

УДК 631.42:581.55

ЗАВИСИМОСТЬ СВОЙСТВ ПОЧВЫ АЛЬПИЙСКОЙ ЛИШАЙНИКОВОЙ ПУСТОШИ ОТ ВЛАЖНОСТИ И ПРИСУТСТВИЯ *VACCINIUM VITIS-IDAEA* В СОСТАВЕ ФИТОЦЕНОЗА

© 2020 г. М. И. Макаров^{а, *}, Р. В. Сабирова^а, М. С. Кадулин^а, Т. И. Малышева^а,
А. И. Журавлева^б, В. Г. Онипченко^а, А. А. Аксенова^а

^а МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

^б Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения, Пущинский НЦ РАН,
ул. Институтская, 2, Московская область, Пущино, 142290 Россия

*e-mail: mmakarov@soil.msu.ru

Поступила в редакцию 29.10.2019 г.

После доработки 21.12.2019 г.

Принята к публикации 26.12.2019 г.

Увеличение участия кустарничков и кустарников в составе фитоценозов альпийских лугов и наблюдающаяся тенденция уменьшения количества атмосферных осадков теплого периода в горных регионах определяют актуальность оценки роли эктомикоризы и эрикоидной микоризы и влажности почвы в изменении доступности элементов питания для растений и микроорганизмов. Изучены свойства горно-луговой почвы (Umbric Leptosol) альпийской лишайниковой пустоши в Тебердинском заповеднике, характеризующие лабильные формы углерода, азота и фосфора, а также биологическую и ферментативную активность при разной влажности и при наличии или отсутствии верескового кустарничка *Vaccinium vitis-idaea* в составе фитоценоза. Показано, что под *V. vitis-idaea* почва характеризуется большей кислотностью и в меньшей степени реагирует на изменение ее влажности. Различия в свойствах при наличии и отсутствии *V. vitis-idaea* преимущественно определяются выраженной реакцией почвы на изменение влажности в отсутствие кустарничка. Под травяной растительностью при уменьшении влажности почвы снижаются концентрации неорганических соединений азота, активности процессов N-минерализации и нитрификации, микробная биомасса и базальное дыхание, но увеличивается концентрация лабильных органических соединений углерода, азота и активности экзоферментов. Такие изменения свидетельствуют о сдвиге трансформации органического вещества от минерализации к деполимеризации, больше характерной для экосистем с доминированием эктомикоризы и эрикоидной микоризы.

Ключевые слова: эрикоидная микориза, влажность почвы, углерод, азот, фосфор, микробная биомасса, ферментативная активность

DOI: 10.31857/S0032180X20070096

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия отмечается увеличение участия кустарничков и кустарников в составе фитоценозов арктической/субарктической тундры и альпийских лугов [12, 15, 28]. В частности, 40-летние наблюдения за динамикой альпийских биогеоценозов в Тебердинском заповеднике выявили увеличение доли *Vaccinium vitis-idaea* L. в наземной биомассе альпийской лишайниковой пустоши (АЛП) [13].

Изменения в составе фитоценоза могут приводить к изменению почвенных свойств в связи с особенностями ассимиляции и диссимиляции элементов и соединений отдельными видами растений [24]. Например, растения, образующие разные типы микоризы, по-разному влияют на органическое вещество почвы и связанные с ним элементы

минерального питания, воздействуя, таким образом, на ключевые параметры функционирования экосистем — круговорот углерода и азота. Это обусловлено разной ферментативной активностью грибов, образующих эктомикоризу (ЭКМ) и эрикоидную микоризу (ЭРМ), с одной стороны, и арбускулярную микоризу (АРМ) — с другой. Грибы, образующие ЭКМ и ЭРМ, продуцируют окислительные и гидролитические ферменты, способные деполимеризовать органическое вещество почвы и мобилизовать входящие в его состав элементы минерального питания, тогда как АРМ грибы обладают гораздо меньшей продукцией и активностью ферментов [2, 16, 26, 33].

Вместе с тем, хотя результаты лабораторных экспериментов свидетельствуют об активном разложении комплексных органических соеди-

нений (лигнин, полифенолы) и мобилизации N из хитина и полифенол-белковых комплексов грибами, образующими ЭКМ и ЭРМ [8, 27, 29], вопрос об эффективности этих процессов в естественных экосистемах далек от количественного решения. В естественных условиях продукция экзоферментов микоризными грибами регулируется разными факторами, влияющими на активность обмена углерода растений на азот грибов — это и физиологическое состояние обоих симбионтов, и почвенные условия [19, 22, 35]. Кроме того, микоризные грибы представляют несколько функциональных групп, некоторые из которых имеют ограниченную способность воздействовать на органическое вещество почв, тогда как другие могут активно мобилизовать из него элементы минерального питания [9, 32].

Ранее мы предположили, что повышение участия *V. vitis-idaea*, образующей ЭРМ, в составе фитоценоза АЛП может изменять почвенные свойства, связанные с мобилизацией органического вещества и элементов минерального питания под действием экзоферментов микоризных грибов. Для проверки этой гипотезы мы сравнили горно-луговую почву АЛП в присутствии и отсутствии кустарничка в составе фитоценоза. Повышение концентрации экстрагируемого углерода, азота микробной биомассы, подвижного фосфора, рост микробной активности при наличии *V. vitis-idaea* соответствовали представлениям о повышении доступности биогенных элементов для питания почвенных микроорганизмов и растений [4].

Одновременно оказалось, что почва в варианте с *V. vitis-idaea* была более влажной, что могло быть связано с особенностями водно-физических свойств почвы, определяющих поселение этого вида, и также могло повлиять на состав органического вещества и на функционирование микробного сообщества. В связи с наблюдающейся тенденцией уменьшения количества атмосферных осадков теплого периода и прогнозируемым ростом числа и интенсивности засух в горных регионах [14, 18] оценка значения фактора влажности почвы в изменении доступности элементов питания также становится актуальной.

