

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО МИРА

DOI: 10.36535/0235-5019-2020-05-3

УДК 502/504:574

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ВАРЬИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВ СОСНОВОГО ДРЕВОСТОЯ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ КАРЕЛИИ

К.б.н. М.В. Медведева, д.б.н. О.Н. Бахмет, к.б.н. Е.В. Мошкина,
к.б.н. А.Н. Солодовников, д.б.н. А.В. Зачиняева
(Институт леса КарНЦ РАН (Петрозаводск, Пушкинская 11))

SPATIAL VARIATION OF THE SIZE OF BIOLOGICAL ACTIVITY OF SOILS OF A PINE STAND IN THE MIDDLE TAIGA SUBZONE OF KARELIA

M.V. Medvedeva, O.N. Bachmet, E.V. Moschkina,

Ключевые слова: среднетаежная подзона Карелии, заповедная территория, сосняк брусничный, микрогруппировки почв, биологическая активность почв.

Keywords: middle taiga subzone of Karelia, protected area, lingonberry pine, soil micro-groupings, soil biological activity.

Исследования проведены в сосняке брусничном III класса бонитета в среднетаежной подзоне Карелии заповеднике «Кивач». Показано, что увеличение диапазона численности микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп происходит в ряду лишайниковая, зеленомошная, брусничная, черничная микрогруппировки. Согласно диагностической системе «тест-объект» для брусничной и черничной микрогруппировок характерна более высокая активность микробного сообщества по сравнению с лишайниковой и зеленомошной, плодородие почв в них выше. Вклад микробного дыхания в общий поток CO₂ из почвы сосняка брусничного составил 72-95%. Однонаправленность сезонных изменений микробиологической активности почв исследуемых растительных микрогруппировок выявлена в органогенном и подзолистом горизонтах. Для органогенного горизонта почв, сформировавшихся в различных условиях фитоценотической среды, установлен более сложный и разнообразный характер изменения целлюлолитической способности, чем для подзолистого. Выявлены более выраженные изменения целлюлолитической способности почв в лишайниковой микрогруппировке. Полученные данные можно использовать в мониторинге наземных экосистем Восточной Фенноскандии.

The research was carried out in the pine forest in the middle taiga subzone of Karelia in the «Kivach» reserve. It is shown that the increase in the range of the number of microorganisms of the most important ecological-trophic groups occurs in the series of lichen, zelenomoshnaya, cowberry-, bilberry microgroups. According to the diagnostic system "test-object" for cranberry and blueberry microgrouping is characterized by a higher assessment of the state of the microbial community, soil fertility is higher. Unidirectional seasonal changes in the microbiological activity of the soils of the studied

plant microgroups were revealed in the organogenic and podzolic horizons. For the studied organogenic horizon of soils formed in different conditions of the phytocenotic environment, a more complex and diverse character of changes in the cellulolytic capacity was established than for the podzolic one. More pronounced changes in soil microbiological activity were found in lichen-cranberry-green-moss and blueberry microgroups. The data obtained can be used in monitoring the terrestrial ecosystems of Eastern Fennoscandia.

Введение

Как известно, одним из факторов, определяющих микробиологическую активность почв, являются растения напочвенного покрова. С их деятельностью связано поступление растительного наземного и корневого опада, химический состав которого варьирует в зависимости от вида растения, объема и скорости его поступления, а также от времени его вовлечения в природный круговорот веществ [11, 16, 17]. С опадом в экосистему поступают различные элементы минерального питания, витамины, органические кислоты и пр. соединения, необходимые для роста и развития микроорганизмов [4, 6, 10]. Распределение растений напочвенного покрова по элементам микрорельефа неравномерно, поэтому и микробиологическая активности различных локусах почв также различная. Ранее проведенные исследования лесов заповедника «Кивач» показали, что в формировании живого напочвенного покрова (ЖНП) принимают участие 43 типа хорошо выделяемых визуально микрогруппировок, которые существенно различаются по видовому составу и проективному покрытию отдельных видов [8]. Велико влияние фитогенного поля на развитие растений напочвенного покрова [5]. В условиях аэротехногенного загрязнения возможно увеличение гетерогенности свойств почв не только в результате нарушения структуры напочвенного покрова, а также и неравномерного распределения загрязняющих веществ [12]. Микроорганизмы определяют темп и направленность трансформации органического вещества, являются индикатором процессов, происходящих в экосистеме. Познание основ функционирования микробного сообщества почв ненарушенных лесных экосистем позволяет проводить раннюю диагностику антропогенных изменений в биогеоценозе, дает возможность делать прогноз развития лесных сообществ на фоне глобальных изменений климата [13, 19, 20].

