

УДК 631.417

## МИНЕРАЛИЗАЦИЯ БИОМАССЫ КЛЕТОК *CANDIDA UTILIS* В ОРГАНОГЕННЫХ ГОРИЗОНТАХ ПОЧВ ЮЖНО-ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ

ФОКИН А. Д., ТРОФИМОВ С. Я., СМОЛИНА Г. А.,  
СУЧКОВА Е. В., ГОНЧАРУК Н. Ю.

(Кафедра применения изотопов и радиации  
в сельском хозяйстве)

Приводятся данные о динамике минерализации отмершей биомассы дрожжей *Candida utilis*, тотально меченной  $^{14}\text{C}$ , в органогенных горизонтах почв трех типов естественных биогеоценозов: в торфяно-глесовой почве (ельник сфагновый), белоподзолистой (ельник черничный) и в буроземе оподзоленном (ельник сложный). Проведено сравнение скоростей минерализации дрожжевой биомассы и других компонентов органогенных горизонтов.

Обнаружено, что за полный годовой цикл минерализовалось 70—90% дрожжевой биомассы. Выделено два этапа минерализации: быстрый (первые 10—20 суток), за который разлагалось около половины исходного материала, и медленный, за который потери составляли 20—30%. Проведена косвенная оценка скорости минерализации азота.

Минерализация наряду с гумификацией является важнейшей составляющей биогеохимического цикла углерода во всех наземных экосистемах. Большинство исследований этого процесса заключалось в прямой или косвенной оценке общего потока углерода в виде  $\text{CO}_2$  из почвы в атмосферу и выделе-

нении из общего потока доли, соответствующей минерализации растительных остатков.

Данные исследования, проведенные в различных почвенно-климатических условиях, позволили установить общие закономерности и географические особенности минерализации и накопления растительных остатков в

органогенных горизонтах почв и оценить долю образующейся двуокиси углерода за счет минерализации растительных остатков в общем выделении  $\text{CO}_2$  из почвы в атмо-сферу в условиях различных природных и сельскохозяйственных экосистем.

В то же время эти исследования не позволяют в полной мере раскрыть и понять сложную структуру минерализационного потока  $\text{CO}_2$  из почвы. Растительные остатки представляют собой многокомпонентную систему органических соединений, каждое из которых имеет свои специфические показатели как минерализации, так и гумификации. Каждое из этих соединений в различных почвах имеет свой цикл биохимических превращений под воздействием почвенной биоты, который предшествует полной минерализации. Часть углерода соединений растительных остатков включается в биомассу различных представителей почвенной биоты и окисляется до двуокиси углерода уже в составе отмершей биомассы почвенных редуцентов и консументов. Без раскрытия этой ложной структуры потоков невозможно в полной мере понять связи и соотношения между различными биологическими компонентами и оценить их роль в функциони-

ровании и устойчивости почв и наземных экосистем.

По-видимому, существует единый подход, позволяющий исследовать сложную структуру потоков углерода в наземных экосистемах. Это — использование изотопно-меченных по углероду органических остатков, различающихся по химическому составу (лигнин, клетчатка, белок, гемицеллюлоза, низкомолекулярные соединения и пр.) или по происхождению (биомасса растительных остатков и различных представителей почвенной биоты). Постановка эксперимента в различных генетических горизонтах почвенного профиля позволяет получить информацию не только о «вещественной», но и пространственной структуре потоков углерода.

Цель данной работы — оценить роль отмершей биомассы дрожжей *Candida utilis* в минерализационном потоке углерода из органогенных горизонтов некоторых почв южно-таежных биоценозов. Вещественный и элементный составы дрожжевой биомассы *Candida utilis* (таблица) являются характерными для всех представителей данной группы почвенных организмов, а также грибов, что дает основание для экстраполяции полученных результатов на большую

Состав дрожжевой биомассы *Candida utilis*

Основные компоненты	Содержание, %	Элементный состав	Содержание, %
Белки	55—60	C	50
Углеводы	20	O	20
Нуклеиновые кислоты	8—10	N	15
Липиды	10—15	H	8
		S	3
		P	1
		K, Na, Ca, Mg,	3
		Fe и др.	