С целью уточнения влияния факторов присутствия *V. vitis-idaea* и влажности почвы на процессы трансформации органического вещества и содержание лабильных форм углерода, азота и фосфора мы изучили свойства почвы АЛП в градиенте изменения влажности на разных участках склонов, но при одинаковой влажности в присутствии и отсутствии кустарничка.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужила легкоуглинистая горно-луговая почва (Umbric Leptosol)

АЛП на высокогорном стационаре Малая Хатипара в Тебердинском государственном биосферном заповеднике (2800 м над ур. м.). В июле 2018 г. для исследования было выбрано два участка АЛП. Один располагался на крутом (15°) склоне юго-восточной экспозиции; второй — в верхней выложенной части склона восточной экспозиции. На участках были выбраны пятна растительности с участием *V. vitis-idaea* и без кустарничка, на которых отбирали образцы почвы.

Отбор проводили при контроле объемной влажности почвы до глубины 10 см датчиком TRIME-EZ (IMKO Micromodultechnik GMBH, Германия) так, чтобы она в двух вариантах (с кустарничком и без кустарничка) была примерно одинаковой. При этом на первом участке влажность почвы была значительно меньше (около 15%), а на втором образцы были отобраны при двух разных влажностях (около 21 и 27%). Таким образом, мы получили три пары вариантов контроль—брусника при разной влажности: объект 1 — влажность около 15%, объект 2 — около 21%, объект 3 — около 27%.

С каждого варианта было отобрано по 10 образцов почвы с глубины 0–5 см. Образцы были заморожены и в таком виде доставлены в лабораторию для дальнейшего анализа.

После размораживания образцов в них определяли кислотность (рН водной суспензии), содержание подвижного неорганического фосфора ($P_{\text{мин}}$) по методу Кирсанова (экстракция 0.2 М HCl), лабильные соединения C и N (экстракция 0.05 М K_2SO_4). В экстракте определяли концентрации C органических соединений ($C_{\text{орг}}$), аммонийного N ($N-NH_4^+$), нитратного N ($N-NO_3^-$) и общее содержание N ($N_{\text{экстр}}$). Концентрацию N органических соединений ($N_{\text{орг}}$) рассчитывали по разности между концентрациями $N_{\text{экстр}}$ и неорганических форм N ($N-NH_4^+ + N-NO_3^-$).

Из показателей, характеризующих биологические свойства почвы, определяли C и N микробной биомассы ($C_{\text{микро}}$ и $N_{\text{микро}}$) методом фумигации-экстракции [10, 34]. Из фумигированных парами хлороформа образцов экстрагировали C и N с использованием 0.05 М K_2SO_4 . Концентрации $C_{\text{микро}}$ и $N_{\text{микро}}$ вычисляли по разности концентраций $C_{\text{орг}}$ и $N_{\text{экстр}}$ в фумигированных и исходных образцах без использования коэффициентов, учитывающих неполную экстрагируемость компонентов микробной биомассы.

Активности минерализации органических соединений азота (N-минерализация) и нитрификации определяли после инкубации образцов почвы в течение 20 суток при 22°C и полевой влажности (термостат SANYO MIR-153). Минерализацию рассчитывали, как разницу концентраций N неорга-

Таблица 1. Результат двухфакторного дисперсионного анализа по влиянию наличия брусники, влажности почвы и их взаимодействия на свойства горно-луговой альпийской почвы

Свойство	Фактор	<i>F</i>	<i>P</i>
рН	Брусника	28.76	0.000
	Влажность	1.62	0.207
	Брусника × влажность	0.901	0.412
$P_{\text{мин}}$	Брусника	3.966	0.051
	Влажность	0.869	0.425
	Брусника × влажность	0.526	0.594
$N-NH_4^+$	Брусника	3.639	0.050
	Влажность	4.077	0.022
	Брусника × влажность	1.853	0.167
$N-NO_3^-$	Брусника	19.52	0.000
	Влажность	8.770	0.000
	Брусника × влажность	5.491	0.006
$N_{\text{орг}}$	Брусника	15.47	0.000
	Влажность	18.20	0.000
	Брусника × влажность	5.041	0.009
$C_{\text{орг}}$	Брусника	5.247	0.026
	Влажность	1.960	0.151
	Брусника × влажность	2.870	0.065
$C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$	Брусника	2.025	0.160
	Влажность	1.651	0.211
	Брусника × влажность	1.201	0.309
$C_{\text{микро}}$	Брусника	0.081	0.777
	Влажность	0.957	0.391
	Брусника × влажность	2.447	0.096
$N_{\text{микро}}$	Брусника	0.627	0.432
	Влажность	0.785	0.461
	Брусника × влажность	3.603	0.034
$C_{\text{микро}}/N_{\text{микро}}$	Брусника	6.355	0.015
	Влажность	4.425	0.017
	Брусника × влажность	1.137	0.328
N-минерализация	Брусника	7.635	0.008
	Влажность	1.181	0.314
	Брусника × влажность	1.703	0.191
Нитрификация	Брусника	15.56	0.000
	Влажность	2.713	0.075
	Брусника × влажность	3.559	0.035
БД	Брусника	4.615	0.036
	Влажность	1.026	0.365
	Брусника × влажность	2.658	0.079
qCO_2	Брусника	4.217	0.045
	Влажность	0.170	0.844
	Брусника × влажность	1.295	0.282
Лейцинамино-пептидаза	Брусника	4.726	0.034
	Влажность	8.169	0.000
	Брусника × влажность	1.848	0.168

Таблица 1. Окончание

Свойство	Фактор	<i>F</i>	<i>P</i>
Глюкозидаза	Брусника	4.099	0.048
	Влажность	5.745	0.006
	Брусника × влажность	15.74	0.000
Хитиназа	Брусника	4.023	0.049
	Влажность	4.048	0.023
	Брусника × влажность	4.266	0.019
Фосфатаза	Брусника	17.46	0.000
	Влажность	9.480	0.000
	Брусника × влажность	4.116	0.022

нических соединений ($\text{N}-\text{NH}_4^+ + \text{N}-\text{NO}_3^-$) в почве после и до инкубации, а нитрификацию — как разницу соответствующих концентраций $\text{N}-\text{NO}_3^-$.