Имеющиеся в литературе материалы, посвященные исследованию изменения микроорганизмов почв различных растительных микрогруппировок, специфики их деятельности, в основном рассматривают физико-химические свойства почв и биологическую активность для конкретных природно-климатических условий. В условиях среднетаежной зоны Карелии подобные исследования проводились, однако эдафические условия в которых развивалась микробиота рассматривались иные и спектр используемых показателей для оценки микробного сообщества был другой. В данной работе представлены результаты комплексных исследований пространственного варьирования биологической активности органогенного и верхнего минерального горизонтов почв, сформировавшихся под различными растительными микрогруппировками. С целью изучения направленности трансформации органического вещества в почвах различных растительных микрогруппировок предполагалось изучить диапазон изменения численности микроорганизмов важнейших эколого-трофических, выявить общую микробную биомассу,

а также установить целлюлозолитическую способность почв. Последнее предполагало изучение состава комплекса целлюлозоразрушающих микроорганизмов, выявление доминантов в его составе. На основании диагностической системы «тест-объект» попытались дать оценку состояния микробного сообщества в контексте качества эдафических условий. Знание о биологической активности почв естественных ненарушенных экосистем важно для оценки влияния антропогенного воздействия на лесные биогеоценозы. Полученные данные могут стать основой при проведении мониторинговых работ, а также лесохозяйственных мероприятий, проводимых в данной природно-климатической подзоне.

Объекты и методы

Исследования проводили в среднетаежной подзоне Карелии, на территории заповедника «Кивач». Территория, где проводили исследования, расположена в районе формирования кварцевых конгломератов, кварцитопесчанников, сланцев, малых интрузий разного состава периода среднего карелия раннего протерозоя.

Данный район относится к южному озерному агроклиматическому, наиболее теплому, с наилучшими агроклиматическими условиями на территории Карелии. Средняя температура воздуха самого холодного месяца (январь) составляет $-10-11^{\circ}\text{C}$, самого теплого (июль) $+16^{\circ}\text{C}$; продолжительность периодов со средней суточной температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$ составляет 100-110 дней. Суммы температур за вегетационный период выше $+10^{\circ}\text{C}$ составляют 1400-1450. Количество выпадающих осадков на изучаемой территории за вегетационный период не превышает 225мм, в год -725мм . Низкие температуры зимой обуславливают развитие морозостойчивых видов деревьев и кустарничков, особый химический состав их опада, в котором много дубильных веществ, воскоsmол, лигнифицированной массы.

По теплообеспеченности почв территория принадлежит к умеренно-теплому району. Средняя температура почв в июле составляет $15,6-16,5^{\circ}\text{C}$, датой перехода среднесуточной температуры через $+10^{\circ}\text{C}$ считается 4-10 июня; количество дней с температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$ составляет 85-90. Фоновыми почвами на изучаемой территории являются подзолы иллювиально-железистые песчаные, в понижениях формируются торфяно-подзолы. В целом, неоднородность почвенного покрова заповедной территории определяется контрастностью литологической основы, представленной ленточными глинами, супесчаными и песчаными флювиогляциальными и моренными отложениями.

В лесном фонде заповедника территории доминируют хвойные древостой представленные сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Закладку пробной площади размером 50x80 м (0,40 га) проводили в соответствии с общепринятыми в таксации методиками. На пробной площади выделили 4 доминирующие микрогруппировки живого напочвенного покрова: лишайниковую, брусничную, черничную, зеленомошную, в каждой из которых закладывали почвенный разрез, проводили отбор образцов для химического и микробиологического анализов почв. Название почв были даны согласно классификации [7]. Определение углерода проводили по общепринятой в почвоведении методике [2].

