

УДК 631.416:631.461.11.5

ТРАНСФОРМАЦИЯ АЗОТА ПОЧВЫ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ СООБЩЕСТВОМ МИКРООРГАНИЗМОВ И МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ*

© 2002 г. В. М. Семенов¹, А. М. Семенов², А. Х. К. Ван Бругген^{3**},
Х. Феррис³, Т. В. Кузнецова¹

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
142290 Пуцино, Московская обл., Россия

²Московский государственный университет, биологический факультет
119899 Москва, Россия

³Калифорнийский университет в Девисе
95616 США, Девис

Поступила в редакцию 10.09.01 г.

Приведены результаты лабораторного и полевого опытов, в которых определяли размеры включения в микробную биомассу азота фитомассы овса ($C:N = 26$), меченой по ^{15}N , и исследовали сукцессию сообщества бактерий и нематод в сопоставлении с динамикой $N-NH_4$ и $N-NO_3$ в почве после внесения вико-овсяной смеси ($C:N = 16.6$). Через 6, 28, 56 и 112 сут с начала компостирования в микробной биомассе содержалось 39.2, 41.2, 41.0 и 37.6% азота, добавленного в серую лесную почву с фитомассой, а в минеральных формах – 0.4, 3.9, 7.8 и 9.8% N соответственно. Низкое содержание $N_{мин}$ в почве при разложении растительного материала было вызвано активной реиммобилизацией минерализованного азота почвы и фитомассы. Показана сопряженность динамики копиотрофных и олиготрофных бактерий с изменением численности бактериопоедающих нематод и содержанием минеральных форм азота в суглинисто-песчаной почве. Обсуждаются причины пролонгированного и разновременного высвобождения и минерализации азота фитомассы в почве при его трансформации сообществом бактерий и микроскопических животных.

ВВЕДЕНИЕ

Пожнивно-корневые остатки, побочная продукция культур и биомасса сидератов являются важным источником обогащения почвы разлагаемым органическим веществом и биофильными элементами. Кроме гумусовоспроизводящей и удобрительной функций растительная биомасса служит средообразующей и энергетической основой жизнедеятельности микроорганизмов, осуществляющих фиксацию молекулярного азота и минерализационно-иммобилизационные превращения его соединений. Знание динамики развития микроорганизмов и микроскопических животных позволяет не только объяснить особенности азотного режима почвы, складывающегося при разложении растительного материала, но и наметить оптимальные условия его применения в земледелии.

Известно, что внесение свежего органического вещества видоизменяет структуру микробного сообщества почвы, а характер эколого-трофических взаимоотношений между видами микроорганизмов и доля их участия в процессах трансформа-

ции углерода и азота зависят от биохимического состава растительной биомассы, гидротермических и физико-химических свойств почвы, других факторов [1–5]. Однако остается неизученным участие в метаболизме азота почвы и растительных остатков такой многочисленной трофической группы, как олиготрофные бактерии, которые, обладая заметными конкурентными преимуществами над другими представителями при низких концентрациях источников питания и энергии в среде, занимают специфическое место в микробной сукцессии [6, 7]. Действительно, Охта и Хаттори [8] обнаружили временное увеличение олиготрофных бактерий вслед за вспышкой роста копиотрофных видов в почве после внесения навоза, а Бреланд и Баккен [9] наблюдали сукцессию размеров бактериальных клеток от крупных копиотрофов к мелким – олиготрофам в прикорневой зоне растений. Очевидно, что рост и отмирание биомассы олиготрофных бактерий будут происходить в иной период времени по сравнению с копиотрофами, обеспечивая пролонгированное образование минерального азота в почве.

Причины сукцессии почвенных микроорганизмов многочисленны, и помимо их отмирания из-за истощения запасов питательных веществ опре-

* работа поддержана грантами Университета в Девисе (США) и РФФИ № 99-04-48698, 01-04-48536.

** В настоящее время Университет в Вагенингене, группа биологического земледелия. Вагенинген, 6709, Нидерланды.

деленную роль в этом процессе выполняют потребители бактерий, в частности нематоды. Выделение бактериальной популяции нематодами может быть причиной существенного удлинения периода высвобождения и минерализации азота растительных остатков, который будет поступать в почву с экскрементами и отмершими телами нематод.