Базальное дыхание (БД) почвы определяли после инкубации образцов в течение 24 ч при 22°C. Скорость дыхания выражали в $\text{мг С}-\text{CO}_2/\text{кг}$ в час. На основании определения БД и $\text{С}_{\text{микро}}$ рассчитывали микробный метаболический коэффициент ($q\text{CO}_2$) как отношение БД к $\text{С}_{\text{микро}}$ [1].

Активность гидролитических ферментов определяли методом флуорогенно-меченых субстратов [21]. Принцип метода состоит в том, что фермент-селективные субстраты с присоединенным к ним флуоресцентным соединением метилумбеллифероном (MUF) или 7-амино-4-метилкумарином (AMC), при взаимодействии с почвенным экстрактом подвергаются гидролизу. При этом происходит высвобождение флуоресцентного соединения и его количество определяется флуорометрически. Субстраты, меченные MUF, использовали для определения активностей β -D-глюкозидазы (MUF- β -D-glucopyranoside), хитиназы (MUF-N-acetyl- β -D-glucosaminide) и фосфатазы (MUF-phosphate). Субстрат, меченный AMC, применяли для оценки активности лейцинаминопептидазы (L-leucine-7-amino-4-methylcoumarin). Количества флуоресцирующих MUF и AMC, образующихся в результате распада субстратов, измеряли на мультимодальном микропланшетном ридере FilterMax F5 при длине волны возбуждения эмиссии 355 нм и испускания 460 нм. Измерения проводили через 60, 120 и 180 мин после внесения субстрата, активность ферментов выражали в мкМ MUF(AMC)/г в час.

Концентрации $\text{C}_{\text{орг}}$ и $\text{N}_{\text{экстр}}$ определяли на анализаторе $\text{TOC}-\text{V}_{\text{CPN}}$. Неорганические формы азота и фосфора анализировали колориметрически на спектрофотометре GENESYSTM 10UV. При определении $\text{N}-\text{NH}_4^+$ использовали салицилат-нитропруссидный метод, $\text{N}-\text{NO}_3^-$ определяли после восстановления NO_3^- до NO_2^- на кадмиевой

колонке с последующей реакцией с сульфаниламином и N-(1-нафтил)-этилендиамин-дигидрохлоридом, $\text{P}_{\text{мин}}$ — восстановлением молибдена фосфорномолибденовой кислоты аскорбиновой кислотой по Мэрфи и Райли в модификации Ватанабе-Олсена. Концентрацию CO_2 определяли на газовом хроматографе Кристалл-2000.

Статистический анализ данных был проведен в программе STATISTICA 8.0. Данные были проверены на нормальность распределения (критерий Шапиро-Уилка) и равенство дисперсий (тройной тест Кохрана, Хартли и Бартлетта). Свойства, отклоняющиеся от нормального распределения и не имеющие равных дисперсий, были log-трансформированы. Далее был проведен двухфакторный дисперсионный анализ для оценки влияния на изученные свойства влажности почвы (3 варианта), наличия/отсутствия *V. vitis-idaea* (2 варианта) и взаимодействия этих факторов. Влияние факторов и их сочетания считалось значимым при $P < 0.05$. Если влияние фактора или сочетания факторов было значимым, использовали тест Фишера для оценки значимости воздействия присутствия или отсутствия *V. vitis-idaea* на почвенные свойства для каждого объекта. Аналогично оценивали влияние изменения влажности почвы в вариантах контроля и брусника.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Горно-луговая почва АЛП характеризуется кислой реакцией среды, высоким содержанием $\text{С}_{\text{микро}}$, $\text{N}_{\text{микро}}$ и $\text{C}_{\text{орг}}$, преобладанием органических соединений в составе $\text{N}_{\text{экстр}}$ и преобладанием $\text{N}-\text{NH}_4^+$ в составе неорганических соединений азота, низким содержанием $\text{P}_{\text{мин}}$. Эти свойства почвы исследованных участков являются типичными для АЛП [4, 7].

Большинство изученных свойств почвы испытывают значимое влияние присутствия *V. vitis-idaea*, изменяющейся влажности и сочетания этих факторов (табл. 1).