Эмиссию CO_2 с поверхности почвы измеряли камерным методом в сезонной динамике (2 раза в месяц в 3-х кратной повторности) с мая по ноябрь 2019 г. Концентрацию CO_2 фиксировали при помощи портативного газоанализатора на базе инфракрасного сенсора AZ 7722 (AZ Instrument Corp.). Параллельно измеряли температуру почвы и воздуха в припочвенном слое, а также контролировали влажность лесной подстилки и минеральной части почвы. Разделение общего

дыхания почвы на корневую и микробные составляющие проведено методом интеграции компонентов [1, 18].

Для микробиологических анализов были составлены смешанные почвенные образцы из 9 индивидуальных проб. Структурно-функциональную организацию микробного сообщества почв исследовали по традиционной в почвенной микробиологии методике посева разведений почвенной суспензии на твердые питательные среды в свежих образцах [14]. Численность микроорганизмов рассчитывали на абсолютно сухие навески почвы с учетом влажности почвы и выражены числом колониеобразующих единиц (КОЕ). Актуальную целлюлозолитическую активность почв устанавливали аппликационным методом в опытах *in situ*, об интенсивности процесса разрушения целлюлозы судили по убыли массы льняного полотна. Полученные данные обрабатывали общепринятыми статистическими методами [3], а также при помощи программы Past 3.26 и программного пакета R (R Core Team, 2013).

Результаты и обсуждение

В соответствии с классификацией почв России исследуемые почв – подзолы иллювиально-железистые песчаные, сформировавшиеся на флювиогляциальных отложениях [7]. Морфологическое строение почв следующее: O–E–BF–B1–B2–BC1–BC2–C. Для почв является характерным укороченность профиля: почвообразованием затронута верхняя 50-ти см зона верхней толщи. Небольшая мощность почвенной толщи обусловлена невысоким поступлением солнечной энергии в экосистему и, как следствие, ее низким прогревом в период вегетации растений. В почвах формируется хорошо развитая грубогумусная подстилка. Мощность подзолистого горизонта небольшая и зависит от гидротермических условий, особенностей микрорельефа. Обычно, чем мощнее подстилка, тем интенсивнее идет подзолообразовательный процесс, мощность подзолистого горизонта выше. Содержание физической глины в исследуемой почве низкое, что свидетельствует о том, что она формируется на переотмытых переотложенных песка с низким содержанием тонких частиц. Почва имеет кислую реакцию среды. Распределение С и N имеет биогенно-аккумулятивный характер с максимум накопления их в верхнем горизонте почвы, в глубь почвенной толщи содержание резко снижается.

В целом проведенные исследования свидетельствует о том, что для изучаемых почв, сформировавшихся в различных растительных микрогруппировках, ведущими почвообразовательными процессами являются подзолообразование, подстилкообразование и иллювиование. Степень выраженности процессов в почвах различных растительных микрогруппировках неодинакова. В почвах, сформировавшихся под черничной, брусничной, и зеленомошной микрогруппировками, подзолообразовательный процесс и образование подстилки происходит более интенсивно, в лишайниковой – эти процессы заторможены. По мнению к.б.н. В.В. Тимофеевой (ИЛ КарНЦ РАН) необходимостью всестороннего исследования лишайниковой микрогруппировки связано с тем, что вследствие ее «филогенетической обособленности» от вечнозеленых кустарничков и мхов возможно исчезновение лишайников из ЖНП фитоценозов заповедника в результате глобального потепления климата.

Результаты исследования показали, что численность микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп в почвах, сформировавшихся в сосняке брусничном III класса бонитета низкая. Распространенные на изучаемой террито-

рии подзолы иллювиально-железистые имеют относительно невысокий диапазон изменения численности микроорганизмов исследуемых эколого-трофических групп (табл.1). Однако, присутствие в микробном сообществе всех эколого-трофических групп свидетельствует о достаточно высоких темпах преобразования органического вещества, следовательно, сбалансированной работе гидролитического комплекса. Установленные устойчивые трофические связи в микробном сообществе сосняка 190-летнего позволяют древостою сохранять стабильность, противостоять неблагоприятным факторам среды [15]

Таблица 1

Диапазон изменения численности микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп в почвах различных растительных микрогруппировок сосняка брусничного, тыс/см³ почвы

