хорошо выражены в горизонте A<sub>2</sub> и в меньшей степени в подстилке, что может быть обусловлено микоризообразующими базидиомицетами, локализованными преимущественно в горизонтах A<sub>0</sub> и A<sub>1</sub> и не учитываемых в данной работе.

В 2021 г. численность дрожжей в горизонтах A<sub>0</sub> и A<sub>1</sub> положительно коррелировала с концентрациями аммония, с  $r = 0.82$  и  $0.77$  при  $p = 0.08$  и 0.15.

Сезонная динамика численности грибов в лесных почвах изучена крайне недостаточно и представлена единичными работами с малым числом измерений за период исследования (Хабибуллина, Кузнецова, 2014).

Для почвенных сапротрофов было характерно низкое биоразнообразие. Для всех дат отбора доминантами были анаморфные грибы родов *Penicillium* и *Trichoderma*, составляющие соответственно до

100% и 20% всей микобиоты почвы (табл. 3, 4), что характерно для дерново-подзолистых почв и отмечалось ранее для данного района исследования (Еникеева, 1977). Грибы рода *Penicillium* являются основными сапротрофами-гидролитиками в подстилке и гумусовом горизонте, и взаимодействуют с минеральной частью почвы в более глубоких горизонтах (Мирчинк, 1988). Значительно меньше доля рода *Trichoderma*, быстрорастущих гидролитиков с богатым диапазоном ферментов, подстилочных сапротрофов (Chigineva *et al.*, 2011), населяющих и гумусовый горизонт (Petrovič *et al.*, 1993).

В 2020 г. подстилке в июле и августе в небольшом количестве присутствовали представители рода *Phialophora*, обладающие большим набором разнообразных ферментов (Мирчинк, 1988), и грибы рода *Taeniolella* (июль, октябрь). В августе появляются различные дрожжи, а дрожжи из рода *Torula* – в сентябре. В октябре вклад рода *Penicillium* сокращается до 70%, а доля грибов из рода *Phialophora* возрастает до 28%. В гумусовом горизонте в мае присутствует род *Gilmaniella*, в июле и августе появляются дрожжи, а также грибы из рода *Taeniolella* и *Bispora*. В сентябре и октябре до 10–24% возрастает вклад дрожжей, а доля пеницилловой группы в октябре уменьшается до 76%. В горизонте А<sub>2</sub> отмечается самый высокий вклад грибов из рода *Penicillium* – (80–99%). Встречаются также и представители родов *Septonema*, *Bispora*, *Phialophora*.

Вероятно, повышенная температура почвы в 2021 г. привела к значительным изменениям микобиоты в почве березняка. По сравнению с 2020 г. в 2021 г. в подстилке отсутствуют грибы рода *Taeniolella*, но появляются представители родов *Aurebasidium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Fusarium*. В гумусовом горизонте перестают встречаться грибы из родов *Gilmaniella*, *Taeniolella*, *Bispora*, но появляются представители группы *Mucor*. Из микобиоты элювиальной толщи уходят грибы из родов *Septonema*, *Bispora*, *Phialophora*, *Taeniolella*, но отмечены грибы из рода *Aspergillus*. Во всех горизонтах присутствуют две группы аскомицетов со светлым и темным стерильным мицелием. Вклад светлого стерильного мицелия в общую численность грибов не превышает 10%. Темный стерильный мицелий появляется только в июле и его вклад в КОЕ достигает 33–40%, что может быть связано высокими температурами почвы (Шубин, Предтеченская, 1997). Это обстоятельство снижает доминирование пенициллов с 80–100% КОЕ в мае и июне до 34–50% КОЕ в июле (табл. 4). Вероятно, повышенная температура почвы увеличивает число родов грибов с 9 в 2020 г. до 11 в 2021 г.

В лесах Центральной Европы видовое разнообразие сапротрофных грибов в значительной степени определяется характеристиками насаждения (породным составом, возрастом, числом стволов на единицу площади и пр.). Также прослеживается положительная связь с рН почвы и содержанием

**Таблица 2.** Сезонная динамика максимальной температуры воздуха, химического состава почвы, численности дрожжей и мицелиальных грибов в почве березняка в 2021 г.