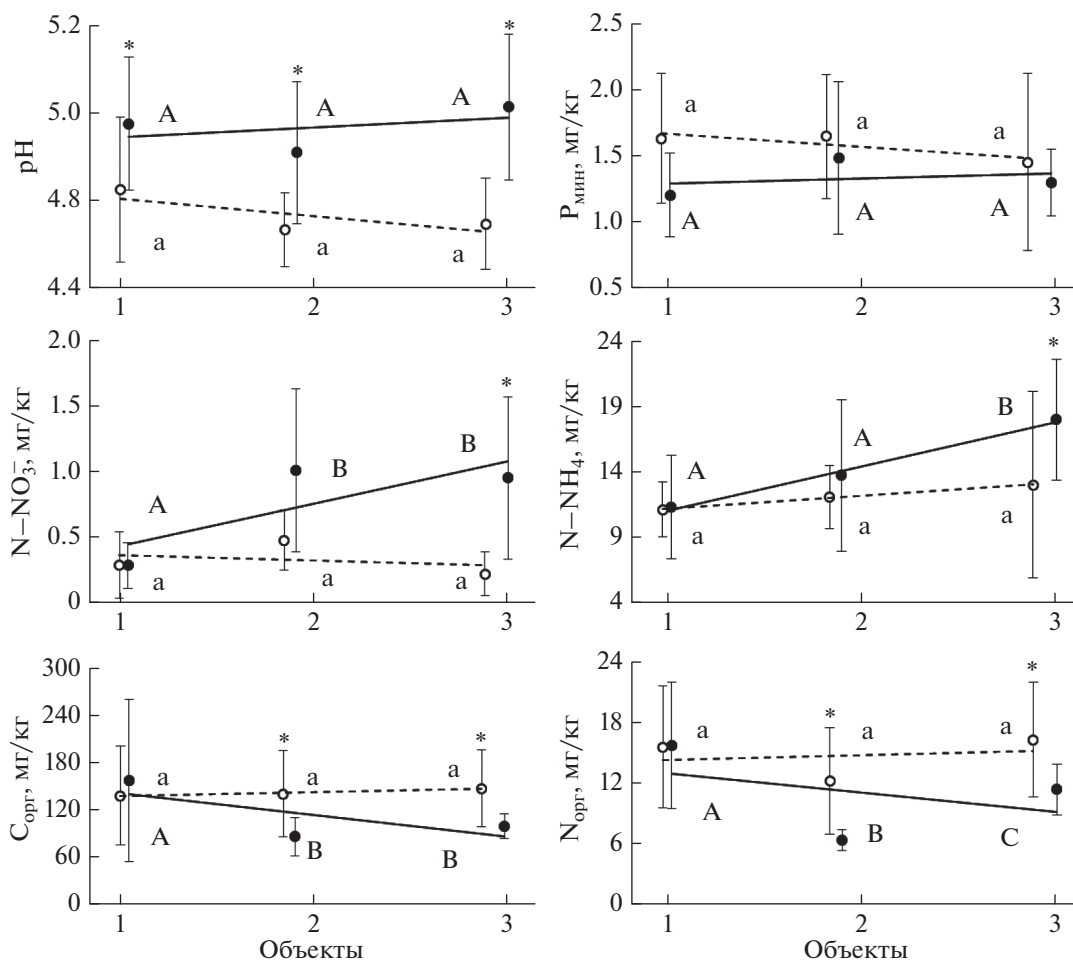


Рис. 1. Свойства горно-луговой почвы альпийской лишайниковой пустоши (среднее и стандартное отклонение). Здесь и на рис. 2: черный кружок, сплошная линия тренда — при отсутствии *Vaccinium vitis-idaea* в составе фитоценоза; белый кружок, пунктирная линия тренда — при наличии *V. vitis-idaea* (1, 2 и 3 — объекты с влажностью почвы 15, 21 и 27% соответственно). Символ * показывает значимое различие между вариантами контроль и брусника при фиксированной влажности. Одинаковые буквенные индексы показывают отсутствие значимых различий при разной влажности почвы в варианте контроль (прописные) и брусника (строчные).

Кислотность почвы. Это единственное из изученных свойств, которое значимо изменяется при наличии *V. vitis-idaea* в составе фитоценоза вне зависимости от влажности (рис. 1). Повышение кислотности в почве под брусникой соответствует результату нашего предыдущего исследования [4] и представлению о том, что наземный и подземный опад вересковых кустарничков способствует формированию кислых продуктов при его трансформации [17]. Кроме того, ЭРМ грибы выделяют в почву органические соединения кислотной природы [25]. При этом изменение влажности почвы в вариантах “контроль” и “брусника” не оказывает влияние кислотность.

Содержание неорганических форм азота и фосфора и активности N-минерализации и нитрификации. Концентрации $N-NH_4^+$ и $N-NO_3^-$, несмотря на то, что различаются в почве АЛП на порядок [5],

демонстрируют схожие закономерности изменения под влиянием *V. vitis-idaea* и влажности. При низкой влажности они не отличаются в почве вариантов “контроль” и “брусника”, но при ее повышении оказываются значимо меньшими в присутствии брусники. Определяется такая динамика отсутствием влияния влажности на содержание $N-NH_4^+$ и $N-NO_3^-$ в почве при наличии *V. vitis-idaea* и повышением их концентраций в почве контрольного варианта с ростом влажности (рис. 1).

Такая же закономерность характерна для активностей N-минерализации и нитрификации. В целом, при очень низких показателях (вплоть до отрицательных значений N-минерализации) наблюдается их повышение в почве контрольного варианта и значимое превышение над вариантом брусника при высокой влажности (рис. 2). Извест-