Горизонт почв	Бактерии, использующие			Олиго-нитрофилы	Олиго-трофы	Микромицеты	КЦМ
	N-NH ₂		N-NH ₄				
	общая численность	споровые, %					
Лишайниковая микрогруппировка							
О	2-61	8-73	8-89	13-47	1-23	1-8	<0.1
Е	20-78	11-47	70-207	1-462	1-105	70-104	<2
Брусничная микрогруппировка							
О	11-338	7-59	40-408	42-289	12-149	22-46	<0.5
Е	27-118	23-58	72-161	158-447	1-110	63-84	<1
Черничная микрогруппировка							
О	9-289	7-60	23-386	58-488	13-386	4-26	<0.5
Е	16-414	16-68	73-364	109-626	1-818	32-821	<4
Зеленомошная микрогруппировка							
О	4-34	12-77	31-120	1-64	1-31	1-28	<0.2
Е	12-87	10-44	73-242	83-343	1-83	42-93	<1

Анализ микробиологической активности почв в различных микрогруппировках свидетельствует о различиях, степень выраженности этих различий зависит от вида микрогруппировки и неодинакова в различных педоусловиях. Увеличение диапазона численности микроорганизмов изучаемых эколого-трофических групп прослеживается в ряду: лишайниковая-зеленомошная-брусничная-черничная микрогруппировки. Наиболее выраженные отличия отмечены для олигонитрофилов, бактерий, утилизирующих органические и минеральные соедине-

ния азота. Последние, как известно, осуществляют более глубокую минерализацию органического вещества, тем самым способны создавать условия для комплекса целлюлолитиков, численность и активность которых в изучаемых почвах низкая (рис.1). Наиболее высокая целлюлолитическая способность почв отмечена в черничной микрогруппировке, напротив, в лишайниковой – наименьшая. Как известно, лишайниковый таллом расположен на поверхности почвы и не проникает между песчаными частицами. В этой связи можно предположить резкое снижение микробиологической активности в период дефицита влаги, когда возможно увеличение плотности сложения почв, формирование корки. Однако в нашем случае этого не наблюдали. Возможно, это связано с тем, что лишайники являются хорошими «природными опадоуловителями». Среди таллома лишайника обнаруживали опад хвои и веток сосны, листьев брусники, черники, коры деревьев, другие растительные остатки, которые могут удерживать воду, не давая пересыхать верхнему горизонту почв, нивелировать резкий перепад микробиологической активности почв, сформировавшихся в лишайниковой микрогруппировке.

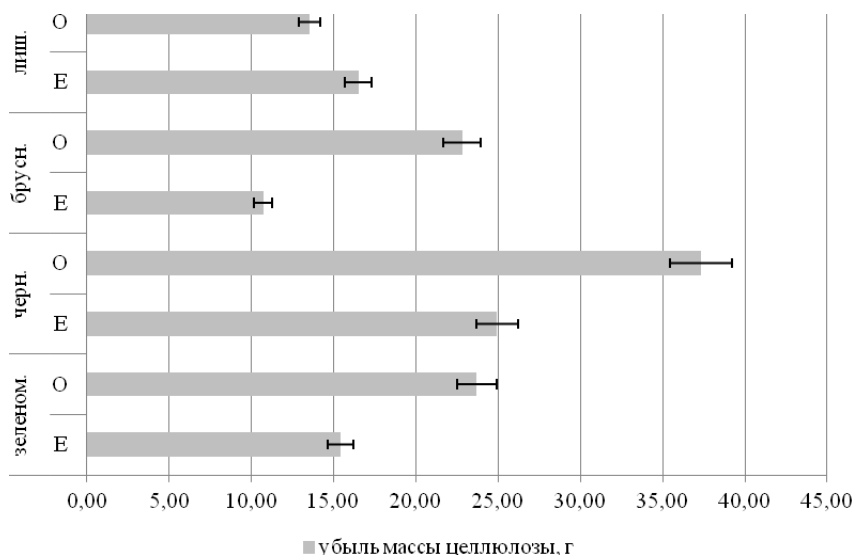


Рис. 1. Целлюлолитическая способность почв различных растительных микрогруппировок сосняка брусничного

Проведенный анализ микробного сообщества на основе диагностической системы «тест-объект» свидетельствует о невысоком плодородии почв исследуемого древостоя (табл.2). Наиболее благоприятные трофические условия складываются в почвах черничной брусничной микрогруппировок, степень обогащенности активными в отношении субстрата микроорганизмами здесь наиболее высокая по сравнению с лишайниковой и зеленомошной микрогруппировками.