Горизонт, параметр	Дата				
	18.V	22.VI	25. VII	30.VIII	4. X
Температура воздуха, Т °С	31.0	33.3	23.4	19.3	10.4
А <sub>0</sub> . С <sub>орг</sub> %, N <sub>орг</sub> %, NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг N/100 г	17, 0.94, 9.4	16.5, 0.78, 8.1	21, 0.42, 5.3	23, 1.12, 7.3	22, 0.92, 4.1
Дрожжи, КОЕ/г	17066667 ± 533333	16133333 ± 66666	10	0	0
Грибы, КОЕ/г	32000 ± 5507	23333 ± 2027	86000 ± 6000	39000 ± 2516	52000 ± 5507
А <sub>1</sub> . С <sub>орг</sub> %, N <sub>орг</sub> %, NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг N/100г	6.3, 0.19, 2.4	5.8, 0.11, 2.7	6.9, 0.15, 1.9	7.3, 0.14, 2.1	9.4, 0.18, 1.6
Дрожжи, КОЕ/г	1306667 ± 133333	1620000 ± 127580	0	0	0
Грибы, КОЕ/г	2866 ± 120	633 ± 80	4033 ± 150	1766 ± 185	1900 ± 321
А <sub>2</sub> . С <sub>орг</sub> %, N <sub>орг</sub> %, NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг N/100 г	2.8, 0.04, 0.7	2.5, 0.055, 0.4	2.6, 0.053, 0.3	2.4, 0.047, 0.7	2.5, 0.05, 0.5
Дрожжи, КОЕ/г	1200000 ± 120000	800000 ± 75000	0	0	0
Грибы, КОЕ/г	100 ± 58	800 ± 120	3066 ± 437	1400 ± 115	1966 ± 353

**Таблица 3.** Сезонная динамика родового состава грибов в почве березняка (% от общей численности грибов) в 2020 г.

Горизонт	Дата				
	26. V	1. VII	3. VIII	4. IX	5. X
A <sub>0</sub>	Penicillium 80 Trichoderma 20	Penicillium 77 Trichoderma 18 Phialophora 3 Taenionella 2	Penicillium 89 Trichoderma 8 Phialophora 1 Дрожжи 2	Penicillium 86 Trichoderma 7 Дрожжи 7	Penicillium 70 Phialophora 28 Taenionella 2
A <sub>1</sub>	Penicillium 88 Trichoderma 1 Gilmaniella 1 Дрожжи 10	Penicillium 95 Phialophora 2 Taenionella 1 Дрожжи 2	Penicillium 80 Дрожжи 12 Trichoderma 6 Bispora 2	Penicillium 89 Дрожжи 10 Trichoderma 1	Penicillium 76 Дрожжи 24
A <sub>2</sub>	Penicillium 97 Неидентифици- рованный вид 3	Penicillium 97 Septonema 3	Penicillium 93 Trichoderma 5 Bispora 2	Penicillium 80 Taenionella 10 Trichoderma 9 Phialophora 1	Penicillium 99 Phialophora 1

фосфора. Предполагается, что в данном регионе лимитирование продуктивности лесных массивов по азоту может смениться дефицитом по фосфору (Odrizola *et. al.*, 2021).

Выделяя внеклеточные ферменты, микроорганизмы обеспечивают распад сложных полифенол-белковых комплексов органического вещества почвы на N-содержащие мономеры, такие как

нуклеиновые кислоты, аминокислоты или аминокислоты сахара. Эти относительно небольшие органические молекулы N могут быть поглощены и непосредственно включены в биомассу микроорганизмов, или дезаминированы под действием внутриклеточных ферментов с образованием NH<sup>+</sup><sub>4</sub>. Полученный NH<sup>+</sup><sub>4</sub> затем может быть включен в биосинтез микроорганизмов или высвобождается из клетки,