Цель настоящей работы – определить размеры ассимиляции почвенными микроорганизмами азота разлагающейся фитомассы овса и показать степень сопряженности сукцессии разных трофических групп бактерий и нематод с динамикой минерального азота в почве после внесения вико-овсяной смеси.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Эффективность ассимиляции микроорганизмами азота фитомассы овса оценивали в лабораторном опыте. Серая лесная почва, отобранная на Опытном-полевой станции ИФХиБПП РАН (Пущино, Московская обл.), содержала 3.6% песка, 15% ила и 81% глины, 0.91% органического углерода, 0.097% общего азота при pH_{KCl} 6.60. Воздушно-сухую массу почвы, просеянную через сито с диаметром отверстий 3 мм, увлажняли до 30% ПВ и прединкубировали в полиэтиленовом мешке при комнатной температуре в течение недели. Контрольные (вариант 1) и смешанные с размолотой сухой фитомассой овса в количестве 0.7 г/100 г почвы (вариант 2) образцы почвы помещали в стеклянные флаконы емкостью 0.5 л, увлажняли до 60% ПВ и закрывали полиэтиленовой пленкой. С навеской фитомассы овса (C : N = 26) было внесено 11.3 мг $^{15}N/100$ г с обогащением 51 атомных %. Повторность опыта трехкратная. Образцы почвы отбирали через 6, 14, 28, 56, 112 и 222 сут с начала опыта. Одну порцию свежееотобранной почвы экстрагировали 0.5 н. K_2SO_4 и определяли N_{min} колориметрическим методом, а также общее количество солерастворимого азота, сжигая при нагревании соответствующую аликвоту разбавленной (1 : 2) H_2SO_4 в присутствии катализатора. Другую порцию почвы использовали для определения азота микробной биомассы ($N_{м.б.}$) регидратационным способом [10], по которому высушенную при 70°C в течение суток почву экстрагировали 0.5 н. K_2SO_4 , а прирост в содержании азота от высушивания делили на коэффициент пересчета $K_N = 0.157$. В минеральном азоте и в солерастворимых фракциях, полученных из почвы до и после высушивания, измеряли избыток ^{15}N на спектрометре NOI-5.

Полевой опыт проводили на экспериментальном участке при Калифорнийском университете в Девисе, США. Суглинисто-песчаная почва содержала 49% песка, 36% ила и 15% глины, 1.35% органического углерода, 0.068% общего азота

при pH_{KCl} 7.0. В одном варианте в течение осенне-зимних месяцев выращивали вико-овсяную смесь (ВОС) в соотношении 2 : 1, другой оставался парующим. Скошенную весной и измельченную свежую массу ВОС вносили в почву обоих вариантов ленточным способом из расчета 2 кг на 1 м², заделывая в слой 0–20 см (варианты 1 и 2 соответственно). Контролем служили парующие делянки без добавления фитомассы (вариант 3). Площадь делянки 56 м². ВОС содержала 2.5% азота на сухое вещество при отношении C : N 16.6. Опытная культура – томаты. Регулярно, через каждые 10–14 сут производили полив растений. Температура почвы в течение эксперимента увеличилась с 15 до 25°C. Образцы почвы из слоя 0–20 см отбирали за сутки до внесения ВОС и через 1, 7, 21, 35 и 49 сут. В свежих почвенных образцах определяли содержание $N-NH_4$ и $N-NO_3$ после экстракции раствором KCl, используя анализатор Alltech Associates, Beerfield, IL. Определение количества колоний образующих единиц (КОЕ) копиотрофных и олиготрофных бактерий (КБ и ОБ соответственно) проводили методом посева почвенной суспензии на среды, стерилизованные в течение 30 мин под давлением 1 атм с высоким или низким содержанием углерода [11]. Среда для учета КБ содержала 2.5 г/л глюкозы и 0.2 г/л гидролизата казеина, а при учете ОБ содержание глюкозы и казеина в среде было 12.5 мг/л и 2 мг/л соответственно. Другие компоненты сред были одинаковыми: агар – 17.2 г/л, $MgSO_4 \cdot H_2O$ – 0.5 г/л, KNO_3 – 0.5 г/л, $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ – 0.06 г/л, K_2HPO_4 – 1 г/л. Для подавления роста грибов в среды добавляли 100 мг/л циклогексамида, стерилизованного фильтрацией. Численность КБ учитывали через 48 ч после инкубирования чашек при 28°C, а ОБ через 14 сут после инкубирования в тех же условиях. Количество бактериопоедающих нематод учитывали в соответствии с рекомендациями [12]. Статистический и корреляционный анализы данных производили с помощью программы Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Снижение содержания минерального азота в почве, обнаруживаемое обычно после внесения растительных остатков, обусловлено, как известно [13–15], активной его иммобилизацией при невысоких размерах минерализации азота растительного вещества из-за медленной скорости его разложения микроорганизмами. Действительно, за первые 6 сут компостирования фитомассы овса в лабораторных условиях содержание минерального азота почвы резко уменьшилось, и в течение всего периода наблюдений его запасы были даже, чем в контроле (табл. 1). Присутствие свежего органического вещества не препятствовало минерализации почвенного азота, что подтвердили близкие величины дополнительного образова-