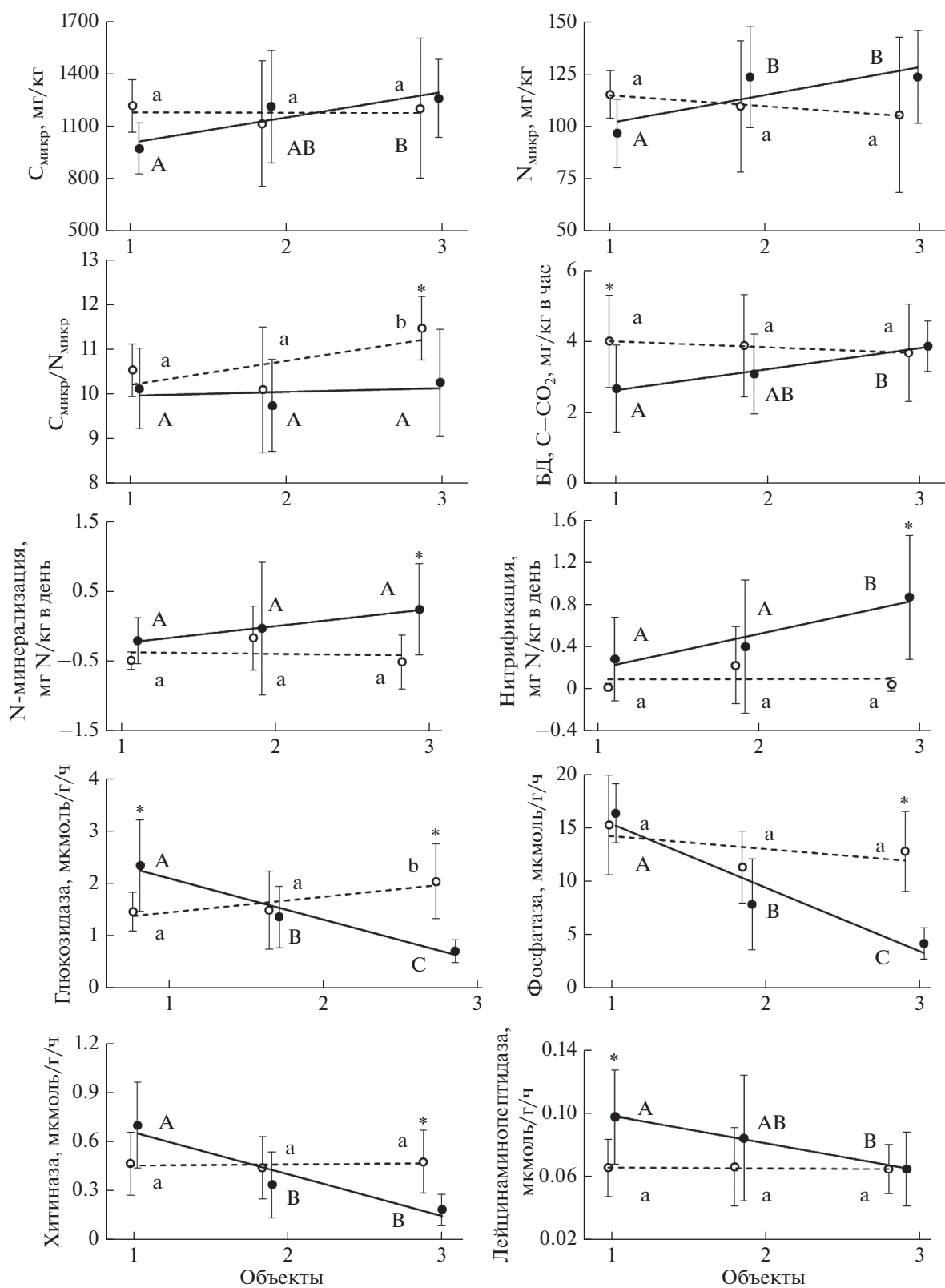


Рис. 2. Биологические свойства и биологическая активность горно-луговой почвы альпийской лишайниковой пустоши.

но, что растения, образующие АРМ, произрастают на почвах, более обеспеченных неорганическими соединениями азота [3, 20]. Такая закономерность интерпретируется как преимущественная специализация АРМ грибов на поглощении $\text{N}-\text{NH}_4^+$ и $\text{N}-\text{NO}_3^-$ [30] или же свидетельствует о незначительном вкладе АРМ симбиоза в азотное питание растений [8, 31]. Одновременно показано, что АРМ грибы могут косвенно влиять на процессы трансформации органического вещества и азотсодержащих соединений, воздействуя на комплекс свободноживущих микроорганизмов [23]. Однако оказывается, что трансформация соединений азота (особенно нитрификация) изменяется при разной увлажненности почвы АЛП под АРМ растениями, тогда как при наличии *V. vitis-idaea* эти показатели демонстрируют устойчивость. Такой результат соответствует данным о том, что биологическая активность почв (дыхание) под АРМ растениями в большей степени реагирует на изменение влажности, тогда как под ЭКМ растениями (больше соответствуют ЭРМ по активности экзоферментов) температура оказывается более важным фактором [35].

Концентрация $\text{P}_{\text{мин}}$ в почве низкая, что характерно для почвы АЛП, и не показала значимой реакции на присутствие *V. vitis-idaea* в составе фитоценоза или на изменение влажности. Тенденция к появлению разницы между вариантами “контроль” и “брусника” (больше $\text{P}_{\text{мин}}$ в почве под *V. vitis-idaea*) отмечена только при снижении влажности почвы (рис. 1). Ранее была показана более выраженная мобилизация $\text{P}_{\text{мин}}$ в почве под растениями с ЭРМ и ЭКМ, что соответствовало большей кислотности почвы и активности фосфатазы [4, 6].

Углерод и азот экстрагируемого органического вещества. Концентрации $\text{C}_{\text{орг}}$ и $\text{N}_{\text{орг}}$ в присутствии *V. vitis-idaea* не изменяются при изменении влажности, тогда как в почве контрольного варианта они уменьшаются с повышением влажности. В результате при низкой влажности они также, как и в случае неорганических форм азота, не отличаются в почве вариантов контроль и брусника, но с увеличением влажности концентрации $\text{C}_{\text{орг}}$ и $\text{N}_{\text{орг}}$ под *V. vitis-idaea* становятся значимо большими. В противоположность этому, в тепличном эксперименте было показано, что повышенное выделение в почву экссудатов при снижении влажности почвы было характерно для растений с ЭКМ микоризой, но не для АРМ [19].