**Таблица 4.** Сезонная динамика родового состава грибов в почве березняка (% от общей численности грибов) в 2021 г.

Горизонт	Дата				
	18. V	22. VI	25. VII	30. VIII	4. X
A <sub>0</sub>	Penicillium 80 Mucor 7 Aurebasidium 3	Penicillium 80 Trichoderma 6 Mucor 6 Aspergillus 3 Светлый стерильный мицелий 5	Penicillium 30 Cladosporium 30 Phialophora 1 Дрожжи 2 Темный стерильный мицелий 30 Trichoderma 6 Fusarium 4	Penicillium 82 Trichoderma 12 Светлый стерильный мицелий 4 Aspergillus 2	Penicillium 88 Trichoderma 6 Светлый стерильный мицелий 4 Aspergillus 2
A <sub>1</sub>	Penicillium 90 Mucor 10	Penicillium 92 Trichoderma 4 Cladosporium 2 Светлый стерильный мицелий 2	Penicillium 60 Trichoderma 30 Темный стерильный мицелий 10	Penicillium 88 Trichoderma 12	Penicillium 78 Trichoderma 12 Светлый стерильный мицелий 10
A <sub>2</sub>	Penicillium 100	Penicillium 89 Mucor 4 Aspergillus 3 Светлый стерильный мицелий 4	Penicillium 50 Темный стерильный мицелий 40 Trichoderma 6 Aspergillus 4	Penicillium 92 Trichoderma 6 Светлый стерильный мицелий 2	Penicillium 74 Trichoderma 20 Светлый стерильный мицелий 4 Aspergillus 2

**Таблица 5.** Сезонная динамика накопления аммония в горизонтах почвы березняка в 2020 г. Мг N/ 100 г

Горизонт	Дата					Всего
	29.V – 23.VI	2.VII-27. VII	5.VIII-30.VIII	7.IX –29.IX	6. X –27. X	
A <sub>0</sub> , контроль	6.0 ± 0.7	14.2 ± 1.2	16.2 ± 0.8	13.8 ± 0.8	1.9 ± 0.3	52 ± 2
A <sub>0</sub> , циклогексимид	38.0 ± 1.7	32.0 ± 1.3	39.4 ± 2	33.1 ± 3	11.9 ± 0.7	154 ± 3.9
A <sub>0</sub> , стрептомицин	19.6 ± 1.2	29.2 ± 1	50.0 ± 2	44.8 ± 2	22.4 ± 1.2	166 ± 3
A <sub>1</sub> , контроль	0.3 ± 0.2	5.1 ± 0.4	4.7 ± 0.1	2.4 ± 0.3	0.8 ± 0.3	13 ± 0.6
A <sub>1</sub> , циклогексимид	6.2 ± 0.4	15.7 ± 1	15.6 ± 2	11.4 ± 1.6	2.2 ± 1.7	49 ± 3
A <sub>1</sub> , стрептомицин	9.2 ± 1	19.5 ± 1	23.8 ± 1.5	10 ± 1	5.5 ± 0.4	68 ± 2
A <sub>2</sub> , контроль	0.4 ± 0.1	2.9 ± 0.3	1.2 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.1	5 ± 0.4
A <sub>2</sub> , циклогексимид	4.4 ± 0.6	6.7 ± 1	1.0 ± 0.3	2.2 ± 0.2	4.1 ± 0.2	18 ± 1.2
A <sub>2</sub> , стрептомицин	2.5 ± 0.2	6.6 ± 0.3	2.6 ± 0.2	1.4 ± 0.2	1.8 ± 0.1	15 ± 0.4

что приводит к аммонификации. Обладая экстрацеллюлярными ферментами с высокой протеиназой и протеолитической активностью, в этом процессе участвуют и грибы (Мирчинк, 1988), включая доминирующих в лесных почвах представителей родов *Penicillium* и *Trichoderma* (Павлюкова и др., 1998).

В 2020 г. в подстилке во всех вариантах эксперимента максимум накопления аммония был отмечен в августе (табл. 5). Сезонная динамика процесса коррелировала в вариантах между контролем и циклогексимидом, с  $r = 0.69$  при  $p = 0.19$ . Грибы преобладали над бактериями по вкладу в минерализованный азот (отношение вариантов стрептомицин/циклогексимид) в последние три срока измерений. В гумусовом горизонте сезонные изменения накопления аммония были синхронны во всех 3 горизонтах. Коэффициенты корреляции между вариантами контроля и циклогексимидом, контроля и стрептомицина, а также между вариантами циклогексимидом и стрептомицином составляли 0.93, 0.91 и 0.90 соответственно, при  $p = 0.02-0.03$ . Наибольшее накопление было отмечено в июле и августе. Вклад грибов был выше вклада бактерий во все сроки, кроме сентября. В горизонте A<sub>2</sub> в контроле максимум накопления отмечен в июне. Сезонные изменения процесса коррелировали между вариантами с ингибиторами с  $r = 0.74$  при  $p = 0.15$ . В накоплении азота грибы доминировали над бактериями только в августе.