Таблица 1. Динамика содержания минерального азота в серой лесной почве при разложении фитомассы овса

Вариант	Сроки отбора, сут											
	6		14		28		56		112		222	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Почва	1.73	Нет	2.24	Нет	2.44	Нет	3.03	Нет	2.94	Нет	2.73	Нет
Почва + фитомасса овса	0.58	$\frac{0.05}{0.4}$	0.70	$\frac{0.08}{0.7}$	0.90	$\frac{0.44}{3.9}$	1.47	$\frac{0.88}{7.8}$	1.83	$\frac{1.11}{9.8}$	2.20	$\frac{1.21}{10.7}$

Примечание. Исходное содержание $N_{мин}$ в почве – 1.51 мг/100 г. В графе 1 – $N_{мин}$ почвы, мг/100 г; 2 – $^{15}N_{мин}$ фитомассы, над чертой – мг/100 г, под чертой – % от внесенного количества.

Таблица 2. Содержание азота микробной биомассы в серой лесной почве при разложении фитомассы овса

Вариант	Сроки отбора, сут											
	6		14		28		56		112		222	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Почва	12.9	Нет	13.2	Нет	12.6	Нет	13.2	Нет	12.2	Нет	10.3	Нет
Почва + фитомасса овса	13.1	$\frac{4.44}{39.2}$	13.4	$\frac{4.63}{40.8}$	12.6	$\frac{4.67}{41.2}$	13.4	$\frac{4.65}{41.0}$	11.8	$\frac{4.27}{37.6}$	12.1	$\frac{1.30}{11.5}$

Примечание. Исходное содержание в почве N микробной биомассы – 11 мг/100 г. В графе 1 – поступило из почвы, мг/100 г; 2 – поступило из фитомассы, над чертой – мг/100 г, под чертой – % от внесенного количества.

я $^{14}N_{мин}$ в почве обоих вариантов между сроками отбора проб. По-видимому, содержащийся и образующийся при минерализации азот почвы активнее связывался микроорганизмами, участвующими в разложении овса, в биомассе которых увеличивалась доля почвенного азота (табл. 2). Азот разлагающейся фитомассы овса энергично ассимилировался почвенными микроорганизмами. В течение 6 сут в микробную биомассу переходило 39.2% азота растительного вещества, и этот уровень аккумуляции азота микроорганизмами сохранялся на протяжении 16 нед. По мере истощения запасов доступных микроорганизмам углерода и азота в почве и включения продуктов трансформации в устойчивые к гидролизу фракции органического вещества микробный пул обновлялся с преобладанием в биомассе почвенного азота.