группу почвенных организмов. Запасы дрожжевой и грибной биомассы в исследуемых почвах в отдельных случаях соизмеримы с годовой биопродуктивностью южно-таежных экосистем [3].

### Методика

Исследования проводились на территории Центрального лесного государственного биосферного заповедника. Природные условия заповедника подробно изложены в многочисленных публикациях, поэтому отметим лишь наиболее важные для настоящей статьи особенности. Климат заповедника характеризуется теплым летом (средняя температура июля 16,5—17,5° С), умеренно холодной зимой (средняя температура января — 9,5—11,0° С), среднегодовая температура — +3,6° С. Вегетационный период около 130 дней. Годовая сумма осад-

ков составляет в среднем 640 мм, значительная часть их выпадает в виде дождя. Максимум осадков совпадает по времени с максимумом температуры, однако в целом количество осадков значительно превышает уровень испарения, что и создает положительный баланс влаги. Слабо расчлененный и почти бессточный характер рассматриваемой территории при слабой водопроницаемости почвообразующих пород и избыточном атмосферном увлажнении наряду с другими факторами способствует тому, что на территории заповедника господствуют не зональные широколиственно-еловые леса, а еловые леса южно-таежного типа. На слабо расчлененных водоразделах распространены еловые леса бореальной структуры и экологии, застойный характер влаги приводит здесь к формированию парцелл

группы сфагновых ельников с характерными для них торфянисто-подзолистыми и торфяно-глеевыми почвами. Для менее увлажненных водораздельных территорий (участков, сложенных более легкими породами или прилегающих к склоновым позициям) характерны ельники черничные и чернично-сфагновые, под которыми развиты оторфованные подзолистые поверхностно-оглеенные (т.н. «белоподзолистые») почвы. Неморально-бореальные ельники, распространенные на относительно дренированных склонах, представлены ельниками кислично-зеленомошными и ельниками кисличными. Для этих местообитаний характерны палеоподзолистые почвы. Хорошо дренированные склоны водоразделов заняты ельниками сложными, под которыми формируются дерново-слабоподзолистые почвы или оподзоленные буроземы. Материалы многочисленных почвенных исследований, проводимых в ЦЛГБЗ с 30-х годов, позволяют заключить, что ведущим фактором дифференциации почвенного покрова, обуславливающим разнообразие морфолого-аналитических характеристик почв подзолистого типа на этой территории, является водный режим почв, в свою очередь, зависящий от рельефа и со-

става почвообразующих пород.

Исследования проводились в трех типах биогеоценозов: в ельнике сфагновом (торфяно-глеевая почва), в ельнике черничном (белоподзолистая почва) и в ельнике сложном (бурозем оподзоленный). Для изучаемых почв характерна различная выраженность гидроморфизма, что проявляется в морфологии почв и подтверждается режимными наблюдениями.

В эксперименте использовали целые клетки дрожжей *Candida utilis* (штамм ВСБ-651, полученный из коллекции ГНИИсинтезбелок), тотально меченные  $^{14}\text{C}$ . Для этого дрожжи выращивали в периодической культуре на питательной среде, содержащей (г/л):  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  — 3,4;  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  — 6,8;  $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$  — 2,0;  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  — 0,7; дрожжевой экстракт — 1,0. В качестве единственного источника углерода использовали  $1,2\text{-}^{14}\text{C}$ -этанол (1 об.%) с удельной активностью 623 мкКи/мл. Дрожжи выращивали при  $t\ 26^\circ\text{C}$  до стационарной фазы роста (20 ч), отмывали от питательной среды и лиофилизировали. Удельная активность воздушно-сухой дрожжевой биомассы составила 15 кБк/мг биомассы.

В каждый вариант опыта вносили по 20 мг биомассы (активность 300 кБк  $\approx$  8,1 мкКи), смешанной с оп-

ределенной навеской образца почвы из органогенного горизонта. Внесенная биомасса содержала доли процента общего содержания органического вещества в навеске почвы, что соответствует в первом приближении (или ниже) массе отмерших микроорганизмов, одновременно присутствующих в исследуемых горизонтах. Таким образом, индикаторное органическое вещество не вносило существенного изменения в содержание и состав органического вещества в исследуемом образце почвы.