В 2021 г. в подстилке сезонная динамика накопления аммония коррелировала в вариантах контроля и циклогексимидом, контроля и стрептомицина, а также между вариантами циклогексимидом и стрептомицином с  $r = 0.78, 0.92$  и  $0.79$  соответственно, при  $p = 0.03-0.12$ . Наибольшее

количество минерализованного азота приходилось на май в контроле и с мая по июль в вариантах с ингибиторами (табл. 6). Вклад грибов был выше вклада бактерий в мае-июне и июле-августе. В контроле гумусового горизонта максимумы были получены в мае и июне. Сезонные изменения накопления аммония хорошо коррелировали только между вариантами контроля и стрептомицина, с  $r = 0.99$  при  $p = 0.0004$ . Грибы доминировали над бактериями весь период наблюдений. В контроле элювиальной части профиля высокое накопление аммония наблюдалось первые три срока. Сезонная динамика процесса коррелировала только между вариантами контроля и стрептомицина, с  $r = 0.89$  при  $p = 0.04$ . Вклад грибов в накопление аммония был выше вклада бактерий весь сезон, кроме октября.

Таким образом, в почвенном профиле под березняком с мая по октябрь было минерализовано 70 мг N/100 г в 2020 г и 57 мг N/100 г в 2021 г. Несмотря на различия в гидротермических показателях, в подстилке отношение суммы минерализованного азота в вариантах с антибиотиками было близко к 1 за оба года наблюдений (табл. 3, 4), что указывает на сравнимые доли участия грибов и бактерий в процессе минерализации азота. В горизонтах A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub> соотношение вкладов грибов и бактерий в процесс минерализации азота изменялось по годам исследования. В 2020 г. в горизонте A<sub>1</sub> отношение минерализованного азота в варианте со стрептомицином к варианту с циклогексимидом составило 1.3, что свидетельствует о небольшом преобладании грибов над бактериями. В сухой 2021 г., с хорошей аэрацией почвенного профиля это отношение составляло 8.8, что подчеркивает несомненное доминирование грибов. В горизонте

Таблица 6. Сезонная динамика накопления аммония в горизонтах почвы березняка в 2021 г. Мг N/ 100 г

Горизонт	Дата					
	21.V – 16.VI	25.VI-19. VII	28.VII-23.VIII	1.IX –27.IX	7. X –26. X	Всего
A <sub>0</sub> , контроль	14.6 ± 1.0	7.7 ± 1.2	7.4 ± 0.6	6.5 ± 0.8	0.3 ± 0.2	36 ± 1.7
A <sub>0</sub> , циклогексимид	30.8 ± 2	31.0 ± 2.5	20.0 ± 1.3	30.4 ± 1.5	6.9 ± 0.7	119 ± 3.6
A <sub>0</sub> , стрептомицин	33.7 ± 2	27.4 ± 1.9	29.0 ± 1.7	21.1 ± 2	4.9 ± 0.5	116 ± 3.3
A <sub>1</sub> , контроль	4.7 ± 0.7	3.5 ± 0.1	2.5 ± 0.4	0.3 ± 0.2	0.1 ± 0.1	11 ± 1
A <sub>1</sub> , циклогексимид	1.4 ± 0.3	0	1.4 ± 0.2	2.4 ± 0.8	0	5 ± 1
A <sub>1</sub> , стрептомицин	14.6 ± 2	11.4 ± 0.7	10.2 ± 0.9	4.1 ± 0.7	4.3 ± 1	44 ± 1.8
A <sub>2</sub> , контроль	3.0 ± 0.4	3.4 ± 0.8	2.9 ± 0.3	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.1	10 ± 1
A <sub>2</sub> , циклогексимид	4.9 ± 1	0.6 ± 0.5	3.1 ± 0.4	0.1 ± 0.04	2.3 ± 0.2	10 ± 1.2
A <sub>2</sub> , стрептомицин	6.2 ± 0.9	4.0 ± 1	4.1 ± 0.6	1.6 ± 0.2	1.0 ± 0.1	17 ± 0.4

A<sub>2</sub> в 2020 г. вклады грибов и бактерий были близки, а в 2021 г. вклад грибов превышал вклад бактерий в 1.5 раза.