При сопоставлении динамики ассимиляции микроорганизмами ^{15}N фитомассы и его минерализации, оцениваемой по содержанию $^{15}N_{мин}$ (табл. 1, 2), можно отметить несколько моментов, принципиально важных для понимания процессов, происходящих в почве при разложении растительных остатков. Во-первых, высвобождаемый при разложении остатков растений азот проходил стадию микробной иммобилизации, подвергаясь минерализации после отмирания и автолиза клеток. Во-вторых, при достаточной обеспеченности почвенных микроорганизмов разлагаемым субстратом происходила реиммобилизация некоторо-

го количества образующегося из фитомассы $^{15}N_{мин}$, из-за чего общая минерализация азота, внесенного с растительным материалом, была выше ее нетто-величины. Это хорошо видно из динамики $^{15}N_{мин}$ в почве варианта 2 (табл. 1). Следовательно, увеличение запасов подвижного азота в почве, достигаемое обычно в практике путем совместного внесения фитомассы с азотными удобрениями, было во многом обусловлено влиянием удобрений на минерализацию микробной биомассы и баланс минерализационно-иммобилизационных процессов в почве в целом [16]. В-третьих, выявленные различия в перераспределении азота почвы и фитомассы между его минеральным и микробным пулами свидетельствовали о расширении спектра микроорганизмов, осуществляющих трансформацию азота в почве в присутствии свежего органического вещества.

Результаты исследований в полевых условиях показали, что повышенным количеством КОЕ КБ и ОБ характеризовалась почва, занятая вико-овсяной смесью, однако численность первых микроорганизмов существенным образом лимитировал недостаток азота в почве, который использовался вегетирующими растениями (рис. 1). Поэтому внесение фитомассы ВОС в пахую почву (вариант 2) с повышенной обеспеченностью минеральным азотом способствовало 4-кратному приросту КОЕ КБ, тогда как в почве с пред-

Копиотрофы, КОЕ/г сухой почвы

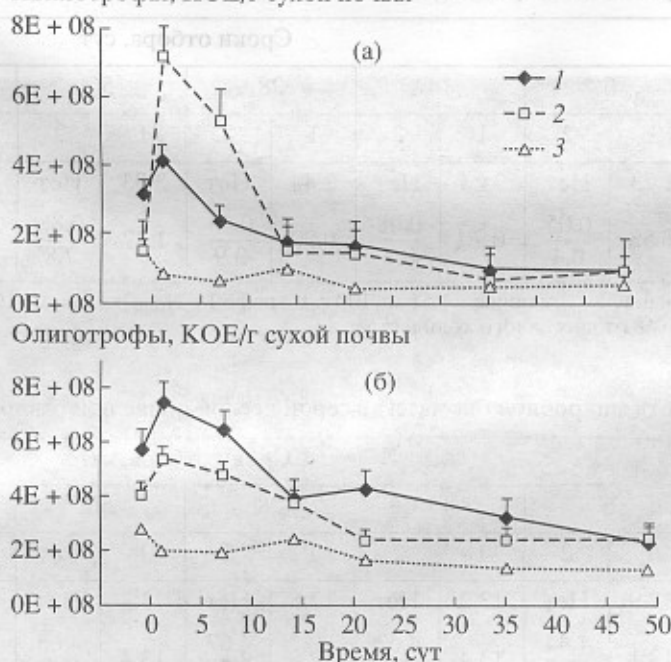


Рис. 1. Динамика роста копиотрофных (а) и олиготрофных (б) бактерий в почве при внесении фитомассы вико-овсяной (ВОС) смеси по разным предшественникам. 1 – внесение ВОС по вико-овсяному предшественнику; 2 – внесение ВОС по пару; 3 – контроль, то же на рис. 2, 3.

шествующим выращиванием растений (вариант 1) увеличение численности микроорганизмов было менее значительным. Текущая потребность ОБ в углероде и азоте удовлетворялась, по-видимому, почти полностью, из-за чего прирост их численности после внесения ВОС был незначительным по обоим предшественникам. На 7-е сут с начала опыта количество КОЕ КБ и ОБ в почве уменьшилось. При этом снижение численности ОБ было менее резким по сравнению с КБ, и эта особенность наиболее отчетливо проявилась через 2 нед после смешивания фитомассы с почвой. К концу третьей недели количество обеих групп бактерий

стабилизировалось, и лишь в почве контрольного варианта содержание ОБ продолжало снижаться. Следует отметить, что выявленная динамика КБ и ОБ соответствовала закономерностям поведения бактериального сообщества в почвах [17].