Масса образца из органогенного горизонта почвы, с которой смешивалась биомасса меченого материала, составляла от 1 до 10 г (в зависимости от плотности образца). Для более равномерного смешивания с почвой меченый материал предварительно тщательно перемешивали с отмытым кварцевым песком (навеска 4,5 г), который играл роль инертного носителя и позволял добиваться более равномерного распределения дрожжевой массы в почве. Смесь увлажняли до 60% ПВ, засыпали в двойной мешочек из капроновой сетки, который сразу же помещали в соответствующий горизонт лесной подстилки.

После заданной экспозиции мешочки отбирали из

почвы. Кроме того отбирали почву под мешочком в виде микромонолита для определения в нем меченого органического вещества, вымытого из основного образца и аккумуляированного в нижележащем слое почвы.

Радиометрические измерения выполняли на радиометре «Бета» с газоразрядным счетчиком СБТ-13. Для измерений использовали всю навеску почвы с внесенным меченым материалом. Кроме того определяли содержание меченых веществ на самом мешочке и в почве под мешочком. Для подведения баланса активности меченого углерода по каждой точке, определенного на основании радиометрических измерений в образцах различного типа, была приготовлена серия стандартов (эталонных препаратов, соответствующих по плотности и геометрии измеренным препаратам).

Таким образом, содержание меченого материала в каждом образце после экспонирования в почве определяли на основании сравнения со стандартными препаратами известной активности и простых балансовых расчетов.

Параллельно в указанных типах БГЦ проводилось измерение динамики влажности (весовым методом) и температуры (термометрами

Саввинова) в верхних горизонтах почв.

Все исследования проводились в период с июня 1997 г. по сентябрь 1998 г.

### Результаты

На рис. 1 представлены кривые, характеризующие скорость минерализации биомассы в верхних горизонтах исследуемых почв.

На начальном этапе (в течение первых 10—20 дней) наблюдаются некоторые различия в интенсивности минерализации меченого органического материала между горизонтами в белопodzолистой почве и буроземе (которые, однако, незначительны, если учитывать пространственную вариабельность процесса). В качестве общей тенденции для этих двух почв можно отметить более высокие темпы разложения в нижних горизонтах (горизонте Н белопodzолистой почвы и горизонте Ahf бурозема), что, вероятно, связано с большей влагообеспеченностью этих горизонтов в летний период.

В белопodzолистой почве фактором, обуславливающим меньшие темпы разложения в органо-минеральном горизонте A2h по сравнению с горизонтом Н, можно считать, вероятно, меньшую концентрацию микроорганизмов. В торфяно-глеевой почве, напротив, в нижнем горизон-

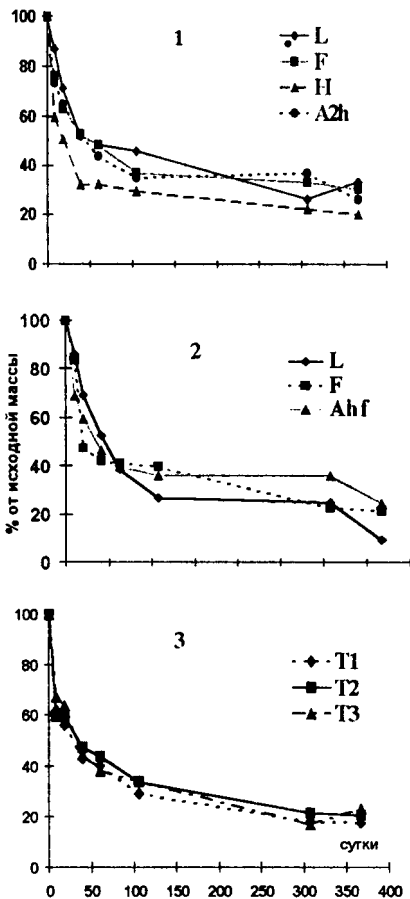


Рис. 1. Минерализация меченой микробной биомассы: 1 — белопodzолистая почва, 2 — бурозем, 3 — торфяно-глеевая почва.