В 2020 г. в контрольном варианте в горизонтах A<sub>0</sub> и A<sub>2</sub>, где вклады грибов и бактерий были примерно одинаковыми, общая численность грибов и накопление азота связаны отрицательной связью, с  $r = (-0.85) - (-0.89)$  при  $p = 0.04$ . Данная зависимость с отрицательным знаком прослеживается и в 2021 г. в горизонте A<sub>2</sub>, с  $r = (-0.72)$  при  $p = 0.28$ . Возможно, это обстоятельство связано с дефицитом азота в этих горизонтах и вероятной ассимиляцией вновь образованного аммония микобиотой в условиях конкуренции за азот со стороны бактерий. Содержание аммония в почве также отрицательно коррелировало с КОЕ грибов, как было показано выше.

В 2021 г. численность дрожжей положительно коррелировала с накоплением азота в контрольном варианте со значениями  $r$  в горизонтах A<sub>0</sub> и A<sub>2</sub> 0.77 и 0.67 при  $p = 0.13$  и 0.21. В 2020 г. прослеживалась зависимость между накоплением азота в подстилке и эмиссией CO<sub>2</sub>, с  $r = 0.68$  при  $p = 0.24$ .

Среднесезонные значения аммонификации в этом типе леса, полученные в природе, составили в подстилке, гумусовом горизонте и элювиальной части профиля 0.63, 0.07 и 0.019 мг N/100 г/сут (Разгулин, 2022), что соизмеримо с приведенными данными лабораторного эксперимента, равными соответственно 0.43, 0.10, 0.04 мг N/100 г/сут в 2020 г. и 0.28, 0.08, 0.07 мг N/100 г/сут в 2021 г.

Во всех вариантах эксперимента внесение ингибиторов до 30 раз увеличивало аммонификацию по сравнению с контролем, что отмечалось и ранее (Boyle *et al.*, 2008; Strickland, Rousk, 2010).

Возможно, это связано с устранением конкурентной группы микроорганизмов и возникшим преимуществом в ресурсах. Наиболее реалистичным объяснением считается утилизация оставшихся в живых микроорганизмами низкомолекулярных органических соединений, высвобождаемых из клеток, убитых антибиотиками (Land *et al.*, 1993).

Полагают, что даже 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 (Boyle *et al.*, 2008).

В условиях 10 сут инкубации лесной почвы (Италия) получено незначительное превышение вклада бактерий над грибами в процесс аммонификации (Land *et al.*, 1993). Исследования двух лесов дугласии (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 нулю, а на второй год был получен близкий вклад групп микроорганизмов в этот процесс. Исследования были выполнены в мае, 1 раз в год (Boyle *et al.*, 2008).

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 (Starke *et al.*, 2021).

Таким образом, полученные данные показали частичное 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). Ингибиторы 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 развиться побочным эффектам (Land *et al.*, 1993).

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 – роль бактерий (Strickland, Rousk, 2010), что в нашем исследовании не учитывалось.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Температура воздуха, обуславливающая уровень нагревания почвы, способна регулировать сезонные изменения общей численности грибов и изменять родовую структуру микобиоты в горизонтах дерново-подзолистой почвы под березняком.

Зависимости между сезонными изменениями содержания в почве  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и общей численностью грибов носили знакопеременный характер. В почвенном профиле содержание аммония отрицательно коррелировало с общей численностью гифальных грибов.

Анализ вклада грибов и бактерий с использованием селективных ингибиторов показал, что для подстилки характерны примерно одинаковые величины вклада грибов и бактерий в минерализации соединений азота. В гумусовом горизонте в средний по температуре и увлажнению год наблюдается небольшое превышение доли грибов. В засушливый год грибы безусловно преобладают над бактериями. В элювиальной части профиля отмечены сопоставимые величины вклада этих групп, с незначительным преобладанием одной из них по годам исследования.