Убыль бактерий в первую очередь была вызвана их отмиранием и лизисом по мере уменьшения запасов питательных веществ, а также могла быть обусловлена локальным накоплением метаболитов, тормозящих их рост. Вместе с тем достаточно очевидной причиной, приводящей к снижению численности бактерий, являлось выедание их нематодами, на что указывал значительный прирост последних в почве всех вариантов через 3 нед с начала опыта (рис. 2). Установлена обратная зависимость между численностью нематод и количеством КБ, так и ОБ, которая была наиболее явно выражена в почве с внесением ВОС по пару при коэффициентах корреляции $r = -0.93$ и $r = -0.97$ соответственно. Период жизненного цикла нематод от откладывания яиц до появления новых особей составляет до 10 сут. Следовательно, в течение 1-й нед после внесения ВОС снижение численности бактерий происходило за счет автолиза клеток, преимущественно КБ. К моменту массового прироста нематод в почве преобладали ОБ, которые и служили основным источником питания для микроскопических животных.

Численность нематод/л почвы

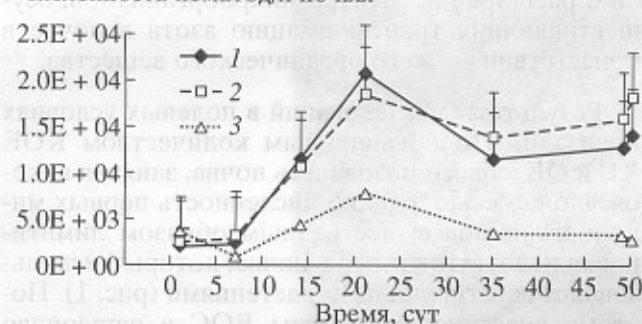


Рис. 2. Динамика роста бактериопоедающих нематод в почве при внесении фитомассы вико-овсяной смеси по разным предшественникам.

Лизировавшиеся и переваренные в пищеварительном тракте нематод клетки бактерий пред-

ставят собой источник минерализуемого азота. Однако динамика его высвобождения и трансформации в аммонийную и нитратную формы, очевидно, будет разной. Через сутки после внесения ВОС содержание минеральных форм азота в почве резко уменьшилось из-за энергичного его потребления растущими бактериями (рис. 3). По мере автолиза бактериальных клеток происходило кратковременное повышение концентрации $N-NH_4$, который быстро нитрифицировался, обеспечивая накопление нитратов с максимумом к концу 3-й нед с начала опыта. Содержание $N-NH_4$ в почве с внесением ВОС достоверно коррелировало с КОЕ КБ и ОБ ($r = 0.94-0.97$) в отдельные сроки отбора проб, а обратную связь между $N-NO_3$ и КОЕ КБ обнаружили лишь в варианте 1. Результаты корреляционного анализа показали отсутствие достоверной связи между содержанием $N-NO_3$ и численностью ОБ. Чем выше была численность нематод в почве, тем меньше содержалось $N-NH_4$ ($r = -0.69$, $r = -0.90$), что хорошо иллюстрировало роль микроскопических животных в иммобилизации азота. Низкое содержание $N_{мин}$ в почве через 7 нед после начала эксперимента было обусловлено не только его потреблением томатами и потерями, но и уравновешенным соотношением прироста и отмирания микроорганизмов, характерным при гомеостазе сообщества.

Настоящее время невозможно строго разделить потоки азота, вызванные автолизом разных групп бактерий и трофическими его превращениями в системе бактерии – нематоды. Однако, сопоставив динамику роста – отмирания бактерий с изменением численности нематод и содержанием минеральных форм азота, а также приняв во внимание поведение азота почвы и разлагающейся фитомассы в лабораторном опыте, можно достаточно объективно воспроизвести последовательность процессов. Уместным будет добавить, что в полевых условиях при выращивании растений микробное сообщество гораздо разнообразнее, чем в контролируемом опыте, а активность отдельных трофических групп сильнее зависит от факторов окружающей среды. Кроме того, при учете численности бактерий посевом выявляются культивируемые организмы, тогда как при регидратационном способе измеряется общая микробная биомасса, запасы которой менее подвержены динамическим изменениям (табл. 2). Наконец, внутриклеточные структуры клеток бактерий и грибов разлагаются значительно быстрее, чем клеточные оболочки [18].