Оценка состояния микробного сообщества почв различных растительных микрогруппировок сосняка брусничного

Оценка микробоценоза в баллах						Диагностическая система «Тест-объект»
Аммонификаторы	Микроорганизмы, усваивающие N-NH ₄	олигонитрофилы	олиготрофы	КЦМ	микромикеты	
Лишайниковая микрогруппировка						
1	2	2	1	3	3	Ам(1)Ум(2)Олн(2)Олт(1)Цр(4)М(3)Ак(0)
Брусничная микрогруппировка						
1	2	2-3	1	2-3	4	Ам(1)Ум(2)Олн(2-3)Олт(1)Цр(2-3)М(4)Ак(1)
Черничная микрогруппировка						
2-3	3	3	2	2	4	Ам(2-3)Ум(3)Олн(3)Олт(2)Цр(2)М(4)Ак(2-3)
Зеленомошная микрогруппировка						
1-2	2	2	1	2-3	3	Ам(1)Ум(2)Олн(2-3)Олт(1)Цр(2-3)М(4)Ак(1)

Примечание: очень бедная почва – 1 балл, бедная – 2 балла, средняя обогащенность – 3 балла, богатая – 4 балла.

Наиболее заметно влияние растительной микрогруппировки на биологическую активность проявляется при исследовании сезонной динамики численности основных групп триады микробиологического комплекса: гидrolитики, копиотрофы, олиготрофы. Это хорошо видно на рисунке 2, где характер микробиологического профиля почв отражает сезонную флуктуацию качества эдафо- и фитосреды, участие микробиоты в биосинтетических процессах. При этом отмечали, что если микробному сообществу верхнего органогенного горизонта почв свойственно более резкое изменение численности изучаемых групп микроорганизмов, то в подзолистом горизонте изменения носят более сглаженный характер. При этом прослеживается тенденция более высокой численности микроорганизмов изучаемых эколого-трофических групп в черничной микрогруппировке. Хорошо развитая корневая система вечнозеленых кустарничков может обеспечивать на высоком уровне ризомикробное и корневое дыхание, которое стимулирует микробиологическую активность почв [9].