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

Эта работа поддерживалась постоянным институциональным финансированием. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство этим конкретным исследованием получено не было.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 270 с.
- Ананьева Н. Д., Стольникова Е. В., Сусьян Е. А., Ходжаева А. К. Грибная и бактериальная микробная биомасса (селективное ингибирование) и продуцирование  $CO_2$  и  $N_2O$  дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов // Почвоведение. 2010. № 11. С. 1387–1393.
- Ананьева Н. Д., Иващенко К. В., Стольникова Е. В., Степанов А. Л., Кудеяров В. Н. Особенности определения нетто-продуцирования  $N_2O$  почвами // Почвоведение. 2015. № 6. С. 702–714. DOI: 10.7868/S0032180X15060027
- Беккер З. Э. Физиология и биохимия грибов. М.: Изд-во МГУ, 1988. 230 с.
- Богородская А. В., Шишикин 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. DOI: 10.31857/S0032180X20010050
- Добровольская Т. Г., Звягинцев Д. Г., Чернов И. Ю., Голловченко 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. DOI: 10.7868/S0032180X15090038
- Еникеева М. Г. Влияние мелкой мелиорации на микрофлору почв в подзоне южной тайги // Лесоводственные исследования в подзоне южной тайги. М.: Наука, 1977. 146 с.
- Литвинов М. А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л.: “Наука”, 1967. 303 с.
- Методы экспериментальной микологии. Справочник. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
- Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 219 с.
- Никитин Д. А., Чернова Т. И., Железова А. Д., Тхакахова А. К., Никитина С. А., Семенова М. В., Ксенофонтова Н. А., Кутюкова О. В. Сезонная динамика биомассы микроорганизмов в дерново-подзолистой почве // Почвоведение. 2019. № 11. С. 1356–1364. DOI: 10.1134/S0032180X19110078
- Павлюкова Е. Б., Белозерский М. А., Дунаевский Я. Е. Внеклеточные протеолитические ферменты микелиальных грибов. Обзор // Биохимия. 1998. Т. 63. С. 1059–1089.
- Полянская Л. М., Юмаков Д. Д., Тюгай З. Н., Степанов А. Л. Соотношение грибов и бактерий