Таким образом, при разложении фитомассы сообществом бактерий и микроскопических животных превращение азота в почве можно представить несколькими разновременными потоками (рис. 4). Поток “очень быстрого азота” формируется в течение одних – нескольких суток при гидролизе внутриклеточных азотсодержащих со-

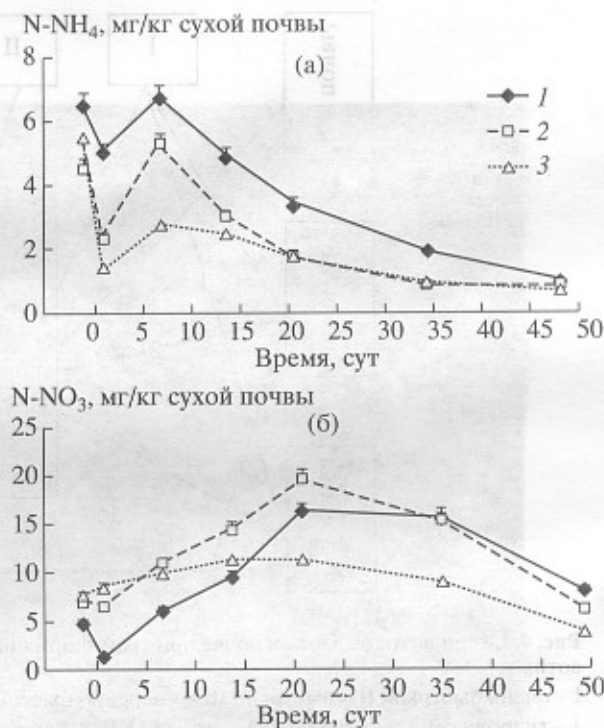


Рис. 3. Динамика аммонийного (а) и нитратного (б) азота в почве при внесении фитомассы вико-овсяной смеси по разным предшественникам.

единений растительных тканей и аналогичных компонентов клеток “старой” микробной биомассы. Этот азот легко аммонифицируется и практически полностью реутилизируется растущими микроорганизмами параллельно с иммобилизацией $N_{мин}$ почвы. Источником “быстрого” азота являются внутриклеточные компоненты как отмирающих, так и новых генераций КБ и частично ОБ, в биомассу которых переходит до половины добавленного в почву с растительным материалом азота. Благодаря уменьшению запасов доступного углерода в почве, “быстрый азот” меньше реутилизируется микроорганизмами и во многом определяет образование $N_{мин}$ в почве. Так как численность ОБ снижается позднее и медленнее по сравнению с КБ, то высвобождающийся из их клеток азот можно считать “умеренно быстрым”, его поведение мало чем отличается от образующегося азота при автолизе КБ. Более продолжительным периодом нахождения в иммобилизованном состоянии характеризуется азот, накапливаемый микроскопическими животными при выедании бактериальных клеток. Подвижность этого пула “медленного азота” зависит в конечном счете от интенсивности экскреции $N-NH_4$ особями, скорости гидролиза экскрементов и отмерших тел. Самой низкой минерализационной способностью обладают, как известно, лигнинсодержащие структуры стенок растительных кле-