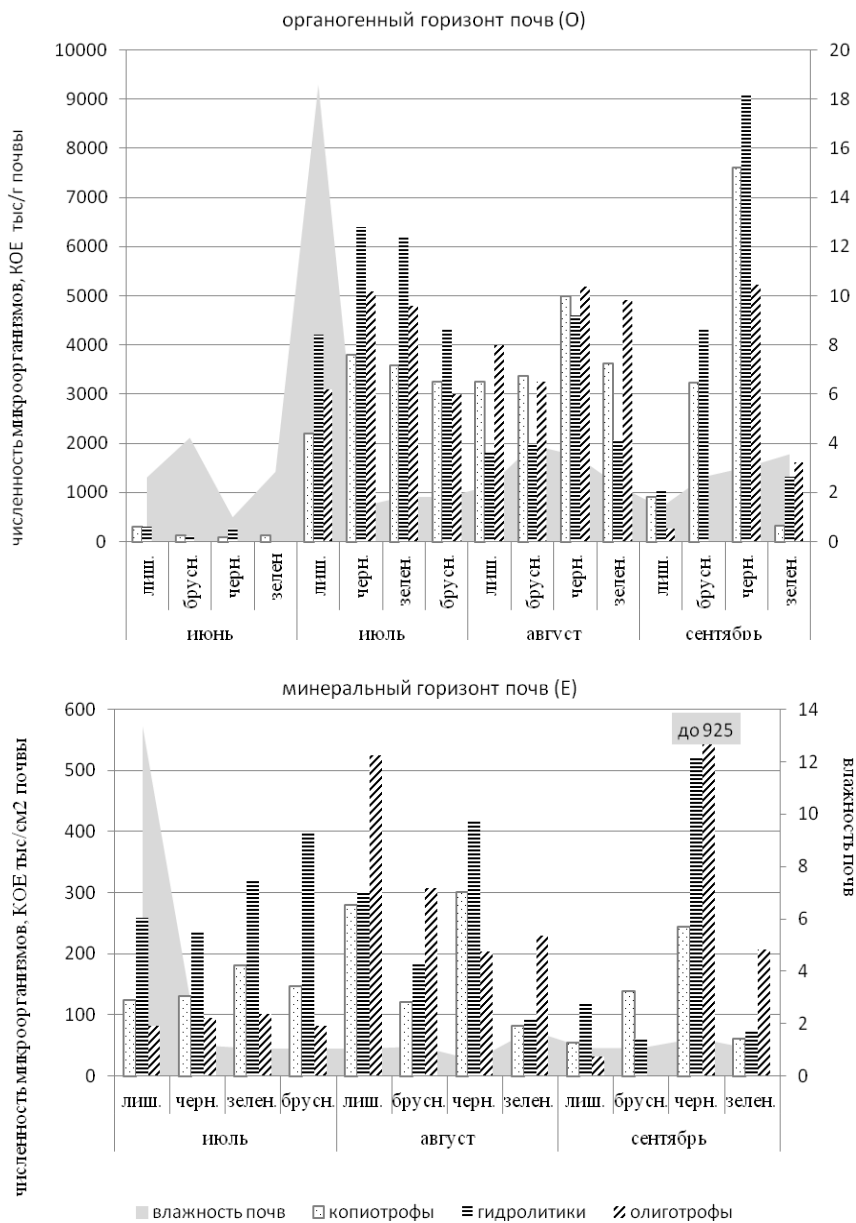


Рис. 2. Сезонная динамика изменения численности микроорганизмов в изучаемом биогеоценозе

Важным интегральным показателем биологической активности почв является продуцирование диоксида углерода, которое включает в себя гетеротрофное (микробное) и автотрофное (корневое) дыхание почв. Биогенная эмиссия CO₂ из почвы представляет собой второй по величине поток углерода в наземных экосистемах. Вклад микробного дыхания в общий поток CO₂ из почвы разных экосистем значительно варьирует и составляет, по разным оценкам, от 10 до 90%. В нашем случае микробное дыхание составило 72-95% от общей эмиссии CO₂ с поверхности почвы сосняка брусничного (табл. 3). Пространственно-временная динамика гетеротрофного и автотрофного продуцирования диоксида углерода обусловлена различной чувствительностью биотической компоненты почв к гидротермическим условиям, количеству и составу органического вещества почв и др. Проведенное исследование позволило расположить почвы различных растительных микрогруппировок сосняка брусничного в ряду по убыванию вклада дыхания корней в общий поток CO₂ с поверхности почв следующим образом: зеленомошная – лишайниковая – черничная – брусничная (табл. 3). Абсолютные значения корневого дыхания почв исследуемых участков значимо различались. Наибольшая величина корневого дыхания приурочена к тем участкам, где количество корней кустарничков наибольшее (черничная и брусничная микрогруппировки). Для участков, где корней кустарничков мало или они полностью отсутствуют (лишайниковая и зеленомошная микрогруппировки), определяющую роль играет количество корней лесообразующей породы. Вклад автотрофного дыхания в общую эмиссию CO₂ с поверхности почвы имеет сезонную динамику, при температуре почвы ниже 8 °C вклад корней в общее дыхание минимален, и поток CO₂ определяется дыханием микроорганизмов, способных функционировать при низких температурах.

Таблица 3

Корневое и микробное дыхание почв, мг С-СО₂/ м² ч и вклад дыхания корней в общую эмиссию диоксида углерода с поверхности почвы сосняка брусничного

Растительная микрогруппировка	Корневое дыхание	Микробное дыхание	Вклад корневого дыхания, %
Лишайниковая	29,5±3,4	74,8±5,7	28,8±3,3
Брусничная	54,0±6,1	87,5±15,1	38,5±3,6
Зеленомошная	20,5±4,3	72,0±4,6	23,5±3,8
Черничная	60,0±12,7	95,1±12,8	35,8±3,5