Концентрация элементов экстрагируемого органического вещества в почве регулируется многими факторами, включая влияние микоризных грибов. В теории такое влияние может проявляться как в повышении концентрации $\text{C}_{\text{орг}}$ и $\text{N}_{\text{орг}}$ в почве с ЭКМ и ЭРМ растениями за счет деполимеризации органического вещества под действи-

ем гидролитических ферментов [16, 36] или выделения большего количества органического вещества через микоризу [25], так и, напротив, в закреплении С и N в составе стабильного органического вещества за счет продуцирования большого количества полифенолов и формирования полифенол-белковых комплексов [11, 17, 20]. В экспериментальных исследованиях также было показано, как наличие эффекта мобилизации органического вещества под влиянием растений с ЭКМ и ЭРМ [4, 6], так и его отсутствие или даже уменьшение концентрации $\text{C}_{\text{орг}}$ [6, 20].

Микробная биомасса и биологическая активность. Концентрации $\text{C}_{\text{микро}}$ и $\text{N}_{\text{микро}}$ в почве являются достаточно устойчивыми показателями, которые согласно результату двухфакторного дисперсионного анализа в наименьшей степени реагируют на появление ЭРМ-симбиоза на АЛП или на изменение влажности почвы. Ранее мы показали на примере почвы АЛП [4] и почвы тундрового луга в Хибинах [6], что концентрация $\text{C}_{\text{микро}}$ под травами и вересковыми кустарничками не отличалась, но $\text{N}_{\text{микро}}$ и соотношение C/N в микробной биомассе двух изученных почв демонстрировали разнонаправленные изменения. Соотношение $\text{C}_{\text{микро}}/\text{N}_{\text{микро}}$ — это один из немногих показателей, который изменяется в почве под *V. vitis-idaea* в большей степени, чем в отсутствие кустарничка. Его увеличение при повышении влажности приводит к значимому превышению над соответствующим соотношением в почве контрольного варианта (рис. 2), но причина такого различия пока не очевидна. Большее соотношение C/N в микробной биомассе в присутствии растений с ЭРМ и ЭКМ было получено нами и для почвы тундрового луга в Хибинах, где мы предположительно связали это с изменением структуры микробного сообщества [6].

Базальное дыхание, подобно микробной биомассе, демонстрирует стабильность при изменении влажности в почве под *V. vitis-idaea* и повышается с ростом влажности почвы контрольного варианта. Результатом такой динамики является значимое превышение БД и $q\text{CO}_2$ в почве с *V. vitis-idaea* при низкой влажности.

Таким образом, для $\text{C}_{\text{микро}}$ и $\text{N}_{\text{микро}}$, как и для других свойств почвы, характеризующих биологическую активность, связанную с функционированием живых клеток (N-минерализация, нитрификация, базальное дыхание), и результат такой активности (концентрации $\text{N}-\text{NH}_4^+$ и $\text{N}-\text{NO}_3^-$), характерно постоянство при изменении влажности в варианте с *V. vitis-idaea* и увеличение при повышении влажности почвы в контрольном варианте. Этот результат свидетельствует о большей чувствительности микробного сообщества почвы под АРМ растениями к доступности воды и соот-

ветствует ранее полученным данным по реакции биологической активности почв биогеоценозов с доминированием растений, образующих АРМ, на количество атмосферных осадков [35].

Ферментативная активность. Активности всех изученных ферментов демонстрируют схожие закономерности. Они достаточно стабильны при изменении влажности почвы в варианте брусника (лишь активность глюкозидазы возрастает с увеличением влажности) и уменьшаются с ростом влажности при отсутствии *V. vitis-idaea* в составе фитоценоза (рис. 2). В результате активности глюкозидазы, хитиназы и фосфатазы значимо выше в почве с *V. vitis-idaea* при высокой влажности. Это соответствует значимому росту концентраций $C_{орг}$ и $N_{орг}$, вероятно, в результате воздействия ферментов (глюкозидазы и хитиназы) на высокомолекулярные компоненты органического вещества с продуцированием небольших, более биогеохимически подвижных (легкоэкстрагируемых) молекул [4]. В то же время, хотя наблюдается общая тенденция изменения в почве контрольного варианта при разной влажности активностей глюкозидазы, хитиназы и лейцинаминопептидазы, с одной стороны, и концентраций $C_{орг}$ и $N_{орг}$, с другой, повышение активностей этих ферментов при низкой влажности не сопровождается ростом концентраций $C_{орг}$ и $N_{орг}$. Также и динамика активности фосфатазы не соответствует динамике $P_{мин}$ в почве. Ранее нами было обнаружено повышение концентрации $P_{мин}$ в почвах под кустарничками, образующими ЭРМ [4, 6], но это не сопровождалось увеличением соотношения C/P в экстрагируемом органическом веществе при росте фосфатазной активности [6]. Возможно, подобные несоответствия связаны с некорректностью прямого сопоставления динамики изученных минеральных и органических фракций фосфора в силу их разной биогеохимической лабильности.

Таким образом, результаты исследования лишь частично подтверждают мнение о большей активности экзоферментов ЭРМ, которая проявляется только при повышенном увлажнении почвы АЛП, но происходит это скорее в результате уменьшения активности соответствующих ферментов в почве в отсутствие *V. vitis-idaea*. При снижении влажности почвы активность ферментов под травяной растительностью, напротив, возрастает. Реакция ферментной системы микоризы на изменение влажности почвы может быть следствием адаптации для обеспечения микробной активности и питания растений в неблагоприятных засушливых условиях. Однако в противоположность нашему результату, данные, полученные в условиях тепличного эксперимента, демонстрировали, что снижение влажности почвы сопровождалось меньшим откликом продукции экссудатов растениями, об-

разующими АРМ [19]. Примечательным фактом явилось то, что биологические (микробная биомасса, трансформация соединений азота, дыхание) и биохимические (активность экзоферментов) свойства почвы меняются разнонаправленно при изменении влажности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кислотность почвы АЛП повышается в присутствии *V. vitis-idaea* в составе фитоценоза. Динамика других изученных свойств более сложна и определяется как наличием *V. vitis-idaea*, так и влажностью почвы. Более стабильные показатели содержания лабильных форм C и N , биологической и ферментативной активности в почве под *V. vitis-idaea* при изменении влажности свидетельствуют о меньшей чувствительности ЭРМ грибов и ассоциированного с ЭРМ сапротрофного микробного сообщества к доступности почвенной влаги.