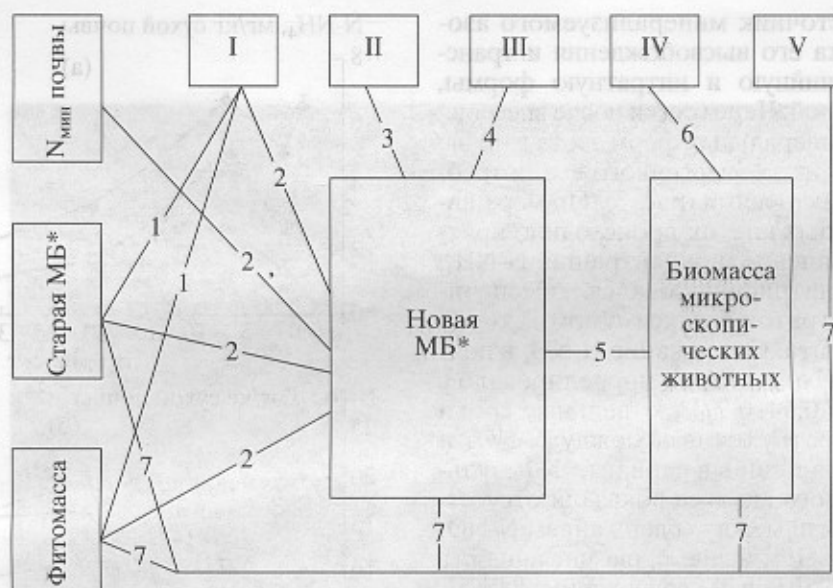


Рис. 4. Схема потоков азота в почве при трансформации фитомассы сообществом бактерий и микроскопических животных.

I – очень быстрый; II – быстрый; III – умеренно быстрый; IV – медленный; V – очень медленный.

1 – гидролиз; 2 – ассимиляция; 3 – автолиз КБ; 4 – автолиз ОБ; 5 – выедание бактерий нематодами; 6 – гидролиз, ассимиляция микроорганизмами экскрементов; 7 – разложение структурных компонентов.

* МБ – микробная биомасса.

ток и компоненты клеточных стенок бактерий и микроскопических животных, что позволяет считать поток этого азота “очень медленным”.

Полученные данные и их интерпретация хорошо согласуются с выводами, полученными на основе концептуальных и математических моделей минерализации азота в почве при разложении растительных остатков. Двухфазный характер кривой минерализации азота соломы свидетельствовал, по мнению Керсебаума и Рихтера [19], о наличии быстрой и медленной стадий его высвобождения, а по вычисленным константам скорости минерализации фитомассы разных культур можно было выделить, как минимум, 3–4 уровня подвижности азота [20, 21]. Результаты наших исследований показывают участие сообщества бактерий и микроскопических животных в высвобождении азота из фитомассы и в формировании его минерализуемых запасов в почве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что азот фитомассы овса ($C:N = 26$), меченой по ^{15}N , энергично ассимилировался почвенными микроорганизмами, в биомассе которых в течение 6 сут накапливалось 39% от внесенного количества. За последующие 15 нед минерализовалось около 10% азота, внесенного с фитомассой, а в микробной биомассе содержалось 38–41% N, что свидетельствовало о частичной реиммобилизации минерализованного азота.

По мере истощения запасов доступных микроорганизмам углерода и азота и включения продуктов трансформации в устойчивые фракции органического вещества почвы микробный пул обновлялся с преобладанием почвенного азота.

Максимальное увеличение количества колоний образующих единиц копио- и олиготрофных бактерий в суглинисто-песчаной почве наблюдали через сутки после внесения вико-овсяной смеси ($C:N = 16.6$), а бактериопоедающих нематод – к концу третьей недели. Снижение численности олиготрофных бактерий было более медленным, чем копиотрофных, и происходило на 1–2 нед позднее. Численность бактерий положительно коррелировала с содержанием $N-NH_4$ в почве, но отрицательно – с количеством нематод и с концентрацией $N-NO_3$.