те T3 мог сказываться избыток влаги, обусловивший меньшую скорость минерализации, чем в вышележащих горизонтах T2 и T1. В дальнейшем различия между горизонтами по скорости минерализации внесенного ве-

щества сглаживаются во всех почвах, хотя и сохраняются небольшие различия по количеству минерализованного углерода. Для горизонта L отмечается менее равномерный нисходящий характер кривых в буроземе и белоподзолистой почве, что, возможно, обусловлено менее стабильными условиями температуры и влажности на поверхности почвы (рис. 2).

Во всех случаях отмечается общий тип кривых, характеризующих скорость минерализационных потерь. Можно выделить начальный этап минерализации (первые 10—20 суток), за который терялось от 20 до 50% исходного материала. Затем следовал этап более медленной минерализации, на котором потери составили 20—30% от исходной массы материала.

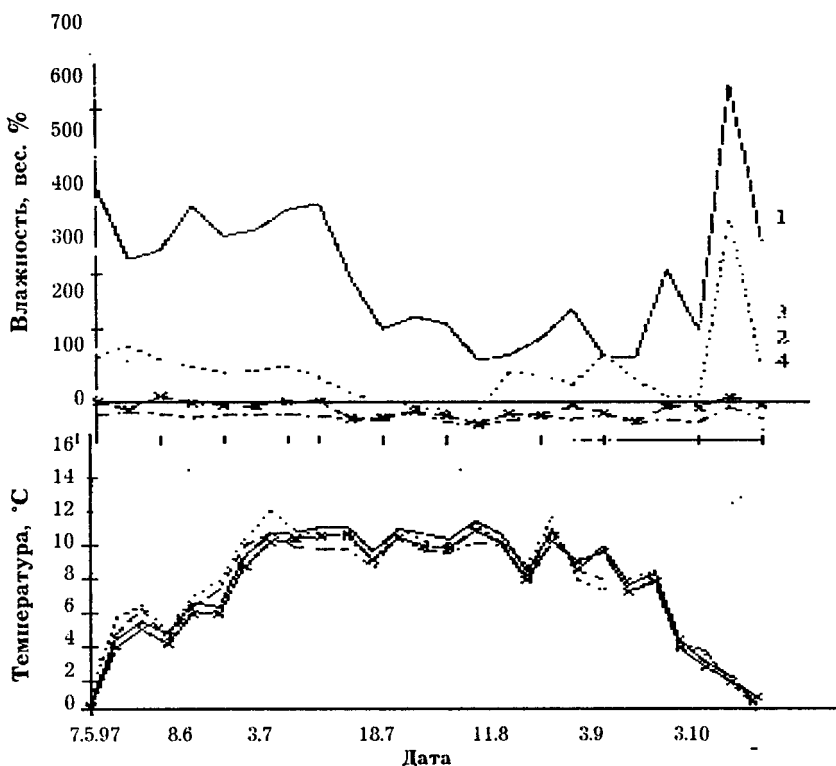


Рис. 2. Динамика влажности и температуры в верхних горизонтах белоподзолистой почвы (1 — F, 2 — A2) и бурозема (3 — F, 4 — Ahf) в 1997 г.

В целом за июль-сентябрь минерализовалось от 50 до 70% исходной биомассы, а за полный годовой цикл — от 70 до 90%. При этом кривые продолжали иметь нисходящий характер, что дает основание предполагать, что в последующие годы была бы минерализована почти вся исходная биомасса, за исключением единиц процента исходного материала, включившегося в состав гумусовых веществ, а также вошедшего в состав живой биомассы почвенных организмов.

Если известна величина годового образования или отмирания биомассы дрожжей, а также грибов с близким к *Candida utilis* химическим составом, то полученные данные позволяют оценить абсолютные величины минерализационного потока углерода за счет этой группы организмов. Поскольку минерализация биомассы сопровождается еще и формированием пула минерального азота, то полученные данные позволяют косвенно оценить соответствующую минерализационную составляющую и для азота.