Анализ комплекса целлюлозоразрушающих микроорганизмов (КЦМ) свидетельствует о его однородности, преобладании в нем микобиотической компоненты; прокариоты встречаются эпизодически, численность их очень низкая. В микоценозе целлюлолитиков лишайниковой микрогруппировки представлены *Chaetomium funicola*, *Aspergillus ustus*, брусничной – *Chaetomium funicola*, *Aspergillus versicolor*, черничной – *Aspergillus ustus*, *Aspergillus candidus*, зеленомошной – *Aspergillus ustus*, *Penicillium fellutanum*. Устойчивые к высоким значениям кислотности почв, способные развиваться в условиях низких температур, невысоком содержании элементов питания данные виды могут осуществлять трансформацию гомо- и гетерополисахаридов, донировать в почву метаболиты для синтеза гумуса.

Дендрограмма кластерного анализа микробиологической активности почв в зависимости от растительной микрогруппировки показала, что наиболее выраженные изменения прослеживаются между черничной и зеленомошно-бруснично-лишайниковыми микрогруппировками (рис.3). Как отмечено выше, на микробиологическую активность почв может оказывать влияние химический состав опада растений. Изучаемые почвы, сформировавшиеся на флювиогляциальных песчаных отложениях, бедные по содержанию щелочных и щелочноземельных металлов. В этой связи можно предположить, что более высокое содержание кальция в опаде ягод и листьев черники, а также накопление в них фитоалексина ресвиратрола, возможно, является одной из причин более высокой активности микробиоты в черничной микрогруппировке, оказывает стимулирующее влияние на микрофлору. Последняя, осуществляя процессы трансформации органического вещества, создает благоприятные условия для развития корневых систем растений.

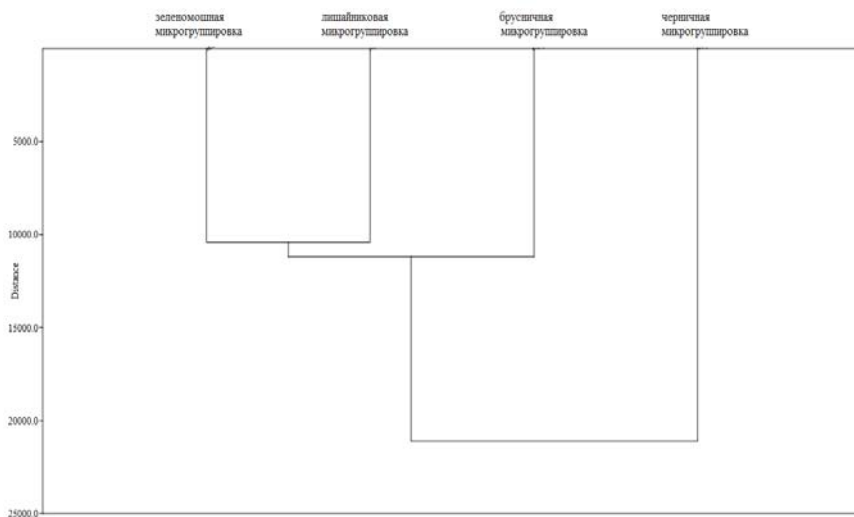


Рис.3. Дендрограмма кластерного анализа микробиологической активности почв (О и Е горизонты) в зависимости от растительной микрогруппировки

Таким образом, обобщение данных о микробиологической активности почв, сформировавшихся в различных растительных микрогруппировках соснового древостоя, позволяет приблизиться к познанию основ функционирования биогеоценоза, формирования его устойчивости к факторам среды. Полученные данные комплексных исследований станут основой при моделировании циклов биофильных элементов в системе «почва-фитоценоз», позволят учесть микробиологическую ветвь трофической цепи.

Работа выполнена при финансовой поддержке ГЗ ИЛ КарНЦ РАН.