В ходе трансформации фитомассы в почве сообществом бактерий и микроскопических животных создавались условия для одновременного и пролонгированного перехода азота в потенциально минерализуемое состояние с “очень быстрым”, “быстрым”, “умеренно быстрым”, “медленным” и “очень медленным” его высвобождением.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аристовская Т.В. Микробиологические процессы почвообразования. Л.: Наука, 1980. 187 с.
2. Емцев В.Т., Ницце Л.К. Влияние соломы на микробиологические процессы в почве при ее исполь-

- зовании в качестве органического удобрения // Использование соломы как органического удобрения. М.: Наука, С. 70–102.
3. McKenney D.J., Wang S-W., Drury C.F., Findlay W.I. Denitrification, immobilization, and mineralization in nitrate limited and nonlimited residue-amended soil // Soil Sci. Soc. Am. J. 1995. V. 59. P. 118–124.
4. Park D. Carbon and nitrogen levels as factors influencing fungal decomposers // The Role of Terrestrial and aquatic Organisms in Decomposition Processes / Eds. J.M. Anderson and A. Macfadyen. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1976. P. 41–59.
5. Wyland L.J., Jackson L.E., Schulbach K.F. Soil-plant nitrogen dynamics following incorporation of a mature rye cover crop in a lettuce production system // J. Agric. Sci. 1995. V. 124. P. 17–25.
6. Poindexter J.S. Oligotrophy. Fast and famine existence // Adv. Microb. Ecol. 1981. V. 5. P. 63–89.
7. Semenov A. M. Physiological bases of oligotrophy of microorganisms and the concept of microbial community // Microbial Ecology. 1991. V. 22. P. 239–247.
8. Ohta H., Hattori T. Oligotrophic bacteria on organic debris and plant roots in a paddy field soil // Soil Biol. and Biochem. 1983. V. 15. P. 1–8.
9. Breland T.A., Bakken L.R. Microbial growth and nitrogen immobilization in the root zone of barley (*Hordeum vulgare* L.), Italian ryegrass (*Multiflorum* Lam.) and white clover (*Folium repens* L.) // Biol. and Fert. Soils. 1991. V. 12. P. 154–160.
10. Благодатский С.А., Благодатская Е.В., Горбенко А.Ю., Паников Н.С. Регидратационный метод определения микробной биомассы в почве // Почвоведение. 1987. № 7. С. 64–71.
11. Hu S., van Bruggen A.H.C. Microbial dynamics associated with multiphasic decomposition of ^{14}C -labeled cellulose in soil // Microbial Ecology. 1997. V. 33. P. 134–143.
12. Ferris H., Venette R.C., Lau S.S. Dynamics of nematode communities in tomatoes grown in conventional and organic farming systems, and their impact on soil fertility // Applied Soil Ecology. 1996. V. 3. P. 161–175.
13. Смирнов П.М., Шилова Е.И. Иммобилизация азота в почве при внесении меченых ^{15}N -удобрений и растительных остатков // Изв. ТСХА. 1970. Вып. 6. С. 92–100.
14. Суков А.А. Иммобилизация и использование азота минеральных удобрений при внесении с растительными остатками // Агрохимия. 1975. № 5. С. 13–16.
15. Семенов В.М., Кузнецова Т.В., Кудеяров В.Н. Иммобилизационно-мобилизационные превращения азота в серой лесной почве // Почвоведение. 1995. № 4. С. 472–479.
16. Семенов В.М., Кузнецова Т.В., Кудеяров В.Н. Высвобождение доступного для растений азота при минерализации активной фазы органического вещества почвы // Почвоведение. 1995. № 6. С. 732–739.
17. Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1987. 256 с.
18. Nelson D.W., Martin J.P., Ervin J.O. Decomposition of microbial cells and components in soil and their stabilization through complexing with model humic acid-type phenolic polymers // Soil Sci. Soc. Amer. J. 1979. V. 43. P. 84–88.
19. Kersebaum K.Chr., Richter J. Modeling nitrogen dynamics in a plant-soil system with a simple model for Advisory Purposes // Fertilizer Res. 1991. V. 27. P. 273–281.
20. Семенов В.М., Тулина А.С., Кузнецова Т.В. Влияние разлагаемой биомассы растений на содержание и оборачиваемость биологически активного азота в почве // Тез. Докл. III съезда Докучаевского общества почвоведов. М.: Почвенный ин-т, 2000. С. 113.
21. Gilmour J.T., Clark M.D., Sigua G.G. Estimating net-nitrogen mineralization from carbon dioxide evaluation // Soil Sci. Soc. Amer. J. 1985. V. 49. P. 1398–1402.