Известно, что содержание азота в дрожжевой и грибной биомассе составляет от 10 до 15%, запасы грибной биомассы в исследуемых почвах достигают в отдельных случаях единиц кг на 1 м<sup>2</sup> [2]. За годовой цикл, по нашим дан-

ым, минерализуется, а следовательно, и обновляется не менее 70% биомассы дрожжей. Если при этом допустить, что скорости минерализации — обновления грибной и дрожжевой биомассы соизмеримы, то весьма ощутимым может быть вклад грибов и дрожжей в пополнение пула подвижного азота в исследуемых почвах. Скорость пополнения предположительно может составлять доли кг азота на 1 га в сутки.

Представляет интерес сравнение скоростей минерализации дрожжевой массы с другими компонентами органических горизонтов. На рис. 3 приводятся данные о скорости минерализации хвои ели в подстилках тех же почв в природных условиях [4]. Учитывая не очень существенные различия в скорости минерализации дрожжевой биомассы в отдельных подгоризонтах лесной подстилки внутри каждого объекта, которые, по-видимому, не выходят за рамки простейшего варьирования, можно сопоставить скорость разложения хвои ели с усредненными значениями скоростей минерализации дрожжевой биомассы в отдельных подгоризонтах.

Как и следовало ожидать, относительная скорость разложения дрожжевой биомассы, в особенности на началь-



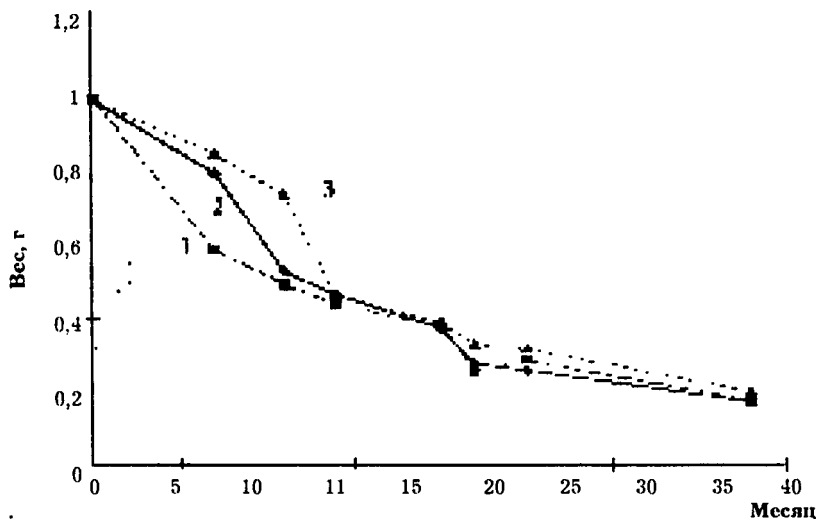


Рис. 3. Скорость минерализации хвойного опада в белоподзолистой почве (1), буроземе (2) и торфяно-глеевой почве (3).

ных этапах минерализации, существенно выше, чем хвойного опада, что связано в основном с отсутствием в составе дрожжевой биомассы трудно разлагаемых компонентов, характерных для растительного материала.

Менее прогнозируемый результат — близкие скорости разложения дрожжевой биомассы в исследуемых объектах, существенно различающихся по степени гидроморфизма и по объему накопленной биомассы в органогенных горизонтах. В то же время полученные данные подтверждают результаты о высокой потенциальной биологической активности торфяно-глеевой почвы, что проявлялось

в практически равной скорости минерализации стандартизированных образцов еловой хвои в течение 2 лет (рис. 3).

Полученный результат дает основание предполагать, что более высокие уровни накопления органического вещества в органогенных горизонтах гидроморфных почв связаны не с пониженной биологической активностью в этих почвах, а скорее с более устойчивым к разложению составом органического материала, формирующего органогенные горизонты более увлажненных почв.

По-видимому, для всех исследуемых почв характерен достаточно высокий пул

микроорганизмов-деструкторов, обеспечивающий высокую (и сопоставимую для всех почв) скорость минерализации вносимого субстрата с высоким содержанием относительно легко минерализуемых веществ.