- в темногомусовой лесной почве // Почвоведение. 2020. № 9. С. 1094–1099.  
DOI: 10.31857/S0032180X20090129
- Разгулин С. М. Полевой метод измерения минерализации азота в лесных почвах // Почвоведение. 2009. № 11. С. 1341–1344.
- Разгулин С. М. Цикл азота в экосистемах южной тайги Европейской России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 161 с.
- Хабибуллина Ф. М., Кузнецова Е. Т. Характеристика почвенной микобиоты во вторичных лиственных лесах подзоны средней тайги (Республика Коми) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, 2014. Т. 16. № (3). С. 891–895.
- Шубин В. И., Предтеченская О. О. Влияние вытаптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных // Микология и фитопатология. 1997 Т. 31, вып. 3. С. 54–60.
- 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 // Biology and Fertility of Soils. 2003. V. 38. P. 154–160.  
DOI: 10.1007/s00374-003-0620-7
- 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.  
DOI: 10.1111/nph.14213
- Blagodatskaya E., Dannenman M., Gashe R., Butterbach-Bahl K. Microclimate and forest management alter fungal-to-bacterial ratio and N<sub>2</sub>O-emission during rewetting in the forest floor and mineral soil of mountainous beech forests // Biogeochemistry. 2010. V. 97. P. 55–70.  
DOI: 10.1007/s 10533.009.9310.3
- 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 Microbiology Reviews. 2005. 29. P. 795–781.  
DOI: 10.1016/j.femsre
- Boyle S. A., Yarwood R. R., Bottomley P. J., Myrold D. D. Bacterial and fungal contributions to soil nitrogen cycling under Douglas fir and red alder at two sites in Oregon // Soil Biology and Biochemistry. 2008.V. 40. P. 443–451.  
DOI: 10.1016/j.soilbio.2007.09.007
- Castaldi S., Smith K. Effects of cycloheximide on N<sub>2</sub>O and NO<sub>3</sub> production in a forest and an agricultural soil // Biology and Fertility of Soils. 1998. V. 27. P. 27–34.  
DOI: org/10.1007/s003740050395
- Chigineva N. I., Aleksandrova A. V., Marhan S., Kandeler E., Tiunov A. V. The importance of mycelial connection at the soil–litter interface for nutrient translocation, enzyme activity and litter decomposition // Applied Soil Ecology. 2011.V. 51. P. 35–41.  
DOI: org/10.1016/j.apsoil
- Compton J. E., Watrud L. S., Porteous L. A., DeGroot S. Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at Harvard forest // Forest Ecology and Management. 2004. V. 196. P. 143–158.  
DOI: 10.1016/j.foreco.2004.03.017
- He L., Rodrigues J. L., Soudzilovskaia N., Barcelo M., Olsson P. A., Song C., Tedersoo L., Yuan F., Yuan F., Lipsen D. A., Xu X. Global biogeography of fungal and bacterial biomass carbon in topsoil // Soil. 2020.V. 151. 108024.  
DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.108024
- Land 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 Biology and Biochemistry. 1993.V. 25. P. 1771–1778.  
DOI: org/10.1016/0038-0717(93)90182-B
- Lindahl B., Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs // New Phytologist. 2015. V. 205. P. 1443–1447.  
DOI: 10.1111/nph.13201
- Llado S., Lypez-Mondejar R., Baldrian P. Forest Soil Bacteria: Diversity, Involvement in Ecosystem Processes, and Response to Global Change // Microbiology and Molecular Biology Reviews. 2017. V. 81. № 2.  
DOI: 10.1128/MMBR.00063-16
- 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.  
DOI: 10.1016/j.funeco.2018.03.005
- Morrison E. W., Frey S. D., Sadowsky J. J., van Diepen L. N.A., Thomas W. K., Pringl Chronic nitrogen additions fundamentally restructure the soil fungal community in a temperate forest // Fungal Ecology. 2016.V. 23. P. 48–57.  
DOI: org/10.1016/j. funeco
- Odriozola I., Navrátilová D., Tláškalová 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 Biology and Biochemistry. 2021.V. 161.  
DOI: 10.1016/j.soilbio.2021.108366
- Petrovič M., Briški F., Kaštelan-Macan M. Biosorption and biodegradation of humic substances by *Trichoderma viride* // Prehrambeno-tehnology biotechnology reviews. 1993. Vol. 31. P. 145–149.
- Phillips L., Ward V., Jones M. Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in sub-boreal forests // The ISME Journal. 2014. V. 8. P. 699–713.  
DOI: 10.1038/ismej.2013.195
- Sponseller R., Gundale M., Futter M., Ring E., Nordin A., Nasholm T., Laudon H. Nitrogen dynamics in managed boreal forests: Recent advances and future research directions // Ambio. 2016. V. 45. P. 175–187.  
DOI: 10.1007/s13280-015-0755-4
- 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 Biology and Biochemistry*. 2021. V. 155.  
DOI: 10.1016/j.soilbio.2021.108170
- Strickland M. S., Rousk J.* Review Considering fungal: bacterial dominance in soils – Methods, controls, and ecosystem implications // *Soil Biology and Biochemistry*. 2010. V. 42. P 1385–1395.  
DOI: org/10.1016/j.soilbio.2010.05.007
- West A., Sparling G.* Improvements to the selective respiratory inhibition technique to measure eukaryote: prokaryom ratios in soils // *Journal of Microbiological Methods*. 1986. V 5. P. 125–138.

## The role of fungi and bacteria in the mineralization of nitrogen compounds in the ecosystems of the Southern Taiga of European Russia

© 2024 S. M. Razgulin<sup>1#</sup>, L. V. Voronin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Forest Science Russian Academy of Science st. Sovetskaya, 21, p. Uspenskoe, Odintsovsky district of Moscow region, 143030 Russia*

<sup>2</sup>*Ushinsky Yaroslavl State Pedagogical University, 108/1 str. Respublykanskaya, 150000 Yaroslavl Russia*  
#e-mail: Kriador@yandex.ru

For two years, the contribution of fungi and bacteria to the process of net ammonification in the soddy-podzolic soil of the sorrel-blueberry birch forest of the Yaroslavl region was determined using inhibitory analysis. Established, that the litter is characterized by an equal participation of fungi and bacteria in this process. In the humus horizon, a slight excess of fungi over bacteria was noted in a year of normal moisture and a clear dominance of fungi in a dry year. In the eluvial part of the profile, a close contribution of these groups was noted, with an insignificant prevalence of one of them over the years of study. The maximum air temperature is able to change the seasonal dynamics of the abundance of saprotrophic fungi in the soil and to some extent form the generic structure of the mycobiota in the horizons of the soil profile of the birch forest.

*Keywords:* net ammonification, saprotrophic fungi, inhibitors