Меньшие концентрации $N-NH_4^+$, $N-NO_3^-$ и меньшие активности N -минерализации и нитрификации в почве под *V. vitis-idaea* при высокой влажности демонстрирует меньшую зависимость растения от минеральных соединений в азотном питании. Под травяной растительностью при уменьшении влажности почвы снижаются концентрации неорганических соединений азота и активности процессов N -минерализации и нитрификации, а также микробная биомасса и базальное дыхание почвы. Одновременно концентрации лабильных органических соединений углерода, азота и активности экзоферментов повышаются, свидетельствуя о сдвиге трансформации органического вещества от минерализации к деполимеризации, больше характерной для экосистем с доминированием ЭКМ и ЭРМ. Это обстоятельство следует принимать во внимание при прогнозе изменения функционирования альпийских экосистем в связи с наблюдающейся тенденцией повышения участия кустарничков и кустарников в составе фитоценозов альпийских лугов и уменьшения количества атмосферных осадков теплого периода при прогнозируемом росте числа и интенсивности засух в горных регионах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке РНФ (проект 16-14-10208).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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. 1108–1116.
2. Макаров М.И. Роль микоризы в трансформации соединений азота в почве и в азотном питании растений (обзор) // Почвоведение. 2019. № 2. С. 220–233.
 3. Макаров М.И., Бузин И.С., Тиунов А.В., Малышева Т.И., Кадулин М.С., Королева Н.Е. Изотопный состав азота в почвах и растениях горно-тундровых экосистем Хибин // Почвоведение. 2019. № 10. С. 1185–1197.
 4. Макаров М.И., Кадулин М.С., Турчин С.Р., Малышева Т.И., Аксенова А.А., Онищенко В.Г., Меняйло О.В. Влияние *Vaccinium vitis-idaea* на свойства горно-луговой почвы альпийской лишайниковой пустоши // Экология. 2019. № 4. С. 270–275.
 5. Макаров М.И., Леошкина Н.А., Ермак А.А., Малышева Т.И. Сезонная динамика минеральных форм азота в горно-луговых альпийских почвах // Почвоведение. 2010. № 8. С. 969–978.
 6. Макаров М.И., Малышева Т.И., Кадулин М.С., Верховцева Н.В., Сабирова Р.В., Лифанова В.О., Журавлева А.И., Карпунин М.М. Влияние растений с эрикоидной микоризой и эктомикоризой на свойства почвы злакового луга в горной тундре Хибин // Почвоведение. 2020. № 5.
 7. Макаров М.И., Малышева Т.И., Мулюкова О.С., Меняйло О.В. Влияние замораживания горно-луговых альпийских почв на процессы трансформации соединений азота и углерода // Экология. 2015. № 4. С. 257–264.
 8. Смит С.Э., Рид Д.Дж. Микоризный симбиоз. Пер. с 3-го англ. издания Е.Ю. Ворониной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012.
 9. Bödeker I.T.M., Clemmensen K.E., Boer W., Martin F., Olson E., Lindahl B.D. Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems // New Phytol. 2014. V. 203. P. 245–256.
 10. Brooks P.C., Landman A., Pruden G., Jenkinson D.S. Chloroform fumigation and release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen // Soil Biol. Biochem. 1985. V. 17. P. 837–842.
 11. Clemmensen K.E., Finlay R.D., Dahlberg A., Stenlid J., Wardle D., Lindahl B.D. Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests // New Phytol. 2015. V. 205. P. 1525–1536.
 12. Collier F.A., Bidartondo M.I. Waiting for fungi: the ectomycorrhizal invasion of lowland heathlands // J. Ecol. 2009. V. 97. P. 950–963.
 13. Elumeeva T.G., Aksanova A.A., Onipchenko V.G., Werger M.J.A. Effects of herbaceous plants functional groups on the dynamics and structure of an alpine lichen heath: the results of a removal experiment // Plant Ecology. 2018. V. 219. P. 1435–1447.
 14. Gebetsroither E., Züger J., Loibl W. Drought in Alpine areas under changing climate conditions // Management strategies to adapt Alpine space forests to climate change risks. InTech. 2013. P. 165–189.
 15. Hallinger M., Manthey M., Wilmking M. Establishing a missing link: Warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia // New Phytol. 2010. V. 186. P. 890–899.
 16. van der Heijden M.G.A., Martin F.M., Selosse M.A., Sanders I.R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future // New Phytol. 2015. V. 205. P. 1406–1423.
 17. Kraus T.E.C., Dahlgren R.A., Zasoski R.J. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review // Plant Soil. 2003. V. 256. P. 41–66.
 18. Leittering G., Ruggenthaler R., Hammerle A., Lavorel S., Schirpke U., Clement J.-C., Lamarque P., Obojes N., Tappeiner U. Impact of droughts on water provision in managed alpine grasslands in two climatically different regions of the Alps // Ecohydrology. 2015. V. 8. P. 1600–1613.
 19. Liese R., Lübke T., Albers N.W., Meier I.C. The mycorrhizal type governs root exudation and N uptake of temperate tree species // Tree Physiol. 2018. V. 38. P. 83–95.
 20. Lin G., McCormack M.L., Ma C., Guo D. Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests // New Phytol. 2017. V. 213. P. 1440–1451.
 21. Marx M.C., Wood M., Jarvis S.C. A microplate fluorometric assay for the study of enzyme diversity in soils // Soil Biol. Biochem. 2001. V. 33. P. 1633–1640.
 22. Molecular mycorrhizal symbiosis / Ed. Martin F. Wiley-Blackwell, 2016.
 23. Nuccio E.E., Hodge A., Pett-Ridge J., Herman D.J., Weber P.K., Firestone M.K. An arbuscular mycorrhizal fungus significantly modifies the soil bacterial community and nitrogen cycling during litter decomposition // Environ. Microbiol. 2013. V. 15. P. 1870–1881.
 24. Onipchenko V.G., Makarov M.I., van der Maarel E. Influence of alpine plants on soil nutrient concentrations in a monoculture experiment // Folia Geobot. 2001. V. 36. P. 225–241.
 25. Orwin K.H., Kirschbaum M.U.F., St John M.G., Dickie I.A. Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment // Ecol. Lett. 2011. V. 14. P. 493–502.
 26. Phillips R.P., Brzostek E., Midgley M.G. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon–nutrient couplings in temperate forests // New Phytol. 2013. V. 199. P. 41–51.
 27. Phillips L.A., Ward V., Jones M.D. Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in sub-boreal forests // ISME J. 2014. V. 8. P. 699–713.
 28. Post E., Forchhammer M.C., Bret-Harte M.S., Callaghan T.V., Christensen T.R., Elberling B., Fox A.D., Gilg O., Hik D.S., Høye T.T., Ims R.A., Jeppesen E., Klein D.R., Madsen J., McGuire A.D., Rysgaard S., Schindler D.E., Stirling I., Tamstorf M.P., Tyler N.J.C., van der Wal R., Welke J., Wookey P.A., Schmidt N.M., Aastrup P. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change // Science. 2009. V. 325. P. 1355–1358.
 29. Read D.J., Leake J.R., Perez-Moreno J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and