Иные закономерности характерны для минерализации нативных проб органического вещества из лесных подстилок в лабораторных условиях [2]. Во-первых, отчетливо выражены профильные закономерности, т. е. скорость разложения убывает в ряду  $L - F - H - A2h$  (Ahf). Во-вторых, для однотипных (по положению в органопрофиле) горизонтов скорость минерализации убывает в ряду бурозем — белоподзолистая почва — торфяно-глеевая почва, что соответствует уровню накопления запасов углерода в органогенных горизонтах исследованных почв (соответственно 1,8; 6,5 и 30 кг/м<sup>2</sup>).

Следовательно, закономерности разложения нативного органического вещества определяются во многом его составом и, возможно, некоей функциональной «совместимостью» характера органического вещества и состава почвенной биоты, и в первую очередь микромицетов. В пользу последнего предположения говорят данные о таксономическом составе и

функциональных характеристиках микромицетов в исследуемых почвах;

а) все изученные почвы различаются по видовому составу микромицетов [3] при сопоставимой общей биомассе микроорганизмов [1]; б) в буроземе преобладают виды с высокими скоростями роста, особенно весной [3].

## Выводы

1. Обнаружено близкое подобие кривых, характеризующих скорость минерализации дрожжевой биомассы в органогенных горизонтах почв южно-таежных экосистем, существенно различающихся по степени гидроморфизма, типу и общему уровню накопления органического материала. Полученный результат дает основание предположить, что скорость минерализации в экологических условиях определяется в первую очередь химическим составом органических остатков, а не условиями разложения.

2. Различия в скоростях минерализации в разных типах почв обнаруживаются только на начальных этапах разложения. Наиболее благоприятные условия для минерализации складываются в горизонте H лесной подстилки белоподзолистой почвы — до 50% потерь за первые 10—20 суток разложения.

В остальных случаях за тот же период минерализационные потери составили 20—35%.

3. Скорость минерализации дрожжевой биомассы приблизительно на порядок выше скорости минерализации растительного опада в тех же условиях. Высокие скорости разложения исследуемого органического субстрата в сочетании с высоким содержанием в его составе азота (до 15%) определяют значительную роль дрожжевой и грибной биомассы в формировании пула подвижного азота в почвах таежных экосистем.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Головченко А. В., Полянская Л. М. Сезонная динамика численности и биомассы микроорганизмов по профилю почв. — Почвоведение, 1996, № 10, с. 1227—1233. — 2. До-

рофеева Е. И. Распределение, запасы и формы органического вещества в почвах южной тайги (на примере Центрально-лесного заповедника. Автореф. канд. дис., М., 1997. — 3. Полянская Л. М., Головченко А. В., Звягинцев Д. Г. Микробная биомасса в почвах. — Доклады РАН, 1995, № 6, с. 846—848. — 4. Терехова В. А., Трофимов С. Я., Семенова Т. А., Дорофеева Е. И. Структурно-функциональные особенности микобиоты в связи с динамикой органического вещества в ненарушенных почвах южной тайги. — Почвоведение, 1999, № 4. — 5. Трофимов С. Я., Дорофеева Е. И. О разложении хвойного опада в южнотаежных почвах разной степени гидроморфизма. — Вестн. МГУ, сер. почвоведение, 1999, № 1.

Статья поступила  
28 января 2000 г.

#### SUMMARY

The data are presented about dynamics of mineralization of died-off biomass of *Candida utilis* yeasts, totally  $^{14}\text{C}$  labelled, in organogenic horizons of soils belonging to three types of natural biogeocenoses: in peaty-gley soil sphagnous fir-grove, white podzolic soil (bilberry fir-grove) and podzolized burozem (complex fir-grove). The rates of mineralization of yeast biomass were compared with other components of organogenic horizons.

It has been found that during full annual cycle 70—90% of yeast biomass was mineralized. Two stages of mineralization have been discerned: a rapid one (the first 10—20 hours), during which about one half of starting material was decomposed, and a slow one, at which losses made up 20-30%. An indirect evaluation of nitrogen mineralization rate was made.