Список использованных источников

1. Ананьева Н. Д., Сусьян Е. А., Рыжова И. М. Бочарникова Е. О., Стольникова Е. В. Углерод микробной биомассы и микробное продуцирование двуокиси углерода дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов и коренных ельников Южной тайги (Костромская область) // Почвоведение. 2009, № 9. С. 1109–1116.
2. Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почвы. Уч. пособие для ВУЗов по спец. «агрохимия и почвоведение». М.: Изд-во «Московского ун-та», 1970. 487с.
3. Дмитриев Е. А. Математическая статистика в почвоведении. М.: Издательство МГУ, 1995. 320 с.
4. Добровольский Г.В. Почва, микробы и азот в биосфере /Г.В. Добровольский, М.М. Умаров //Природа. 2004. № 6. С. 15-22.
5. Ипатов В. С., Журавлева Е. Н., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 4. С. 558–568.
6. Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с.
7. Классификация и диагностика почв России / Л. Л. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. Смоленск: Ойкумена. 2004. 341 с.
8. Крышень А.М., Рудковская О.А., Преснухин Ю.В., Тимофеева В.В. Морфоструктура напочвенного покрова основных типов лесных сообществ заповедника «Кивач» (средняя тайга) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2006. № 10.
9. Кузяков Я.В., Ларионова А. А. Вклад ризомикробного и корневого дыхания в эмиссию CO₂ из почвы (обзор) // Почвоведение. 2006 № 7 С. 842–854.
10. Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 3. С. 400–410.
11. Лукина Н.В., Горбачева Т.Т., Никонов В.В., Лукина М.А. Пространственная изменчивость кислотности AL–Fe-гумусовых подзолов // Почвоведение. 2002. № 2. С. 163–176.
12. Лукина Н.В., Никонов В.В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. В 2-х ч. Ч. 1. 213 с. Ч. 2. 192 с.
13. Медведева М.В., Мамай А.В., Бахмет О.Н., Мошкина Е.В. Микробиологические основы трансформации азот- и углеродсодержащих соединений в почвах урбанизированных территорий // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2018, №3 (172). С. 20–27. DOI: 10.15393/uchz.art.2018.122
14. Методы почвенной микробиологии и биохимии (под ред. Д.Г. Звягинцева) М.: МГУ, 1991. 304с.
15. Рахтеенко И.Н. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск: АН БССР, 1963. 254 с.
16. Усольцев В.А. В подвалах биосферы: что мы знаем о первичной продукции корней деревьев? // Эко-потенциал. 2018. №4 (24). С. 25-79.
17. Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T. 2004 A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? // Global Change Biology, № 10, pp. 1756–1766.

18. Hanson P.J., Edwards N.T., Garten C.T., Andrews J.A. 2000 Separating root and soil microbial to soil respiration: A review of methods and observations // Biogeochemistry, № 48, pp. 115–146.

19. Helmisaari H.-S., Derome J., Nöjd P., Kukkola M. Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands // Tree Physiology. 2007. V. 27. P. 1493–1504

20. Vanninen P., Mäkelä A. Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland // Tree Physiology. 1999. V. 19. P. 823–830.

21. Wei W., Weile C., Shaopeng W. Forest soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components: Global patterns and responses to temperature and precipitation // Soil Biology & Biochemistry. 2010 V. 42 P. 1236–1244.

Сведения о авторах:

Медведева Мария Владимировна, к.б.н., доцент, заведующая лабораторией лесного почвоведения, Институт леса Карельского научного центра РАН,
185910, г. Петрозаводск, Пушкинская, 11,
тел.+78142769500,
e-mail: mariamed@mail.ru.

Бахмет Ольга Николаевна, д.б.н., член-корр., руководитель Отдела комплексных научных исследований Карельского научного центра РАН,
185910, г. Петрозаводск, Пушкинская, 11,
тел.+78142769500,
e-mail: obakhmet@mail.ru.

Мошкина Елена Викторовна, к.б.н., научный сотрудник лаборатории лесного почвоведения, Институт леса Карельского научного центра РАН,
185910, г. Петрозаводск, Пушкинская, 11,
тел. +79535268845,
e-mail: lena_moshkina@mail.ru.

Солодовников Антон Николаевич, к.б.н., научный сотрудник лаборатории лесного почвоведения, Институт леса Карельского научного центра РАН,
185910, г. Петрозаводск, Пушкинская, 11,
тел.+79535295866,
e-mail: solod@krc.karelia.ru.

Зачиняева Анна Владимировна, д.б.н., профессор, Военно-медицинская академия имени С.М.Кирова,
С.-Петербург, ул. Академика Лебедева, 6,
тел. +79052656883,
e-mail: anvzanna@aol.com.