- boreal forest biomes // Can. J. Bot. 2004. V. 82. P. 1243–1263.
30. Read D.J., Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems: a journey towards relevance? // New Phytol. 2003. V. 157. P. 475–492.
 31. Reynolds H.L., Hartley A.E., Vogelsang K.M., James D. Bever J.D., Schultz P.A. Arbuscular mycorrhizal fungi do not enhance nitrogen acquisition and growth of old-field perennials under low nitrogen supply in glasshouse culture // New Phytol. 2005. V. 167. P. 869–880.
 32. Rineau F., Roth D., Shah F., Smits M., Johansson T., Canbäck B., Olsen P.B., Persson P., Grell M.N., Lindquist E., Grigoriev I.V., Lange L., Tunlid A. The ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* converts organic matter in plant litter using a trimmed brown-rot mechanism involving Fenton chemistry // Environ. Microbiol. 2012. V. 14. P. 1477–1487.
 33. Sulman B.N., Shevliakova E., Brzostek E.R., Kivlin S.N., Malyshev S., Menge D.N.L., Zhang X. Diverse mycorrhizal associations enhance terrestrial C storage in a global model // Global Biogeochem. Cycles. 2019. V. 33. P. 501–523.
 34. Vance E.D., Brookes P.C., Jenkinson D.S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C // Soil Biol. Biochem. 1987. V. 19. P. 703–707.
 35. Vargas R., Baldocchi D.D., Querejeta J.I., Curtis P.S., Hasselquist N.J., Janssens I.A., Allen M.F., Montagnani L. Ecosystem CO₂ fluxes of arbuscular and ectomycorrhizal dominated vegetation types are differentially influenced by precipitation and temperature // New Phytologist. 2010. V. 185. P. 226–236.
 36. Wurzbarger N., Hendrick R.L. Rhododendron thickets alter N cycling and soil extracellular enzyme activities in southern Appalachian hardwood forests // Pedobiologia. 2007. V. 50. P. 563–576.

Dependence of Properties of Soil under Alpine Lichen Community on Soil Moisture and Presence of *Vaccinium vitis-idaea*

M. I. Makarov^{1, *}, R. V. Sabirova¹, M. S. Kadulin¹, T. I. Malysheva¹, A. I. Zhuravleva²,
V. G. Onipchenko¹, and A. A. Aksenova¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

²Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science of the Russian Academy of Science, Pushino, 142290 Russia

*e-mail: mmakarov@soil.msu.ru

Increasing participation dwarf shrubs and shrubs in plant communities of alpine meadows and tendency to decreasing summer atmospheric precipitation in mountain regions determine the relevance of assessing the role of ectomycorrhiza and ericoid mycorrhiza, as well as the soil moisture in nutrients availability for plants and microorganisms. Properties of the mountain-meadow soil of the alpine lichen community in Teberda Reserve, labile forms of carbon, nitrogen and phosphorus, as well as biological activity at different soil moisture levels and in the presence or absence of *Vaccinium vitis-idaea* in the plant community have been studied. It has been shown that under *V. vitis-idaea*, the soil is characterized by higher acidity and is less responsive to changes in soil moisture. Differences in soil properties in the presence and absence of *V. vitis-idaea* are mostly determined by the response of the soil to changes in moisture in the absence of dwarf shrub. Under herbal vegetation, when soil moisture decreases, concentrations of inorganic nitrogen, activity of N-mineralization and nitrification, microbial biomass and soil respiration decrease, but concentrations of labile organic carbon and nitrogen, and enzymatic activity increase. Such changes indicate a shift in organic matter transformation from mineralization to depolymerization, more characteristic of ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal dominated ecosystems.

Keywords: ericoid mycorrhiza, soil moisture, carbon, nitrogen, phosphorus, microbial biomass, enzymatic activity